

ლევან ნათაძე

ხერხეულიან ცხოველთა შეღარებითი ანაზღოზია

თბილისის უნივერსიტეტის

გამოცემლობა

თბილისი — 1962

ეს წიგნი განკუთვნილია უნივერსიტეტის ბიოლოგიის ფაკულტეტის სტუდენტთა სახელმძღვანელოდ. მან ევოლუციური მორფოლოგიის საფუძვლები უნდა გააცნოს სტუდენტებს. რომელთაც უკვე შესწავლილი აქვთ სისტემატიკა, ეკოლოგია, ანატომია, ემბრიოლოგია, ჰისტოლოგია და ფიზიოლოგია. წიგნში უხვდაა შეტანილი მასალა ახალი სპეციალური მონოგრაფიებიდან და სტატიებიდან. განსაკუთრებული ყურადღება ეთმობა ტეინის მორფოლოგიას, მთელი მორფოლოგიური მასალა განხილულია ფუნქციონალური, ონტოგენეზური და ევოლუციური თვალსაზრისით.

წინასიტყვა

ეს წიგნი მოკლე დამხმარე სახელმძღვანელოა, ბიოლოგიის ფაკულტეტის სტუდენტთათვის განკუთვნილი. ჩვენს უნივერსიტეტში შედარებითი ანატომია მრავალი წლის მანძილზე ისწავლება, მაგრამ მის შესწავლას დიდად აბრკოლებს სახელმძღვანელო წიგნის უქონლობა. ამ დაბრკოლების გადასალახავად შეიძლებოდა რომელიმე რუსული ან უცხოური სახელმძღვანელოს თარგმნა. მაგრამ ნათვან ზოგი ნაწილობრივ მოძველდა, ზოგიც მეტად ვრცელია. ამიტომაც უფრო მიზანშეწონილად ვცანით ახალი მოკლე სახელმძღვანელოს შედგენა იმ მასალის საფუძველზე, რომელიც დაგვიტოვდა შედარებითი ანატომიის კურსის ლექციების კითხვისას.

სალექციო საათების ის რაოდენობა, რომელიც შედარებით ანატომიას ეთმობა, იძლევა მისი შინაარსის მხოლოდ უაღრესად შემქიდრობებულად გადმოცემის საშუალებას. ცხადია, სახელმძღვანელოში სტუდენტმა იმაზე მეტი უნდა წაიკითხოს, რაც მან ლექციაზე მოისმინა. მაგრამ არც ისაა სასურველი, რომ სასწავლო წიგნი თავისი მოკულობითა და შინაარსით სალექციო კურსისაგან დიდად იყოს დაცილებული. მოკლე სახელმძღვანელოს შემდგენელს ორი გზა აქვს: ერთი — ყველა საკითხის მეტისმეტად მოკლედ და ზოგადად განხილვა, მეორე — შედარებით უფრო ღრმად განხილვა იმ საკითხებისა, რომელთაც შესაბამისი დარგის საფუძვლების გაცნობისათვის მეტი მნიშვნელობა აქვთ, ზოგისათვის კი (რომელთაც ასეთი მნიშვნელობა არა აქვთ) შესაძლებელია გვერდის ავლა. ამ წიგნის შედგენისას ჩვენ სწორედ ეს მეორე გზა ვარჩიეთ.

ხერხემლიანი ცხოველების შედარებითი ანატომიის სახელმძღვანელოს შედგენას საკმაოდ დიდი ტრადიცია აქვს, როგორც შინაარსის, ისე ფორმის მხრივ, რასაც, ცხადია, ყურადღება უნდა მიქცეოდ. მაგრამ ზოგჯერ ჩვენ ამ ტრადიციას მაინც აწუხებთ გვერდი. წიგნში არ შევხვებივართ შედარებითი ანატომიის ამოცანებს, ძირითად ცნებებსა და დებულებებს, მისი განვითარების ისტორიას და დღევანდელ მდგომარეობას, მის კავშირს სხვა ბიოლოგიურ დარგებთან და მისი კვლევის მეთოდებს, რადგანაც ხერხემლიანთა შედარებითი ანატომიის შესწავლას წინ უძღვის უხერხემლოთა შედარებითი ანატომიის კურსი, რომლის დაწყებისას სტუდენტებს ამ საკითხებს აცნობენ ხოლმე. ჩვენს წიგნში არც შედარებითი ანატომიის მასალაზე დაფუძნებული ევოლუციის მორფოლოგიური კანონზომიერებანი შეგვიტანია, რომლებიც დარვინიზმის კურსში შეისწავლება. ტექნიკური სიძნელეების მიზეზით ტექსტს ვერ დაერთო ინდექსი და ტერმინების განმარტება.

ჩვენ უარის თქმა მოგვიხდა ტექსტის თავებად ტრადიციულ დაყოფაზე ორგანოთა სისტემების მიხედვით. ამის მიზეზი ისაა, რომ ძალიან ხშირად ესა თუ ის ორგანო ან ორგანოთა კომპლექსი ფუნქციონალურად ერთ სისტემას ეკუთვნის, გენეზისურად კი მეორეს, რომლისაგანაც მისი მოშორება ძალიან ძნელია. ჩვენ ვარჩიეთ მთელა ტექსტის პარაგრაფებად დაყოფა და ეს პარაგრაფები სამ დიდ ნაწილად დავაჯგუფეთ: პირველი ნაწილი მოიცავს ინტეგრუმენტსა და მის დეროვტებს, ჩონჩხსა და მუსკულატურას (ე. ი. ეგრეთ წოდებულ „ექსტოსომას“ მთლიანად); მეორე ნაწილს შეადგენს შინაგან ორგანოთა სისტემები (მომხელებელი, სარესპირაციო, საციკულაციო, უროგენიტალური და, ნაწილობრივ, ინკრეტორული); მესამე ნაწილი კი მთლიანად ნერვულ სისტემასა და გრძობათა ორგანოებს დაეთმო.

ჩვენს წიგნს ზოგი სხვა თავისებურებაც აქვს, თუმცა მასში უთუოდ აშკარად იგრძნობა. ცნობილი რუსული და უცხოური სახელმძღვანელოების დიდი გავლენა. ზოგი რამ მხოლოდ გადმოქართულებულია, მაგ., ი. შმალჰაუზენის სახელმძღვანელოდან (უპირატესად ეს კანის დეროვტების, ჩონჩხის, მუსკულატურის ზოგიერთ საკითხს ეხება), მაგრამ სტრუქტურისა და მასალის გადმოცემის თანმიმდევრობის მხრივ, ეს ადგილებიც ძლიერაა შეცვლილი. ბევრად უფრო ფრცლად, ვიდრე შედარებითი ანატომიის რომელსამე სახელმძღვანელოში, მოცემულია ტვინის მორფოლოგია. სპეციალური პარაგრაფები დაეთმო ისეთ საკითხებს, რომლებსაც შედარებითი ანატომიის სახელმძღვანელოებში ცალკე არ იხილავენ ან სულაც არ ეხებიან ხოლმე. თითქმის ყველა საკითხის განხილვი-

სას ფართოდაა გამოყენებული მასალა ახალი სპეციალური მონო-გრაფიებიდან და სტატიებიდან.

ტექსტში ჩართული სურათები გადმოღებულია (ხშირად ზოგი ცვლილებით) სხვადასხვა წიგნებიდან. ზოგი სურათი ორიგინალურია. ტექნიკური მიზეზების გამო მოგვიხდა საკმაოდ ბევრი შუა კლიშეს გამოყენება, რომლებიც დიდი ხალისით დაგვიტომო დოცენტმა ა. ჯანაშვილმა. სამწუხაროდ, მაინც არ მოხერხდა წიგნის ისე ილუსტრირება, როგორც ყოველი მორფოლოგიური ნაშრომისათვისაა საჭირო.

ამ წიგნს, უთუოდ, ბევრი ნაკლი ექნება, არსებითიც და უფრო მცირედ მნიშვნელოვანიც. ალბათ, მასში შეცდომებიც მოიძებნება. ცხადია, ძლიერ იგრძნობა საბოლოოდ დადგენილი ქართული ანატომიური ტერმინოლოგიისა და ზოოლოგიური ნომენკლატურის უქონლობაც. ყველა ამ ნაკლს შეამჩნევს მხოლოდ მკითხველი, რომლის ყოველგვარ შენიშვნას და მითითებას დიდი გულისყურით მივიღებთ.

ბოლოს, დიდი მადლობა გვიხდა მოვახსენოთ ამ წიგნის გამოცემის ინიციატორსა და მის რედაქტორს, თბილისის სახელმწიფო უნივერსიტეტის ხერხემლიანთა ზოოლოგიის კათედრის გამგეს დოცენტ არჩილ ჯანაშვილს. გულითადი მადლობითვე უნდა აღვნიშნოთ რევაზ ჟორდანიას, ვენერა ანდლულაძისა და აბესალომ ვეკუას დახმარება დედნის გამოსაქვეყნებლად მომზადებისათვის.

ლევან ნათაძე

შ ე ს ა ე ა ლ ი

ხერხემლიანი ანუ ქალიანი ცხოველები (უყბოები, პლაკოდერმები, ხრტილოვანი თევზები, ძვლოვანი თევზები, ამფიბიები, რეპტილიები, ფრინველები და ძუძუმწოვრები) შეადგენენ ქორდიანთა ტიპის უმაღლეს ქვეტიპს. ეს ტიპი ხერხემლიანებთან ერთად შეიცავს უქალოებისა და გარსიანების (ტუნიკიანების) ქვეტიპებს.

ხერხემლიანების ორგანიზმი აგებულია გეგმით, რომელიც საერთოა (ონტოგენეზის რომელიმე საფეხურზე მაინც) ყველა ქორდიანთათვის და განასხვავებს მათ ცხოველთა სამყაროს სხვა ტიპებისაგან. ეს საერთო გეგმა შემდეგი მთავარი ნიშნებით ხასიათდება: (1) სხეულის მთავარ საყრდენ ღერძს, განვითარების რომელსამე სტადიაში მაინც, წარმოადგენს ზურგის სიმი ანუ ქორდა, რომელიც უაღრესად თავისებური ქსოვილისაგანაა აგებული; (2) ცენტრალური ნერვული სისტემა ანუ ტვინი ლუსისებრი (მილისებრი) აგებულებისაა და ღრუს (ნევროცელს) შეიცავს. იგი ვითარდება ინვაგინაციის გზით ექტოდერმიდან და ძვეს მომწებელი ენტოდერმული ტრაქტის მიმართ დორსალურად; (3) სისხლის მიმოქცევის სისტემის ცენტრალური ორგანო (გული) მომწებელი ტრაქტის მიმართ ვენტრალურად მდებარეობს; (4) მომწებელი ტრაქტის წინა უბნის (ხახის) გვერდით კედლებში ვითარდება სალაცუჩე ნაპრალეების მწკრივი, რომელიც წყლის ხერხემლიანებს სასუნთქავ ორგანოებად გარდაექმნებათ.

ამ სპეციფიკურ ნიშნებთან ერთად ქორდიანებს ახასიათებს ზოგ სხვა ცხოველებთან საერთო ოთხი მთავარი ნიშანი. ეს ნიშნებია: (1) ბილატერალური სიმეტრია ერთადერთი სიმეტრიის სიბრტყით, რომელიც საგიტალურია და გაივლის მთავარი ღერძის გასწვრივ, რითაც სხეული ორ სარკისეულად ტოლ მარჯვენა და მარცხენა ნახევრად იყოფა. ბილატერალური სიმეტრია ახასიათებს ყველა მრავალუჯრედოვან ცხოველს ღრუბლების, არქეოციანთების, ცელენტერატებისა და ქტენოფორების გარდა.

(2) მეტამერიია ანუ სხეულის ნაწილთა სეგმენტური განმეორება გასწვრივი ღერძის მიმართ, რაც ახასიათებს ანელიდებს, ართროპოდებსა და უხერხემლოთა ბევრ სხვა ჯგუფს. ქორდიანებს მეტამერიულობა უფრო მკვეთრად განვითარების ადრეულ სტადიებში აქვთ გამოხატული, შემდეგ კი (განსაკუთრებით ხმელეთის ხერხემლიანებში) იგი მეტნაკლებად იზრდილება, თუმცა ნაწილობრივ (ხერხემალში, ნერვულ სისტემაში, მუსკულატურაში) მაინც თვალსაჩინოდ ვლინდება. (3) სხეულის მეორეული ღრუ ანუ ცელომი, რომელსაც საკუთარი მეზოდერმული კედელი (ცელოთელიუმი) გააჩნია და რომელიც აქვთ ანელიდებს, მოლუსკებს, ბრაქიოპოდებს, ქეტოგნათებს, ართროპოდებს, ექინოდერმებსა და სხვ.; ხერხემლიანებს ცელომი დიფერენცირებული აქვთ პერიტონეალურ, პერიკარდიალურ და პლევრალურ ღრუდ. (4) მეორეული პირი, რომელიც ვითარდება პირველადი პირისაგან (ბლასტოპორისაგან ანუ გასტროპორისაგან) დამოუკიდებლად სხეულის კედლის გარღვევის გზით. მეორეული პირის არსებობა ქორდიანებს ექინოდერმებთან, პოგონოფორებთან, ქეტოგნათებთან, ბრაქიოპოდებთან და ჰემიქორდატებთან ერთად აერთიანებს ნეორეულპირიანების ჯგუფში (Deuterostomia); დანარჩენი ბილატერალური მრავალუჯრედიანები კი ერთიანდებიან პირველადპირიანების ჯგუფში (Protostomia).

ყველა ორგანო ვითარდება ამა თუ იმ ჩანასახოვანი ფურცლიდან — ექტოდერმიდან, ენტოდერმიდან ან მეზოდერმიდან. ექტოდერმიდან ვითარდება ორგანოები, რომლებიც ემსახურებიან გარეგანი სამყაროსგან მიღებული გალიზიანების აღქმას, თავდაცვას და თავდასხმასაც კი, სახელდობრ, ექტოდერმიდან ვითარდება კანის ეპიდერმისი თავისი დერივატებითურთ, როგორცაა: კანისეული ჯირკვლები, რქოვანი წარმონაქმნები. ექტოდერმა მონაწილეობს ქიცვების წარმოქმნაში (პლაკოიდური ქიცვები) და კბილების ფორმირებაში. მისი ჩაზნექვის გზით ვითარდება პირის ღრუს ეპითელი (სტომოდეუმი), უკანაყარი და კლოაკა (პროქტოდეუმი). ასევე მონაწილეობს ექტოდერმა სალახუჩე ნაპრალეების შექმნაში: ხერხემლიანების უმრავლესობას (ექტობრანქიატებს) თვით სალახუჩე ფურცლების ეპითელიც, მკვლევართა უმრავლესობის აზრით, ექტოდერმიდან უვითარდება. ექტოდერმიდანვე ვითარდება ხერხემლიანების მთელი ნერვული სისტემა და გრძნობათა ორგანოების რეცეპტორული აპარატი (როგორც ფიქრობენ, გემოს რეცეპტორების გარდა). ექტოდერმიდანვე, სახელდობრ, განვლიონური ფირფიტებიდან, რომელიც ნეოქებიდან ვითარდება, წარმოიქმნება სკელეტოგენური მეზენქიმის ნაწილიც

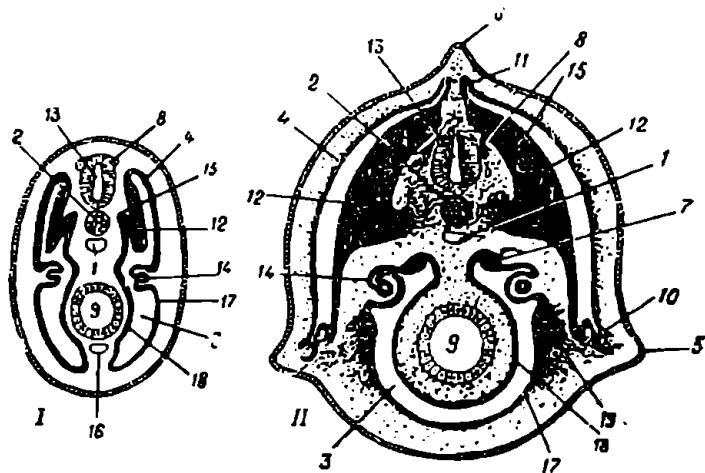
(ექტომეზენქიმა), როკლიდანაც შემდეგ ვითარდება მთელი ვისცერალური ჩონჩხი, როგორც ჩანს, ნეიროკრანიუმის ნაწილი (ტრაბეკულები), კენტი ფარფლების ჩონჩხი და, შესაძლოა, მხრის სარტყლის ელემენტებიც.

ენტოდერმა, ქორდომეზოდერმის გამოცალკევების შემდეგ, იძლევა მთელ ვასტროენტერალური მილის (კუკ-ნაწლავის), ეპითელს პირის ღრუსა და უკანა ნაწლავის შციკრე ნაწილის გარდა. იგი შეადგენს აგრეთვე საყვითრე პარკისა და ალანტოისის ენტოდერმულ კედელს. ენტოდერმული ლულის დერივატია ღვიძლი, სანალლე ბუშტი და პანკრეასი, მისი დორსალური გამონაზარდიდან ვითარდება თვეზების საცურაეი ბუშტი. ენტოდერმიდან დიფერენცირდება საზარდე ბუშტიც და შარდსადინარიც. სასუნთქეი ორგანოების ეპითელიც ენტოდერმიდან ვითარდება; სახელდობრ, ხახის მიდამოს ენტოდერმა მონაწილეობს ლაყუჩების წარმოქმნაში და ზოგჯერ (ენტობრანქიატები) თეით სალაყუჩე ფურცლების ეპითელსაც იძლევა. ხმელეთის ხერხემლიანებში სალაყუჩე ენტოდერმიდან წარმოიქმნება უმნიშვნელოვანესი ინკრეტორული ჯირკვლები (თიმუსი, პარათირეოიდული ჯირკვალი და ულტიმობრანქიული სხეულები). ხახის მიდამოს ენტოდერმიდანვე ვითარდება ფარისებრი ჯირკვალიც, რომელიც უმდაბლესი ქორდიანების ენდოსტილის ჰომოლოგია. ენტოდერმული ლულის გამონაზარდის სახით ვითარდება საჰაერო სუნთქვის ორგანოების— ფილტვებისა და სასუნთქეი გამტარი გზების ეპითელიც.

ქორდომეზოდერმული ნერგი, რომელიც თავდაპირველად ენტოდერმას გამოეყო, ადრევე დიფერენცირდება. მისი შუა ნაწილი გამოეყოფა დანარჩენს და იქცევა ქორდად, რომელიც ხერხემლიანთა უძველესი საღერძე ჩონჩხია. ამრიგად, ქორდას ენტოდერმული წარმოშობა აქვს, თუმცა, ზოგი მკვლევრის აზრით, იგი ან სულაც ექტოდერმული წარმოშობისაა, ან ექტოდერმა მის შემქმნაში ბეტნაკლებად მნიშვნელოვან მონაწილეობას იღებს.

ქორდის გამოცალკევების შემდეგ საერთო ქორდომეზოდერმული ნერგისგან მეზოდერმა რჩება. იგი წარმოდგენილია ქორდის შარჯენივ და მარცხნივ მდებარე პარკით, რომელიც ღრუს შეიცავს და თანდათან მთელ სივრცეს ავსებს ექტოდერმასა და ენტოდერმას შორის. მეზოდერმა გასწვრივი ღარის გაჩენით დიფერენცირდება ორ ნაწილად: დორსალურ და ვენტრალურ განყოფილებად. დორსალური განყოფილება იყოფა მეტამერიულ ნაწილებად, რომელთაც სომიტები ჰქვიათ. სომიტი წარმოადგენს დახშულ პარკს, რომელსაც საკუთარი ღრუ (მიოცელი) აქვს. მისი გარეთა კედელი, რომელსაც დერმატომს უწოდებენ, კარგავს

ეპითელურ სტრუქტურას და იძლევა კანის შემაერთებელქსოვილოვან შრეს (კორიუმს) და ყველა მის დერივატს (ჭიკვები, ძვლები, გლუვი კუნთები და სხვ.). სომიტის შიგნითა კედელი, რომელსაც მიოტომი ეწოდება, ძლიერ სქელდება, თანდათან მთლიანად გამოავსებს სომიტის ღრუს და ბოლოს სხეულის მთელ პარიეტალურ ან სომურ მუსკულატურას იძლევა. სომიტის ვენტრომედიალურ უბანს სკლეროტომს უწოდებენ. მისი უჯრედები გამოსახლებიან ხოლმე სომიტიდან და კმნიან სკელეტოგენურ მეზენქიმას, რომელსაც ექტომეზენქიმისგან განსასხვავებლად ენტომეზენქიმას უწოდებენ. ეს მეზენქიმა ავსებს შუალედებს ქორდასა, ნერვულ მილსა და კუნთებს შორის, იჭრება კიდურების ნერვებშიც. მეზენქიმიდან ვითარდება საღერძე ჩონჩხი (ხერხემალი, ნევროკრანიუმი, ნეკნები), ექსტრემიტების ჩონჩხის ელემენტები და შემაერთებელქსოვილოვანი ძგიდეები მიომერებს შორის.



სურ. 1. მეზოდერმის დიფერენცირების სქემა. I. ადრეული სტადია. II. უფრო გვიანი სტადია. 1 — აორტა, 2 — ქორდა. 3 — ცელომი, 4 — დერმატომი, 5 — ლუწი ფარფლი, 6 — კენტი ფარფლი, 7 — გონიოტომი, 8 — განგლიონური ფირფიტა, 9 — ნაწლავი, 10 — ლუწი ფარფლის კუნთოვანი კვირტი. 11 — კენტი ფარფლის კუნთოვანი კვირტი. 12 — მიოტომი. 13 — ნერვული ლუჯა. 14 — ნეფროტომი, 15 — სკლეროტომი, 16 — ნაწლავქვეშა ვენა, 17 — სომატოპლევრა, 18 — სპლანქნოპლევრა. 19 — კიდურის სკელეტოგენური მეზენქიმა.

მეზოდერმის ვენტრალური განყოფილება (სპლანქნოტომი ანუ გვერდითი ფირფიტა) აჩასოდეს არ განიცდის მეტამერიზაციას. მისი დორსომედიალური უბანი სქელდება და შემდეგ

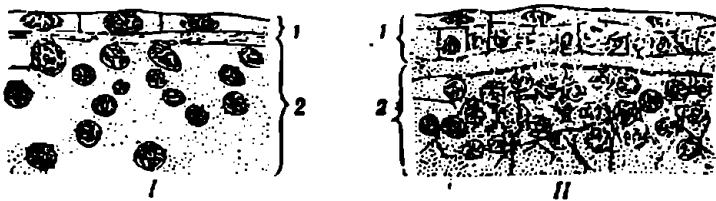
გონადებს იძლევა, რის გამოც მას გონოტომს უწოდებენ. თვით-სპლანქნოტომი ძლიერ ვრცელდება და მთლიანად ამოაესებს სივრცეს ენტოდერმულ ნაწლავსა და ექტოდერმას შორის. მისი ერთი ფურცელი ეკვრის სხეულის კედელს შიგნიდან (პარიეტალური ფურცელი ანუ სომატოპლევრა), მეორე კი (ვისცერალური ფურცელი ანუ სპლანქნოპლევრა)—გასტროენტერალურ მილს გარედან. პარიეტალური ფურცლის ხარჯზე ვითარდება სხედასხვა შემაერთებელქსოვილოვანი წარმონაქმნებიც. ვისცერალური ფურცელი ენტოდერმული ნაწლავის ზედაპირზე ქმნის შემაერთებელქსოვილოვან საფარველს და გლუვ კუნთებს. მარჯვენა და მარცხენა სპლანქნოტომის ვისცერალური ფურცელი ნაწლავის ზემოთ და ქვემოთ ერთმანეთს ეკვრის და ქმნის ორნაგ ძვიდეს, რომელსაც მეზენტერიუმი ჰქვია. ამრიგად, მეზენტერიუმი თავდაპირველად ორია: ერთი—ნაწლავს ზემოთ (დორსალური) და მეორე—ნაწლავს ქვემოთ (ვენტრალური). დორსალური მეზენტერიუმი საბოლოოდ რჩება ცხოველს. ვენტრალური კი რჩება მარტო წინა ნაწილში (ღვიძლის წინ). დანარჩენ ნაწილში კი იგი ქრება და, ამრიგად, მარჯვენა და მარცხენა სპლანქნოტომის ღრუ (სპლანქნოცელი) ერთიანდება სხეულის ნეორეულ ღრუდ (ცელომად). ამგვარად, სპლანქნოტომის ფურცლები ცელომის კედლებს (ცელოთელიუმს) წარმოადგენენ. დორსალური და ვენტრალური მეზენტერიუმის ფურცლებს შორის გამოსახლებულ უჯრედთაგან იქმნება ვაზოგენური მეზენქიმა, რომელიც სისხლის-გამტარ ძარღვებსა და მათ მუსკულატურას იძლევა, როდესაც მეზოდერმა დიფერენცირდება სომიტურ და სპლანქნოტომურ ნაწილად და როცა სომიტური ნაწილი მეტამერებად იყოფა. აითოეული მეტამერი (სომიტი) ერთხანს დაუყოფელ სპლანქნოტომზე ვიწრო მილითაა მიმაგრებული. ამ მილებს სომიტის ყუნწი ანუ ნეფროტომი ჰქვია. როცა სომიტი მოსცილდება მთლიანად სპლანქნოტომს, ნეფროტომები ყრუ გამონაზარდების სახით სპლანქნოტომზე რჩებიან. შემდეგში მათგან თირკმლები და უროგენიტალური სადინარები ვითარდებიან.

როგორც ვხედავთ, ჩანასახოვანი ფურცლები უაღრესად რთულ დიფერენცირებას განიცდიან და ორგანოთა უდიდეს მრავალფეროვნებას იძლევიან. უნდა გვახსოვდეს კი, რომ ორგანიზმში ვერცერთ ორგანოს ვერ ვიპოვიოთ ისეთს, რომლის შექმნაშიც მარტო ერთი რომელიმე ჩანასახოვანი ფურცლის მასალა მონაწილეობდეს.

§ 1. კანის განვითარება და აგებულება

კანი, რომელიც სხეულის გარეგან საფარველს ანუ ინტეგუმენტს ქმნის, სტრუქტურულად და ფუნქციონალურად ძალიან რთული ორგანოა. იგი ვითარდება ორი სხვადასხვა წარმოშობის ემბრიონალური მასალიდან და, შესაბამისად, ორ ნაწილს შეიცავს. კანის გარეთა ფენას ეწოდება ეპიდერმისი, ხოლო შიგნითას—კორიუმი.

ეპიდერმისი ვითარდება ექტოდერმიდან და სხვადასხვა ხერხემალიანში ერთობ მრავალფეროვანი აგებულებით ხასიათდება. ადრეული ემბრიონები, როგორც ვიცით, დაფარულია ერთშრიანი ექტოდერმული ეპითელით. უკვე ძალიან ადრე ამ ერთშრიანი ექტოდერმის უჯრედები იყოფიან განივად და, ამრიგად, იქმნება

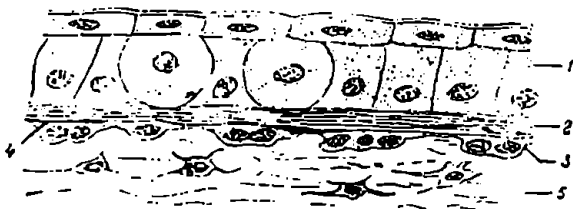


სურ. 2. ადამიანის კანის განვითარების ადრეული სტადიები

I. ერთშრიანი ეპიდერმისის სტადია, II. ორშრიანი ეპიდერმისის სტადია; 1—ეპიდერმისი, 2—კორიუმი.

ორი შრე: უფრო ბრტყელი უჯრედებისაგან შექმნილი ზედაპირული შრე და უფრო ღრმა შრე, შემდგარი მაღალი უჯრედებისაგან. ეს შრე, როგორც ქვემოთ ვნახავთ, ბოლომდე ინარჩუნებს

მწარმოებელ როლს. ასეთი ორშრიანი ეპიდერმისი სხვადასხვა ხერხემლიანთა ემბრიონებს სხვადასხვა დროის მანძილზე გააჩნიათ. კერძოდ, ამფიბიებს იგი ლარვეული პერიოდის განმავლობაში შერჩებათ ხოლმე. ადამიანის ემბრიონის ეპიდერმისი ორშრიანია ჩანასახოვანი პერიოდის პირველ ორ თვეს. შემდეგ ეპიდერმისის ბაზალური შრის უჯრედების აპიკალურ (გარეთკენ მიქცეულ) ბოლოს გამოეყოფა ხოლმე სულ ახალი და ახალი უფრო შრტყელი უჯრედები; ასე რომ, საბოლოოდ ეპიდერმისი მრავალშრიანი ხდება. ბაზალური შრე განაგრძობს ახალი უჯრედების პროდუცირებას ცხოველის მთელი სიცოცხლის მანძილზე. რაც უფრო ზედაპირულად იმყოფებიან უჯრედები ეპიდერმისში, მით უფრო მეტად არიან ისინი გაბრტყელებულნი. წყლის ხერხემლიანებისა და ამფიბიების ლარვების ეპიდერმისის სულ ზედა შრის უჯრედების გარეთა ზედაპირი ალქურელია თხელი პოროვანი (დასვრტილი) არშიით, როგორც ამფიოქსუსის ეპითელის უჯრედებს აქვთ. ასეთი არშია საერთოდ მოციმციმე ეპითელს ახასიათებს. რახან ამფიოქსუსისა და ამფიბიების ლარვებს და თევზების ლიფსიტებს მართლაც გააჩნიათ მოციმციმე წამწამები. ეს არშია საერთო მოციმციმე საფრის ნაშთად ითვლება. უხერხემლოთა



სურ. 3. ტრიტონის ლარვის კანი

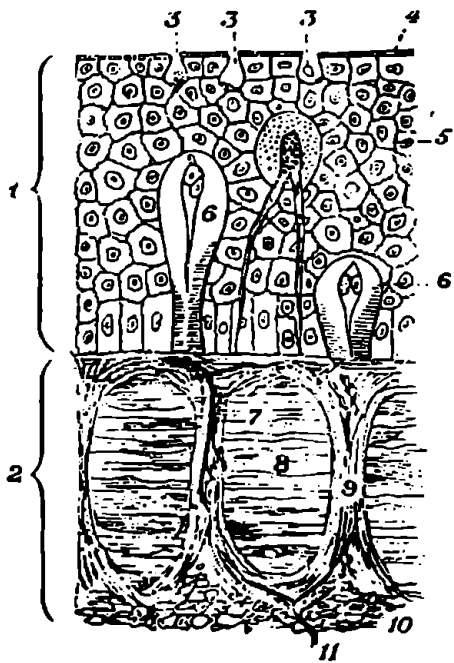
- 1—ორშრიანი ეპიდერმისი ლაიდის უჯრედებითურთ,
- 2—კორიუმის მონაცემი დერმატომული უჯრედების შრე, 3—მომავალი კორიუმის ძირითადი ნივთიერების შრე, 4—ჰიემენტიური უჯრედები, 5—კანქვეშა შემაერთებული ქსოვილი.

დამახასიათებელი ნამდვილი კუტიკულა, რომელიც გარეგანი ჩონჩხის როლს ასრულებს, ხერხემლიან ცხოველებს არასოდეს არ გააჩნია.

წყლის ხერხემლიანების ეპიდერმისის უჯრედებს მრავალრიცხოვანი პლაზმური ხიდაკები აქავეშირებენ. უჯრედებს შორის შუალედებია, რომლების მეშვეობითაც საკვები ნივთიერებანი გარეთა ფენებამდე აღწევენ. მრავალრიცხოვანი ეპიდერმალური

უჯრედები სპეციალიზებული არიან სეკრეტორული ფუნქციის შესასრულებლად და ჯირკვლოვან უჯრედებად იწოდებიან. ისინი ქვემოთ იქნებიან განხილულნი. წყლის ხერხემლიანების კანის თავისებურება ისიცაა, რომ ეპიდერმისისა და კორიუმის საზღვარზე კარვად განვითარებული ბაზალური მემბრანა იმყოფება, რომელსაც გამოყოფს როგორც ეპიდერმისი, ისე კორიუმი. ხმელეთის ხერხემლიანთა ეპიდერმისიც ორ მთავარ ფენად იყოფა. შიგნითა (ბაზალური) შრე აქაც გენერატიულია და პროდუცირებს გარეთა შრეებს მთელი სიცოცხლის მანძილზე. აქ მას მალპიღის შრეს

უწოდებენ. მალპიღის შრე შეიძლება უჯრედების რამდენსამე წყებას შეიცავდეს, მაგრამ მისი ბაზალური, ცილინდრულ - უჯრედოვანი შრე. ყველაზე ინტენსიური გამრავლების ადგილს წარმოადგენს. მალპიღის შრის უჯრედებს ახასიათებს აგრეთვე სპეციალური დრეკადი ბოქკოვანი ელემენტების — ტონოფიბრილების შემცველობა. ეპიდერმისის გარეთა მრავალშრიანი ფენა აქ რქოვან შრედ იწოდება. რქოვანი შრის უჯრედთა წყებები შიგნიდან გარეთკენ იმყოფებიან გარქოვანების სივლადასხვა სტადიაში, რასაც უჯრედების თანდათანობითი გაბრტყელება სდევს თან. მალპიღის შრის გარეთკენ მომდევნო უჯრედებში იწყება კერატოპიალინის მარცვლების დაგროვება, რომლის ბუნება აქამდე არაა ზუსტად ცნობილი

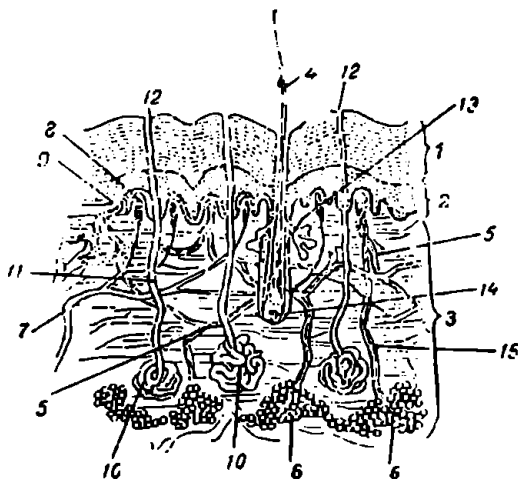


სურ. 4. თევზის კანის სქემატური კრილი 1. ეპიდერმისი, 2. კორიუმი, 3. ერთუჯრედოვანი ლორწოვანი უჯრედები. 4. კერტოკულა. 5. მარცვლიანი უჯრედები. 6. კოლბისებრი უჯრედები. 7. სისხლძარღვები, 8. ბოქკოვანი ქსოვილის ჰორიზონტალური კონები, 9. ბოქკოვანი ქსოვილის ვერტიკალური კონები, 10. ცხიძოვანი უჯრედები, 11. ნერვები.

(უჯრედების ეს ფენები ხშირად ეპიდერმისის სპეციალურ, მარცვლოვან შრედ განიხილება). კიდევ უფრო გარეთკენ მყოფი უჯრედების წყებებში კერატოპიალინის მარცვლების დაშლით უჯრედო

იესება თავისებური, ცხიმისმსგავსი, მბრწყინავი ნივთიერებით, რომელსაც ელელიდინი ჰქვია (ელელიდინიანი უჯრედები ხოვ ადგილას, მაგალითად, თითებზე, ლანჩებზე, სპეციალურ შრედ გამოიყოფა, რომელსაც პრიალა ანუ მბრწყინავი შრე ეწოდება).

ელელიდინის დაგროვებასთან ერთად უჯრედების პერიფერიულ ნაწილებში იწყება ძლიერ შექმტეხი სივთიერების. კერატინის დაშრეება, ე. ი. ხდება უჯრედების გარქოვანება. გარქოვანები-



სურ. 5. ძუძუმწოვრის კანის აგებულება
 1. რქოვანი ეპიდერმისის გარეთა შრე, რომლის უჯრედები დროდადრო ცვივა, 2. მალპიგის შრე, 3. საკუთრივ კანი (კორიუმი). 4. ბალანი, 5. სისხლძარღვი, 6. ცხიმის მარცვლები, 7. ნერვული ძაფი, 8. შეხების გრძნობის დერილი, 9. დერილი სისხლძარღვებით. 10. ოფლის ჯირკვალი, 11. მისი სადინარო, 12. ოფლის ჯირკვლის სადინარის გარეთა ხერული, 13. კონის ჯირკვალი, 14. დერილი ბალნის ფუძესთან, 15. კანის შემავრთებელქსოვილოვანი ბოქვები.

სას უჯრედები თანდათან კარგავენ ბირთვს, ძლიერ ბრტყელდებიან და საბოლოოდ იქცევიან თხელ, მკვდარ რქოვან ქერცლებად. ამ გარქოვანებული უჯრედების ერთობლიობა უკვე საკუთრივ რქოვან შრეს შეადგენს. ზედაპირული რქოვანი უჯრედები გამუდმებით ცვლებიან და ეცლებიან კანს. კანის აღორძინება გამუდმებით ხდება ქვემოდან მალპიგის შრის უჯრედების დაყოფის შედეგად. ეპიდერმისის მოცულა ხდება შეუმჩნეველი აქტრცვლით ან მთელი რქოვანი შრის პერიოდულად მოცილებით.

ზოგ ცხოველს (გველები, ზოგი ხელიკი) ეპიდერმისის მთელი რქოვანი შრე ერთიანი გარსის სახით ეცლება ხოლმე. წყლის ხერხემლიანთაგან განსხვავებით, ხმელეთის ხერხემლიანებში ეპიდერმისსა და კორიუმს შორის ბაზალური მემბრანა აღარაა. ეს სასაზღვრე ზედაპირი უაღრესად უსწორმასწოროა: ეპიდერმისი და კორიუმი ერთიმეორეში იჭრებიან მეტნაკლებად ძლიერ განვითარებული დვრილები სისხით. ამას დიდი მნიშვნელობა აქვს: კორიუმის დვრილები, შეკრილი ეპიდერმისის სისქეში, უზრუნველყოფენ მის კვებას. ეპიდერმისის სისქე სხვადასხვა ცხოველში და, აგრეთვე, ერთი და იმავე ცხოველის სხეულის სხვადასხვა ადგილას უაღრესად დიდ ვარიაციურობას იჭენს. ეპიდერმისში, ისევე როგორც კორიუმში, ვხვდებით სხვადასხვა ფერად ნივთიერებებს, პიგმენტებს, რომლებიც განაპირობებენ კანის შეფერილობას. ეპიდერმისში პიგმენტები ძირითადად გენერატიული შრის უჯრედებში (მაღპილის შრის ბაზალურ უჯრედებში) იმყოფებიან. რქოვანი შრე კი უპიგმენტოა (მაგალითად, ზანგებისა და თეთრკანიანების რქოვანი შრე ერთნაირია). ეს პიგმენტი ზელანინის ტიპისაა. უმრავლესობის აზრით, პიგმენტს თვით ეპიდერმისის უჯრედები გამოიშუაებენ. მაგრამ ზოგის შეხედულებით, ისინი მხოლოდ შთანთქავენ კორიუმში წარმოქმნილ პიგმენტს.

კანის მეორე შენადგენელი ნაწილი — კორიუმში ვითარდება მეზოდერმიდან, სახელობრ, სომიტის გარეთა კედლიდან, რომელსაც დერმატომს უწოდებენ. დერმატომი შეიქმნება ეპიდერმისის ექტოდერმის და დასაწყისში მისი უჯრედები ეპითელურ წრედაა განწყობილი. შემდეგ ეს ეპითელური სტრუქტურა იშლება, უჯრედები უწყვიტოდ იფანტებიან და ნეზენტიმას ქმნიან. ამ ნეზენტიმასში სპეციალური სტრუქტურების დიფერენცირების გზით წარმოიქმნება კორიუმი, რომელიც თითქმის რაიმე საზღვრის გარეშე გადადის კანქვეშა შემაერთებელ ქსოვილში. ამფიოქსუსში კანის კორიუმული ნაწილი ეპითელურ სტრუქტურას ენარჩუნებს და მხოლოდ ეპიდერმისისკენ გამოყოფს უსტრუქტურო ლაბოვან საყრდენ ქსოვილს. ციკლოსტომებისა და ამფიბიების ლარვებს ეპიდერმისის ქვეშ მყოფი მეზოდერმული უჯრედები ჯერ კიდევ ერთიან შრედ აქვთ განლაგებული. ისინი ეპიდერმისისკენ გამოყოფენ ძირითად ნივთიერებას, რომელშიც შემაერთებელქსოვილოვანი ბოქკოები გამოიყოფიან, შემდეგ კი უჯრედოვანი ელემენტებიც ჩაერთვიან. ასე ფორმირდება კანის შემაერთებელქსოვილოვანი ნაწილი — კორიუმი. კორიუმის ბოქკოვანი ელემენტები (კოლაგენური, ელასტინური და რეტიკულარული

ბოქკოები) უმდაბლეს ხერხემლიანებს წესიერად აქვთ განლაგებული: ნათი კონები ურთიერთისადმი პერპენდიკულარულია და სხეულის ღერძის მიმართ კუთხითაა განწყობილი. ვერტიკალურ კონებს მისდევენ ნერვები და კაპილარები, რომლებიც კანს კვებავენ. უმაღლეს ხერხემლიანებში ეს კონები უწყსრიგოდაა ერთმანეთში დახლართული. ეპიდერმისში შექრილი კორიუმისეული დვრილები ქსოვილი უფრო ფაშარია და მას ხშირად ცალკე შრედ გამოყოფენ ხოლმე, რომელსაც დვრილოვან ანუ პაპილარულ შრეს უწოდებენ. იგი შეიცავს აგრეთვე გლუვკუთხოვან ელემენტებსაც, რომელთა ნაწილი დიფერენცირებულია თმის ამწვე კუნთებად. კორიუმის დვრილოვანი შრის ის განაპირა ნაწილი, რომელიც უშუალოდ ესაზღვრება ეპიდერმისის გენერატიულ შრეს, წარმოდგენილია ძალიან ნაზი და წვრილი ბოქკოების მკიდრო წნულით. ეს წნული გარს ევლება ეპიდერმისის დვრილებს და იჭრება მათ უჯრედებს შორისაც. იგი უზრუნველყოფს ეპიდერმისისა და კორიუმის მკვიდრად მიმაგრებას ერთიმეორეზე. ამ თხელ ჩანათენს ბაზალურ მემბრანას (ან სასაზღვრე შრეს) უწოდებენ. დღეს დადასტურებულად ითვლება, რომ მას კორიუმიც კმნის და ეპიდერმისიც. ეპიდერმისისა და კორიუმის დაკავშირებასთან ერთად, ბაზალური მემბრანა იმ მხრივაცაა მნიშვნელოვანი, რომ მისი მეშვეობით ხორციელდება ეპიდერმისისა და კორიუმს შორის ნივთიერებების გაცვლა. მასზეა დამოკიდებული აგრეთვე კორიუმსა და ეპიდერმისში მიმდინარე პროლიფერატიული პროცესების შესაძლებლობა. კორიუმის მთავარი, უფრო ღრმა მასა ჩვეულებრივ იწოდება ბადისებრი ანუ რეტიკულარულ შრედ. იგი მკვრივი ფიბროზული შემადგენელი ქსოვილითაა წარმოდგენილი, შემდგარია მსხვილი, მკიდროდ დახლართული კოლაგენური ბოქკოების კონებისგან და ღარიბია უჯრედოვანი ელემენტებით. კანის სიმაგრე სწორედ ამ შრის ხასიათითაა განპირობებული. მისგანვეა დამოკიდებული უმთავრესად კანის სისქე: სქელკანიან ძუძუმწოვრებს (ბეჭემოთი, მარტორქა) ეპიდერმისი არც თუ ძალიან სქელი აქვთ, კორიუმის ბადისებრი შრე კი — იმდენად სქელი, რომ მასში ტყვიაც კი ძნელად ატანს. ის, რასაც ჩვენ ტყავს ვუწოდებთ, სწორედ კანის რეტიკულარულ შრეს წარმოადგენს. კორიუმის ეს შრე თანდათან გადადის კანქვეშა შემადგენელ ქსოვილში, რომელიც ფრიად ფაშარია და კანს უკავშირებს შიგ მყოფ ნაწილებს. მასში ძალიან ბევრია ცხიმოვანი უჯრედები, რომელთა ერთობლიობა

კანქვეშა ცხიმოვან ფენას ქმნის. ეს ცხიმოვანი ფენა სხვადასხვა ცხოველს განსხვავებულად აქვს განვითარებული. ცხიმოვანი ჩანაფენი ასუსტებს იმ მექანიკურ ზემოქმედებებს, რომლებსაც კანი განიცდის. ამავე დროს იგი იცავს სხეულს გაცივებისგან. ამ მხრივ განსაკუთრებით საინტერესოა, რომ თმის საფარველის რედუქცია ცივ წყლებში მცხოვრები ვეშაპების კანში, სწორედ ამ ცხიმოვანი ფენის უალრესად ძლიერი განვითარებითაა კომპენსირებული. ცხადია, ძალიან დიდი მნიშვნელობა აქვს ცხიმოვან ფენას, როგორც ცხიმის დეპოს. დასასრულ, მისი მეშვეობით კანი მოძრავად უკავშირდება ქვეშე მყოფ ნაწილებს, რაც მას გაგლეჯისგან იცავს. კორიუმში შეიცავს პიგმენტებს, მაგრამ ეს პიგმენტები უკვე სპეციალურ უჯრედებში, ქრომატოფორებში, იმყოფებიან. პიგმენტები სრულიად არ გააჩნიათ ალბინოსურ ფორმებს, რომლებიც თითქმის ყველა ჯგუფში გვხვდება. პიგმენტი მრავალნაირია, რაც ცხოველის კანის ფერს განაპირობებს. ზოგი ქრომატოფორი გარკვეულ პირობებში იცვლის ზომას: იკუმშება ან ფართოვდება. ხანდახან თვით უჯრედში პიგმენტის მარცვლების გადაადგილება ხდება (ცენტრისკენ ან პერიფერიისკენ). ზოგჯერ ქრომატოფორები ამების ფსევდოპოდოუმების მსგავსად ხან გრძელდებიან, ხან კი მოკლდებიან, რაც ნერვების მეშვეობით რეფლექსურად ხორციელდება (ქამელეონი). ყველა ეს ცვლილება განაპირობებს ცხოველის შეფერვის შეცვლას. ფერის ცვლის უნარი გააჩნია მრავალ თევზს (ქამბალეები, სკორპენები და სხვა), მეხეურ ამფიბიებს, ზოგ რეპტილიას. ჩვეულებრივი პიგმენტის შემცველი უჯრედების გარდა, ზოგჯერ არსებობენ გუანინინი. ამოვსებული უჯრედებიც (ირიდოციტები), რომელნიც განაპირობებენ კანის ვერცხლისებრ თუ სადაფისებრ ბზინეარებას. კანის პიგმენტს დაცივითი მნიშვნელობა აქვს. განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია ის, რომ ისინი იცავენ ორგანიზმს მზის ზედმეტი რადიაციის გავლენისგან.

საერთოდ, კანის შემადგენელი ფენების განვითარების ხარისხი ფრიად ცვალებადია. ამფიბიებს ხმელეთის ცხოველთა შორის ყველაზე სუსტად განვითარებული რქოვანი შრე აქვთ, რაც დაკავშირებულია იმასთან, რომ ისინი კანით სუნთქავენ. ძალიან ძლიერაა გარქოვანებული ქვეწარმავლების კანი. ფრინველებს კანი საერთოდ ძალიან თხელი და ნაზი აქვთ. ძუძუმწოვრების კანის აგებულება კი განსაკუთრებით მრავალფეროვანია.

§ 2. კანის ფუნქციები და მათი ევოლუცია

შეიძლება გადაუქარბებლად ითქვას, რომ არც ერთ ორგანიზმს სისტემას არა აქვს ისეთი მრავალფეროვანი ფუნქციები, როგორც კანოვან საფარველს (ინტეგუმენტს). ქვემოთ ჩვენ მხოლოდ ძალიან მოკლედ აღვნიშნავთ კანის უმთავრესი ფუნქციების შესახებ და შევეცდებით წარმოვადგინოთ ევოლუციის ერთობ ზერელე სურათი მაინც.

კანი, რომლის ერთი მთავარი შემადგენელი ნაწილი მრავალშრიანი ეპიდერმისია, უპირველესად სხეულის მექანიკურ დაზიანებათაგან დაცვის ფუნქციას ემსახურება. ეს მექანიკური ფუნქცია უთუოდ კანის უძველესი და, ალბათ, პირველადი ფუნქციაა. ევოლუციის პროცესში იგი სრულყოფასა და ინტენსიფიკაციას განიცდის, რაც კანის სპეციალური დაცვითი დერივატების წარმოქმნით გამოიხატება. წყლის ხერხემლიანებში მექანიკური ფუნქციის გასრულყოფილებაში წამყვანი როლი სულ უფრო მეტად მეზოდერმაზე გადადის, რაც გამოიხატება კანში მექანიკური ქსოვილების (ჯერ ემალი, შემდეგ დენტინი და ძვალი) წარმოქმნით და, შესაბამისად, ქიცვებისა და გარეგანი ძვლოვანი ჯავშნის ჩამოყალიბებით. ხმელეთზე, როდესაც ეს ძვლოვანი სტრუქტურები დამამძიმებელი და შემადგენელი ხდება ცხოველისათვის, მექანიკური ფუნქციის ინტენსიფიკაცია ეპიდერმისის ხარჯზე ხდება: ეპიდერმისი რქოვანდება და ქერცლებს ქმნის. რქოვანი საფარველის გაჩენა, რომელიც საკმაოდ დიდი სიმაგრესთან ერთად მნიშვნელოვანი სიმსუბუქით, დრეკადობით, ამავე დროს, წყლისა და სითბოს ცუდი გამტარობით ხასიათდება, უმნიშვნელოვანესი ნაბიჯი იყო ხერხემლიანების ევოლუციაში. ცხადია, ბუმბულისა და თმის მსუბუქი და რბილი სამოსელის გაჩენით, რაც უმთავრესად სხვა ფუნქციით იყო განპირობებული (თერმორეგულაცია), კანის მექანიკური დაზიანებისგან დაცვის ფუნქცია კიდევ უფრო მეტად გასრულყოფილდა. რაც შეეხება კორიუმს, იგი თავის ელასტიკურობის გამო კანს გაგლეჯისგან იცავს.

კანის მეორე, უაღრესად მნიშვნელოვანი ფუნქციაა მისი მონაწილეობა ორგანიზმის წყლის ბალანსის დაცვაში. წყლის ხერხემლიანებში, სახელოდობრ, მტკნარი წყლის თევზებში კანი თავისუფლად ატარებს წყალს როგორც გარედან სხეულში, ისე სხეულიდან გარეთ. ეს გასაგებიცაა, რადგანაც წყალში მცხოვრები ორგანიზმისათვის წყლის დიდძალი რაოდენობის დაკარგვა არც შეიძლება საშიში იყოს. სულ სხვა რამეს ვხედავთ

ხმელეთზე. ამფიბოზები ჯერ კიდევ იმდენადაა დაკავშირებული წყალთან, რომ მათი კანი წყლის რეგიონში მონაწილეობის მხრივ თევზების კანისაგან არსებითად არ განსხვავდება. მაგრამ უმაღლეს ხერხემლიანებში კანის მნიშვნელობა, როგორც წყლის აორთქლებისგან დამცველი ორგანოსი, უზომოდ დიდია. რეპტილიების გაჩენისას უალრესად მშრალი პირობები იყო, რის გამოც კანში გამომშრობის თავიდან ამცილებელი თვისებების გამომუშავებას გადამწყვეტი მნიშვნელობა ჰქონდა. ეს თვისებები გამოიხატა ეპიდერმისის გარქოვანებით. ასე რომ, ეპიდერმისის გარქოვანების პირველადი დანიშნულება უთუოდ წყლის ბალანსის დაცვა იყო, მექანიკური ფუნქციისათვის ამ თვისებების მნიშვნელობა კი მეორეული. წყლის რეგიმისათვის კანის მნიშვნელობა საინტერესო ცდებითაა დასაბუთებული. კერძოდ, ამფიბიებისა და თევზების წონა წყალში მატულობს (რაც კანიდან სხეულში წყლის შესვლას მოწმობს), ხელიკისა კი — თითქმის არა. მეორე მხრით, გატყავებული ხელიკის წონა ჰაერში დაახლოებით ისევე იცვლებოდა (იკლებდა), როგორც ტრიტონისა, მაშინ, როცა გაუტყავებელი ხელიკის წონა თითქმის არ იცვლებოდა. ამრიგად, შეიძლება ითქვას, რომ კანი წყლის ხერხემლიანებში წყლის შთანთქმის ორგანოს როლს ასრულებს, ხმელეთის ხერხემლიანებში კი წყლის დაკარგვისაგან დამცველი ორგანოსაა.

უალრესად მნიშვნელოვანია კანის როლი თერმორეგულაციაში. ცხადია, განსაკუთრებით დიდია კანის ამ ფუნქციის მნიშვნელობა ჰომოიოთერმული ცხოველებისთვის (ფრინველებისა და ძუძუმწოვრებისთვის), მაგრამ გარკვეული მნიშვნელობა მას უკვე რეპტილიებისთვისაც აქვს. კანის თერმორეგულატორული ფუნქცია განპირობებულია ეპიდერმისის გარქოვანებით. რქოვანი ნივთიერება ძალიან ცუდად ატარებს სითბოს და, ამიტომაც, გარქოვანებული ეპიდერმისი მნიშვნელოვანი იზოლატორია, რომელიც იცავს სხეულის ტემპერატურის მუდმივობას. კანის თერმოიზოლაციური ფუნქცია უალრესად ინტენსიფიცირდება ნაკრტენისა და თმის წარმოქმნით, რომელთა მოწყობილობა, როგორც ვიცი, უზრუნველყოფს მაქსიმალურ თერმოიზოლაციას. სითბოს დაკარგვის ანაირი უშუალო შეზღუდვის გარდა, კანი მონაწილეობს თერმორეგულაციაში თავისი, უკვე განხილული, წყლის მიმოცვლის მარეგულირებელი ფუნქციის მეშვეობით. ამ ტიპის თერმორეგულატორული ფუნქცია თავს იჩენს პირველად რეპტილიებში. ექსპერიმენტულად იქნა დადასტურებული, რომ დაბალი ფარდობითი სინესტის მქონე აკროსფეროში ამფიბიების სხეულის ტემპერატურა ძლიერ განსხვავდება გარემოს ტემპერა-

ტურისაგან, მაგრამ თითქმის ემთხვევა მას მალალი სინესტის ატმოსფეროში. რეპტილიებს ნესტიან ჰაერში აღენიშნება სხეულის ტემპერატურის ნიცირედი ვადიდება. ეს აიხსნება ამ ცხოველების კანის თავისებურებით. რეპტილების რქოვანი ეპიდერმისი ზღუდავს წყლის აორთქლებას და უზრუნველყოფს სხეულის უფრო კონსტანტურ ტემპერატურას, ვიდრე ანფიბიებში. ამრიგად, რეპტილიებში წყლის არაგამტარი კანის განვითარება თერმორეგულატორული მექანიზმის ევოლუციის უმნიშვნელოვანესი ეტაპი იყო. კანის ამ თვისებამ რეპტილიებს საშუალება მისცა წყლის მაქსიმალური დეფიციტის პირობებში (უდაბნოებში) არსებობისა. წყლის რეციმის რეგულაციის გზით თერმორეგულაციაში მონაწილეობის ფუნქცია ძუძუმწოვრებში თავისებურად განხორციელდა. აქ კანმა კვლავ შეიძინა წყლის ინტენსიური აორთქლების უნარი, ოღონდ უკვე თვით კანის ელემენტების აქტიური მონაწილეობით, სახელდობრ, საოფლე ჯირკვლების მოქმედებით. საოფლე ჯირკვლების მიერ წყლის ინტენსიურად აორთქლების გამო ხდება კანისა და მთელი სხეულის გაგრილება და, ამრიგად, გადახურებისაგან დაცვა. უნდა აღინიშნოს კი, რომ ოფლის გამოყოფა ყველა ძუძუმწოვარს ერთნაირად არა აქვს განვითარებული. მონოტრემებსა და მღრღნელებს საოფლე ჯირკვლები სულაც არა აქვთ, ზოგ ძუძუმწოვარს ისინი მარტოოდენ სხეულის განსახლვრულ ადგილებზე გააჩნია (კატებს, ძაღლებს, მაიმუნებს, ზღარბებს ისინი მარტო ლანჩებზე აქვთ). მტაცებლებში, საერთოდ, ოფლის გამოყოფა მნიშვნელოვან როლს არ ასრულებს. ოფლის გამოყოფით თერმორეგულაცია განსაკუთრებით მალალ ხარისხს მაიმუნებსა და ადამიანში აღწევს. როგორც ითქვა, ფრინველებისა და უმალღესი ძუძუმწოვრების ჰომოიოთერმულობის გამომუშავებაში დიდი მნიშვნელობა ჰქონდა ბუმბულისა და თმის განვითარებას, რომლებიც სითბოს ძალიან ცუდად ატარებენ. საინტერესოა, რომ გაპარსულ ბაჭიას, ნორმალურისგან განსხვავებით, გარემოს ტემპერატურის 20°-მდე დაცემისას აღარ ძალუძს სხეულის ტემპერატურის დონეზე შენარჩუნება. ასევე, გაპურულ ფრინველთა ორგანიზმში ძლიერდება ნივთიერებათა ცვლა (ქათამში 54%-მდე, ბატში 78%-მდე), რაც დაკავშირებულია თერმობროდუქციის გაზრდასთან. საყურადღებოა, რომ ბარტყიან ფრინველთა შიშველი ბარტყები ბუმბულით შემოსვამდე არსებითად პოიკილოთერმულნი არიან. თერმორეგულატორული მნიშვნელობა აქვს არა მარტო ეპიდერმისს, არამედ კანის მეზოდერმულ ნაწილსაც, კერძოდ, კანქვეშა ცხიმოვან შრეს. ეს განსაკუთრებით წყლის ძუძუმწოვართ ეხება (ვეშაპისებრნი), რომელთაც ბალნო-

ვანი სამოსელი დაკარგული აქვთ: მათი ძლიერ განვითარებული კანქვეშა ქონის შრე უმნიშვნელოვანესი საშუალებაა სითბოს გაცემის ძლიერი შეზღუდვისთვის.

კანის ერთ-ერთი უძველესი ფუნქციაა გაზთა ცვლაში ანუ სუნთქვაში მონაწილეობა. ეს ფუნქცია განსაკუთრებით მკვეთრად უმდაბლეს ხერხემლიანებში, კერძოდ, თევზებსა და ამფიბიებშია გამოხატული. მაგალითად, ექსპერიმენტულად იქნა დადგენილი, რომ ლაყუჩების ხელოვნურად გამოთიშვისას *Misgurnus fossilis* თევზის მთელი სუნთქვის 80% კანით სუნთქვაზე მოდის. კანით სუნთქვას უარესად დიდი მნიშვნელობა აქვს ახლადგამოჩეკილი თევზებისათვის, რომელთაც სასუნთქავე ორგანოები ჯერ განვითარებული არა აქვთ. საერთოდ თევზების კანოვანი სუნთქვა ერთობ დამოკიდებულია მათი ეკოლოგიისგან. პრივილენიისა და სტრელცოვას გამოკვლევებით. შეიძლება ამ მხრივ თევზების სამი ჯგუფი განვასხვაოთ ერთმანეთისგან. პირველ მათგანს შეადგენენ თბილი, მდორე წყლის პირობებში ენგზადის მუდმივი დეფიციტისადმი ადაპტირებული თევზებო (კობრი, კარასი, ლოქო, ანგალა), რომელთა საერთო სუნთქვაში კანით სუნთქვას დიდი პროცენტი უჭირავს (17—22%, ზოგჯერ 42—80%). დადგენილ იქნა, რომ ენგზადის დეფიციტისას კანით სუნთქვა უფრო ინტენსიური ხდება. ძალიან დიდაა კანის სუნთქვითი ფუნქციის მნიშვნელობა ამფიბიებშიც. ძუძუმწოვრებისაგან განსხვავებით, ამფიბიების კანის ფართობი მეტია ფილტვებისაზე: ამფიბიების ფილტვების ზედაპირის შეფარდება კანის ზედაპირთან არის 2:3, ხოლო ძუძუმწოვრების ფილტვის ზედაპირი კანისას 50—100-ჯერ ჰარბობს. ფილტვებამოკლილი ამფიბიები დიდხანს ცოცხლობენ. თუკი მათ კანით სუნთქვას გამოვუთიშავთ (მაგალითად, ზეთში ჩაშვებით) ისინი კვდებიან. კოშტოიანცმა და მიტროპოლიტანსკაიამ თეთრ აქსოლოტლს ამოაცალეს ფილტვები და შემდეგ თირკოიდინით იმოქმედეს ზასზე, რამაც გამოიწვია ლაყუჩების ატროფია და საერთოდ მეტამორფოზის დამახასიათებელი სხვა ცვლილებები. ცდის შედეგად ცხოველის კანი მთავარ სასუნთქავ ორგანოდ იქცევა. ეს იმიტაც საბუთდება, რომ ცხოველი სულ წითელი ხდება, რაც შედეგია კანის კაპილარების ქსელის ძლიერი განვითარებისა და, ესე იგი, კანოვანი სუნთქვის ინტენსიფიკაციისა. კანის მონაწილეობა სუნთქვაში განსაკუთრებით ძლიერდება იმ პერიოდებში, როცა იზრდება ენგზადის მოთხოვნილება. კერძოდ, ბეწვებიანი ბაყაყის (*Astylosternus robustus*) მამლებს განაყოფიერების პერიოდში უჩნდებათ მრავალ-

რიცხოვანი კანოვანი ბეწვისებრი გამონახარდები, ძალიან მდიდარი კაპილარებით, განსაკუთრებით უკანა კიდურების მიდამოში, რაც საგრძნობლად აღიღებს სასუნთქავე ზედაპირს. ამფიბიების კანის მონაწილეობა სუნთქვაში განაპირობებს კანის უალრეს სიპლიდრეს ლორწოვანი ჯირკვლებით. ეს უზრუნველყოფს კანის მუდმივ სისველეს, რაც აუცალებელია ჰაეროვან გარემოში კანით სუნთქვისთვის. ზოგ კუდიან ამფიბიას, კერძოდ, უფილტვო სალამანდრებსა (Plethodontidae) და ბრჭყალებიან ტრიტონს (Onychodactylus) სრულიად ატროფირებული აქვთ ფილტვები და ისინი მხოლოდ და მხოლოდ კანით სუნთქავენ. უმაღლეს ხერხემლიანებში, კანის გარქოვანებასთან დაკავშირებით, კანით სუნთქვა სრულიად უმნიშვნელო ხდება, რაც კომპენსირდება ფილტვების გასრულყოფილებით. მაგრამ ცალკეულ შემთხვევებში, კერძოდ, იმ ქვეწარმავლებში, რომელნიც წყალში ცხოვრობენ, კანით სუნთქვა მაინც საკმაოდ დიდ როლს ასრულებს. ეს განსაკუთრებით წყლის გველებშია გამოხატული. მტკნარი წყლისა და ზღვის გველებს კორიუმში, ეპიდერმისის ქვეშ, კერძოდ, ქერცლების ქვეშაც, მდიდარი კაპილარული წნული აღმოაჩნდათ. საინტერესოა, რომ იმ გველებს, რომლებიც წყლიდან ხშირად გამოდიან ხმელეთზე (Platyrus colubrinus), კანის კაპილარული წნული უფრო სუსტად აქვს განვითარებული. ამრიგად, ზოგ სპეციალიზებულ ფორმას, რომლებიც მეორეულად წყალს დაუბრუნდნენ, კანი ისევ ექცევა დაპატივით სასუნთქავე ორგანოდ. ტიპიურ რეპტილიებს კი, რომელთაც სქელა რქოვანი ეპიდერმისი გააჩნიათ, კორიუმში ძალიან ღარიბი აქვთ კაპილარებით. საინტერესოა, რომ კანოვანი სუნთქვის უნარის დაკარგვა ქვეწარმავლებში კომპენსირებულია არა მარტო ფილტვების პროგრესული განვითარებით, არამედ სისხლის ტუტოვანი რეზერვის მკვეთრი გადიდებითაც, რაც უზრუნველყოფს სისხლის ენაგზადის დაკავშირების უნარის ძლიერ გადიდებას. ფრინველებსა და ძუძუმწოვრებში კანის მონაწილეობა სუნთქვაში უალრესად უმნიშვნელოა. ამას აშკარად ადასტურებს ის ციფრებიც, რომლებიც გვიჩვენებენ ფილტვისა და კანის ფართობის შეფარდებას ძუძუმწოვრებში; მაგალითად, ადამიანის კანის ზედაპირი უდრის დაახლოებით ფილტვების ზედაპირის $\frac{1}{55} - \frac{1}{70}$. ფილტვების ზედაპირის უზომოდ გადიდებას ძუძუმწოვრებში მოყვა ის, რომ გაზთა ცვლა აქ თითქმის მთლიანად ფილტვებით ხორციელდება და სუნთქვის ფუნქციაში კანი სულ უმნიშვნელო როლსდა ასრულებს: მაგალითად, ადამიანის მთელ გაზთა ცვლაში კანის წვლილი სულ 1% -ს შეადგენს. ამრიგად, კანის ახალი მორფოფიზიოლოგიური თვისებების განვითარებამ

(გარქოვანება, ქერცლები, ბუმბული, თმა, ცხიმოვანი ფენა) გამოიწვია ის, რომ კანი უშუალოდ აღარ მონაწილეობს სუნთქვაში. მაგრამ იმის შედეგად, რომ კანი უმნიშვნელოვანეს თერმორეგულატორულ ორგანოდ იქცა, იგი არაუშუალოდ მაინც დაკავშირებული აღმოჩნდა გაზთა ცვლის პროცესებთან.

დიდია კანისა და მისი დერივატების როლი ექსკრეციისა-შიც. კანის ექსკრეტორული ფუნქციის გამოხატულებას უკვე ისიც წარმოადგენს, რომ ზღვის თევზებში ლაყუნები, რომელთა წარმოქმნაში ექტოდერმა საკმაოდ დიდ როლს ასრულებს, ნივთიერებათა ცვლის პროდუქტებსა და მარილებს გამოყოფენ. თვალსაჩინოა კანის ექსკრეტორული როლი ხმელეთის ხერხემლიანებშიც. ეს უპირველესად გამოიხატება ეპიდერმისში და სპეციალურ რქოვან წარმოქმნებში ცილოვანი ცვლის პროდუქტების, სახელობრ, კერატინის დიდი რაოდენობით დაგროვებით. გარქოვანებული ეპიდერმისის მოცვლა, აგრეთვე, ნაკრტენის და თმის ცვენა ამ აზოტოვანი ცვლის პროდუქტებისგან გათავისუფლებასა და, ამრიგად, თავისებურ ექსკრეტორულ პროცესს წარმოადგენს. ამასთან დაკავშირებით, საინტერესოა ის ფაქტი, რომ ადამიანის ფრჩხილის სარეკლის კაპილარები (ეგრეთ წოდებული არტერიულ-ვენური ანასტომოზები) საგრძნობლად გვანან თირკმლების გორგლების კაპილარული წნულების კაპილარებს. კანის გამომყოფმა ფუნქციამ უმაღლეს დიფერენცირებას მიაღწია ძუძუმწოვრებში საოფლე ჯირკვლების განვითარებისას. საოფლე ჯირკვლების საერთო ზედაპირი ძალიან დიდია, ადამიანში იგი 500—600-ჯერ ჭარბობს კანის ზედაპირს. ოფლი ჩვეულებრივ შეიცავს ზოგ ექსკრეტორულ ნივთიერებას და შედგენილობით შარდს უახლოვდება. იგი შეიცავს შარდოვანას, შარდის მჟავას, კრეატინს, ქლოროვან ნატრიუმს. ცხიმოვან მჟავებს, სერინს. ორგანიზმში სხვადასხვა უცხო ნივთიერებების შეყვანისას, ისინი ოფლშიც ჩნდებიან. ადამიანი დღე-ღამეში გამოყოფს 800—1000 კგ სმ ოფლს, რაც ესაბამება 2 გ ქლოროვან ნატრიუმს და 1 გ აზოტს. ზოგიერთი პათოლოგიური პროცესის დროს, თირკმლების ფუნქციის მოშლისას და სისხლში შარდოვანის დიდი რაოდენობით გაჩენისას, შარდოვანის რაოდენობა ძლიერ იმატებს ოფლშიაც. სხვადასხვა პირობებში, როგორცაა გაძლიერებული კუნთოვანი მუშაობა, მაღალი ტემპერატურის გავლენა, იცვლება როგორც ოფლის რაოდენობა, ისე მისი შემადგენლობაც. ამრიგად, ოფლის გამოყოფა, რაც ხორციელდება კანის სპეციალიზებული დერივატების — საოფლე ჯირკვლების — მეშვეობით, ნივთიერებათა ცვლის

პროდუქტების, მარილებისა და წყლის ტიპური თირკმლისგარეშე ექსკრეტორული პროცესია.

კანი სხვადასხვა ორგანული და არაორგანული ნივთიერებების დაგროვების ადგილია. ჩვენ უკვე ვნახეთ, რომ მასში უდიდესი რაოდენობით გროვდება აზოტოვანი ცვლის პროდუქტები. ეპიდერმისში დიდი რაოდენობითაა ეგრეთ წოდებული ეპიდერმალური პროტეინები (სკლეროპროტეინები). ამ ჯგუფს ეკუთვნის კერატინი, რომელიც იმყოფება თვით ეპიდერმისშიც და მის დერივატებშიც (ქერცლი, ბუმბული, თმა). კანში პროტეინების დიდი რაოდენობით არსებობის გამო, კანი აზოტოვანი ნივთიერებებით ერთერთი ყველაზე უფრო მდიდარი ნაწილია სხეულში. კორიუმში გროვდება სხვა ცილოვანი ნივთიერებებიც, კერძოდ, ელასტინი და კოლაგენი, რომლებიც აქ ბოქვებს ქმნიან. ეს ბოქვები უზრუნველყოფენ კანის ელასტიკურობას და მის დაცვას გაგლეჯისაგან. ნივთიერებათა ცვლის პროცესში წარმოქმნილ ნივთიერებათა დაგროვების თავისებური პროცესია პიგმენტების წარმოქმნაც. სახელდობრ, მელანინის სინთეზის საფუძველია ამინომჟავა თიროზინი, რომელიც ცილოვანი მიმოცვლის პროცესში წარმოიქმნება. კანი წარმოადგენს არაორგანული ნივთიერების დეპოსაც: მაგალითად, ორგანიზმში შესული ქლორის საერთო რაოდენობიდან 30—60% კანში გროვდება. სისხლში ქლორის ნაკლებობისას, მაგალითად, სისხლის დაკარგვისას, ქლორი კანიდან გადადის სისხლში. პირიქით, მტკნარი წყლის თევზების ქლორირებულ წყალში მოთავსებისას მათ კანში გროვდება დიდი რაოდენობით ქლორი, რაც ორგანიზმს ჰიპერქლორემიისგან იცავს. ბოლოს უნდა აღინიშნოს, რომ კანი თვით სისხლის დეპოცაა. კორიუმში მყოფ კაპილარებში, ბარკროფტის გამოკვლევებით, მთელი სისხლის 10% იმყოფება მარაგის სახით. კანქვეშა ცხიმოვანი ფენა კი ორგანიზმისთვის ცხიმის მნიშვნელოვანი დეპოა.

ჩვენ ზემოთ აღვნიშნეთ, რომ კანს მექანიკური დაცვის ფუნქცია აქვს. მაგრამ მისი დაცვითი ფუნქცია ამით არ იფარგლება. მასში პიგმენტების არსებობის გამო იგი იცავს ორგანიზმს სინათლისმიერი გაღიზიანებისგან. პიგმენტი შთანთქავს სინათლურ ენერგიას, რითაც იცავს შიგნით მყოფ შრეებს მოკლეტალღიანი სხივებისგან. ცნობილია, რომ მზის სხივების ზეგავლენით ადამიანის კანი მუქდება, რაც დაცვითი რეაქციაა. მართალია, სინათლის ენერგიის შთანთქმისას კანი ძლიერ ხურდება, მაგრამ ეს კომპენსირდება ოფლის გამოყოფის გაძლიერე-

ბით, რაც ხდება კაპილარების გაფართოების და საოფლე ჯირკვლების სტიმულაციის შედეგად (შესაძლოა, რეფლექსურად).

კანი, კერძოდ ეპიდერმისი, იცავს ორგანიზმს მასში გარემოდან უცხო ნივთიერებათა და ინფექციების შეჭრისაგან. უმდაბლესი ხერხემლიანების კანი ნაწილობრივ მაინც გამტარია, მაგრამ ხმელეთის ხერხემლიანების კანი ამ უნარს კარგავს. მაგალითად, ძუძუმწოვრების კანი უმნიშვნელო რაოდენობით ატარებს წყალს და ეანგზადს, თუმცა ამის მექანიზმიც არაა საესებით გარკვეული. კანში აღწევს ციანის შეავა და გოგირდწყალბადი, დიოქსანი, ზოგი მძიმე მეტალების შეავები და მარილებიც. მაგრამ ეს ნივთიერებები როგორც ჩანს, თმის პარკებიდან და საოფლე ჯირკვლებიდან უნდა შედიოდნენ კანქვეშ, თვით ეპიდერმისი კი მათ არ უნდა ატარებდეს. ასევე გაუვალთა ეპიდერმისი ინფექციური ფაქტორებისთვის. თევზებსა და ამფიბიებში დაცვითს როლს ამ მარც ასრულებს ლორწო, რომელსაც კანი კარბად გამოყოფს, ხმელეთის ხერხემლიანებში კი — ეპიდერმისის რქოვანი შრე. რქოვან შრეს, მასში ცხიმოვანი შეავების არსებობის გამო, შეავე რეაქცია აქვს ($pH=4,5-5$), რაც დამლუბველია ბაქტერიებისათვის. მალპიგის შრის რეაქცია უკვე ტუტეა, რის გამოც დაზიანებულ ეპიდერმისში ბაქტერიები ადვილად იჭრებიან. საღ კანში მიკრობების შეღწევა, როგორც ჩანს, თმის პარკებიდან (როცა მათში ცხიმის ნაკლებობაა) და საოფლე ჯირკვლებიდან ხდება. ვირუსები კი (მაგალითად, ყვავილის) თვით ეპიდერმისშიც უნდა ატანდნენ. ამავე დაცვითი ფუნქციის გამოვლინებად უნდა ჩაითვალოს ისიც, რომ კანში აღინიშნება ანაფილექსიური რეაქციები.

დასასრულ, კანი უმნიშვნელოვანესი გრძობათა ორგანოა. მასში იმყოფებიან ტაქტილური, ტემპერატურული და ტკივილის აღმქმელი რეცეპტორული უჯრედები ან სპეციალური სხეულები, რომლებსაც მგრძობიარე ნერვული დაბოლოებები უკავშირდებიან.

§ 3. კანისხული ჯირკვლების განვითარება, აგებულება და ევოლუცია

ეპიდერმისის უჯრედებს სეკრეციის უნარი გააჩნიათ. მისი უჯრედების სეკრეტი, ძირითადად, ლორწოა, მაგრამ ხშირად სპეციალიზებული ხასიათის სეკრეტიც გამოიყოფა ხოლმე. ევოლუციის ადრეულ ეტაპებში სეკრეტორული ფუნქცია სრულდება ეპიდერმისის ცალკეული უჯრედების მიერ (ჯირკვლოვანი უჯრე-

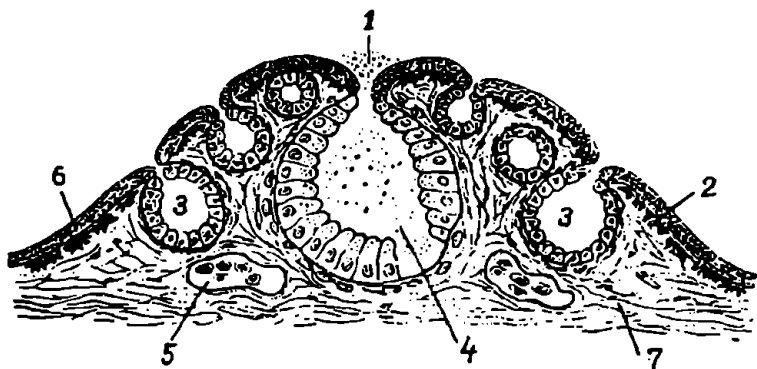
დები), მაგრამ შემდეგ ეს ჯირკვლოვანი უჯრედები სპეციალურ მრავალუჯრედოვან ორგანიზებად ერთიანდებიან, რომელთაც ჯირკვლები ეწოდება. როგორც ყველა რთული ორგანიზების შექმნაში, კანისეული ჯირკვლების შექმნაშიც მეტნაკლებად მონაწილეობს რამდენიმე წყაროდან წარმოშობილი მასალა, მაგრამ მთავარი, სეკრეტორული ნაწილი მათში ყოველთვის ექტოდერმულია და ეპიდერმისის დერევატს წარმოადგენს.

ციკლოსტომებს, სელაქიებსა და ძელოვან თევზებს ნამდვილი ჯირკვლები არ გააჩნიათ. მათს ეპიდერმისში გაფანტულია სხვადასხვა სახის სპეციალიზებული ჯირკვლოვანი უჯრედები, რომლებიც უშეტესად ლორწოს გამოყოფენ. ხშირად ასეთ ჯირკვლოვან უჯრედებს ერთუჯრედოვან ჯირკვლებსაც უწოდებენ. ასეთივე ჯირკვლოვანი უჯრედები გააჩნიათ ამფიბიების ლარვებს, მაგრამ მეტამორფოზის შემდეგ ისინი ქრებიან. აუარებელია ჯირკვლოვანი ლორწოს მომცემი უჯრედები ციკლოსტომების კანში. მიქსინების ეპიდერმისში მათ უჯრედების საერთო რაოდენობის ნახევარი უჭირავთ, ძალიან ბევრია ჯირკვლოვანი უჯრედები თევზების კანშიც. როგორც ითქვა, ჯირკვლოვანი უჯრედების ფორმა ერთობ მრავალნაირია. ყველაზე ხშირია ჩვეულებრივი ფილისებრი ლორწოვანი უჯრედები, რომლებიც უშუალოდ ეპიდერმისის ზედაპირზე იხსნებიან. გვხვდება ხოლმე სხვანაირი უჯრედებიც. მაგალითად, ეპიდერმისის უფრო ღრმა ფენებში იმყოფებიან სფერული უჯრედები, რომლებშიაც მარცვლოვანი შიგთავსია. ეს უჯრედები, როგორც ჩანს სეროზულ სეკრეტს გამოყოფენ უშუალოდ ეპიდერმისის ზედაპირზე კი არა, არამედ უჯრედთშორის სივრცეებში. იგივე უნდა ითქვას მესამე ტიპის ჯირკვლოვანი უჯრედების შესახებაც, რომლებიც აგრეთვე ღრმა შრეებში იმყოფებიან, მათ აყირავენ ული კოლების ფორმა აქვთ და ამ კოლების ყელით ისინი ბაზალურ მემბრანამდე აღწევენ. ნამდვილი მრავალუჯრედოვანი ჯირკვლები წყლის ხერხემლიანთ არა აქვთ. ის რთული ჯირკვლოვანი კომპლექსები, რომლებიც ზოგჯერ კანზე ვითარდებიან, არსებითად, ასეთივე ჯირკვლოვანი უჯრედების გროვებს წარმოადგენენ. სპეციალიზებული ჯირკვლოვანი უჯრედების გროვები ზოგ თევზებში შხამს გამოყოფენ (ტრაქინუსი და მრავალი სხვა თევზი). ერთუჯრედოვანი ჯირკვლების კომპლექსს წარმოადგენენ საშუქი ორგანიზებიც, (ფორტოფორები), რომლებითაც აღქურვილია ზოგი სელაქია (Spinacidae ოჯახიდან) და ზოგი ძელოვანი თევზი (Scopelidae ოჯახიდან). ეს ორგანიზები შეიცავენ ჯირკვლოვანი ხასიათის უჯრედების ფენას, რომელიც სხე-

ულისკენ მიქცეულ მხარეს დაფარულია გუანინის შემცველი შემართებელქსოვილოვანი ამრეკლი შრითა და პიგმენტური შრით. გარეთკენ მიქცეულ მხარეს ხშირად ვითარდება გამჭვირვალე, ლაბისებრი სხეული, რომელიც ლინზის ფუნქციას ასრულებს და სხივებს კრებს. მის ირგვლივ ზოგჯერ სპეციალური ამრეკლი რეფლექტორიცაა, რომელიც შედგება შიგნითა ზედაპირზე პიგმენტური ფენით დაფარული ჩაზნექილი სარკეებისაგან. ფოტოფორები იძლევიან შუქს, რომელიც აღწერილი დამხმარე მოწყობილობების მეშვეობით ძლიერდება და გამოსხივდება ხოლმე.

კანის ნამდვილ მრავალუჯრედოვან ჯირკვლებს პირველად ამფიბიებში ვხვდებით. ეს ჯირკვლები ვითარდებიან ემბრიონალურ და ლარვულ პერიოდში, მაგრამ ფუნქციონირებას იწყებენ მხოლოდ ნეტამორფოზის შემდეგ, როცა ჯირკვლოვანი უჯრედების ატროფია ხდება. ამ ჯირკვლების განვითარების დაწყებისას ეპიდერმისის ბაზალური შრე გარკვეულ უბნებში ინტენსიურად მრავლდება და კომპაქტური მომრგვალო სხეულის სახით ჩაიზრდება მეზენქიმაში. ნეტამორფოზის დროისათვის ამ უჯრედოვან გროვებში ჩნდება ცენტრალური ღრუ, მისი კედლის შემქმნელი უჯრედები ერთ შრედ ლაგდებიან და კუბურ ფორმას იღებენ. ამრიგად, ამფიბიების კანისეული ჯირკვლები მარტივი პარკისებრი სხეულებია. მათი ღრუ გარეთ იხსნება ვიწრო არხით, რომელიც ეპიდერმისის უჯრედებს შორის შუალედს წარმოადგენს. ასე რომ, ამ ჯირკვლებს თავისი კედლით აღქურვილი სპეციალური სადინარი არ გააჩნია. გარედან (კორიუმის მხრიდან) ჯირკვალი დაფარულია მერიდიანულად განლაგებული ნაზი გლუვკუნთოვანი უჯრედების თხელი შრით. ასეთივე უჯრედები ბლონადაა გაფანტული, საერთოდ, ამფიბიების კორიუმში. მათი თავისებურება ისაა, რომ ისინი ექტოდერმიდან წარმოქმნილად ითვლებიან. ეს ხერხეზლიანებში ერთადერთი შემთხვევაა, როცა კუნთები ექტოდერმიდან ვითარდება, ამფიბიების ჯირკვლების უმრავლესობა ლორწოს გამოყოფს. ამფიბიების კანში ამ ჯირკვლების უალრესად დიდი რაოდენობით არსებობის გამო, კანი მუდამ სველია, რასაც ძალიან დიდი მნიშვნელობა აქვს. ჯერ ერთი, ლორწოს გარსი იცავს სხეულს გამოშრობისგან, რაც ერთობ მნიშვნელოვანია, თუ გავითვალისწინებთ, რომ ამფიბიების კანი ძალიან სუსტადაა გარქოვანებული. მეორე, შეიძლება ითქვას, მთავარი მიზეზი იმისა, რომ ამფიბიების კანმა ლორწოს ინტენსიური გამოყოფის უნარი შეინარჩუნა, ისაა, რომ ამფიბიები კანით სუნთქავენ. სუნთქვისთვის კი აუცილებელია სველი ზედაპირი. ამფიბიების ფილტვები ჯერ კიდევ ძალიან პრი-

მიტიულია და კანის სისველეს მათთვის არსებითი მნიშვნელობა აქვს. ლორწოს როლი ისიცაა, რომ იგი ხელს უშლის ორგანიზმში პარაზიტებისა და სხვა სახის ინფექციის შეჭრას. ჯირკვლების სეკრეტი იცავს ამფიბიებს დიდრონი მტრებისგანაც. ამ მხრივ განსაკუთრებით საყურადღებოა სპეციალიზებული ჯირკვლებიც, რომლებიც უფრო ნაკლებად, ცილოვანი ხასიათის, სეროზულ სეკრეტს გამოყოფენ. ზოგჯერ ეს სეკრეტი შხამიანია. ხშირად ამ ტიპის ჯირკვლები თავმოყრილია დიდ გროვებად, მაგალითად, ყურის უკანა მიდამოში (გომბეშოების და სალამანდრების პაროტიდები). გიმნოფიონებს ანუ ცეცილიებს (უფეხო ამფიბიები) თავისი რგოლოვანი სხეულის რგოლების (სეგმენტების) წინა ნაწილში, ჩვეულებრივი ჯირკვლების გარდა, გააჩნიათ სპეციალიზებული გიგანტური ჯირკვლები.



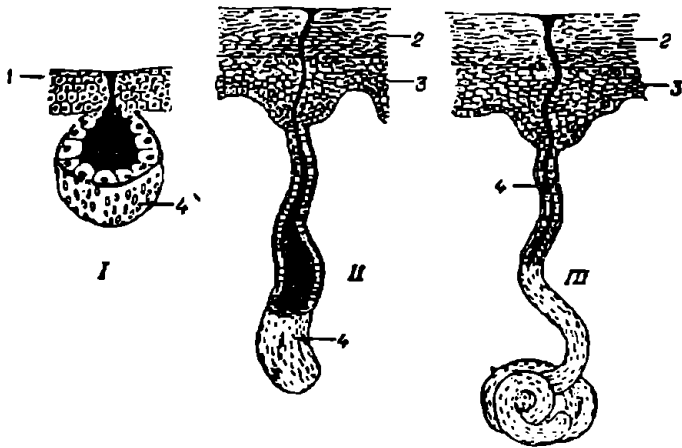
სურ. 6. სალამანდრის კანის კრილი

1. ჯირკვლიდან გარეთ გამოსული სეკრეტი, 2. პიგმენტური შრე,
3. კანის ლორწოვანი ჯირკვლები, 4. კანის შხამიანი ჯირკვალი.
5. გადაქრილი სისხლძარღვები, 6. ეპიდერმისი,
7. კანის ბოქოვანი შრე.

ქვეწარმავლების კანი სრულიად უჯირკვლოა. მხოლოდ ზოგჯერ, გამონაკლისის სახით, ეხედებით ხოლმე სპეციალიზებულ დიდრონ უჯრედებს, რომელთაც განსაკუთრებული ფუნქცია აქვთ. კერძოდ, ნიანგებს გააჩნიათ ქვედა ყბის ორსავე მხარეზე სამუშაო ჯირკვლის ერთი წყვილი, კუბებს კი ასეთივე ჯირკვალი აქვთ კარაპაქსისა და პლასტრონის შეერთების ადგილას, ზოგ მკვლევარს ჯირკვლებად მიაჩნია ხელიკისებრთა დამახასიათებელი ბარძაყის პორებიც. მაგრამ მათი ჯირკვლებად

ჩათვლა ერთობ საეჭვოა. ეს პორები წარმოადგენენ კანის ჩაღრმავებებს, რომელთა ამომდენი უჯრედები რქოვანდებიან და საერთო მასით, რქოვანი ღვრილის სახით გამოიძევებიან ბოლმე გარეთ. როგორც ქვემოთ ვნახავთ, ზოგი მკვლევარი ცდილობდა ეს ორგანოები ძუძუმწოვრების თმის წინაპრად მიეჩნია. ასევე მოკლებულია ჯირკვლებს ფრინველების კანიც. მათ მხოლოდ ერთი ლუწი კურტუმოს ჯირკვალს აქვთ (*glanola pupae*), იგი შედგება მრავალი მილაკისგან, რომლებიც რადიალურად იყრიან თავს ორ საერთო სადინარში. კურტუმოს ჯირკვალს გამოყოფს ცხიმოვან სეკრეტს, რომელიც ნაკრტენის გაპოხვას ენახებოდა. განსაკუთრებით კარგად იგი განვითარებული აქვთ მცურავ ფრინველებს, რის გამოც წყალში მათი ნაკრტენი არ სველდება.

ძუძუმწოვრების კანი უაღრესად მდიდარია ჯირკვლებით. ამრიგად, ამით ისინი ანფიბიებს გვანან და არა რეპტილიებს. ეს უიღ სიძნელეებს უქმნიდა მათი ფილოგენიის გარკვევას. ეს ერთი



სურ. 7. კანის სხვადასხვა ჯირკვლები

- I. ამფიბიის ლორწოვანი ჯირკვალი. II და III. ძუძუმწოვრების საოფლე ჯირკვლები: 1. ეპიდერმისი, 2. რქოვანი შრე, 3. მალილის შრე, 4. მიოეპითელიური ელემენტები.

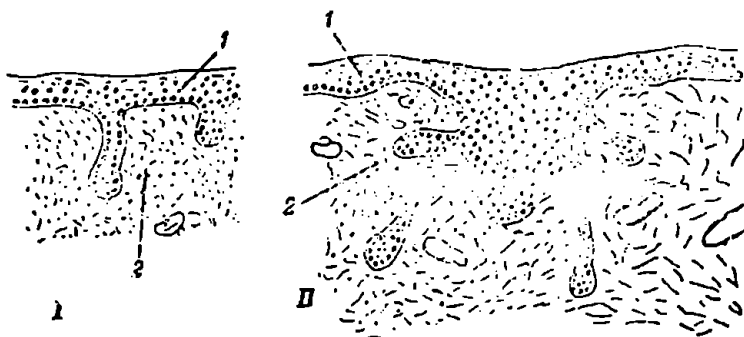
იმ ნიშანთაგანია, რომელიც ზოგ მკვლევართ აიძულებდა ძუძუმწოვრების წინაპრები ამფიბიებშიც კი ეძიათ (ჰაქსლი, მაურერი). მაგრამ დღეს უკვე იმდენი პალეონტოლოგიური მასალაა დაგროვილი, რომელიც აშკარად მოწმობს ძუძუმწოვართა რეპტილიათაგან წარმოშობას (თერიოდონტებისგან), რომ ამ მოსაზრებებს

საყრდენი გამოეცალა. ჯირკვლებით კანის სიმდიდრე კი იმით უნდა აიხსნას, რომ ძუძუმწოვრებისკენ მიმავალი ქვეწარმავლური რტო (თერაფსიდები) ძალიან ადრე გამოეყო პრიმიტიულ რეპტილიებს, რომელთაც ჯერ კიდევ ბევრი რამ ჰქონდათ ამფიბიების ნიშანთაგან. ალბათ, თერაფსიდებს ზოგი ამფიბიური ნიშანი, კერძოდ, ჯირკვლოვანი კანი ბოლომდეც შერჩათ. მათგან კი ეს თავისებურება ძუძუმწოვრებში იმემკვიდრეს.

ძუძუმწოვრების კანისეული ჯირკვლები ყველა ხერხეზლიანთა ჯირკვლებზე უფრო დიფერენცირებულია. აქ გვხვდება როგორც ზოგადი ჯირკვლები, გავრცელებული თითქმის მთელ კანში (ზოგიერთი ადგილის გარდა), ისე სპეციალიზებული ჯირკვლებიც, რომლებიც გარკვეულ ადგილებზეა ლოკალიზებული. აირველ კატეგორიას შეადგენენ საოფლე და ქონის ჯირკვლები, მეორე კატეგორიაში კი, განსაკუთრებით, სარძევე ჯირკვლებია აღსანიშნავი. ამფიბიების ჯირკვლებისგან განსხვავებით, ძუძუმწოვრების კანისეული ჯირკვლები ლორწოს არ პროდუცირებენ. როგორც ქვემოთ ვნახავთ, თავისი განვითარების ხასიათით, ზოგიერთი ანატომიური თავისებურებით და სეკრეციის სახითით ამფიბიების ჯირკვლების ჰომოლოგიური საოფლე ჯირკვლები უნდა იყოს. ქონის ჯირკვლები კი, როგორც ჩანს, თმის ევოლუციასთანაა დაკავშირებული. საოფლე ჯირკვლები და ქონის ჯირკვლები ერთმანეთისგან განსხვავდებიან სტრუქტურითაც და სეკრეციის ხასიათითაც.

საოფლე ჯირკვლების განვითარება ასე ხდება. კანის ექტოდერმული მრის უჯრედები ინტენსიურად მრავლდებიან და კომპაქტური ჩანაზაოდის სახით იჭრებიან მეზენქიმაში. ეს ჩაზრდა ერთობ ღრმად ხდება. შეკდეგ ამ კომპაქტურ ცილინდრში ცენტრალური უჯრედები იშლებიან, ჩნდება არხი, მისი კედლის უჯრედები კუბურ ფორმას იძენენ და ერთ შრედ ლაგდებიან. საბოლოოდ საოფლე ჯირკვალი ძალიან გრძელ და ვიწრო მილს წარმოადგენს, რომლის ბოლო (პთავარი სეკრეტორული განყოფილება) ძლიერაა დაკლანკილი და გორგალს ქმნის. ზოგი უმდაბლესი ძუძუმწოვრის საოფლე ჯირკვლების დისტალური ბოლო დაკლანკილი არაა, არამედ საკმაოდ გაფართოებულია და მთელი ჯირკვალი თითქმის პარკისებრია. ეს ჯირკვლები ძლიერ მოგვაგონებს ამფიბიების ჯირკვლებს. ზოგჯერ (დათვი, ბეჭემოთი) საოფლე ჯირკვალი დატოტვილ მილაკადაა ქცეული. ამრიგად, სტრუქტურით საოფლე ჯირკვლები ტიპური ტუბულარული (მილაკოვანი) ჯირკვლებია. განსაკუთრებით საინტერესოა, რომ კორიუმის მხრიდან ჯირკვლის სეკრეტორული ნაწილი დაფარუ-

ლია გასწვრივ, რამდენადმე ირიბად განწყობილი მიოეპითელური უჯრედებით, რომლებიც გლუვკუნთოვან ფიბრილებს შეიცავენ. ისინი ვითარდებიან იმავე ელემენტებისგან, რომლიდანაც თვით ჯირკვლის კედელი. ამრიგად, როგორც ამფიბიების ჯირკვლების კუნთოვანი ელემენტები, ეს მიოეპითელური უჯრედებიც ექტოდერმული წარმოშობისაა. ისინი ქმნიან აპარატს, რომლის შეკუმშვა ხელს უწყობს სეკრეტის გამოსვლას ჯირკვლიდან. ჯირკვლის მილაკის ღრუ კანის ზედაპირზე გამოდის ვიწრო არხით. ითვლება, რომ ეს არხი, ისევე როგორც ამფიბიების ჯირ-



სურ. 8. ძუძუმწოვრების კანისეული ჯირკვლების განვითარება

I. საოფლე ჯირკვლის ნერგი, II. სარძევე ჯირკვლის ნერგი.
1. ეპიდერმი, 2. კორიონი.

კვლის სადინარი, მოკლებულია სპეციალურ კედელს და წარმოადგენს შუალედს ეპიდერმისის უჯრედებს შორის. მაგრამ ამჟამად არსებობს ცნობები, რომ საოფლე ჯირკვლების გამომყვან არხს საკუთარი, ძალიან თხელი მთლიანი კედელი გააჩნია. საოფლე ჯირკვლები იხსნებიან ან უშუალოდ კანის ზედაპირზე, ან თმის პარკში, ქონის ჯირკვლის ზემოთ. სეკრეტის ხასიათით საოფლე ჯირკვლების უნრავლესობა მეროკრინულია (ესეც აახლოვებს მათ ამფიბიების ლორწოვან ჯირკვლებს): სეკრეტი გროვდება ჯირკვლის უჯრედებში და შემდეგ გამოიყოფა ისე, რომ უჯრედის სხეული სეკრეტის წარმოქმნაზე არ იხარჯება. მაგრამ ზოგ ადგილას (ილია, ყური და სხვა) საოფლე ჯირკვლების სეკრეცია აპოკრინულია: სეკრეტის გამოყოფასთან ერთად უჯრედს სცილდება ციტოპლაზმის ნაწილიც. საოფლე ჯირკვლები ყველა ძუძუმწოვარს აქვს, ძალიან იშვიათი გამონაკლისის გარდა (ვეშაპები, სირენები). ძალიან ცოტა გააჩნიათ ისინი თავ-

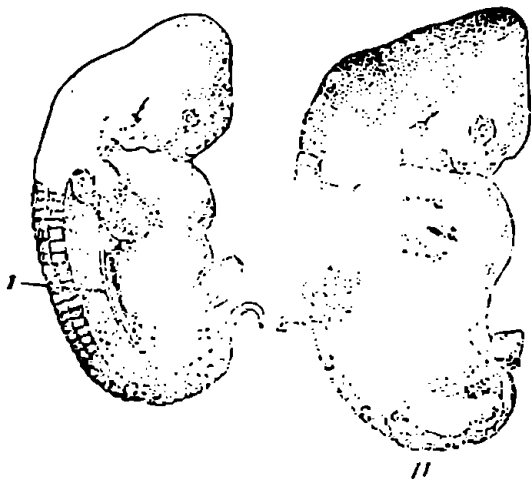
ვებს, ძალღებსა და კატებს. ზოგჯერ სხეულის სხედასხვე ადგილას იქმნება მოდიფიცირებული საოფლე ჯირკვლების გროვები. ჩვეულებრივ, საოფლე ჯირკვლების სეკრეტი (ოფლი) ძალიან თხელია, წყლისებრი, მაგრამ ზოგჯერ სივანაირი შეიძლება იყოს. მაგალითად, ბეჭემოთების ოფლი ლორწოვანია. ხანდახან სქელია და ბლანტი (მაგალითად, ადამიანის ყურის „გოგირდი“). ზოგჯერ იგი ცხიმოვანიცაა. საერთოდ ოფლი უფერულია, მაგრამ ზოგჯერ შეფერილი შეიძლება იყოს (მაგალითად, ბეჭემოთისა და დიდი კენგურუს მამლის ოფლი მოწითალოა). საოფლე ჯირკვლებს ძალიან დიდი მნიშვნელობა აქვთ. ოფლით დიდი რაოდენობით ხდება წყლის გამოყოფა, რითაც თერმორეგულაცია ხორციელდება. ამავე დროს, საოფლე ჯირკვალი ექსკრეციას ემსახურება: იგი გამოყოფს აზოტოვანი ცელის პროდუქტებს; ამასთან, ოფლი წარმოადგენს კანის რქოვანი შრის საცხს. განვითარების ხასიათი, კედლის აღნაგობა, ზოგჯერ პარკისებრი ფორმა, ექტოდერმული კუნთოვანი ელემენტების შრე, სეკრეციის მეროკრინული ბუნება და, შესაძლოა, სპეციალური სადინარის უქონლობაც, უეჭვოდ მოწმობს საოფლე ჯირკვლების და ამფიბიების ლორწოვანი ჯირკვლების ჰომოლოგიურობას.

შეორე ტიპის ჯირკვლები, რომლებიც აგრეთვე მთელ კანზე აქვთ გავრცელებული ძუძუმწოვრებს, ქონის ანუ თებოს ჯირკვლებია. ქონის ჯირკვლები თითქმის ყოველთვის თმასთანაა დაკავშირებული. მათი განვითარება თმის ნერვის დიფერენცირებასთან ერთად ხდება. ეპიდერმისის ბაზალური შრის უჯრედები ინტენსიურად მრავლდებიან და კომპაქტური ეპითელური ცილინდრის სახით ჩაიზრდებიან მეზენქიმაში. ამ ცილინდრს გვერდით უჩნდება აგრეთვე კომპაქტური ბურთისებრი გამონაზარდი, რომელიც სწორედ ქონის ჯირკვლის ნერგია. მის დისტალურ ბოლოზე დამატებითი სფერული გამონაზარდები წარმოიქმნება, პროქსიმალური ნაწილი კი წვრილდება და ჯირკვლის ყელად იქცევა. ამრიგად, ქონის ჯირკვალი ალვეოლარული ანუ მტევნისებრი ტიპისაა. ჯირკვალს სპეციალური ღრუ არ უფითარდება. მისი წარმოქმნა თვით სეკრეციის პროცესში ხდება. სეკრეცია ჰოლოკრინული ტიპისაა: ჯირკვლის უჯრედები განიცდიან ცხიმოვან გადაგვარებას, იშლებიან და ეს დაშლილი უჯრედები წარმოადგენს სწორედ სეკრეტს. უჯრედების ნაწილი იქცევა ცხიმოვან წვეთებად, ნაწილი კი რქოვანდება და თავისებურ რქოვან ქერცლებად იქცევა. ამ წვეთების და ქერცლების შერევით იქმნება სქელი მასა, რომელსაც კანის ქონს ან თებოს უწოდებენ. უჯრედების დაშლისას ჯირკვლის მრავალშრიანი მასის ცენტრალურ ნაწილში ჩნდება ღრუ და

არხი, რომელიც თმის პარკში იხსნება. ჯირკვლის კედელი ყოველთვის მრავალშრიანი რჩება. ქონის ჯირკვლები ემსახურებიან თმის გაპოხვას. ჩვეულებრივი ქონის ჯირკვლების გარდა ხშირად მათი მოდიფიკაციებიც გვხვდება. ისინი თმასთან ალარაა დაკავშირებული და, ჩვეულებრივ, იმყოფებიან კანისა და ლორწოვანი გარსის საზღვარზე (ტუჩებთან, პრეპუციუმზე, კონიუნქტივაზე). ამავე ჯგუფს ეკუთვნის სამუშაე ჯირკვლები (მუშკი), ციბეტინის ჯირკვალი (ვიფერები), პერიანალური ჯირკვლები და სხვა. ამრიგად, ქონის ჯირკვლები განვითარებით, აგებულებით და სეკრეციის ხასიათით ძლიერ განსხვავდებიან საოფლე ჯირკვლებისგან.

§ 4. სარძევე ჯირკვლების განვითარება, აგებულება და წარმოშობა

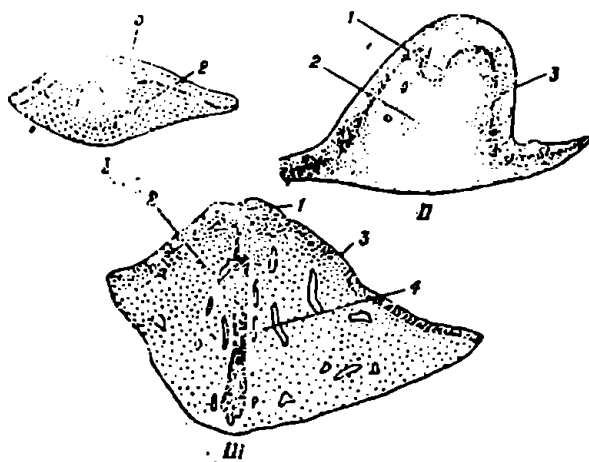
სარძევე ჯირკვლები ძუძუმწოვრების სპეციფიკური ორგანოებია. ისინი კანისეული ჯირკვლების, სახელდობრ, საოფლე ჯირკვლების სპეციალიზაციის შედეგადაა წარმოქმნილი. სარძევე ჯირ-



სურ. 9. სარძევე ჯირკვლების განვითარება
 I. 1,5 სმ სიგრძის ლორის ჩანასახი. II. 1,9 სმ სიგრძის ლორის ჩანასახი. 1. სარძევე ზოლი, 2. სარძევე ბორცვები.

კვლების განვითარება ორივე სქესის ცალეულებში ერთნაირად ხდება. იგი იწყება მალე მას შემდეგ, რაც ემბრიონს კიდურების ნასახები უჩნდება. წინა და უკანა კიდურის ნასახის შემაერთებელ

ბაზზე ექტოდერმის (ემბრიონალური ეპიდერმისის) უჯრედები ძლიერ მალღებიან და წარმოიქმნება გასქელებული ექტოდერმის ამობურცული ზოლი, რომელსაც სარძევე ზოლი ჰქვია. შემდეგ გასქელება ხდება მიოლოდ სარძევე ზოლის ცალკეულ უბნებზე, რომელთა შორის შუალედები თანდათან სწორდება, ამრიგად, სარძევე ზოლი იქცევა გასქელებული ექტოდერმის ბორცვების მწკრივად. ეს ბორცვები წარმოადგენენ სარძევე ჯირკვლების ნერგებს. თავდაპირველად სარძევე ბორცვები ანუ სარძევე წერტილები ლინზისებრი მოყვანილობისანი არიან, მაგრამ შემდეგ, უჯრედების ინტენსიური გამრავლების გამო, ისინი თანდათან, სულ უფრო ღრმად იჭრებიან მეზენქიმაში. მეზენქიმისკენ მიქცეულ მხარეზე ჩნდებიან გამონაზარდები, რომლებიც განა-



სურ. 10. სარძევე ჯირკვლის განვითარება (ხბოს ემბრიონი)

I. 7—8 სმ სიგრძის ემბრიონი, II. 10,5 სმ ემბრიონი, III. 13,7 სმ ემბრიონი. 1. სარძევე კვირტი, 2. მეზენქიმა, 3. ეპიდერმისი, 4. სარძევე ჯირკვლის ნასახი

გრძობენ მეზენქიმაში ჩაზრდას. მათ ღრუ არა აქვთ. თითოეული ასეთი ჩანაზარდი ცალკეული ჯირკვლის ნერგია. მათი რიცხვი სხვადასხვა ცხოველს განსხვავებული აქვთ. თითოეული მათგანი დისტალურ ბოლოზე იტოტება. ამავე დროს თვით სარძევე ბორცვი სწრაფად რქოვანდება და შემდეგ ძვრება კანს, რის გამოც ბორცვის ნაცვლად წარმოიქმნება ფოსო, რომელსაც სარძევე ჯიბე ეწოდება. სარძევე ჯიბის ფსკერი იწოდება ჯირკვლო-

ვან არედ. ამავე დროს, ემბრიონის ნაწილთა განსხვავებულად ზრდის გამო, ის ხაზები, რომლებზეც ჯირკვლებია განწყობილი, თანდათან ლატერალური ზედაპირიდან ვენტრალურ ზედაპირზე გადაადგილდებიან. ძუძუს კერტის განვითარების ხასიათის მიხედვით გეგენბაურმა ყველა ძუძუწოვარი ორ ჯგუფად გაყო. ერთი ჯგუფის ცხოველებს (ლემურისებრნი, მაინუნები, მტაცებლების უმრავლესობა) და ადამიანს აქვს ეგრეთ წოდებული ნამდვილი კერტი. კერძოდ, აქ ინტენსიურად ვითარდება სარძევე ფოსოს ქვეშ მყოფი მეზენქიმა, რის გამოც ჯირკვლოვანი არე იქცევა

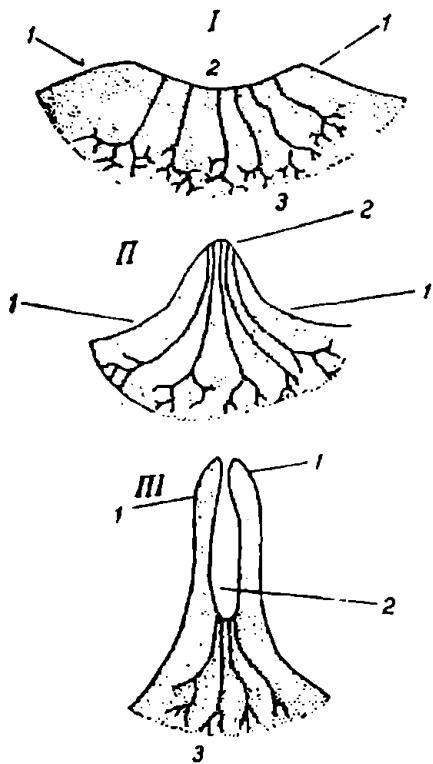


ხურ. 11. ემბრიონალური სარძევე ჯირკვალი (ადამიანი)

1. კანოვანი ნაოკი, 2. ჯირკვლოვანი არე, 3. მეზენქიმა, 4. პირველადი ეპითელური ჩანახარდები, 5. სეკრეტორული უბნების ნერგები.

ამობურცული კერტის ზედაპირზე. სარძევე ჯიბის ირგვლივ მყოფი შემაღლება ანუ ნაოკი კი ბრტყელდება და ქმნის კერტის ირგვლივ რგოლს. მეორე ჯგუფის ცხოველებს (ჩლიქოსნები, ძაღლები) უვითარდებათ ეგრეთ წოდებული ცრუ კერტი. ასეთი კერტის განვითარება სხვანაირად ხდება. აქ განსაკუთრებით ძლიერ ვითარდება ის მეზენქიმა, რომელიც სარძევე ჯიბის ირგვლივ მყოფ ნაოკშია, რის გამოც ეს ნაოკი სულ უფრო მაღლდება. ამის შედეგად სარძევე ჯიბე თანდათან ღრმა ძაბრის სახეს იღებს, რომლის ფსკერსაც ჯირკვლოვანი არე ქმნის. საბოლოოდ სარძევე ჯიბის ირგვლივი ნაოკების ნაპირები ერთმანეთს უახლოვდებიან და ასეთნაირად წარმოქმნილი კერტის წვეროზე ხერელი რჩება, რომლითაც რძე გამოდის გარეთ. კერტის ღრუ, ე. ი. ყოფილი სარძევე ჯიბე, იქცევა ძუძუს მთავარ საერთო სადინრად. ზოგჯერ იგი ვრცელი რჩება და მას ძუძუს ცისტერნას უწოდებენ.

ძუძუს ჯირკვლოვან ნაწილებს (რომლებიც როგორც ითქვა, წარმოადგენენ ეპითელური უჯრედების კომპაქტურ ცილინდრებს, დისტალურ ბოლოებზე დატოტვილს და ჩაზრდილს შემაერთებელ ქსოვილში) სანათურები



სურ. 12. ძუძუს კერტის განვითარება

I. ემბრიონის ძუძუს ინდიფერენტული ნასაბი, II. „ნამდვილი“ კერტი, III. „ცრუ“ კერტი.

1. ჯირკვლოვანი არის ნაოკი, 2. ჯირკვლოვანი არე, 3. ჯირკვლები.

(ლრუები) უვითარდებათ, რომლებიც იხსნებიან ან კერტის ზედაპირზე ერთმანეთისგან დამოუკიდებლად (ნამდვილ კერტზე) ან ცენტრალური არხის ფსკერზე (ცრუ კერტზე). ასე ყალიბდებიან სარძევე მილაკები. მათი პროქსიმალური ნაწილი, რომელიც ეპიდერმისთან ახლოსაა, ამოფენილია მრავალშრიანი ეპითელით. მილაკში ღრუს გაჩენისას მრავალშრიანია მისი უფრო დისტალური ნაწილების კედელიც, მაგრამ შემდეგ იგი ორშირიანად იქცევა. ამ ორშირიან კედლის გარეთა შრე შემდეგ იქცევა ეპითელურ შრედ (როგორც გააჩნია საოფლე ჯირკვლებსაც) და, ამრიგად, კედელი ერთშირიანი ხდება. ეს პროცესები სხვადასხვა ცხოველში განსხვავებულ პერიოდში მიმდინარეობს: ზოგჯერ ემბრიონალურ პერიოდშივე, ზოგჯერ კი — პოსტემბრიონალურში. სარძევე მილა-

კების დატოტვა ჩვეულებრივ დიდ ხანს გრძელდება. მამლებში ყველა ეს პროცესი შენელებულად მიმდინარეობს, შემდეგ კი სულაც წყდება. დედლებში, პირიქით, მათი გაინტენსიურება ხდება. სქესობრივი მომწიფებისას სარძევე მილაკებს დისტალურ ბოლოებზე უჩნდება მრავალრიცხოვანი ტერმინალური ბუშტუკები,

რომლებიც არასოდეს არა აქვთ მამლებს. ეს ბუშტუკებია სწორედ საკუთრივ სეკრეტორული განყოფილებები.

მონოტრემებს (კლოაკიანებს) ნამდვილი სარძევე ჯირკვლები არც კი აქვთ: ეს ჯირკვლები გრძელ მილისებრ პარკებს წარმოადგენენ, დაფარულს გლუვკუნთოვანი საფარველით. ისინი იხსნებიან თმის პარკებში, მუცლის ზედაპირის სპეციალურ უბნებზე, რომელთაც ჯირკვლოვან ველებს უწოდებენ. ამ ჯირკვლების კედლები ერთშრიანია. სეკრეცია აპოკრინულია. კერტები მონოტრემებს არა აქვთ: სეკრეტი ჩამოედინება თმებზე, რომელთაც ლოკავს ნაშიერი. ეს სეკრეტიც ჯერ კიდევ არაა ნამდვილი რძე: იგი არსებითად ცხიმოვანი ოფლია. ჩანთოსნებს (მარსუპიალიებს) სარძევე ჯირკვლები ჩანთაში აქვთ. კანის ის ზედაპირი, რომელზეც ისინი იხსნებიან, ბევრად უფრო მცირე ფართობისაა, ვიდრე კლოაკიანებში. იგი გარშემოვლებულია კანოვანი ნაოკით, და, ამრიგად, ფოსოში იმყოფება. ჯირკვლოვანი ველი ამობურცულია. ეს უკვე შეგვიძლია განვიხილოთ როგორც კერტის განვითარების პირველი ეტაპი. თვით ჯირკვლების ფორმა ისეთი აღარაა, როგორც მონოტრემებში: ჯირკვლები უფრო მოკლეა, ბოლოზე გაფართოებული ტერმინალური ბუშტუკების მქონე. ზოგიერთი მკვლევარის ცნობით, გლუვკუნთოვანი სამოსი საკუთრივ სეკრეტორულ უბნებს აღარა აქვთ, იგი მხოლოდ გამომტანი სადინარების კედელშია დარჩენილი. პლაცენტიანებს უკვე ნამდვილი ძუძუები აქვთ, რომელთა განვითარებაც იყო ზემოთ აღწერილი. სარძევე ჯირკვლების რიცხვი და განლაგება ერთობ მრავალფეროვანია. მათი რიცხვი დაახლოებით შეესაბამება ნაშიერების რიცხვს თითო შობაში. ნაყოფიერ ცხოველებს ძუძუები განლაგებული აქვთ სარძევე ხაზის მთელ მანძილზე. მაგალითად, ოპოსუმს 25 ძუძუ აქვს, ტენრეკს — 22. ცხოველების უმრავლესობას კი სარძევე ჯირკვლების რიცხვი რედუცირებული აქვთ. რედუქციისას რჩება უფრო ხშირად 1—8 წყვილი ძუძუ. ზოგ ცხოველს სარძევე ჯირკვლები საზარდულის მიდამოში შერჩება ხოლმე (ჩლიქოსნები), ზოგს კი — მკერდზე (ნახევარმაიმუნები, მაიმუნები, ღამურები). ზოგ ნახევარმაიმუნს მკერდზე წყვილი ძუძუ აქვს, ერთი წყვილიც მუცელზე. აღამიანს ზოგჯერ, ატავიზმის სახით, შეიძლება განვითარებული ჰქონდეს დამატებითი კერტები, რასაც ჰიპერმასტია ჰქვია, ან კერტებთან ერთად ჯირკვლებიც კი, რაც ჰიპერთელიად იწოდება.

საინტერესოა სარძევე ჯირკვლების წარმოშობის საკითხი. სარძევე ჯირკვლები შედარებით ახალი შენაძენია, რომელიც თვით ძუძუმწოვრების ევოლუციის პროცესში ჩამოყა-

ლიბდა. სრულიად აშკარაა, რომ სარძევე ჯირკვალის წარმოიშეა
კანისეული ჯირკვლების სპეციალიზაციისა და გარდაქმნის შედე-
გად. მაგრამ საინტერესო ისაა, თუ რომელი კანისეული ჯირკვ-
ლების პოპოლოგია სარძევე ჯირკვალის: საოფლე ჯირკვლისა, თუ
ქონის ჯირკვლის? როგორც ვნახეთ, სარძევე ჯირკვლების დისტა-
ლური ბოლოები დატოტვილია, რითაც ისინი უფრო ალვეო-
ლურ ჯირკვლებს უახლოვდებიან, ვიდრე ტუბულარულს. ამას-
თან, მათი სეკრეციც სქელია და ცხიმით ძლიერ მდიდარი. ეს
იყო მიზეზი იმისა, რომ ჯერ კიდევ ვირხოვმა ისინი ქონის ჯირ-
კვლების საბეცელილებად მიიჩნია. შემდეგ საკმაოდ დიდი რაოდენ-
ობით დაგროვდა ამ მოსახრების საწინააღმდეგო საბუთები,
რომლებიც ეხებოდნენ სარძევე ჯირკვლების მორფოლოგიასაც
და ფიზიოლოგიასაც. ბოლოს სარძევე ჯირკვლების შედარებით-
მორფოლოგიური შესწავლითა (ეგელინგი, კლააჩი, გეგენბაური,
ბრესლაუ, ბენდა და სხვანი) და მათი სეკრეციის ხასიათის გა-
მორკვევით (ჩაინი, ბარფურტი) საბოლოოდ იქნა დადგენილი,
რომ სარძევე ჯირკვლები სწორედ საოფლე ჯირკვლების გარდა-
ქმნის პროდუქტია და არა ქონის ჯირკვლებისა. ამ შეხედულებას
მრავალი საბუთი ადასტურებს. ამ მხრივ განსაკუთრებით საყუ-
რადლებოა მონოტრემების სარძევე ჯირკვლები, რომლებიც, რო-
გორც ვნახეთ, არსებითად გარდამავალ საფეხურს წარმოადგენენ
საოფლე ჯირკვლიდან ნამდვილი სარძევე ჯირკვლისკენ: მათ დაუ-
ტოტავი, საკმაოდ ვრცელი მილის სახე აქვთ და ისინი გამოყოფ-
ენ არა ნამდვილ რძეს, არამედ ცხიმოვან ოფლს. რომლითაც
ნაშიერი იკვებება. თავისი ემბრიონალური განვითარებითაც
სარძევე ჯირკვლები უფრო საოფლე ჯირკვლებს გვანან, ვიდრე
ქონისას (სილრუის გაჩენა, კედლის დიფერენცირება და სავა).
განსაკუთრებით მნიშვნელოვანი არგუმენტია ის, რომ სარივე
ჯირკვლებს, საოფლე ჯირკვლების მსგავსად, მეტნაკლებად გან-
ვითარებული ექტოდერმული წარმოშობის გლუჯკუნთოვანი
გარსი აქვთ. როგორც ვიცით, მონოტრემებში ეს გარსი კარგა-
დაა განვითარებული მთელი ჯირკვლის ირგვლივ. ჩანთოსნებს
იგი შერჩენილი აქვთ ჯირკვლის სადინარების გარშემო, პლაცენ-
ტიანებს კი იგი ზემოთ აღწერილი მიოეპითელური ელემენტებითა
აქვთ წარმოდგენილი. მსგავსი რამ ქონის ჯირკვლებს არასოდეს
არ გააჩნიათ. საყურადღებოა, რომ ძუძუს კერტის ირგვლივ
ჩანთოსნებს გააჩნიათ ყველა გარდამავალი საფეხური ჩვეულებ-
რივი საოფლე ჯირკვლებიდან ტიპური სარძევე ჯირკვლებისკენ.
უაღრესად დიდი მნიშვნელობა სარძევე ჯირკვლების წარმოშობის

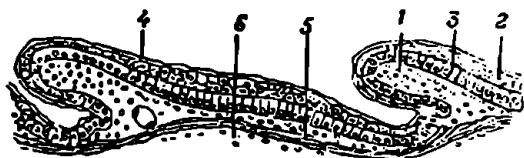
საკითხის გამორკვევისათვის ჰქონდა სეკრეტის ხასიათის დადგენას. ვირხოვი თვლიდა, რომ რძე წარმოიქმნება სარძევე ჯირკვლების უჯრედთა ცბიმოვანი გადაგვარების შედეგად და, რომ ამ ჯირკვლების სეკრეტია, ამრიგად, ჰოლოკრინული ტიპისაა. მაგრამ მრავალი მკვლევრის მიერ (პირველად რაინის და ბარტურტის მიერ) დადგენილ იქნა, რომ რძის სეკრეტია აპოკრინული ტიპისაა (ე. ი. რძე უჯრედების მოქმედების პროდუქტია, რომელიც უჯრედს გამოეყოფა თვით უჯრედის აპიკალურ ნაწილთან ერთად, რაც განაპირობებს სეკრეტის სიმდიდრეს ცბიმიტა და ცილით). მაგრამ ეს ჯერ კიდევ არ წყვეტდა საკითხს, რადგანაც ტიპიური საოფლე ჯირკვლების სეკრეტია მეროკრინულია და არა აპოკრინული. ეს ეჭვიც გაიფანტა, როდესაც აღმოჩნდა, რომ ზოგი სპეციფიკური საოფლე ჯირკვლები (რომლებიც იმყოფებიან ძუძუს ირგვლივ, ილღიაში, ზოგი ციოველის პერიანალურ მიდამოში და სხვაგან) აგრეთვე ნამდვილი აპოკრინული სეკრეტით ხასიათდებიან. საინტერესოა ისიც, რომ ეს ჯირკვლები, ისევე, როგორც კლოაკიანთა (მონოტრემების) სარძევე ჯირკვლები, იხსნებიან თმის ჩანთაში, ჩვეულებრივი ქონის ჯირკვლის ზენოთ. განსაკუთრებით საყურადღებოა ისიც, რომ ჯირკვლების მოქმედებაზე გავლენას სწორედ ის ჰორმონები ახდენენ, რომლებიც სარძევე ჯირკვლებზე მოქმედებენ (სექსუალური ჰორმონები). ეს კიდევ ერთხელ ადასტურებს იმას, რომ სარძევე ჯირკვლები სწორედ ამ ტიპის საოფლე ჯირკვლებიდანაა წარმოშობილი, თვით აპოკრინული საოფლე ჯირკვლები კი ტიპიური მეროკრინული საოფლე ჯირკვლებიდან წარმოიშვნენ.

§ 5. კანისეული ჩოვანი ორგანოების განვითარება. ავიზულება და ევოლუცია

ხმელეთის ხერხემლიანების კანის რქოვანი საფარველის ძირითადი მნიშვნელობა კანის გაშრობისა და დაზიანებათაგან დაცვაა. ამ ფუნქციის ინტენსიფიკაცია ევოლუციის პროცესში ხორციელდება რქოვანი შრის გასქელებითა და სახეცვლილებით. ეს ცვლილებები გამოიხატა რქოვან შრეში სპეციალური ორგანოების დიფერენცირებით, რომლებიც სხეულის დაცვისა და წყლის დაკარგვის თავიდან აცილებასთან ერთად, იძლევიან საშუალებას, რომ სხეულის ნაწილთა მოძრაობა არ შეიზღუდოს, რაც ეპიდერმისის უბრალო გასქელებას უთუოდ უნდა მოჰყოლოდა. ჰომოიოთერმულობის გამომუშავებასთან დაკავშირებით კანის რქოვანი წარმო-

ქმნები ახალ ფუნქციას, ორგანიზმის სითბოს დაკარგვისგან დაცვის ფუნქციას, იძენენ. ამას მოჰყვება ისეთი ორგანოების განვითარება, რომლებიც მაქსიმალურ სიმსუბუქესთან ერთად, მაქსიმალურად ზღუდავენ სითბოს დაკარგვას. ასეთი ორგანოებია ფრინველის ბუმბული (ნაკრტენი) და ძუძუმწოვრების თმა (ბალანი), რომლებიც ამ ცხოველთა სხეულის მთლიან საფარველს ქმნიან.

ქვეწარმავლებსა და ფრინველებს ემბრიონალური განვითარების დროს სხეულის ზედაპირზე უჩნდებათ მრავალრიცხოვანი ბორცვები. ამ ბორცვების გაჩენა გაპირობებულია მეზოდერმული უჯრედების პატარა გროვების გაჩენით, რომლებიც ამოზნექენ ხოლმე ექტოდერმასაც. შემდეგ სქელდება თვით ექტოდერმაც, რომელიც აღწერილ ბორცვებს ფარავს, ბორცვებს შორის მყოფ შუალედებში კი ექტოდერმა (შემდეგ კი ეპიდერმისი) ყოველთვის უფრო თხელი რჩება. ცოტა ხნის შემდეგ ბორცვები, უთანაბროდ ზრდის შედეგად, რამდენაღმე უკან გადაიხრებიან (ეს მხოლოდ ზოგ რეპტილიაში არ ხდება). ამ საფეხურამდე რქოვანი წარმონაქმნების განვითარება ქვეწარმავლებსა და ფრინველებში ერთნაირად ხდება, ამიერიდან კი თითოეულ ჯგუფში მორფოგენეზი თავისებური გზით მიდის. ქვეწარმავლებში ეს პროცესი არსებითად ამ სტადიით სრულდება. შემდეგ აღვილი

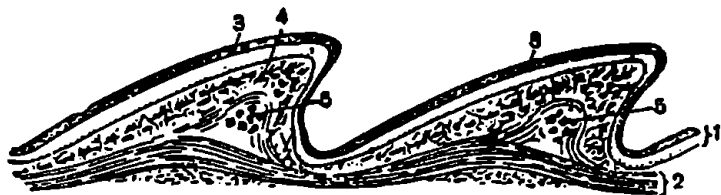


სურ. 13. ქვეწარმავლის ქერცლის განვითარება

1. მეზოდერმული დერილი, 2. ეპიდერმისის გარეთა შრე (შემდეგ რქოვანი), 3. მალპიღის შრე, 4. პერიდერმა, 5. კანის ბოჭკოვანი შრე, 6. ფაშარი შემაერთებული ქსოვილი.

აქვს მხოლოდ ექტოდერმის უთანაბრო გასქელებას (ჩვეულებრივ განსაკუთრებით ის ზედაპირი სქელდება, რომელიც გარეთკენაა მიქცეული), მრავალშრიანი ეპიდერმისის დიფერენცირებას და მასში ელემენტების ინტენსიურ დაგროვებას. ყველაფერი ეს იძლევა რქოვან ორგანოებს, რომელთაც ქერცლები ჰქვიათ, და რომლებიც სხვადასხვა სახეცვლილებით ქვეწარმავლების სხეულის ზედა-

პირს ფარავენ. ქერცლებს ხან ბორცვების სახე აქვთ (გეკონები, ქამელეონები, ჰატერია), ზოგჯერ კრამიტისებრი ფირფიტებისა (გველები და ხელიკები), ხან კი მათი გკლებად და ქაცვებად გარდაქმნა ხდება ხოლმე. სხეულის ნაკლებად მოძრავ ადგილებში ქერცლები ხშირად ერთდებიან და დიდრონ ფარაკებს ქმნიან (ქვეწარმავლების უმრავლესობის თავზე, კუთა კარაპაქსსა და პლასტრონზე, ნიანგების ზურგზე). ეპიდერმისის ასეთი რქოვანი წარმონაქმნების ქვეშ მეზოდერმაში ხშირად ძვლები ვითარდებიან (გეკონები, სცინკები, კუები, ნიანგები). დანარჩენ ხერციეშილიანებს

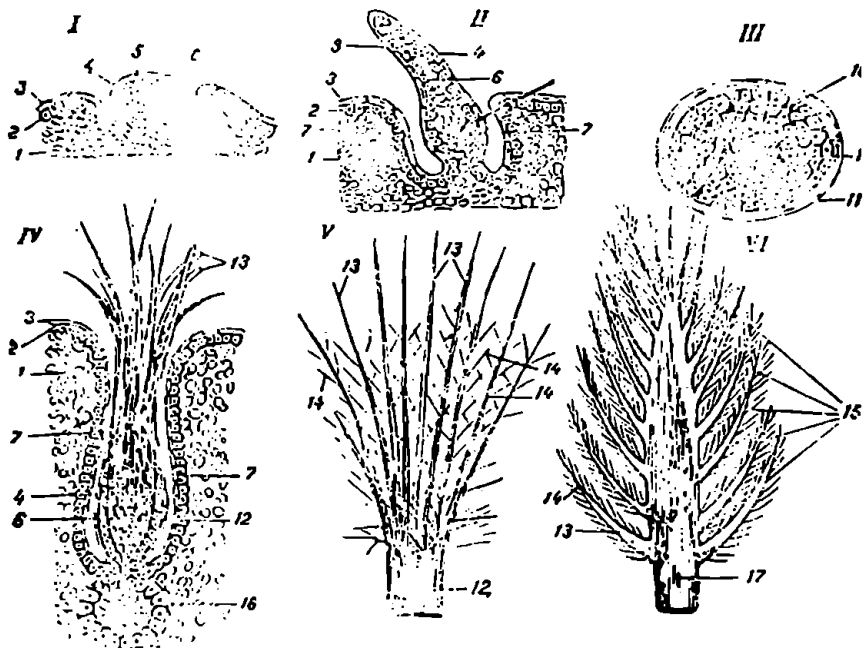


სურ. 14. ხელიკის კანის გასწვრივი კრილი
 1. ეპიდერმისი, 2. საკუთრივ კანი, 3. რქოვანი შრე. 4. პიგმენტოვანი უჯრედები, 5. კანის გაძვალეხანი.

რქოვანი ქერცლები მარტო ლოკალურად უვითარდებათ: ფრინველებს — ფეხებზე, ზოგ ძუძუმწოვარს კი — კუდაზე (ვირთაგვა, თახვი). ქერცლების მოცვლა პერიოდულად ხდება ეპიდერმისის ზედაპირულ შრესთან ერთად.

ზემოაღწერილი ემბრიონალური ნერგი ფრინველებში განვითარებას განაგრძობს და რთული მორფოგენეზის შედეგად ბუმბულს ანუ ნაკრტენს იძლევა. სახელობრ, უკვე საკმაოდ გაზრდილი და უკან გადახრილი ბორცვის ძირში, რომელზეც ამავე დროს ექტოდერმა თანდათან სქელდება, ვითარდება კანის ირგვლივი ნაოჭი. შემდეგ ნაკრტენის ნერგის ფუძე თანდათან უფრო ღრმად ეშვება კანის სისქეში და მისი ირგვლივი ნაოჭი ნაკრტენის ქარქაშად ანუ ბუდედ იქცევა. თვით ნერგი ამ დროს წარმოადგენს საკმაოდ ვიწრო გამონაზარდს, რომელიც შიგნით მეზოდერმული რბილობითაა ამოვსებული, გარედან კი დაფარულია ეპიდერმისით. ეპიდერმისი მასზე ერთობ გასქელებული და დიფერენცირებულია ზედაპირულ ფენად, რომელიც ბრტყელი უჯრედებისგანაა შემდგარი და ღრმა ფენად, რომელიც ცილინდრულ უჯრედებს შეიცავს. ეპიდერმისის ეს შიგნითა შრე უთანაბროდ სქელდება და ქმნის გასწვრივ წიბოებს, რომლებიც გასქელებას განაგრძობენ და სულ უფრო ღრმად იქრებიან რბი-

ლობში. შემდეგ ეს გასწვრივი წიბოები სულაც სცილდებიან გარეთა, ბრტყელუჯრედოვან შრეს, რქოვანდებიან და ემბრიონალური ბუმბულის ტოტებად იქცევიან. ისინი მხოლოდ თავისი ძირით ჩრებიან ნიმაგრებული მეზოდერმული რბილობის შემცველ დვრილზე. გარეთა, ბრტყელი უჯრედებისგან შემდგარი ეპიდერმისული ფენა, რომელსაც შიგნიდან სხივები მოსცილდნენ, ერთხანს ქმნის ჩაჩს, რომელიც გარედან ემბრიონალურ ბუმბულს აქვს ჩამოცმული. შემდეგ ეს ჩაჩი ძვრება და ემბრიონალ-



სურ. 15. ბუმბულის განვითარება

I. ადრეული სტადია; II. მომდევნო სტადია; III. უფრო გვიანი სტადიის განივი კრილი; IV. პროვიზორული ბუმბულის ამოსვლა; V. პროვიზორული ბუმბული; VI. ახლად ამოსული დეფინიტიური ბუმბული.

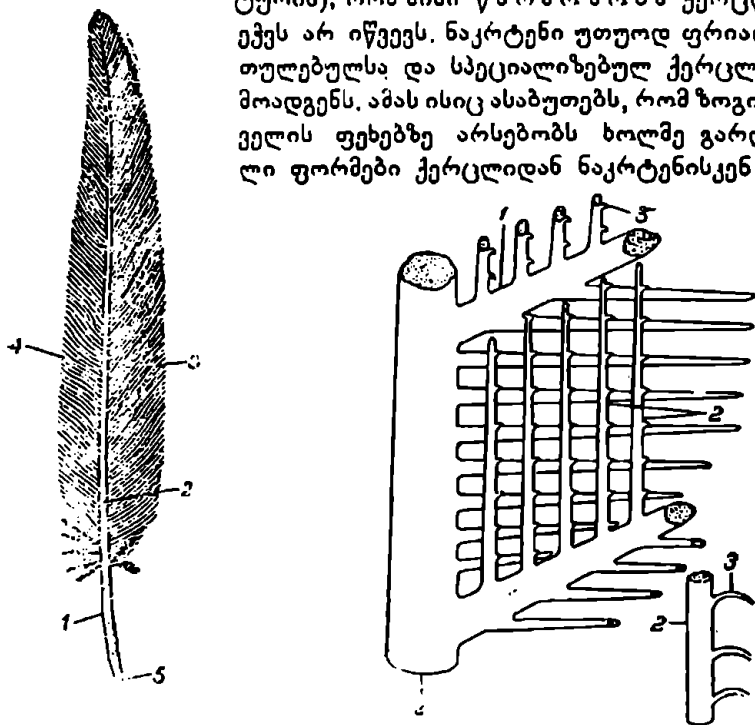
1. კორიუმი, 2. მალპიღისეული შრე, 3 და 4. რქოვანი შრე, 5. საბუმბულე ბორცვი, 6. ბუმბულის შიგნითა ქარქაში, 7. ბუმბულის გარეთა ქარქაში, 8. ბუმბულის ნასახი, 9. დვრილი, 10. ეპიდერმალური წიბოები, 11. ჩაჩი, 12. პროვიზორული ბუმბულის ღერო, 13. ტოტები, 14. სხივები, 15. მარათა, 16. დეფინიტიური ბუმბულის ნასახი, 17. დეფინიტიური ბუმბულის ღერო.

ღერო ბუმბულის სხივები ფუნჯისებრ იშლებიან. ასეთი ბუმბული გარკვეული დროის განმავლობაში ჰმოსაფს გამოჩეკილ მართეფსაც, მაგრამ იგი პროვიზორული ორგანოა და შემდეგ მთლიანად მოიცილება ხოლმე.

ეს პროცესი ასე ხდება. ბუმბული მეზოდერმული რბილობის მფარავ ეპიდერმისში, ისევე როგორც ემბრიონალური ბუმბულის განვითარებისას შიგნითა, ცილინდრულუჯრედოვანი შრე ისევე უთანაბროდ ვითარდება და ისევე წიბოებს ქმნის. მაგრამ აქ ეს ეპიდერმალური წიბოები ყველანი გასწრვივნი არ არიან. ერთი წიბო ყველაზე მსხვილია და ცენტრალურ გასწრვივ ლეროს ქმნის, დანარჩენები მის მიმართ კუთხურად არიან მინარტული და ამ ცენტრალური ლეროდან ირიბად და ოდნავ სპირალურად წინმართებიან მოპირისპირე მხრისკენ. თვითველ ასეთ წიბოს კიდევებზე მის მიმართ კუთხით განლაგებულ პატარა წიბოები უჩნდება. შემდეგ ყველა ეს წიბო ეპიდერმისის გარეთა შრეს სცილდება. ცენტრალური წიბო თავისი ძირით მიმაგრებული რჩება დვრილზე, გვერდითი ირიბი წიბოები კი ერთი ბოლოთი ამ ცენტრალურ წიბოზე. ასეთი ნერგი რქოვანდება და განაგრძობს ზრდას, რის შედეგადაც იგი აწეება ემბრიონალურ ბუმბულს და ბოლოს ამოაგდებს კიდევ მას; მისი სხივები იშლებიან. სტეული დეფინიტიური ნაკრტენით იმოსება. ნაკრტენის მეზოდერმული რბილობი სცილდება გარქოვანებულ ეპიდერმისს და ნაკრტენის ძირში დვრილის სახით რჩება. ამ დვრილში ბევრი კაპილარია, რომლებიც ნაკრტენს კვებავენ. ნაკრტენის ნერგის ცენტრალური წიბო იქცევა ნაკრტენის ლეროდ (*rhachia*), მისი ის ბოლო, რომელიც ნაკრტენის ქარქაშში ზის და რომელიც ჩამოცმულია დვრილზე, ღრუა და მას კალამი (*calamus*) ეწოდება. ირიბი წიბოების პირველი წყება, კუთხით მიმაგრებულ ლეროზე იქცევა ტოტებად (*rami*). თვით ამ ტოტებზე მყოფი წიბოების მეორე წყება კი — სხივებად (*radii*). ამ სხივებზე კიდევ პატარა კაუჭები (*hamuli*) ვითარდება. რქოვანი სხივების მთელი ეს სისტემა ერთნაგეთს მჭიდროდ უკავშირდება და ქმნის უაღრესად მსუბუქ და ამავე დროს ერთობ გამძლე და დრეკად ფირფიტას — მარაოს (*rexillum*), რომელიც საგრინობ წინააღმდეგობას უწევს ჰაერს. ამნაირადაა აგებული ფრინველების საკონტურო და საფრენი (ფრთისა და კულის) ნაკრტენი. ზოგი ნაკრტენის სხივებს კაუჭები არა აქვთ (*semipluma*), ზოგჯერ კი იგი ისეთივეა, როგორც პროვიზორული ბუმბული (*pluma*). ასეთი ნაკრტენები სხეულის სხვადასხვა მიდამოშია განლაგებული და უმთავრესად თერმორეგულაციას ემსახურება. ნაკრტენის ქარქაშს უკავშირდება სპეციალური გლუვი კუნთის კონები (*m. arrector pennaе*), რომლის შეკუმშვითაც ნაკრტენის აწევა ხდება, რაც ფრინველის აბურძგვნივთ გამოიხატება ხოლმე. ნაკრტენი პერიოდულად მოიცვლება ხოლმე და მის ადგილზე ახალი ამოდის. ეს იმნაირადვე

ხდება, როგორც ემბრიონალური ბუმბულის დეფინიტიურით შეცვლისას.

თავისი ემბრიონალური განვითარების ადრეული სტადიებით ნაკრტენი იმდენად ჰგავს ქერცლს (როგორც ენახეთ მათი განვითარების პირველი სტადიები სრულიად იდენტურია), რომ მისი წარმოშობა ქერცლისგან ეჭვს არ იწვევს. ნაკრტენი უთუოდ ფრიალ გართულებულსა და სპეციალიზებულ ქერცლს წარმოადგენს. ამას ისიც ასაბუთებს, რომ ზოგი ფრინველის ფეხებზე არსებობს ხოლმე გარდამავალი ფორმები ქერცლიდან ნაკრტენისკენ (სირ-



სურ. 16. ს ა კ ო ნ ტ უ რ ო ნ ა კ რ ტ ე ნ ი

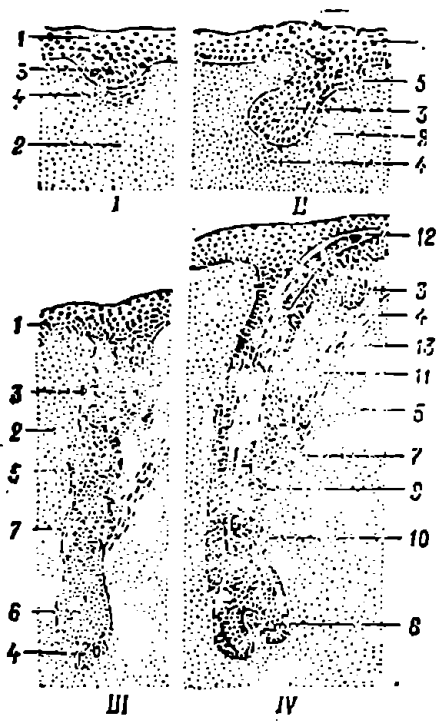
მარცხნივ—მთლიანი ნაკრტენი: 1. კალამი, 2. ღერო, 3. გარეთა მარაო, 4. შიგნითა მარაო, 5. კიბი; მარჯვნივ—მარაოს აგებულების სქემა: 1. ტოტები, 2. სხივები, 3. კაუჭები, 4. ღერო.

აქლემები). ამასვე მოწმობს ის, რომ რელუქციისას ნაკრტენები ფრთისებრ დაკბილულ ქერცლებად იქცევიან ხოლმე, რასაც პინგვინებში ვხედავთ. ამასთან, პინგვინების ნაკრტენის მოცვლა ისევე ხდება, როგორც რეპტილიების ქერცლისა: ძველი ნაკრტენი ჩაჩის მსგავსად მოძვრება ხოლმე ახალს, რომელიც შის ქვეშ ვითარდება. მაგრამ განსაკუთრებით საინტერესო ისაა, რომ რეპტილიების იმ ნაშარხ ჯგუფში, რომელიც უთუოდ ფრინველების წინაპრებსაც შეიცავდა, კერძოდ, ფსევდოზუქიებში, ზოგიერთ წარმომადგენელს ისეთი ქერცლები გააჩნია, რომლებიც უდავოდ

ნაკრტენის პროტოტიპად უნდა იქნან მიჩნეული. სახელდობრ, ევპარკერიის და ორნიტოზუქუსის (Euparkeria, Ornithosuchus) ქერცილი სიგრძივ იყო გაზილული, შუაზე მას გასწვრივი, ცენტრალური წიბო ჰქონდა, რომლისგანაც მარჯვნივ და მარცხნივ და რამდენადმე უკანისკენ (ე. ი. კუთხით) მიმართული გვერდითი წიბოები იწყებოდა. ამ წიბოებს შორის კავშირის გათიშვით ნაკრტენის წარმოქმნის წარმოდგენა ძალიან ადვილია.

თმის განვითარება თავიდანვე განსხვავდება ქერცილისა და ნაკრტენის განვითარებისგან. იგი დასაწყისში მაინც მთლიანად ეპიდერმისის ხარჯზე ხდება. ეპიდერმისის ცალკეულ უბნებში უჯრედები ძლიერ მალღებებიან და ცილინდრულნი ხდებიან, რასაც მათი ინტენსიური დაყოფა და გამრავლება მოსდევს. ამნაირად წარმოქმნილი ეპიდერმისული შესქელება იწყებს სულ უფრო და უფრო ღრმად ჩაზრდას კორიუმში. ეს ჩაზრდა რამდენადმე ირიბად ხდება კანის ზედაპირის მიმართ. თმის ასეთ ნერგს, რომელიც კორიუმშია ჩაზრდილი სათმე ცილინდრს უწოდებენ. სათმე ცილინდრის ბოლო რამდენადმე გამსხვილებულია. ამ გამსხვილებულ ბოლოს ქვემოდან ჩანაზნეკი უჩნდება, რომელშიც შემქმირებული მეზენქიმის უჯრედების გროვა თავსდება. ეს ნაწილი თმის ბოლქვის ნერგია, მასში მყოფი მეზენქიმა კი მომავალი თმის დვრილია. ამავე დროს სათმე ცილინდრის იმ მხარეზე, რომელიც კანის ზედაპირის მიმართ ბლაგვ კუთხეს ქმნის (ესე იგი თმის უკანა ზედაპირზე) ჩნდება ორი კომპაქტური გამონაზარდი: ზედა მათგანი ქონის ჯირკვლის ნერგია, ქვედა კი — ეგრეთ წოდებული თმის სარეცელი, რომელიც გარკვეულ როლს ასრულებს თმის მოცვლისას. ამავე დროს მეზენქიმაში იწყება თმის ამწევი კუნთის (m. arrector pili) ფორმირება, რომლის საშუალებითაც თმის აბურძგნა ხორციელდება. ამასთან, დიფერენცირდება თვით სათმე ცილინდრიც. ამ ცილინდრის საბოლქვე ნაწილში მეზოდერპული დვრილის ზედაპირზე მყოფი ექტოდერმული უჯრედები ქმნიან სათმე კონუსს, რომლის უჯრედებიც თანდათან რქოვანდებიან. სათმე კონუსი თანდათან ვითარდება და ქვევიდან შეიზრდება ეპიდერმისული ცილინდრის მკვრივ უჯრედოვან მასაში. ამასთან ერთად, თვით სათმე ცილინდრსა და ეპიდერმისში ცენტრალური უჯრედები რქოვანდება და იშლება, რის შედეგადაც იქმნება ცენტრალური არხი, რომელშიაც გარეთკენ იზრდება სათმე კონუსი. სათმე ცილინდრის ის უჯრედები, რომლებიც ცენტრალური არხის კედლებს ქმნიან და ის უჯრედებიც, რომლებიც ზემოდან ფარავენ სათმე კონუსს არ რქოვანდებიან და თმის გარეთა და შიგნითა ეპითელური ქარქაშის

ნერვს წარმოადგენენ. შიგნითა ქარქაში დასაწყისში ჩაჩვივითა ჩამოცმული სათმე კონუსზე და გზას უკაფავს მას კომპაქტურ სათმე კონუსში. მაგრამ როცა სათმე კონუსის უჯრედები რქოვანდებიან, იგი გაკვეთს შინაგანი ქარქაშის მთლიან ჩაჩს და



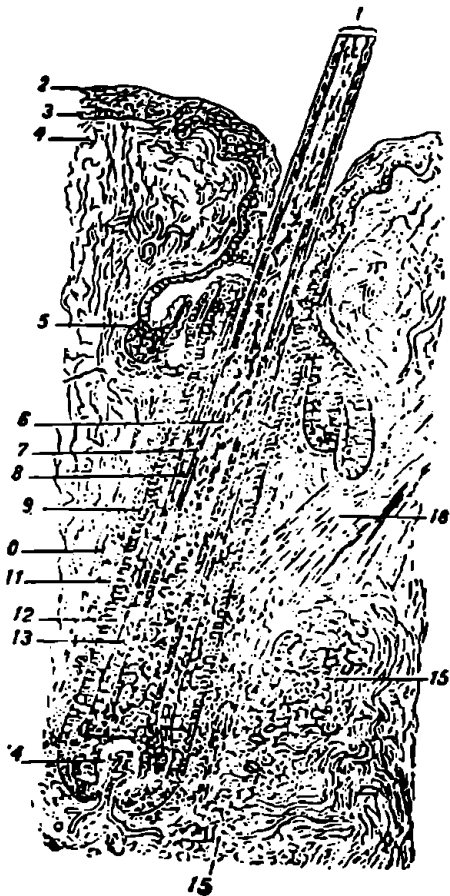
სურ. 17. თმის განვითარება

1. ეპიდერმისი, 2. კორიუმი, 3. სათმე ცილინდრი, 4. თმის დერილის ნერგი, 5. კონის ჯირკვლის ნერგი, 6. სათმე კონუსი, 7. თმის სარეცელი, 8. თმის დერილი, 9. შიგნითა ქარქაში, 10. გარეთა ქარქაში, 11. თმის ღერო, 12. სათმე არხი, 13. თმის ამწვევი კენთის ნერგი.

უკვე თვით მიიმართება ზედაპირისკენ, რასაც ხელს უწყობს ცენტრალური ცილინდრის წარმოქმნა. შიგნითა ქარქაში მხოლოდ თმის ღეროს ფუძის ირგვლივ რჩება. სათმე კონუსი იზრდება, ამოდის კანის ზედაპირზე და თმის ღეროდ იქცევა. დეფინიტიური თმა შეიცავს ღეროს, რომელიც კანის მეზოდერმულ ნაწილში ზის. თვით ღერო დიფერენცირებულია სამ ფენად. ცენტრალური ფენა თმის ტვინოვან ნივთიერებას შეადგენს და გარქოვანებული პოლიგონალური უჯრედებისგანაა აგებული. ამ ფენაში ყოველთვისაა ჰაერით ამოვსებული სივრცეები, რომლებიც ზოგჯერ ძალიან დიდია (ჩრდილოეთის ირემი). ტვინოვანი ნივთიერება გარემოცულია ქერქოვანი ნივთიერებით, რომელიც გასწვრივ გაქიმული, გარქოვანებული, პიგმენტების შემცველი უჯრედების

საგანაა შექმნილი. ქერქოვანი ნივთიერება გარედან დაფარულია თმის კუტიკულით, რომლის უჯრედებიც სრულიად უბირთვოა და რქოვან ქერცლებადაა ქცეული. თმის ფესვი შეიცავს ღეროს უშუალო გაგრძელებას, თმის ყელსა და ღრმა ნაწილს, რომელსაც თმის ბოლქვი ჰქვია. თმის ბოლქვში შეჭრილია მეზოდერმული თმის დერილი, რომელიც თმას კვებავს. თმის

ფესვი გარემოცულია თმის პარკით. იგი ორ ნაწილად იყოფა. გარეთა ფენა მეზენქიმიდანაა წარმოქმნილი და მას თმის აბგა ეწოდება. თმის პარკის შიგნითა ფენა კი, რომელიც ექტოდერმული წარმოშობისაა, თავისი მხრით ორ ფენად იყოფა. ერთი მათგანი წარმოადგენს ეპიდერმისის უშუალო გაგრძელებას (მასში მალპიღის შრე მეზოდერმისკენაა მიქცეული, რქოვანი შრე კი თმის ღეროსკენ). ექტოდერმული უჯრედების ეს შრე იწოდება თმის გარეთა ქარქაშად. იგი განვითარებულია სათმე ცილინდრის იმ უჯრედიდან, რომლებიც ცენტრალური არხის კედლებს ქმნიდნენ, იგი ცენტრალურ არხს თმის ღეროს ფუძემდე ჩაყვება. აქედან უკვე თვით თმის ღეროს ზედაპირზე, დაახლოებით იქამდე, სადაც

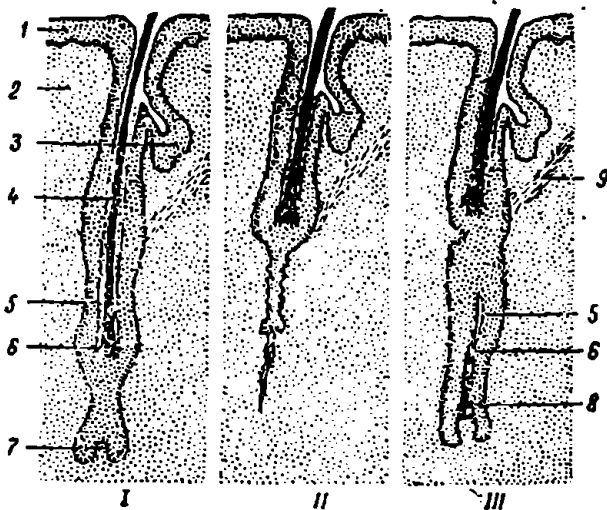


სურ. 19. თმის სქემატური გასწვრივი განაკვეთი

1. თმის ღერო, 2. ეპიდერმისის რქოვანი შრე, 3. მალპიღის შრე, 4. საკუთრივ კანი, 5. თებოს ჯირკვალი, 6. გულგული, 7. ქერქოვანი შრე, 8. კუტიკულა, 9. შინისებრი გარსი, 10. თმის პარკის გარეგანი გასწვრივობოკოვანი შრე, 11. თმის პარკის გარეგანი რგოლურ-ბოკოვანი შრე, 12. თმის გარეთა ქარქაში, 13. თმის შიგნითა ქარქაში, 14. თმის ღვრილი, 15. ციმიზონი ქაოვილი, 16. თმის პარკის კუნთი.

ქონის ჯირკვალი იხსნება, იმყოფება ექტოდერმული უჯრედებისგან შექმნილი მეორე (შიგნითა) გარსი, რომელსაც უწოდებენ თმის შიგნითა ქარქაშს. როგორც ზემოთ ვნახეთ, თავდაპირველად ეს ქარქაში მთლიან ჩაჩს ქმნიდა სათმე კონუსის ირგვლივ, შემდეგ კი ამ კონუსმა იგი გაკვეთა განვითარების პრო-

ატესი. შიგნითა ქარქაში საკმაოდ რთულადაა დიფერენცირებულნი. მისი ის შრე, რომელიც უშუალოდ თმის ღეროს კუტიკულას ეხება შიგნითა ქარქაშის კუტიკულად იწოდება. ამ კუ-



სურ. 19. თმის მოცელა

1. ეპიდერმისი, 2. კორიჯში, 3. კონის ჯირკვალი,
4. ფესვის შიგნითა ქარქაში, 5. ფესვის გარეთა ქარქაში, 6. თმის კოლბი, 7. თმის დეზილი, 8. სათმე კონუსი, 9. თმის ანწევი კენთი.

ტიკულას გარეთევენ მოსდევს ნახევრად გარქოვანებული უჯრედების შრე. რომელსაც ჰაქსლის შრეს უწოდებენ. კიდევ უფრო გარეთევენ (ე. ი. გარეთა ქარქაშისკენ) იმყოფება სრულიად გარქოვანებული უჯრედების შრე, წოდებული ჰენლეს შრედ. მხოლოდ ის უჯრედები, რომლებიც უშუალოდ თმის ღეროებს აკრავს გარს. გაურქოვანებელი რჩება, განრავლების უნარს ინარჩუნებს და თმის ზრდას ენახებრება. ჩამოყალიბებული თმა იზრდება, გარკვეული დროის შემდეგ ცვივა და შემდეგ ახალი თმით იცვლება. თმის მოცელა იწყება ბოლქვის გაურქოვანებელი კამბიალური უჯრედების გარქოვანებით. ამავ დროს რედუცირდება თმის ღერილიც. ამის შედეგად თმის პარკის ძირი ღერილს სცილდება. რქოვანდება თმის შიგნითა ქარქაშიც. ამ პროცესების შედეგად თმის ბოლქვი, შიგნითა ქარქაშსა და თმის პარკთან ერთად (ეგრეთ წოდებული თმის კოლბა), გამოიძევა ზემოთევენ. ერთხანს იგი ჩერდება თმის საარეკლის დონეზე, რომელსაც იგი

ეყრდნობა. ამავე დროს, უკვე ჩვენთვის ცნობილი გზით, დვრილის ირგვლივ დარჩენილი ექტოდერმული უჯრედებიდან თმის ახალი კონუსი ვითარდება. როდესაც იგი შიალწევს სარეცლის დონეს, ამოაგდებს ხოლმე ძველ თმას და ახალი ღერო კანის ზედაპირზე ამოიჭრება.

თმა კანში დახრილად ზის. მის პარკს ემაგრება თმის ამწვევი გლუვი კუნთი (*m. arrector pili*), რომელიც სიმპათიკური ნერვით ინერვირდება. თვით თმის ღერო რამდენიმე სახისაა. უფრო მსხვილი და გრძელი ღეროები წარმოადგენენ ბეწვებს, რომელთა შორის შუალედებში უფრო მოკლე და რბილი თივთიკია. ბეწვზე უფრო მსხვილი და უხეში თმა ჯაგრად იწოდება, კიდევ უფრო მაგარია ეკლები, რომლებიც ზღარბებსა და მაჩვზღარბებს გააჩნიათ. ეკლები აღქურვილია არა გლუვი, არამედ განივზოლოვანი მუსკულატურით, რომელიც დერმატომული წარმოშობისაა. სპეციალიზებულ თმას წარმოადგენს ვიბრისები (მაგალითად, კატებისა და სხვათა ულვაშები და წარბები), რომლებიც ტაქტილური გრძნობის ორგანოებია. მათი ფესვები გარემოცულია ვენური ლაკუნებით და ინერვირებულია სამწვერა ნერვის ტოტებით. ემბრიონალურ პერიოდში ყველა ძუძუმწოვრის კანი მთლიანადაა შემოსილი პროვიზორული თმით, რომელსაც ლანუგო ანუ დინლლი (*Lanugo foetalis*) ჰქვია. მაგალითად, ადამიანის ემბრიონს ტანი და სახე მეექვსე თვეს მთლიანად ლანუგოთი აქვს დაფარული. შემდეგ ლანუგო ცვივა და იცვლება დეფინიტიური თმით, ადამიანის თმის საფარველი ძლიერაა რედუცირებული. რედუცირებული აქვთ თმა სხვა ცხოველებსაც (სპილოები, მარტორქები, ვეშაპები).

თმის გაჩენა უაღრესად ნნიშვნელოვანი მომენტი იყო ხერხეშლიანთა ევოლუციაში. იგი კომოიოთერმულობის გამომწვევებასთან დაკავშირებით მოადა. თავისი სტრუქტურის, შემადგენელი მასალის ხასიათისა და მასში არსებული საპერო სივრცეების არსებობის გამო, თმა თერმორეგულაციაში დიდ როლს ასრულებს. ამავე დროს, იგი ქნის სქელსა და ხშირ სამოსელს, რომელიც მექანიკური დაზიანებისგანაც საგრძნობლად იცავს ცხოველს. თმის რედუქციისას მისი ფუნქცია სხვა გზით სრულდება. ხპილოებსა და მარტორქებს უაღრესად უსქელდება ეპიდერმისი. ვეშაპებს კი კანქვეშ ქონის უაღრესად სქელი შრე უვითარდებათ, რომელიც იცავს ორგანიზმს სითბოს დაკარგვისაგან.

თუ ნაკრტენსა და ქერცლს შორის გენეზისური ურთიერთობა საკმაოდ ნათელია და ნაკრტენის წარმოშობა ქერცლის სპეციალიზაციის გზით დასტურდება ანატომიური, ემბრიო-

ლოგიური და პალეონტოლოგიური საბუთებით, თმის წარმოშობის საკითხი დღემდე არაა საბოლოოდ გარკვეული. უკვე ძველთაგანვე მკვლევართა უმრავლესობა თმისაჲ ქერკლების ჰომოლოგად თვლიდა (ოკენი, გოეთე, გეგენბაური, ლვოვი, კრაუზე, ვებერი), ზოგიც თმის თევზების ქიცვებს უკავშირებდა (ემერი, ფრანცი, ბირდი). მაგრამ თმის ემბრიონალური განვითარების უაღრესი თავისებურების გამო, მკვლევარებმა იწყეს თმის წარმოშობის სხვა წყაროს ძებნა. მაგალითად, პლატე, პრაისი, კონი და შმიდტი ამტკიცებდნენ თმის ნერვის ჰომოლოგიურობას თანამედროვე სრულსაკოვანი ქვეწარმავლების ტაქტილური გრძნობის ორგანოებისადმი. ლაიდიგს და ფან კამპენს იგი კანისეული ჯირკვლების ჰომოლოგად მიაჩნდათ. ზოგი დიდ მნიშვნელობას მიაწერდა მსგავსებას თმის განვითარებასა და ხელიკების ბარძაყის პორების წარმოქმნის პროცესს შორის. განსაკუთრებით დიდი პოპულარულობით სარგებლობდა მაურერიის თეორია თმის წარმოშობის შესახებ ანთიბიების ლატერალური ხაზის ორგანოებისგან. თმის ადრეული ნერვი, მართლაც, ერთგვარად ჰგავს ამ გრძნობათა ორგანოების პლაკოდებს. მაურერი თვლიდა, რომ ლატერალური სისტემის გრძნობათა ორგანოებმა შეიცვალეს ფუნქცია წყლიდან ხმელეთზე გამოსვლისას, გარქოვანდნენ და თმად გარდაიქნენ. იმასთან ერთად, რომ თმის ყრმა ნერვები, მართლაც, საკმაოდ გვანან გვერდითი ხაზის ორგანოებს, მაურერიის თეორიის სასარგებლოდ ის ფაქტიც მოწმობს, რომ ზოგჯერ ანთიბიების მეტამორფოზის დროს, ლატერალური ხაზის ორგანოების უჯრედები ფუნქციის შეწყვეტისას, გარქოვანებას განიცდიან. ამჟამად მკვლევართა უმრავლესობა ემხრობა მატევეის შეხედულებას, რომლის თანახმად თმა უდავოდ ქერკლისაგანაა წარმოშობილი, მაგრამ ცვლილება განიცადა თვით უაღრესმა სტადიამ, პირველადმა ნერვმა; რის გამოც თმის განვითარება ყველა სტადიებში განსხვავებულია ქერკლის განვითარებისგან.

რომ თმის საფარველს მართლაც ქერკლოვანი საფარველი უძღოდა, სხვა საბუთებიც ადასტურებენ. მრავალ ძუძუმწოვარს (ბევრი ჩანთოსანი, მწერიჲამია, მღრღნელი) კულზე ქერკლები აქვს. ზოგს პროვიზორული ქერკლი უჩნდება, რომელიც შემდეგ ცვივა (მადაგასკარული მწერიჲამია Centetes). იმ ადგილებზე სადაც ქერკლი და თმა ერთდროულადაა განვითარებული, მათი განწყობა ასეთია: ყოველი ქერკლის უკან სამ-სამი თმაა, რომელთაგან შუათანა დიდია. უქერკლო ძუძუმწოვრის ემბრიონებს თმა პატარა ჯგუფებად ამოსდის, რომლებშიც სამი თმაა (ადამი-

ანის ემბრიონს 3 ან 5 თმისგან შემდგარი ასეთი ჯგუფები აქვს). ყოველ ჯგუფში შუათანა თმა სხეებზე დიდია, თითქოსდა ისინი ქერცლის უკან იმყოფებოდნენ. შემდეგ ამ ჯგუფში თმის რიცხვი იმატებს. ძუძუმწოვრების სხეულის ცალკეულ ნაწილებზე ქერცლებისგან შექმნილი საფარველი ზოგ მკვლევარს რეპტილიური წინაპრების ქერცლოვანი საფრის რუდიმენტად ან ნაშთად მიაჩნია. მატევევის აზრით კი იგი წარმოადგენს იმის შედეგს, რომ ძუძუმწოვრების განვითარებაში ხდება რეკაპიტულაცია წინაპრების ქერცლოვანი საფარველისა. კანის უმეტეს ნაწილში იგი შემდეგ ქრება, ზოგ ცხოველებს კი იქ, სადაც ეს ხელსაყრელია და სასარგებლო (კუდი, რომელიც ხოხავს მიწაზე!) ნაწდვილი ქერცლისებრი წარმონაქმნები უფითარდებათ.

§ 6. კანისეული ჩონჩხის განვითარება, აგებულება და ევოლუცია

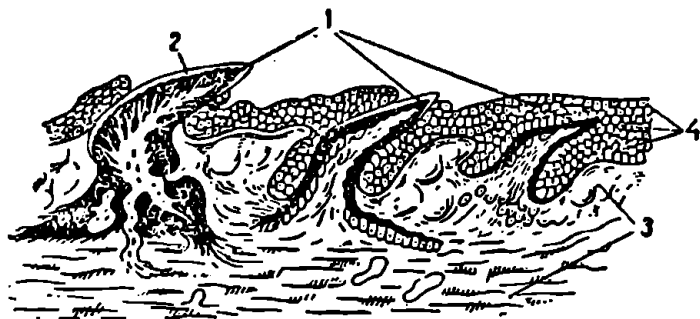
თუ კანისეული ჯირკვლები და რქოვანი, ორგანოები კანის ექტოდერმული ნაწილის (ეპიდერმისის) დერივატებად უნდა მივიჩნიოთ, ქიციები კანის მეზოდერმული ნაწილიდან, კორიუმისიდან ვითარდებიან, თუმცა, როგორც ქვემოთ ვნახაეთ, მათს წარმოქმნაში თავდაპირველად ეპიდერმისიც მონაწილეობდა.

კანში ქიციების არსებობა, როგორც ვიცით, წყლის ხერხემლიანთ (კერძოდ, თევზებს) ახასიათებს. პრიმიტიული ტიპის ქიციებით იყო შემოსილი პლაკოდერმებისა და, აგრეთვე, უძველესი უყბოების, ოსტრაკოდერმების კანიც. ქიციები წარმოადგენენ სხედასხვა მასალისაგან აგებულსა და სხედასხვა აგებულების მქონე მყარ ფირფიტებს, რომლებიც კორიუმშია განლაგებული და სხეულის დამკველ ჯავშანს ქმნის. ასხვავებენ სამი სახის ქიციებს: პლაკოიდურს, განოიდურს და ძელოვანს. მაგრამ ეს სამივე ფორმა გარდამავალი საფეხურებითაა ერთმანეთს დაკავშირებული და აშკარად ერთიანი პროცესის სხედასხვა ეტაპს წარმოადგენს.

ქიციის უძველესი და პირველადი სახეა პლაკოიდური ქიციი. ასეთი ქიციებითაა შემოსილი სელაქიების კანი. სწორედ ასეთივე ქიციები ჰქონდათ პლაკოდერმებსაც¹.

¹ ჩვენ არ ვინილაუთ ნამარხი უყბოების (ოსტრაკოდერმების) კანისეულ ჩონჩხს, რომელიც აგებულია თავისებური ძელისებრი ქსოვილისაგან (კასპიდინისაგან).

პლაკოიდური ქიცივის განვითარება იწყება კანის ექტოდერმისა და მეზოდერმის საზღვარზე, სადაც სელაქიებს, ისევე როგორც ძვლოვან თევზებს, კანის ორივე შრის მიერ გამოყოფილი უსტრუქტურო ბაზალური მემბრანა აქვთ. ქიცივის გაჩენის ადგილას ექტოდერმის სულ შიგნითა, გენერატიული შრე (რომელიც, როგორც ვიცით, შედარებით უფრო მაღალ უჯრედებს შეიცავს), ჩაჩისებრ მოყვანილობას იძენს. ეს ხდება ქვემოდან მეზოდერმის ამობურცვის შედეგად. ამრიგად, პლაკოიდური ქიცივის უადრესი ნერგი წარმოადგენს მეზოდერმულ დვრილს, რომელზეც ჩაჩისებრ ექტოდერმის ბაზალური შრეა წამოკმული. ამასთან, ეპიდერმისის უჯრედები ამ ნერგში ძლიერ მალღებებიან და ცილინდრული ხდებიან. მეზოდერმის ის უჯრედები, რომლებიც უშუალოდ ეკვრიან ქვემოდან ექტოდერმულ ჩაჩს, წესიერ შრედ ლაგდებიან და ეპითელურ სტრუქტურას იძენენ. ამიერიდან ამ უჯრედებს სკლერობლასტები ეწოდება. თვით ქიცივის განვითარების დაწყება



სურ. 20. პლაკოიდური ქიცივის განვითარება

1. ქიცივის განვითარების თანმიმდევარი სტადიები (მარჯვნიდან მარცხნივ); შუად აღნიშნულია დენტინი, რომელსაც შიგნიდან და გარედან ერთ შრედ განწყობილი სკლერობლასტები აკრავს;
2. ექტოდენტინი; 3. კორიუმი; 4. ეპიდერმისი.

გამოიხატება იმით, რომ ბაზალური მემბრანის ის ნაწილი, რომელიც სკლერობლასტების შრესა და ექტოდერმულ ჩაჩს შორის იმყოფება, თანდათან სქელდება. ამრიგად, ქიცივის ჩანერგვა, არსებითად, სწორედ ექტოდერმისა და მეზოდერმის საზღვარზე იწყება. მემბრანის აღნიშნულ უბანში შენდვს სპეციფიკური სტრუქტურა ჩნდება, საბოლოოდ მასში მინერალური მარილები გამოიყოფა და წარმოიქმნება ძალიან მაგარი ხივთიერება, რომელიც თითქმის ემალის იდენტურია. ჩვეულებრივ მას ემალს უწოდებენ კიდევ, მაგრამ ემალი მხოლოდ ექტოდერმული უჯრედების პროდუქტია და ამიტომაც უფრო სწორი იქნება, თუ აქ წარმო-

ქმნილ მასალას (რომელსაც, როგორც ვნახეთ, პროდუცირებენ ექტოდერმული უჯრედებიცა და მეზოდერმულიც), მინიციბრ დენტინს ანუ ვიტროდენტინს ვუწოდებთ. ვიტროდენტინი დღეს დენტინის ერთ-ერთ ნაირსახედ ითვლება. განსაკუთრებით საყურადღებოა ის, რომ ვიტროდენტინი ემალისაგან განსხვავებით და ნამდვილი დენტინის მსგავსად, უწვრილესი მილაკებითაა დაცხრილული. შემდეგ ქიცივის განვითარება გამოიხატება იმით, რომ სკლერობლასტების შრე ვიტროდენტინული შრისკენ გამოყოფს ნივთიერებას, რომელიც უკვე ტიპიურ დენტინად იქცევა. ტიპიური დენტინი ოსეოიდური (ძვლის ტიპის) ქსოვილია. მაგრამ ძვლისაგან განსხვავდება თავისი სტრუქტურით: იგი არ შეიცავს უჯრედოვან ელემენტებსა და სისხლგამტარ ძარღვებს. იგი უწვრილესი რადიალური მილაკებითაა დაცხრილული, რომლებშიც იმყოფებიან სკლერობლასტების პლაზმური გამონაზარდები. ეს გამონაზარდები დენტინს საკვებით უზრუნველყოფენ. შიგნიდან დენტინის მატების შედეგად ქიცივის ნერგი თანდათან იზრდება და ბოლოს ამოკვეთს ხოლმე კანს. ექტოდერმის მონაწილეობა თანდათან უკან იხევს და მისი მნიშვნელობა, როგორც ჩანს, უმთავრესად მაფორმირებელია. ამგვარად წარმოქმნილი ორგანო ძალიან ჰგავს კბილს, იგი დენტინისგანაა აგებული და მისი წვერო ვიტროდენტინითაა დაფარული. მაგრამ ეს კბილი პლაკოიდური ქიცივის მხოლოდ ნაწილია. მის ქვეშ, უკვე საკუთრივ კორიუმში, ექტოდერმის მონაწილეობის გარეშე იქმნება ქიცივის ფუძის ფირფიტა. უჯრედების ნაწილი ლაგდება ორ ეპითელურ შრედ და ისევ სკლერობლასტებად იქცევა. სკლერობლასტების ამ ორ შრეს შორის წარმოიქმნება დენტინისაგან აგებული ფირფიტა, რომელსაც ჩვეულებრივ რომბული მოყვანილობა აქვს. ეს ფირფიტა საბოლოოდ ქვემოდან შეერწყმის კბილს და პლაკოიდური ქიცივის განვითარებაც სრულდება. მეზოდერმული დერმილი, რომელიც კბილის განვითარებისას წარმოიქმნა, აღმოჩნდება ქიცივის ღრუში და ქმნის პულპას. პულპის ღრუ უწვრილესი მილაკების სახით გრძელდება დენტინის მასაში. ამ მილაკებში სკლერობლასტების პლაზმური გამონაზარდებია, რომლებიც დენტინს საკვებს აწვდიან. ამრიგად, პლაკოიდური ქიცივი შეიცავს რომბულ ფირფიტას და მასზე მყოფ უკან გადაზნექილ კბილს. მის სიღრუეებში პულპაა. მოცვეთისას ქიცივის მოცვლა ხდება. პლაკოიდური ქიცივებით მოფენილია სელაქიების მთელი კანი, ყბების ზედაპირი და პირის ღრუ. აქ ქიცივები უფრო დიდ-რონია და უკვე ნამდვილ კბილებს წარმოადგენენ.

განსაკუთრებით საყურადღებოა, რომ პლაკოიდური ქიცივის ფუძის ფირფიტის შემადგენელი დენტინი იმ ტიპური დენტინისაგან განსხვავდება, რომლისგანაც ქიცივის კბილია აგებული. კერძოდ, მასში მრავალრიცხოვანი არხებია, რომლებიც ქიცივის ცენტრალური ღრუს გაგრძელებას წარმოადგენენ და რომლებშიც პულპა გრძელდება. ეს არხები ერთობ მოგვაგონებენ ძვლის ჰოვერსისეულ არხებს. მაგრამ ასეთი დენტინი, როგორც ყოველნაირი დენტინი, ძვლისგან განსხვავებით უჯრედებს არ შეიცავს, თანაც ამ არხების ამომჟენი სკლერობლასტური შრის უჯრედების პლაზმური გამონაზარდები დენტინის სისქეშია შექრილი. ასე რომ, ქიცივის ფუძის ფირფიტის მასალა დენტინის ნაირსახეა, რომელსაც ვაზოდენტინს ანუ ტრაბეკულარულ დენტინს უწოდებენ. ქიცივის ბაზალური ფირფიტის გარეთა შრეები, ზოგჯერ კი დიდრონი ქიცივების ძირითადი მასა (გვარი Rajა), ამავე დროს შეიცავენ კოლაგენურ ბოქკოებსაც, რომლებიც გაკიროვნებული არაა. ეს კიდევ უფრო აახლოვებს ამ ქსოვილს ძვალთან. მაგრამ უჯრედოვანი ელემენტების უქონლობისა და დენტინის დამახასიათებელი უწერილესი არხების არსებობის გამო, ეს ქსოვილიც დენტინის ნაირსახეობად უნდა შივიჩნით. ამ სახის დენტინს ფსევდოდენტინი უწოდა ტრეტიაკოვმა. დასასრულ, ზოგჯერ დენტინი შრეობრივი ხდება, შემდეგ უჯრედებსაც ჩაერთავს და იქცევა გარდამავალი ხასიათის ქსოვილად. ასეთი ქსოვილი ნამდვილი ძვლისგან მხოლოდ იმით განსხვავდება, რომ მასში ჯერ კიდევ იმყოფებიან დენტინის დამახასიათებელი უწერილესი მილაკები. ასეთ დენტინს ოსტეოდენტინი შეიძლება ეწოდოს¹.

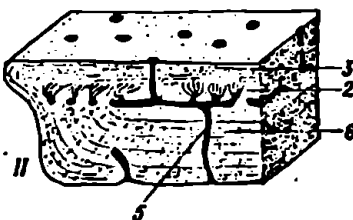
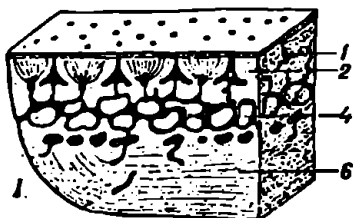
ქიცივების დანარჩენი ორი სახე, განოიდური და ძვლოვანი — ვითარდება მხოლოდ და მხოლოდ კორიუმის ხარჯზე, ებიდერმისის რაიმე მონაწილეობის გარეშე. ისევე როგორც პლაკოიდური ქიცივის ბაზალური (ფუძისეული) ფირფიტის განვითარებისას, აქაც მუზენქიმური უჯრედები ებითელურად ლაგდებიან და სკლერობლასტების ორ შრეს ქმნიან, რომელთა შორისაც ქიცივის მასალა გამოიყოფა. ეს მასალა, როგორც დავინახავთ, ერთობ განსხვავებული შეიძლება იყოს. ამასთან, განსხვავება ისიცაა, რომ განოიდური ქიცივები, ჩვეულებრივ საკმაოდ დიდი ხომის ფირფიტების სახით ვითარდებიან. ეს ფირფიტები ერთობ სქელია, რომბული ფორმის მქონე და ერთმანეთთან თავისებურად

¹ არსებობს დენტინის ნაირსახეთა სხვაგვარი კლასიფიკაცია და ტერმინოლოგია.

შესახსრებული, რის გამოც, უმეტესად ერთიან გარეთა ჯავშანს ქმნის. როგორც ითქვა, განოიდური ქიცვების შემადგენელი მასალა დიდ მრავალფეროვნებას ამჟღავნებს. განოიდური ქიცვების საერთო ნიშანი ისაა, რომ მათი ღრმა ფენა ყოველთვის თავისებური შრეობრივი ძელით, იზოპედინითაა წარმოდგენილი.

ზედაპირული შრე კი შეიძლება შედგებოდეს დენტინის ანა თუ იმ ნაირსახეობისაგან. ყველაზე პრიმიტიულ განოიდურ ქიცვებზე, რომელთაც ხშირად კოსმოიდურ ქიცვებს უწოდებენ, იმყოფება კოსმინის შრე, რომელიც ვიზოდენტინისაგან არსებითად არაფრით განსხვავდება: ისიც შეიცავს მრავალ არხს, ამოვსებულს პულპით და დაცხრილულია სკლერობლასტების პლაზმური გამონაზარდების შემცველი უწვრილესი არხებით. ქიცვების შლიფებზე აშკარად ჩანს, რომ კოსმინი წარმოადგენს თითქოსდა მრავალრიცხოვანი პლაკოიდური ქიცვების ბაზალური ფირფიტების შერწყმით წარმოქმნილ კომპლექსს.

კოსმოიდური ქიცვები გააჩნია მრავალ ნამარხ კროსოპტერიგიებს და რეცენტულ დიპნოებს. ზოგ თევზს ქიცივი თავდაპირველად ასევე უვითარდება, ე. ი. იზოპედინზე ჯერ კოსმინის შრე ჩნდება, მაგრამ შემდეგ, ქიცივის ზრდასთან ერთად, კოსმინის შრეს გარედან ემატება შრეობრივი დენტინის ფენა. ამნაირ დენტინს განოინს უწოდებენ. იგი ძალიან მაგარია და ემალს ან ვიტროდენტინს ემსგავსება. ამრიგად, ამ სახის ქიცივი შუა შრე კოსმინურია, გარეთა კი — განოინური. ამ ტიპის ქიცივები ახასიათებს ნამარხ პალეონისკებს (*Palaenonisci*) და რეცენტულ პოლიპტერუსისებრთ (*Polypterus, Calamoichthys*). ზოგ თევზში (*Lepidosteus*) კოსმინის შრე არ

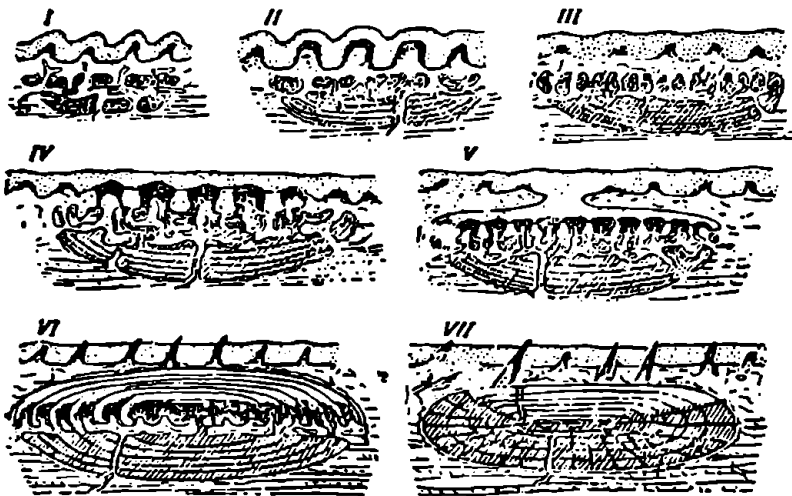


სურ. 21. განოიდური ქიცვების აგებულება

I. კოსმოიდური ქიცივი, II. ტიპიური განოიდური ქიცივი.

1. ემალი, 2. კოსმინი, 3. განოინი,
4. ვიზოდენტინი, 5. სისბლგამტარი ძაოლვების არხები, 6. იზოპედინი.

ჩნდება და ქიცვი თავიდანვე ორ შრეს შეიცავს: გარეთას, შრე-ობრივი დენტინისაგან ანუ განოინისაგან შემდგარს და შიგნითას, რომელიც შრეობრივი ძვლის, იზოპედინისაგანაა შექმნილი. ზოგჯერ განოინის შრის ზედაპირზე ვითარდება მრავალრიცხოვანი ეკლები, რომელნიც პლაკოიდური ქიცვების იდენტურია და შემ-

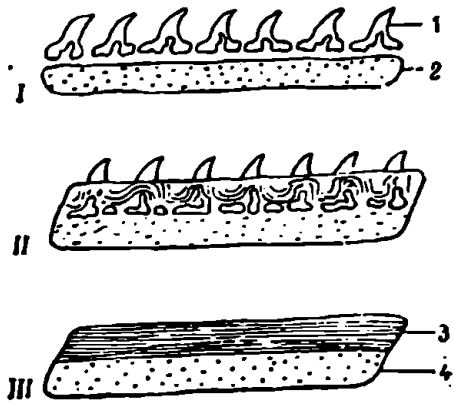


სურ. 22. განოიდური ქიცვის ევოლუცია.

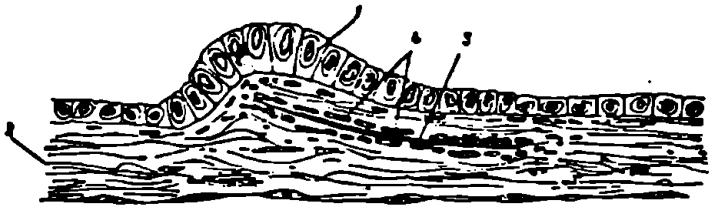
I, II, III. პლაკოიდური ქიცვების დაკავშირება ძვლის ფირფიტასთან, IV. კოსმინის შრის გაჭრობა, V. კოსმოიდური ქაცვი, VI. პალეონის-კოიდური ქიცვი, VII. ლეპიდოსტეოიდური ქიცვი.

დეგ, ზოგჯერ, ცვივა ხოლმე. როგორც ითქვა, ნამარხი თევზების განოიდური ქიცვების შლიფების შესწავლით დასტურდება, რომ ისინი რამდენიმე პლაკოიდური ქიცვის შერწყმის პროდუქტს წარმოადგენენ და რომ განოინური და კოსმინური შრე პლაკო-იდური ქიცვების ბაზალური მემბრანების გარდაქმნილია მიღე-ბული. განოიდურ ქიცვებში ახალია მათი ძვლოვანი, იზოპედი-ნური ნაწილი. ზოგის აზრით იზოპედინი კანის გაძვალეებაა, რო-მელიც შეორეულად დაუკავშირდა პლაკოიდური ქიცვების დერი-ვატს (განოინს თუ კოსმინს). მეორე შეხედულებით კი თვით პლა-კოიდური ქიცვის ფუძე, რომელიც უკვე სელაქიებში ვაზოდენტი-ნით და ფსევდოდენტინითაა წარმოდგენილი, უჯრედოვანი ელე-მენტების ჩართვით გადაიქცა ჯერ ოსტეოდენტინად, მერე კი ძვლად, კერძოდ, იზოპედინად. საინტერესოა ისიც, რომ განო-იდური ქიცვების მოცულა არასოდეს არ ხდება.

ყველა უმაღლეს თევზს ძვლოვანი ქიცვები უფითარდებათ. ისინი წარმოადგენენ ძალიან თხელ ფირფიტებს, შექმნილს ნამდვილი ძვლოვანი ქსოვილისაგან, კრამიტისებრ განლაგებულს კანის სპეციალურ ნაოქებში. ძვლოვანი ქიცვის ის ნაპირი, რომელიც კანში არაა ჩაფლული, შეიძლება გლუვი იყოს (ციკლოიდური ქიცვი) ან დაკბილული (ქტენოიდური ქიცვი). ჩვეულებრივ, ძვლოვანი ქიცვები იმდენად თხელია, რომ უჯრედოვან ელემენტებს ისინი არც კი შეიცავენ, მაგრამ ეს მეორეული მოვლენაა. ძვლოვანი ქიცვების ზრდა წლის პერიოდებში უთანაბროდ ხდება: ზაფხულში იგი ინტენსიურია, ზამთარში კი—შენელებული. ამიტომაც ქიცვზე ყოველთვის ვხედავთ ფართო ნათელ ზოლს და ვიწრო უფრო მუქ ზოლს. პირველი მათგანი ზაფხულის ნამატია, მეორე კი—ზამთრისა. ერთი ნათელი



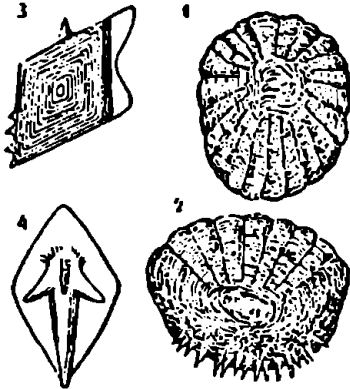
სურ. 23. განოიდური ქიცვის წარმოშობა
 1. პლაკოიდური ქიცვები, 2. კანისეული გაძვალეები, 3. განოინი, 4. იზოპედინი.



სურ. 24. ძვლოვანი ქიცვის განვითარება
 1. ეპიდერმისი, 2. კორიუმი, 3. ქიცვის ფირფიტა, 4. სკლერობლასტები.

და ერთი მუქი ზოლი ერთი წლის ნამატია. ამიტომაც ასეთ ზოლების დათვლით შესაძლებელია თევზის ასაკის გამორკვევა. განოიდურ ქიცვებთან ძვლოვანი ქიცვები აშკარა გარდამავალი ფორმებითაა დაკავშირებული. ზოგ ნამარხ თევზებს მრგვალი განოიდური ქიცვები ჰქონდათ. მრავალი ფორმები გვიჩვენებენ,

თუ როგორ ხდებოდა განოიდური ქიცივის განოიდური შრის გა-
თხელებით ძელოვანი ქიცივის წარმოქმნა. თანამედროვე მთელ-
ძელოვან თევზს ამიას (*Amia calva*) ციკლოიდური ქიცივის ზედა-
პირზე თხელი განოიდური ორნამენტი აქვს. განოინის თხელი შრე



სურ. 25 ქიცივების სახეები
1. ციკლოიდური ძელოვანი ქიცივი,
2. ქრენოიდური ძელოვანი ქიცივი,
3. განოიდური ქიცივი, 4. პლაკოი-
დური ქიცივი.

გააჩნდათ უძველესი ნამარხი
სრულძელოვნების ციკლოიდურ
ქიცივებსაც. თანამედროვე სრულ-
ძელოვანი თევზების ქიცივების
ზედაპირიც ზოგჯერ იჩენს განო-
ინიან მსგავსების ნიშნებს. ამრი-
გად, სრულიად აშკარაა, რომ
ძელოვანი ქიცივები განოიდური
ქიცივებისგანაა წარმოშობილი გა-
ნოინის რედუქციისა და ძელო-
ვანი შრის გათხელების გზით.
ძელოვანი ქიცივის შემდეგ გათხე-
ლებას ზოგ თანამედროვე ფორ-
მებში მოყვება ყოველგვარი არ-
ხების გაქრობა და, ზოგჯერ
ძელის სხეულაკების (უჯრედო-
ვანი ელემენტების) დაკარგვაც.

ასე რომ, თანამედროვე თევზების უმრავლესობის ქიცივები მარ-
ტოოდენ თხელ, ყოველგვარ ღრუებს მოკლებულ ფირფიტებს
წარმოადგენენ. ძელოვანი ქიცივები, განოიდური ფირფიტების
მსგავსად, მუდმივი ორგანოებია: მათი მოცულა არასოდეს არ
ხდება. ამრიგად, ჩვენ ვხედავთ, რომ პლაკოიდური ქიცივებისგან
წარმოიშვნენ განოიდური ქიცივები, ამათგან კი ძელოვანი ქიცივები.
საინტერესოა, რომ თანამედროვე სრულძელოვან თევზებსაც (ლო-
ქოსებრნი) ზოგჯერ გააჩნიათ ნამდვილი პლაკოიდური ქიცივები,
აღჭურვილი დენტინოვანი ეკლით, რომელიც პულპას შეიცავს და
ვიტროდენტინით თუ ემალითაა დაფარული. ასეთი ეკლები ძელო-
ვან ქიცივს მოძრავად ესახსრებიან. ამრიგად, ქიცივების ყველა
სახეები ერთმანეთთან მჭიდრო გენეზისურ კავშირში იმყოფე-
ბიან.

მაგრამ კანისეული ჩონჩხის ევოლუცია ძელოვანი ქიცივების
ჩამოყალიბებით როდი სრულდება. განოიდური ქიცივების მქონე
თევზებში ხშირად, სხეულის სხვადასხვა ნაწილებზე განოიდური
ქიცივები ერთმანეთს ერწყმიან ან ცალკეული მათგანი ძლიერ
იზრდება, რის შედეგადაც უფრო დიდი ზომის ფირფიტები წარ-
მოიქმნება. ასეთი ფირფიტები, ბალთებად წოდებული, გასდევს.

მაგალითად, ზუთხიებრთა გვერდით ზედაპირს. სხეულის ნაკლებად მოძრავ ადგილებზე, წაგალითად, თავზე და მხრის სარტყლის გაყოლებით, ასეთი ფირფიტები კიდევ უფრო დიდდებიან და უკვე კანისეულ ძვლებად იქცევიან. უძველესი თევზების, აგრეთვე, ნაწილობრივ ხრტილძვლოვანთა (ზუთხისებრთა) და ზოგ მთელძვლოვანის (*Lepidosteus*) კანისეული ძვლები ძალიან მრავალრიცხოვანია და შედარებით პატარა, თანაც მათ მყარი ადგილი არა აქვთ. უფრო მაღალ ფორმებში ისინი თანდათან კიდევ უფრო დიდი ზომისანი ხდებიან და თანაც მათი მყარი ლოკალიზაცია ხდება. თავდაპირველად ეს ძვლები უშუალოდ კანში ფრიად ზერელედ აა განლაგებული და თანაც მათ ისეთივე აგებულება აქვთ, როგორც ამავე თევზის ქიცვებს: მაგალითად, თანამედროვე პოლიპტერუსის და ლეპიდოსტეუსის კანოვანი ძვლები ძვლოვანი ფირფიტისა და განოინის ზედაპირული შრისგანაა შექმნილი. ამავე დროს, კანოვანი ძვლების ზედაპირი ქიცივის დამახასიათებელი ორნამენტიცაა აღქურვილი. სრულძვლოვან თევზებს, ქიცვებზე განოინური შრის გაქრობასთან ერთად, განოინი კანის ძვლებზეც აღარა აქვთ. როგორც ვიცით, კანის დერივატია პირის ღრუს ამომფენი საფარველიც და კანოვანი ძვლები მასშიც წარმოიქმნება (ისინი ჩნდებიან როგორც კბილების საყრდენი). კბილები კი, როგორც ვნახეთ, სპეციალიზებული პლაკოიდური ქიცვებია. პირის ღრუს შიგნით წარმოქმნილ ძვლებს საკბილე ძვლებს უწოდებენ ხოლმე. თავდაპირველად საკბილე ძვლებსაც ზედაპირული მდებარეობა ჰქონდათ. ევოლუციის პროცესში კანის ძვლებიცა და საკბილე ძვლებიც თანდათან ჩაეშენენ სხეულის სიღრმეში და ბოლოს შინაგანი ჩონჩხის ნაწილებს, კერძოდ, ქალას და მხრის სარტყელს სულ უფრო და უფრო მკიდროდ დაუქავშირდნენ. ამ გზით წარმოიშვნენ მხრის სარტყლის, სახის, ყბებისა და ქალას სახურავის მეგბრანული ანუ მფარავი ძვლები.

ამრიგად, წყლის ხერხემლიანებს გააჩნიათ ქიცვებისა და კანისეული ძვლებისგან შექმნილი სრული გარეგანი ჩონჩხი, რომელსაც დაცივითი ფუნქცია აქვს. ხმელეთზე ეს გარეგანი ჩონჩხი გამოჰყვა სტეგოცეფალებსაც. მათ მთელ სხეულზე ან მარტო ცენტრალურ მხარეზე ჰქონდათ მთლიანი ჯავშანი, რომელსაც ხშირად აშკარად ემჩნეოდა ციკლოიდური ქიცვებისგან წარმოშობის ნიშნები.

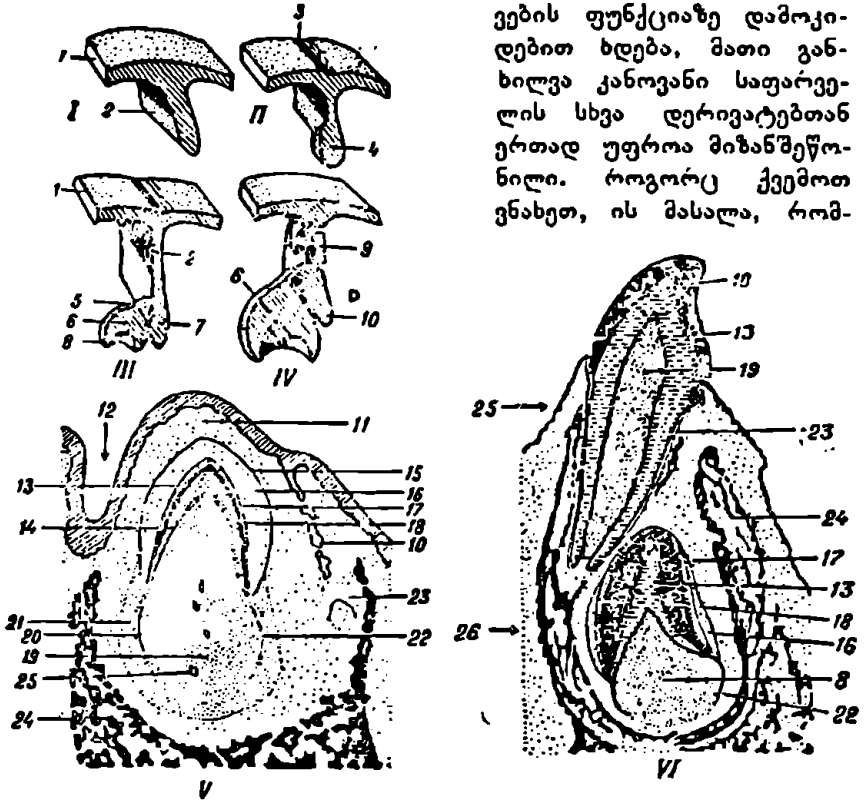
მაგრამ ხმელეთის პირობებში, რახან ჰაერის ხვედრითი წონა ბევრად უფრო ნაკლებია წყლისაზე, ასეთი მძიმე და მოუხეშავი

ძელოვანი ჯაფშანი უაღრესად ხელშემშლელი იყო. ამიტომაც თავი იჩინა ძელოვანი ჯაფშნის რედუქციის ტენდენციამ, რასაც გარეგანი ჩონჩხის სრული გაქრობა მოჰყვა. მისი ნაშთები ყველა ხერხემლიანს შერჩა შინაგანი ჩონჩხის მემბრანული ძვლების სახით. ამავე დროს, როგორც ვიცით, გარეგანი ჩონჩხის ნაშთია კბილებიც. გარდა ამისა, სტეგოცეფალების ძელოვანი ჯაფშნის ნაშთია გიმნოფიონების (უფუხო ამფიბიების) პატარა ძელოვანი ფირფიტები, რომლებიც მათი სხეულის რგოლების უკანა კიდეზე კანშია ჩაფლული. ამავე ტიპის ძვლებია პატერიის, ნიანგების და მრავალი ნამარხი რეპტილიების გასტრალეები (საკმაოდ უხეიროდ წოდებული მუცლის ნეკნებად). ასეთივეა ქვეწარმავლების სამკერდე ძვალთან (და, ამრიგად, მხრის სარტყელთან) დაკავშირებული ეპისტერნუმი (მკერდზედა ძვალი), წყლის ხერხემლიანთა და სტეგოცეფალთა პირველადი ძელოვანი გარეგანი ჩონჩხის ამ ნაშთებთან ერთად, ხმელეთის ხერხემლიანების კანში მეორეულ გაძვალბებასაც ვხვდებით ხოლმე. ასეთია ძელოვანი ფირფიტები ზოგი ამფიბიის კანში, ნიანგებისა და ზოგი სხვა ქვეწარმავლის (გეკონები, ს(ინ)კები) რქოვანი ფარაკების ქვეშ და სხვა. ამავე კატეგორიას მიეკუთვნება კუთა ბაკანიც. ძელოვან გარეგან ჩონჩხს, ძალიან იშვიათად, ძუძუმწოვრებშიც ვხვდებით (დაზიპუსის ანუ ჯაფშანას კეცტყავი).

დასასრულ უნდა ითქვას, რომ გარეგანი ჩონჩხი, რომლის დანიშნულებაა კანის დაცვა დაზიანებისაგან, ხერხემლიანთ ჯერ კიდევ ოსტრაკოდერმების საფეხურზე განუვითარდათ. ევოლუციის პროცესში მან მრავალნაირი გარდაქმნები განვლო პლაკოიდური ქიცვებიდან სტეგოცეფალების ჯაფშნამდე. ამასთან, იგი ნაწილობრივ შინაგანი ჩონჩხის შემადგენლობაში შევიდა (მემბრანული ძვლები). ამა თუ იმ სახით გარეგანი ჩონჩხი წყლის ყველა ხერხემლიანს გააჩნია. ხმელეთის პირობებში, იმის გამო, რომ ჰაერის ხვედრითი წონა წყლისაზე ბევრად უფრო ნაკლებია, მძიმე გარეგანი ჩონჩხი შემფერხებელ ფაქტორად იქცა, რის გამოც მისი სრული რედუქცია მოხდა. ამავე დროს მოხდა მისი ფუნქციონალური სუბსტიტუცია კანის საერთო გარქოვანებითა და სპეციალური რქოვანი ორგანოების (ჯერ ქერცლები, შემდეგ ნაკრტენი და თმა) წარმოქმნის გზით. რქოვანი საფარველი მსუბუქია, ამასთან საკმაოდ გამძლეც და, რაც ძალიან მნიშვნელოვანია, იგი მაქსიმალურად ამცირებს ორგანიზმიდან წყლის აორთქლებას, რასაც ხმელეთის პირობებში უაღრესად დიდი მნიშვნელობა აქვს.

§ 7. ძვირფასი განვითარება, აგებულება და ღირებულება

თუმცა კბილები ფუნქციონალურად საკვების მომწეებელი სისტემის კომპონენტია და მათი ევოლუცია ყოველთვის საკვების მოპოვებისა და გადაძუშავების ფუნქციაზე დამოკიდებით ხდება, მათი განხილვა კანოვანი საფარველის სხვა დერივარებთან ერთად უფროა მიზანშეწონილი. როგორც ქვემოთ ვნახეთ, ის მასალა, რომ-



სურ. 26. კბილების განვითარება და მოცულა

I, II, III, IV, V. პროვიზორული კბილის განვითარება;

VI. კბილის მოცულა დაფიოლონტურ სისტემაში.

1. ყბის კიდის ეპითელი, 2. საკბილე ფირფიტა, 3. საკბილე ღარი, 4. საკბილე კალბი, 5. ემალის ორგანოს ყუნწი, 6. ემალის ორგანო, 7. საკბილე ფირფიტის თავისუფალი კიდე, 8. კბილის დერილი, 9. შორეაორბიტე საკბილე ფირფიტა, 10. დეფინატიური კბილის წარმოშობის საკბილე ფირფიტა, 11. საკბილე ლილეაკი, 12. კარბიკის ღარი, 13. დენტინი, 14. ოდონტობლასტები, 15. გარეთა საემალე ეპითელი, 16. ემალის პულპა, 17. შიგნითა საემალე ეპითელი, 18. ემალი, 19. კბილის პულპა, 20. ცემენტობლასტები, 21. კბილის ჩანთის ნერვი, 22. ეპითელური ძვირფასი, 23. დეფინიტიური კბილის ნერვი, 24. ძვლოვანი ალვეოლი, 25. პროვიზორული კბილი, 26. დეფინიტიური კბილი.

ლიდნაც კბილები ვითარდებიან, მათი განვითარების პროცესები, დეფინიტიური აგებულება და სხვა, უდავოდ მოწმობს, რომ ეს ორგანო კანოვანი საფარველის რთული სისტემის შემადგენელია.

კბილის განვითარება პირის ღრუს ექტოდერმულ ეპითელში იწყება. უმდაბლეს ხერხემლიანებს კბილები პირის ღრუს სხვადასხვა ადგილებზე უფითარდებათ, უმაღლეს ხერხემლიანებს კი — მხოლოდ ყბების მფარავ კანში. ამ ადგილებზე ექტოდერმული ეპითელის უჯრედები ინტენსიურად მრავლდებიან, ექტოდერმა თანდათან ჩაიზრდება კორიუმში და კბილის ნერგს ქნის. უმდაბლესი ხერხემლიანების უმრავლესობას ცალკეული კბილისთვის ცალკეულივე ასეთი ნერგი უფითარდება. რეპტილიებში, ძუძუმწოვრებსა და, აგრეთვე, სელაქიებში კი ექტოდერმის ჩაზრდა მთელი ყბის გასწვრივ ხდება, რის გამოც მეზოდერმის სისქეში წარმოიქმნება მთლიანი ექტოდერმული საკბილე ფირფიტა, რომელიც ზედა ნაპირით უშუალოდ პირის ღრუს ეპითელს უკავშირდება. ყბების ზედაპირზე კი, საკბილე ფირფიტის ჩაზრდის ადგილზე, ეგრეთ წოდებული საკბილე ღარი რჩება. საკბილე ფირფიტის უჯრედების გამრავლების შედეგად, მის გარეთა (ლაბიალურ) ზედაპირზე ჩნდებიან ერთიმეორისგან განსაზღვრული მანძილით დაცილებული კოლებისებრი გამონაზარდები. ეს გამონაზარდები (საკბილე კოლები) ქვემოდან ოდნავ შეიზნიკებიან და ქუდის ან ჩაჩის სახის მქონე ემალის ორგანოებად იქცევიან. ამასთან, ემალის ორგანოს შევიწროებული ნაწილი, რომელიც მას საკბილე ფირფიტასთან აკავშირებს (ემალის ორგანოს ყუნწი), თანდათან წვრილდება და ბოლოს სულაც იშლება. ამავე დროს, თვით საკბილე ფირფიტაც სავსებით ცილდება პირის ღრუს ეპითელს. ამ მომენტიდან საკბილე ფირფიტის წარმოქმნის გზით განვითარებული კბილის ფორმირება ისევე ხდება, როგორც ისეთი კბილისა, რომელიც დამოუკიდებელი ნერგის სახით ჩნდება.

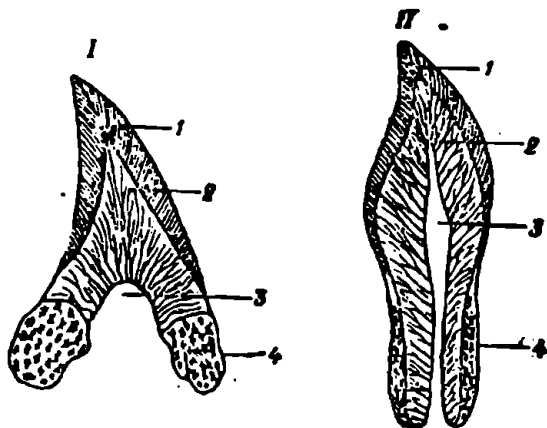
ემალის ორგანოს განვითარების ერთდროულად, მასთან მყოფ მეზენქიმაში უჯრედების შემჭიდროებული გროვა იქმნება, რომელიც დვრილად იწოდება და დენტინის და პულპის ნერგს წარმოადგენს. ემალის ორგანო ზემოდან ჩამოეზრდება (ან წამოეცმება) საკბილე დვრილს და ქმნის ფორმას, რომელშიაც თითქოსდა ჩამოისხნება კბილი. ემალის ორგანოს ეს მათორმებელი ან მაყალიბებელი ფუნქცია ნაკლები მნიშვნელობისა არაა, ვიდრე მისი ემალის წარმოქმნელი ფუნქცია. ამ საფეხურზე უკვე გვაქვს სრული ნერგი, რომელიც გარეთა ექტოდერმულ ნაწილს (ემალის ორგანოს) და

შიგნითა მებოდერმულ ნაწილს (საკბილე დერილს) შეიცავს და რომლიდანაც თვით კბილი ვითარდება.

მეზენქიმურ საკბილე დერილში სისხლგამტარი კაპილარები ჩნდებიან და თვით მისი უჯრედებიც მნიშვნელოვან ცვლილებებს განიცდიან. კერძოდ ის უჯრედები, რომლებიც ემალის ორგანოს შიგნითა ზედაპირისკენაა მიქცეული, განწყობიან ერთ შრედ, პრიზმული ეპითელის მსგავსად და იქცევიან დენტინის წარმოქმნელ უჯრედებად — ოდონტობლასტებად, რომლებსაც როგორც მეზენქიმისკენ, ისე ემალის ორგანოსკენ მიმართული უწვრილესი გააონაზარდები აქვთ. ოდონტობლასტები გარეთკენ გამოყოფენ თავისებურ ნივთიერებას, რომელშიც ძრავალრიცხოვანი, რადიალურად განწყობილი კოლაგენური ბოჭკოებია და რომელსაც პრედენტინს უწოდებენ. შემდეგ პრედენტინის ძირითადი ნივთიერება თანდათან იყვინთება კიროვანი მარილებით და დენტინად (substantia eburnea) იქცევა. დენტინი თავისებური ქსოვილია, რომელიც სიმაგრით ძვალს ჰპარბობს. და ძელისგან იმით განსხვავდება, რომ იგი უჯრედოვან ელემენტებს არ შეიცავს. იგი მხოლოდ დაკბრილულია უწვრილესი, დენტინისთვის დამახასიათებელი მილაკებით (არხებით), რომლებშიც ოდონტობლასტების პლამზური გამონაზარდები იმყოფებიან (ე. წ. ტომესის ეული ბოჭკოები). დენტინი კბილის შთელი მასის უმთავრეს ნაწილს შეადგენს და მისი თანდათან მომატების შედეგად კბილის ამოსვლა ხდება.

კბილის ნერგის მეზენქიმურ ნაწილთან ერთად, მისი ექტოდერმული ნაწილიც (ე. ი. ემალის ორგანო) იწყებს დიფერენცირებას. კერძოდ, იგი სამ შრედ დიფერენცირდება, რომელთაგანაც ორი გარეთა შრე (გარეთა და შუა) მონაწილეობს ემალის კუტიკულის შექმნაში, შიგნითა შრე კი, მიქცეული დენტინისკენ, საკუთრივ ემალის ანუ მინანქრის (substantia adamantina) წარმოქმნელი შრეა. ამ შრის უჯრედები უაღრესად ნაღალი და ვიწრო პრიზმების ფორმას იძენენ და ეგრეთ წოდებულ ადამანტობლასტებად იქცევიან. ადამანტობლასტები თანდათან კუტიკულარულ გარდაქმნას განიცდიან, კარგავენ ბირთვის და თვით გარდაიქმნებიან ემალის პრიზმებად. ემალის პრიზმების გაკიროვნებისა და ურთიერთთან მჭიდროდ დაკავშირებით მიიღება კბილის გვირგვინის ემალოვანი საფარველი, რომელიც უაღრესად მტკიცედ მიეზრდება შიგნით მყოფ დენტინს. ამ სახით კბილის გვირგვინი უკვე მთლიანადაა ჩამოყალიბებული. ემალი ზოგჯერ ძალიან სუსტადაა განვითარებული (თევზები, ქვეწარმავლები) ან კბილი სულაც უემალაა (ზოგი თევზი და, იშვიათად, ძუძუმწოვარი).

კბილის გვირგვინში მოქცეული მეზოდერმული დერმილი დეფინიტიურ მდგომარეობაში რჩება კბილის რბილობის ან პულპის სახით, რომელიც უაღრესად მდიდარია ძარღვებითა და ნერვული ტოტებით (სამწვერა ნერვის ტოტებით). ზოგჯერ პულპისკენ მიქცეული დენტინის ნაწილი დაცხრილულია არხებით, რომლებშიც სისხლგამტარი კაპილარებია და ვაზოდენტინად იწოდება. ხშირად კბილის სულ ქვედა ნაწილში ნამდვილი ძვლოვანი ნივთიერება ვითარდება, რომელსაც აქ ცემენტს ან დულაბს უწოდებენ. ეს განსაკუთრებით ძუძუმწოვრების კბილების დამახასია-



სურ. 27. კბილის აგებულება

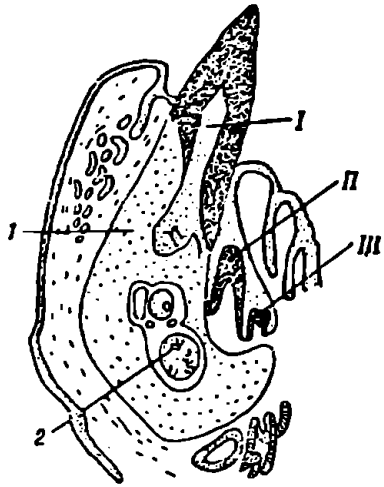
- I. უმაღლესი ხერხემლანების უფესვო კბილი,
 II. ძუძუმწოვრის ფესვიანი კბილი. 1. ემალა,
 2. დენტინი, 3. საპულპე ღრუ, 4. ცემენტი.

თებელია. დენტინის ნაწილის მატებისა და პულპის უჯრედების მოქმედების შედეგად კბილის გვირგვინი თანდათან ამოკვეთს რბილ ნაწილებს და ზედაპირზე ამოიზრდება. ძუძუმწოვრების უმრავლესობაში კბილის შიგ დარჩენილი ნაწილი შემოეზრდება პულპას და შევიწროებულ ფესვს ქმნის, რომელიც გარედან ცემენტი-თაა დაფარული. ფესვის განვითარების შემდეგ პულპა გარშემო მყოფი შემაერთებელ ქსოვილთან მხოლოდ ფესვში გამავალი ვიწრო არსით რჩება დაკავშირებული. ფესვის განვითარების შემდეგ კბილი აღარ იზრდება. მაგრამ ზოგჯერ, ძუძუმწოვრებსაც უფესვო კბილები აქვთ, რომლებიც ზედაპირის მოცვეთასთან ერთად, ქვემოდან განუწყვეტლივ (უფრო სწორად — ხანგრძლივად) იზრდებიან და პერმანენტულ კბილებად იწოდებიან.

ჩვეულებრივ, ფუნქციონირების პროცესში კბილის გვირგვინი ცვლება და კბილის მოცვლა ხდება. ახალი თაობის კბილები ჩნდებიან ძველი თაობის კბილების მოვარდნამდე, მათ ქვეშ, იმავე საკბილე ფირფიტიდან. ახალი კბილის ნერგი იმავე წესით ვითარდება, როგორც ძველი და მის ძირში თავსდება. ამავე დროს, ძველი კბილის ძირში ჩნდებიან ოსტეოკლასტები, რომლებიც მის ფესვს (თუ ფესვიანი კბილია) და, ნაწილობრივ, გვირგვინსაც შლიან. ძველი კბილის ნაშთი ახალი კბილის ამოზრდით სულაც ამოვარდება ხოლმე. კბილების მოცვლის დამთავრების შემდეგ საკბილე ფირფიტა საესებით რესორბირდება. ხერხემლიანების უმრავლესობა კბილებს მთელი სიცოცხლის მანძილზე იცვლის და ამრიგად, მათ კბილების სისტემის მრავალთაობიანობა ანუ პოლიფიოდონტიზმი ახასიათებთ, ძუძუმწოვრებში კი კბილების თაობების განსაზღვრულ რიცხვს ვხვდებით. მათ უმრავლესობას კბილების ორი თაობა აქვს, რაც ორთაობიანობად ანუ დიფიოდონტიზმად იწოდება. დიფიოდონტიზმის დროს კბილების პირველ პროვიზორულ თაობას „სარძევე კბილებს“ უწოდებენ.

ზოგი ჩანთოსნების, მწერიკამების და მღრღნელების ემბრიონალურ პერიოდში წინასარძევე თაობის კბილების ნერგებიცაა ნაპოვნი. წინასარძევე და, აგრეთვე, პოსტდენტიტური თაობის კბილების ნაშთი ანომალიის სახით ნაპოვნი ადამიანშიც. ზოგჯერ სარძევე სისტემა შობამდეც ქრება (ზღვის გოჭი, მრავალი ღამურა და სხვა). დასასრულს, ზოგი ძუძუმწოვარი კბილებს სულაც არ იცვლის და მთელი სიცოცხლის განმავლობაში კბილების ერთი თაობა აქვს (სირენები, კბილიანი ვეშაპები). ასეთ მოვლენას კბილების ერთთაობიანობა ანუ მონოფიოდონტიზმი ჰქვია.

კბილები ყოველთვის დაკავშირებულნი არიან ძვლებთან, რომლებიც მათ მკვიდრ საყრდენს უქმნიან, თუმცა სელაქიებს მთელი



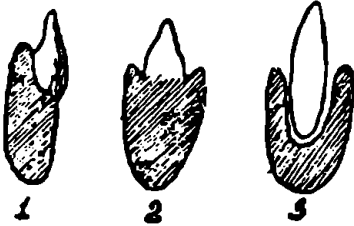
სურ. 28. კბილების თაობები (გეკონის პოლიფიოდონტიური სისტემა)

- 1. საკბილე ძვალი, 2. მეკელის ხრტილი, 3. საკბილე ფირფიტა.
- I. II. III. სამი თანმიმდევარი თაობის კბილები.

პირის ღრუს ეპითელი შეიძლება ჰქონდეთ კბილებით, მოფენილი (Chlamydoselachus, Galeus, Mustelus). თევზებს, ჩვეულებრივ, კბილები აქვთ პირის ღრუს ყველა ძვლებზე და სალახუჩე რკალებზეც კი (ახახის კბილები). ხშირად კბილები სასის ელემენტებზე ამფიბიებსა და რეპტილიებსაც გააჩნიათ, თუმცა მათ უკეთ განვითარებული კბილები ყბებზე აქვთ. ნიანგებსა და ძუძუმწოვრებს კი კბილებით მხოლოდ ყბების შემადგენელი ძვლები აქვთ აღჭურვილი.

ძვლებზე მიმაგრების მიხედვით სამი ტიპის კბილებს ასხვავებენ. უმდაბლეს ხერხემლიანებსა და, ნაწილობრივ, რეპტილიებს, კბილები უშუალოდ ძვლის ზედაპირზე აქვთ მიმაგრებული. ასეთ კბილებს აკროდონტული ეწოდებათ. რეპტილიების უმრავლესობას პლევროდონტული კბილები გააჩნია: მათი კბილები საყბე ძვლების შიგნითა ზედაპირზე გვერდითაა მიმაგრებული. დასასრულ, ძუძუმწოვრებს, ნიანგებსა და ნამარხი ქვეწარმავლების ზოგ ჯგუფს (მაგ., თერიოდონტებს) და, აგრეთვე, პირველ ფრინველებს (არქეოპტერიქსი, ცარცული ფრინველები) ყბების ძვლებზე სპეციალური ფოსოები ანუ ალვეოლები (საკბილე ბუდეები) უვითარდებათ, რომლებშიც კბილები სხედან. კბილების ასეთ ტიპს თეკოდონტური ეწოდება. ამ სამი ტიპიდან, ცხადია, ყველაზე პრიმიტიული და ნაკლებად მყარი აკროდონტული ტიპია, ხოლო ყველაზე მკვიდრად მიმაგრებული—

თეკოდონტური ტიპი, რომელიც ამ მხრივ კბილების ევოლუციის უმაღლეს საფეხურს წარმოადგენს.



სურ. 29. კბილების მიმაგრების ტიპები.

1. პლევროდონტული, 2. აკროდონტული, 3. თეკოდონტური.

და წარმოშობას (პლაკოიდური ქიცივი). მაგრამ შემდგომ, ამ პირველად ფუნქციასთან ერთად, ახალი, საკმლის დაქუცმაცების ფუნქციის შექმნის შედეგად, საყვების სხვადასხვა სახისადმი ადაპტაციის პროცესში, კბილების აღნაგობის სხვადასხვაგვარი გართულება ხდება.

ხერხემლიანთა უმრავლესობის საკბილე სისტემა ერთგვაროვან კბილებს შეიცავს. ასეთი კბილები აქვთ თითქმის ყველა უმდაბლეს ხერხემლიანებს და რეპტილიების უმრავლესობას. ძუძუმწოვრებში ერთგვაროვანი კბილები მხოლოდ კბილებიან ვეშაპებს გააჩნიათ (კაშალოტები, დელფინები), რაც საკბილე სისტემის მეორეულად გამარტივების შედეგია. ასეთ ერთგვაროვან საკბილე სისტემას ჰომოდონტური ეწოდება. მაგრამ მთელ რიგ შემთხვევებში ვხედავთ კბილების ფუნქციონალურ დიფერენცირებას, რაც მათ სტრუქტურულ ნაირგვაროვნობას განაპირობებს: ამ შემთხვევებში კბილთა სისტემა ჰეტეროდონტულია, ჰეტეროდონტიზმის ნიშნებს ზოგჯერ უმდაბლეს ხერხემლიანებშიც ვხვდებით. კერძოდ, სელაქიების პირის ღრუში ცალკეული კბილები განსხვავებულია დანარჩენებისაგან. თევზების ხახის კბილებიც განსხვავდება პირის ღრუს კბილებისაგან. ეს უკვე საკბილე სისტემის დიფერენცირებას მიუთითებს. რეპტილიებშიც, რომლებსაც საერთოდ ჰომოდონტური საკბილე სისტემა აქვთ, ზოგჯერ სუსტად გამოხატულ ჰეტეროდონტულობას იჩენენ: ზოგი ხელიკის წინა კბილები საჭრელ კბილებს მოგვაგონებენ, მათი მომდევნონი — კონუსურ ლოჯებს, სულ უკანანი კი მეტნაკლებად რთული ბორცვიანი კბილებია. ჰეტეროდონტულობის გამოხატულებაა გველების ზედა ყბებზე საშაამე კბილების ერთი წყვილის არსებობაც. მაგრამ ნამდვილი ჰეტეროდონტიზმი მხოლოდ ნამარხი რეპტილიების ერთ ჯგუფს (თერიოდონტებს) და მათგან წარმოშობილ ძუძუმწოვრებს ახასიათებთ. ძუძუმწოვრების საკბილე სისტემის ჰეტეროდონტულობა იმით გამოიხატება, რომ მათი წინა კბილები საკმლის მოკბეჩას ემსახურებიან და საჭრელ კბილებად (*incisivi*) იწოდებიან, რომელთაც ჩვეულებრივ სატეხის ფორმა აქვთ. მათი მომდევნო კბილები (თითო ცალი ზედა და ქვედა ყბის თითოეულ მხარეზე) ასრულებენ კბილის პრიმიტიულ ფუნქციას (მსხვერპლის დაქერა პირში), შესაბამისად ინარჩუნებენ მარტივი კონუსის ფორმას და ლოჯებად (*canini*) იწოდებიან. უკანა კბილები კი რთულია, ხშირად რამდენიმე ფესვის მქონე და საკმლის დაქუცმაცების ფუნქციას ასრულებენ. წინა მათგანი ორთაობიანია და მათ მცირე ან ცრუ საღეჭი კბილები ჰქვიათ (*praemolares*). უკანანი კი, რომელთაც განსაკუთრებით რთული აღნაგობა აქვთ, მოკლებულია სარძევე თაობას და დიდი ან ნამდვილი საღეჭი კბილების (*molares*) სახელს ატარებენ. როგორც მოლარების, ისე პრემოლარების და, აგრეთვე, საჭრელი კბილების რიცხვი სხვადასხვა ცხოველებს განსხვავებული აქვთ. თითოეული სახის ცხოველს კი ყველა კბილების რიცხვი კონსტანტური აქვს. კბილების

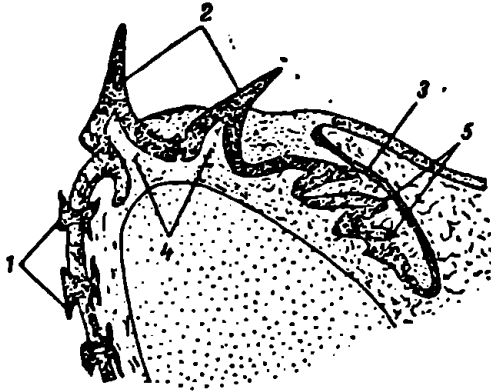
კონსტანტური რიცხვი ერთ-ერთი უმნიშვნელოვანესი თავისებურებაა, რომელიც პეტეროდონტულ საკბილე სისტემას ჰომოდონტურისაგან ასხვავებს. როგორც ზემოთ ითქვა, ზოგ ძუძუმწოვარს (კბილებიანი ვეშაპები) მეორეული ჰომოდონტიზმი ახასიათებს.

ხერხემლიანთა ყველა ჯგუფში ეხვდებით კბილების ნაწილობრივი ან სრული რედუქციის მოვლენას, რაც საკვების ხასიათითაა. გაპირობებული. უკბილო ფორმებს ეხვდებით თევზებში (ზუთხები, სიგები), ამფიბიებში (გომბეშოები, პიპები), რეპტილიებში (კუები), ძუძუმწოვრებში (უკბილო ვეშაპები, ზოგი მწერიკამიები, კლოაკიანები). სრულიად უკბილოებია თანამედროვე ფრინველები, რომელთაც ყბები, ისევე როგორც კუებს და ზოგ ძუძუმწოვრებს (კლოაკიანები), რქოვანი ნისკარტითა აქვთ აღჭურვილი. ფრინველების უკბილობა და მძიმე კბილების მსუბუქი რქოვანი ნისკარტით შეცვლა ფრენისადმი ადაპტაციაა, რომლის მეშვეობითაც თავის ნაწილის გამსუბუქება და მთელი სიმძიმის ტანის ნაწილში კონცენტრირება ხორციელდება, რასაც, ცხადია, ფრენისას უდიდესი მნიშვნელობა აქვს.

§ 8. კბილების წარმოშობა და ევოლუცია

კბილების წარმოშობის საკითხის გამორკვევა საკმაოდ ადვილი იყო. კბილის სტრუქტურა, ქიმიური შედგენილობა, განვითარების წესი, მოცულის შექანიზმი იმდენად გავს ზვიგენების პლაკოიდური ქიციისას, რომ ამ ორგანოთა ჰომოლოგიურობის საკითხი ექვსდიდი ხანია აღარ იწვევს. პირველადი ნერგიდან, ერთი მხრით, თევზების ქიციები ჩამოყალიბდნენ, რომელთა შორის საწყისი ფორმა პლაკოიდური ქიცია, მეორე მხრით კი — კანის რქოვანი წარმონაქმნები (ქერცილი, ნაკრტენი, თმა). პრიმიტიულ წყლის ხერხემლიანებს, როგორც თანამედროვე ზვიგენისებრთ, მთელი კანი პლაკოიდური ქიციებით ჰქონდათ შემოსილი. კერძოდ, კანის ნაწილიც, რომლითაც ამოფენილია პირის ღრუ (როგორც ცნობილია, პირის ღრუ, განსხვავებით მომწიკვლებელი ტრაქტის უმთავრესი ნაწილისა; ექტოდერმული ეპითელითაა ამოფენილი). თავდაპირველად პირის ღრუში არსებული პლაკოიდური ქიციები არაფრით განსხვავდებოდნენ სხეულის ზედაპირის ქიციებისგან. მაგრამ შემდეგ, თავისი მდებარეობის გამო (ყბებზე, სასაზე), ამ ქიციებმა ახალი ფუნქცია შეიძინეს: ისინი ცხოველს ყბებით მიტაცებული საკვების დაკავებაში ეხმარებოდნენ. ამას აღნიშნული ფუნქციის გაძლიერება მოჰყვა, რამაც განაპირობა პირში მყოფი ქიციების პროგრესული გადიდება და გაძლიერება. ისინი უკვე,

განსხვავდებოდნენ ტიპიური პლაკოიდური ქიცივისაგან და კბილებად იქცნენ. მართლაც, რეცენტულ ზეიგენებში აშკარად ვხედავთ კანის ქიცივების თანდათანობით გადასვლას პირის ღრუში მყოფ კბილებად. შემდეგ, როცა პლაკოიდურმა საფარველმა თავისი პირველადი (დაცვითი) ფუნქცია დაკარგა და რედუცირდა, კბილები, რაკი ისინი საჭირონი იყვნენ ცხოველისათვის, შერჩენილ იქნენ და შემდგომი პროგრესული განვითარება განიცადეს. ამ



სურ. 30. კბილების წარმოშობა პლაკოიდური ქიცივიდან

1. პლაკოიდური ქიცივი, 2. კბილი, 3. საკბილე ფირფიტა, 4. პულპა, 5. კბილების ნერვები.

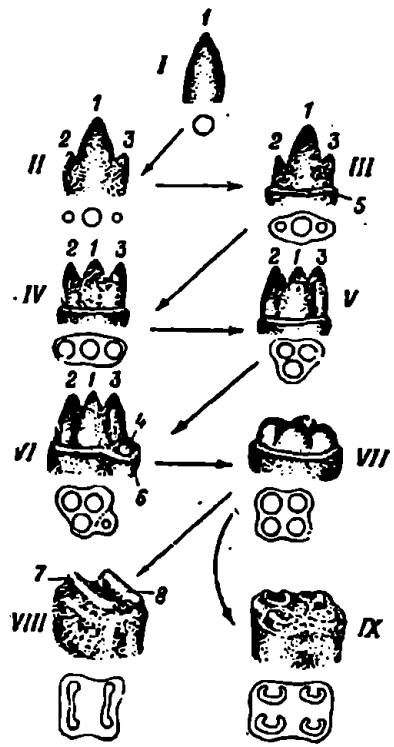
პროცესში ხდებოდა მათი დიფერენცირება საკვების ხასიათის შესაბამისად და, ამავე დროს, ლოკალიზაცია: ძირითადად ყბებზე, თუმცა უმდაბლეს ხერხემლიანებს კბილები სხვა ძვლებზეც აქვთ.

კბილების ადაპტიური დიფერენცირების პროცესში მოხდა ძუძუმწოვრების რთული კბილების (მოლარების) ჩამოყალიბებაც, რომლებიც, როგორც ვიცით, თავისი მხრით, აღნაგობის უალრესად დიდ მრავალფეროვნებას ქმნიან. სწორედ ეს საკითხი, — ძუძუმწოვრების წინაპართა მარტივი კონუსური კბილებიდან მათი რთული კბილების წარმოშობა, — არის ცენტრალური საკითხი კბილების ევოლუციის პრობლემაში. წინასწარვე უნდა ითქვას, რომ საბოლოოდ გადაწყვეტილად იგი დღესაც ვერ ჩაითვლება, თუმცა იგი დიდი ხანია, რაც ინტენსიური კვლევის ობიექტს წარმოადგენს.

ამ საკითხზე პირველი მოსაზრება გულისხმობდა რთული კბილების ჩამოყალიბებას რამდენიმე მარტივი კონუსური კბილების

შებრდის გზით (შებრდის ანუ შერწყმის თეორია). მაგრამ მეცხრამეტე საუკუნის ბოლოს ცნობილმა პალეონტოლოგებმა კომმა და ოსბორნმა, ნამარხი ძუძუმწოვრების კბილების შესწავლის საფუძველზე, სრულიად საპირისპირო მოსაზრება გამოთქვეს, რომლის თანახმად რთული მოლარი ერთი მარტივი კონუსური კბილის თანდათანობითი გარდაქმნის პროდუქტია (დიფერენცირების თეორია ანუ ტრიტუმბერკულარული თეორია). ოსბორნ-კომის თეორიამ მალე საყოველთაო აღიარება მოიპოვა და იგი დღესაც გაბატონებულია მეცნიერებაში. ამ თეორიის მიხედვით რთული კბილების ჩამოყალიბების პროცესი ასეთნაირად წარმოგვიდგება. თავდაპირველად ძუძუმწოვრებს ჰქონდათ ნარტივი კონუსური კბილების მწკრივი ზედა და ქვედა ყბაში, რომლებიც რიგრიგობდნენ ერთმანეთს (ზედა კბილი ჩადიოდა ქვედა კბილებს შორის შუალედში), როგორც თანამედროვე მტაცებლებსა და მრავალ სხვა ხერხემლიანებში (ჰაპლოდონტური სტადია). ასეთ კბილებს ფუძესთან ირგვლივი კარნიზი ანუ სარტყელი (cingulum) ჰქონდა, რომელსაც მოპირდაპირე ყბის კბილის წვეტი ეხებოდა. ჰაპლოდონტური კბილის ერთადერთ წვეტს ზედა ყბაზე უწოდებენ პროტოკონუსს, ქვედა ყბაზე კი — პროტოკონიდს. ევოლუციის შემდეგ სტადიაში (პროტოდონტური სტადია) კბილის ირგვლივ ნაოჭზე პროტოკონილის წინ და მის უკან ჩნდება თითო პატარა დამატებითი წვეტი. იანინ ჩნდებიან იმ ადგილას, სადაც ცინგულუმს მოპირისპირე ყბის პროტოკონუსი ეხებოდა. წინა მათგანი იწოდება პარაკონუსად (ქვედა ყბაში — პარაკონიდად), უკანა კი მეტაკონუსად (ქვედა ყბაში — მეტაკონიდად). შემდეგ ეტაპზე დამატებით, წვეტები ზომით იმატებენ და პროტოკონუსის (პროტოკონიდის) ოდენა ხდებიან (ტრიკონოდონტული/სტადია). აქ ერთი ყბის კბილის მთავარი წვეტი ექვევა მეორე ყბის მთავარ წვეტსა და დამატებით წვეტს შორის. მომდევნო საფეხურზე (ტრიტუმბერკულარული სტადია) კბილის სამი წვეტი, აქამდე ერთ გასწვრივ სიბრტყეში განწყობილი, ერთმანეთის მიმართ ადგილს იცვლის: ზედა ყბის კბილებზე პროტოკონუსი შიგნით გადაადგილდა, პარაკონუსი და მეტაკონუსი კი — გარეთკენ, ქვედა ყბის კბილებზე კი, შექცევით, პროტოკონიდი — გარეთკენ, პარაკონიდი და მეტაკონიდი — შიგნით. ამრიგად, ყველა კბილის წვეტები სამკუთხედის წვეროებზე განეწყვენენ. ამასთან, თვით წვეტები რამდენადმე ბლაგვი და დაბალი გახდნენ. უნდა აღინიშნოს რომ, უფრო ახალი საბუთებით, ტრიტუმბერკულარული კბილები ჰაპლოდონტური კბილებიდან დამოუკიდებლად ჩამოყალიბდა და

ევოლუციაში წვეტების გადაადგილებას ადგილი არა ჰქონია (გრეგორი). ტრიტუბერკულარულ კბილს ლატეროკაუდალურად ცინგულუმის გაგანიერებით გაუჩნდა ქუსლი (ზედა ყბის კბილებს — talon, ქვედა ყბისას — talonidium), რომელზეც პატარა დამატებითი წვეტი განვითარდა (ზედა ყბის კბილებზე — ჰიპოკონუსი, ქვედა ყბისაზე — ჰიპოკონიდი). ჰიპოკონუსის (და ჰიპოკონიდის) მიერ დანარჩენი სამი წვეტის (ბორცვის) ზომის მიღწევით ჩამოყალიბდა ოთხბორცვიანი კბილი (კვადრატუბერკულარული სტადია), სადაც ბორცვები ოთხკუთხედის წვეროებში არიან განლაგებული. უნდა საგანგებოდ აღინიშნოს, რომ ევოლუციაში ცვლილებები უფრო ადრე ყოველთვის ქვედა ყბის კბილებში ხდება ხოლმე. კბილების გართულების ორი ბოლო საფეხური — ტრიტუბერკულარული და კვადრატუბერკულარული სტადია — ის ძირითადი სახეა, რომლის შემდგომი ცვლილებებით ყველა თანამედროვე ძუძუმწოვრის კბილების უდიდესი მრავალფეროვნება იქმნება. რაკი ტრიტუბერკულარული კბილის ჩამოყალიბება უმთავრესი მომენტია მთელს ამ პროცესში, კოპის და ოსბორნის თეორიას ტრიტუბერკულარულ თეორიას უწოდებენ.



სურ. 31. ტრიტუბერკულარული თეორიის სქემა

1. პაპლოდონტური სტადია;

II—III. პროტოდონტული სტადია;

IV. ტრიკონოდონტული სტადია; V. ტრიტუბერკულარული სტადია; VI. ტალონის და ჰიპოკონუსის გაჩენა; VII. კვადრატუბერკულარული სტადია;

VIII. ლოდოდონტური კბილი; IX. სელენოდონტური კბილი. 1. პროტოკონუსი (პროტოკონიდი), 2. პარაკონუსი (პარაკონიდი), 3. მეტაკონუსი (მეტაკონიდი), 4. ჰიპოკონუსი (ჰიპოკონიდი), 5. ცინგულუმი, 6. ტალონი (ტალონიდი), 7. პროტოლოფი, 8. მეტალოფი.

ტრიტუბერკულარული კბილები გააჩნიათ ზოგ თანამედროვე ჩანთოსნებს, მწერიკვამიებს და ნახევარმაიმუნებს. ქუსლიანი სამ-

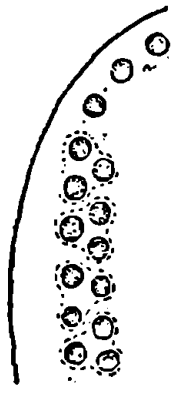
ბორცვა კბილები (ქუსლზე მყოფი პატარა ბორცვით) წარმოად-
 გენს მწერიკამიების და მტაცებლების კბილების მრავალი ტიპე-
 ბის საფუძველს. ამავე სახის კბილიდანაა ნაწარმოები ონაე-
 რების მკვეთავი (სეკოდონტური ანუ სექტორიალური)
 კბილიც: აქ კბილის სამი წვეტი შეერთებულია ბასრი კილით.
 როგორც ვნახეთ, ოთხბორცვა კბილიც (კვადრიტუმბერკულარული)
 ამ სამბორცვა კბილის გართულებით ვითარდება. ბორცვების
 რიცხვის ზრდით (დამატებითი ბორცვების გაჩენა) იქმნება სხვა-
 დასხვა ჯგუფების დამახასიათებელი კბილები. უნდა აღინიშნოს
 კი, რომ მეზოზოური ძუძუმწოვრების მულტიტუმბერკულა-
 რული (მრავალბორცვიანი) კბილები დღეს ტრიტუმბერკულარუ-
 ლი კბილისაგან დამოუკიდებლად განვითარებულად მიაჩნიათ. ბორ-
 ცვების დადაბლება და დაბლაგვება იძლევა მრავალნიარ ბლაგვ-
 ბორცვიან (ბუნოდონტურ) კბილებს. ოთხბორცვიანი (კვად-
 რიტუმბერკულარული) კბილის ცალკეული ბორცვების გაჭიმვით
 (განივად) და კუთხურად მოდრეკით, რის შედეგადაც ბორცვი
 ზემოდან დახედვისას ნამგლის (ან ახალი მთვარის) მოხაზულობას
 იძენს, მიიღება მცობნელების სელენოდონტური კბილი. ასე-
 თივე კბილის ბორცვების ურთიერთთან ქედებით შეერთება იძლევა
 ლოფოდონტურ (ქედიან ანუ ნაოკიან) კბილებს. კერძოდ,
 როცა წინა ორი და უკანა ორი ბორცვი წყვილ-წყვილადაა
 ქედით შეერთებული, რაც კბილზე წინა და უკანა ქედს ქმნის
 (წინა ქედს პროტოლოფი ჰქვია, უკანას — მეტალოფი), მიიღება
 ბილოფოდონტური (ორქედიანი) კბილი, როგორც, მაგალითად,
 ტაპირებს აქვთ. გართულების შემდგომი საუფესური ახასიათებს
 მარტორქებს: პროტოლოფის და მეტალოფის გარეთა ბოლო
 ერთმანეთს გარეთა ქედით (ექტოლოფით) უკავშირდება (ქედების
 ერთობლიობა ზემოდან რუსული П ასოს მოყვანილობას ქმნის).
 ასეთი კბილის ქედების რთულად დაკლაკნით იქმნება ცხენების
 კბილებიც. ქედების რიცხვის გაბევრებით მისგანვე ჩამოყალიბდა
 სპილოების, მორღნელების და სხვა ძუძუმწოვრების დანაოკებული
 კბილები. ამასთან, ბალახისმჭამელი ცხოველების კბილის ბორ-
 ცვები ზოგჯერ უაღრესად მაღალ პრიზმებად იქცევიან, მათ შო-
 რის შუალედები ცემენტით ივსება (თანაც კბილი პერმანენტული
 ზრდის უნარს იძენს) და ამგვარად დაბალი (ბრაქიოდონტუ-
 ლი) კბილი ცილინდრულ ჰიფსელოდონტურ კბილად
 იქცევა. პალეონტოლოგია კბილების ყველა აღნიშნული სახეების
 ურთიერთში გადასვლის ნათელ სურათს იძლევა.

ტრიტუმბერკულარული თეორიის საყოველთაოდ აღიარებასთან
 ერთად შერწყმის თეორიას მაინც ჰყავს მომხრეები, რომ-

ლებიც საკმაოდ სერიოზული ფაქტებით არიან შეიარაღებულნი. უნდა აღინიშნოს, რომ ამ თვალსაზრისის მომხრენი, ძირითადად, კბილის მორფოგენეზის მონაცემებს ეყრდნობიან. შეზრდის თეორიის მომხრეთა შორის პირველ რიგში უნდა აღინიშნონ ადლოვი, ბოლკი, მორფოლოგთა პოლანდიური-სკოლა (ფორტსჰანი, ვოლდერმანი, ბლუნჩლი); ბოლო დროს მას მიემხრო მატვეევიც-საყურადღებოა, რომ კბილების მორფოგენეზის შედარებითი შესწავლა კომ-ოსბორნის თეორიის სასარგებლოს არაფერს იძლევა. ამ მკვლევრებს, კერძოდ, მატვეევს, შერწყმის თეორიის სასარგებლოდ მოჰყავს როგორც არაუშუალო, ისე უშუალო საბუთებაც. არაუშუალო საბუთად ითვლება ის, რომ კბილების ჰომოლოგიურ წარმონაქმნებს, კერძოდ, კანის ძელოვან დანართებს, ხშირად ახასიათებს კომპლექსებად შერწყმა. სახელდობრ, ზუთხისებრთა ძელოვანი ბალთები იქმნებიან პატარა კბილანების კომპლექსებად შეზრდის გზით. ამასვე ეხედავთ ჰეტეროდონტული ზვიგენების პირის ღრუშიც, სადაც მოზრდილ პლაკოიდურ ქიცვს ორივე მხრით უფრო პატარა კბილები შეერწყმიან. ასეთივე რამ შემჩნეულია ქტენოიდური ქიცვების განვითარებაშიც. თევზების და ამფიბიების დიდრონი კონუსური კბილების წარმოქმნა რამდენიმე პატარა კონუსური კბილის შერწყმის გზითვე ხდება, რაც არასოდეს არ იწვევდა ექვს. მთელ რიგ ახლანდელ და ნამარხ რეპტილიებს (განსაკუთრებით თერიოდონტებს) ახასიათებს თავისებური დაკბილული კბილები, რომლებიც ზემოთ განხილულ პროტოდონტულ კბილებს გვანან. ასეთი ფორმა კბილს მხოლოდ თავისი განვითარების გარკვეულ საფეხურზე აქვს და ამოსვლის შემდეგ იგი კონუსურ ფორმას ღებულობს. ამრიგად, აშკარაა, რომ დიდი კონუსური კბილების წარმოქმნა პატარა კონუსური კბილების შერწყმის გზით რეპტილიებსაც ახასიათებდა. პატარა კონუსების შეზრდის გზითვე უნდა იყოს ჩამოყალიბებული თვით ძუძუმწოვრების მარტივი კბილებიც: მაგალითად, მკრელების ნაპირი ამოსვლისას დაკბილულია (ბავშვებსაც ასე აქვთ), რაც მატვეევს იმ წინაპრული სტადიის რეკაპიტულაციად მიაჩნია, როცა პატარა კონუსების შეზრდა მოხდა მკრელად. საყურადღებოა ისიც, რომ ფრთამატყლას (*Galeopithecus*) აქვს სავარცხლისებრი მკრელები და აშკარად პროტოდონტული პრემოლარები. ეს აგრეთვე მიაჩნიათ ამ კბილების წარმოქმნის საბუთად პატარა კონუსური კბილების შერწყმით.

ამრიგად, შეკრებილია საკმაოდ სერიოზული საბუთები, რომლებიც ადასტურებენ, რომ დენტინის პატარა კონუსების შერწყმით დიდრონი კონუსური კბილების წარმოქმნა ხერხემლიანთა

ყველა ჯგუფშია შენიშნული. ფიქრობენ, რომ პატარა კონუსური კბილები არაა პოლილოგიური დიდი კონუსური კბილები. პირველი ცალკეული პლაკიდური ქიცივის დერივატია, მეორე კი თვით ამ მარტივი კბილების შეზრდის გზითაა წარმოშობილი. ყველა განხილულ შემთხვევაში საქმე გვაქვს ერთ განწყვიტვ მწკრივში მყოფ პატარა კონუსების შეზრდასთან, რომლებიც, ცხადია, ერთ თაობას უნდა ეკუთვნოდნენ. ძუძუმწოვრების რთულ მოლარებში კი მათი შემადგენელი ბორცვები თუ წვეტები, როგორც ვიცით, ერთ მწკრივად არასოდეს არაა განწყობილი, არამედ ყოველთვის ორ პარალელურ მწკრივშია. ამრიგად, ზემოთ მოტანილი საბუთები მოლარების წარმოშობის საკითხს არც თუ მაინც და მაინც ბევრს ღატებენ. განსაკუთრებით მნიშვნელოვანი ისაა, რომ თუ დავუშვებთ მოლარების წარმოქმნას ერთ მწკრივში მყოფი მარტივი კბილების შერწყმით, მაშინ მოგვიხდება მივიღოთ წვეტების ურთიერთის მიმართ გადაადგილების პროცესი ტრიტუბერკულარული თეორიიდან, რომელიც თვით ამ თეორიის უსუსტესი მომენტი. მაგრამ თურმე ამ ჰიპოთეზის მიღება არცაა საკირო. საქმე ისაა, რომ რეპტილიებს, რომელთა ნამდვილ ჰაპლო-



სურ. 32. შერწყმის თეორიის სქემა (ქვეწარმავლის კბილები ორი თაობის განწყობა და ძუძუმწოვრების სამბორცვიანი კბილების წარმოქმნა)

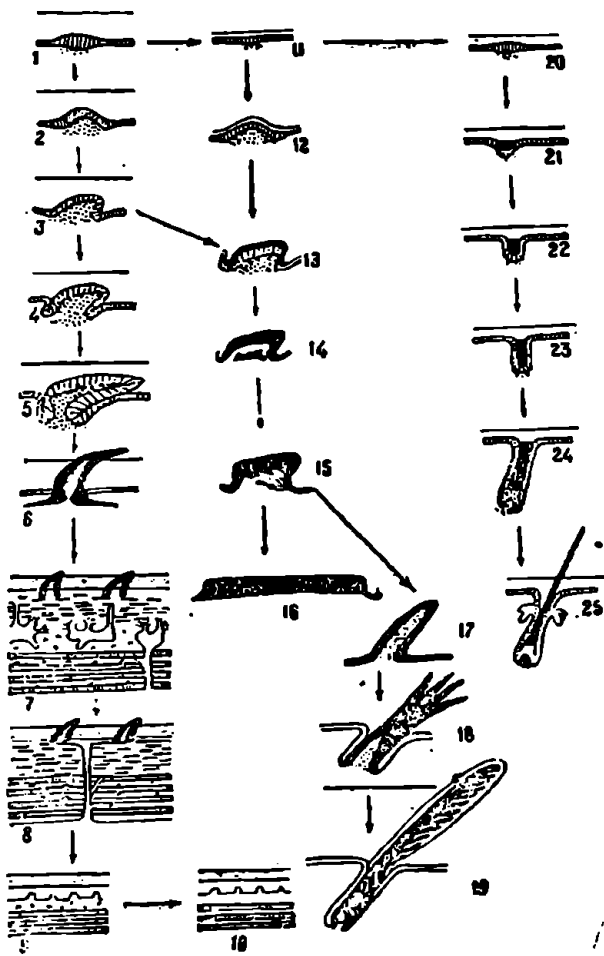
დონტურ (მარტივ კონუსურ) კბილებს პოლიფიოდონტიზმი ახასიათებს და რომელთაც კბილები, ისევე, როგორც ძუძუმწოვრებს და სელაქიებს, საკბილე ფირფიტებიდან (და არა ცალკეული კბილის ნერგიდან) უვითარდებათ, ერთიმეორის შემცვლელი თაობების კბილები უჩნდებათ ყბის შიგნითა მხრიდან ისე, რომ ყოველი ახალი თაობის კბილის ნერგი ძველი თაობის ორ კბილს შორის შუალედის პირდაპირ იმყოფება, ე. ი. სხვადასხვა თაობის კბილები ჰადრაკული წესითაა განწყობილი. ზოგჯერ მომდევნო თაობის კბილები ამოდიან მანამ, ვიდრე ძველი თაობა მოცვინდებოდეს. ეს ახასიათებს, მაგალითად, ჰატერიას. განსაკუთრებით საყურადღებოა, რომ ასეთნაირი ორ მწკრივად განწყობილი კბი-

ლები ყბების გვერდით (ლოყისეულ) ნაწილებზეა, ე. ი. სწორედ იმ უბანში, სადაც ძუძუმწოვრებს მოლარები აქვთ. ეს გარემოება

ფრიად აადვილებს საქმეს: უკვე შეიძლება წარმოვიდგინოთ, რომ ძველი თაობის ორი კბილისა და მათ შორის შუალედის პირდაპირ მყოფი ახალი თაობის ერთი კბილის (ან პირიქით) შერწყმით ჩამოყალიბდა მოლარის ყველაზე პრიმიტიული სახე — ტრიტუბერკულარული კბილი. მით უფრო, რომ ძუძუმწოვრებს უთუოდ პოლიფიოდონტიზმი ჰქონიათ: ზოგ ჯგუფში აღმოჩენილია საკბილე ფირფიტაში პრემოლარული და პოსტდენტიური თაობის კბილების რუდიმენტები, გარდა სარძევე და დენტიური თაობისა.

ამ არაუშუალო საბუთების გარდა, მიღებულ იქნა რთული მოლარის განკერძობებული კონუსების შერწყმით წარმოქმნის უშუალო საბუთებიც. კერძოდ, მატვეევმა შეისწავლა ლორის კვადრატუბერკულარული ბუნოდონტური კბილების განვითარება. აღმოჩნდა, რომ უკვე ადრეულ სტადიაში, როცა ჯერ კიდევ სარძევე თაობის კბილების ნერგები ემალის ორგანოს სახით სცილდებიან საკბილე ფირფიტას, იქმნება ერთმანეთის დამოუკიდებელი ემალის ორგანოების მთელი სისტემა. ეს დამოუკიდებლობა კიდევ უფრო აშკარა ხდება, როცა დენტინი გამოიყოფა. ამასთან, დენტინის კონუსები მოლარულ მიდამოში, სრულიად აშკარად, ორ მწკრივადაა განწყობილი: ერთი მწკრივი, რომელსაც მოწავალი პარაკონუსები და მეტაკონუსები შეადგენენ, წარმოადგენს წინა ნაწილის ერთადერთი მწკრივის (ე. ი. მკრელების, ლოჯების და პრემოლარების) გაგრძელებას, პროტაკონუსები და ჰიპოკონუსები კი მეორე, დამოუკიდებელ მწკრივს ქმნიან. ამ საფეხურზე ლორის კბილების სისტემა ძალიან ჰგავს ჰატერიისას. კბილის კონუსები ასეთნაირ დამოუკიდებლობას დიდხანს ინარჩუნებენ და მხოლოდ შობის წინ, მთლიანი მოლარის საერთო ძვლოვანი, ფესვებიანი ფუძის გაჩენისას, ერწყმიან ერთმანეთს. ამრიგად, მატვეევი თვლის, რომ ძუძუმწოვრების რთული მოლარების ჩამოყალიბება მოხდა რეპტილიური ტიპის საკბილე სისტემის (ერთი სრული მწკრივი და მეორე არასრული, ლოყისეულ მიდამოებში არსებული მწკრივი) განცალკევებული მარტივი კბილების შერწყმის გზით. ამ თვალსაზრისით, კბილების შერწყმის საწყისს უკვე წარმოადგენს ცალკეული საკბილე ნერგების შერწყმა საკბილე ფირფიტად, რაც ძუძუმწოვრებს ახასიათებს. ამრიგად, ემბრიონალური ნერგების დამოუკიდებლობა პირველადია, საკბილე ფირფიტის წარმოქმნა კი — მეორეული. როგორც ვხედავთ, ონტოგენური გამოკვლევები შერწყმის (შეზრდის) თეორიის სასარგებლო საინტერესო საბუთებს იძლევიან. კბილების ევოლუციის

საკითხი დღეს საბოლოოდ გადაკრილად ვერ ჩაითვლება, რადგანაც ორივე განხილულ, ურთიერთის საპირისპირო შეხედულებას საკმაოდ სერიოზული არგუმენტები გააჩნია.



სურ. 33. კანის დერვივატების ევოლუცია

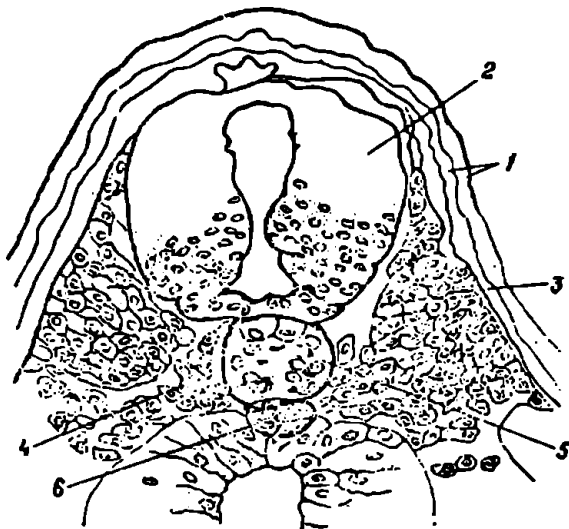
1—6. პლაკოიდური ქიციის განვითარება (სელაქია), 7. განოიდური კოსმოიდური ქიციე (პოლიპტერუსი), 8. ტიპური განოიდური ქიციე (ლემბიდოსტეუსი), 9. გარდამავალი ტიპი განოიდური ქიციე-დან ძვლოვანი ქიციესაკენ. 10. ძვლოვანი ქიციე, 11—15. ჭერცლის განვითარება (ხელიკი), 16. რქოვანი ფარაკი (გველი), 17—19. ნაკრტენის განვითარება (ფრინველი), 20—25. თმის განვითარება (ძუძუმწოვრები).

ხერხემლიანთა ორტოგენეზსა და ფილოგენეზში საღერძე ჩონჩხის როლს ასრულებს ქორდა ანუ ზურგის სიმი, ხრტილოვანი და ძელოვანი ხერხემალი.

უპირველესად ხერხემლიანების ემბრიონებს მთელი სხეულის გასწვრივ (თავის სულ წინა ნაწილის გარდა, უქალოებისაგან განსხვავებით) უჩნდებათ ქორდა. ქორდის წარმოქმნა ძალიან ადრეულ ემბრიონალურ სტადიებში ხდება. ეს პროცესი უშუალოდაა დაკავშირებული გასტრულაციასთან. როგორც ვიცით, რა გზითაც არ უნდა ხორციელდებოდეს გასტრულაცია, მის შემდეგ შიილება ორი პირველადი ჩანასახოვანი ფურცელი: ექტოდერმა და ენტოდერმა. ძალიან მალე, ენტოდერმის იმ ნაწილს, რომელიც ადრე თუ გვიან პირველადი ნაწლავის სახურავს შეესაბამება, შუა ხაზზე, გასწვრივი ზოლის სახით, გამოეყოფა ეიწრო და გრძელი ფირფიტა, რომელიც შემდეგ ქორდად ვითარდება. ენტოდერმის კიდეების ერთმანეთთან შეერთება ავსებს მასში იმ დეფექტს, რომელიც ქორდის ნერვის გამოყოფის შედეგად გაჩნდა. უნდა ითქვას, რომ სხვადასხვა ქორდიანებში ქორდის წარმოქმნის პროცესი მნიშვნელოვან ვარიაციებს იძლევა. განსაკუთრებით საყურადღებოა ლეოვის ცნობები, რომელთა თანახმად, ამფიოქსუსში დორსალური ექტოდერმა ინტენსიურად მრავლდება და მონაწილეობს პირველადი ნაწლავის შექმნაში. ამრიგად, ამ შეხედულებით, ქორდის წარმოქმნა თუ მთლიანად არა, ნაწილობრივ მაინც ექტოდერმული მასალიდან ხდება. ეს შეხედულება განავითარა უსოემა, რომელმაც შეისწავლა ქორდის განვითარება უკულო ამფიბიებში. უსოეის თანახმად, ონტოგენეზში თავდაპირველად ჩნდება ექტოდერმული პირველადი ქორდა ანუ ექტოქორდა. შემდეგ კი ამ ექტოქორდის ქვეშ, მის პარალელურად, ენტოდერმიდან მორეული ქორდა, ენტოქორდა ანუ ჰიპოქორდა ვითარდება. ამის შემდეგ ექტოქორდა ნაწილობრივ უკუგანვითარებას განიცდის (განსაკუთრებით წინა ნაწილში) და ენტოქორდით ნაცვლდება, ნაწილობრივ კი ეს ორივე ქორდა ერწყმის ერთმანეთს და დეფინიტიურ ქორდას იძლევა. საყურადღებოა, რომ ქორდის ქსოვილს ექტოდერმულ (ეპიდერმისულ) ქსოვილად თვლის ხლოპინიცი. მაგრამ ემბრიოლოგთა და ჰისტოლოგთა უმრავლესობა ქორდას მთლიანად ენტოდერმული წარმოშობის ორგანოდ თვლის.

როგორც არ უნდა იყოს ქორდის გენეზისი, განვითარების გარკვეულ სტადიაში ყველა ხერხემლიანს სხეულის შუა ხაზზე,

ენტოდერმასა და ექტოდერმას შორის, გააჩნია გასწვრივი კომპაქტური, მეტნაკლებად ცილინდრული ლარი, რომელიც ქორდად დიფერენცირდება. ექტოდერმიდან ნერვული ლულის გამოყოფის შემდეგ ქორდა გასდევს მას ვენტრალური ხბრიდან. ქორდის ნერვის, ე. ი. ქორდალური ლარის, პერიფერიული უჯრედები



სურ. 34. უკუდო ამფიბიის ჩანასახის ქორდის განვითარება

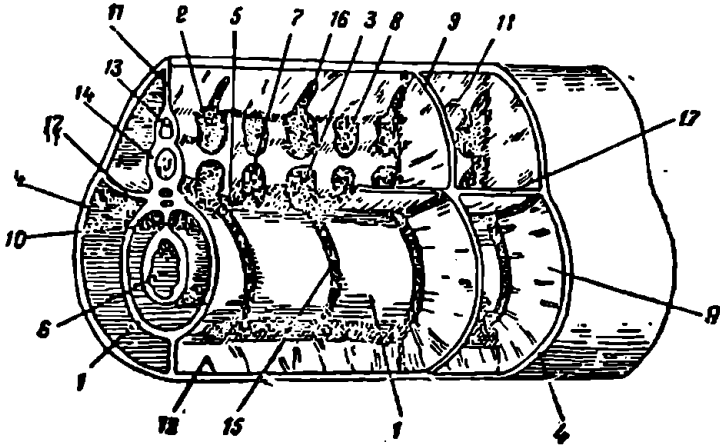
1. კანი, 2. ნერვული ლულა, 3. მიოტომი, 4. სკლეროტომი, 5. ექტოქორდა, 6. ენტოქორდა.

ლაგდებიან მეტნაკლებად წესიერად და ეპითელის მსგავს სტრუქტურას ქმნიან, რომელსაც ქორდის ეპითელს ეძახიან, თუმცა მას არსებითად სინციტიალური აგებულება აქვს. ქორდის ეპითელი ქორდის კამბიალური შრეა: იგი იძლევა როგორც თვით ქორდის უჯრედებს (შიგნიოტენ), ისე მის გარსებს (გარეთეკენ). ამიტომ ქორდის ეპითელის უჯრედებს ქორდობლასტებს უწოდებენ. თვით ქორდის უჯრედები, რომელთაც ქორდის ცენტრალური ნაწილი უკირაეთ (ე. წ. ქორდის გალერტა) სხვადასხვა ქორდიანებში სხვადასხვანაირია. კერძოდ, უქალოების (ამფიოქსუსი) ქორდა აგებულია განივი ფიბროზული დისკოებისაგან, რომელთა შორის ბრტყელი, წყლით ღარიები უჯრედებია. მრგვალპირიანების ქორდა შეიცავს დიდრონ, ძლიერ ვაკუოლიზებულ უჯრედებს, რომელთა შორის უჯრედშორისი ნივთიერება არაა. სრულძვლოვანი თევზების ქორდის უჯრედები მდიდარია ფიბროზული სტრუქტურ-

რებით. საზღვრები ქორდის უჯრედებს შორის თანდათან ქრებიან და თითქმის შეუმჩნეველნი ხდებიან. ქორდობლასტები გარეთკენ გამოყოფენ თხელ უსტრუქტურო გარსს, რომელიც გარს ეკერის ქორდას და ქორდის გარეთა ელასტიკურ გარსად იწოდება (*elastica externa*). ეს გარსი აქვთ როგორც ხერხემლიანებს, ისე უქალოებსაც (ამფიოქსუსს). გარდა ამისა, ხერხემლიანებს გარეთა ელასტიკური გარსის შიგნით წარმოექმნებათ სქელი ფიბროზული (ბოქოვანი) გარსი. დასასრულ, ხშირად ფიბროზული გარსის შიგნით წარმოიქმნება მეორე თხელი ელასტიკური გარსი, რომელიც შიგნითა ელასტიკურ გარსადაა წოდებული (*elastica interna*). ყველა ეს გარსი ქორდობლასტების (ანუ ქორდის ეპითელის უჯრედების) მიერაა გამოყოფილი და არც ერთი მათგანი არ შეიცავს უჯრედებს.

ამფიოქსუსისათვის ქორდა ერთადერთი საღერძე ჩონჩხია. საღერძე ჩონჩხის როლს იგი ბოლომდე ასრულებს, აგრეთვე, ციკლოსტომებში, ქიშკრებში, ხრტილძვლოვნებში (ზუთხისებრნი) და დიპნოებში. ყველა დანარჩენი ზეზღვლიანებისათვის კი იგი მარტოდენ პრაქტიკული ორგანოა, რომელიც არსებობს მხოლოდ ემბრიონალური ან ადრეული ლარვალური პერიოდის განსაზღვრულ ეტაპებზე და შემდეგ ადგილს უთმობს ხრტილოვან ან ძვლოვან ხერხემალს. ხერხემლის ელემენტები ვითარდებიან დორსალური მეზოდერმიდან, სახელობრ, სომიტებიდან. სომიტების ვენტრომედიალური ნაწილის უჯრედები იწყებენ გამოსახლებას სომიტებსა და ქორდას შორის არსებულ სივრცეებში და აქ, ქორდისა და ნერვული ლულის ირგვლივ მეზენქიმას ქმნიან. სომიტის ამ ნაწილებს სკლეროტომებს უწოდებენ, ხოლო მათგან წარმოქმნილი მეზენქიმა, რომლიდანაც ჩონჩხი ვითარდება, სკელეტოგენურ სკლეროტომულ მეზენქიმად იწოდება. ამ მეზენქიმაში ქორდის ირგვლივ განვითარების განსაზღვრულ სტადიაში მალეების ელემენტების ნერგები ჩნდებიან. პირველ ყოვლისა, ჩნდებიან მეზენქიმის შემქიდრობული ჯგუფები ქორდის დორსოლატურალურ მიდამოში. მქიდრო მეზენქიმის ეს ნერგები განლაგებულნი არიან სიმეტრიულად, ქორდის ორივე მხარეზე, სხეულის ყველა სეგმენტში. ისინი თანდათან მატულობენ ზემოთკენ და მეტამერიული რკალების სახით ორივე მხრით ეკერიან ნერვულ ლულას. მალეების ეს პირველი ელემენტები ზედა ანუ ნევრალური რკალების (*arcus neurales*) ნერგებია. მრგვალპირიანებში ეს რკალები ხერხემლის ერთადერთი ელემენტებია და მათი გახრტილებით ხერხემლის განვითარება სრულდება. თითოეულ სეგმენტში მრგვალპირიანებს ნევრალური რკალების ორ-ორი წყვილი

უფითარდება: წინა (კრანიალური) — სპინალური ნერვის ვენტრალური ფესვის უკან ძყოფი და უკანა (კაუდალური) — ამ ნერვის დორსალური ფესვის უკან მდებარე. როგორც დასაწყისში, ისე დეფინიტიურ მდგომარეობაში ორივე წყვილის რკალები თანაბარია. ეს მოვლენა, რომელსაც პირველადი დიპლოსპონდილია ჰქვია, პრიმიტიული ნიშანია და, როგორც ვნახავთ, იგი



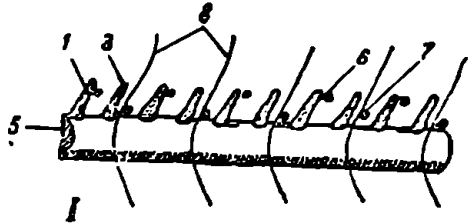
სურ. 35. საღერძვე ჩონჩხის ელემენტების განლაგება

1. მეულის ღრუს კედელი, 2. ნევრალური რკალი. 3. ვენტრალური რკალი, 4. სხეულის კედელი, 5. ზედა ნეკნები, 6. ნაწლავი, 7 და 8. ინტერკალარები, 9. მიოსეპტა, 10. მეზენტერიუმი, 11 და 12. საგიტალური ძვიდები, 13. ნერვეული ლულა, 14. ქორძის გარსი, 15. ქვედა ნეკნები, 16. ზედა წვეტიანი მორჩი, 17. ჰორიზონტალური ძვიდე.

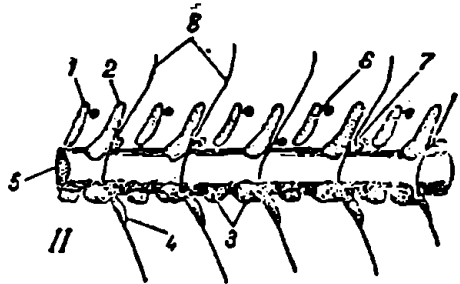
ხერამელიანების აღმავალი ევოლუციის პროცესში თანდათან ქრება. კერძოდ, სელაქიებს ნევრალური რკალები ამგვარადვე ენერგებათ და განსხვავება მხოლოდ ისაა, რომ კრანიალური რკალების ფუძეები ქორძის ზედაპირს ვერ აღწევენ. ქიმერებში პირიქით — კაუდალური რკალებია უფრო მოკლე. Chondrostei და Holo-stei ჯგუფების თევზებს კრანიალური ნევრალური რკალები თავიდანვე კიდევ უფრო პატარა აქვთ და დეფინიტიურ მდგომარეობაშიც უწინაშენლო ელემენტებს წარმოადგენენ. Teleostei ჯგუფის თევზებსა და ამფიბიების ჩანასახებს კრანიალური რკალები მხოლოდ რუდინენტული ნერვების სახით უჩნდებათ და შენდებში სრულ უკუგანვითარებას განიცდიან. უმაღლეს ხერამელიანებს (ამნიონიანებს) კი თავიდანვე მხოლოდ ერთი წყვილი

(კაუდალური) რკალი უჩნდებათ, მაგრამ ნაწილთა ურთიერთმიმართებაში დიპლოსპონდილია მაინც შეიმჩნევა.

გარდა ციკლოსტომებისა, ყველა ხერხემლიანებს ქორდის ვენტროლატერალურ ზედაპირებთანაც უჩნდებათ მეზენქიმიური, სეგმენტალური ნერვები, რომლებიც ქვედა ანუ ვენტრალური რკალების ნასახებია. სელაქიებთან, თევზებთან და ამფიბიებთან, ნევრალური რკალების შესაბამისად, ამ რკალების განვითარებაშიაც პირველადი დიპლოსპონდილია ვლინდება. ვენტრალური რკალების ორივე წვეილი უშუალოდ ეხება ქორდის ზედაპირს.



კაუდალური ნევრალური რკალები ნერვული ლულის ზემოთ ერთდებიან და ქმნიან ზედა წვეტიან მორჩს (processus spinosus superior) კაუდალური ქვედა რკალები კი განხეივრდებიან და განივ მორჩებს (processus transversus) ქმნიან. რაც შეეხება ემბრიონალური რკალების მეორე (სელაქიებში, ხრტილძვლოვანებში და მთელძვლოკანებში — კრანიალურს) წვეხლს, ისინი რჩებიან დამოუკიდებელი ელემენტების სახით და ეგრეთ წოდებულ ჩანართ ფირფიტებს (intercalaria) ქმნიან, რომლებიც მალეებს შორისაა ჩართული. ხრტილძვლოვან და მთელძვლოვან თევზებს, როგორც ითქვა, ინტერკალარები ნცირე ზომისა აქვთ. სრულძვლოვან თევზებსა და ამფიბიებს ისინი მხოლოდ ემბრიონალურ ან ლარვალურ პერიოდში აქვთ რუდიმენტების სახით, ხოლო ამნიონიანებს — არც კი ენერგებათ. სხვა თევზთაგან განსხვავებით, ჰიმერებს (Holocephali) მალეების მორჩებად სწორედ კრანიალური წვეილის რკალები (ზედა და ქვედა)

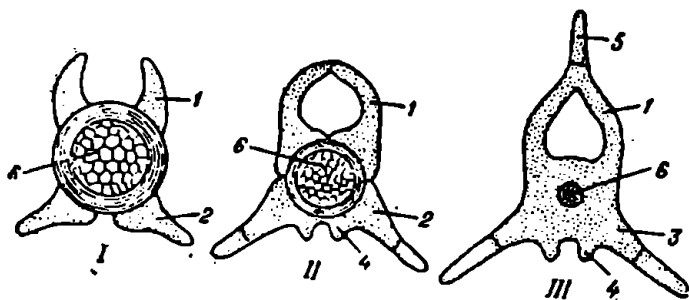


სურ. 36. ციკლოსტომის (I) და სელაქიის ემბრიონის (II) ხერხემალი

1. წინა ზედა რკალი, 2. უკანა ზედა რკალი, 3. ქვედა რკალები, 4. ნეკნი, 5. ქორდა, 6 და 7. ზედა და ქვედა ნერვული ფესვა, 8. მიოსეტა.

უვითარდება, ინტერკალარიებად კი კაუდალური (აგრეთვე ზედა და ქვედა) რკალები იქცევიან.

თევზების, კუდიანი ამფიბიების და რეპტილიების კულში ქვედა რკალები ერთმანეთს უახლოვდებიან და დისტალური ბოლოებით შევზრდებიან ერთმანეთს. ასეთ შემთხვევაში მათ ჰემალური რკალებს (*arcns haemales*) უწოდებენ, მათი შეერთებით წარ-



სურ. 37. მალის განვითარება

1. ზედა რკალი, 2. ქვედა რკალი, 3. განივი მორჩი, 4. ჰემალური მორჩი, 5. ზედა წვეტიანი მორჩი, 6. ქორდა.

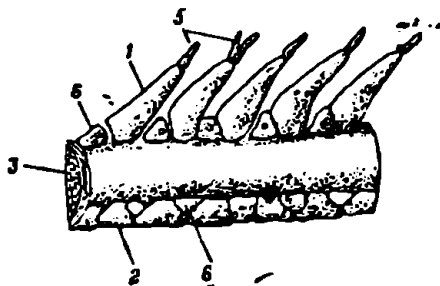
მოქმნილ წვეტიან მორჩს კი — ქვედა წვეტიან მორჩს (*processus spinosus inferior*).

ყველა მალის ნევრალური რკალებით წარმოიქმნება ერთიანი დახშული მილი, რომელშიც ზურგის ტვინი ძვეს და რომელსაც ნევრალური არხი (*canalis neuralis*) ჰქვია. ხოლო თევზებისა, კუდიანი ამფიბიების და რეპტილიების ჰემალური რკალების ერთობლიობა ასევე ქმნის ჰემალურ არხს (*canalis haemalis*), რომელშიც კულის არტერია და ვენა იმყოფება.

ხრტილოვანი თევზების გარდა, ყველა ყბიან ხერხემლიანებს მალეების რკალები უძვალდება. ამავე დროს, თითოეულ ნევრალურ რკალზე ვითარდება წინ და უკან მიმართული პატარა მორჩი, რომელზეც სასახსრე ზედაპირია. ამ მორჩებს სასახსრე მორჩები (*pr. articulares*) ეწოდებათ.

ციკლოსტომებს, ქიმერებს, ხრტილძვლოვნებსა და დიპნოებს ხერხემლის სხვა ელემენტები, გარდა მალეების რკალებისა, არ გააჩნიათ. მათი ღერძული ჩონჩხი ქორდითაა წარმოდგენილი, რომელზეც ეს რკალები სხედან. დანარჩენ ხერხემლიანებს უვითარდებათ მალეების სხეულები, რომლებსაც რკალოვანი ელემენტები შეერწყმიან. მალის სხეულის განვითარების შედეგად ქორდა კარგავს თავის ფუნქციას, პროვიზორულ ორგანოდ იქცევა და სრულსაკოვან ცხოველში მეტნაკლებად რედუცირდება.

მალის სხეული (*corpus vertebrae s. centrum vertebrae*) ზერხემლიანების სხვადასხვა ჯგუფში სრულიად დამოუკიდებლადაა გაჩენილი და სხვადასხვანაირადაც ვითარდება. სელაქებში სკელეტოგენური მეზენქიმა ქორდის გარეთა ელასტიკურ გარსში ვავლით იჭრება მის ფიბროზულ გარსში, სადაც ირგვლივ მეზენქიმოვან შემქიდროებას ქმნის. ამ მეზენქიმოვანი რგოლის შემდ-



სურ. 38. ხუთხის ხერხემალი

1. ზედა რკალი, 2. ქვედა რკალი, 3. ქორდა, 4. ინტერკალარე.
5. ზედა წვეტიანი მორჩი.

გომი გახრტილებით მალის სხეულის ინტრაქორდალური ნაწილი მიიღება. ამავე დროს, მალეების დორსალური და ვენტრალური რკალების კაუდალური წველის ფუძეები ურთიერთისკენ იზრდებიან და გარს შემოველებიან ქორდას. ამრიგად, სელაქების მალის სხეული ორმაგი ხასიათისაა: იგი ვითარდება როგორც მეზენქიმის ქორდის გარსებში შექრისა და გახრტილების გზით, ისე თვით რკალების მასალიდან. ყველა დანარჩენ ზერხემლიანებში კი მალის სხეული მხოლოდ პერიქორდალურად ვითარდება. სელაქებს მალეების სხეულები სამუდამოდ ხრტილოვანი ურჩებათ, ისევე, როგორც მთელი ჩონჩხი (იმ კიროვან კონკრეციებს, რომლებიც სელაქების მალეებში ხშირად ვითარდება ხოლმე, არც აღნაგობითა და არც განვითარების წესით, ძვალთან საერთო არა აქვს რა).

თევზების უმრავლესობასა და ხმელეთის ზერხემლიანებს განვითარების შემდგომ ეტაპებში მალეების სხეულები, ისევე როგორც მალეების რკალოვანი ელემენტები, უძვალდებათ. ყველა თანამედროვე ცხოველს მალის ძვლოვანი სხეული უვითარდება რკალები-საგან დამოუკიდებლად, მთლიანი ირგვლივი ფირფიტის (ძვლოვანი მანეცტის) სახით ხრტილოვანი მალის სხეულის გარშემო. ამ მანეცტის თანდათან გასქელებითა და მის მიერ ხრტილის გამოძეგვით იქმნება მალის ძვლოვანი სხეული, რომელიც შეერწყმის უკვე გა-

ძვალეზულსავე რკალოვან ელემენტებს, რის შედეგადაც ფორმირდება დეფინიტიური მალა.

ნამარხი ხერხემლიანების ჩონჩხის შესწავლა გვიჩვენებს, რომ მალის სხეულის გაძვალეზა ყოველთვის ამ გზით არ ხდებოდა. ძვლოვანი სხეული ჩნდებოდა არა ერთიანი ძვლოვანი მანტეციის სახით, არამედ რამდენიმე დამოუკიდებელი ელემენტის გაძვალეზისა და შემდეგ ურთიერთთან შერწყმის გზით. ამასთან, ცხოველთა ცალკეულ ჯგუფებში ამ ძვლოვანი ელემენტების შეერთება ფრიად მრავალნაირი კომბინაციით ხდებოდა. ამ თვალსაზრისით განსაკუთრებით დიდ მრავალფეროვნებას ნამარხ ამფიბიებში (სტეგოცეფალებში) ვხვდებით.

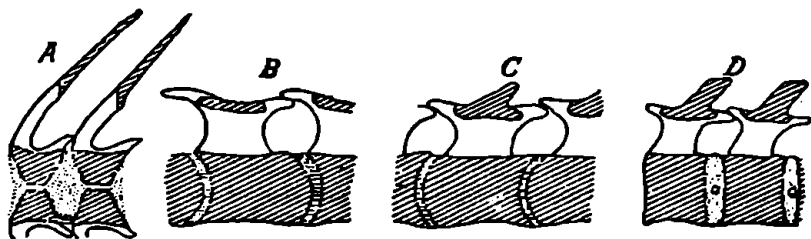
ყველა თევზის (როგორც ხრტილოვანთა, ისე ძვლოვანთა) მალის სხეული ჩაზნექილია როგორც წინიდან, ისე უკნიდან, რის გამოც ორ მეზობელ მალას შორის ლინზის მოყვანილობის ღრუ რჩება. ამასთან, თითოეული მალის სხეულის ცენტრი გახვრეტილია და, ამრიგად, მალათა შორის არსებული ღრუები ერთანეთთან დაკავშირებულია. ასეთ ორმხრივ ჩაზნექილ მალეებს ამფიციელური მალეები ჰქვიათ. მალეების სხეულებს შორის დარჩენილ ღრუებსა და სხეულში არსებულ ხერხელში ქორდის ნაშთი იმყოფება, რომელიც, ამრიგად, უწყვეტია და ოსპისებრი სხეულებისაგან შემდგარი ძეწვის ფორმის მქონე. ასეთივე ამფიციელური მალეები აქვთ სტეგოცეფალებს, უფეხო და უმდაბლეს კუდიან ამფიბიებსაც და აზგ რეპტილიებს (პატერია, გეკონები, მრავალი ნამარხები). თევზებში გამოჩნდის მხოლოდ Lepidosteus, რომელსაც ამფიციელური მალეები არა აქვს (იხილეთ ქვემოთ).

ამფიბიებისა და რეპტილიების უმრავლესობას კი ორ მეზობელ მალას შორის უჩნდებათ გახრტილების დამატებითი ცენტრი (რომელიც, ზოგი ავტორით, სელაქიების ინტერკალარული ელემენტების ჰომოლოგია, ე. ი. მალეების რკალების კრანიალური წყვილის ნაშთს წარმოადგენს). ამ გზით წარმოქმნილი ხრტილოვანი ელემენტი მალის სხეულს მიეზრდება წინიდან ან უკნიდან. ქორდის ნაწილები კი, რომლებიც მალეების სხეულებს შორის იყვნენ, სხეულის შიგნით აღმოჩნდებიან (ინტრავერტებრალურად) უმნიშვნელო რუდიმენტების სახით (ამფიბიები), ან სულაც ქრებიან.

თუ ინტერვერტებრალური (მალთაშუა) ხრტილოვანი ცენტრი მალას უკნიდან მიეზარდა, მალის სხეული წინ ჩაზნექილი ხდება, უკან კი ამოზნექილი. ასეთ მალეებს პროციელური მალეები ჰქვიათ. პროციელური მალეები აქვს უკუდო ამფიბიებისა და რეპტილიების უმრავლესობას.

თუკი, პირუკუ, მალთაშუა ელემენტი მალის სხეულს წინიდან შეეხარდა, მიიღება ოპისტოცელური მალეები (წინ გამოზნეკილი და უკან შეზნეკილი სხეულის მქონე). ასეთი მალეები დამახასიათებელია უმაღლესი კუდიანი ამფიბიებისათვის. ოპისტოცელური მალეები აქვს, აგრეთვე ერთადერთ თევზს *Lepidosteus* (*Holostei* ჯგუფიდან).

რეპტილიების პროცელური მალეების სპეციალიზაციის შედეგია ფრინველთათვის დამახასიათებელი პეტეოცელური მალეები.



სურ. 39. მალის სხეულის სახეები
(საგიტალური კრილები)

A. ამფიცელური მალა, B. პროცელური მალა, C. ოპისტოცელური მალა, D. პლატიცელური მალა.

აქ მალის სხეულის როგორც წინა, ისე უკანა ზედაპირი უნაგირისებრია. საგიტალურად გაქრილი მალა პროცელურად წარმოგვიდგება, ფრონტალურად გაქრილი კი — ოპისტოცელურად. ასეთი ზედაპირების არსებობა განაპირობებს შესახსრებას, რომელშიც მალეებს ურთიერთის მიმართ ყველა მიმართულებით გადახრა შეუძლიათ, ღერძის ირგვლივ ბრუნვა კი არა. ამას ფრინველთათვის დიდი მნიშვნელობა აქვს.

დასასრულ, ძუძუმწოვრების მალეებს სხეულების წინა და უკანა ზედაპირი სრულიად ბრტყელი აქვთ. ასეთ მალეებს პლატიცელურს უწოდებენ. მეზობელი მალეები გამიჯნულნი არიან სქელი ხრტილოვანი მენისკებით, რომელთა ცენტრში ჩართულია ლაზოვანი ბირთვი (*nucleus gelatinosus*). იგი ქორდის ნაშთია და, ამრიგად, ძუძუმწოვრებთან ქორდა, თევზების მსგავსად, ინტერვერტებრალური (მალთაშორისი) რუდიმენტითაა წარმოდგენილი.

ხერხემლიანთა პალეონტოლოგიის შესწავლით აშკარად დასტურდება, რომ მალის სხეული შედარებით უფრო გვიან გაჩნდა, ვიდრე რკალოვანი ელემენტები. ამასთან, მისი განვითარება სხვადასხვა ჯგუფებში დამოუკიდებლად ხდებოდა: ხან რკალების ფუძეების განვრცობის გზით, ხან კი უშუალოდ ქორდის ირგვლივ

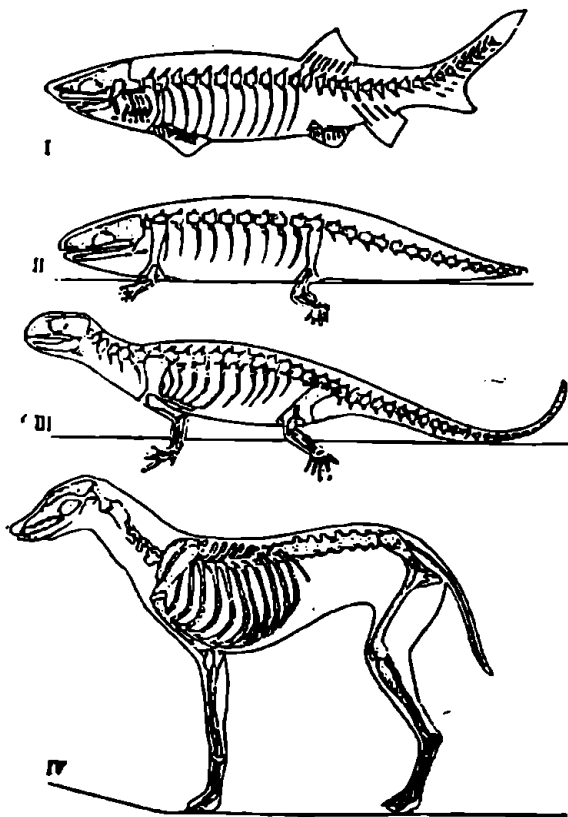
მყოფი სკელეტოგენური მეზენქიმიდან. რკალოვანი ელემენტების პირველადი მრავლადობის შესაბამისად (თითოეულ სეგმენტში 4 წყვილი რკალი: კაუდალური და კრანიალური ზედა რკალები და ასევე, კაუდალური და კრანიალური ქვედა რკალები), სხეულის ელემენტებიც თავდაპირველად მრავლადი იყვნენ. კერძოდ, კაუდალური ზედა რკალების ფუძეებთან განვითარდა ეპიცენტრი, კაუდალური ქვედა რკალების ფუძეებთან — ჰიპოცენტრი, ხოლო ზედა და ქვედა კრანიალური რკალების ფუძეებთან — ზედა და ქვედა პლევროცენტრი. შემდეგში ამ ელემენტთაგან ზოგ ხერხემლიანებში ერთნი განვითარდნენ პროგრესულად, ზოგში კი — მეორენი. მაგრამ ამ მრავალნაირი კომბინაციების შედეგი მაინც ერთი იყო: ელემენტთა მრავლადობის და პირველადი დიპლოსპონდილიის ნიშნების გაქრობა და ყოველ სეგმენტში ერთი მთლიანი ცილინდრული სხეულის ჩამოყალიბება. რეცენტულ ცხოველთა შორის მხოლოდ *Amia* (*Holostei* ჯგუფიდან) ხასიათდება კუდის ნაწილში მალის სხეულთა სიორმაგით (დიპლოსპონდილით); ამასთან, რკალოვანი ელემენტები აქ მხოლოდ ერთ სხეულს აქვს (კაუდალურს), მეორე კი ურკალოა. ელემენტთა მრავლადობის ნიშნებს ვხვდებით, აგრეთვე, რეპტილიების ხერხემალშიც. ნამარხ ცხოველებში კი, როგორც ითქვა, ელემენტთა მრავლადობაც და დიპლოსპონდილიის ნაშთებიც ფართოდ იყო გავრცელებული (თევზები, სტეგოცეფალები).

ხერხემლის პროგრესული განვითარება აშკარადაა დაკავშირებული სხეულის (განსაკუთრებით მისი კუდის ნაწილის) მუსკულატურისა და ლერძული ჩონჩხის მნიშვნელობასთან ლოკომოტორული მოძრაობისათვის. ცუდად მცურავ ბენტოსურ ფორმებს (ქიმერები, დიპნოები, ხრტილძვლოვნები) მუდმივი ქორდა გააჩნიათ. კარგად მცურავ ნექტონურ ფორმებს კი (სელაქიები, მთელძვლოვნები, სრულძვლოვნები), რომელთაც ძლიერი და მოქნილი კუდი აქვთ, ყოველთვის სავსებით ჩამოყალიბებული ხერხემალი გააჩნიათ.

მალის სხეულის ელემენტების პირველადი სიმრავლე, რკალოვანი ელემენტების სიმრავლის შესაბამისად, განაპირობებდა ხერხემლის განძლეობასა და მოქნილობას. მაგრამ, რაკი ასეთ ხერხეილში ქორდა ჯერ კიდევ მნიშვნელოვან როლს ასრულებდა, იგი მაინც არ იყო საკმარისად გამძლე, ხერხემლის გამძლეობის გაზრდა ცალკეული ელემენტების გადიდებით და მალის ერთიანი სხეულის ჩამოყალიბებით განხორციელდა. ელემენტთა სიმრავლის გაქრობით გამოწვეული მოქნილობის და მოძრაობის შემცირება კი, მალებს შორის შესახსრებების განვითარებით კომპენსირდება.

ამრიგად ჩამოყალიბდა უმაღლესი ფორმების დიფერენცირებული, ფრიალ გამძლე და, ამავე დროს, ფრიალ მოძრავი ძელოვანი ხერხემალი.

შალეების ერთობლიობა შეადგენს ხერხემალს ან მალოვან სვეტს (columna vertebralis), რომელიც ტანის ღერძულ ჩონჩხს წარმოადგენს. ევოლუციის პროცესში ხერხემალი მნიშვნელოვან ცვლილებებს განიცდის სხეულის სხვადასხვა ნაწილთა ფუნქციების



სურ. 40. ხერხემალიანთა ჩონჩხის სქემა
I. თევზი, II. ამფიბია, III. რეპტილია, IV. ძუძუმწოვარი.

დიფერენცირების შესაბამისად. ეს ცვლილებები იმით გამოიხატება, რომ შალეები, რომლებიც თავდაპირველად ერთნაირი აგებულებისანი არიან (და, ამრიგად, ხერხემალს ჰომონომური მეტამერია ახასიათებს), ფუნქციის შეცვლის შესაბამისად აღნაგობი-

თაც იცვლებიან, რასაც ხერხემლის რამდენიმე უბნად ან განყოფილებად დიფერენცირება მოსდევს.

თევზების ხერხემალი ორ განყოფილებად და დიფერენცირებული: ტანისა (*pars truncalis*) და კუდის განყოფილებად (*pars caudalis*). ტანის განყოფილებაში მალეებს ტიპობრივი აგებულება აქვთ და მათ განივ მორჩებს ნეკნები ემაგრებიან. კუდის განყოფილება კი უხეკნოა და თანაც აქ მალეების განივი მორჩები ქვემოთ ერთიმეორეს უერთდებიან და ჰემალურ არხს ქმნიან. ასეთი დიფერენცირება ამ განყოფილებების ფუნქციების განსხვავებითაა გაპირობებული: ტანის განყოფილებებში ხერხემალი და ნეკნები შიგნეულობის ორგანოთა საყრდენი და დამკველი სისტემაა, ხოლო კუდის განყოფილებაში იგი ლოკომოტორულ ფუნქციის ემსახურება.

ხერხემლიანების ხმელეთზე ცხოვრების დაწყებამ, ლუწი კიდურებით ლოკომოციზე გადასვლამ და, აგრეთვე, თავის ტანთან მოძრავად დაკავშირების გამომუშავებამ, გამოიწვია ტანის ხერხემლის დიფერენცირება კიდევ რამდენიმე განყოფილებად. მაქსიმალურად დიფერენცირებული ხერხემალი, კუდის განყოფილების გარდა, შეიცავს კისრის (*pars cervicalis*), მკერდის (*pars thoracalis*), წელისა (*pars lumbalis*) და გაეის (*pars sacralis*) განყოფილებას. ხერხემლიანთა სხვადასხვა ჯგუფებში ხერხემლის დიფერენცირების ხარისხი სხვადასხვაა და, თანაც, ცალკეული განყოფილება ერთმანეთისაგან საგრძნობლად განირჩევა სირთულითა და შედგენილობით.

ამფიბიებს ხერხემალი ჯერ კიდევ ძალიან სუსტად აქვთ დიფერენცირებული. მათი თავი ჯერ კიდევ ძალიან ნაკლებად მოძრავია და კისერიც გამოცალკევებული არაა. ხერხემლის კისრის განყოფილება აქ მხოლოდ ერთ მალას შეიცავს, რომელიც ტანის დანარჩენი მალეებისაგან იმით განსხვავდება, რომ მის წინა ზედაპირზე ორი სასახსრე ფასეტია ქალის როკებთან დასაკავშირებლად.

უმალეს ტეტრაპოდებს (ამნიონიანებს) კისრის განყოფილება, თვით კისრის გამოცალკევების შესაბამისად, უკვე მკვეთრად აქვთ გამოსახული. კისრის დიფერენცირებას უალრესად დიდი ადაპტიური მნიშვნელობა აქვს, ვინაიდან იგი თავს დიდ მოძრაობას სძენს, რაც, ცხადია, გარემოში ორიენტირების უნარის საგრძნობ გადიდებას იწვევს.

ამ თვალსაზრისით განსაკუთრებით უნდა აღინიშნოს ის ცვლილება, რომელსაც ამნიონიებთან კისრის ორი პირველი მალა

განხილვის. პირველი მალის სხეული არ უერთდება, როგორც სხვა მალეებში, ამავე მალის რკალებს, არამედ მომდევნო (მეორე) მალის სხეულს უკავშირდება. ამ თავისებური პროცესის შედეგად პირველი მალა წარმოადგენს რგოლისებრ ძვალს (მარტოოდენ რკალების ურთიერთთან დაკავშირების გამო). წინა ზედაპირზე მას სასახსრე ფასეტები აქვს (რეპტილიებსა და ფრინველებში ერთი, ძუძუმწოვრებში კი — ორი) ქალას სასახსრე როკებთან დასაკავშირებლად. მისი ხერეღი განივი იოგით (*ligamentum transversum*) გაყოფილია ორ ნახევრად: ზედა ნახევარში, რომელიც ჩვეულებრივი მალის ხერეღის პომოლოგიურია, ზურგის ტვინი გაივლის, ქვედა ნახევარში კი მეორე მალაზე არსებული კბილისებრი მორჩი (იხ. ქვემოთ) შედის. ამავე დროს, ჩვეულებრივ, ამ პირველ მალას ურედუტორდება განივი მორჩებიც და წვეტიანი მორჩიც. ასე აგებულ პირველ მალას ატლასი ჰქვია (*atlas*). მეორე მალა ნაკლებადაა შეცვლილი, მაგრამ მისი სხეულის წინა ზედაპირს უკავშირდება ატლასის სხეული და ქმნის მის კბილსან კბილისებრ მორჩს (*dens s. processus odontoides*). ასეთნაირად შეცვლილ მეორე მალას აქსისი ან ეპისტროფეუსი (*axis s. epistropheus*) ეწოდება. რეპტილიების უმრავლესობას კბილისებრი მორჩი (ე. ი. ატლასის ყოფილი სხეული) აქსისის სხეულთან მხოლოდ იოგით აქვს მიმაგრებული. გველებში, ფრინველებში და ძუძუმწოვრებში კი იგი სავესებით შერწყმია მას და მის განუყოფელ ნაწილადაა ქცეული.

ამ თითქოს-და წვრილმან ცვლილებას, რომელიც ხერხემლის წინა ორი მალის გარდაქმნით გამოიხატება, უაღრესად დიდი ადაპტიური მნიშვნელობა აქვს. ატლასი და აქსისი შეადგენენ აპარატს, რომელიც წარმოუდგენლად ზრდის თავის მოძრაობის უნარს: ატლასი და მასზე მისახსრებული თავი როგორც ლერძზე ისე ტრიალებს აქსისის კბილისებრი მორჩის ირგვლივ.

ზოგ რეპტილიებს (ჰატერია, ნიანგები, ქამელეონი) ატლასის წინ კიდევ ერთი მალა აქვთ, რომლის სხეული აგრეთვე მიზრდილია კბილისებრ მორჩზე, ხოლო რკალები ჩართულია ატლასსა და ქალას შორის, დამოუკიდებელი ძვლის სახით. ამ მალას პროატლასი (*proatlas*) ჰქვია.

კისრის დანარჩენი მალეები რეპტილიებში აღქურვილნი არიან დამოუკიდებელი, თუმცა მომცრო ნეკნებით. კუებს ნეკნები ამ განუყოფილებაში რუდიმენტული და მალეების სხეულებზე მიზრდილი აქვთ, რის გამოც მათი კისერი ბევრად უფრო მოძრავია. ეს პროცესი ღრმავდება ფრინველებში და ძუძუმწოვრებში: ნეკნები აქ სავესებით რუდიმენტულია და შერწყმული მალასთან; მალას-

თან ნეკნის შეზრდა ორ ადგილას ხდება — ნეკნის თავი მიეზრდება მალის სხეულს, ხოლო ნეკნის ბორცვი — განივ მორჩს. მიიღება ხერელი (*foraen transversum*), რომელშიაც სახერხემლე ძარღვები გაივლიან. ძუძუმწოვრებთან კისრის ყველა მალა ასეთია, ფრინველებთან კი რამდენიმე უკანა მალა ისევე დაქინებული ნეკნებითაა აღჭურვილი.

რეპტილიებისა და ფრინველების კისრის მალეების რიცხვი კონსტანტური არაა და კისრის სიგრძესთან ერთად ვარიირობს. ძუძუმწოვრებს კი ყოველთვის შვიდი მალა აქვთ (გამონაკლისია ექვსმალისანი ლამანტინი და ერთი ზარმაცა, რეამალისანი პანგოლინი და ცხრამალისანი მეორე ზარმაცა). ასე რომ, ძუძუმწოვრების კისრის სიგრძეს თვით მალის სიგრძე განსაზღვრავს. ადამიანის კისრის განყოფილების მალეების რიცხვი, რომელთა თავისებურება წვეტიანი მორჩების გაორკაპებაა, აგრეთვე შვიდია.

ხერხემლის მომდევნო ორი განყოფილება (მკერდისა და წელის) ამფიბიებს დიფერენცირებული არა აქვთ. ამ ნაწილში მალის განივი მორჩი ორადაა გაყოფილი, მისი ვენტრალური ნახევარი, ისევე როგორც თევზებში, მალის სხეულზე იწყება, მეორე კი — ნევრალურ რქალზე და მას დიაპოფიზი (*diapophysis*) ეწოდება. უმაღლეს ამფიბიებში მხოლოდ ეს ზედა განივი მორჩი რჩება, ხოლო ქვედა რედუცირდება. ასეთივე განივი მორჩი, რომელიც სხეულზე კი არ იწყება, არამედ რქალებზე, დამახასიათებელია ხმელეთის ყველა ხერხემლიანისათვის. ამფიბიების მკერდწელის განყოფილების მალეებს ნეკნები უკავშირდებიან, მაგრამ ეს ნეკნები ყოველთვის მეტნაკლებად რედუცირებულია. სტეგოცეფალებს ნეკნები ჯერ კიდევ საკმაოდ კარგად ჰქონდათ განვითარებული და ისინი თითქმის მუცლის მხარეს აღწევდნენ. კარგად აქვთ განვითარებული ნეკნები გიმნოფიონებსაც. დანარჩენი თანამედროვე ამფიბიების ნეკნები არასოდეს არ აღწევენ მკერდის ძვალს. უკუდობებში ნეკნები სულაც რუდიმენტულია: რამდენიმე წინა მალასთან ისინი ჯერ კიდევ დამოუკიდებლობას იჩენენ, დანარჩენი მათგანი კი სავსებით შერწყმულია განივ მორჩებთან.

ძნელია მკერდისა და წელის განყოფილების გამოიჯენა რეპტილიების ხერხემალშიც. ორივე მათგანის მალეები აღჭურვილია ნეკნებით, რომლების უმრავლესობა ვენტრალურ მხარეზე მკერდის ძვალს უკავშირდება. მალეებს ტიპობრივი აგებულება აქვთ. მხოლოდ ზოგჯერ ამ ნაწილის უკან მალეების ნეკნები რედუცირებულია და შერწყმულია მალის განივ მორჩთან. ასეთ შემთხვევებში შესაძლო ხდება მკერდისა და წელის მალეების განცალკევება. ფრინველებსა და ძუძუმწოვრებს კი ეს ორი განყოფილება მკვეთ-

რად აქვთ გამოიჯნული. ფრინველების და ძუძუმწოვრების ხერხე-მალში ნექნები მხოლოდ მკერდის ნაწილთანაა დაკავშირებული. ამ განყოფილებაში მალეbs თითოეული კლასისათვის დამახასიათებელი ტიპობრივი ნიშნები აქვთ. ფრინველებისათვის დამახასიათებელი ისაა, რომ მკერდის მიდამოს მალეbs ურთიერთს ერწყნიან ხოლმე უმოდრაო კონპლექსად, უკანა მათგანი კი, წელის მალეbsთან ერთად (იხ. ქვემოთ), რთული გავის შექმნაში მონაწილეობენ. მკერდის განყოფილების მალეbsის რიცხვი ცვალებადია ძუძუმწოვრებშიც კი: აქ იგი ვარიირობს ცხრიდან ოცდაოთხამდე (უფრო ხშირად კი 13 მკერდის მალაა). ადამიანს 12 მკერდის მალა აქვს (ანომალიის სახით შეიძლება 13 იყოს). 12 მკერდის მალა აქვს ორანგსა და გორილასაც, შიმპანზეს კი—13.

წელის განყოფილების მალეbsი, რომელთა განივ მორჩებზე მოზრდილია რუდიმენტული ნექნები, ფრინველებს ყოველთვის შერწყმული აქვთ გავის განყოფილებასთან ერთად რთულ გავად (იხ. ქვემოთ). ძუძუმწოვრების წელის მალეbsი (რიცხვით 2—9) ხასიათდებიან ძალიან დიდი ზომის განივი მორჩებით, რაც საკუთრივ განივ მორჩებთან ნექნების რუდიმენტების შერწყმის შედეგია (ეს ემბრიონალურ პერიოდში ნათლად ჩანს). ამავე დროს, ზოგ ძუძუმწოვრებს (მღრღნელები, უსრულკბილონი) წელის მალეbsზე (აგრეთვე მკერდის უკანა მალეbsზე) დამატებით მორჩები (მეტაპოფიზები და ანაპოფიზები) უერთარდებათ. ადამიანს 5 წელის მალა აქვს.

გავის განყოფილებას პირველად უკვე ამფიბიებში ვხვდებით. ამ განყოფილებას დიფერენცირება გაპირობებულია უკანა კიდურების სარტყლის (მენჯის) ხერხემალთან დაკავშირებით, რაც, თევზთაგან განსხვავებით, ბნელეთის ხერხემლიანთათვისებურებაა. ცხადია, ამ გარემოებას ძალიან დიდი ადაპტიური მნიშვნელობა აქვს, რადგანაც ხერხემალთან დაკავშირებით უკანა კიდურები, რომლებიც სახველეთო პირობებში სხეულის გადაადგილებაში უდიდეს როლს ასრულებენ, საიმედო საყრდენს ლებულობენ.

ამფიბიების გავის განყოფილება მხოლოდ ერთ მალას შეიცავს. კუდიანებში თედოს ძვალსა და მალის განივ მორჩის შორის გამოირჩევა ნექნის რუდიმენტი, რომელიც უკუდოებში სავსებით შერწყმულია განივ მორჩთან. რეპტილიებს გავის მიდამოში უკვე ორი მალა აქვთ (ზოგ ნამარხ რეპტილიებს მეტიც ჰქონდათ). გავის მალეbsი აქაც, ნექნების რუდიმენტების შერწყმის გამო, ძალიან დიდი განივი ნორჩებით ხასიათდებიან.

ასევე, ორი გავის მალა აქვთ ფრინველებსაც, მაგრამ ეს ორი მალა განცალკავებული არაა: ისინი სხეულებით ურთიერთთანაა შერწყმული, მათ წინ მყოფი წელის მალეებიც (და ზოგჯერ უკანასკნელი მკერდის მალეები), აგრეთვე შეერწყმიან მათ; უკანიდან გავის მალეებს უერთდებიან კულის მეტნაკლები რაოდენობის მალეებიც. ამნაირად მიიღება დიდი ერთიანი ძვლოვანი კომპლექსი, რომელსაც რთულ გავას (synsacrum) უწოდებენ. გავის შექმნაში განსაკუთრებით მკაფიოდ ელინდება ფრინველების ჩონჩხის დამახასიათებელი ტენდენცია, რომელიც ცალკეული ძვლების დიდ კომპლექსებად გაერთიანებით გამოიხატება. სინსაკარუმის განვითარების ფუნქციონალური მნიშვნელობა ცხადია: თქმოს ძვალი აქ ემაგრება არა ორ განცალკავებულ გავის მალას, არამედ მრავალმალოვან უმოძრაო კომპლექსს, რაც განსაკუთრებულ დიდ სიმყარეს სძენს უკანა კიდურს, უკანა კიდური კი ფრინველებში სიარულისას სხეულის მთელ წონას იტანს, ე. ი. სინსაკარუმის ჩამოყალიბების მთავარი მიზეზი ისაა, რომ ფრინველი მარტო უკანა კიდურებით დადის.

ძუძუნეწოვრების გავაც (sacrum) მთლიანი ძვლოვანი წარმოქმნაა რომელიც 1—10 მალის კომპლექსს წარმოადგენს. მათგან ნაწილი გავის მალეებად 1—2 ითვლება. უკან მყოფი მალეები კი გავის მალეებზე მორწყმული კულის მალეებია. ადამიანის გავას 5 მალა შეადგენს, რომელთაგან 2 ნაწილი გავის მალაა.

კულის განყოფილება, როგორც ითქვა, ყველა ხერხემალიანს გააჩნია. კუდიანი ამფიბიების კულის მალეები ისევე, როგორც თევზებში, ჰემალური რკალებითაა და ქვედა წვეტიანი მორჩით ხასიათდება. განსხვავება ისაა, რომ აქ ჰემალური რკალების გარდა განივი მორჩებიცაა. უკულო ამფიბიების კულის განყოფილების მალეების რიცხვი ძლიერაა შემცირებული და დარჩენილი მალეებიც თავისებურ გრძელ მთლიან ძვლად—უროსტილადაა განვითარებული. რეპტილიების კულის განყოფილებაში მალეების აღნაგობა დაახლოებით ასეთივეა, მაგრამ ჰემალური რკალები მალის სხეულს კი არ უკავშირდება, არამედ ორი მალის სხეულის საზღვარზე ნყოფ ძვლოვან ელემენტებს (ე. წ. ინტერცენტრებს). ეს ინტერცენტრები ზოგჯერ (ნიანგები, ხელიკები) შერწყმულია სხეულთან და დამატებით მორჩებს ქმნიან. ზოგ რეპტილიებს (მატერიი, ნიანგები) ასეთი ინტერცენტრები კისრის (და ზოგჯერ წელის) განყოფილებაშიც აქვთ და მათ შესაბამისი ნეკნები ესახსრებიან. ინტერცენტრების არსებობა მალეების სხეულთა პირველად მრავალელებშიანობას მოწმობს. ფრინველებში, როგორც ითქვა, კულის მალეების ნაწილი რთული გავის შემადგენლობაში შედის.

კულის დანარჩენი მალეები ძალიან მცირერიცხოვანია და უკანასკნელი მალეები: თითქმის ყოველთვის შერწყმულია ერთიან ფირფიტისებრ ძვლად, რომელსაც კუდუსუნის ან კურტუმის ძვალი (os coccygis) ჰქვია და რომელიც საკის ნაკრტენების საყრდენს წარმოადგენს. ნამარხ ფრინველებს (აქეოპტერიქსი), რეპტილიების დარად, მრავალი თავისუფალი კულის მალა ჰქონდათ. ძუძუმწოვრების კულის მალეები ძალიან გვანან რეპტილიებისას, მათაც ინტერვერტებრალურად მიმაგრებული ჰემალური რკალები აქვთ. მათი რიცხვი ფრიად ცვალებადია (3—46). კულის მალეების ნაწილი გავის შემადგენლობაში შედის. ადამიანის მსგავს მაიმუნებს და ადამიანს კუდი რედუცირებული აქვთ: ორანგს 3 კულის მალა აქვს, გორილას და შიმპანზეს კი 4. ადამიანის ემბრიონის კულის განყოფილების მალეების რიცხვი 9-ს აღწევს, დეფინიტიურ მდგომარეობაში კი ჩვეულებრივ 4 (3—6) მალაა.

ხერხემლის პროგრესული დიფერენცირება, როგორც ამ მიმოხილვიდან ვრწმუნდებით, გამოწვეული და გაპირობებულია ლოკომოციის თავისებურებებით. ლუწი კიდურებით გადაადგილებამ და ამ კიდურების საყრდენად ხერხემლის ქცევამ განსაზღვრა ხერხემლის დიფერენცირება განყოფილებებად. ამის თვალსაჩინო მოწმობა ისაა, რომ ფორძებს, რომელნიც ხოხვით ლოკომოციაზე გადასულან და კიდურები დაუქარგავთ, ხერხემლის დიფერენცირებაც მოსპობიათ. ასეთ ცხოველებს ხერხემალში ტანის განყოფილებათა შორის საზღვრები აღარც ემჩნევათ და, თანაც თევზების მსგავსად, ყველა მალეები ნეკნებითა აქვთ აღჭურვილი.

ადამიანის ხერხემალი, გამართულად სიარულთან დაკავშირებით, თავისებურადაა გადრეკილი: წელის ნაწილი უკანიდან წინაა გამოზნეკილი, გავის ნაწილის საზღვარზე კი მკეეთრი ნადრეკია უკანისაკენ (promontorium). ნადრეკი ახასიათებს კისრის ნაწილსაც. უნდა აღინიშნოს, რომ წელის ნადრეკის ნიშნები უკვე ზაიმუნებსაც ეჩნევათ.

§ 10. ნეკნების განვითარება, აგებულება და ევოლუცია

ხერხემალთან ფუნქციონალურად და ტიპოგრაფიულად დაკავშირებულია ნეკნები. ნეკნები ვითარდებიან ნიოსეპტებში და თავიანთი პროქსიმალური ბოლოთი უკავშირდებიან მალის გვერდითს მორჩებს. გვერდითს მუსკულატურაში მდებარეობის მიხედვით უკვე ძველი ანატომები ასხვავებდნენ ქვედა და ზედა ნეკნებს. ქვედა ან ძირითად ნეკნებად ითვლებოდა ნეკნები, რომლებიც პრონოტალური სეპტის პეტნაკლებად ეენტრალურად მდებარე-

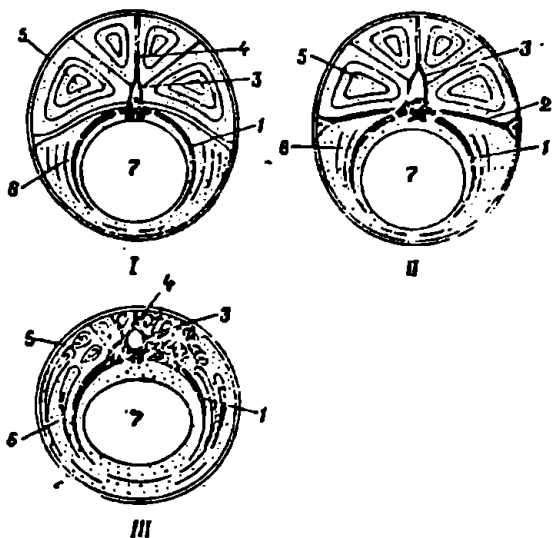
ობენ. თვით ამ ჰორიზონტალურ სეპტაში მყოფი ნექნები კი ზედა ან დამატებით ნექნებად იყო მიჩნეული. ნექნების ასეთი კლასიფიკაცია დღესაცაა მიღებული, მაგრამ მარტოოდნ მათი მდებარეობის კრიტერიუმში საკმარისად აღარ ითვლება, რადგანაც ხშირად ნექნები ემბრიონალური განვითარების პროცესში თავიანთ პირვანდელ მდებარეობას იცვლიან. როგორც გამოარკვევა ს. ემელიანოვმა, ქვედა და ზედა ნექნები ერთმანეთისაგან განსხვავდებიან განვითარების მთელი პროცესით, ფუნქციითაც და წარმოშობითაც.

ქვედა ნექნების მეზენქიმური ნერგები ჩნდებიან ტრანსვერსალური (განივი) სეპტების შიდა კიდის გასწვრივ, ე. ი. იქ, სადაც ეს სეპტები სხეულის ღრუს პარიეტალურ ფურცელს ესაზღვრებიან. ჩანერგვა იწყება მომავალი ნექნის თავის ადგილზე, ე. ი. ნექნის პროქსიმალური ბოლოდან, გახრტილება და გაძვალება ამავე თანამიმდევრობით ხდება და თანდათან ვრცელდება დისტალური ბოლოსკენ. შემდეგში ნექნის ზრდაც ამ მიმართულებით ხდება. ჩვეულებრივ, ქვედა ნექნები ტრანსვერსალური სეპტის შიგნითა კიდზე მხოლოდ ადრეულ სტადიებში იმყოფებიან, შემდეგ კი შეტნაკლებად ღრმად ინაცვლებენ ადგილს შიგნიდან გარეთენ და ექცევიან სეპტის სისქეში, მიომერებს შორის. სელაქიებში ეს გადაადგილება იმდენად დიდია, რომ ქვედა ნექნები ჰორიზონტალურ სეპტამდე აღწევენ და ე. ი. ზედა ნექნების ადგილას იმყოფებიან, რის გამოც წინათ სელაქიების ნექნებს ზედა ნექნებად თვლიდნენ. ამასთან, ქვედა ნექნები ყოველთვის გაივლიან ხრტილოვან სტადიას და, გარდა ამისა, ყოველთვის, განვითარების ყველა სტადიაში დაკავშირებულნი არიან ხერხემალთან.

ზედა ანუ დამატებითი ნექნების განვითარება იწყება მომავალი დისტალური ბოლოდან და ვრცელდება პროქსიმალური ბოლოსკენ, ე. ი. ხერხემლისკენ, ჰორიზონტალურ სეპტაში, მისი და ტრანსვერსალური სეპტის გადაკვეთის ხაზის გასწვრივ. ჩვეულებრივ, ნექნი აღწევს ხერხემალს და ესახსრება მას, ზედა ნექნი თავის პირვანდელ ადგილს ბოლომდე ინარჩუნებს, ქვედა ნექნისაგან განსხვავებით. ამასთან, ჩვეულებრივ, ზედა ნექნები ფორმირდებიან უშუალოდ მეზენქიმის გაძვალებით და ხრტილოვან სტადიას არ გაიკლიან.

ხერხემლიანთა ნექნები, ამ თვალსაზრისით, დიდ მრავალფეროვნებას იჩენენ. როგორც ითქვა, სელაქიების (Plagiostomi) ნექნები, რომლებიც წინათ ზედა ნექნებად მიაჩნდათ, ქვედა ნექნებია, ხრტილძლოვანი, მთელძლოვანი და ორსუნტქვიანი თევზე-

ბის (Chondrostei, Holostei, Dipnoi) ნეკნები აგრეთვე ქვედა ნეკნებია. ფუნჯფარფლიან, შრავალფარფლიან და სრულძელოვან თევზებს (Crossopterygii, Polypteri, Teleostei) ერთდროულად ორივე სახის ნეკნები აქვთ. კუდიან ამფიბიებს (Urodela) ზედა ნეკნები ახასიათებს, თუმცა აქ რუდიმენტულ, მალეზე მიზრდილ ქვედა ნეკნებსაც ვხვდებით. უკულო ამფიბიებს (Anura) ნეკნები საერთოდ არ გააჩნიათ, მაგრამ მალეზის განივ მორჩებთან შერწყმულია ნეკნების (როგორც ჩანს ზედა ნეკნების) უმნიშვნელო



სურ. 41. ზედა და ქვედა ნეკნები
 I. ხრტილოვანი თევზი, II. ძელოვანი თევზი, III. ამნიონიანი ხერხემლიანი.

1. ქვედა ნეკნი, 2. ზედა ნეკნი, 3. ზედა რკალი, 4. ზედა წვეტიანი მორჩი, 5. დორსალური მუსკულატურა, 6. ვენტრალური მუსკულატურა, 7. ცელომი.

რუდიმენტები. უფეხო ამფიბიების (Apoda) ნეკნები ქვედა ნეკნებია. რაც შეეხება უმაღლესი ხერხემლიანების (ამნიონიანების) ნეკნებს, რომლებსაც სელაქიების ნეკნების მსგავსად ზედა ნეკნებად თვლიდნენ, დღეს სავსებით დადასტურებულია, რომ ისინი ნამდვილ ქვედა ნეკნებს წარმოადგენენ. ზედა ნეკნები კი ამ ცხოველებს (რეპტილიებს, ფრინველებს და ბუძენწოვრებს) უკვალოდ დაკარგვიათ.

ნეკნების წარმოშობის შესახებ დიდი ხნის განმავლობაში გაბატონებული იყო გოეპერტის თეორია, რომლის თანა-

ხმად როგორც ზედა, ისე ქვედა ნექნები ევოლუციის პროცესში ჩამოყალიბდნენ მალეების ქვედა რკალების მორჩების გამოცალკევების და შემდგომი განვრცობის გზით. დღეს, როცა ცნობილია, რომ ზედა ნექნები მხოლოდ მეორეულად უკავშირდებიან ხერხემალს, ზედა ნექნების მიმართ გოებერტის თეორია აშკარად უმატებულა. სრულიად ცხადია ისიც, რომ ქვედა და ზედა ნექსებს ერთნაირი წარმოშობა არა აქვთ.

ქვედა (პლევრალური) ნექნების წარმოშობა დაკავშირებულია თევზების დამახასიათებელი კლაკნითი მოძრაობებით ლოკომოციის ჩამოყალიბებასთან. ეს ნექნები განვითარდნენ მიოსეტებში, როგორც საყრდენი სხეულის გვერდითი მუსკულატურისა, რომელიც ამ ტიპის ლოკომოციას ახორციელებს ლოკომოტორულ ფუნქციასთან დაკავშირებით გაჩენილი ნექნებისაგან შექმნილი საკმაოდ მკიდრო კარკასი ამავე დროს ხელსაყრელი აღმოჩნდა შიგნეულობის დაცვისათვის, ხერხემლიანების ხმელეთზე გამოსვლისას, როცა მათ კიდურებით ლოკომოცია იწყეს, ნექნებმა თავისი მთავარი ფუნქცია დაკარგეს და მეტნაკლებად რედუცირდნენ. ეს რედუქცია სრულია ტანმოკლე უკუდოებში, რომელთა ტანის მუსკულატურა ლოკომოციაში სულაც აღარ მონაწილეობს, მაშინ, როდესაც კუდიანებს ქვედა ნექნების რუდიმენტები მაინც შერჩენიათ. ქვედა ნექნების გენეზისი რომ მართლაც ლოკომოციის ხასიათითაა განპირობებული, თვალსაჩინოდ ილუსტრირდება იმით, რომ უფეხო ამფიბიებს (Amphibia), გველებს და ხელიკებს (Amphibia ოჯახი), რომლებსაც კიდურები დაკარგვიათ და ტანის კლაკნითი მოძრაობებით ლოკომოცია დაუწყიათ, ქვედა ნექნები აქვთ და თანაც მთელი სხეულის მანძილზე. რაც შეეხება ამნიონიანებს (ქვეწარმავლები, ფრინველები, ძუძუმწოვრები), მათ წელის მიდამოში ნექნები აგრეთვე რედუცირებული აქვთ, მაგრამ წინ, მკერდის ნაწალში, კარგად განვითარებული ნექნები გაჩენიათ. ამის მიზეზი უკვე ლოკომოცია აღარაა. ამნიონიანებს ნექნები მკერდის განყოფილებაში შერჩენიათ და პროგრესულად განვითარებით ახალი ფუნქციის განვითარებასთან დაკავშირებით. როგორც ვიცით, ამნიონიანებს, ამფიბიებისაგან განსხვავებით, ნექსური სუნთქვა ახასიათებთ და ნექნები წარმოადგენენ მთავარი სასუნთქავი მუსკულატურის (ნექნთმორისი კუნთები) საყრდენს. ნამდვილ ხმელეთის ხერხემლიანებს, ამნიონიანებს, პროგრესულად განუვითარდათ ის ფუნქცია, რომელიც თევზებისათვის მხოლოდ დამატებითი ფუნქცია იყო: შიგნეულების დაცვა, კერძოდ, ისეთი სახეობითი ორგანოებისა, როგორცაა გული და ფილტვები. ამას-

თან ეს ფუნქცია იმით გაძლიერდა, რომ ნეკნების დისტალური ბოლოები სამკერდე ძვალს დაუკავშირდნენ და ფრიად მკვიდრი კარკასი შეიქმნა. ეს კარკასი ნეკნთშორისი კუნთებითურთ ფრიად ხელსაყრელი აღმოჩნდა სუნთქვითი მოძრაობების განხორციელებისათვის და ეს სრულიად ახალი ფუნქცია იქცა თორაქსის (მკერდის ყაფაზის) მთავარ ფუნქციად. სუნთქვითი მოძრაობების შესასრულებლად საჭირო იყო თორაქსის ელემენტების უფრო მოძრავად დაკავშირება, რაც გამოიხატება მაღასთან ნეკნის ორმაგი შესახსრების ჩამოყალიბებით: მაღის სხეულს იგი ესახსრება თავით (caput) და განივ მორჩს კი ბორცვით (tuberculum). ზოგ ცხოველს (ფსევდოსუქიები, ნიანგები) ნეკნის შუაზე, უკანა კიდევ განუფითარდათ დამატებითი ნისკარტი სებრი მორჩი (processus uucinatns), რომელიც ეკვრის გარედან მომდევნო ნეკნს და კიდევ უფრო ამაგრებს თორაქსს. ეს მოწყობილობა განსაკუთრებით ხელსაყრელი აღმოჩნდა ფრინველთათვის, რომლებსაც ფრენის გამო უალრესად მკვიდრი თორაქსი ჭირდებოდა.

რაც შეეხება ქვედა ნეკნების გენეზისურ კავშირს ხერხემალთან, ამ საკითხზე დღემდე ორი აზრია. ერთნი იზიარებენ გოეპერტის შეხედულებას მალეების ქვედა რკალებისაგან მათი გამოყოფის შესახებ. მართლაც, ნეკნებსა და ქვედა რკალებს შორის ყოველთვის უმკიდროესი კავშირია. უნეკნო ფორმებს ქვედა რკალებიც რედუცირებული აქვთ; ნეკნების ზემოთკენ ან ქვემოთკენ გადაადგილებისას ქვედა რკალებიც შესაბამისად გადაინაცვლებენ ხოლმე. მაგრამ, მეორე მხრით, იმის საფუძველზე, რომ ყველა ცხოველებს ნეკნები მალეებისაგან ცალკე ენერგებათ და მათი ერთიანი ნერგი არსადაა ნახული, ემელიანოვის აზრით, ქვედა ნეკნები არ წარმოადგენენ მალეების ელემენტთაგან გამოყოფილ ნაწილებს.

ზედა (დამატებითი) ნეკნები, როგორც ითქვა, სულ სხვა წარმოშობისაა. საყურადღებოა, რომ პთელ რიგ ფორმებში (როგორცაა ნამარხი კროსოპტერიციები, აწინდელი პოლიპტერუსი, რომელთაც კანის ძვლები აქვთ) ზედა ნეკნების დისტალური ბოლო მკიდროდაა დაკავშირებული ამ გარეთა ჯაკუნის ელემენტებთან. ამასთან ერთად, როგორც აღინიშნა, ზედა ნეკნები ვითარდებიან გაუხრტილებლად, უშუალოდ მეზენქიმის გაძვლებით, ისევე, როგორც გარეთა ჯაკუნის ძვლები და კანისეული ძვლები საერთოდ. თანაც, მათი განვითარება დისტალური (კანისკენ მიქცეული) ბოლოდან იწყება და ხერხემლისკენ ვრცელდება. ამის გარდა, ეს ბოლო ხშირად ზემოთაა ადრეკილი ან გარკაპებულიცაა. ასეთი ბოლოების ერთობლიობა კმნის არხს, რომელიც

იცავს ლატერალურ ხაზს. ყველაფერი ეს მოწმობს, რომ ზედანეკნები წარმოადგენენ გარეთა ჩონჩხის ელემენტებს, რომელიც თავდაპირველად ლატერალური ხაზის ორგანოების დაცვას ემსახურებოდა, ხოლო შემდეგ მეორეულად დაუკავშირდა ხერხემალს და იქცა წარმონაქმნად, რომლითაც გარეთა ჩონჩხი საღერძე ჩონჩხს დაეყრდნო. ხმელეთის ხერხემლიანებში ზედა ნეკნების თანდათანობითი სრული რედუქცია, სწორედ, გარეთა ჩონჩხისა და ლატერალური სისტემის ორგანოების სრული რედუქციებით აიხსნება.

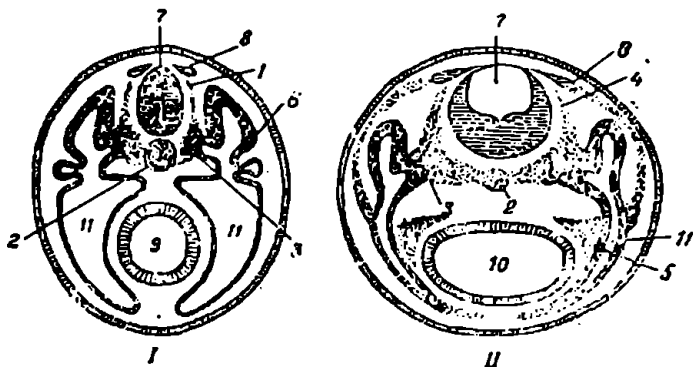
§ 11. მეზოლემის დიფერენციალურობა თავში

ჩვენ ვიცით, რომ თავდაპირველად, როცა ხერხემლიანებს საღერძე ორგანოები უფორმდებოდათ და სხეულის გასწვრივ უვითარდებოდათ ქორდა და, მის ზემოთ, ნერვული ლულა, ხოლო ქვემოთ (უამნიონოებს) სანაწლავე ენტოდერმული მილი, მეზოდერმა ორი დაუყოფელი, მთლიანი პარკის სახით გასდევს ქორდას, ნერვულ ლულას და პირველად ნაწლავს როგორც მარჯვნივ, ისე მარცხნივ. შემდეგ ამ მეზოდერმული პარკების გასწვრივ, როგორც ლატერალურ, ისე მედიალურ ზედაპირზე, ღარისებრი ჩაღრმავების გაჩენა ხდება. ამით თვითეული მხრის მეზოდერმული პარკი იყოფა უფრო სქელკედლიან — დორსალურ და უფრო თხელკედლიან ვენტრალურ ნაწილებად. ვენტრალური განყოფილება, რომელიც სპლანქნოტომად იწოდება და ცელომის კედლებს და მის დერივატებს იძლევა, მუდამ დაუნაწევრებელი (დაუსეგმენტებელი) რჩება. დორსალური განყოფილება კი (შემაერთებელ ნაწილთან ერთად) მალე იყოფა ერთნაირ სეგმენტებად, რომელთაც სომიტები ჰქვიათ. ჩვენთვის ცნობილია თითოეული სომიტის შემდგომი დიფერენცირებაც. მისი გარეთა კედელი (დერმატომი) თხელი რჩება, კარგავს ეპითელურ სტრუქტურას და, ძირითადად, კანქვეშა შემაერთებელ ქსოვილს ქმნის. შიგნითა კედელი (მიოტომი) უაღრესად სქელდება, ამოავსებს სომიტის სიღრუეს და ბოლოს სხეულის სომურ (პარიეტალურ) მუსკულატურას ქმნის. სომიტის მედიოვენტრალური უბნიდან (სკლერტომიდან) აღრევე იწყება უჯრედების მიგრაცია საღერძე ორგანოების ირგვლივ არსებულ სივრცეებში და იქმნება სკლერტოგენური მეზენქიმა, რომლიდანაც შემდეგ თითქოს მთელი შინაგანი ჩონჩხი ვითარდება.

სხეულის წინა ნაწილი ხერხემლიანთ თავად აქვთ გარდაქმნილი. ნერვული ლულა აქ უკიდურესად ფართოა და თავის ტვინს

ქმნის, რომელსაც აქვე მყოფი მთავარი რეცეპტორული ორგანო-
ები უკავშირდებიან. ქორდა აღწევს მხოლოდ შუა და უკანა
ტვინს შორის საზღვრამდე. აქამდე აღწევს განგლიონური ფირ-
ფიტაც, რომელიც ნერვულ ლულას ორივე მხრივ მისდევს. ენტო-
დერმული მილიც აქ გარდაქმნილია პირის, ყბებისა და სალახუჩე
აპარატის, განვითარების გამო. მნიშვნელოვნადაა შეცვლილი
მეზოდერმის დიფერენცირებაც, რაც ნერვული სისტემის, საყბე
აპარატის და სალახუჩე აპარატის განვითარებითაა განპირობებუ-
ლი. ჯერ ერთი, თავიდანვე მეზოდერმის დორსალური ნაწილი
რამდენადმე უფრო წინ აღწევს, ვიდრე ვენტრალური, მაგრამ
ნერვული ლულის წინა ბოლოს ისიც საკმაოდ უკან რჩება. ამავ
დროს, თავის მეზოდერმა, საერთოდ, აშკარად უფრო სუსტადაა
განვითარებული, ვიდრე ტანისა. ყველაფერი ეს განაპირობებს მისი
შემდგომი დიფერენცირების თავისებურებებს. როგორც ვიცით,
ხერხემლიანების ტანი მეტამერიული აგებულებისაა, რაც ვლინ-
დება, უმთავრესად, სწორედ მეზოდერმის სომიტებად დაყოფასა
და, აგრეთვე, ნერვული სისტემის დიფერენცირებაში. ეს მეტამე-
რიულობა წყლის ხერხემლიანთ დეფინიტიურადაც ემჩნევათ, ხმე-
ლეთის ხერხემლიანთ კი — მარტო განვითარების ადრეულ პერი-
ოდში. რაც შეეხება თავს, აქ მეტამერიულობა სრულიად განქრა-
ლია და თავის ორგანოების ტანის ორგანოებთან ჰომოლოგიზება
ფრიალად გაძნელებულია. ამას კი მრავალმხრივ დიდი მნიშვნელობა
აქვს ქალას წარმოშობის საკითხისა, თავის ტვინის ევოლუციის
საკითხის გაგებისა, ცეფალიზაციის პროცესისა და, საერთოდ,
ხერხემლიანთა ფილოგენეზის შესწავლისათვის. ამიტომ საკვირ-
ველი არაა, რომ თავის მეტამერიის პრობლემა ხერხემლიანთა
მორფოლოგიაში ერთი ცენტრალური პრობლემათაგანი იყო მრავა-
ლი წლების განმავლობაში. ამ პრობლემის შესწავლაზე ილწოდნენ
ბალფური, ფან ვეიპი, სევერცოვი, დორნი, კოლცოვი, მატვეევი
და მრავალი სხვა. ბუნებრივია ისიც, რომ მკვლევრები ობი-
ექტად უმთავრესად უმდაბლეს ყბიან ხერხემლიანებს — სელაქიებს
(ჭეიგენისებრთ) იყენებდნენ. ამ გამოკვლევების შედეგად თავის
მეტამერიულობის პრობლემა დღეს უკვე გადაწყვეტილია, კერ-
ძოდ, სრულიად გარკვეულია მეზოდერმის დიფერენცირების სუ-
რათი. როგორც ტანში, თავშიაც მეზოდერმა იყოფა ვენტრალურ
და დორსალურ განყოფილებად, მაგრამ ღარისებრი საზღვრის
და, შესაბამისად, სომიტის ღეროს წარმოქმნა აქ არ ხდება; ასე
რომ, სომიტური ნაწილის სპლანქნოტომურისაგან სრულ გამო-
მიჯნვას აქ არ ვხედავთ. როგორც ვენტრალური, ისე დორსალუ-
რი მეზოდერმის განვითარება უალრესად თავისებურია.

თუ ტანში მეზოდერმის ენტოტალური (სპლანქნოტომური) ნაწილი სრულიად დაუნაწევრებელი რჩება და ვრცელ ცელომურ ღრუს შეიცავს, თავში მისი განვითარება ძლიერ იცვლება: იგი სეგმენტაციას განიცდის. ეს სეგმენტაცია იმითაა გამოწვეული, რომ აქ სალაცუჩე ნაპრალების განვითარება ხდება. ენტოდერმული მილის სახავე უბნის გვერდით კედლებში იქმნება რამდენიმე გამობერილობა (სალაცუჩე ჯიბე), რომელიც იზრდება ექტოდერმისკენ. ამ ჯიბეების შესაყვარად ექტოდერმაში ჩაზნექილობები ვითარდებიან. ეს პროცესი იმით თავდება, რომ ენტოდერმული და ექტოდერმული ჯიბეების ფსკერი ერთმანეთს ხვდება, შეეზრდება და ნერვ პერფორაციას განიცდის (ხმელეთის ხერხემლიანებში მხოლოდ ნაწილობრივ). ცხადია, ურთიერთისკენ ზრდისას შიგნითა და გარეთა სალაცუჩე ჯიბეები გაწევ-გამოწვევენ და გაკვეთენ სპლანქნოტომსაც, რომე-



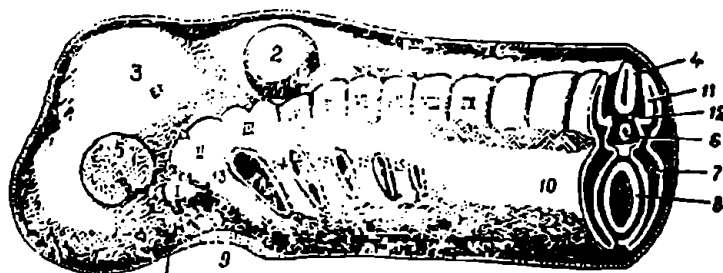
სურ. 42. მეზოდერმის დიფერენცირება ტანხა (I) და თავში (II)

1. მალის ზედა რკალი, 2. ქორჯა, 3. სკლეროტომი,
4. ნევროტორანიუმის მასალა, 5. ვისცერალური ჩონჩის მასალა, 6. მიოტომი, 7. ტვინი, 8. განგლიონური ფირფიტა, 9. ნაწლავი, 10. სახა, 11. ცელომი.

ლიც ექტოდერმასა და ენტოდერმას შორის იმყოფება. სალაცუჩე ნაპრალების პერფორაციისას თავის ნაწილის სპლანქნოტომი აღნოწნდება ამ ნაპრალებს შორის შუალედებში, ეგრეთ წოდებულ სალაცუჩე შორის ძგიდეებში ან ვისცერალურ რკალებში და, ამრიგად, დაიყოფა სეგმენტებად (ბრანქიომერებად). ცელომი აქ რედუცირებულია ვიწრო არხებად, რომლებიც შემდეგ სულაც ქრებიან. თვით მეზოდერმისგან კი სალაცუჩე რკალების ვისცერალური მუსკულატურა ვითარდება. ამრიგად, ვენტრალური

მეზოდერმის ეს სეგმენტაცია (ბრანქიომერიკა) ნეორეულია და ხერხემლიანთა მეზოდერმის პირველადს მეტამერიასთან (მიომერიასთან) მას საერთო არა აქვს რა. ლაყურთაშორისი ძვიდების სახელების შესაბამისად სპლანქნოტომური მეზოდერმის სეგმენტებს წვიძლება ვუწოდოთ: პირველს — მანდიბულარული (საყბე). მეორეს — ჰიოიდური (ენისქვეშა) და დანარჩენებს — ბრანქიალური (სალაყურე) ბრანქიომერიკები. არის საბუთები, რომ საყბე რკალის წინ პრემანდიბულარული რკალეტიც არსებობდნენ, მაგრამ მათ მიდამოში სპლანქნოტომური მეზოდერმა არ აღწევს და, ამრიგად, პრემანდიბულარული ბრანქიომერიკები სრულიად რედუცირებულნი არიან.

მეზოდერმის დორსალური განყოფილება, თუმცა ვენტრალურისგან ისე თვალსაჩინოდ არაა გამოძიჯნული, როგორც ტანში, მაინც განიცდის სომიტებად დანაწევრებას. მაგრამ თავის მეზოდერმის საერთო დაკნინებულობის შესაბამისად, ეს სომიტები ტანის სომიტებზე საგრძნობლად უფრო პატარაა, განსაკუთრებით წინა ნაწილში (ყურის ბუშტუკის წინ). როგორც ზემოთ იყონათქვამი, მეზოდერმის დორსალური ნაწილი, ვენტრალურისაგან განსხვავებით, პრემანდიბულარულ მიდამოშიც აღწევს, ამიტომ, აქ სომიტებიც ვითარდებიან. თავის სომიტებს ორ ჯგუფად ყოფენ, რომელთა შორის საზღვარია ყურის ბუშტუკი. ყურის ბუშტუკის

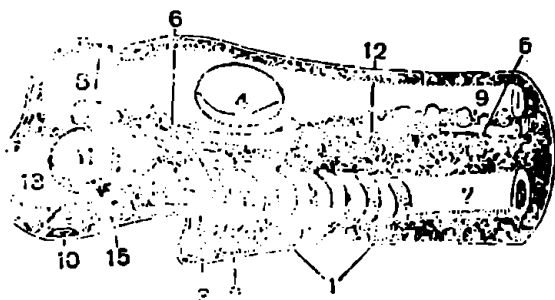


სურ. 43. მეზოდერმის სეგმენტაცია თავში

1. თავის წინა ღრუ, 2. ყურის ბუშტუკი, 3. თავის ტვინი, 4. ხერგის ტვინი, 5. თვალი, 6. ქორდა, 7. ცელომი, 8. ნაწლავი, 9. პირი, 10. სპლანქნოტომი, 11. მიოტომი, 12. სკლეროტომი, 13. ყბის რკალი, 14. ენისქვეშა რკალი, 15. სალაყურე რკალები, I—IX—თავის სომიტები.

წინ მყოფ სომიტებს პრეოტიკური სომიტები ჰქვიათ, მის უკან მყოფთ კი — მეტაოტიკური. ფან ვეიშმა აღწერა სამი პრეოტიკური სომიტი (სომიტები აღინიშნებიან რომაული ციფრებით): პირველი (I) ძალიან პატარაა და პრემანდიბულარულ

სომიტად იწოდება, მეორე (II) დიდი ზომისაა და, რაკი იგი დაკავშირებულია მანდიბულარულ ბრანქიომერთან, იწოდება მანდიბულარულ სომიტად. მესამე (III), აგრეთვე, ფრიად მოზრდილია და მას, შესაბამისად, ჰიოიდური სომიტი ჰქვია. იქმნება შთაბეჭდილება, თითქოს სონიტები (მიომერები) და ბრანქიო-



სურ. 44. ხეიგენის ბრტილოვანი ქალას განვითარება

1. ლაყუჩის რკალები, 2. ენისკვეშა რკალი, 3. ყბის რკალი,
4. ყურის კაფსულა, 5. ქორდა, 6. ჰიპოფიზი, 7. ნაწლავი,
8. შუა ტვინი, 9. ზურგის ტვინი, 10. ნესტო, 11. თვალი,
12. პარაქორდალე, 13. პირველადი წინა ტვინი,
14. თვალბუდის ბრტილები, 15. ტრახეულები.

მერები ზუსტად შეესაბამებიან ერთმანეთს და შეიძლება ექვეი შეგუებაროს, რომ ბრანქიომერია ტყუილად არ ჩავთვალეთ ნამდვილი პირველადი მეტამერიულობის გამოვლინებად. მაგრამ საკმე ასე არაა. მატყვევმა დაადგინა, რომ II (მანდიბულარული) და III (ჰიოიდური) სომიტი ორმაგია და, ამრიგად, სომიტების ახალი ნუმერაცია მოგვცა (განსხვავებისათვის იგი არაბული ციფრებით აღინიშნება). ამ ახალი გაგებით პრეოტიკური სომიტების რიცხვი სამი კი აღარაა. არანედ — ხუთი: I (1) პრემანდიბულარული, II (2+3) — მანდიბულარული, III (4+5) — ჰიოიდური. აღნიშნულია. აგრეთვე, სულ წინა სომიტის ნასახი („თავის წინა ღრუ“), რომლიდანაც ნამდვილი სომიტი არ ვითარდება. მეტაოტიკური სომიტები უფრო ნორმალურადაა განვითარებული და მათი რიცხვი საშუალოდ ექვსს აღწევს. მათი ნომრები ფან ვეიპის და მატყვევის ნუმერაციის კომბინაციით იქნება IV (6)—IX (11). თავის ყოველი სომიტის, როგორც ტანისა, დიფერენცირდება მიოტომად და სკლეროტომად. მაგრამ, თუ ტიპიურ (ტანის) სომიტში უნეტესი ნაწილი მიოტონს ქმნის, რომლიდანაც სომური მუსკულატურის სეგმენტი ვითარდება, მცირე ნაწილი კი სკლეროტონს, რომელიც იშლება სკელეტოგენურ შეზენქიმად და ხერ-

ხემლის ელემენტების ნერვებს. იძლევა, თავის სომიტებში საქმე სრულიად საპირისპიროა: მათი მიოტომები უაღრესად დაკნინებულია, სკლეროტომები კი — შედარებით კარგად განვითარებული.

თავის სომიტების სკლეროტომებიდან წარმოქმნილი მეზენქიმა, ამოავსებს რა ტვინის და ქორდის ირგვლივ სივრცეებს, ქმნის ნეიროკრანიუმის კონდრალური ნაწილის ნერვებს (ე. წ. პრიმორდიალურ ქალას). მიოტომებიდან კი აქაც სომური კუნთები ვითარდებიან, რომლებიც მიოტომების რედუქირებულობის შესაბამისად ძალიან პატარანი არიან. პრეოტიკური სამივე (ხუთივე) სომიტის მიოტომა ვითარდება თვალის მამოძრავებელ კუნთებად. სახელდობრ: I (1), ე. ი. პრემანდებულარული — იძლევა ზედა სწორ კუნთს (*m. rectus superior*), შიგნითა სწორ კუნთს (*m. rectus internus*), ქვედა სწორ კუნთს (*m. rectus inferior*) და ქვედა ირიბ კუნთს (*m. obliquus inferior*); II (2+3), ე. ი. მანდიბულარული — იძლევა ზედა ირიბ კუნთს (*m. obliquus superior*); III (4+5), ე. ი. ჰიოიდური — იძლევა გარეთა სწორ კუნთს (*m. rectus externus*). მეტაოტიკური სომიტების მიოტომები მონაწილეობენ ხოლმე ენისქვეშა მუსკულატურის წარმოქმნაში. იგი ციკლოსტომებს მთლიანად უნარჩუნდება სრულ ასაკშიც მიომერების მწყრივის სახით. დანარჩენ ცხოველებს ეს მიოტომები უკვალოდ უქრებათ და მხოლოდ იშვიათად სრულ ასაკშიც 1—2 ბოლო მიოტომი შერჩებათ ხოლმე კეფის ნაწილში.

ამ გამოკვლევების საფუძველზე სრულიად უეჭველად უნდა დავასკვნათ, რომ ხერხემლიანებს სრულ ასაკში მიომერები თავის მიდამოში არ გააჩნიათ. ე. ი. მათი თავი მეტამერიული არაა. მაგრამ ემბრიონალური განვითარებისას აქ სომიტების არსებობა იმის მაჩვენებელია, რომ ხერხემლიანების წინაპრების თავი, უფრო სწორად. სხეულის წინა ბოლო (რადგანაც ნამდვილი თავი მათ არც ჰქონდათ) ისევე მეტამერიული ჰქონდათ, როგორც დანარჩენი ნაწილი, მსგავსად თანამედროვე ამფიოქსუსისა (რომელსაც მიომერები სხეულის თავიდან ბოლომდე გასდევენ). ნამდვილმა ხერხემლიანებმა თავისი მეტამერიულობა დაკარგეს და ამის მიზეზი ადვილად გასაგებია: მთავარი რეცეპტორული ორგანოების კონცენტრაციამ სხეულის წინა ბოლოზე, რაც თავისი მხრით განპირობებულია ბილატერალური სიმეტრიის მქონე ცხოველის გადაადგილების ხერხის თავისებურებით, გამოიწვია ცენტრალური ნერვული სისტემის (ტვინის) წინა ბოლოს პროგრესული განვითარება და თავის ტვინის წარმოქმნა.

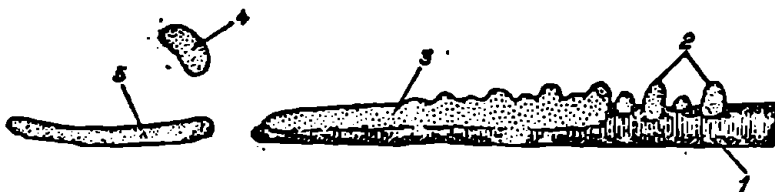
თავის ტვინის ჩამოყალიბება და პროგრესული განვითარება უდავოდ ყველაზე სახასიათო პროცესია, რომელმაც ზოგადი კონტურით ხერხემლიანთა მთელი ევოლუცია განსაზღვრა. რეცეპტორული ორგანოების და თავის ტვინის უალრესი მნიშვნელობისა და, ამავე დროს, მათი სისათუთის გამო აუცილებელი გახდა მათი დამცველი სპეციალური ჩონჩხის გაჩენა. ასე გაჩნდა ნევროკრანიუმი. რაკი თავის ტვინი და გრძნობათა ორგანოები პროგრესულად მოვითარე, დიდი ზომის ორგანოები იყო, მათი შემცველი ჩონჩხის (ნევროკრანიუმის) შექმნისათვის დიდძალი სკელეტოგენური მებენქიმა იყო საჭირო. ამან განაპირობა თავის სომიტების სკლეროტომების მეტი განვითარებულობა ტანის სომიტებთან შედარებით. მეორე მხრით, იმის გამო, რომ ნევროკრანიუმი მეტნაკლებად მასიურ, მთლიან კოლოფს წარმოადგენდა, თავის ნაწილმა დრეკადობა დაკარგა და აქ მიომერებისგან შემდგარი გვერდითი (პარიეტალური) მუსკულატურაც ზედმეტი შეიქნა (იგი შერჩა უალრესად დაკნინებული სახით თვალის კუნთებად). ამან განაპირობა თავის სომიტების მიოტომების უალრესი რედუქცია და, საერთოდ, მეტამერიულობის გაქრობა.

ვენტრალურ მეზოდერმაში ცვლილებები მოხდა დორსალურის დამოუკიდებლად და თანაც, როგორც ჩანს, უფრო ადრე — უკვე ხერხემლიანების წინაპართა წინაპრებში. ეს მოხდა, როგორც ვიცით, ლაყუჩების განვითარების გამო. ლაყუჩების (უფრო სწორად, სალაყუჩე ნაპრალების) ჩამოყალიბებამ აქ სრულიად საპირისპირო შედეგი მოგვცა: დაუყოფელი მეზოდერმა სეგმენტებად დაყო, რისი შედეგაცაა ბრანქიომერია. ამრიგად, თუმცა თავში შეცვლილია მთელი მეზოდერმის დიფერენცირების პროცესი, გარდაქმნა მის ორივე განყოფილებაში (სომიტურში და სპლანქნოტომურში) ერთიმეორის დამოუკიდებელი იყო და თითოეულ მათგანს საკუთარი მიზნები ჰქონდა.

§ 12. ნეპროკრანიუმის განვითარება, ანაგულეზა და მვოლუცია

თუმცა თავის ნაწილში მეზოდერმის დიფერენცირება (მთავარი გრძნობათა ორგანოების აქ კონცენტრირებისა, თავის ტვინის ჩამოყალიბებისა, ყბის აპარატის და სალაყუჩე აპარატის სხეულის წინა ბოლოში ლოკალიზაციის შედეგად) მნიშვნელოვნადაა შეცვლილი — სომიტებად მეზოდერმის დაყოფა თავშიც ხდება. თავის სომიტები ტიპობრივი სომიტებისაგან უპირველესად იმით განსხვავდებიან, რომ მათი მიოტომური ნაწილები, თავის სომურის

მუსკულატურის უალრესი. დაკნინების შესაბამისად (რაც თავის ნაწილის მოქნილობის და მოძრაობის დაკარგვითაა განპირობებული) რედუცირებულნი არიან. სამაგიეროდ, თავის სომიტების სკლეროტომული ნაწილები ძალიან კარგადაა განვითარებული და მთელი სომიტის უმეტეს ნაწილს შეადგენს. თავის სომიტებში სკლეროტომები უფრო მეტადაც კია განვითარებული, ვიდრე ტანის სომიტებში, რაც გასაგებია, რადგანაც ისინი იძლევიან ისეთი მასიური სკელეტური წარმონაქმნის მასალას, როგორიც ქალაა. თავის სომიტების სკლეროტომებიც ისევე, როგორც ტანის სომიტებისა, იშლებიან მეზენქიმად. მეზენქიმა განსაზღვრება თავის ტვინისა, გრძნობათა ორგანოებისა და ქორდის წინა ნაწილის ირგვლივ და ქნის გარსს, რომელსაც ხშირად აკოვან ქალას უწოდებენ ხოლმე. თავდაპირველად ეს მეზენქიმური გარსი ერთგვაროვანია და უალრესად ფაშარი ქსოველითაა წარმოდგენილი, მაგრამ შემდეგ იგი უთანაბროდ განაწილებას და ცალკეულ უბნებში შემქიდროებას იწყებს. ამრიგად, ჩნდება სკელეტოგენური ცენტრები, რომლებიც ფრიად კონსტანტურნი და თითქმის ყველა ხერხემლიანთათვის საერთონი არიან.



სურ. 45. ნევროკრანიუმის პირველი ნერგები
 1. ქორდა, 2. მალეების ზღაოკლები, 3. პარაქორდალები,
 4. ორბიტალები. 5. ტრაბეკულები.

პირველ ყოვლისა, მეზენქიმის შემქიდროება იწყება მოგრძო ტვინის ფუძესთან, ქორდის წინა ბოლოს ორივე მხარეზე. რის შედეგადაც აქ იქმნება შემქიდროებული მეზენქიმის ორი ზოლი, რომლებიც წარმოადგენენ თანაქორდული ანუ პარაქორდალური ხრტილების (parachordalia) ნერგებს. პარაქორდალებისაგან სრულიად დამოუკიდებლად, ტვინის წინა განყოფილების ქვეშ, აგრეთვე ჩნდება ერთი წყვილი მოგრძო მეზენქიმური ნერგებისა, რომლებსაც ქალას ხარისხებს ან ტრაბეკულებს (trabeculae cranii) ეძახიან. ტრაბეკულები არ ენერგებათ მხოლოდ ციკლოსტომებს, რაც დადგენილ იქნა სევერცოვის მიერ, და მათი ქალას მთელი ფუძე პარაქორდალების ხარჯზე ვითარდება.

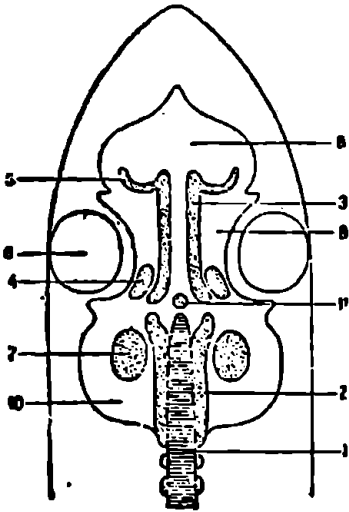
გარდა ამ ორი მთავარი და მუდმივი ელემენტებისა, ხერხმლიანების უმრავლესობას ტვინის გვერდითს ზედაპირსა და თვალის უკანა კიდეც შორის უჩნდებათ თხელი ფირფიტის ფორმის მეზენქიმური შემქილროებები, რომლებიც წარმოადგენენ თვალბუდის ანუ ორბიტალური ხრტილების (orbitalia s. alispheuoides s. spheuolateralis) ნერგებს. უფრო მოგვიანებით მეზენქიმური შემქილროებები ჩნდებიან გრძობათა ორგანოების ირგვლივაც. პირველად მეზენქიმა გროვდება სმენის ბუშტუკის ენტრალურ ზედაპირზე, ჩვეულებრივ პარაქორდალების ნერგებთან მეტნაკლებ კავშირში და შემდეგ ვრცელდება მის მთელ ზედაპირზე. უფრო მოგვიანებით შემქილროებული მეზენქიმით გარემოცვება ყნოსვის ორგანოს და თვალის ნერგებიც. თითოეული ამ მეზენქიმური ნერგის ცენტრში იწყება ხრტილის ძირითადი ნივთიერების გამოყოფა და ისინი თანდათან ხრტილდებიან. ამრიგად, თანდათანობით ხდება ნევროკრანიუმის მთავარი ელემენტების პარაქორდალების, ტრაბეკულების, ორბიტალების, ყურის კაფსულისა, ყნოსვის კაფსულისა და თვალის კაფსულის ჩამოყალიბება (უნდა ითქვას, რომ ბოლო მათგანი ხშირად სულაც არ ხრტილდება და ფიბროზული შემაერთებელი ქსოვილითაა წარმოდგენილი).

ამრიგად, ქორდაკრანიუმი ისახება არა მთლიან წარმონაქმნად, როგორც იგი დეფინიტიურ მდგომარეობაშია, არამედ დამოუკიდებელი ელემენტების სახით, რომლებიც მხოლოდ შემდგომი განვითარების პროცესში ერთდებიან. ამ ელემენტთაგან უმნიშვნელოვანესია პარაქორდალები და ტრაბეკულები, რადგანაც დანარჩენი ელემენტები მათთან კავშირში ჩნდებიან და ამ მთავარი ელემენტების მასალიდან ვითარდებიან. რაკი პარაქორდალები, როგორც ითქვა, ქორდის წინა ბოლოს ორივე მხარეზე ვითარდებიან, მათ და დეფინიტიურ ქალას იმ ნაწილებს, რომლებიც მათგან წარმოიქმნებიან, ქალას ქორდალურ ნაწილს უწოდებენ, ხოლო ტრაბეკულებსა და მათ დერევატებს, რომლებიც ქორდის წინა ბოლოს წინ მდებარეობენ — ქალას პრექორდალურ ნაწილს. ქორდალურსა და პრექორდალურ ნაწილს შორის ფრიად ზუსტ საზღვარს ქორდის რედუქციის შემდეგ წარმოადგენს ჰიპოფიზი, რომელიც სწორედ ქორდის წინა ბოლოს წინაა. თუმცა, როგორც ქორდალური, ისე პრექორდალური ნაწილი ტვინის ირგვლივ მყოფი სკელეტოგენური მეზენქიმოდან ვითარდება, მათი წარმოშობა და განვითარება ერთნაირი არაა. ქორდალურ ნაწილს (პარაქორდალებს) ქორდის მიმართ ისეთივე მდებარეობა აქვს, როგორც ხერხემლის ელემენტებს ტანში. ამავე

დროს, ხშირად პარაქორდალების უკანა (ყურის ბუშტუკის უკანა, ე. ი. მეტაოტიკური) ნაწილში, ზედა კიდებზე პატარა ქიმებია, რაც ხერხემლის ნევრალურ რკალებს მოგვაგონებს. თანაც თითოეულ სეგმენტში ასეთი ქიმი ორ-ორია, რომელთაგან წინა უფრო პატარაა, ისევე როგორც ხერხემლიანთა უმრავლესობის მალეებში. ამრიგად, აქ პირველადი დიპლოსპონდალის ნიშნებიც კია შენარჩუნებული. აღნიშნულ ქიმებს შორის, ისევე ისე, როგორც ხერხემალში, მორიგეობით გამოდიან ნერვული ფესვები. რადგანაც ამ ქიმების ჰომოლოგიურობა მალეების ნევრალური რკალებისადმი ექვს არ იწვევს, მათ კეფის რკალებს უწოდებენ. ამრიგად, სრულიად აშკარაა, რომ პარაქორდალების, მეტაოტიკური განყოფილება (კეფის განყოფილება) წარმოადგენს ხერხემლის წინა უბნის გარდაქმნის პროდუქტს. პარაქორდალების ის ნაწილი, რომელიც სმენის ბუშტუკთან და მის წინ იმყოფება (ე. ი. ყურის ანუ ოტიკური ნაწილი), სეგმენტაციის ნიშნებს არ ამჟღავნებს, მაგრამ კეფის ნაწილის უშუალო გაგრძელებაა, მას ქორდის მიმართაც ისეთივე მდებარეობა აქვს და, უეჭველია, იგი წარმოშობილია იმავე გზით, რომლითაც მეტაოტიკური ნაწილი. ამასთანავე, მთელი პარაქორდალები ისეთივე ქსოვილიდანაა აგებული, როგორიდანაც ხერხემლის ელემენტები: მთელი სკლეროტომული მეზენქიმა (და მისგან წარმოქმნილი ხრტილი) შეიცავს მომცრო ყვითრის მარცვლებით მდიდარ უჯრედებს. მეზოდერმა თავში სეგმენტაციას სწორედ ქორდალურ ნაწილში განიცდის და ნევრომერიაც (ტვინის ლულის სეგმენტაცია) სწორედ აქ ვლინდება. ამრიგად, თავის ეს მიდამო მეტამერიულობას იჩენს როგორც ჩონჩხის, ისე მეზოდერმისა და ნერვული ლულის აგებულებაში. ქალას ქორდალურ ნაწილს უნდა მიეკუთვნოს ყურის კაფსულის ნერვიც და ორბიტალებიც, რომლებიც, იმავე მასალისგანაა აგებული, რომლისგანაც პარაქორდალები. ქალას ქორდალური ნაწილი, როგორც ქვემოთ დავრწმუნდებით, წარმოადგენს სხეულის წინა ნაწილის საღერძე ჩონჩხის (ხერხემლის) გარდაქმნის პროდუქტს თავის ტვინის უფრო ძველი ნაწილების (მოგრძო ტვინი, ნათხემი, შუა ტვინი), ყურის განვითარებასთან, ვისცერალური ჩონჩხისა და კუნთების მიმაგრებასთან დაკავშირებით.

ქალას პრექორდალური ნაწილი, ე. ი. ტრამეკულები (და სელაქიებში, მათ უკან მყოფი პატარა პოლარული ხრტილები), როგორც ითქვა, ქორდისგან სრულიად დამოუკიდებლად ჩნდებიან, არც სეგმენტაციის რაიმე ნიშნებს აჩვენებენ. ისინი

წარმოადგენენ ნევროკრანიუმის ყველაზე ყრმა ელემენტს, რომელიც გაჩნდა წინა ტვინის პროგრესულ განვითარებასთან დაკავშირებით. ეს იმითაც დასტურდება, რომ ციკლოსტომებს, როგორც ზემოთ ითქვა, ტრაბეკულები არც აქვთ. რაც შეეხება იმას, თუ რა მასალიდან გაჩნდნენ ისინი, ამაზე ორი აზრი არსებობს: მკვლევართა ნაწილი (ფან ვეიპი, სევერცოვი) თვლის, რომ ტრაბეკულები ახალი ელემენტებია, გაჩენილი იმავე სკლეროტომული მეზენქიმიდან, რომლიდანაც ქორდალური ნაწილი. ხოლო სხვა მკვლევრები (კაშჩენკო, პაქსლი, პლატი, დე ბირი, სტოუნი, რავენი, ნაწილობრივ მატევევი) მათ ვისცერალურ ჩონჩხს უკავშირებენ. ამ უკანასკნელ შეხედულებას ის ადასტურებს, რომ ტრაბეკულებისა და ვისცერალური ჩონჩხის მეზენქიმიისა და ხრტილის უჯრედები უამნიონო ხერხემლიანებში საგრძნობლად უფრო დიდი და ყვითრით უფრო ღარიბია, ვიდრე სკლეროტომული მეზენქიმის და ხრტილის უჯრედები (ამნიონიანების მეზენქიმის უჯრედები, საერთოდ, ძალიან პატარაა და



სურ. 46. ნევროკრანიუმის ემბრიონალური ელემენტების ტოპოგრაფია

1. ქორდა, 2. პარაქორდალები, 3. ტრაბეკულები, 4. თვალბუდის ხრტილები, 5. ყნოსვის კაფსულა, 6. თვალი, 7. ყურის კაფსულა, 8. ქალას ყნოსვის განყოფილება, 9. ქალას თვალბუდის განყოფილება, 10. ქალას კეფის განყოფილება, 11. ჰიპოფიზი.

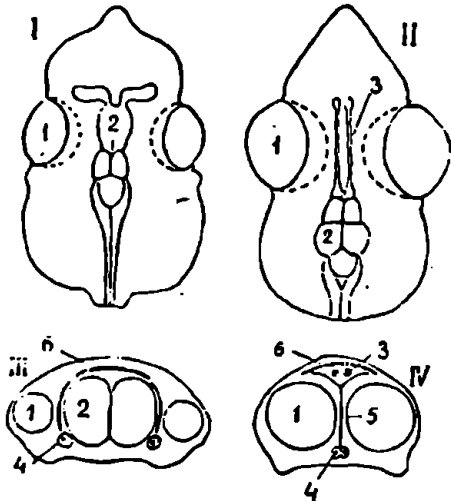
ყვითრით მდიდარი, რაც აძნელებს მათს განსხვავებას ერთმანეთისაგან).

ქალას განცალკევებული ელემენტებისაგან შემდგენი იწყება სრული სატვინე კოლოფის ჩამოყალიბება. პირველ ყოვლისა მარჯვენა და მარცხენა პარაქორდალე უერთდება ერთიმეორეს ქორდის ზემოთ და ქვემოთ და, ამრიგად, იქმნება ქალას ფუძის ფირფიტა (planum basale). ამასთან, თვითველი ტრაბეკულის უკანა ბოლო გარს შემოუელის ჰიპოფიზს და თითვეული პარაქორდალეს წინა ბოლოს უერთდება. ამრიგად, ქალას ფუძე მთლიანი ხდება. თვით ტრაბეკულების განვითარება, იმის მიხედვით, თუ რა ზომისაა ცხოველის თვალები, ორგვარად ხდება.

სელაქიების უშრავლესობის, ხრტილძელოვნების, ორსუნთქვანების და ამფიბიების ტრაბეკულები ერთმანეთს დიდი მანძილით დაშორებულნი რჩებიან და მიოლოდ წინა ნაწილში მათ შორის ვითარდება შემაერთებელი ფართო ხრტილოვანი ხიდი. ზოგი სელაქიის, ქიმერების, მთელძელოვანი და სრულძელოვანი თევზების, რეპტილიების, ფრინველების და ძუძუმწოვრების ტრაბეკულები კი მედიალურად უახლოვდებიან ერთმანეთს მხედველობის ნერვების წინა ნაწილში (ე. ი. პრეოპტიკურ ნაწილში) და ერთვებიან ე. წ. საერთო ტრაბეკულად (*trabecula communis*). ტრაბეკულების უკანა (მეტაოპტიკური) ნაწილი ყოველთვის განცალკევებულია და აქ ქალას ფუძეში რჩება მოზრდილი ხერხედი, ფუძის წინა საკემელი ანუ ფონტანელი (*fenestra basiscranialis anterior*), რომელშიაც ჰიპოფიზია (ვაძვლების შემდეგ ამ ფონტანელის ადგილას რჩება ფოსო, რომელიც ადამიანის ანატომიაში „თურქული კეხის“ სახელითაა ცნობილი). ტრაბეკულების ურთიერთთან დაკავშირების აღნიშნული ორი სახის მიხედვით ასხევებენ ფართოფუძიანს ანუ პლატიბაზალურსა და ვიწროფუძიანს ანუ ტროპიბაზალურ ქალას. პარაქორდალეებისგან შექმნილ ბაზალურ ფირფიტას ორივე მხრიდან ძალიან ადრე შეერწყმის (ამ დროისათვის უკვე სრული) ყურის კაფსულები, ხოლო ტრაბეკულებს წინა ბოლოს უერთდებიან ყნოსვის კაფსულები, რომლებიც ამავე დროს ერთიმეორეს შეერწყმიან და განცალკევებულნი არიან ურთიერთისაგან ვერტიკალური ძვიდით, რომელიც ტრაბეკულების წინა ბოლოსგან იქმნება. ორბიტალური ხრტილები, რომლებიც თვალსა და ტვინს შორის იმყოფებიან, ქმნიან ნევროკრანიუმის გვერდით კედლებს: მათი ვენტრალური კიდე უკავშირდება ტრაბეკულებს, წინა კიდე — ყნოსვის კაფსულას, უკანა კიდე კი — ყურის კაფსულას. პლატიბაზალურ ქალაში თითოეული ორბიტალური ხრტილის ქვედა კიდე უკავშირდება თითოეულ ტრაბეკულას, ტროპიბაზალურ ქალაში კი, სადაც ტრაბეკულები საერთო ტრაბეკულად არიან შერწყმული, მარჯვენა და მარცხენა ორბიტალეს ვენტრალური კიდეები უახლოვდებიან ერთმანეთს მედიალურად, ერთდებიან და ქმნიან ვერტიკალურ ხრტილოვან ძვიდეს, რომელსაც თვალბედეთ შორისი ძვიდე (*septum interorbitale*) ჰქვია და რომელიც საერთო ტრაბეკულას ერწყმის. ორბიტალეების დორსალური ნაწილი კი ქმნის ფუძისგან მალა მყოფ, ვიწრო სატვინე სიღრუის გვერდით კედლებს. იმ ცხოველებს, რომელთაც ქონდროკრანიუმი არ უძვალდებათ, ან თითქმის არ უძვალდებათ, ე. ი. როცა იგი დეფინიტიური ორგანოა, მისი გვერდითი კედლები თითქმის სრულია,

ფრიად მასიური და დაცხრილული მხოლოდ ცერებრალური ნერ-
ვების გამოსასვლელი ხვრელებით. ამავე დროს, კეფის მიდამოში
ყურის კაფსულები უკავშირდებიან ერთიმეორეს მოგრძო ტვინის
დორსალურად, რითაც იქმნება ხრტილოვანი ხიდაკი (tectum

synoticum), რომლის უკანა
კიდეცა, ყურის კაფსულებსა
და ბაზალურ ფირფიტას
შორის რჩება კეფის დი-
დი ხვრელი (foramen
occipitale magnum). აღნი-
შნული ხრტილოვანი ხიდა-
კი ფართოვდება და წინის-
კენ იზრდება. ამავე დროს,
ორბიტალური ხრტილების
ზედა ნაპირებიც ზემოთკენ
იზრდებიან და ტვინის დორ-
სალური ზედაპირიც ნაწი-
ლობრივ ხრტილით იფარე-
ბა. ამრიგად, იქმნება ქალას
სახურავი, რომელიც სრული
არასოდეს არაა და ზემოთ,
ცენტრში დიდ მანძილზე
ღია რჩება (დორსალური
ანუ ზედა ფონტანელი). ასე-
თი მასიური, თითქმის სრუ-
ლი ხრტილოვანი კოლოფით
ქონდროკრანიუმი წარმო-
დგენილია სელაქიებში, ქი-
მერებში, ხრტილოვან და



სურ. 47. ნევროკრანიუმის
ფუძის ტიპები

I და II. პლატიბაზალური ქალა; III და
IV. ტროქიბაზალური ქალა (I და III—ხე-
დი ხეოდან; II და IV—განივი ჭრილი);
1. თვალი, 2. წინა ტვინი, 3. ყნოსვითი
ტრაქტი, 4. ტრაბეკულა, 5. ინტერორბი-
ტალური ძვიდე, 6. სატვინე კოლოფის
სახურავი

ორსუნთქვიან თევზებში და, აგრეთვე ნაწილობრივ, ამფიბიებში.
სელაქიებსა და ქიმერებს ქონდროკრანიუმზე კანისეული ძვლე-
ბიცი არ უჩნდებათ და ზემოთ აღნიშნული ფონტანელები მათ დაფა-
რული აქვთ მხოლოდ უაღრესად მკიდრო, ფიბროზული შემაერ-
თებელი ქსოვილით. ხრტილძვლოვნებს და, კიდევ უფრო მეტად,
ორსუნთქვიანებსა და ამფიბიებს, რომელთაც ქალაზე საფრისე-
ული ძვლებისგან შექმნილი სარქველი უფითარდებათ, ქონდრო-
კრანიუმის გვერდითი კედლები და, განსაკუთრებით, სახურავი,
შესაბამისად უფრო სუსტი აქვთ. ქონდროკრანიუმი მხოლოდ

პროვოზორული ორგანოა და შემდეგ მთლიანად სუბსტიტუირდება ძვლით მთელძვლოვან და სრულძვლოვან თევზებში, რეპტილიებსა, ფრინველებსა და ძუძუმწოვრებში. მათი ხრტილოვანი ქალა, საერთოდ, და კერძოდ, მისი გვერდითი კედლები და სახურავი ძალიან სუსტადაა განვითარებული. ორბიტალური ხრტილები აქ ვიწროა და წინ ყნოსვის კაფსულას, ხოლო უკან ყურის კაფსულებს ვიწრო ხრტილოვანი წკნელების მეშვეობით უკავშირდებიან. ასევე წერილია ყურის კაფსულების შემაერთებელი *tectum synoticum*. განსაკუთრებით სუსტადაა განვითარებული რეპტილების და ფრინველების ქონდროკრანიუმი, რომელიც ურთიერთთან დაკავშირებული წვრილი ხრტილოვანი წკნელებისაგან შექმნილ მეჩხერ კალათს წარმოადგენს. შედარებით უკეთ აქვთ განვითარებული ქონდროკრანიუმი ძუძუმწოვრების ენბრიონებს; აქ ფუძე საკმაოდ სრულია და გვერდითი კედლებიც საკმაოდ კარგადაა განვითარებული.

როგორც ზემოთ ითქვა, ციკლოსტომების, სელაქიების, ქიმერების ქონდროკრანიუმი სულაც არ ძვალდება და დეფინიტიურ ორგანოს წარმოადგენს. ხრტილძვლოვან თევზებს, დიპნოებს და ამფიბიებს იგი მხოლოდ ნაწილობრივ უძვალდებათ, ხოლო მთელძვლოვანი და სრულძვლოვანი თევზების, რეპტილიების, ფრინველების და ძუძუმწოვრების ქონდროკრანიუმი სრულ გაძვალებას განიცდის (მხოლოდ მისი ცალკეული უბნები, როგორცაა, მაგალითად, რეპტილიების ყნოსვის კაფსულა, შეიძლება ბოლომდე ხრტილოვანი დარჩეს).

ქონდროკრანიუმის ფუძისეულ ნაწილში, რომლის შექმნაში, როგორც ვიცით, პარაქორალალები და ტრაბეკულები მონაწილეობენ, ვითარდება ოსტეოკრანიუმის კეფისა და ფუძის უბანი. კეფის უბანს ქმნიან კეფის ძვლები (*ossa occipitalia*). ჩვეულებრივ კეფის ძვალი სამია: ორი კენტი და ერთი ლუწი. ბაზალური ფირფიტის სულ უკანა ნაწილის შუაში ჩნდება კეფის ფუძისეული ძვალი (*basioccipitale*), მის მარჯვნივ და მარცხნივ კი—თითო კეფის გვერდითი ძვალი (*laterooccipitale*). ყურთაშორისი ხიდაკის გაძვალებით ვითარდება კეფის ზედა ძვალი (*supraoccipitale*). ეს ძვლები გარს ევლებიან კეფის დიდ ხვრელს (*foramen magnum*). თანამედროვე ამფიბიებს მარტო კეფის გვერდითი ძვლები აქვთ. ფუნჯფარფლიან და მთელძვლოვან თევზებს კი (*Crossopterygii, Holostei*) კეფის ზედა ძვალი არ გააჩნიათ. ძუძუმწოვრებს კეფის ყველა ძვლები ერთიან ძვლად (*occipitale*) აქვთ შერწყმული. კეფის ძვლებზე ხმელეთის ხერხემლიანთ უვითარდებათ როკები (*condylus occipitalis*) ხერხემალთან ქალას შესასახს-

რებლად. ეს როკი ამფიბიებს და ძუძუმწოვრებს ორი აქვთ, რეპტილიებს და ფრინველებს კი — ერთი.

ქონდროკრანიუმის ფუძის დანარჩენი ნაწილის გაძვლება იძლევა ძვლებს, რომლებიც სატვინე კოლოფის ფსკერს (ფუძის) ქმნიან და რომელთაც სოლისებრ ძვლებს (*ossa sphenoida*) უწოდებენ. მათ შორის მთავარია ფუძისეული სოლისებრი ძვალი (*basisphenoidium*), რომელიც უშუალოდ კეფის ფუძისეული ძვლის წინაა. მის ორივე მხარეზე თითო გვერდითი სოლისებრი ძვალია (*laterosphenoidium*). ფუძისეული სოლისებრი ძვლის წინ ვითარდება მეორე კენტი ძვალი — წინა სოლისებრი (*praesphenoidium*), რომლის ორივე მხარით ლუწი თვალბუდის სოლისებრი ძვალი (*orbitosphenoidium*) ჩნდება. ეს ძვალი ჩვეულებრივ მონაწილეობს თვალბუდეთშორისი ძვიდის შექმნაში (ტროპიბაზალურ ქალაში). რეცენტულ (თანამედროვე) ამფიბიებში ეს მიდამო თითქმის მთლად ხრტილოვანია და აქ მარტო თვალბუდის სოლისებრი ძვლებია განვითარებული, რომლებიც ერთ რგოლისებრ ძვლადაა შეზრდილი და საყნოსავ სოლისებრ ძვლად (*sphenethmoidium*) იწოდება.

ყურის კაფსულის გაძვლება იძლევა ყურის ძვლებს (*ossa otica*). თითოეულ კაფსულში სამი ტიპობრივი ძვალია: ყურის წინა ძვალი (*prooticum*), ყურის უკანა ძვალი (*opisthoticum*) და ყურის ზედა ძვალი (*epioticum*). გარდა ამისა, სრულძვლოვან თევზებს (*Teleostei*) უვითარდებათ ყურის სოლისებრი ძვალი (*sphenoticum*) და ყურის ფრთისებრი ძვალი (*pteroticum*). ყურის ძვალთაგან თანამედროვე ამფიბიებს მარტო ყურის წინა ძვალი აქვთ. თავისებურია ძუძუმწოვრების ძვლოვანი ყურის კაფსულის შედგენილობა. აქ ორი ძვალია: კლდოვანი (*petrosum*) და დვრილისებრი (*mastoidium*). პირველი მათგანი სხვა ცხოველების ყურის წინა ძვლის ჰომოლოგიურად ითვლება (ან ყურის წინა და ზედა ძვლის შერწყმის პროდუქტად), მეორე კი ყურის უკანა ძვლის ჰომოლოგი უნდა იყოს. გარდა ამისა, ძუძუმწოვრებს აქ ახალი დაფის ძვალი (*tympanicum*) აქვთ, რომელიც ხრტილოვანი ყურის კაფსულიდან აწვდითარდება და რომლის გენეზისი ჰევმთ იქნება განხილული. როგორც ხრტილოვან კაფსულაში, ისე ძვლოვანში ხმელეთის ხერხემლიანებს აკით გადაკრული ხერხელები ურჩებათ (ე. წ. სარკმლები), რომლებიც შუა ყურიდან შეიგნითა ყურში ზგერთი ტალღების გატარებას ემსახურება. ამფიბიებს ერთი ასეთი ხერხელი აქვთ, რომელსაც ოვალური სარკმელი (*fenestra ovalis*) ჰქვია, რეპტილიებს კი უკვე მეორე ხერხელიც —

წრგვალ სარკმელი (fenestra rotunda) უჩნდებათ, რაც მნიშვნელოვნად ასრულყოფილებს ბგერის გატარებას.

ყნოსვითი ქაფსულის გაძვლებით ყნოსვითი ძვლები (ossa ethmoidea) ვითარდებიან, მაგრამ ხერხემლიანთა მრავალ ჯგუფებს იგი გაუძვალელები უჩრებათ (მთელძვლოვანი, ფუნჯფარფლიანი და ორსუნთქვიანი თევზები, ამფიბიები, რეპტილიები). სრულძვლოვან თევზებს აქ ერთი კენტი ძვალი აქვთ, რომელსაც შუა ყნოსვითი ძვალი ჰქვია (mesethmoideum) და ერთი ცლუწი, რომელსაც გვერდითი ან გარეთა ყნოსვითი ძვალი (ectothmoideum) ეწოდება. ძუძუმწოვრებს მხოლოდ ერთი ყნოსვითი ძვალი აქვთ (ethmoideum), რომელიც შედგება ვერტიკალური ფირფიტისა და პერიპონტალური ან დაცხრილული ფირფიტისგან (lamina perpendicularis და l. cribrosa). პირველი მათგანი ქმნის ცხვირის ძვიდეს, მეორე მათგანის ხერხელებში კი საყნოსავი ნერვის ტოტები გაივლიან. ყნოსვითი ძვალი ორივე მხრით თხელ, ძვლოვან, უაღრესად რთულად აგებულ ნივთიერებას ქმნის (ethmoturbinale). ეს უკანასკნელი ორ დანარჩენ ნივთიერებასთან ერთად (nasoturbinale, maxilloturbinale), რომლებიც უკვე ცხვირის ძვალთან და ზედაყბის ძვალთან არიან დაკავშირებული (იხ. ქვემოთ), ცხვირის სიღრუის ზედაპირს ძლიერ ზრდიან (საყნოსავი ეპითელიით მხოლოდ პირველი ნივთიერება დაფარული).

ყველა ძვალი, რომლებიც აქამდე იყო განხილული, ხრტილისეულია (შემნაცვლებელი). მათ გარდა, ხერხემლიანების ქალაში მრავალრიცხოვანი ქანისეული (შემბრანული) ძვლები ვითარდება, რომლებიც ნევროკრანის სახურავს და გვერდით კედლებს ქმნიან. მესბრანული ძვლების რიცხვი ნევროკრანისეულში და მათი დაკავშირების ხარისხი ქონდრალურ ძვლებთან ევოლუციის სხვადასხვა ეტაპში ძლიერ განსხვავებულია, რაც ქვემოთ სპეციალურად იქნება განხილული. აქ კი მხოლოდ აღვნიშნავთ, რომ ისინი სხვადასხვა ჯგუფებში, ხრტილისეულ ძვლებთან შედარებით, ბევრად უფრო ნაკლებ კონსტანტურობას იჩენენ. ყველაზე უფრო კონსტანტურნი არიან სახურავის შემქმნელი ცხვირის ძვლები (nasale), შუბლის ძვლები (frontale) და ფხემის ძვლები (parietale), რომლებიც მეტნაკლები ცვლილებებით ყველა ძვლოვან ხერხემლიანებს გააჩნიათ. გარდა ამისა, ხშირად ვხვდებით შუბლისწინა ძვლებს (praefrontale), შუბლისუკანა ძვალს, (postfrontale), თხემის შორისულ ძვალს (interparietale) და სხვა. თვალბუდის ირგვლივ, უხშირეს შემთხვევებში, მრავალი პატარა ძვლებია (orbitalia), რომელთა შორის თითქმის ყველგან უფრო მოზრდილი საცრემლე ძვალია ხოლმე (lacrimale). თითქმის

ყველა ხერხემლიანს თვალის უკან (ყურის მიდამოში) აქვს ქიცვი-სებრი ძვალი (squamosum), ხოლო ქვემოთ ყვრიმალის ძვალი (jngale) და ხშირად, ყვრიმალკვადრატული ძვალი (quadratojugal). გარდა ამისა, პრიმიტიულ თევზებს (მთელძვლოვანები და სხვა), სტეგოცეფალებს, კოტილოზავრებს ჰქონდათ ქალას სახურავის უკანა კიდეზე ან გვერდით ზედაპირზე მრავალრიცხოვანი მემბრანული ძვლები. ასეთია პრიმიტიული თევზების თხემის უკანა ძვლები (postparietalia s. tabularia), საფეთქლის ზედა ძვლები (supratemporalia) და მისთანანი. ფრიად საყურადღებოა ის გარემოებაც, რომ თავის მდიდარი ძვლოვანი ჯაგმანი, მემბრანული ძვლებისგან აგებული, ახასიათებს ხრტილძვლოვან თევზებს (Chondrostei), რომლებსაც, როგორც ვიცით, არც ნეიროკრანიუმში და არც ჩონჩხის სხვა რომელიმე ნაწილში ქონდრალური ძვლები არა აქვთ. ეს ფაქტი ერთი უმნიშვნელოვანესი არგუმენტია იმ დებულების სასარგებლოდ, რომ მემბრანული ძვლები ბევრად უფრო ადრე გაჩნდნენ ევოლუციის პროცესში, ვიდრე ქონდრალური ძვლები. მემბრანული ძვლები ვითარდებიან ნეიროკრანიუმის ვენტრალურ ზედაპირზე; კერძოდ, თევზებს აქა აქვთ დიდი თხელი ძვალი, რომელიც თითქმის მთელ ფუძეს გასდევს. მას თანასოლისებრი ძვალი (parasphenoideum) ეწოდება. ეს ძვალი გააჩნიათ ამფიბიებსაც, რომელთა ქალაში იგი დიდ ჯვრისებრ ფირფიტას წარმოადგენს. რეპტილიების და ფრინველების ქალაში პარასფენოიდი უკვე რედუცირებულია პატარა ძვლამდე, რომელიც მიზრდილია წინიდან ფუძისეულ სოლისებრ ძვალზე და მის ნისკარტს (rostrum) კმნის. ძუძუმწოვრებს იგი უკვალოდ გამქრალი აქვთ. ზეორე ძვალია სახნისი (vomere), რომელიც ყველა ხერხემლიანს გააჩნია და პირველადი მაგარი სასის შექმნაში მონაწილეობს.

ამრიგად, ქალას შემადგენლობაში მყოფი მემბრანული ძვლები პრიმორდიალური ხრტილოვანი ქალასაგან დამოუკიდებლადაა წარმოშობილი. როგორც ვიცით, მემბრანული ძვლები საერთოდ კანისეული წარმოშობისაა. ეს აშკარად ეტყობა უმდაბლესი ძვლოვანი თევზების ქალას მემბრანულ ძვლებსაც, რომელთაც გარეთა ზედაპირზე კანისეული ძვლების სახასიათო ორნამენტი გააჩნიათ. ამასთან, ისინი ფრიად ზერეღედ არიან განლაგებული, ქონდრალურ ქალასთან თითქმის არც არიან დაკავშირებული და მხოლოდ მის ძვლოვან ფუტლარს კმნიან (მაგალითად, ზუთხისებრი თევზები). მაგრამ შემდეგ, ევოლუციის პროცესში, ხდება მემბრანული ძვლების სულ უფრო მეტი ემანსიპაცია კანისგან, ჩაშვება უფრო ღრმა ფენებში და დაკავშირება ხრტილის შენაცვლებით წარმოქმნილ ძვლებთან. ამასთან, თანდათან ქრება კანი-

ზეული ძვლების დამახასიათებელი ზედაპირული სკულპტურა. საბოლოოდ მემბრანულ და ქონდრალურ ძვლებს შორის კავშირი იმდენად მკიდრო ხდება, რომ ემბრიონალური განვითარების შეუსწავლელად მათი ერთიმეორისაგან გარჩევა შეუძლებელი ხდება და ხშირად ორივე ტიპის ძვლები ერთად ქმნიან ხოლმე ერთულ ძვლოვან კომპლექსებს. დასაშვებად მიაჩნიათ, აგრეთვე, მემბრანული ძვლების ქცევა ქონდრალურ ძვლებად (ასეთ ძვლებად ზოგი ავტორი თელის სრულძვლოვანი თევზების pteroticum-ს, sphenoticum-ს, mesethmoidium-სა და ectoethmoidium-ს, აგრეთვე vomer-ს).

ძვლოვანი ქიცვების გარდაქმნის გზით ჩამოყალიბებული მემბრანული ძვლები თავისი ევოლუციის ადრეულ ეტაპებში ხასიათდებიან უაღრესად დიდი მრავალრიცხოვნებით, ამავე დროს, ნაკლებად ფიქსირებული ადგილით და ცალკეული ძვლების ერთობ მცირე ზომით: გავისენოთ ხრტილძვლოვანი და მთელძვლოვანი თევზების (Chondrostei, Holostei) ქალას სახურავის აურაცხელი ორბიტალური, ტაბულარული ძვლები, აგრეთვე ის ძვლები, რომლებიც შუბლის და თხემის ძვლების ირგვლივაა.

მაგრამ უკვე თევზებში თავს იჩენს ძვლების რიცხვის შემცირების აშკარა ტენდენცია. ამასთან, თვალსაჩინოდ დიდდება ცალკეული ძვლების ზომა და მათი ადგილის მყარი ფიქსაცია ხდება (შეადარეთ პრიმიტიულ ძვლოვან თევზებს სრულძვლოვანი თევზები!). ეს ტენდენცია განსაკუთრებით ძლიერდება ხმელეთის ხერხემლიანებში და კულმინირებს ძუძუმწოვრებში. მისი მიზეზი სრულიად აშკარაა: ძვლების რიცხვის შემცირება, სატვინე კოლოფის შექმნა ფართო, ფიქსირებული ადგილის მქონე ძვლებით განაპირობებს მის გაცილებით უფრო მეტ სიმკვდრეს. გარდა ამისა, ხმელეთის პირობებში ძვლების რიცხვის შემცირების ტენდენცია მნიშვნელოვან როლს ასრულებს ქალას გამსუბუქებაში.

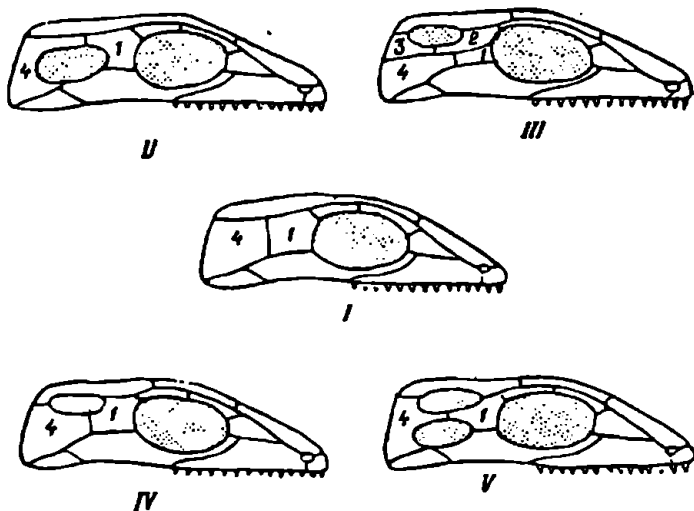
ქალას გამსუბუქების ტენდენცია ერთი უმნიშვნელოვანესი თავისებურებათაგანია ხმელეთის ხერხემლიანთა ევოლუციის პროცესში. ცხადია, საერთოდ ჩონჩხის და განსაკუთრებით, თავის ჩონჩხის სიმძიმე ქრონობიონტურ პირობებში, სადაც გარემოს ხვედრითი წონა გაცილებით უფრო ნაკლებია, ვიდრე წყალში, ცხოველისათვის უაღრესად დიდ შემაფერხებელ ფაქტორად იქცა. პირველ ხმელეთის ხერხემლიანებს — სტეგოცეფალებს — თავიანთი წინაპრების, ფუნჯფარფლიანი თევზების მსგავსად, თავი აღჭურვილი ქონდათ სრული, მასიური, მრავალძვლოვანი ჯავშნით. მათი ქალა სტეგალური იყო, მაგრამ შემდეგ იწყება ქალას ინტენსიური გამსუბუქება. ხმელეთზე გამოსვლასთან დაკავ-

შირებით გამსუბუქება უკვე იმითაც გამოიხატება, რომ რეპტი-
ლიებიდან პრიმორდალური ქალას მაქსიმალური გაძვალემა ხდება.
ამასთანავე, ქალას მემბრანული ძვლები სულ უფრო თხელდებიან.
მაგრამ ქალას გამსუბუქების ტენდენცია უმთავრესად ძვლების
რიცხვის შემცირების და ქალას ძვალოვანი ჯავშნის მთელი უბნე-
ბის რედუქციის გზით წარიმართა.

ნევროკრანიუმის კანისეული (მემბრანული) ძვლების მნიშვნე-
ლოვანი რედუქცია განხორციელდა ქვეწარმავლებში. კერძოდ,
მათი ნევროკრანიუმის საფეთქლის მიდამოში. ყველაზე პრიმიტი-
ული რეპტილიების, კოტილოზაფრების ქალა სრული ძვლოვანი
ჯავშნით იყო გარემოსული და, ამრიგად, ამ მხრივ პირველად
ანფიბიების, სტეგოცეთალების ქალასგან არაფრით განსხვავდ-
ბოდა. ამ ტიპის ქალას სტეგალურ ანუ ანათსიდურ ქალას
უწოდებენ. კოტილოზაფრების გარდა ანათსიდური ჯგუფის რეპ-
ტილიებს კუებს აკუთენებენ, მაგრამ მათი ქალა ერთობ სახე-
ცვლილია: უკანა ნაწილში აქ მფარავი ძვლებისგან შექმნილი
სახურავი ძლიერაა რედუქცირებული. დანარჩენი ქვეწარმავლების
საფეთქლის მიდამოში მფარავი ძვლების ნაწილობრივი რედუქცია
მოხდა, რის შედეგადაც იქ წარმოიქმნა მეტნაკლებად დიდი
ხერელები, რომელთაც საფეთქლის ღრმულებს უწოდებენ. ამ
ღრმულების წარმოქმნის გამო სტეგალური ქალას სრული ჯავშ-
ანი დაიყოფიერდა უბნებად, რომლებიც საფეთქლის ღრმულებს
შემოსაზღვრავენ და საფეთქლის რკალებად იწოდებიან. ამნარის
ღრმულების და რკალებისგან შექმნილ ქალას ზიგალურ ქა-
ლას უწოდებენ. საფეთქლის ღრმულების წარმოქმნა, უპირველ-
ესად, ყბის აპარატის გასრულყოფილებასა და მისი მოქმედების
ინტენსიფიკაციასთანაა დაკავშირებული. საფეთქლის კუნთები,
რომლებიც პირს ხურავენ, ძვლოვან ხუფს შიგნიდან ემაგრებიან.
ამ კუნთების პროგრესული გაძლიერებისას საჭიროა ძვლოვან
კედელში ხერელების არსებობა, იმისათვის, რომ შეკუმშვისას
გაფართოებულ (გამსხვილებულ) კუნთს გარეთ გამოწევა შეეძლოს.
მაგრამ საფეთქლის ღრმულების წარმოქმნას დიდი მნიშვნელობა
აქვს ქალას გამსუბუქების თვალსაზრისითაც: ცხადია, სრული
ჯავშნით გარემოსული, მძიმე სტეგალური ქალა ერთობ აფერხებ-
და სხეულს და, კერძოდ, თავის მოძრაობას, რაც ხელს უშლიდა
ცხოველის ორიენტაციას გარემოში. ამრიგად, სტეგალური (ანა-
ფსიდური) ქალას შეცვლა ზიგალურით მნიშვნელოვანი პროგრე-
სული მოვლენა იყო ხერხემლიანების ევოლუციაში.

ზიგალური ქალას ჩამოყალიბება რამდენიმე, ერთმანეთისგან
დამოუკიდებელი გზით ხდებოდა. ზოგ ქვეწარმავლებს განუვითარ-

დათ ერთი საფეთქლის ღრმული, რომელიც ძალიან მაღლა მდებარეობს და ქვემოდან შემოსაზღვრულია შუბლისუკანა და საფეთქლისზედა ძვლით (postfrontale, supratemporale). ასეთ ქალას პარაფსიდულს უწოდებენ. პარაფსიდულ ჯგუფს ეკუთვნოდნენ იქთიოზავრები და, როგორც ფიქრობენ, მეზოზავრები. რეპტილიების მეორე ჯგუფში საფეთქლის ღრმული განვითარდა უფრო დაბლა და იგი ქვემოდან შემოსაზღვრულია თვალბუდისუკანა და ქიცვისებრი ძვლით (postorbitale, squamosum). ასეთი ტიპის ქალას ევრიაფსიდული ეწოდა. ევრიაფსიდულ



სურ. 48. ოსტეოქრანიუმის გვერდითი კედლის აგებულება.

I. ანაფსიდური ქალა, II. სინაფსიდური ქალა, III. პარაფსიდული ქალა, IV. ევრიაფსიდული ქალა, V. დიაფსიდური ქალა;

1. თვალბუდისუკანა ძვალი, 2. შუბლისუკანა ძვალი, 3. საფეთქლისზედა ძვალი, 4. ქიცვისებრი ძვალი.

ჯგუფს პროტოროზავრები და ზავროპტერიგები შეადგენენ. პარაფსიდული და ევრიაფსიდული ქალას ერთადერთი ღრმული საფეთქლის ზედა ღრმულად იწოდება. მესამე ჯგუფს განუვითარდა საფეთქლის ქვედა ღრმული, ქალას გვერდით ზედაპირზე მდებარე. მის ქვედა კიდეს შეადგენენ ყვრიმალის, ყვრიმალკვადრატული და ქიცვისებრი ძვალი (jugal, quadratojugal, squamosum). ასეთ ქალას სინაფსიდური ეწოდება. სინაფსიდური ჯგუფი მოიცავს იქტილოზავრებს, პელიკოზავრებს და თერაფსი-

დებს. ამ უქანასკნელთაგან ამნაირივე ქალა იმემკვიდრეს მათმა შთამომავლებმა — ძუძუმწოვრებმაც, რომელთაც (კვადრატოიუგალეს რედუქციით) ჩამოუყალიბდა ყვრიმალისა და ქიცვისებრი ძვლისგან შედგენილი საფეთქლის ან ყვრიმალის რკალი. ამრიგად, ზიგალური ქალას ყველა განხილულ ტიპში (პარაფსიდულში, ევრიაფსიდულში და სინაფსიდურში) ერთადერთი საფეთქლის ღრმულია (ზედა, ან ქვედა) და ერთადერთი (თუმცა განსხვავებული შედგენილობის) საფეთქლის რკალი. ამიტომაც ყველა ამ ტიპების ქალებს ერთრკალიანი ანუ მონოზიგალური შეიძლება ეწოდოს. მრავალ ქვეწარმავალს განუვითარდა ორივე საფეთქლის ღრმული: ზედაც და ქვედაც. ამის შედეგად იქმნება ორი საფეთქლის რკალი: ზედა რკალი (ზედა და ქვედა ღრმულს შორის), შემდგარი თვალბუდისუქანა და ქიცვისებრი ძვლისგან (postorbitalis -- squamosum) და ქვედა რკალი, შექმნილი ყვრიმალისა და ყვრიმალკვადრატული ძვლით (jugale — quadratojugale), რომელთაც ქვედა ღრმული ქვემო მხრითაა შემოსაზღვრული. ასეთ დიზიგალურ (ორრკალიან) ქალას დიაფსიდური ეწოდება. დიაფსიდურ ჯგუფს შეადგენენ ეოსუქიები, პროზაერები (პატერია), ქერკლიანები, პტეროზაერები, ნიანგები, თეკოდონტები, დინოზაერები (ზაერისქიები და ორნითისქიები). ამ ჯგუფში ქალა საკმაოდ ვარიაციულია. მაგალითად, დინოზაერებს აღნიშნული ორი ღრმულის გარდა მესამე ღრმული გააჩნიათ, რომელიც თვალის წინ იმყოფება (პრეორბიტალური ღრმული). ქერკლიანებს (სკვამატებს) რედუქციებული აქვთ ქვედა რკალის ძვლები, აგრეთვე ის ძვლებიც, რომლებიც ქვედა ღრმულს უქანიდან საზღვრავენ, რის გამოც მათ მალოდ ზედა ღრმული და ზედა რკალი შერჩენიათ და თვალბუდის უქან მყოფი მიდამო სრულიად მოკლებული აქვთ ძელოვან ჯავშანს. ზოგი მკვლევარი ევრიაფსიდულ ქალასაც დიაფსიდური ქალას ქვედა რკალის რედუქციის პროდუქტად თვლის. დიაფსიდურ ქალაში ზედა რკალის რედუქციის და, ამრიგად, ზედა და ქვედა ღრმულის შეერთებით წარმოიშვა დიაფსიდური რექტილიების ერთ-ერთი ჯგუფი (თეკოდონტების) შთამომავლების — ფრინველების მონოზიგალური ქალა, რომელშიც მარტო ქვედა რკალი (jugale — quadratojugale) არის შენარჩუნებული. ამრიგად, ქვეწარმავლებში მოხდა ქალას ძლიერი გამსუბუქება, რასაც, როგორც ითქვა, დიდი მნიშვნელობა ჰქონდა.

მაგრამ, მეორე მხრით, ძელოვანი ხუფის რედუქცია კმნიდა საშიშროებას, რომ ქალა საიმედოდ ვეღარ დაიცავდა ტვინს და ვერ შექმნიდა საკმარის საყრდენს ყბებისათვის. ამ საშიშროების

მომწელებელი ტრაქტის წინა ნაწილის, კერძოდ, პირის სიღრუის და ხახის ირგვლივ, სხეულის კედელში. აქ, როგორც ცნობილია, ყველა ხერხემლიანს უვითარდება ე. წ. ვისცერალური ნაპრალები, რომლებიც ჩნდებიან ხახის ენტოდერმული გამობერილობებისა და კანის შესაბამისი ექტოდერმული ჩაზნექილობების შრითერთისადმი შესახვედრად ზრდის გამო. ამ ენტოდერმული და ექტოდერმული ჯიბეების შეხვედრისას იქმნება ორშრიანი ძგიდე, ჩამკეტი ფირფიტა, რომლის რესორბციის შედეგად სალაყურე ნაპრალები ჩნდებიან. ენტოდერმული და ექტოდერმული ჯიბეების, ერთმანეთისკენ ზრდისას, შუაში მყოფი მეზოდერმა (სპლანქნოტომის წინა უბანი) ნაწილდება სეგმენტებად, რომლებიც განცალკევებულნი არიან ვისცერალური ნაპრალებით და თითოეული ასეთი სეგმენტი სალაყურე ნაპრალებს შორის მყოფ ვისცერალურ რკალებში აღმოჩნდება. ამრიგად, თავის განყოფილებაში მყოფი სპლანქნოტომის ნაწილი, მისი ტანის ნაწილისგან განსხვავებით, მეტამერიულობას იჩენს. მაგრამ ეს მეტამერია, რომელსაც ბრანქიომერია ეწოდება, არ შეესაბამება მიომერიას (მეზოდერმის დორსალური ნაწილის სომიტებად დაყოფას): ვისცერალური ნაპრალები და რკალები სომიტების სახვებით შესაბამისნი განვითარების ადრეულ სტადიებშიც კი არ არიან. ბრანქიომერია მეორეული მოვლენაა, გამოწვეული სასუნთქავი აპარატის, ლაყურების განვითარებით. ყველაფერი ეს საყოველთაოა ხერხემლიანებისთვის (თუმცა ხმელეთის ხერხემლიანებს ლაყურები არ უვითარდებათ და ვისცერალური ნაპრალებიც მათ ნაკლები რიცხვით უჩნდებათ, ვისცერალური რკალები, მათ შორის მყოფი ჩამკეტი ფირფიტებითურთ, განვითარების ადრეულ საფეხურზე მათაც განვითარებული აქვთ). პირველი ვისცერალური რკალი, რომელიც პირის კიდეებს ქმნის და პირველი ვისცერალური ნაპრალის წინ იმყოფება, იწოდება მანდიბულარულ ანუ ყბის რკალად (*arcus mandibularis*); მეორე, პირველ და მეორე ვისცერალურ ნაპრალს შორის მყოფი ჰიოიდურ ან ენისკვეშა რკალად (*arcus hyoideus*); მომდევნო რკალები კი — ბრანქიალურ ან სალაყურე რკალებად (*arcus branchiales*). ყოველი ამ რკალთაგანის შიგნითა ზედაპირს ქმნის ენტოდერმა, გარეთას — ექტოდერმა, შიგნით კი სპლანქნოტომისმიერი მეზოდერმაა, რომლიდანაც შემდეგ ვისცერალური ჩონჩხის ვისცერალური მუსკულატურა ვითარდება.

ყველა ამ ვისცერალურ რკალში (ძგიდეში) დორსალური მხრიდან მიგრირებს სკელეტოგენური მეზენქიმა, რომლიდანაც ვისცერალური ჩონჩხი ვითარდება. დღეს დადასტურებულია, რომ ეს

მეზენქიმა გენეზისურად არაა დაკავშირებული იმ მეზენქიმასთან, რომლიდანაც ვითარდება ხერხემალი და საღერძე ჩონჩხის სხვა ნაწილები და რომელიც სკლეროტომებიდან იქმნება. ვისცერალური ჩონჩხის მეზენქიმა ვითარდება ნერვული განვლიონური ფირფიტის მასალიდან, რომელიც ექტოდერმიდან დიფერენცირდება, რის გამოც ამ მეზენქიმას ექტომეზენქიმას უწოდებენ (განსახსნავებლად სკლეროტომულ მეზენქიმას ენტომეზენქიმას უწოდებენ, რადგანაც იგი სომიტებიდან, ე. ი. ენტოდერმული წარმოშობის მეზოდერმის ნაწილიდან წარმოიქმნება). ექტომეზენქიმა მთელ რიგ ხერხემლიანებში ენტომეზენქიმისგან უჯრედების თავისებურებებითაც განსხვავდება: მისი უჯრედები უფრო დიდი ზომისაა და ყვითრის მარცვლებით უფრო ღარიბი, ვიდრე ენტომეზენქიმის უჯრედები. ვისცერალური ჩონჩხის მეზენქიმის ექსტოდერმული წარმოშობა დადასტურებულია სტოუნისა და რავენის ცნობილი ცდებითაც. როდესაც ამფიბიების ადრეულ ემბრიონებს ამოკვეთეს ცალი მხრის ნერვული ლიფავის წინა ნაწილი, ამ ემბრიონებიდან განვითარებულ ლარვებს ოპერირებულ მხარეზე ვისცერალური ჩონჩხი (და ტრაბეკულები) არ აღმოაჩნდა. მაშინ, როცა მისი მეორე ნახევარი განვითარებული იყო. სალაყუჩე რკალებში მყოფი ექტომეზენქიმა ქმნის ლოკალურ შემქმნელობულ გროვებს, რომლებიც ვისცერალური ჩონჩხის რკალების ელემენტების მეზენქიმურ ნერვებს წარმოადგენენ. ეს მეზენქიმური ნერვები შეიძლება განიცდიან ქონდრიფიკაციას და ბოლოს, თითოეულ სალაყუჩე ძვიდეში განლაგებულ ვისცერალური ჩონჩხის რკალების ხრტილოვან ელემენტებს ქმნიან. ჩონჩხის რკალების ელემენტების ჩანერგვა და გაბრტილება ყოველთვის დორსოვენტრალური მიმართულებით ხდება. ამავე დროს, წინა რკალებში ჩონჩხი უფრო ადრე ჩნდება. ვიდრე უკანა რკალებში, ე. ი. მისი განვითარება როსტროკაუდალური მიმართულებით მიმდინარეობს. ამრიგად, ყოველ სალაყუჩე ძვიდეში წარმოიქმნება ჩონჩხის შესაბამისი რკალი, რომელიც ცალკეული ელემენტებისაგანაა შემდგარი. ამ ელემენტების რიცხვით პირველი და მეორე (ე. ი. საყბე და ენისქვეშა) რკალი, როგორც დავინახავთ, დანარჩენი რკალისგან განსხვავდება. თვალსაჩინო განსხვავებები ვისცერალური რკალების აღნაგობაში გვხვდება, აგრეთვე, წყლის ხერხემლიანებში, ერთი მხრით, და ხმელეთის ხერხემლიანებში — მეორე მხრით.

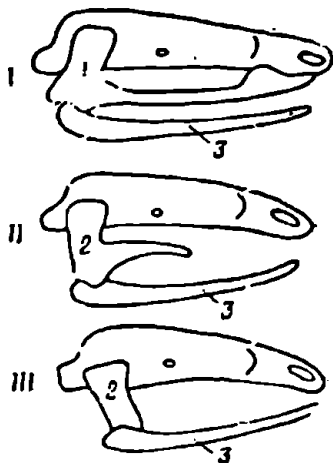
ვიდრე ცალკეული ვისცერალური რკალის ჩონჩხის განვითარებასა და აგებულებას განვიხილავდეთ, უნდა აღვნიშნოთ, რომ ზოგჯერ (განსაკუთრებით ხშირად სელაქიებში), პირის კუთხეებში,

კანონიან ნაომებში საყბე რკალის წინა ც ვითარდებიან ჩონჩხის ელემენტები. ასეთი ელემენტები, რომელთაც ბა- გის ხ რ ტ ი ლ ე ბ ს უწოდებენ (labialia), ზედა ტუჩში ერთი ან ორი წყვილია (თვითეულ მხარეზე), ქვედა ტუჩში კი — ერთი წყვილი. უკანა ზედა ლაბიალური ხრტილი ზოგჯერ თავისი უკანა ბოლოთი უკავშირდება ქვედა ლაბიალური ხრტილის უკანა ბო- ლოს და ორივე ერთად ქმნის რუდიმენტულ ხრტილოვან რკალს, გაყოფილს დორსალურ და ვენტრალურ განყოფილებად (ისევე როგორც ყბის რკალი). ეკვი არაა, რომ ეს ლაბიალური ხრტი- ლები პრემანდიბულარული ვისცერალური რკალის რუდიმენტია. წინა ზედა ლაბიალური ხრტილი კი, როგორც ჩანს, კიდევ უფრო წინა („პრეპრემანდიბულარული“) ვისცერალური რკალის ნაშთია, რომელშიც რედუქციის პროცესი კიდევ უფრო შორს წასულა და რომლის ვენტრალური ელემენტი სულაც გამქრალა. არსე- ბობს ფრიალ საფუძვლიანი და სარწმუნო მოსაზრება, რომ მრგვალპირიანების და, საერთოდ, ყველა უყბო ბერხემლიანთა პირის აპარატის ჩონჩხი, წარმოდგენილი მრავალრიცხოვანი ხრტი- ლებით და, აგრეთვე, ნევროკრანიუმზე მიზრდილი მრავალი ხრტილი, ყბის წინა (პრემანდიბულარული) რამდენიმე რკალის ჩონჩხის გარდაქმნილი ელემენტია.

საყბე რკალში ინერგება მხოლოდ ჩონჩხის ორი დიდი ელე- მენტი. დორსალური ელემენტი, რომელიც ნეიროკრანიუმს უკავ- შირდება, სასაკვადრატულ ხრტილად (palatoquadratum) ვითარდება. ვენტრალური ელემენტი კი ქვედა ყბის ანუ მეკე- ლისეული ხრტილია (cartilago Meckeli). ეს ელემენტები სელაქიებში ყბების მოვალეობას ასრულებენ. ხმელეთის ბერხემ- ლიანებში სასაკვადრატული ხრტილი შერწყმულია ნევროკრანიუმ- თან და მნიშვნელოვნად დაკნინებულია. ძვლოვანი ჩონჩხის მქონე ბერხემლიანებს უძვალდება სასაკვადრატული ხრტილის დისტალური ბოლო და მეკელის ხრტილის პროქსიმალური ბოლო, ე. ი. ის ნაწილები, რომლებიც ერთმანეთს ემსახურება. პირველი ძვალი კვადრატულ ძვლად (quadratum) იწოდება, მეორე კი სასა- ხსრე ძვლად (articulare). ძუძუმწოვრების გარდა, ხმელეთის ბერხემლიანების ქალაში კვადრატული ძვალი ნევროკრანიუმთან ყბების დამაკავშირებელი ელემენტია. ძუძუმწოვრების ქალაში კი იგი გადაქცეულა შუა ყურის სასმენ ძვლად — გრდემლად (incus). სასახსრე ძვალი კი მათ ჩაქუჩად (malleus) ქცევიათ.

ამ ხრტილისეული ძვლების გარდა პალატოკვადრატუმის ზედა- პირზე ვითარდებიან კანისეული ძვლები: სასის ძვალი (palatinum), ფრთისებრი ძვალი (pterygoideum), რომელიც

ბევრ ძუძუმწოვარს ფუძის სოლისებრ ძვალზე აქვს მიზრდილი ფრთისებრი მორჩების სახით, ძვლოვან თევზებს სამი ფრთისებრი ძვალი აქვთ: შიგნითა, გარეთა და უკანა (entopterygoideum, ectopterygoideum, metapterygoideum). რეპტილიებს (კუებს გარდა) ამ მიდამოში კიდევ გააჩნიათ განივი ძვალი (transversum) და ზედა ფრთისებრი ძვალი (epipterygoideum). ეს ნემბრანული ძვლები თევზებში უკვე არ ასრულებენ ზედაყბის ფუნქციას და პირველადს მაგარ სასას ქმნიან. ზედაყბის ფუნქციას კი ასრულებს ორი ნემბრანული ძვალი: ყბათაშორისი (intermaxillare) და ზედაყბისა (maxillare), რომლებიც გამჭრალი პრემანდებულარული რკალების შესაბამის საფარ ძვლებად მიაჩნიათ. ქვედაყბის ხრტილზე ვითარდებიან ნემბრანული ძვლები: საკბილე (dentale), აპკოვანი (spleniale), კუთხისა (angulare), ხოლო ქვეწარმავლებში, აგრეთვე, საგვირგვინე (coronare), კუთხისზედა (supraangulare) და კანკუთხისა (goniale). ძუძუმწოვრებს მთელი ქვედაყბა მარტო საკბილე ძვლითა აქვთ წარმოდგენილი. გავრცელებული შეხედულების თანახმად, მათ კუთხის ძვალი გადაქცეული აქვთ დაფის ძვლად.



სურ. 49. ყბის რკალის გარდაქმნა ამფიბიებში
 I. კუდიანი ამფიბია, II და III. უკუდო ამფიბია.
 1. პალატოკვადრატუმი, 2. კვადრატუმი, 3. ქვედა ყბა.

ენისქვეშა (ჰიოიდური) რკალის დორსალური განყოფილება იძლევა ერთ ხრტილს, რომელსაც ენაყბის ხრტილი ჰქვია (hyomandibulare). ძვლოვან თევზებს იგი გაძვალბული აქვთ. თანაც, მას გამოეყოფა პატარა შემაერთებელი ძვალი (symplecticum). ჰიომანდიბულრე თევზების უმრავლესობის საყბე აპარატისა და ნევროკრანიუმის მთავარი დამაკავშირებელი ელემენტია. ხმელეთის ხერხემლიანებში კი მას ეს ფუნქცია დაუკარგავს, ძლიერ დაკნინებულა და პირველ სასმენ ძვლად — ყურის ჩხირად ან უზანგად ქცეულა (coinnella auris, stapes). ვენტრალურ განყოფილებაში ვითარდება აგრეთვე ერთი ენისქვეშა ხრტილი (hyoideum), შერთებული მოპირისპირე მხარის

ასეთსავე ელემენტთან კენტი ელემენტით (basihyale). ჰიოიდი ძვლოვან თევზებში რამდენიმე დამოუკიდებელ ელემენტად ძვალდება, ხოლო ხმელეთის ცხოველებში ენისქვეშა აპარატის მთავარ მასას ქმნის.

სალაყუჩე რკალები ერთნაირადაა აგებული და შეიცავს ოთხ-ოთხ ხრტილს, რომლებიც ძვლოვან თევზებს უძვალდებათ. ზემოდან ქვემოთ ერთმანეთს მისდევენ ხახისეული სალაცუჩე ელემენტი (pharyngobranchiale), ზედა სალაცუჩე ელემენტი (epibranchiale) რკისებრი სალაცუჩე ელემენტი (ceratobranchiale) და ქვედა სალაცუჩე ელემენტი (hypobranchiale). პირველი ორი შეადგენს რკალის დორსალურ განყოფილებას, ბოლო ორი კი — ვენტრალურს. მარჯვენა და მარცხენა რკალს ერთმანეთს უკავშირებს კენტი ფუძისეული ელემენტი (basibranchiale). ხმელეთის ხერხემლიანებს მთელი ეს რთული ჩონჩხი სრულიად რედუცირებული აქვთ და მისი მასალა მხოლოდ ნაწილობრივ მონაწილეობს ენის ქვეშა აპარატის, ხორხისა და ტრაქეის ხრტილების შექმნაში.

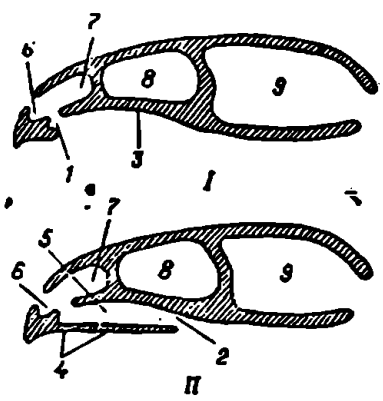
ჰიოიდურ და ბრანქიალურ რკალებში შემბრანული ძვლები არასოდეს არ ვითარდებიან, მხოლოდ ძვლოვან თევზებში ჰიოიდურ რკალს უკავშირდება მისგან სრულიად დამოუკიდებელი სალაცუჩე სარქველის ძვლები (opercularia).

როგორც ითქვა, ფრთისებრი ძვლები, სასის ძვლები და სახნისის ძვალი (გარდა ამისა, თევზებსა და ამფიბიებში პარასფენოიდი, რეპტილიებში კი განივი ძვალი) ქმნიან მაგარ სასას. ასეთი შედგენილობის სასას პირველადი მაგარი სასა ეწოდება.

აღნიშნული ძვლების განლაგება და ურთიერთთან დაკავშირება სხეადასხვა ცხოველებში ფრიად განსხვავებულია. მაგალითად, გველებში ეს ძვლები მოძრავადაა დაკავშირებული, რაც სტრეპტოსტილიასთან ერთად (იხილეთ ქვემოთ) ძალიან დიდი ზომის მსხვერპლის ჩანთქმის საშუალებას იძლევა. დიდ ნაირფეროვნებას იჩენს ფრინველების მაგარი სასა, რომლის აღნაგობის მიხედვით ასხვავებენ დრომეოგნათულს, სქიზოგნათურს, დესმოგნათურს და ევიტოგნათურ ჯგუფებს. პირველადი მაგარი სასის მქონე ცხოველებს შიდა ნესტოები ანუ ქოანები პირის ღრუში, სასის სულ წინა ნაწილში აქვთ. ასე აქვთ ეს ამფიბიებსაც, ქვეწარმავლების უმრავლესობას და ფრინველებსაც. მაგრამ უკვე ხელიკების ზედაყბის ძვალს (maxillare) უწდება ჯერ კიდევ ოდნავ გამობატული, შიგნით და უკან მიმართული ჰორიზონტალური მორჩის ნასახი, რომელიც ერთგვარ კარნიზს ქმნის ზედაყბის კიდეებზე. კუეებში ეს

მორჩები კიდევ უფრო მეტადაა განვითარებული და თანაც ისინი უკვე უკავშირდებიან სახნის და სასის ძელებს. მთელი ეს სისტემა უკვე კმნის ჰორიზონტალურ ძვიდეს პირველადი მაგარი სასის პარალელურად. ამრიგად, აქ უკვე შეიძლება ლაპარაკი მეორეული მაგარი სასის შესახებ.

მეორეული მაგარი სასის ფორმირების პროცესი სრულდება ნიანგებსა და თერიოდონტებში, რომელთაგან იგი მემკვიდრეობით მიიღეს ამ უკანასკნელთა შთამომავლებმა—ძძუქწოვრებმა. მეორეული მაგარი სასის ფორმირებისას, ზედაყბის ძელების ზემოაღწერილი სასისეული მორჩები (processus palatini maxillaris) ძლიერ ვითარდებიან.



სურ. 50. პირველადი (I) და მეორეული (II) მაგარი სასა.

1. პირველადი ქოანები, 2. მეორეული ქოანები, 3. პირველადი მაგარი სასა, 4. მეორეული მაგარი სასა, 5. ცხვირხახის არხი, 6. ცხვირის ღრუს სუნთქვითი ნაწილი, 7. ცხვირის ღრუს ყნოსვითი ნაწილი, 8. თვალბუდე, 9. სატვინე ღრუ.

ხედებიან ერთმანეთს შუა ხაზზე უკან და აღწევენ სასის ძელებს, რომელთაც ნაკერით უკავშირდებიან კიდევ. ასეთი ჰორიზონტალური ძვიდის წარმოქმნის გამო პირის ღრუ იყოფა ორსართულად: ქვედა (უდიდესი) სართული პირის ღრუდევ რჩება, ზედა (უმცირესი) სართული კი, როგორც ქვემოთ ვნახავთ, სასუნთქავი ჰაერის გატარებას ემსახურება. სახნისის ძვალი ამ ზედა სართულშია მოხვედრილი, შეზრილია კენტ ძვლად და კმნის ვერტიკალურ ძვიდეს, რომელიც ამ საერთო სიღრუეს ორ გასწვრივ არხად ყოფს, რომელსაც ცხვირ-ხახის არხი (ductus nasopharyngeus). ეწოდება. იმ ორ ხვრელს, რომლითაც ეს არხები იხსნებიან პირის და ხახის ღრუს საზღვარზე, მეორეული ქოანები ქვია. პირველადი ქოანები კი ახლა პირის ღრუში კი აღარ იხსნება, არამედ თითოეული ცხვირ-ხახის არხის წინა ნაწილში. აღწერილ პროცესს ხერხემლიანების ევოლუციაში უაღრესად დიდი მნიშვნელობა აქონდა. მეორეული სასის განვითარება ერთ-ერთი უმნიშვნელოვანესი პირობაა სუნთქვის გასრულყოფილებისთვის. საქვე ისაა, რომ როდესაც პირველადი მაგარი სასის მქონე ცხოველებს პირში საქმელი აქვთ, მათი სუნთქვა წყდება, რადგანაც პირველადი ქოანები პირის ღრუს სულ

წინა ნაწილში იხსნება. მეორეული სასის ჩამოყალიბება და მეორეული ქოანების მდებარეობა ხახის საზღვარზე შესაძლებლობას ქნის, რომ ცხოველმა თავისუფლად ისუნთქოს, როცა მას პირში საკვები აქვს. აქ სუნთქვა მხოლოდ უმოკლესი მომენტის განმავლობაში წყდება, სახელდობრ, ყლაპვის დროს, ამრიგად, მეორეული სასის ფორმირება მაქსიმალურად იზოლირებს მომწელებელსა და სასუნთქავ ტრაქტს, რასაც, როგორც ვნახეთ, უდიდესი ადაპტიური მნიშვნელობა აქვს.

სხვადასხვა ხერხემლიანებს სალაყუჩე რკალების რიცხვი განსხვავებული აქვთ. ეს რიცხვი შვიდამდე აღწევს მრგვალპირიანებსა და უმდაბლეს სელაქიებში, ჩვეულებრივ კი თევზებს 5 რკალი აქვთ. ხმელეთის ხერხემლიანებში მათ თავისი მნიშვნელობა დაკარგვიათ და მათი ნაშთები ძლიერ გარდაქმნილია. მიუხედავად ამისა, უფრო ხშირად მაინც შეიძლება ოთხი რკალის წერგის შემჩნევა. რკალების რედუქცია თევზებშიც, ჩვეულებრივ, უკანდინ წინისკენ ხდება ხოლმე. ხუთი რკალის მქონე თევზებშიც ხშირად პოულობენ მეექვსე რკალის რედუმენტებს. ამავე დროს, როგორც ზემოთ ვნახეთ, სელაქიების ლაბიალური ხრტილები ორი პრემანდიბულარული რკალის რედუმენტები უნდა იყვნენ. ყველაფერი ეს აშკარად მოწმობს, რომ ხერხემლიანების ეკოლუციაში ადგილი ჰქონდა სალაყუჩე რკალების რიცხვის ძლიერ შემცირებას და თანაც, რომ ეს რედუქცია როგორც კაულოკრანიალური, ისე კრანიალ-კაუდალური მიმართულებით ხდება. თუ გავიხსენებთ უქალო ქორდიანების სალაყუჩე ნაპრალების უაღრესად დიდ რიცხვს და იმასაც, რომ მრგვალპირიანთაც მრავალი (ზოგჯერ 14-წყვილამდე) ლაყუჩები აქვთ, აშკარა გახდება: თუ რა დიდი მასშტაბი ჰქონდა რიცხვის ამ შეკეცვას.

ყველა სალაყუჩე რკალის ჩონჩხი ერთი და იმავე სკელეტოგენური მასალიდან სრულიად ერთნაირად ვითარდება და მსგავსადაა აგებული. ეს რკალები ჰომოლოგური არიან, როგორც ვნახეთ, პირველი და მეორე რკალი (მანდიბულარული და პიოიდური) ჩონჩხის შედგენილობით საგრძნობლად განსხვავდება დანარჩენებისაგან. მიუხედავად ამისა, არსებობს ფრიალ სარწმუნო საბუთები, რომლებიც მოწმობენ, რომ ამ რკალებსაც ოდესღაც ტიპიური დანაწევრება ახასიათებდათ და ისეთივე ფუნქციაც ჰქონდათ, როგორიც ჩვეულებრივ სალაყუჩე რკალებს. პიოიდური რკალი საერთოდ ნაკლებად განსხვავდება ბრანქიალური რკალებისაგან, ვიდრე მანდიბულარული. როგორც ვნახეთ, მას კენტეფუძისეული ელემენტი აქვს. გარდა ამისა, მთელთავიანებს (ქიშკრებს) ჰომომანდიბულარეს ზემოთ განვითარებული აქვთ დამოუკი-

დებელი ხრტილი. ზოგ სელაქიებში კი ჰიომანდიბულარესა და ყურის კაფსულას შორის რუდიმენტული ხრტილია ნაპოვნი. ეს ელემენტი საესებით ესაბამება ბრანქიალური რკალის ზედა ელემენტს (pharyngobranchiale) და უდავოდ ენის ქვეშა რკალის ხახისეულ ელემენტად (pharyngohyale) უნდა იქნას მიჩნეული. ამავე დროს, სელაქიებშივე ნაპოვნია ქვედა ელემენტის (hypohyale) ნაშთი საკუთრივ ჰიოიდის ქვედა ბოლოსთან. ამრიგად, ამ რკალის ტიპური ორი დიდი ელემენტი — hyomandibulare და hyoideum აშკარად შეესაბამება ჩვეულებრივი ბრანქიალური რკალის ზედა და რქისებრ ელემენტს (epibranchiale და ceratobranchiale), რომლებიც აგრეთვე რკალის ყველაზე დიდი ელემენტებია; ამრიგად, ჰიომანდიბულარეს სხეუნიერად epihyale შეიძლება ვუწოდოთ, ჰიოიდუმს კი — ceratohyale. სრულიად უდავოა, რომ წინათ ჰიოიდური რკალი ტიპური დანაწევრებით ხასიათდებოდა. მანდიბულარული (საყბე რკალი) უფრო მნიშვნელოვნადაა შეცვლილი, მაგრამ მასშიაც ზოგჯერ პოულობენ კენტი ფუძისეული ელემენტის (basimandibulare) ნაშთს. მოიპოვება ზოგი ცნობა ხახისეული ხრტილის (pharyngomandibulare) ოდესღაც არსებობის შესახებაც. ამგვარად, აწინდელი სასაკვადრატული ხრტილი ამ რკალის ზედა ზღვემენტს (epimandibulare) წარმოადგენს, მეკელის ხრტილი კი — მის რქისებრ ელემენტს (ceratomandibulare); ეს რკალიც სრულიად უეჭვოდ ტიპურად იყო აგებული.

ამრიგად, თავდაპირველად ყველა ვისცერალურ რკალებს სრულიად ერთნაირი აგებულება ჰქონიათ. ეს კი იმას ნიშნავს, რომ მათი ფუნქციაც ერთი და იგივე უნდა ყოფილიყო. კერძოდ, ისინი სუნთქვის ფუნქციას ემსახურებოდნენ. ამას თვალნათლივ ადასტურებს ის, რომ მანდიბულარულ და ჰიოიდურ რკალს შორის ვითარდება ისეთივე სალაყურე ნაპრალი, როგორიც ლაყურეებში. ზოგ უმდაბლეს თევზებს (სელაქიები, ზუთხისებრნი, კროსოპტერიგიები) იგი სრულ ასაკშიც გააჩნიათ საშხფის (spiraculum) სახით, რომელშიც ე. წ. ცრულაყურიც (ფსევდობრანქია) კი იმყოფება. გარდა ამისა, პალეონტოლოგიური დოკუმენტებით დამტკიცებულია, რომ ანონწყუდარ ფაროსან უყბოებს (Ostracodermi) ყველა ვისცერალური რკალი ლაყურებით ჰქონდათ ალქურვილი და მათ ერთი და იგივე ფუნქცია ჰქონდათ. ამრიგად, უყბო ხერხემლიანების საფეხურზე მთელი ვისცერალური აპარატი აგებული იყო მრავალი რკალისაგან, რომლებიც ერთმანეთის სავსებით ჰომოდინამიურნი იყვნენ, აგებულნი სრულიად ერთნაირად და ერთსადაიმევე ფუნქციას — სუნთქვას ემსახურებოდნენ. ამასთან, ამ რკალების ჩონჩხი დაუნაწევრებელი იყო, მაგრამ შემდეგ

სასუნთქი მოტორიკის გასრულყოფილებამ მოითხოვა სალაცუჩე აპარატის მოძრაობა, რასაც თან მოჰყვა ერთიანი რკალების დაყოფა ურთიერთთან მოძრავად შესახსრებულ განცალკევებულ ელემენტებად.

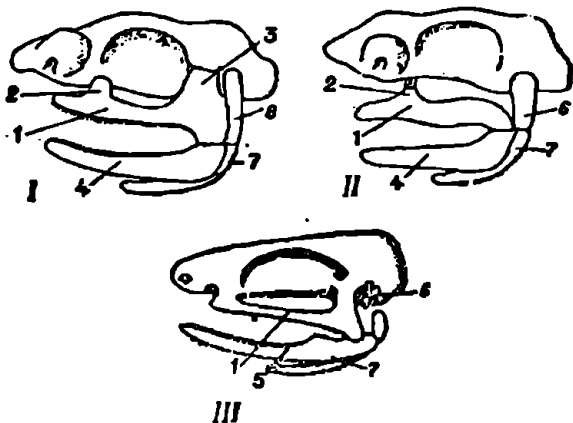
ყბიანი ხერხეშილიანების ჩამოყალიბების პროცესში, როდესაც ამ ცხოველებმა აქტიური ნექტონური ცხოვრება იწყეს და მათ საკვებას მისატაცებელი აპარატი დაჰირდათ, ერთ-ერთმა წინა რკალთაგანმა, მაგრამ არა სულ პირველმა (გაიხსენეთ პრემანდიბულარული რკალების ნაშთები, მაგალითად, სელაქიების ლაბი-ალური ხრტილები), შეიცვალა თავისი ფუნქცია. ჯერ იგი ცხოველს პირში მოხვედრილი საკვების დაკავებაში ეხმარებოდა, მერე კი მისი აქტიურად შიტაცების იარაღად იქცა. ფუნქციის შეცვლის შესაბამისად გარდაიქმნა ორგანოს აგებულებაც. მრავალელემენტურობა, სიმკვიდრის თვალსაზრისით, არაა ხელსაყრელი და რკალის პატარა ელემენტებიც რედუცირდნენ (pharyngomandibulare, hypomandibulare, basimandibulare), ორი შუა (მთავარი) ელემენტი კი (epimandibulare და ceratomandibulare) უაღრესად განვითარდა და ზედა და ქვედა ყბად (palatoquadratum და cart. Meckeli) იქცა, აღიჭურვა ძლიერი მუსკულატურით და ნევროკრანიუმზე მკვიდრი საყრდენი მოიპოვა. მომდევნო სალაცუჩე რკალი ჰიოიდურ რკალად გარდაიქმნა საყბე რკალის გარდაქმნასთან დაკავშირებით. მისი ზედა შუა ელემენტი (epihyale) აკავშირებს ყბის კუთხეს ნევროკრანიუმთან და, ამრიგად, ემსახურება ყბების ქალაზე უფრო მკვიდრად მიმაგრებას და აწ ქიომანდიბულარედ იწოდება. ამ რკალის ქვედა შუა ელემენტი კი (ceratohyale), რომელმაც ჰიოიდუმის საიელი მიიღო, აკავშირებს ბრანქიალურ ჩონჩხს საყბე აპარატთან და, ამავე დროს, იმავე ქიომანდიბულარეს მეშვეობით, ნევროკრანიუმთან. ამ რკალის სულ ზედა და სულ ქვედა ელემენტები კი (pharyngo-hyale და hypo-hyale) რედუცირდნენ, ისევე, როგორც საყბე რკალში. კენტი შემაერთებელი ელემენტის შერჩენა ამ რკალში (საყბე რკალისაგან განსხვავებით) იმით აიხსნება, რომ სწორედ ამ ელემენტით უკავშირდება ჰიოიდური რკალი მომდევნო ბრანქიალურ რკალს. ხერხეშილიანების ხმელეთზე გამოსვლისას, როცა სალაცუჩე აპარატი საჭირო აღარ გახდა და ამავე დროს ზედაყბა თვით შეერწყა ნევროკრანიუმს, ჰიოიდურმა რკალმა თავისი ორივე აღნიშნული ფუნქცია დაკარგა და სათანადოდ რედუცირდა კიდევ. მაგრამ იგი სულ არ გაქრა: ქიომანდიბულარემ ახალი ფუნქცია შეაძინა და სმენის ძვლად (columella) იქცა, ხოლო ჰიო-

იდეუმი დარჩა ენისქვეშა ძვლის სახით, რომელიც ენისქვეშა კუნთების საყრდენია.

ამრიგად, თავდაპირველად, ნევროკრანიუმისგან სრულიად დამოუკიდებელი ეისცერალური რკალები ევოლუციის პროცესში ჯერ იოგებით და მერე უშუალო შესახსრებით უკავშირდება მას. აბგვარად, ეს კავშირი მეორეულია. თვით ამ კავშირის ხასიათმა ევოლუციაში მნიშვნელოვანი გარდაქმნები განიცადა. ყბის რკალის ნევროკრანიუმზე მიმაგრების მიხედვით რამდენიმე ტიპის ქალას არჩევენ. მათ შორის ყველაზე პრიმიტიულ ურთიერთობას გამოხატავს ჰიპოთეზური პროტოსტილური ქალა, რომელიც პირველ ყბიანებს უნდა ჰქონოდათ და რომელშიც ყბის რკალიც და ჰიოიდური რკალიც ერთმანეთის სრულიად დამოუკიდებლად, თავისი პროქსიმალური (დორსალური) ბოლოთი ემაგრებოდა ნევროკრანიუმს. უძველესი ნამარხი სელაქიების, რეცენტული უპრიმიტიულესი სელაქიებისა (Notidanidae) და მთელძვლოვანი თევზების (Holostei) ქალაში ყბის რკალი, კერძოდ, პალატოკვადრატული ხრტილი ორმაგადაა დაკავშირებული ნევროკრანიუმთან. თვით იგი ერთი მორჩით ემაგრება საყნოსავ ან ორბიტალურ მიდამოს და მეორე მორჩით ყურის კაფსულას. პალატოკვადრატული ხრტილის სულ უკანა ბოლო მიკავშირებულია ჰიომანდიბულარესთან; ეს უკანასკნელი კი ესახსრება ყურის კაფსულას. ასეთ ქალას ამფისტილური ქალა ეწოდება. აქედან ევოლუცია ორი მიმართულებით წარიმართა. ერთი მხრით თევზების უდიდეს უმრავლესობას (უმალლესი სელაქიები, სრულძვლოვნები, ხრტილძვლოვნები და სხვა) წარმოექმნა ჰიოსტილური ქალა, რომელშიაც პალატოკვადრატული ხრტილი თავად მარტო წინა ნაწილით ემაგრება ნევროკრანიუმის საყნოსავ ან ორბიტალურ მიდამოს, მისი უკანა ბოლო კი ესახსრება ყურის კაფსულას მარტოდენ ჰიომანდიბულარეთი. ჰიოსტილია მაქსიმუმს აღწევს ხრტილძვლოვან თევზებში (ზუთხისებრნი), სადაც წინა კავშირი (პალატოკვადრატული ხრტილის უშუალო მიმაგრება ნევროკრანიუმთან) სრულიად ისპობა და ყბის რკალი ნევროკრანიუმზე მხოლოდ და მხოლოდ ჰიომანდიბულარეს მეშვეობით მიმაგრებული აღმოჩნდება. მეორე მხრით მთელთავიანებში (ქიმერები), დიპნოებსა და ყველა ხმელეთის ხერხემლიანში შერჩენილია ამფისტილიის დამახასიათებელი მხოლოდ პირველი კავშირი, რომელიც აქ კიდევ უფრო გაძლიერებულია იმით, რომ პალატოკვადრატული ხრტილი და, შესაბამისად, მისი დერვივატი—კვადრატული ძვალი მიზრდია ნევროკრანიუმს და, არსებითად, მის შემადგენელ ნაწილად ქცეულა. შესაძლებელია ასეთი დაკავ-

შირება ჰიოსტილიდანაც იყოს წარმოშობილი. ამ ტიპის ქალას ავტოსტილური ეწოდება. როგორც ვიცით, ავტოსტილიის ჩამოყალიბების შედეგად ჰიომანდიბულარე ჰქარგავს სუსპენსორიუმის (საკიდარის) ფუნქციას და ძლიერ რედუცირდება კიდეც, მაგრამ სულ არ ქრება, არამედ ახალ ფუნქციას იძენს და იქცევა სასმენ ძვლად—ყურის სვეტად (columella auris).

ნევროკრანიუმისა და ვისცერალური ჩონჩხის (კერძოდ, ყბის რკალის) დაკავშირების ხასიათი (პროტოსტილია, ამფისტილია, ჰიოსტილია, ავტოსტილია) განპირობებულია საკვების მიტაცების და სუნთქვის აპარატის აგებულებით. პროტოსტილია ჯერ კიდევ



სურ. 51. ვისცერალური ჩონჩხის ნევროკრანიუმთან დაკავშირება
 I. ამფისტილია, II. ჰიოსტილია, III. ავტოსტილია.
 1. პალატოკვადრატუმი, 2. მისი ფუძისეული მორჩი, 3. მისივე ყურისეული მორჩი, 4. შეკლისეული ხრტილი, 5. ქვედა ყბა, 6. ჰიომანდიბულარე ან უზანგი, 7. ჰიოიდი.

მხოლოდ რკალების სასუნთქვე ფუნქციას გამოხატავს. ამფისტილიაში გამოხატულია პირველი ორი რკალის ორივე ფუნქციის კავშირი: პირველადის—სასუნთქავისა (გვერდითს სასუნთქვე მოძრაობებში მონაწილეობა) და ახლის—სატაცისა. ჰიოსტილიაში ამ ორ ფუნქციას შორის კავშირი ჯერ კიდევ არაა დარღვეული, მაგრამ უკვე აშკარად ჩანს, რომ მთავარ ფუნქციად სატაცი ფუნქცია ქცეულა, სასუნთქავს კი უკან დაუხევია. ეს შესაძლებელი იყო მას შემდეგ, რაც განვითარდა ახალი, უფრო სრულყოფილი ფორმები სასუნთქავე მოძრაობისა, რომლებშიც მთავარი როლი ჰიოიდურ რკალთან დაკავშირებული სალაყურე სარქელის აქტიურმა მოძრა-

ობებმა შეიძინეს, აპარატის უკანა ნაწილმა კი ამით მოძრაობის მეტი თავისუფლება მიიღო. დასასრულ, ავტოსტილიაში ჩვენ ვხედავთ ორივე ფუნქციის სრულ განცალკევებას და მაქსიმალურ გამკვიდრებას ყბის რკალისას, რომელიც სავსებით გამოეყო ჰიობრანქიალური აპარატის სასუნთქავ მოძრაობებს.

§ 14. შხის სახსრისა და შუა ყურის ძვლების ევოლუცია

ხერხემლიანთა ყბის სახსრის ევოლუციისა და სასმენი ძვლების წარმოშობის საკითხი ერთ-ერთი უმნიშვნელოვანესი საკითხია ევოლუციურ მორფოლოგიაში. თუმცა მისდამი უალრესად ბევრი გამოკვლევებია მიძღვნილი, ამ პრობლემის გარშემო საუკუნეზე ადრე დაწყებული დისკუსია დღესაც გრძელდება. როგორც ვნახეთ, წყლის ხერხემლიანებს (თევზებს), ზოგი ჯგუფის გარდა, ყბის რკალის ნევროკრანიუმთან დამაკავშირებელ ელემენტს ანუ სუსპენსორიუმს (საკიდარს) ჰიომანდიბულარე წარმოადგენს. უკვე ავტოსტილიის მქონე თევზებსა (დიპნოებში) და ამფიბიებში ყბის რკალი უშუალოდ უკავშირდება ნევროკრანიუმს, რაც ხორციელდება ამ რკალის დორსალური ელემენტის, პალატოკვადრატუმის, შერწყმით ნევრალურ ქალასთან. ცხადია, ამით ყბის ფუნქცია ძლიერდება, რადგანაც მას ახლა უფრო მკვიდრი საყრდენი აქვს. ამრიგად, ამფიბიებში ყალბდება ახალი ტიპის სახსარი, რომელიც სუსპენსორიუმის როლს ასრულებს კვადრატული ძვალი. ასეთი შესახსრება ევოლუციის პროცესში ძალიან დიდი ხნის განმავლობაში არსებობდა. იგი ახასიათებს ამფიბიებსაც, ქვეწარმავლებს და ფრინველებსაც. თუმცა ეს როდი ნიშნავს იმას, რომ ყბის სახსარი ამ ცხოველების ხანგრძლივი ევოლუციის მანძილზე სულაც არ იცვლებოდა. როცა ყბის სახსრის კონსტანტურობას ვამბობთ, ვგულისხმობთ, რომ არ იცვლებოდა მისი შედგენილობა და ნაწილთა მთავარი ფუნქცია. ამ ნაწილთა მდებარეობა, ფორმა და მისთანანი კი, ცხადია, ცხოველთა ეკოლოგიის (კერძოდ, კვების ხასიათის) შეაბამისად, საკმაოდ თვალსაჩინოდ იცვლება ხოლმე. სახელდობრ, ქვეწარმავლების ერთ ნაწილს (პატერია, ნიანგები, კუები) კვადრატული ძვალი უმოძრაოდ აქვთ მიმაგრებული ნევროკრანიუმზე, რასაც მონიმოსტილია ეწოდება, ზოგს კი (ბელიკები და გველები) — მოძრაად, რაც სტრეპტოსტილიად იწოდება. სტრეპტოსტილია სპეციალური ადაპტაციაა, რომელიც პირის ძლიერი დაბჩენისა და დიდი ზომის საკვების ჩაყლაპვის საშუალებას აძლევს ცხოველს.

ამრიგად, ჰიომანდიბულარემ, პირველ ხმელეთის ხერხემლიანებში თავისი პირველადი მნიშვნელობა (ყბის ნევროკრანიუმთან დამაკავშირებლის როლი) დაკარგა, რაკი სასაკვადრატული ხრტილი უშუალოდ ნევროკრანიუმს დაუკავშირდა (ეს დიპნომე-შიც ხდება). ფუნქციის დაკარგვის შესაბამისად იგი ძლიერ დაკნინდა, მაგრამ სრული რედუქცია მას არ განუცდია. ამის მიზეზი ის იყო, რომ ხმელეთის პირობებში ამ ელემენტმა ახალი ფუნქცია შეიძინა. ჰიომანდიბულარე მდებარეობდა ყურის კაფსულასა და სალახუჩე სარკვლის ძვლებს შორის. ამის გამო მან შეიძინა ყურისთვის ბგერითი რხევების გადაცემაში მაშუალის როლი შეიძინა. ხმელეთზე გამოსვლისას ჰიოიდური ნაპრალის ღრუ (საშხეფი), რომელიც უშუალოდ ჰიომანდიბულარეს წინ მდებარეობდა, იქცა ჰაერით გავსებულ დრეკად და ფის ღრუდ, რაც ხელს უწყობდა ბგერითი რხევების გატარებას. ამ ღრუში მოქცეული ჰიომანდიბულარე იქცა ყურის სვეტად ანუ ჩხირად (*columnella auris*), რომელიც დაფის აპკიდან ყურის კაფსულას რხევებს გადასცემს. მისი ეს ფუნქცია იმით გაძლიერდა, რომ თვით ყურის კაფსულაზე ის ადგილი, რომელსაც კოლუმელა ებჯინება, არც ხრტილდება და არც ძვალდება: იქ რჩება მარტოოდენ დრეკადი აპკით გადაჭიმული ოვალური სარკმელი (*fenestra ovalis*). ემბრიონალური განვითარების დროს ბევრ ხერხემლიანს აშკარად ეტყობა, რომ კოლუმელა ჰიოიდური რკალის ზედა განყოფილებიდან (ჰიომანდიბულარულ ნაწილი) ვითარდება. ზოგჯერ კი (მატერია, გეკონები) კოლუმელის კავშირი ენისქვეშა აპარატთან (ჰიოიდთან) დეფინიტიურ მდგომარეობაშიცაა ხოლმე შენარჩუნებული. უნდა ითქვას, რომ კოლუმელა არსებითად საკმაოდ რთული ელემენტია. იგი შეიცავს ორ ნაწილს. პირველი, უშუალოდ ოვალურ სარკმელს მიბჯენილი და უზანგად წოდებული (*stapes*), შეესაბამება ფარინგოჰიალეს, რომლის რუდიმენტი შენიშნულია დიპნომების ემბრიონებში. უფრო დიდი ნაწილი (*extracolumella*), მიბჯენილი დაფის აპკზე და ზოგჯერ ჰიოიდთან დაკავშირებული, — ეპიჰიალეს, ე. ი. საკუთრივ ჰიომანდიბულარეს ჰომოლოგია. საინტერესოა, რომ ექსტრაკოლუმელა ზოგჯერ კვადრატულ ძვლსაც ესახსრება (ზოგი ამფიბიები და რეპტილიები, განსაკუთრებით, პელიკოზავრები და თეროოდონტები). ეს ამფისტილიის ანუ ჰიომანდიბულარეს ყბის რკალთან დაკავშირების ნაშთია. ზოგჯერ შენარჩუნებულია ექსტრაკოლუმელის კავშირის ნიშნებიც ყურის კაფსულის გვერდითს კედელსა და ქიცვისებრ ძვალთან, ე. ი. სწორედ იმ ნაწილებთან, რომელთაც უმაღლეს თევზებში ჰიომანდიბულარე ემაგრება სპეციალური დორსალური.

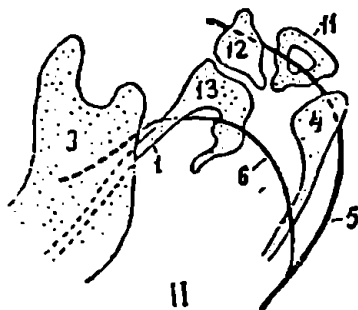
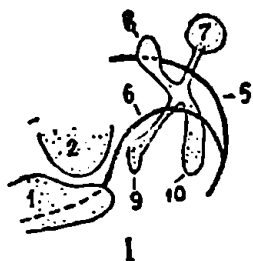
მორჩით. ამნაირად აგებული, ერთადერთი სასმენი ძელის შემცველი შუა ყური გააჩნია ყველა ხმელეთის ხერხემლიანს, ძუძუმწოვრების გარდა (იმ ცვლილებებით, რომ ყურის კაფსულაში ქვეწარმავლებს უკვე უჩნდებათ მეორე ხერხელი, რომელსაც მრგვალი სარკმელი ეწოდება). კოლუმელის და ჰიომანდიბულარეს ჰომოლოგიურობის წარმოდგენაში რაიხერტს, ჰაქსლის და სხვა მკვლევრებს მიუძღვის დიდი ღვაწლი

როგორც ვიცით, ყბის სახსრისა და შუა ყურის მიდამო ძუძუმწოვრებს ძლიერ განსხვავებული აქვთ სხვა ხერხემლიანთაგან. სახელდობრ, აქ ქვედა ყბა ერთადერთ საკბილედ ძვალს შეიცავს, რომელიც ესახსრება ქიცვისებრ ძვალს. ამრიგად, სხვა ხერხემლიანთა კვადრატო-არტიკულარული სახსარი ძუძუმწოვრებში შეცვლილია დენტალო-სკვამოზური სახსრით. ამასთან, სახსრის ორი უმთავრესი შემადგენელი ძვალი (სასახსრე და კვადრატული), თანაც ძვლები შემნაცვლებელი ტიპისა, ძუძუმწოვრებს აღარ აქვთ (მემბრანული ძვლების დაკარგვა, როგორც ვიცით, საკმაოდ ხშირად ხდება). ამავე დროს, ძუძუმწოვრებს შუა ყურში ერთის ნაცვლად სამი შემნაცვლებელი ძვალი გააჩნიათ (უზანგი, გრდემლი და ჩაქუჩი). ამასთან, მათ ყურის კაფსულის შემადგენლობაში ერთი მემბრანული ხასიათის ახალი ძვალი აქვთ (დაფის ძვალი).

სრულიად ბუნებრივია, რომ ამ გარემოებამ მკვლევართა ყურადღება მიიპყრო. კონკრეტულად გასარკვევი იყო, რა იქნა ძუძუმწოვრებში კვადრატული ძვალი და სასახსრე ძვალი, მეორე მხრით — საიდან გაჩნდა სამი ძვალი, ერთის ნაცვლად, შუა ყურში. მეორე მნიშვნელოვანი ამოცანა იყო იმის დადგენა, თუ როგორ ჩამოყალიბდა ახალი ტიპის სახსარი ძველის მაგივრად. ამ საკითხების გარკვევაზე მრავალი მეცნიერი მუშაობდა, რომელთა გამოკვლევები საფუძვლად დაედო ორს, ერთმანეთის საპირისპირო შეხედულებას.

პირველი მათგანი, რომელიც უფრო ადრე ჩამოყალიბდა, შეიქმნა ტიდემანის, პეტერსის, ალბრეხტის, ბაურის და სხვათა გამოკვლევების საფუძველზე. ამ შეხედულების არსი ისაა, რომ ძუძუმწოვრების სამივე სასმენი ძვალი ზავროფსიდების ერთადერთი სასმენი ძელის (კოლუმელის) ჰომოლოგია და მისი დიფერენცირების პროდუქტი. ერთიანი, დაუნაწევრებელი ძვალი ნაკლებად შგრძნობიარეა ბგერების რხევებისადმი და მისი დანაწევრებით, ცხადია, ბგერის გამტარი აპარატის გასრულყოფილება ხდება. დიფერენცირების თეორიის ეს ნაწილი სავსებით დამარწმუნებელია, მაგრამ ძუძუმწოვრების სასმენი ძვლების წარმო-

შობის საკითხთან დაკავშირებით სხვა საკითხებში საქმე ასე აღა-
რაა. სახელდობრ, იმის გამოკვლევის შესახებ, თუ რა ბედი ეწია



სურ. 52. ხავროფსიდების (I)
და ძუძუმწოვრების (II) სას-
მენი ძვლების ჰომოლო-
გია დიფერენცირების თე-
ორიის მიხედვით

1. მეცლის ხრტილი, 2. კვადრატული ძვალი, 3. საკბილე ძვალი,
4. ენისქვეშა ძვალი, 5. ენაყბის ნერვი, 6. დაფის ნერვი (სიმი),
7. კოლუმელის მთავარი ნაწილი (უზანგი), 8. კოლუმელის ზედა ნაწილი (სუპრასტაპედიალე),
9. კოლუმელის გარეთა ნაწილი (ექსტრაკოლუმელა), 10. კოლუმელის ქვედა ნაწილი (ინფრასტაპედიალე),
11. უზანგი, 12. გრდემლი,
13. ჩაჭობი.

არტიკულარესა და კვადრატუმს, ანდა საიდან გაჩნდა დაფის ძვალი, დიფერენცირების თეორიის მიმდევართა შეხედულებებში უარესი სიჭრელეა. მაგალითად, ზოგი თვლის, რომ არტიკულარე და კვადრატუმი იქცა სასახსრე ზედაპირის ხრტილებად (დრიუნერი); ზოგის აზრით, არტიკულარე საკბილე ძვლის შემადგენლობაშია (ბარდელბენი), კვადრატული ძვალი კი დაფის ძვლის ჰომოლოგია (ბოასი; გადოუ); ზოგიც ფიქრობს, რომ არტიკულარე სულაც რედუცირდა, კვადრატული ძვალი კი ნაწილობრივ შეუერთდა დაფის ძვალს, რომელიც თავისი მხრით კვადრატოიუგალეს ჰომოლოგია (შესტაკოვა). ამავე დროს, ამ თეორიის მომხრეთა ნაწილი ცვლის ზემოთ მოთხრობილ ჰომოლოგიზებას თვით კოლუმელისას ჰომომანდიბულარესთან: ამ ძვლის იმ ნაწილს, რომელიც შემდეგ ჩაქუჩად იქცევა სიმპლექტიკუმის ჰომოლოგად თვლის. საყურადღებოა, რომ სმენის ძვლების ევოლუცია აქ განიხილება როგორც პროცესი, სრულიად დამოუკიდებელი ყბის სახსრის ევოლუციისაგან და იგულისხმება, რომ კვადრატული და სასახსრე ძვლის რედუქცია ამ უკანასკნელ პროცესთანაა დაკავშირებული,

სმენის ძვლებთან კი მათ არაფერი აქვთ საერთო.

მეტი მომხრეები ჰყავს მეორე თეორიას, რომელიც ასიოდე წლის წინ რაიხერტის მიერ იყო ჩამოყალიბებული. თავისი თეო-

რის ზეკმნისას რაიხერტი ეყრდნობოდა როგორც საკუთარ, ისე სხვა მკვლევრების (მეკელი და სხვანი) ემბრიოლოგიურ გამოკვლევებს. რაიხერტის თეორიის განვითარებაში უდიდესი ღვაწლი მიუძღვის გაუპს, რის გამოც ამ თეორიას „რაიხერტ-გაუპის თეორია“ უწოდებენ ხოლმე. რაიხერტის თეორია შუა ყურის ძვლების ანუ ბეგრების გამტარი აპარატის ევოლუციის ყველა ეტაპის წანამძღვრად იხილავს ყბის სახსრის ცვლილებებს. ამრიგად, სასმენი ძვლებისა და ყბის სახსრის ევოლუცია მას ერთიან, რთულ პროცესად მიაჩნია. ამ პროცესის პირველი ეტაპი ჩვენ ზემოთ ენახეთ (კოლუმელას წარმოშობა ჰიომანდიბულარესაგან, ანდა შმალპაუზენით, ჰიომანდიბულარესა და ფარინგოჰიალესგან). ნაწილთა ურთიერთდამოკიდებულების ზიხედვით რაიხერტმა მიიჩნია, რომ ძუძუმწოვრების ჩაქუჩი ჰომოლოგია სასახსრე ძელის (არტიკულარესი), გრდემლი კი — კვადრატული ძელისა. ამრიგად, ხმელეთის დანარჩენი ხერხემლიანების ერთადერთი სასმენი ძვალი (კოლუმელა) ძუძუმწოვრებში მარტო უზანგითაა წარმოდგენილი. ასე რომ, რაიხერტის თეორია ერთსა და იმავე დროს ხსნის, თუ რა იქნა ძუძუმწოვრებში კვადრატული ძვალი და სასახსრე ძვალი და საიდან გაჩნდა ჩაქუჩი და გრდემლი. ამასთან, რაიხერტი სხვა თავისებურებასაც ხსნის. კერძოდ, მას მიაჩნია, რომ ქვედაყბის ძვალთაგან ის, რომელიც განსაკუთრებით კონსტანტურად გვხვდება ხოლმე, სახელდობრ, კუთხის ძვალი (ანგულარე) ძუძუმწოვრებში წარმოდგენილია დაფის ძვლით (ტიმპანიკუმით). მეტიც, ჩაქუჩის ფოთლისებრი ანუ გრძელი მორჩი (*processus folianus mallei*), რომელიც ჩნდება პატარა მემბრანული დამოუკიდებელი ძელის სახით და მხოლოდ შემდეგ მიეზრდება ხოლმე ჩაქუჩს, რაიხერტ-გაუპის თეორიას რეპტილიების ქვედაყბის კიდევ ერთი ფელის (გონიალეს) ჰომოლოგად მიაჩნია. რაიხერტ-გაუპის თეორიას საკმაოდ სერიოზული არგუმენტები აქვს.

უპირველესად უნდა აღინიშნოს, რომ ჩანერგვის დაწყებისას სწორედ უზანგია დაკავშირებული ენისკვეშა აპარატის (ჰიოიდის) პროქსიმალურ ბოლოსთან, რაც მოწმობს, რომ სწორედ იგია ჰიოიდური აპარატის (კერძოდ, ჰიომანდიბულარეს) ნაშთი და, ამრიგად, კოლუმელას ჰომოლოგი (როგორც ვიცით, ასეთივე კავშირი ხშირადაა კოლუმელის დამახასიათებელი. ამასთან, როგორც აღინიშნა, ამფიბიებში და ზოგჯერ რეპტილიებშიც, თვით კოლუმელაც უკავშირდება ხოლმე კვადრატულ ძვალს). რაიხერტისეული თეორიის უპნიშენლოვანესი არგუმენტი ისაა, რომ, როგორც ეს ჯერ კიდევ მეკელმა დაადგინა, ძუძუმწოვრების ჩანა-

სახებში ჩაქუჩის ნერგი გრძელდება ქვედა ყბისკენ, ვიწრო ხრტილოვან ზონრად, რომლის ირგვლივაც შემდეგ საკბილე ძვალი ვითარდება. ამრიგად, ჩაქუჩის ნერგი წარმოადგენს მეკელისეული ხრტილის პროქსიმალური ბოლოს გადაღების პროდუქტს, ისევე, როგორც სასახსრე ძვალი. ეს ფაქტი დიდი დამაჯერებლობით მოწმობს ჩაქუჩისა და სასახსრე ძვლის ჰომოლოგიურობას. ამავე დროს, რაიხერტმა აღწერა, რომ ძუძუმწოვრებში პირველი ვისცერალური რკალი (ანუ მანდიბულარული რკალი) ერთიანი მეზენქიმური ნერვის სახით ჩნდება, რომელიც შემდეგ ორად იყოფა: ზედა ნაწილი ვითარდება გრდემლად, ქვედა კი — ჩაქუჩის და მეკელისეული ხრტილის საერთო ნერვად, რომელიც წელან იქნა აღწერილი. ეს პროცესი თითქმის არაფრით განსხვავდება პალატოკვადრატული და მეკელისეული ხრტილის წარმოქმნისაგან. ამრიგად, გრდემლიც იმავე ემბრიონალური ნერვიდან ვითარდება, რომლიდანაც კვადრატული ძვალი. ამასთან, სასმენი ძვლების დეფინიტიური განლაგებაც ეთანხმება რაიხერტისეულ შეხედულებას; კერძოდ, მეკელისეული ხრტილისგან წარმოქმნილი ჩაქუჩი ესახსრება გრდემლს, ეს ძვალი კი უზანგის მეშვეობით უკავშირდება ყურის კაფსულას, ისევე, როგორც ჰიოსტილიურ თევზებში მეკელისეული ხრტილი (ან სასახსრე ძვალი) ესახსრება პალატოკვადრატულს (ან კვადრატულ ძვალს), რომელიც ჰიომანდიბულარეს მეშვეობით მიმაგრებულია ყურის კაფსულაზე.

საყურადღებოა, რომ ამ ოსტეოლოგიური საბუთების გარდა, გაუპმა რაიხერტისეული თეორიის სასარგებლოდ სხვა მორფოლოგიური არგუმენტებიც წამოაყენა. პირველ ყოვლისა, გაუპის თანახმად, ძუძუმწოვრების სასმენი ძვლების ერთ-ერთი კუნთი (*m. tensor tympani*), რომელიც ჩაქუჩს ემაგრება, ყბის მუსკულატურის დერივატია, სახელდობრ, ჰომოლოგიურია ფრთისებრ-ქვედაყბის კუნთისა (*m. pterygo-mandibularis*). ერთობ მნიშვნელოვანია ის, რომ სახის ნერვის ტოტს, რომელსაც დაფის სიმი ჰქვია (*chorda tympani*, VII) ძუძუმწოვრებში ისეთივე მიმართება აქვს სასმენი ძვლებისადმი, როგორც კოლუმელისა და სასახსრე ძვლისადმი — ქვეწარმავლებში. იგივე თქმის სამწვერა ნერვის საყბე ტოტის ტოტების შესახებ (სახელდობრ, *ramus auriculo-temporalis nervi mandibularis*, V). ასევეა საქმე სისხლგამტარი ძარღვების, კერძოდ, უზანგის არტერიის (*a. stapedia*) და თავის გარეთა ვენის (*v. capitis lateralis*) მიმართაც. მართალია, თითქმის ყველა ამ არგუმენტთაგანი რაიხერტ-გაუპის თეორიის მოწინააღმდეგეთა მიერ (მაგალითად, შესტაკოვა) გაკრიტიკებულ

იქნა, მაგრამ მეკლევართა უმრავლესობას ისინი სრულიად დამარწმუნებლად მიაჩნია.

რაიხერტისეული თეორიის ღირსება ისაა, რომ იგი ყბის სახსრისა და სასწენი ძვლების ევოლუციას, თევზებიდან ძუძუმწოვრებამდე წარმოიდგენს ერთიან პროცესად, რომელშიაც რამდენსამე თანმიმდევრულ ეტაპს ვხედავთ. ამასთან, სასმენი აპარატის პროგრესული განვითარების წინამძღვრად, ყველა ეტაპში, იგულისხმება ცვლილება ისეთ ადაპტიურ სისტემაში, როგორცაა ყბის აპარატი. სრული სახით ეს პროცესი ასე წარმოგვიდგება. ჰიოსტილის დროს (თევზები) ყბის აპარატი ნევროკრანიუმს ჰიომანდიბულარეს მეშვეობით უკავშირდება. როდესაც ავტოსტილია ჩამოყალიბდა და ზედაყბა, კერძოდ, კვადრატული ძვალი, უშუალოდ დაუკავშირდა ნევროკრანიუმს. ჰიომანდიბულარე, ზემოთ განხილული მიზეზების წყალობით, იქცა სასმენ ძვლად, რომელსაც კოლუმელა ეწოდა (დიპნოები, ამფიბიები, რეპტილიები, ფრინველები). ბოლოს, საკბილე ძვალი ძლიერ განივრცო, უშუალოდ დაუკავშირდა ნევროკრანიუმს (ქიცვისებრ ძვალს), რასაც ახალი (სკვამოზო-დენტალური) სახსრის ჩამოყალიბება მოჰყვა. კვადრატულმა ძვალმაც და სასახსრე ძვალმაც თავისი პირვანდელი ფუნქცია (ქვედაყბის ზედაყბასთან დაკავშირება და ნევროკრანიუმზე მიმაგრება) დაკარგეს და ძლიერი რედუქციაც განიცადეს. მაგრამ, ამ პატარა ძვლებისგან (უზანგთან ერთად) შემდგარი ძვწყვილებრი სისტემა ხელსაყრელი აღმოჩნდა ბგერითი რხევების გატარებისათვის (იგი უფრო მგრძობიარეა, ვიდრე ერთი მთლიანი ძვალი!) და ამიტომაც ეს ორი ძვალი კი არ გაქრა, არამედ ფუნქციის შეცვლის გზით ჩაქუჩად და გრდემლად იქცა. ამრიგად, რაიხერტისეულ თეორიაში სასმენი ძვლების წარმოშობა ფუნქციის შეცვლის პრინციპით აიხსნება, რაც სასმენი აპარატის გასრულყოფილებას განაპირობებს.

ამრიგად, რაიხერტის თეორიის ერთი უმნიშვნელოვანესი დებულებაა, რომ ძუძუმწოვრების სმენის ძვლების წარმოშობის აუცილებელი წინამძღვარია ახალი დენტალო-სკვამოზური სახსრის ჩამოყალიბება ძველი კვადრატო-არტიკულარული სახსრის ნაცვლად. მაგრამ თვით ეს საკითხი ძალიან ძნელი გადასაწყვეტი იყო. ძუძუმწოვრების ყბის სახსარი პრინციპულად ახალი რამაა და თანაც ისეთი, რისი წარმოქმნაც რეპტილიების ყბის სახსრისგან ძნელი წარმოსადგენია. თუკი ძუძუმწოვრებს ყბის ქალაზე მისახსრება სრულიად განსხვავებული აქვთ სხვა ხერხეწლიანთაგან, ამ ახალი შესახსრების წარმოშობა შეიძლება წარმოვიდგინოთ მხოლოდ იმ პირობით, რომ ევოლუციის პროცესში არსე-

ბობდა ისეთი გარდამავალი სტადია, რომელშიც ერთდროულად ორივე შესახსრება ფუნქციონირდება: ძველიც (სასახსრე ძვლისა — კვადრატულთან) და ახალიც (საკბილე ძვლისა — ქიცვისებრ ძვალთან). ეს დაშვება ყოველთვის ნაკლებად დამარწმუნებლად მიაჩნდათ და იგი ერთი უმნიშვნელოვანესი არგუმენტთაგანი იყო რაიხერტის მთელი თეორიის წინააღმდეგ. ძუძუმწოვრების წინაპრებში ასეთნაირი ორმაგი სახსრის არსებობის დაშვებისა და, ამრიგად, საერთოდ, რაიხერტის თეორიის მიღებისათვის, შემდეგი პირობებია აუცილებელი. ჯერ ერთი, ახალი სახსრის გაჩენისთვის საჭირო იყო, რომ საკბილე და ქიცვისებრი ძვალი ყბის სახსრის მიდამოში დაახლოებოდნენ ერთმანეთს. სინამდვილეში კი რეპტილიების უდიდეს უმრავლესობას ეს ძვლები ერთმანეთისგან ძლიერ დაშორებული აქვთ და მათ შორის მრავალი ძვლები იმყოფებიან (კუთხისა, კუთხისზედა, საგვირგვინე, ყვრიმალკვადრატული და სხვანი). ამასთან, უნდა არსებულებოდნენ ისეთი ცხოველები, რომელთაც ერთდროულად ორივე სახსარი ჰქონდათ. ყოველ შემთხვევაში, უნდა დაგვეშვა ორმაგი შედგენილობის ერთი სახსარი შინც, რომელშიც მონაწილეობდა საკბილე და სასახსრე ძვალი, ერთი მხრივ, და ქიცვისებრი და კვადრატული ძვალი, მეორე მხრივ. შემდეგ, ასეთი ორმაგი სახსრიდან ძველი სახსრის შემკმნელი ძვლები (კვადრატუმი და არტიკულარე) სრულიად უნდა გამოძევებულიყვნენ.

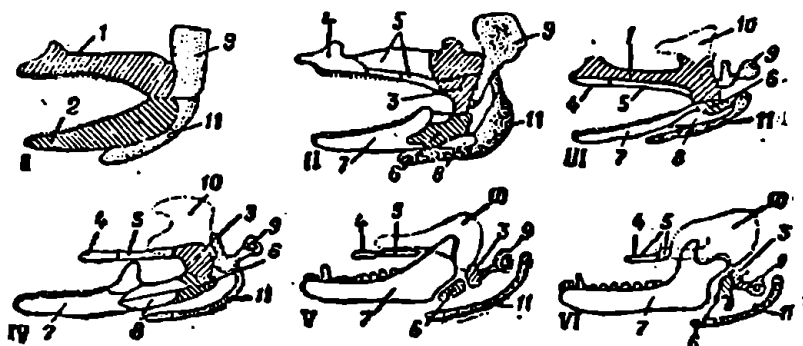
ეს დაშვებები დიდი ხნის განმავლობაში წმინდა გონებაპყვრტითი მოსაზრებები იყო, დამადასტურებელ ფაქტებს მოკლებული. განსაკუთრებით საეკვო იყო ორმაგი სახსრის არსებობა იმ სახით, როგორც ეს რაიხერტს წარმოედგინა. თავდაპირველად იგი ფიქრობდა, რომ (ორივე სახსრის ერთდროულად არსებობისას) ახალი სახსარი იმყოფებოდა იმავე საგიტალურ სიბრტყეში, რომელშიც ძველი, კერძოდ, მის წინ. რაიხერტის ოპონენტები, სახელდობრ, რაბლი, ფუქსი, სრულიად სამართლიანად აღნიშნავენ, რომ ასეთი სახსარი ფიზიოლოგიურად წარმოუდგენელია, რომ მას ფუნქციონირება არ შეეძლო. რაიხერტისეული თეორიის მოწინააღმდეგეთა პოზიცია ძლიერ შესუსტდა, როდესაც რაიხერტის მომხრეებმა (ბოასი, ბოლკი, ნეფი და სხვა) წამოაყენეს მოსაზრება, რომ ძველი და ახალი სახსარი ერთიმეორის პარალელურ საგიტალურ სიბრტყეებში იმყოფებოდა; ძველი — შიგნით და ახალი — გარეთ. ასეთ ორმაგ სახსარს, ცხადია, ფუნქციონირება თავისუფლად შეეძლო. მაგრამ ფაქტებით მაშინ არც ეს მოსაზრება იყო დადასტურებული.

შემდეგ პალეონტოლოგიურმა გამოკვლევებმა გამოავლინეს მნიშვნელოვანი ფაქტები, რომელთაც თუ მთლად უშუალოდ არა, საკმაოდ სარწმუნოდ მაინც დაადასტურეს რაიხერტისეული თეორიის სისწორე.

ეს ფაქტები აღმოჩნდა თერიოდონტებში, ანუ სწორედ იმ ჯგუფში, რომელიც მრავალი ნიშნებით ძლიერ უახლოვდება ძუძუმწოვრებს (ქალას აგებულება, იმავე შედგენილობის საფეთქლის რკალი, ორად გაყოფილი კეფის როკი, მსგავსი სარტყლები, მსგავსად დიფერენცირებული კბილთა სისტემა). სხვა რეპტილიათაგან განსხვავებით, მრავალ თერიოდონტს საკბილე ძვლის საგვირგვინე მორჩი (*processus coronoides dentalis*) ძალიან დიდი, აღმავალი წანაზარდის სახით ჰქონდა განვითარებული. ასეთი ფორმების ევოლუცია შემდეგი გზით უნდა წარმართულიყო: საკბილე ძვალი თავისი საგვირგვინე მორჩის ფუძიდან თანდათან სულ უფრო უკანისკენ უნდა განეცობილიყო და მას სახსრის მიდამომდე, ანუ სასახსრე ძელამდე, უნდა მიეღწია. მეორე მხრივ, ქიცვისებრი ძვალიც თანდათან უნდა განეცობილიყო ქვემოთკენ, კვადრატული ძვლის გასწვრივ, ყბის ძველ სახსრამდე, რომელსაც იგი გარედან უნდა დაჰფარებოდა. ამრიგად, ქალასთან ქვედა ყბის შესახსრებაში ხრტილისეული ძვლების (სასახსრე ძვალი და კვადრატული ძვალი) გარდა, მონაწილეობა უნდა მიეღოთ კანისეულ ძვლებსაც. მართლაც, ამ ჰიპოთეზურ წარმოდგენას რეალური ფაქტებიც ადასტურებენ. კერძოდ, ზოგ რეცენტულ რეპტილიებშიც (კუები, ნიანგები, ჰატერია) ყბის სახსრის შექმნაში, ნაწილობრივ მაინც, კანისეული ძვლებიც მონაწილეობენ. ასეთი ძვლებია კუთხის ძვალი (*angulare*) ქვემოდან და ყვრიმალ-კვადრატული ძვალი (*quadrato-jugale*) ზემოდან. ამასთან, შესახსრებას ერთობ ძლიერ უახლოვდება ზემოდან ქიცვისებრი ძვალი, ქვემოდან კი საკბილე ძვალი. ყველაფერი ეს უკვე სრულიად რეალურ შესაძლებლობას უქმნის ერთიანი, გარტულებული ყბის სახსრის დიფერენცირებას ორ სახსრად, რომელთაგან ერთი (სასახსრე და კვადრატულ ძვალს შორის) შიგნითაა, მეორე კი (საკბილე და ქიცვისებრი ძვალს შორის) — გარეთ.

განსაკუთრებით დიდი მნიშვნელობა აქ განხილული ჰიპოთეზის დადასტურებისათვის ჰქონდა თერიოდონტების ახალი ფორმების პოვნას და შესწავლას. აღმოჩნდა, რომ თერიოდონტებში აშკარად იყო გამოხატული შესახსრებაში მონაწილე ძვლების (ერთი მხრით, სასახსრე და კუთხის ძვლისა და, მეორე მხრით, კვადრატული ძვლის) რედუქციის ტენდენცია. უძველესია, რომ ძველი სახსარი ამ ცხოველებში უკვე კარგავდა თავის პირვანდელ მნიშე-

ნელობას. ამასთან, ყბის მისახსრებაში უკვე აშკარად მონაწილეობდნენ კანისეული (მემბრანული) ძვლები. სახელდობრ, სუშკინით, პერმოცინოდონის (Permocynodon) ყბის სახსარში მონაწილეობს კუთხისა და კვადრატული ძვალი. ცინოგნათუსის (Cynognathus) ყბის სახსარში კი თვით საკბილე და ქიცვისებრი ძვალი მონაწილეობს. დასასრულ, ბრუმმა აღწერა იქტიდოზავრის (Ictidosaurus) ყბის სახსრის მიდამოში უკვე ნამდვილი ბეორე, გარეთა სახსრის არსებობა, რომელსაც უშუალოდ საკბილე და ქიცვისებრი ძვალი კმნის.



სურ. 53. ყბის რკალისა და ჰიოიდური რკალის ევოლუცია (რაიხერტის თეორიით)

I. სელაქია, II. ძვლოვანი თევზი, III. ამფიბია, IV. რეპტილია, V. თეროიდონტი, VI. ძუძუმწოვარი.

1. პალატრკვადრატუმი, 2. მეკლისეული ხრტილი, 3. კვადრატული ძვალი და ჩაქერი, 4. სასის ძვალი, 5. ფრთისებრი ძვლები, 6. სასახსრე ძვალი და გრდემლი, 7. საკბილე ძვალი, 8. კუთხის ძვალი, 9. ჰიომანდიბულარე, კოლუმელა და უხანგი, 10. ქიცვისებრი ძვალი, 11. ჰიოიდი.

ამრიგად, სმენის ძვლებისა და ყბის სახსრის ევოლუციის რაიხერტ-გაუპისეული თეორია, რომელიც დიდი ხნის მანძილზე მარტოდნენ ემბრიოლოგიური თეორია იყო, დადასტურდა პალეონტოლოგიური გამოკვლევებითაც, რომელთაც ზოგიერთი რეალური გარდამავალი საფეხურების არსებობა მაინც გამოავლინეს.

§ 15. ძალას წარმოშობის პრობლემა

ქალას წარმოშობის საკითხი დიდი ხნის განმავლობაში შედარებითი ანატომიის ერთი ცენტრალური საკითხთაგანი იყო. თავის საღერძე ჩონჩხის, ე. ი. ნევროკრანიუმის, თავის ტვინისადმი მიმართება იმდენად თვალსაჩინოდ ჰგავს ტანის საღერძე ჩონჩხის,

ე. ი. ხერხემლის მიმართებას ტანის ტვინისადმი, რომ იღეა ქალას წარმოშობისა, ხერხემლის წინა ნაწილის გარდაქმნის შედეგად, ჯერ კიდევ XVIII საუკუნის ბოლოს წარმოიშვა. ცხადია, საქმე აქ ეხებოდა მხოლოდ ერთისა და იმავე ცხოველის ქალას და ხერხემალს, რადგანაც სხვადასხვა ცხოველთა გენეზისური ურთიერთობა მაშინ დადგენილი არ იყო.

პირველად ეს იღეა გამოაქვეს პოეტმა-ნატურალისტმა იოჰან ვოლფგანგ გოეთემ (მისი მოსაზრება ამ საკითხზე ბევრად უფრო გვიან გამოქვეყნდა) და, მისგან დამოუკიდებლად, ნატურ-ფილოსოფოსმა ოკენმა. გოეტეს და ოკენას მოსაზრებები განავითარა და დეტალურად დაამუშავა თავის მოძღვრებაში „არქეტიპის“ შესახებ ნატურფილოსოფოსთა მანამთავარმა რიჩარდ ოუენმა. არქეტიპის თეორიის თანახმად, ხერხემლიანი ცხოველის აღნაგობას საფუძვლად უდევს პირველადი სქემა („არქეტიპი“), რომელიც ჰომონომური მეტამერიით ხასიათდება. ამ პირველადი ხერხემლიანის ყველა სეგმენტი ერთიმეორის ჰომოდინამიურია, ცალკეული მათგანის რომელიმე ნაწილის განსხვავება კი მეორეული ცვლილების შედეგია. კერძოდ, ყოველი სეგმენტის ჩონჩხის სქემად ოუენს წარმოედგინა მალა, რომელსაც სხეული, ლუწი ნევრალური რკალები და კენტი წვეტიანი მორჩი აქვს, და მალასთან დაკავშირებული ნეკნით, რომელსაც შუაზე ნისკარტისებრი მორჩი უნდა ჰქონოდა. არქეტიპის თეორიისათვის ოუენს ქალაც ამ სქემამდე უნდა დაეყვანა, რისთვისაც მან გამოიყენა გოეტეს და ოკენის მოსაზრებები. ამრიგად, XIX საუკუნის პირველ ნახევარში ჩამოყალიბდა პირველი სრული თეორია ქალას წარმოშობის შესახებ, რომელსაც დიდი პოპულარულობა მოიპოვა და მეცნიერების ისტორიაში ქალას ვერტემბრალური (მალოვანი) თეორიის სახელით შევიდა. ნატურფილოსოფოსთა ტელეოლოგიური მსოფლმხედველობის შესაბამისად, რომლის თანახმად ყოველი ცოცხალი არსი მეტნაკლებად სრულად რაღაც „იდეას“ გამოხატავს, რაც უფრო მაღალ საფეხურზეა ცხოველი, მით უფრო სრულადაა განხატული ეს „იდეა“. ამიტომ სრულიად გასაგებია, რომ შედარებას ისინი ძუძუმწოვრებით იწყებენ. კერძოდ, ქალას და ხერხემლის ჰომოლოგიზაციისათვის მალოვანი თეორია ერთმანეთს ადარებდა ძუძუმწოვრის ძვლოვან ქალას და მისსავე ძვლოვან მალას. ასეთი შედარებით ქალაში, მართლაც, ნაპოვნი იქნა რამდენიმე (3—5) სეგმენტი, რომლებიც თითქოს მალის ჰომოდინამიურნი იყვნენ. ყოველ სეგმენტში ტვინის ირგვლივ მოიპოვებოდა ერთი კენტი ფუძის ძვალი, რომელიც მალის სხეულის ჰომოლოგად მიიჩნიეს, ლუწი

გვერდითი ძვალი — ნევრალური რკალების შესაბამისი და ზემოდან კენტი ან ლუწი ძვალი, რომელსაც წვეტიანი შორჩის ჰომოლოგად იხილავენ. სახელდობრ: (I) კეფის სეგმენტი (basioccipitale, laterooccipitalia, supraoccipitale), (II) თხემის სეგმენტი (basisphenoideum, laterosphenoidea, parietalia), (III) შუბლის სეგმენტი (praesphenoideum, orbitosphenoidea, frontalia), და (IV) ცხვირის სეგმენტი (mesethmoideum, ectoethmoidea, nasalia). როგორც ვხედავთ, აქ, მართლაც, იქმნება სეგმენტური აგებულების შთაბეჭდილება. ყოველი სეგმენტი ემთხვევა იმ რეგიონებს, რომელთაც დღესაც ვიყენებთ ხოლმე წმინდა აღწერითი მიზნებისთვის. შემდგომი გამოკვლევისას გამოირკვა, რომ სხვა ხერხემლიანების ძვლოვანი ქალაც ამ ძირითადი სქემითაა აგებული, თუმცა იქ მეტნაკლები ცვლილებები შეინიშნება. ამავე დროს, ვისცერალური რკალები (საყბე, ჰიოიდური, სალახუჩე) ნეკნების დერევატებად განიხილებოდა. მიუხედავად იმისა, რომ ვერტებრალური თეორია ასეთი დამარწმუნებელი ჩანდა, მისი უქუგდება საკმაოდ იოლი აღმოჩნდა, რაც განსაკუთრებით ევოლუციური მოძღვრების დაფუძნების შემდეგ გახდა ადვილი. უკვე გასული საუკუნის მესამოცე წლებში ცნობილმა დარვინისტმა, ანატომმა ტომას ჰაქსლიმ დაამტკიცა, რომ დეფენიტიური ძვლოვანი ქალას სეგმენტაცია მართოდენ მოჩვენებითია და მეორეული. ჯერ ერთი, ევოლუციური მოძღვრების თანახმად, აუცილებელია, რომ ქალას სეგმენტური აგებულება პრიმიტიულ ცხოველებს უფრო მეტად ჰქონდეთ გამოხატული, ვიდრე უმაღლესებს. სინამდვილეში კი უმაღლესი ხერხემლიანების ქალაში სეგმენტურობა უფრო სუსტადაა გამოხატული და თანაც მით უფრო სუსტად, რაც უფრო პრიმიტიულ ცხოველებთან გვაქვს საქმე. მეორეც, ჰონდროკრანიუმი, რომლიდანაც ძირითადად ვითარდება ძვლოვანი ქალა, სრულიად არ იჩენს სეგმენტურ აგებულებას.

როცა ძვლის ჰისტოგენეზი დაწვრილებით შეისწავლეს და დაადგინეს კარდინალური განსხვავება ჰონდრალურსა და მეზრანულ ძვლებს შორის, აშკარა გახდა, რომ ნამდვილი მეზრანული ძვლების (თხემის, შუბლის, ცხვირის ძვლის) ჰომოლოგიზება მალეების შეინაცვლებელ ელემენტებთან სრულიად შეუძლებელია. ამრიგად, ვერტებრალური თეორია, რომელიც დეფენიტიურ ძვლოვან ქალაში დეფენიტიურსავე მალეებს ხედავდა, მცდარი აღმოჩნდა. მაგრამ ისიც უნდა აღინიშნოს, რომ, როგორც ქვემოთ ვნახავთ, იას საფუძვლად ედო არსებითად სწორი იდეა ქალას მეტამერიული წარმოშობის შესახებ.

ქალას წარმოშობის მეორე თეორია ქარლ გეგენბაურს ეკუთვნის. იგი უყვე დარვინის ევოლუციურ მოძღვრებას ეყრდნობა და საგრძნობლად მალა დგას ვერტებრალურ თეორიაზე, რომელთანაც მას ბევრი რამ საერთო აქვს. გეგენბაურმა გაითვალისწინა ის ზემოთ განხილული მომენტები, რომელთაც მალკოვანი თეორია უყუაგდეს და თავის თეორიას საფუძვლად დაუდო ის ფაქტი, რომ ხერხემლიანთა ნევროკრანიუმში, ძვლოვანი იქნება იგი თუ ხრტილოვანი, მალეების შესაბამის სეგმენტებს არ შეიცავს. მაგრამ ვერტებრალური თეორიის მეორე ნაწილი (როგორც ვნახეთ, სწორედ ყველაზე უმარტებულო), რომელიც ვისცერალური ჩონჩხის ნეკნებისაგან წარმოშობას გულისხმობს, მან მთლიანად მხილო. მეტიც, ეს შეხედულება მან ნევროკრანიუმის წარმოშობის საკითხის გამორკვევასაც დაუდო საფუძვლად. გეგენბაურის თანახმად, რაკი ნეკნების გარდაქმნით წარმოშობილი ვისცერალური რკალები ისეთსავე მიმარტებაში იმყოფებიან ნევროკრანიუმთან, როგორშიც ნეკნებია მალეებთან, უნდა მივიჩნიოთ, რომ ნევროკრანიუმშიც მალეებისაგანაა წარმოშობილი. მაგრამ, როგორც ვთქვით, მას მიაჩნდა, რომ ნევროკრანიუმში მეტამერიულობა უკვალადაა გამქრალი, ე. ი. გეგენბაურის თეორიით, მეტამერიულობა მხოლოდ ვისცერალურ ქალაშია შერჩენილი და, ამრიგად, ბრანქიომერია მას პირველადი მეტამერიულობის ნაშთად მიაჩნდა. გეგენბაურის თეორიაში სწორი ისაა, რომ იგი ნევროკრანიუმს (ყოველ შემთხვევაში, მის ქორდალურ ნაწილს) და მალეებს ერთი და იმავე მასალიდან წარმოშობილად თვლიდა (რაც, ცხადია; ვერტებრალურ თეორიაშიც იგულისხმება). ძირითადად კი გეგენბაურის თეორია მცდარია. მცდარია მასში ორივე შთავარი დებულება: ის, რომ იგი ვისცერალურ რკალებს ნეკნების დერივატებად თვლიდა და ისიც, რომ იგი უარყოფდა ნევროკრანიუმის მეტამერიულობას. თავში მეზოდერმის დიფერენცირების განხილვისას ვნახეთ, რომ სპლანქნოტომური მეზოდერმის სეგმენტაცია (ბრანქიომერია) მეორეულია და განპაროტებულია სალაყურე რკალების განვითარებით, რომლებიც სპლანქნოტომის კედლებს კვეთენ და სეგმენტურად განწყობილ უბნებად ყოფენ. ამავე დროს, ნეკნები ვითარდებიან დორსალური მეზოდერმის სეგმენტებს (სომიტებს) შორის არსებულ ძვიდებში (მიოსეტებში), ვისცერალური რკალების ჩონჩხი კი — ლაყურთაშორის ძვიდებში, ე. ი. სპლანქნოტომურ განყოფილებაში, რომელსაც არაფერი აქვს საერთო სომიტებთან. ნეკნები სომურ (პარიეტალურ) მუსკულატურასთანაა დაკავშირებული, ვისცერალური რკალების

მუსკულატურა კი ვისცერალურია, ე. ი. სპლანქნოტომის კედლებიდან განვითარებული. განსხვავებულია მათი ინერვაცია: მართალია, ბრანქიომერის ნერვების სეგმენტურივე განწყობა ესაბამება, მაგრამ ეს სეგმენტური ნერვები ერთი ნერვის, სახელდობრ, ვაგუსის ტოტებია, ნექნების მუსკულატურას კი ნამდვილად სეგმენტური სპინალური ნერვები ინერვირებენ. დასასრულ, განსაკუთრებით საინტერესოა ფაქტები, რომლებიც მოწმობენ, რომ ვისცერალური რკალების ჩონჩხი და ნექნები ერთმანეთისაგან სრულიად განსხვავებული მასალიდან ვითარდებიან. ჯერ კიდევ მეცხრამეტე საუკუნის ბოლოს კაშჩენკომ ზვიგენის ემბრიონებზე, ჯულაა პლატმა კი ამფიბიების (ნექტურუსის) ემბრიონებზე დაკვირვებით დაადგინეს, რომ ვისცერალური ჩონჩხის ნერვების შემქმნელი მეზენქიმა უჯრედების დიდი ზომით და მათში ყვითრის მარცვლების სიღარიბით განსხვავდება საღერძე ჩონჩხის მეზენქიმიდან (ამნიონიანთა მეზენქიმის უჯრედები, საერთოდ, ძალიან პატარაა და ძალიან მდიდარი ყვითრით, რის გამოც იქ ამ განსხვავების შემჩნევა ვერ მოხერხდა). ამ შევლევებმა გამოაქვეს მოსაზრება, ჰისტოგენეზზე დაკვირვების საფუძველზე, რომ ეს თავისებური მეზენქიმა ვითარდება უჯრედების ზიგრაციის გზით იმ ნერვული ნაოქებიდან, რომლებიც მედულარულ (სატვინე) ფირფიტას კიდებზე გასდევს და რომლიდანაც შემდეგ განვითარებული ფირფიტა ვითარდება. რადგანაც ეს ნერვული ნაოქები, თვით ნერვულ ფირფიტასთან ერთად ექტოდერმიდან ვითარდებიან, ვისცერალური ჩონჩხის მეზენქიმას ექტომეზენქიმა ეწოდა, განსხვავებით დანარჩენი სკელეტოგენური მეზენქიმისაგან. რომელიც ვითარდება სკლეროტომებისაგან, ე. ი. სომიტების ნაწილებისაგან, რომელთაც, თვით სომიტების (და სპლანქტომის) წარმოშობის შესაბამისად, ენტომეზენქიმა დაარქვეს. კაშჩენკოს და პლატის შეხედულება ვისცერალური ჩონჩხის მასალის გენეზისზე მეოცე საუკუნის პირველ ნახევარში ექსპერიმენტულადაც დადასტურდა. სტოუნმა და რავენმა ამფიბიების (აქსოლოტლის) ემბრიონს ნეირულის სტადიაში ცალ მხარეზე ამოკვეთეს ნერვული ნაოქის წინა ნაწილი. როცა ასეთი ემბრიონიდან ლარვა განვითარდა, მას, სხვა დეფექტებთან ერთად, ოპერირებულ მხარეზე არ აღმოაჩნდა ვისცერალური ჩონჩხი და ტრაბეკულა. ყველა ეს ცნობა აშკარად მოწმობს, რომ ვისცერალური რკალებს წარმოშობით ნექნებთან საერთო არა აქვთ რა. რაც შეეხება დორსალურ მეზოდერმას (სომიტურს), მისი მეტამერიულობის სრული უარყოფაც უმართებულო იყო. სელაქიების

ემბრიონების შესწავლისას ჯერ კიდევ ბალფურმა თავის ქორდალურ ნაწილში აღმოაჩინა რამდენიმე თავისებური, ღრუიანი წარმონაქმნი, რომელსაც მან თავის ღრუები ("head cavities") უწოდა. შემდეგ, ისევე სელაქიებში, ფან ვეიჰმა 9 ასეთივე წარმონაქმნი აღწერა და, თანაც დაადგინა, რომ ისინი საგრძნობლად რედუცირებულ, მაგრამ მაინც ნამდვილ სომიტებს წარმოადგენენ. იგივე დაადასტურა დორნმაც. სომიტები აღმოაჩნდა ამფიბიებსაც, კუებსაც და სხვა ცხოველებსაც, თუმცა სხვადასხვა რაოდენობით. როგორც ზემოთ ვნახეთ, თავის სომიტები, ისევე როგორც ტანისა, დიფერენცირდებიან მიოტომად და სკლეროტომად, რომელნიც მუსკულატურას და ჩონჩხის (ქორდალური ქალას) მასალას იძლევიან. სევერცოვის გამკვლევებით დადასტურდა, რომ ქორდალური ნევროკრანიუმის (ბაზალური ფირფიტის) კიდებს აშკარად ეტყობა დიპლოსპონდილიის ნაშთებიც კი: აქ პატარა ქიმები ზემოთ მიმართული. თანაც თვითეულ სეგმენტზე ორორი ასეთი ქიმი მოდის, რომელთაგან წინა უფრო პატარაა ხოლმე, ისევე, როგორც ხერხემალში. გარდა ამისა, ზოგჯერ ხდება ქალას კეფის ნაწილზე მალეების რკალების უშუალოდ მიზრდა (ე. წ. კეფის რკალები) და მთელი მალეების მიერთებაც კი. მაგალითად, ზუთხისნაირთა ქალაზე მიზრდილია რამდენიმე მალის ნევრალური რკალები, თავისი წვეტიანი მორჩებითურთ. ერთი ან ორი კეფის რკალი ბევრ ხერხემლიანს გააჩნია. ძელოვან თევზებს სრულ ასაკშიც კარგად ეტყობათ ზოგჯერ მოზრდილი პირველი ტანის მალა. დიპნოებს კი ქალას კეფის ნაწილთან ერთი წყვილი მოზრდილი „თავის ნეკნიც“ კი აქვთ მიკავშირებული. ამრიგად, თუმცა გეგენბაური სამართლიანად უარყოფდა ქალას შემადგენლობაში მალეების არსებობას და სრულასაკოვანი ცხოველის ქალას სეგმენტირებულობას, მის მიერ თავის მეტამერულობის უარყოფა, ისევე როგორც სპლანქნოტომური მეზოდერმის სეგმენტაციის (ბრანქიომერიის) პირველადი მეტამერულობის ნაშთად მიჩნევა, მცდარი იყო; მისი მთავარი შეცდომა ის იყო, რომ იგი იკვლევდა მხოლოდ დეფინიტიურ ქალას და არ იყენებდა ემბრიოლოგიურ საბუთებს, რომელთა ღირსებასაც, ფილოგენიური საკითხების გამოკვლევის საქმეში, სხვათა შორის, იგი ერთობ სკეპტიკურად უყურებდა.

თავის მეზოდერმის დიფერენცირების და ქალას ემბრიონალური განვითარების შესწავლის საფუძველზე, რაშიც უდიდესი ღვაწლი მიუძღვით ბალფურს, ფან ვეიჰს, დორნს, სევერცოვს და მის წინააღმდეგ, შეიქმნა თავის მეტამერიის და კერძოდ, ქალას წარმოშობის ემბრიოლოგიური მოძღვრება, რომელიც

შელსაც, ძირითადად, უკვე გავეცანით მეზოდერმის დიფერენცი-
რების საკითხის განხილვისას. ეს მოძღვრება, რომელიც დღეს
საბოლოოდ აღიარებულია, მოკლედ ასე წარმოგვიდგება. ნევრო-
კრანიუმის ქორდალური ნაწილი ხერხემლის წინა ნაწილის რამ-
დენიმე მალის (9—11) გარდაქმნის პროდუქტია. ეს გარდაქმნა
სხეულის წინა ბოლოზე მთავარი რეცეპტორების კონცენტრა-
ციით განპირობებული თავის ტვინის ჩამოყალიბების შედეგია.
ე. ი. ტვინის წინა ნაწილის პროგრესული განვითარების შედეგი-
თავის ტვინის და რეცეპტორული ორგანოების ძლიერმა განვი-
თარებამ და, ამავე დროს, მათმა დიდმა სისათუთემ განაპირობა-
მათი საცავი მთლიანი და მკვიდრი ჩონჩხის კოლოფის განვითა-
რება. მაგრამ ტვინისა და ქორდისადმი ჩონჩხის მიმართება და,
აგრეთვე, განვითარების ძირითადი წესი, ხერხემლისათვის დამა-
ხასიათებელი, აქ შენარჩუნებულია. ქალას ქორდალური ნაწილიც
ვითარდება სომიტებისგან. ამრიგად, თავის მეტამერიულობა
აღრეულ სტადიებში აშკარადაა გამოხატული. მაგრამ, ტვინის
დაცვის ფუნქციის შესაბამისად, ამ სომიტების სკლეროტომები-
დან წარმოქმნილი მეზენქიმიდან ვითარდება უკვე დაუსეგმენტე-
ბელი ქალა, რომელსაც მხოლოდ სეგმენტაციის (დიპლოსპონდი-
ლიის) ნიშნებიღა ეტყობა უმდაბლესი ხერხემლიანების ქონდრო-
კრანიუმში. ცხადია, რომ მთლიანი, მკვიდრი ხრტილოვანი თუ
ძვლოვანი კოლოფი უკეთეს საცავს წარმოადგენს, ვიდრე მრავ-
ალელებენტოვანი დანაწევრებული ჩონჩხი. ამასთან დაკავშირე-
ბით, ქალად გარდაქმნილი ხერხემლის ეს ნაწილი მოძრაობას და
დრეკადობას კარგავს, რის შესაბამისადაც თავის სომიტების
მიოტომები ძლიერ რედუცირდებიან. ტვინის მოცულობის ძლი-
ერი გადიდების შესატყვისად კი ამ სომიტების სკლეროტომები,
ტანის სკლეროტომებთან შედარებით, გადიდებულია. ლეფინიტი-
ური ხრტილოვანი თუ ძვლოვანი ქალა მეტამერიულობის ნიშნებს
სრულიად აღარ იჩენს, მაგრამ უმდაბლეს ხერხემლიანებს ზოგჯერ
ემჩნევათ ხერხემლის წინა მალეების ხარჯზე ქალას კეფის ნაწილის.
განვრცობა: ხრტილძვლოვან და სრულძვლოვან თევზებს ხშირად
ახასიათებს მალეების რკალების ან მთელი მალეების მიჩწყმა.
ქალაზე, ორსუნთქვიანებს კი, როგორც აღინიშნა, ნეკნების ერთი
წყვილის მიზრდაც კი, მალეების ეს მიერთება ქალაზე თევზებში
მიტომბა შესაძლებელი, რომ მათ მოძრავი კეფისეული შესახსრება-
არა აქვთ.

ვისცერალური ჩონჩხი გაჩნდა სულ სხვა მიზეზებით და
სხვა მასალიდან, ნევროკრანიუმზე ბევრად აღრე. იგი განვითარდა
ექტომეზენქიმიდან, როგორც ლაყუჩების ჩონჩხი, რომლის დანი-

შნულება იყო სალაყურე ნაპრალები მუდამ გაშლილ მოუქეცავ მდგომარეობაში შეკალება. ამ მარტივი ფუნქციის შესაბამისად, ჩონჩხი მარტივი იყო და, სვეერცოვის თანახმად, ქალიანთა წინაპრებს ვისცერალური რკალები მთლიანი, დაუნაწევრებელი ჰქონდათ. როდესაც ამ ბენთოსურმა ნელამოდრავმა ცხოველებმა აქტიური ნექტონური ცხოვრება იწყეს, ნივთიერებათა ცვლის პროცესების გაინტენსიურების შესაბამისად, საჭირო შეიქნა მუსკულატურით აღჭურვილი მოძრავი ბრანქიალური აპარატის ქონა, რასაც ბრანქიალური რკალების დანაწევრება მოყვა (უნდა აღინიშნოს, რომ ზოგი მკვლევარი, მაგალითად, ემელიანოვი, საერთოდ, არ ცნობს მთლიანი სკელეტური ნაწილების დანაწევრების შესაძლებლობას და, ამრიგად, ამ პროცესსაც უარყოფს). ყბიანი ნერხემლიანების წინაპრების ჩამოყალიბებისას, როცა მათ ონაერული ცხოვრება იწყეს, ერთმა წინა სალაყურე რკალთაგანმა თავისი პირველადი ფუნქცია დაკარგა, მსხვერპლის შიტაცების ორგანოდ — ყბებად გადაიქცა. სალაყურე ფუნქცია დაკარგა მისმა მომდევნო რკალმაც (ჰიოიდურმა), რომელიც იქცა სალაყურე რკალების ყბებთან და ყბების ნევროკრანიუმთან დამაკავშირებელ ელემენტად, რადგანაც ყბების ფუნქციის ინტენსიფიკაციისათვის მათ მყარი საყრდენი სჭირდებოდათ. ამ მომენტიდან ნევროკრანიუმი ახალ, ყბების საყრდენის ფუნქციას იძენს და ამიერიდან ორი ერთმანეთისგან სრულიად დამოუკიდებლად და სხვადასხვა მასალიდან წარმოშობილი სკელეტური ნაწილი (ნევროკრანიუმი და ვისცერალური ჩონჩხი) ფუნქციონალურად მკიდროდ უკავშირდება ერთმანეთს და შემდეგ ევოლუირებს როგორც ერთიანი სისტემა — ქალა.

როდესაც ჩვენ აქამდე ნევროკრანიუმის და ვისცერალური ქალას წარმოშობას ვეხებოდით, ვგულისხმობდით არა მთელ ნევროკრანიუმს, არამედ მხოლოდ მის ქორდალურ განყოფილებას, ე. ი. ნაწილს, რომელიც პარაქორდალური ნერვებიდან ვითარდება. მაგრამ ქალას წარმოშობის პრობლემა ამით არ მთავრდება. ფრიად სერიოზულ ამოცანას წარმოადგენს ნევროკრანიუმის ფუძის მეორე მთავარი განყოფილების, ე. ი. მისი პრექორდალური ნაწილის გენეზისის გამორკვევა. როგორც ცნობილია, ეს ნაწილი ონტოგენებში ვითარდება ქორდის წინაბოლოს წინ გაჩენილი ლუწი ნერვიდან, რომლებიც წინა და შუატვინის ფუძესთანაა და მათ საყრდენს ქმნის. ცხოველების უმრავლესობას აქ ნერვების ერთი წყვილი უვითარდება, რომელთაც ტრაბეკულებს უწოდებენ. მაგრამ ზოგჯერ (მაგ., სელაქიები) ტრაბეკულების უკან კიდევ ერთი პატარა ნერვების წყვილია

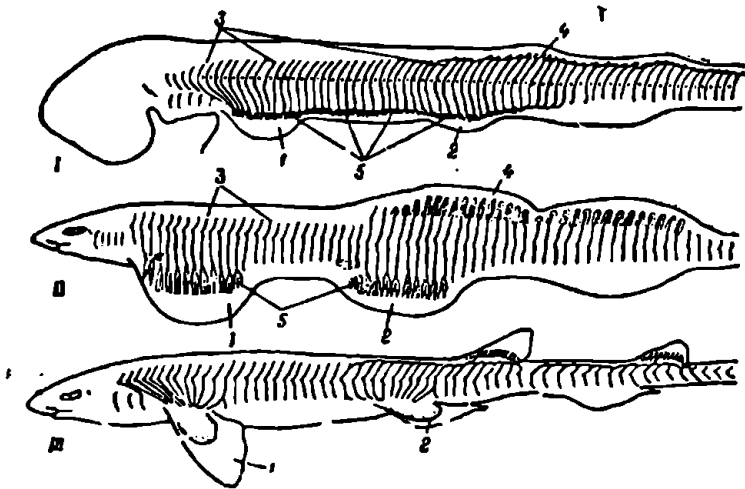
(პიპოფიზის მახლობლად), რომლებსაც პოლარულ ხრტილებს ეძახიან. ამ გარემოებამ, რომ პრექორდალური ნევროკრანიუმის ნერვებს ქორდისადმი ისეთივე მიმართება არა აქვთ, როგორც ქორდალურ ნაწილს, აღრევე შვა მოსაზრება მათი განსხვავებული წარმოშობის შესახებ. ეს მოსაზრება განმტკიცდა მას შემდეგ, რაც სევერცოვმა დაადგინა, რომ ციკლოსტომებს ტრაბეკულები არ გააჩნიათ. აშკარაა, რომ პრექორდალური (ტრაბეკულარული) ნაწილი ქალას ყველაზე ყრმა ნაწილია, გაჩენილი ბევრად უფრო გვიან ქორდალურ ნაწილზე და, მით უფრო, ვისცერალურ ჩონჩხზე. მისი გაჩენის მიზეზიც სრულიად ცხადია: იგი ჩამოყალიბდა წინა და შუა ტვინის პროგრესული განვითარების შესაბამისად, როგორც მათი საყრდენი. სევერცოვი, ფან ვეიპი, გუდრიჩი და ბევრიც სხვა თვლიან, რომ ქალას ეს ნაწილი გაჩნდა ახლად და მისი ჰომოლოგი სელაქიების წინაპრებს არ აქონიათ. მეორე მხრით, სხვა მკვლევრები ტრაბეკულების წარმოშობას ვისცერალურ ჩონჩხს უკავშირებენ. ჯერ კიდევ ტომას პაქსლიმ გამოთქვა მოსაზრება, რომელსაც შემდეგ კაშჩენკო და პლატი მიემხრნენ და ახლა ალისი და დე ბირი ავითარებენ. ამ შეხედულების თანახმად, ტრაბეკულები წარმოადგენენ პრემანდიბულარული ვისცერალური რკალის ფარინგეალურ ელემენტს (ხოლო პოლარული ხრტილები — მანდიბულარული რკალის ასეთსავე ელემენტს), რომლებმაც ყბების ჩამოყალიბებისას თავისი პირველადი ფუნქცია დაკარგეს. ეს ელემენტები აღმოჩნდნენ რა ტვინის წინა განყოფილებების ქვეშ, რომლებიც ამ დროს პროგრესულად ვითარდებოდნენ, გამოადგნენ მათ საყრდენად, შეიცვალეს ფუნქცია და ქალას განუყოფელ ნაწილად იქცნენ. ეს თეორია დასტურდება მთელი რიგი ფაქტებით. შტოერმა და პლატმა დაადგინეს, რომ ტრაბეკულების ნერვები ისევე განსხვავდებიან უჯრედების სიდიდით და ყვითრის სიმცირით აქსიალური (სკლეროტომული) მეზენქიმისგან, როგორც ვისცერალური ჩონჩხის მასალა და რომ ისინიც ნერვული ნაოკებიდან წარმოქმნილი ექტომეზენქიმისგან ვითარდებიან. სელაქიების ემბრიონებში მატვეევმა აღმოაჩინა უჯრედოვანი კავშირი ტრაბეკულებისა და ვისცერალური ჩონჩხის ნერვებს შორის. დასასრულ, როგორც ზემოთ ითქვა, როცა სტოუნმა და რავენმა ემბრიონებს ამოკვეთეს ნერვული ნაოკების ნაწილი, ლარვებს ოპერირებულ მხარეზე ვისცერალური ჩონჩხთან ერთად არც ტრაბეკულები აღმოაჩნდათ. ამრიგად, ფაქტების უმრავლესობა მოწმობს, რომ ნევროკრანიუმის პრექორდალური ნაწილი (ტრაბეკულები) ქალას ყველაზე ყრმა

ნაწილია, გაჩენილი ტვინის წინა განყოფილებების პროგრესულ განვითარებასთან დაკავშირებით, რომ იგი ვითარდება იმავე ექტომენჯეტიმისაგან, რომლიდანაც ვისცერალური ჩონჩხი იქმნება. რაც შეეხება ამ ნაწილის ელემენტების ზუსტ ჰომოლოგიზებას წინა ვისცერალური რქალების ფარინგეალურ. ელემენტებთან (ჰაქსლი, ალისი, დე ბირი) იგი დადასტურებულად ვერ ჩაითვლება.

§ 16. კიდურებისა და მათი სარტყლავის განვითარება, აგეზულეზა და მკოლუსი

ფარფლებისა და ხმელეთის ხერხემლიანთა ფეხების („ხუთ-თითა კიდურის“) განვითარებაში ძალიან ბევრი რაპაა საერთო. კიდურების განვითარების პირველ სტადიას წარმოადგენს დაბალი და თხელი კანოვანი ნაოკი, შექმნილი ექტოდერმული ეპითელით და ამოვსებული ნაზი მეზენქიმით. თევზებს აქვთ ლუწი და კენტი ნაოკი. კენტი ნაოკი იწყება თავის უკან და მთელ ზურგს გასდევს გასწვრივ, შემოუვლის კუდს და ბოლოვდება ანალური ხერხელის უკან. იგი თითქმის არაფრით განსხვავდება უქალოთა (ამფიოქსუსის) საფარფლე ნაოკისაგან. ლუწი კიდურების ნერგებიც კანოვანი ნაოკის სახით ჩნდებიან ემბრიონის ვენტრო-ლატერალურ ზედაპირზე. მაგრამ აქ მთლიანი ნაოკი, რომელიც სხეულის მთელ გვერდით ზედაპირს გასდევს გასწვრივ, მხოლოდ სკაროსებს გააჩნიათ. ყველა დანარჩენ ცხოველს, როგორც თევზებს, ისე ხმელეთის ხერხემლიანებს უჩნდებათ წინა და უკანა კიდურების დამოუკიდებელი ნასახები მეტნაკლებად მოკლე ნაოკის სახით: წინა წყვილი სალაყუჩე მიდამოს უკან, უკანა წყვილი კი — მუცელზე, ანალური ხერხელის წინ. თევზებში მანძილი წინა და უკანა კიდურების ნასახებს შორის ადრეულ სტადიებში ბევრად უფრო მცირეა, ვიდრე შემდეგ, როდესაც კიდურის (ფარფლის) ფუძე ძლიერ ვიწროვდება. ხმელეთის ხერხემლიანების კიდურების ნერგები უფრო ბორცვებს გვანან და მათ შორის მანძილი თავიდანვე უფრო მეტია. ლუწი კიდურები, ცხადია, სულაც არ ენერგება მრგვალპირიანებს. კანოვანი ნაოკები (როგორც კენტი, ისე ლუწი), ამფიოქსუსის მსგავსად, თევზების ადრე გამოჩენილ თავისუფლად მცხოვრებ ლარვებს სხეულის ზედაპირის გადიდებისათვის ემსახურებიან, პლანქტონური ცხოვრებისას. კენტი საფარფლე ნაოკი ჯერ კიდევ იმ პროცესებადღე, რომლებიც ქვემოთ იქნებიან განხილული, ცვლილებას განიცდის: იგი თავდაპირველად მთელ სიგრძეზე თანაბარია, მაგრამ თანდათან მისი ცალკეული უბნები (ზურგის შუა მიდამოში, ანა-

ლური ხერხელის უკან, კუდის ირგვლივ) უფრო მაღლდება და ცალკეული კენტი ფარფლის ნასახებს ქმნის (ზურგისას, კუდისას და ანალურისას), შუალედებში კი ნაოკის განვითარება ჩამორჩება და ნაოკი თანდათან რედუცირდება.

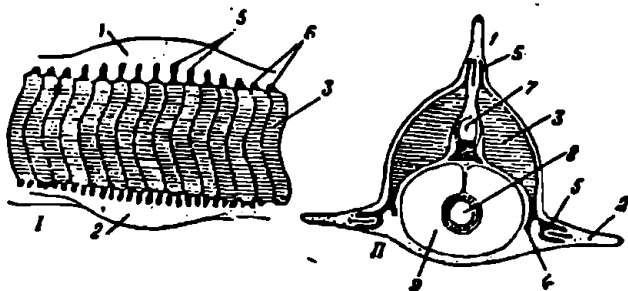


სურ. 54. ფარფლების განვითარება

1. მკერდის ფარფლი, 2. მუცლის ფარფლი, 3. მიოტომები,
4. კუნთოვანი კვირტები, 5. აბორტიული კვირტები.

განვითარების შემდგომი ეტაპი იწყება კიდურების მუსკულატურის ნერგების გაჩენით. თითოეული მიოტომის კიდებზე ჩნდებიან წვეთისებრი მოკლე და მსხვილი გამონაზარდები, რომელთაც მუსკულოვანი ანუ კუნთოვანი კვირტები ჰქვიათ. მათ, ისევე როგორც ამ სტადიაში თვით მიოტომებს, ეპითელური კედელი აქვთ და ისინი შეიცავენ პატარა ღრუს, რომელიც თითოეული მიოტომის ღრუს გაგრძელებაა. კუნთოვანი კვირტები წყლის ხერხემლიანთ უვითარდება როგორც მიოტომების ღრუსალურ კუთხეზე (კენტი ფარფლების ნერგებისათვის), ისე მათ ვენტროლატერალურ კუთხეზე (ლუწი ფარფლების ნერგებისათვის). ამასთან, სელაქიებს ყოველი მიოტომის ვენტროლატერალურ კუთხეზე ორ-ორი კუნთოვანი კვირტი უჩნდებათ: წინა და უკანა (დიპლოსპონდილიის ანარეკლი). კუნთოვანი კვირტები თანდათან იზრდებიან, გრძელდებიან და შეიქრებიან კანოვან ნაოკში. კენტი კიდურის კანოვან ნაოკში ამის გამო იქმნება კუნთოვანი კვირტების ორი მწკრივი: ერთი — შექმნილი მარჯვენა ნახევრის მიოტომებისაგან, მეორე კი — მარცხენა ნახევრის მიო-

ტომებისაგან. ლუწი კიდელების კანოვან ნაოკში იქმნება კუნთოვანი კვირტების ერთი (პორიზონტალური) მწკრივი, მაგრამ თვითეული კვირტის პორიზონტალურ სიბრტყეში შუაზე გაყოფის შედეგად, აქაც ორი მწკრივი ჩნდება: დორსალური და ვენტრალური. კუნთოვანი კვირტები ვითარდებიან არა მარტო იმ მიდამოში, სადაც მომავალში კიდეური იქნება, არამედ საგრძნობლად უფრო ვრცელ მანძილზე (წინაც და უკანაც). მაგრამ ისინი უფრო მცირე ზომისანი არიან. შემდეგ კიდეურის ნერვის უახლოესი კვირტების მასალა თვით კიდეურის ნერვში შეიზიდება, უფრო დაშორებულნი კი ატროფირდებიან. ასეთ კუნთოვან კვირტებს



სურ. 55. ფარფლების განვითარების ადრეული სტადიები

I. გვერდითი ხედი, II. განივი კრილი.

1. ხერგის ფარფლი, 2. მეულის ფარფლი, 3. მიოტომი, 4. მისი ვენტრალური გამოწარმის, 5. კუნთოვანი კვირტები, 6. აბორტიული კვირტები, 7. ნერვული ლულა, 8. ნაწლავი, 9. ცელომი.

აბორტიული კვირტები ჰქვიათ. ხმელეთის ხერხემლიანთა კიდეურების მუსკულატურის შექმნაში მიოტომების ძალიან მცირე რიცხვი მონაწილეობს (ჩვეულებრივ 5-მდე, ზოგჯერ კი 8-მდე). ასე რომ, კიდეურების ნერვებს შორის შუალედში მყოფი მიოტომები კიდეურის კუნთების მასალას სულაც არ იძლევა. შემდეგში ყველა კუნთოვანი კვირტები წყდება მიოტომებს, კარგავენ ღრუსა და კედლის ეპითელურ სტრუქტურას და განეწყობა უჯრედოვანი მასის ორი ჯგუფის სახით: კენტი ფარფლების ნასახებში — მარჯვენა და მარცხენა ჯგუფად, ლუწი კიდეურებში — დორსალურ და ვენტრალურ ჯგუფად.

განსაკუთრებით საყურადღებოა ის ცვლილება, რომელიც ახასიათებს კიდეურების მუსკულატურის განვითარების ამ ადრეულ სტადიას ზოგ ჯგუფში. უმაღლესი ძელოვანი თევზებისა და ხმელეთის ხერხემლიანების კუნთოვანი კვირტების დაშლა მიოგენურ ქსოვილად ძალიან ადრე, კანოვან ნაოკში მათ ჩაზრდამდე

ხდება. დიპნოებში და ხმელეთის ხერხემლიანებში თვით კვირტებ-
აღარც კი ვითარდებიან, არამედ მიოტომიდან ხდება უჯრედების
მიგრაცია, შესახლება კანოვან ნაოქში და ორ (დორსალურ და
ვენტრალურ) ჯგუფებად განწყობა. ყველა ამ პროცესის შედეგად
კიდეურების ნერგებში წარმოიქმნება ემბრიონალური კუნთოვანი
ბოქკოების ორი ფენა: დორსალური და ვენტრალური. პირველი
მათგანი შემდეგ დიფერენცირდება კიდეურის გამშლელ კუნთებად,
მეორე კი — მომხრელებად.

განვითარების შემდეგ საფეხურზე კიდეურის ნასახში იწყება
სკელეტოგენური მეზენქიმიის იმიგრაცია. კენტი კიდე-
ურების ნასახებში (კულის ფარფლის გარდა) იჭრება ექტომეზენ-
ქიმა, წარმოშობილი განვილიონური ფირფიტის მასალიდან (რო-
გორც ვენტრალური ჩონჩხისა და ტრაბეკულების მეზენქიმა).
კულის ფარფლის ჩონჩხის მომცემი მასალა ვითარდება სკლერო-
ტომებიდან. ლუწი კიდეურების მეზენქიმა კი სპლანქტომიურ
მეზენქიმად ითვლება. კიდეურების ნასახებში იმიგრირებული მეზენ-
ქიმა იჭრება იქ უკვე არსებული მუსკულატურის ნერგებს შორის
(კენტი კიდეურის ნასახში — ემბრიონალური კუნთოვანი ბოქკოე-
ბის მარჯვენა და მარცხენა ფენას შორის, ლუწი კიდეურის ნასა-
ხებში კი დორსალურსა და ვენტრალურ ფენას შორის). ამ მეზენ-
ქიმიდან შემდეგ კიდეურების ჩონჩხის ელემენტები ვითარდებიან.
კენტი კიდეურებისაგან განსხვავებით, ლუწი კიდეურებში (როგორც
წყლის, ისე ხმელეთის ხერხემლიანებში) სკელეტოგენური მეზენ-
ქიმა საკუთრივ კიდეურიდან შეიჭრება ტანის კედელშიაც, სადაც
შემდეგ მისგან კიდეურების სარტყლების ელემენტები დიფერენ-
ცირდებიან.

განვითარების პროცესში მნიშვნელოვან ცვლილებებს განი-
ცდის ფარფლის ფუძის ხასიათი და ფარფლის მდებარეობა.
როგორც ზემოთ ითქვა, თავდაპირველად ფარფლის
ნერგი ფრიად ფართოფუძიანია (ევრიბაზალური), მაგრამ
შემდეგ მისი ფუძის უკანა ბოლოში იწყებს განვითარებას ე. წ.
მეტაპტერიგიალური ნაქდევი (incisura metapterygio-
idea), რომლის თანდათან განვითარებით ფარფლის ფუძე სულ
უფრო ვიწროვდება და სთენობაზალური ხდება. პრიმიტი-
ულ სელაქიებს ფარფლები დეფინიტიურ მდგომარეობაშიც ევრი-
ბაზალური ჰქონიათ. უმაღლეს სელაქიებსაც მეტაპტერიგიალური
ნაქედვი შედარებით სუსტად აქვთ განვითარებული, ნამდვილი
თევზების ფარფლები კი ყოველთვის სთენობაზალურია. ევრიბა-
ზალური ფარფლის სთენობაზალურით შეცვლას დიდი მნიშვნე-
ლობა აქვს: ცხადია, რაც უფრო ფართო ნაწილითაა თავისუფალ

და რაც უფრო მცირე ზედაპირითაა მიმაგრებული ფარფლი, მით უფრო მოძრავია იგი. რაც შეეხება ფარფლის მდებარეობას, იგი როგორც ითქვამს, პირველად პორიზონტალურია. ასეთ პორიზონტალურ მდებარეობას ხრტილოვანი თევზების ფარფლი ბოლომდე ინარჩუნებს, ემსახურება სხეულის ზედაპირის გადიდებას და სიღრმის საკმის ფუნქციას ასრულებს (აგრეთვე, ნაწილობრივ ფსკერზე დასაყრდენის ფუნქციას). სხვა თევზებში კი ფარფლის მდებარეობა იცვლება: იგი თითქოსდა აიკეცება ისე, რომ ფარფლის წინა (პრეაქსიალური) კიდე ზედა კიდედ იქცევა. უკანა (პოსტაქსიალური) კიდე — ქვედა კიდედ, დორსალური ზედაპირი — შიდა (ტანისკენ მიმართულ) ზედაპირად, ხოლო ვენტრალური ზედაპირი — გარეთა ზედაპირად. ამ ცვლილების შედეგად ფარფლი ვერტიკალურ მდებარეობას ლებულობს და საკმაოდ მკიდროდ ეკვრის ტანს. ასეთი ფარფლები, რომელთაც მობრუნების უნარი გააჩნიათ და რომლებიც მოძრაობის რეგულაციას (მიმართულების შეცვლას) ახდენენ, აქვს სხივფარფლიანთა (Actinopterygii) უმრავლესობას. ფარფლის მდებარეობა არ ეცვლება ფუნჯფარფლიანებს, მრავალფარფლიანებს და ორსუნთქვიანებს (Crossopterygii, Polypteri, Dipnoi). ამ ცხოველების ფარფლების ფუძე ვიწროა, მაგრამ ძალიან მსხვილი და ხორციანი, ქიკვებით დაფარული; ასეთი ფარფლები უმთავრესად თხელი, შამბიანი წყალსატევების ფსკერზე ცოცვისას საყრდენის ფუნქციას ასრულებენ.

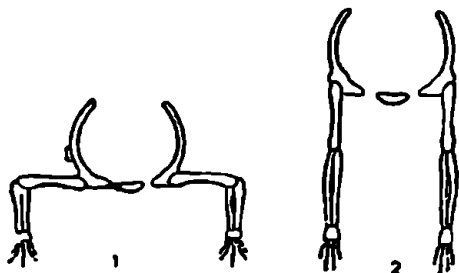
ზემოთ აღწერილი მორფოგენეზული პროცესების მიმდინარეობას ხმელეთის ხერხემლიანების კიდურებშიც თან ახლავს ნასახის ინტენსიური ზრდა და ფორმის შეცვლა. კიდურის ფუძე აქროგორც ითქვამს, თავიდანვე არაა ფართო (ევირბაზალური), მაგრამ შემდეგ იგი კიდევე უფრო მეტად ვიწროვდება. კიდურის ნერგის დისტალური ნაწილი ბოლომდე საკმაოდ ფართოა და, თანაც, თანდათან იგი გაბრტყელებას განიცდის. კიდური, ზრდის გამო, დაბალი და მსხვილი ბორცვიდან ლებულობს მოკლე ნიჩბის სახეს, რომელიც რამდენადმე მოლუნულია წინისკენ. შემდეგ ის ნაწილი, რომელიც გაფართოებულ დისტალურ ნაწილს აკავშირებს ტანთან, თანდათან სულ უფრო გრძელდება და თანაც ნადრეკი, დაახლოებით მის შუაზე, უფრო მკვეთრად გამოისახება. ამ სტადიაში უკვე გამოსახულია ტაპიური კიდურის ყველა მთავარი ნაწილი: პროქსიმალური ნაწილი (ტანთან მიმაგრების ადგილიდან ნადრეკამდე) სტილოპოდიუმია, მომდევნო ნაწილი (ნადრეკიდან დისტალურ გაფართოებამდე) — ზევგოპოდიუმში, თვით-ეს დისტალური გაგანიერება კი თათია ანუ ავტოპოდიუმში.

ნადრეკი, რომელიც სტილოპოლიუმსა და ზევგოპოდიუმს შორის იმყოფება, შესებაბამება დეფინიტიური წინა კიდურის იდაყვს და უკანა კიდურის მუხლს. ამასთან, გაფართოებულ ნაწილს, ე. ი. ავტოპოდიუმს, კიდებზე უფითარდება პატარა ქიმები (იმდენი, რამდენი თითიც აქვს ამა თუ იმ ცხოველს), რომლებიც თანდათან იზრდებიან და თითებად ვითარდებიან. ამის შედეგად თვით ავტოპოდიუმი (თათი) დიფერენცირდება პროქსიმალურ მოკლე ნაწილად, რომელსაც ბაზიპოდიუმი ჰქვია და დისტალურ განყოფილებად, რომელიც აკროპოდიუმად იწოდება.

ტანის მიმართ მდებარეობით ხმელეთის ხერხემლიანის კიდური მნიშვნელოვნად განსხვავდება ფარფლისაგან. აქ (და აგრეთვე ორგვარადმსუნთქავეებში) კიდურის ნასახის პირველადი წინა კიდე ქვედა კიდედ იქცევა და, შესაბამისად, უკანა კიდე — ზედა კიდედ. ამის შედეგად, ნასახის დორსალური ზედაპირი საბოლოოდ კიდურის გარეთა ზედაპირს ქმნის. ვენტრალური ზედაპირი კი — შიგნითას. ამიტომაც თუ თევზი ფარფლის უკნისკენ მოქნევისას ტანს ფარფლის დორსალური ზედაპირით ეხება, ხმელეთის ხერხემლიანებში პირიქით ხდება: უკან მოქნეული კიდური ტანს თავისი ვენტრალური ზედაპირით შეეხება. თვით ხმელეთის ხერხემლიანებში კიდურის დეფინიტიური მდებარეობის მიხედვით საგრძნობი განსხვავებაა. უმდაბლეს ფორმებში სტილოპოდიუმი მიმართულია განზე, თითქმის ტანის ლერძის პერპენდიკულარულად. ზევგოპოდიუმი წინა კიდურში — ოდნავ წინ და ქვემოთ, უკანაში კი — ოდნავ უკან და ქვემოთ. ავტოპოდიუმი მიმართულია განზე და წინ. უმაღლეს ფორმებში (ძუძუმწოვრები, ფრინველების უკანა კიდური) სტილოპოდიუმი ეკერის ტანს და მიმართულია: წინა კიდურში ქვემოთ და უკან, უკანა კიდურებში კი — ქვემოთ და წინ. ზევგოპოდიუმი მიმართულია: წინა კიდურში ქვემოთ და წინ, უკანა კიდურში კი — ქვემოთ და უკან. ავტოპოდიუმი მიმართულია წინისკენ და მის მორფოლოგიურად წინა კიდე (I თითი) შიგნითკენ (ტანისკენ) იმყოფება. თუ უმდაბლეს ფორმებს კუთხვ სტილოპოდიუმსა და ზევგოპოდიუმს შორის გარეთკენ ჰქონდათ მიქცეული, უმაღლესების წინა კიდურში იდაყვი მიქცეულია უკან; უკანა კიდურში კი მუხლი — წინ. ამრიგად, მთელი კიდური საგიტალურ სიბრტყეშია. განსხვავება წინა და უკანა კიდურის მდებარეობაში განპირობებულია თვითვეული კიდურის ფუნქციით: სიარულისას წინა კიდური მოიზიდავს სხეულს, უკანა კიდური კი უბიძგებს მას.

ცხადია, კიღურის იმ გარეგნულ ცვლილებებთან ერთად, რომელიც ჩვენ აქ აღწერეთ მასში უმნიშვნელოვანესი მორფოგენეზული პროცესებიც ხდება. ერთ-ერთი ამ პროცესთაგანი კიღურის ჩონჩხის განვითარებით გამოიხატება. მუსკულატურის იმ

ორ ფენას შორის, რომელიც კიღურების ნერგებში მიოტომური მასალის შემოზრდის გზით წარმოიქმნება, როგორც ვიცით იმყოფება სკელეტოგენური მეზენქიმა. სწორედ ამ მეზენქიმაში, მისი შემქვიდროების გზით, ჩნდებიან ჩონჩხის ცალკეული ელემენტების ნერგები, რომლებიც შემდეგ ხრტილდებიან და, ბოლოს (ძვლოვანი ჩონჩხის მქონე ფორმებში) ძვლით



სურ. 56. ტანისა და კიღურების განწყობის სქემა

1. ხმელეთის პრიმიტიული ხერხემლიანი,
2. ძუძუმწოვარი.

ნაცვლდებიან. კიღურის ჩონჩხი ორ ფუნქციას ასრულებს. ერთი მხრით, იგი თვით კიღურის კარკასს ქმნის, რომელიც მას თავისი ფუნქციის შესრულების საშუალებას აძლევს, მეორე მხრით კი, აკავშირებს კიღურს ტანის ჩონჩხთან და, ამრიგად, კიღურის საყრდენს წარმოადგენს. კენტ კიღურში ამ ორივე ფუნქციას ერთი და იგივე ელემენტები ასრულებენ, ლუწ კიღურებში კი (როგორც ლუწ ფარფლებში, ისე ხუთთითა კიღურებში) ჩონჩხი, შესაბამისად, ორ განყოფილებადაა დიფერენცირებული და შეიცავს თავისუფალი კიღურების ჩონჩხსა და კიღურების სარტყლებს. სარტყლები, როგორც ჩანს, უფრო გვიანი შენაძენია და ონტოგენეზშიც ისინი საჩონჩხე მასალის კიღურიდან ტანში შეზრდის გზით ვითარდებიან. თვით წინა კიღურებიცა და, შესაბამისად, წინა სარტყელი, წყლის ხერხემლიანებში ყოველთვის უფრო ძლიერაა განვითარებული, ვიდრე უკანა კიღური და მისი სარტყელი. ხმელეთის ხერხემლიანებს კი, რომელთაც კიღურები უკვე მთავარ სალოკომოციო ორგანოდ აქვთ ქცეული, უკანა კიღურიც თავისი სარტყლითურთ პროგრესულად უვითარდებათ.

წინა სარტყელი, რომელსაც ჩვეულებრივ მკერდის ანუ მხრის სარტყელს უწოდებენ, ორ განყოფილებას შეიცავს: დორსალურსა და ვენტრალურს. სელაქიებს ეს ორი ნაწილი გან-

ცალკეეებული არა აქვთ და მათ შორის საზღვარზე ნადრეკი გააჩნიათ, რომელსაც თვით კიდურის ჩონჩხი ემაგრება. უკვე უმაღლეს სელაქიებში მარჯვენა და მარცხენა სარტყლის ვენტრალური ბოლოები ერთმანეთს უკავშირდება და, არსებითად, ნამდვილი სარტყელი მხოლოდ აქ იქმნება. სარტყლის თითოეული ნახევრის დორსალურ და ვენტრალურ განყოფილებაში ძელოვანი ჩონჩხის მქონე ფორმებს დამოუკიდებელი გაძვლებები უფითარდებათ, მხოლოდ ზოგჯერ (ამია) იგი გაუძვლებელი რჩება.

სარტყლის დორსალური განყოფილების გაძვლებით იქმნება ბეჭის ძვალი (scapula), რომელიც ყველა ძვლიან ხერხემლიანს გააჩნია, თუმცა თევზების ბეჭის ძვლისა და ხმელეთის ხერხემლიანთა ბეჭის ძვლის ჰომოლოგიურობა დღეს საეკვოდ ითვლება. ამფიბიებს იგი, ჩვეულებრივ, მხოლოდ ნაწილობრივად აქვთ გაძვლებული. ამნიონიანთ ბეჭის ძვალი განსაკუთრებით კარგად აქვთ განვითარებული, თუმცა ფორმით იგი ძლიერ ვარიირობს. ძუძუმწოვრების ბეჭის ძვალი ფართო, სამკუთხა ფირფიტას წარმოადგენს, რომელიც გამაგრებულია სხეულის მუსკულატურაში. მას გასწვრივ მაღალი ქედი გასდევს (crista scapulae), რომელიც წინა მძლავრი მორჩით ბოლოვდება (acromion). მათ ემაგრება კუნთები. სუსტად განვითარებული აკრომიონი გააჩნიათ უკვე კუებს და თერიოდონტებს. სარტყლის ვენტრალური განყოფილება ჩვეულებრივ ორ გაძვლებას ქმნის, რომელნიც ხვრელით ან ამონაკვეთითაა ერთმანეთისგან გამოიჯნული. უკანა მათგანს ყორნისებრი ძვალი ანუ კორაკოიდი ეწოდება (coracoideum), წინას კი ყორნისწინა ანუ პროკორაკოიდი. პროკორაკოიდი ხშირად ხრტილოვანი რჩება. ზოგჯერ გაუძვლებელია კორაკოიდის წინა ბოლოც (ეპიკორაკოიდული ხრტილი). სრულიად გაუძვლებელი აქვს იგი ზოგ კუდიან ამფიბიას (სირენი). თევზების კორაკოიდების წინა (ვენტრალური) ბოლოები უშუალოდ უკავშირდებიან ერთმანეთს. ხმელეთის ხერხემლიანებში კი სარტყელი იკვრება კორაკოიდების ვენტრალური ბოლოების დაკავშირებით სამკერდე ძვალთან. სამკერდე ძვალს წარმოშობით საერთო არა აქვს რა კიდურის ჩონჩხთან: იგი წარმოიშვა ნეკნების დისტალური ბოლოების გამოცალკეების შედეგად. ამრიგად, ოთხფეხებში კორაკოიდის მეშვეობით მირის სარტყელი უკავშირდება თორაკსის სისტემას. ძუძუმწოვრებში მხრის სარტყლის კორაკოიდული განყოფილება ძლიერ რედუცირებულია. კორაკოიდიც და პროკორაკოიდიც გააჩნიათ მონოტრემატებს. ჩანთოსნებს მხოლოდ სუსტად განვითარებული კორაკოიდი აქვთ, რომელიც ჯერ კიდევ წვდება სამკერდე ძვალს.

პლაცენტრიანებს კი იგი შერჩენიათ ბეჭის ძვლის კორაკოიდული. მორჩის სახით (processus coracoideus). კორაკოიდისა და ბეჭის ძვლის ერთმანეთთან დაკავშირების ადგილას ოთხფეხებს გააჩნიათ სასახსრე ფოსო, რომელსაც თავისუფალი კიდური უმაგრდება.

ბეჭის ძვლის და კორაკოიდის ვარდა, რომლებიც ხრტილის შემნაცვლებელი ძვლებია და პირველად სარტყლად იწოდებიან, წინა სარტყელი ყოველთვის შეიცავს მემბრანულ ძვლებსაც. ეს ძვლები კიდურების ჩონჩხისაგან სრულიად დამოუკიდებლადაა გაჩენილი და მეორეულადაა დაკავშირებული ნამდვილ სარტყელთან. ამიტომაც მათ მეორეული სარტყლის ელემენტებს უწოდებენ. ხრტილძვლოვნებში მათ ჯერ კიდევ კარგად ეტყობათ კანისეული ძვლების დამახასიათებელი ორნამენტი და ისინი ჯერ კიდევ სუსტადაა დაკავშირებული პირველად სარტყელთან. პირველადი სარტყლის შესაბამისად, მეორეული სარტყელიც იყოფა დორსალურ და ვენტრალურ განყოფილებად. ბეჭის ძვალთან დაკავშირებულია კლეითრუმი (cleithrum), რომელიც თევზებს ძალიან კარგად აქვთ განვითარებული. კლეითრუმს უკავშირდება კიდევ რამდენიმე ძვალი (supraclithrale, posttemporale და სხვა), რომლებიც სარტყელს ქალაზე ამაგრებენ. ამრიგად, კიდურის დასაყრდენს თევზებში ქალა წარმოადგენს. ხმელეთის ხერხემლიანებში კლეითრუმი კიდევ გააჩნიათ სტეგოციფალებს, ზოგ კუდიან ამფიბიებს და ზოგ ნამარხ პრიმიტიულ რეპტილიებს. დანარჩენებს კი მთელი სკაპულარული განყოფილების მეორეული (კანისეული) ელემენტები უკვალოდ დაუკარგავთ, სარტყლის ენტრალური (კორაკოიდული) განყოფილების მეორეული ელემენტია ლავიწი (clavicula). იგი გააჩნია ხეობელიანთა უმრავლესობას, არა აქვს მთელძვლოვან და სრულძვლოვან თევზებს, კუდიან ამფიბიებს, ნიანგებს და იმ ძუძუმწოვრებს, რომლებიც სპეციალიზებულ, ერთგვაროვან მოძრაობას ასრულებენ ლოკომოციისას, კერძოდ, ჩლიქოსნებს, ვეშაპებს, სირენებს, ზოგ მტაცებლებს. თევზებში (რომელთაც იგი გააჩნიათ) ლავიწი მეორე მხრის ლავიწს უკავშირდება შუა ხახზე. რეპტილიებში მათ ეპისტერნუმი აკავშირებს (რომელსაც წარმოშობით არათფერი აქვს საერთო თვით სარტყელთან). ფრინველებსა და ძუძუმწოვრებში იგი სამკერდე ძვალს ემაგრება და, ამრიგად, ისიც თორაქსის სისტემაში შედის. ამასთან, ძუძუმწოვრებში, კორაკოიდის რედუქციის გამო, ლავიწი ერთადერთი ელემენტია, რომელიც სარტყელს სამკერდე ძვალთან აკავშირებს. უნდა ითქვას, რომ ზღვი ცნობით, განვითარებისას ძუძუმწოვრების ლავიწი იმატებს თავისებური, ნაკლებად დიფერენცირებული ხრტილოვანი მასების

ხარჯზე (კოელიყერი). ამიტომაც ზოგიერთი (ა. გოთე, ჰოდმანი) მას შემნაცვლებელ (როგორც ჩანს, პროკორაკოიდის ჰომოლოგიურ) ძვლად თვლის. ამგვამად მიღებულია გეგენბაურისა და სხვათა შეხედულება: ძუძუმწოვრების ლავიწი ითვლება ნემბრანულ ძვლად და სხვათა ლავიწის ჰომოლოგად.

უკანა კიდურების სარტყელს მენჯის სარტყელს უწოდებენ ხოლმე. იგი თევზებს ძალიან სუსტად აქვთ განვითარებული და უმეტესად შედარებით მცირე ზომის, მარტივ ხრტილოვან ან ძვლოვან ფირფიტას წარმოადგენს, რომელიც თვით კიდურის ჩონჩხის ელემენტების (რადიკლების) პროქსიმალური ბოლოების შერწყმით ვითარდება. ზოგ სელაქიებს და ხრტილძვლოვანთ (ზუთხისებრთ) უკანა სარტყლის კიდეზე ხერხელების მწკრივი აქვთ, ანდა (ზუთხისებრთ) მისი უკანა ბოლო სულაც დანაწევრებულია, რაც აშკარად მიუთითებს, რომ მენჯის სარტყელი მეტამერიული სხივებისაგანაა წარმოშობილი. კიმერებში უკანა სარტყელს განვითარებული აქვს დორსალური ანუ თეძოს მორჩი და აქ უკვე შეიძლება განვასხვაოთ სარტყლის ორი განყოფილება: ვენტრალური ანუ საჯდომ-ბოქვენისა და დორსალური ანუ თეძოსი. ეს ორი განყოფილება ხმელეთის ხერხემლიანებს პროგრესულად უვითარდება იმასთან დაკავშირებით, რომ უკანა კიდურები სალოკომოციო ორგანოდ იქცევა. დორსალურ განყოფილებაში ვითარდება ერთი ძვალი, რომელსაც თეძოს ძვალი (iliuni) ჰქვია. იგი ზედა ბოლოთი ემაგრება ხერხემალს (გავას). ვენტრალურ განყოფილებაში ორი ძვალია: წინა—ბოქვენისა (pubis) და უკანა—საჯდომისა (ischium). ორივე მხრის ბოქვენის ძვალი მედიანურ ხაზზე ერთმანეთს უკავშირდება ხოლმე და ქმნის ბოქვენის სიმფიზს. მხოლოდ დიდკვერცხიან ფორმებს, როგორცაა ფრინველები, ორნითისქიული დინოზავრები, ნიანგები, სიმფიზი არ უვითარდება და მენჯი ქვემოდან ღიაა. მენჯის ყველა ელემენტი ჯერ ხრტილითაა წარმოდგენილი, შემდეგ კი ძვლით იცვლება. კანისეული ძვლები (ე. ი. „პეორეული-სარტყელი“) მენჯში არასოდეს არ ვითარდება. თანამედროვე ამფიბიებს ბოქვენის ძვალი ბოლომდე ხრტილოვანი ურჩხბათ. მენჯის სარტყლის ძვლებისა და მთელი მენჯის ფორმა და განვითარების ხარისხი სხვადასხვა ცხოველებში ერთობ განსხვავებულია და დამოკიდებულია იმაზე, თუ რამდენად ძლიერია და როგორია უკანა კიდურის ფუნქცია. გარდა ტიპიური სამი ძვლისა, მენჯში ძუძუმწოვრებს პატარა სატაბუხე ძვალი (acetabulare) აქვთ. ამასთან, მენჯის ყველა ძვალი მათ შეერთებული აქვთ ერთ-

დიდ ძვლად, რომელსაც უსახელო ძვალი (innominatum) ჰქვია. ფრინველების მენჯის ძვლები სინსაკრუმის შემადგენლობაში შედიან. ყველა ხმელეთის ხერხემლიანთ მენჯის ძვლებს შორის ღრმა სატაბუხე ბუდე გააჩნიათ.

როგორც ვხედავთ, წყლის და ხმელეთის ხერხემლიანთა კიდურების სარტყლები პრინციპულად მსგავსადაა აგებული, რაც მათ ჰომოლოგიურობას უდავოდ მოწმობს, მაგრამ მათ შორის უმნიშვნელოვანესი განსხვავებაა არსებობს, განპირობებული იმ ფუნქციებით, რომლებსაც კიდური წყალში თუ ხმელეთზე ასრულებს. უპირველესად უნდა აღინიშნოს კიდურის სარტყელთან შესახსრების განსხვავება: თუ ფარფლები სარტყელზე არსებულ ამობურცულობას ემაგრება, ხმელეთის ხერხემლიანების კიდურების ძვლებზე არსებული სფერული სასახსრე თავი ღრმად ზის ხოლმე სარტყელზე არსებულ სასახსრე ფოსოში, რაც განაპირობებს ერთდროულად უაღრესად მკვიდრ შესახსრებას და მრავალგვაროვან მოძრაობას სხვადასხვა მიმართულებით. ამავე დროს, ტეტრაპოდების კიდურების სარტყლები თევზების კიდურების სარტყლებისაგან განსხვავდებიან თავისი დიდი სიფართოთ, რაც დაკავშირებულია კიდურების მუსკულატურის პროგრესულ განვითარებასთან. ეს კი, თავისი მხრივ, განპირობებულია ხმელეთზე, ჰაეროვან გარემოში ლოკომოციის თავისებურებით: ჰაერის ხვედრითი წონა ნაკლებია წყლისაზე და კიდურები, რომლებიც მთავარ სალოკომოციო ორგანოებად იქცნენ ხმელეთზე, სხეულის გადაადგილებისათვის უდიდეს კუნთოვან ძალას საჭიროებენ. განსაკუთრებით ძლიერ ეს უკანა კიდურების მუსკულატურისა და, შესაბამისად, ჩონჩხის პროგრესული განვითარებით ვლინდება. როგორც ვნახეთ, განსაკუთრებით დიდ მსგავსებას წინა სარტყელში ვხედავთ. მასში ელემენტებიც კი თითქმის ერთი და იგივეა, მაგრამ აქაც კი განსხვავებები ძალიან დემონსტრირებულია. ჯერ ერთი, თევზებში აშკარადაა გამოხატული პირველადი (ხრტილისეული) ელემენტების სუსტი განვითარება და მეორეული (კანისეული) ძვლების პროგრესული განვითარება. იქ შემნაცვლებელი ელემენტები, არსებითად, მხოლოდ კიდურის მეორეულ სარტყელთან დაკავშირებას ემსახურებიან. ხმელეთის ხერხემლებში საქმე პირიქითაა: ძლიერ პროგრესულად ვითარდება სწორედ პირველადი სარტყელი, მეორეული კი უკიდურესადაა რედუცირებული და, ჩვეულებრივ, მარტო ლაეიწითაა წარმოდგენილი, რომელიც ზოგჯერ სულაც არ ვითარდება. არსებითადაა შეცვლილი წინა სარტყლის საღერძე ჩონჩხთან დაკავშირების ხასიათიც. როგორც ვიცით, თევზების წინა სარტყლის საყრდენს

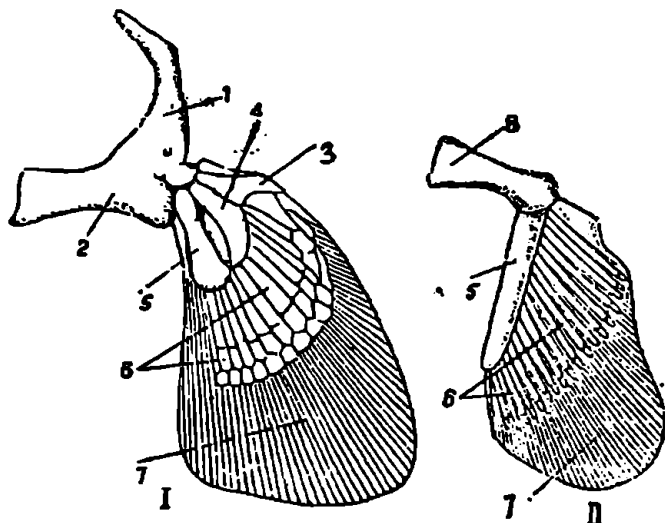
ქალა წარმოდგენს, რომელსაც იგი რამდენიმე საფარისეული ძვლით (posttemporale და სხვ.) უმოდრად უკავშირდება. თავის მოძრაობისა და, შესაბამისად, კისრის განვითარებასთან ერთად ტეტრაპოდებში ასეთნაირად მხრის სარტყლის გამაგრება შეუძლებელი შეიქნა. რადგანაც მხრის სარტყელი ტანის მუსკულატურის გარეთ ძვეს და საღერძე ჩონჩხთან დაკავშირებული არაა, მისი გამაგრება სხვა რაღაც გზით უნდა მომხდარიყო. ეს განხორციელდა მისი შემადგენელი ძვლების ძლიერი გაფართოებით. განსაკუთრებით, დიდ სიგანეს პირველად ვენტრალურმა განყოფილებამ მიაღწია, რადგანაც მას სხეულის სიმძიმის მნიშვნელოვანი ნაწილი ეყრდნობა. ასეთია ამფიბიების მხრის სარტყელი. მაგრამ უმაღლეს ხერხემლიანებში მყარდება კავშირი მხრის სარტყელსა და სამკერდე ძვალს შორის, რომელიც თავისი მხრით ნეკნების მეშვეობით ხერხემალს უკავშირდება (კორაკოიდები უკავშირდებიან სამკერდე ძვალს, მეორეული სარტყლის ელემენტი — ლავიწი კი თავდაპირველად — ეპისტერნუმს, ხოლო შემდეგ კი, ფრინველებსა და ძუძუმწოვრებში, აგრეთვე თვით სამკერდე ძვალს). ამ უფრო სრულყოფილი საყრდენის ჩამოყალიბების გამო მხრის სარტყლის ვენტრალური განყოფილების დიდი სიფართოე ზედმეტი შეიქნა და მოხსპო კიდეც. უფრო მეტიც: ხშირად აქ ზოგჯერ სულაც ერთი ძვალია (კორაკოიდი ან ლავიწი). დორსალური განყოფილება კი (ბექის ძვალი), რომელიც საღერძე ჩონჩხს არ დაკავშირებია, ისევ ფართო რჩება და კიდევ უფრო განიერდება. უკანა სარტყელი კი უკვე არსებითად განსხვავდება თევზებსა და ხმელეთის ხერხემლიანებში. მსგავსება აქ ისაა, რომ უკანა სარტყელში არც თევზებს და არც ტეტრაპოდებს მეორეული ელემენტები (საფარისეული ძვლები) არ უვითარდებათ. მთავარი განსხვავება ისაა, რომ მენჯის დორსალური განყოფილება, რომელიც თევზებს (ისიც მხოლოდ ზოგს) პატარა თქმოს მორჩით (processus iliacus) აქვთ წარმოდგენილი, ხმელეთის ხერხემლიანებს ძლიერ განვითარებით, გაგანიერებით და მენჯის ყველაზე დიდ განყოფილებად ქცევიათ. ამავე დროს, ხმელეთის ხერხემლიანთა მენჯის პრინციპული თავისებურებაა ამ ძლიერ განვითარებული დორსალური განყოფილების (თქმოს ძვლის) მიმაგრება ხერხემალზე (გავის მალეების რუდიმენტული ნეკნების მეშვეობით), რაც თევზებისათვის სრულიად უცხო რამაა (თუ ყურადღებას არ მივაქცევთ სკაროსების წინა სარტყლის დაკავშირებას ხერხემალთან). ასეთი დაკავშირებით მენჯის სარტყელი და, შესაბამისად, უკანა კიდურებიც, იძენენ მკვიდრ საყრდენს საღერძე ჩონჩხზე.

მენჯთან მალეების სულ უფრო მეტი რიცხვის დაკავშირება ამ მოწყობილობას კიდევ უფრო ასრულყოფილებს.

როგორც კენტი, ისე ლუწი ფარფლების ნასახებში სკელეტოგენური მეზენქიმა, რომელიც იმყოფება კუნთების დორსალურსა და ვენტრალურ ფენას შორის, შემქმნელობის და შემდეგ გახრტილების გზით, იძლევა საკუთარივე კიდურების ჩონჩხს. ეს ჩონჩხი წარმოდგენილია მეტამერიულად განლაგებული მოკლე, ზოგჯერ დანაწევრებული სხივებით ანუ რადიალებით. ძვლოვანი ჩონჩხის მქონე ფორმებში (თევზები) რადიალები შემდეგ გაძვლებას განიცდიან. ციკლოსტომების ფარფლში, რომელიც თითქმის არცაა დიფერენცირებული ცალკეულ უბნებად, რადიალები ჩონჩხის ერთადერთი ელემენტიცაა. აქ ისინი ბოლომდე ინარჩუნებენ მეტამერიულობას. ძვლოვანი თევზების კენტ ფარფლებში ძვლოვანი რადიალები, აგრეთვე, მეტამერიულია და მათი პროქსიმალური ბოლოები ჩასობილია სხეულში მალეების წვეტიან შორჩებს შორის. ამრიგად, კენტ ფარფლებში რადიალები თვით ფარფლის ჩონჩხის საყრდენის როლსაც ასრულებენ.

ლუწი ფარფლებში რადიალები, აგრეთვე, ინარჩუნებენ პირველადს მეტამერიულობას, თუმცა, როგორც ქვემოთ ვნახავთ, ისინი ამ ცხოველებს (ძვლოვან თევზებს) მეტნაკლებად რედუცირებული აქვთ. სელაქიებს როგორც კენტ, ისე ლუწი ფარფლებში თავდაპირველად განცალკევებული, მეტამერიული რადიალების პროქსიმალური ბოლოები შერწყმული აქვთ დიდრონ, მასიურ ელემენტებად, რომელთაც ბაზალეები ეწოდებათ. ლუწი კიდურების ბაზალეებს საკუთარი სახელები აქვთ. მკერდის ფარფლში ასეთი ელემენტი სამია: წინა, შუა და უკანა (პროპტერიგიუმში, მეზოპტერიგიუმში და მეტაპტერიგიუმში), რომელთაგან უკანა უფრო დიდია ხოლმე. მუცლის ფარფლში, ჩვეულებრივ, მხოლოდ პროპტერიგიუმი და მეტაპტერიგიუმი განვითარებული. როგორც ვხედავთ, ფარფლის პირველადი ჩონჩხი (ასე უწოდებენ რადიალებს) სელაქიებს ძლიერ კონცენტრირებული აქვთ. ამრიგად, ფარფლის ჩონჩხის კონცენტრაცია უფრო პრიმიტიულ ფორმებს (სელაქიებს) ბევრად უფრო ძლიერ აქვთ გამოხატული, ვიდრე უფრო უმაღლეს ფორმებს (ძვლოვან თევზებს) და, ამგვარად, უფრო მეტად აქვთ შეცვლილი. ეს გარემოება აიხსნება ხრტილის, როგორც საჩონჩხე მასალის თვისებებით, კერძოდ, ნაკლები გამძლეობით ძვალთან შედარებით. ძვლოვანი ჩონჩხის შექმნის შედეგად კონცენტრაცია ზედმეტი გახდა და პირველადმა ჩონჩხმაც მეტამერიულობა შეინარჩუნა. მაგრამ

ეს როდი ნიშნავს იმას, რომ თითქოს უმაღლესი თევზების ფარფლის პირველადი ჩონჩხი ევოლუციაში არ შეცვლილა. მისი ცვლილება გამოიხატა ძლიერი რედუქციის ტენდენციით: ძვლოვან თევზებს რადიალურების მეტნაკლები რედუქცია ახასიათებს. განსაკუთრებით თვალსაჩინოა ეს ტენდენცია მუსკლის ფარფლებში, სადაც რადიალურები, ჩვეულებრივ, სულაც რედუქცირებულია და ფარფლის მეორეული ჩონჩხის სხივები (იხილეთ ქვემოთ!)



სურ. 57. ხვიგენის ლუწი ფარფლებისა და მათი სარტყლების ჩონჩხი

I. წინა კიდური, II. უკანა კიდური.

1. ბეჭის განყოფილება, 2. კორაკოიდული განყოფილება, 3. პროპტერიგიუმი, 4. მეზოპტერიგიუმი, 5. მეტაპტერიგიუმი, 6. რადიალურების სამი მწკრივი, 7. ელასტოტრიკიები, 8. მენჯი.

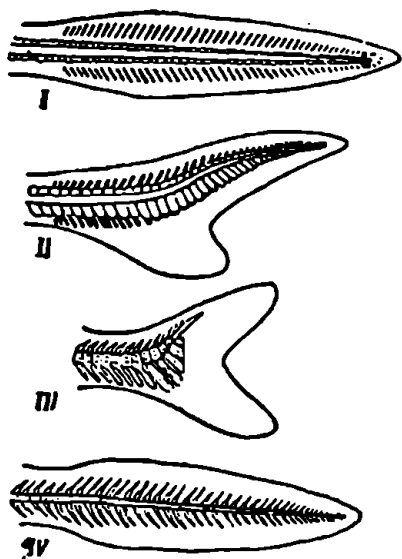
უშუალოდ ემაგრებიან სარტყელს. უმაღლესი თევზების ლუწი ფარფლების პირველადი ჩონჩხის რედუქცია, როგორც ქვემოთ ვნახეთ, კომპენსირდება ამ მეორეული ჩონჩხის პროგრესული განვითარებით. ყველა აღწერილი ცხოველის (სელაქიები, სხივფარფლიანი თევზები) ფარფლებში ჩონჩხის სხივები (რადიალურები) ერთ მწკრივადაა განწყობილი ფარფლის ფუძის მიმართ. ასეთ ფარფლებს უნივერსალურს უწოდებენ. სრულიად თავისებურია დიპნოებისა და კროსოპტერიგიების ფარფლები. მათი ჩონჩხი ძალიან კარგადაა განვითარებული, შეიცავს ერთიმეორის მიჯრით განლაგებული ელემენტებისაგან შემდგარ ცენტრალურ ლერძს, რომლის ორივე მხარეზე სხივებია განწყობილი. ასეთ ფარფლს

ბისერიალურს უწოდებენ. გეგენბაურს ეს ბისერიალური ფარფლი ლუწი კიდურების პირველად ფორმად მიაჩნდა, რის გამოც იგი „არქიპტერიგიუმის“ სახელითაცაა ცნობილი. არქიპტერიგიუმი აქვს ცერატოდუსს. სხვა დიპნოებს იგი მეტნაკლებად შეცვლილი აქვთ. მაგალითად, ლეპიდოსირენს მისგან მარტო ვიწრო ცენტრალური ლერძი აქვს დარჩენილი და, ამრიგად, ფარფლი სულაც ერთსხივიანია. კროსოპტერიგიების და დიპნოების ლუწი ფარფლები გარეგნულადაც სრულიად თავისებურია: ისინი წარმოადგენენ მოგრძო, ვიწროფუძიან, ხორციან გამონაზარდებს, რომლებსაც თევზი ძირითადად ფსკერზე ხოხვისას ხმარობს. საყურადღებოა, რომ სხვა თევზთაგან განსხვავებით, კროსოპტერიგიებს და დიპნოებს მუცლის ფარფლებიც კარგად აქვთ განვითარებული.

გარდა ამ ჩონჩხისა, სელაქიებს და ძვლოვან თევზებს, როგორც კენტ, ისე ლუწი ფარფლებში უვითარდებათ კანისეული ანუ მეორეული ჩონჩხიც, რომელიც არ გააჩნია არც ციკლოსტომების ფარფლს და არც ხმელეთის ხერხემლიანების კიდურებს. იგი წარმოდგენილია სხივებით, რომელთაც უქირავთ ფარფლის ფრთეულის დისტალური ნაწილი და რომელნიც აქტიონოტრიქიებად იწოდებიან. სელაქიების აქტიონოტრიქიები შედგება ელასტინური ბოქკოებისაგან და მათ ელასტოტრიქიებს უწოდებენ ხოლმე. ძვლოვან თევზებში კი აქტიონოტრიქიები ძვლოვანია. ისინი, აშკარად, ქიცვებისაგან არის წარმოშობილი, რის გამოც მათ ლეპიდოტრიქიები ჰქვიათ. ლეპიდოტრიქიების ქიცვებისაგან წარმოშობას მოწმობს ის, რომ ისინი ერთმანეთთან მისახსრებული განცალკევებული ელემენტებისაგანაა შექმნილი, რომელთა ზედაპირზე ხშირად განოინის თხელი ფენაცაა შერჩენილი. ელასტოტრიქიებისაგან განსხვავებით, ლეპიდოტრიქიების რიცხვი უმაღლეს თევზებში ესაბამება რადიალურების რიცხვს. დანაწევრებული ლეპიდოტრიქიები ქმნიან ფარფლის რბილ სხივებს, ისეთები კი, რომლებშიც ნაწევრები შერწყმულია— ფარფლის მაგარ სხივებს. როგორც ითქვა, უმაღლეს თევზებში ფარფლის პირველადი ჩონჩხი (რადიალური) იჩენს რედუქციის ტენდენციას. სამაგიეროდ, მეორეული ჩონჩხი (ლეპიდოტრიქიები) პროგრესულად ვითარდება და ზოგჯერ მთელ ფარფლსაც იკერს (მაგალითად, მუცლის ფარფლებში ლეპიდოტრიქიები უშუალოდ სარტყელს ემაგრებიან).

საგანგებოდ უნდა შევხვით კუდიის ფარფლს, რომელიც წყლის ხერხემლიანთა მთავარი სალოკომოციო ორგანოა. თავდაპირველად მასშიაც, ქორდის ბოლოს დორსალურად და ვენტრა-

ლურად რადიალუების თითო მწკრივი ჩნდება, მაგრამ შემდეგ ამ მიდამოს მალეზის ზედა და ქვედა წვეტიანი მორჩები თანდათან ძლიერ ვითარდებიან, რადიალები რედუცირდებიან და, ამრიგად, კულის ფარფლის შინაგან ჩონჩხს საბოლოოდ ხერხემლის ელემენტები ქმნიან. მეორეული ჩონჩხი კი ისეთივეა, როგორც სხვა ფარფლებისა (ელსატროტრიქიები ან ლეპიდოტრიქიები). ადრეულ სტადიებში კულის ფარფლის ზედა და ქვედა ფრთეული ტოლია, ე. ი. ქორდა მას ორ სიმეტრიულ ნახევრად ყოფს. ასეთი ფარფლი, რომელსაც პროტოცერკული ფარფლი ჰქვია, საბოლოოდ მხოლოდ ციკლოსტომებს შერჩებათ. სელაქიებს და ძვლოვანი თევზების უმრავლესობას საღერძე ჩონჩხის ბოლო ზემოთკენ აედრიკებათ და მთლიანად ფარფლის ზედა ფრთეულში უთავსდებათ. ამის გამო ფარფლი განსხვავებული ფრთეულების მქონე ანუ ჰეტეროცერკული ხდება. ფარ-



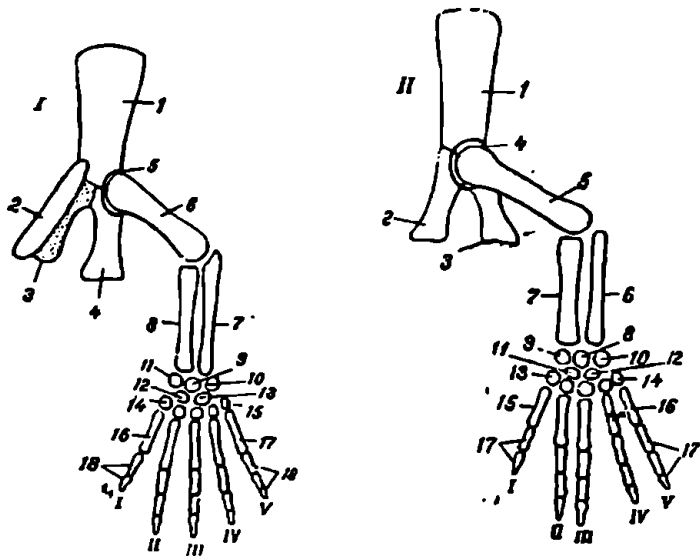
სურ. 58. კულის ფარფლის ტიპები

1. პროტოცერკული, 2. ჰეტეროცერკული,
3. ჰომოცერკული, 4. დიფიცერკული.

ფლის ჰეტეროცერკული ფორმა საბოლოოა სელაქიებისა, ხრტილძვლოვანთა (ზუთხისებრთა) და ზოგი მთელძვლოვანისთვის (ლეპიდისტეუსი). უმაღლეს ძვლოვან თევზებში კი ბოლო მალეების ჰემალური მორჩები ძლიერ გრძელდებიან, ბრტყელდებიან (მათ ჰიპურალეებს უწოდებენ) და, ამის გამო, ფარფლის ქვედა ფრთეული ზომით უთანაბრდება ზედას. ასეთი ფარფლი გარეგნულად კვლავ სიმეტრიულად გვეჩვენება. მას ჰომოცერკულ ფარფლს უწოდებენ. ზოგჯერ, სახელდობრ, ბენტოსურ და თხელ წყლებში მცხოვრებ ფორმებში (დიპნოები, სკაროსები, ზო-

გი მთელძვლოვნები და ზოგი სრულძვლოვნები) ხერხემლის ბოლოს, რედუქციის ან გასწორების შედეგად, კულის ფარფლი მეორეულად შინაგან სიმეტრიასაც იძენს. ასეთ ფარფლს, რომელიც არსებითად პროტოცერკულისაგან არაფრით განსხვავდება,

დიფიცერკულს უწოდებენ. კუდის ფარფლის ყველა ეს სახე წყლის ხერხემლიანის მთავარი სამოძრაო ორგანოს, კუდის ევოლუციის თანამიმდევარი საფეხურია. პროტოცერკული სტადია პირველადია. ჰეტეროცერკულობა წარმოიქმნა ცხოველის სხეულში მასების უთანაბრო განაწილების და წინსვლისას, სხეულის გასწვრივი ლერძის მიმართ წყლის წინააღმდეგობის ძალების უთანაბრო განაწილების გამო. ჰეტეროცერკული კუდი თევზს



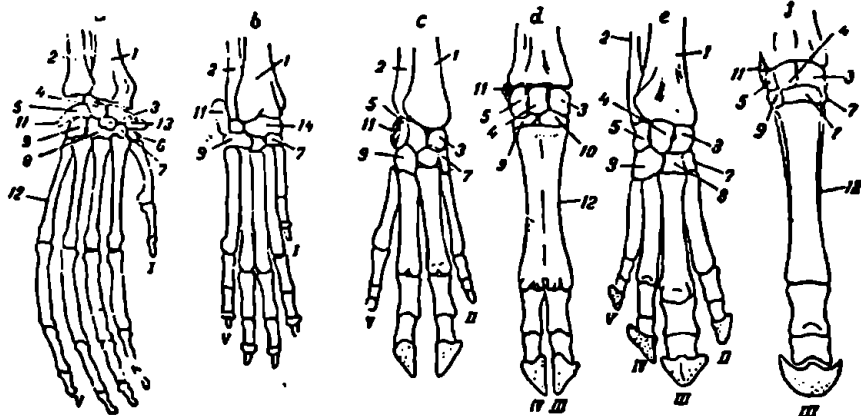
სურ. 59. ლუწი კიდურების ხონჩბი

I. წინა კიდური: 1. ბეჭი, 2. ლავიწი, 3. პროკორაკოიდი, 4. კორაკოიდი, 5. სასახარე ფოსო, 6. მურის ძვალი, 7. იდაჯის ძვალი, 8. სხივის ძვალი, 9. intermedium, 10. ulnare, 11. radiale, 12—13. centralia, 14—15. distalia I—V, 16—17. metacarpalia I—V, 18. ფალანგები. II უკანა კიდური: 1. თემოს ძვალი, 2. ბოჭვენის ძვალი, 3. საჯდომი ძვალი, 4. ტახუხის ბუდე, 5. ბარძაყის ძვალი, 6. წვივის შიტირე ძვალი, 7. წვივის დიდი ძვალი, 8. intermedium, 9. tibi-ale, 10. fibulare, 11—12. centralia, 13—14. distalia I—V, 15—16. metatarsalia I—V, 17. ფალანგები.

საშუალებას აძლევს წყლის სხედასხვა დონეზე მოძრაობისას, სახელდობრ, ფსკერზე ჩაშვებისას (იგი ჩვეულებრივ, ქვედა პირის მქონე ცხოველებს აქვთ). სრულყოფილი ჰიდროსტატიკული ორგანოს — საცურავე ბუშტის გაჩენას კუდის ხელახლად გასიმეტრიულება მოჰყვება (ჰომოცერკული კუდი), ნაკლებად მოძრავ ფორმებში კი კუდის ფარფლი, საერთოდ, ძლიერ რედუცირდა და დიფიცერკულად იქცა.

ხმელეთის ხერხემლიანების ტიპური კიდურები წარმოადგენენ რთულ ბერკეტებს, რომლებიც ცხოველის ხმელეთზე გადაადგილებისათვის, ანუ სიარულისთვისაა განკუთვნილი. სხვადასხვა პირობებში ლოკომოციისადმი ადაპტაციისას კიდურის აგებულება და, კერძოდ, ჩონჩხი უაღრესად მრავალნაირ ცვლილებებს განიცდის, მაგრამ იგი, ძირითადად, ყოველთვის ერთი სქემითაა აგებული. წყლის ხერხემლიანთაგან განსხვავებით, ხმელეთის ხერხემლიანთა თავისუფალი კიდურის ჩონჩხში ყველა ელემენტი ხრტილისეულია: მეორეული ჩონჩხის ელემენტები აქ არასოდეს არ ვითარდებიან. ონტოგენეზში ნერგების გაჩენა ჩვეულებრივ პროქსიმალისტალური მიმართულებით ხდება. გახრტილება და გაძვალეზება ამავე თანამიმდევრობით მიმდინარეობს. სტილოპოდიუმში ყოველთვის ერთი ელემენტი ჩნდება, რომელსაც წინა კიდურში მხრის ძვალი (humerus) ჰქვია, უკანაში კი—ბარძაყის ძვალი (femur). ზევგოპოდიუმში ორი ძვალია. უკანა მათგანი წინა კიდურში იდაყვის ძვლად იწოდება (ulna), უკანა კიდურში კი—წვივის მცირე ძვლად (fibula). წინა მათგანს წინა კიდურში სხივის ძვალი ჰქვია (radius), უკანა კიდურში კი—წვივის დიდი ძვალი (tibia). ბაზიპოდიუმში ტიპურად შეიცავს მოკლე და მსხვილი ძვლების სამ მწკრივს. წინა კიდურში მათ კარპალური ძვლები ჰქვია (carpalia), უკანაში კი—ტარსალური ძვლები (tarsalia). მათი პროქსიმალური მწკრივი (carpalia ან tarsalia proximalia) შეიცავს სამ ძვალს: წინა კიდურში ulnare, intermedium carpi და radiale, უკანაში კი fibulare, intermedium tarsi და tibiale. მედიალურ მწკრივში (medialia) ტიპურად ხუთი ძვალია (მაგრამ ეს სრული რიცხვი არასოდეს არ გვხვდება), რომელთაც, ჩვეულებრივ, ცენტრალურ ძვლებსაც უწოდებენ. დასასრულ, ხუთი ძვალი შეადგენს დისტალურ მწკრივს (distalia). აკროპოდიუმში შეიცავს მოგრძო მეტაკარპალურ (წინა კიდურში) ან მეტატარსალურ (უკანა კიდურში) ხუთი ძვლისაგან შემდგარ ერთ მწკრივს და დისტალურად განლაგებულ თითების ფალანგებს, რომელთა რიცხვი მუდმივი არაა. ასეთია ხმელეთის ხერხემლიანთა თავისუფალი კიდურის, ან, როგორც მას ჩვეულებრივ უწოდებენ, ხუთთითა კიდურის ტიპური აგებულება. მაგრამ ასეთი სრული ტიპური აგებულება და შედგენილობა მას თითქმის არასდროს არა აქვს. იგი, ცხოველის ლოკომოციის თავისებურებათა შესაბამისად, ყოველთვის შეცვლილია. ეს ცვლილებები, ძირითადად, გამოიხატება ცალკეული ელემენტების ურთიერთთან შერწყმით (უკულო ამფიბიები, ფრინველები),

ზოგი ელემენტის ან მთელი კიდურის მეტნაკლები რედუქციით, დარჩენილი ელემენტების ზომის გადიდებით (ზოგი ხელიკები, ჩლიქოსნები) და იშვიათად, ჩონჩხის ელემენტთა რიცხვის გადიდებით (ვეშაპისებრნი, იქთიოზაერები). ნაკ-



სურ. 62. ძუძუმწოვრების მტევნის ჩონჩხი

ა—ორანგუტანი, ბ—ძალი, ე—ლორი, დ—ხარი, ე—ტაპირი, ფ—ცხენი.

1. სხივის ძვალი; 2. იდაყვის ძვალი; 3. radiale; 4. intermedium; 5. ulnare; 6. carpale 1; 7. carpale 2; 8. carpale 3; 9. carpalia 2+3;

10. carpale; 11. pisiforme; 12. metacarpalia; 13. centrale;

14. radiale+intermedium; I—V. თითები.

ლებად სპეციალიზებულ ფორმებს კიდურის აგებულებაც ნაკლებად აქვთ შეცვლილი. აღნიშნული ცვლილებები, ძირითადად, სწორედ, უფრო სპეციალიზებული, ამა თუ იმ სპეციფიკური გარემოს პირობებში მცხოვრები ფორმების დამახასიათებელია (მფრინავი, გაშლილ ველებზე სწრაფად მორბენალი, მკურავი, მიწათხარია, მოხტუნავე, მხოხავი ფორმები). უნდა აღინიშნოს, რომ შედარებით მეტ კონსტანტურობას კიდურის ჩონჩხის პროქსიმალური განყოფილებები (სტილოპოდიუმი და ზევგოპოდიუმი) იჩენენ. ამ ნაწილებში ცვლილება, ძირითადად, ელემენტების სიგრძესა და სიმსხოში ვლინდება (უმდაბლეს ფორმებს ეს ძვლები უფრო მოკლე და მსხვილი აქვთ, უმაღლესებს კი — გრძელი და ვიწრო). თუმცა ზოგჯერ ამ განყოფილებებში უფრო სერიოზულ ცვლილებებსაც ვხვდებით (უკულო ამფიბიებისა და ფრინველების უკანა კიდურში ზევგოპოდიუმის ელემენტთა შერწყმა ან რედუქცია). ყველაზე უფრო ვარიაციულია ბაზიპოდიუმი და აკროპოდიუმი.

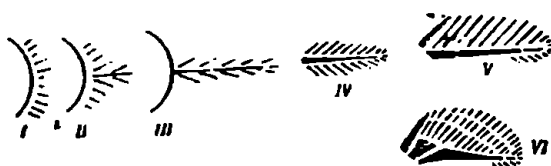
ხერხემლიანთა კიდურების წარმოშობისა და ევოლუციის პრობლემა ევოლუციური მორფოლოგიის ერთ-ერთი უმნიშვნელოვანესი პრობლემაა. ეს პრობლემა ერთობ რთულია და ვრცელი. იგი შეიცავს მრავალ საკითხს, რომელთა გადაწყვეტას ხერხემლიანთა ფილოგენეზის გამორკვევისათვის ძალიან დიდი მნიშვნელობა აქვს. ამიტომაცაა, რომ კიდურების წარმოშობა და ევოლუცია ადრევე იქცა კვლევის ობიექტად და მის შესწავლას, შეიძლება ითქვას, იმ ხნისევე ისტორია აქვს, რაც თვით ევოლუციურ მორფოლოგიას. ამ პრობლემის მთავარ საკითხებს წარმოადგენენ კენტი და, განსაკუთრებით, ლუწი ფარფლების გაჩენის საკითხი, ფარფლის პირველადი ტიპის საკითხი, ხმელეთის ხერხემლიანთა ხუთთითა კიდურის ფარფლიდან წარმოშობის საკითხი და სხვა. თვითეულ ამ საკითხთაგანზე მრავალი მკვლევარი მუშაობდა და მათზე მრავალი თეორია არსებობს, რომელთა შორის, ცხადია, ბევრს დღეს მხოლოდ ისტორიული მნიშვნელობა აქვს. ჩვენ მხოლოდ მთავარ თეორიებს განვიხილავთ, რათა ამ პრობლემის ისტორიული განვითარების გზა წარმოვიდგინოთ.

ხერხემლიანთა კიდურების წარმოშობის პირველი დასრულებული თეორია შექმნეს ნატურფილოსოფოსებმა. იგი რიჩარდ ოუენის „არქეტიპის“ მოძღვრების შემადგენელი ნაწილია. ამ თეორიის საფუძველია დებულება ნეკნების, ლუწი კიდურების და მათი სარტყლების და, აგრეთვე, ვისცერალური ჩონჩხის რკალების ჰომოდინამურობის შესახებ. ნატურფილოსოფოსების აზრით, „არქეტიპს“ მთელი სხეულის გასწვრივ აქვს მეტამერიული, ერთიმეორის იდენტური ნეკნები, რომლებიც აღქურვილია უკან მიმართული ნისკარტისებრი მორჩით, როგორც დღესაც გააჩნიათ ნიანგებს და ფრინველებს.

ამ თეორიის მიმდევრებს მიაჩნდათ, რომ ორმა ასეთმა ნეკნმა, ერთმა ტანის წინა ნაწილში, მეორემ კი — უკანა ნაწილში გარდაქმნით მოგვცა ლუწი კიდურების წინა და უკანა წყვილი. ამასთან, თვით ნეკნი გარდაიქმნა შესაბამის სარტყლად, ნისკარტისებრი მორჩი კი — თავისუფალი კიდურის ჩონჩხად. კიდურების ნეკნური წარმოშობის თეორიამ დიდხანს ვერ იარსება და მისი უკუგდება ფრიად იოლი იყო. უპირველესად უნდა აღინიშნოს, რომ ნისკარტისებრი მორჩები არ შეიძლება ფილოგენიური მნიშვნელობის მქონე უძველეს ნიშნად ჩაითვალოს. ისინი ზავროფოსიდების ძალიან მცირერიცხოვან ჯგუფებში გვხვდებიან და, აშკარად, ამ ჯგუფების ევოლუციაში არიან შეძენილი, ევოლუციის იმ

საფეხურზე, რომელიც კოლოსალური დროითაა დაშორებული კიდურების გაჩენის პერიოდს. ამავე დროს, ისიც ცხადია, რომ კიდურების სარტყლები თვით კიდურებზე უფრო გვიან გაჩნდნენ, როგორც კიდურების საყრდენი ორგანოები. განხილული თეორია კი თვლის, რომ ისინი თავისუფალი კიდურის ჩონჩხის სარტყლის უმნიშვნელო დანამატის გარდაქმნის პროდუქტებია.

დიდი პოპულარულობით სარგებლობდა გეგენბაურის შეხედულება კიდურების წარმოშობაზე. გეგენბაურის თეორია, ცნობილია „არქიპტერიგიუმის თეორიის“ სახელით, მოიცავს ლუწი კიდურების ევოლუციის პრობლემას საერთოდ. ლუწი კიდურების გაჩენის საკითხი ამ თეორიის ერთი კერძო საკითხთაგანია. გეგენბაურის თეორიით, ხერხემლიანების ლუწი კიდურები სარტყლებითურთ წარმოადგენენ ორი სალაცუჩე რკალის და მათი სალაცუჩე სხივების გარდაქმნის რეზულტატს. თვით სალაცუჩე რკალის დერივატია კიდურის სარტყელი, ერთი სხივისა და მისი ტოტებისა კი — თავისუფალი კიდურის ჩონჩხი. ამ მხრივ გეგენბაურის შეხედულება ერთგვარად ნატურფილოსოფოსების აზრს.



სურ. 61. არქიპტერიგიუმის თეორიის სქემა

I, II, III, IV. სალაცუჩე რკალიდან არქიპტერიგიუმის ჩამოყალიბება. V—VI. არქიპტერიგიუმიდან სელაქიის ვერიბახალური ფარულის ჩამოყალიბება.

ჰგავს: როგორც ვიცით, თვით სალაცუჩე რკალები მათ ნეკნების გარდაქმნის პროდუქტად მიაჩნდათ. გეგენბაურის თეორიის მნიშვნელოვანი მომენტი უკანა სალაცუჩე რკალის (მომავალი უკანა კიდურის) სხეულის კაუდალური ბოლოსკენ თანდათან გადაადგილების დაშვება. კიდურის ჩონჩხის ყველაზე პრიმიტიულ ფორმად, რომელმაც დასაბამი მისცა ყველა სახის ფარულს და ტეტრაპოდების ხუთთითა კიდურებს (იხილე ქვემოთ), გეგენბაურს მიაჩნდა მის მიერ არქიპტერიგიუმად წოდებული სთენობაზალური (ვიწროფუძიანი) ბისერიალური ფარული (ე. ი. ფარული, რომელსაც ცენტრალური ღერძი და მის ორივე მხარეზე განწყობილი სხივები აქვს). ასეთი ფარულები გააჩნიათ დიპნობებს, სახელდობრ, ცერატოდუსს. გეგენბაურის თეორიას ეწინააღმდე-

გება რამდენიმე მნიშვნელოვანი ფაქტი. კიდურის ჩონჩხი და მუსკულატურა მეტამერიულად ინერგება (რამდენიმე სეგმენტის ხარჯზე და არა ერთი სეგმენტიდან). ფარფლები (თვით არქიპტერიგიუმის ტიპის ფარფლიც) ინერგებიან ჰორიზონტალური ნაოჭის სახით და ვერტიკალურ მდებარეობას ლეზულობენ მხოლოდ შემდეგ. ამავე დროს ჰორიზონტალური მდებარეობის პირველადობა დასტურდება იმით, რომ უმდაბლეს თევზებს სწორედ ჰორიზონტალური ფარფლები აქვთ, ვერტიკალური კი — მხოლოდ უმაღლესებს. როგორც ზემოთ ითქვა, კიდურის სარტყელი თვით კიდურის ჩონჩხისაგან ვითარდება და არა პირუკუ, რაც უარყოფს კიდურის წარმოშობას რკალის (ე. ი. მომავალი სარტყლის) ისეთი უმნიშვნელო დანართისაგან, როგორცაა სალაყუჩე მემბრანის სხივი. კიდურების სარტყლები მდებარეობენ ტანის მუსკულატურის გარეთ და არა მის შიგნით, როგორც ვისცერალური რკალები. ძალიან მნიშვნელოვანია ის გარემოება, რომ კიდურების მუსკულატურა პარიეტალურია (სომური), ე. ი. იგი მიორტომებიდან ვითარდება და არა ვისცერალური (სპლანქტომური) მეზოდერმიდან, როგორც სალაყუჩე აპარატის მუსკულატურა და იგი რამდენიმე სპინალური ნერვით ინერვირდება და არა ცთომილი ნერვით. ამრიგად, თანამედროვე მორფოლოგიის ფაქტები დაბეჯითებით მოწმობენ გეგენბაურის თეორიის წინააღმდეგ. უნდა ითქვას კი, რომ ზოგი უახლესი ექსპერიმენტული ცნობები თითქოსდა მიგვითითებენ მხრის სარტყლის თავისუფალი კიდურის ჩონჩხისაგან დამოუკიდებლად წარმოქმნას. ამის საფუძველზე ზოგნი ფიქრობენ, რომ მხრის სარტყელს, მართლაც, შეიძლება ჰქონდეს ვისცერალური წარმოშობა და რომ მისი დაკავშირება საკუთრივ კიდურის ჩონჩხთან, შესაძლებელია, მეორეული იყოს. ამ მოსაზრების დამადასტურებელ საბუთად ისიც მიაჩნიათ, რომ უკვე უმდაბლეს თევზებს მხრის სარტყლის მუსკულატურაში გააჩნიათ ვისცერალური ტრაპეციული კუნთი (m. trapezius).

დღეს საყოველთაოდ აღიარებულია ძირითადად ემბრიოლოგიურ საბუთებზე დაფუძნებული მეტამერიულობის თეორია (ანუ კანოვანი ნაოჭის თეორია), რომლის შექმნაში მრავალ მკვლევარს, განსაკუთრებით შმალჰაუზენს და სევერცოვს, უძღვის ღვაწლი. ლუწი და კენტი ფარფლების ჩონჩხის (და, აგრეთვე, მუსკულატურის და ნერვების) აღნაგობისა და მათი ემბრიონალური განვითარების მსგავსება მოწმობს, რომ ამ ორივე სახის კიდურებს ერთნაირი წარმოშობა უნდა ჰქონდეთ. კენტი კიდურები, უდავოდ, ერთიანი, თავდაპირველად უწყვეტი საფარფლე ნაოჭის დაყოფის შედეგია. ეს ნაოჭი დასაწყისში უბრალო

კანოვანი ნაოკი იყო, მოკლებული მუსკულატურასაც და ჩონჩხსაც. ასეთი ნაოკი ემსახურებოდა მხოლოდ გარკვეული ზედაპირების გადიდებას, რომლებიც ცხოველის წყალში გადაადგილებასთან დაკავშირებული სხვადასხვა ფუნქციისათვის იყო მნიშვნელოვანი. შემდეგ მასში გაჩნდა თავისი შინაგანი ჩონჩხი დამო-



სურ. 62 ფარფლების წარმოშობის სქემა
(ერთანი კანოვანი ნაოკების ცალკეულ ფარფლებად დაყოფა).

უკიდებელი ხრტილოვანი, მეტამერიულად განწყობილი ღეროების სახით, რითაც ამ ნაოკის უფრო მკვიდრი გამაგრება იქნა მიღწეული. დასასრულ, როცა ცხოველის სხეული ნაკლებად დრეკადი გახდა, თვით სხეულის მოძრაობის ნაკლებობა კომპენსირდა ფარფლების აქტიურობით. შესაბამისად, თვითეულ მიოტომს გამოეყო კუნთი, რომელიც დაუკავშირდა საფარფლე ნაოკის კანს. მოძრავ და დრეკად კუდის ნაწილში ფარფლის მუსკულატურა ვითარდება ბევრად უფრო გვიან, თვით მიოტომების ნაწილთა გარდაქმნის გზით. ერთნაირი საფარფლე ნაოკი დანაწილდა ცალკეულ კენტ ფარფლებად, რასაც ფუნქციის დაყოფაც ახლდა. მისმა უკანა ნაწილმა შეინარჩუნა მთავარი სამოძრაო ორგანოს როლი და იქცა კუდის ფარფლად. ამ ორგანოს მუსკულატურა, როგორც ითქვა, აქსიალურია (ღერძული). წინა ნაწილებმა შეიძინეს გარკვეული დამოუკიდებელი მოძრაობა, აღიჭურვნენ მოძრაობის მიმმართეელი საჭეების როლით და ზურგისა და ანალურ ფარფლებად იქცნენ.

როგორც ჩანს, ლუწი ფარფლებიც ასეთივე უწყვეტი გვერდითი კანოვანი ნაოკებისაგან გაჩნდნენ, რომლებიც მოკლებულნი იყვნენ სპეციალურ ჩონჩხსაც და საკუთარ მუსკულატურასაც. ეს ნაოკები ემსახურებოდნენ ტანის ვენტრალური ზედაპირის გადი-

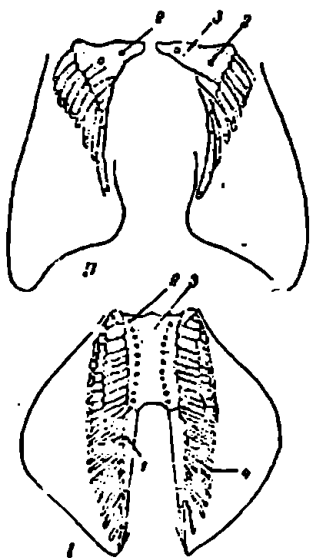
დებას და ამ ზედაპირის გვერდითკენ გაზრდის შედეგს წარმოადგენდნენ. ამნაირი პატარა ნაოქები ზოგჯერ თანამედროვე სელაქიებსაც უვითარდება მეორეულად. მათი ფუნქციონალური მნიშვნელობა კენტი ნაოქის მნიშვნელობის მსგავსია. ნაოქის ზომის გადიდებისას საჭირო გახდა მისი საკუთარი ჩონჩხის გაჩენა, ნაოქის გასამაგრებლად. ეს ჩონჩხი გაჩნდა ერთიმეორის დამოუკიდებელი ხრტილოვანი ღეროების მეტამერიული მწკრივის სახით (უმდაბლესი თევზების ერთ ჯგუფში ორ-ორი ღერო ყოველ სეგმენტში, როგორც ეს აწინდელ სელაქიებს აქვთ, სხვა თევზებში კი თითო ღერო ყოველ სეგმენტში). შემდეგ შესაბამის მიოტომებს გამოეყო კუნთოვანი კონები, რომლებიც განეწყვნენ შინაგანი ჩონჩხის თვითეული სხივის ზემოთ და ქვემოთ და მიემაგრნენ საფარფლე ნაოქის კანს. ამრიგად, განვითარდა ლუწი გვერდითი საფარფლე ნაოქი, აღჭურვილი მეტამერიულად განლაგებული ჩონჩხით და მუსკულატურით (და, ცხადია, ნერვებით). უმდაბლეს თევზებზე დაკვირვება მოწმობს, რომ ლუწი ფარფლები მათ, უმთავრესად, სიღრმის საქეებად ემსახურებიან. ამ როლის შესრულებაში, მაშინ, როცა ცხოველის სხეული საკმაოდ დრეკადი იყო, უბრალო კანოვან ნაოქსაც შეეძლო. მაგრამ საერთო მოძრაობის დაკარგვისას უკვე საჭირო გახდა თვით ნაოქი გამხდარიყო მოძრავი. ადვილად გასაგებია, რომ სიღრმის საქეების როლის შესრულებაში ყველაზე მეტი მნიშვნელობა ექნებოდა ბრუნვის წერტილიდან ყველაზე უფრო მეტად დაშორებულ უბნებს: ნაოქის წინა და უკანა ბოლოს. ამიტომაც მნიშვნელოვნად განვითარდა ნაოქის წინა ნაწილი, უშუალოდ თავის უკან მყოფი, რომელმაც დასაბამი მისცა მკერდის ფარფლს, და მისი უკანა ნაწილი, თავდაპირველად უშუალოდ ანალური ხერხლის წინ მყოფი, რომელმაც დასაბამი მისცა მუცლის ფარფლს. ნაოქის შუა ნაწილმა შესამჩნევი განვითარება ვერ ჰპოვა და ადრე რედუცირდა. ამრიგად, გვერდითი ნაოქის აღნიშნული პირველადი მნიშვნელობა საეხებით ხსნის იმ ფაქტს, რომ ყველა თანამედროვე თევზს ფარფლების მხოლოდ ორი წყვილი განუვითარდა.

ლუწი ფარფლების მეტამერიული წარმოშობის თეორია მრავალ ფაქტს ეყრდნობა. უპირველესად მას ადასტურებს ფარფლების ემბრიონალური განვითარების მთელი სურათი: ჩონჩხის და მუსკულატურის მეტამერიული გაჩენა, ფარფლის ნასახის პირველადი ევრიბაზალურობა და პორიზონტალურობა, განვითარების პროცესის დიდი მსგავსება კენტ და ლუწი ფარფლებში, კუნთოვანი კვირტების დიდი რიცხვი დასაწყისში, მისი შემცირება უფრო გვიან სტადიებში (აბორტული კვირტები) და სხვა. ძალიან

საინტერესო დამადასტურებელ ფაქტებს იძლევა ექსპერიმენტული გამოკვლევა, კერძოდ, ცდები დამატებითი კიდურების განვითარების გამოწვევაზე ამფიბიების ემბრიონებში. როგორც ცნობილია, კიდურის ნერვის გაჩენისათვის აუცილებელია ეპიდერმალური ეპითელის და მეზენქიმის ურთიერთმოქმედება. ამასთან, ამ მორფოგენეზულ აპარატში უფრო აქტიურ როლს შეზენქიმური გროვა ასრულებს. კიდურის ნერვის (ბორცვის) მეზენქიმის ტრანსპლანტაცია ტანის რომელიმე ისეთი ადგილის ექტოდერმის ქვეშ, სადაც კიდური არ ვითარდება, იწვევს ამ ადგილას ახალი, დამატებითი კიდურის განვითარებას. ჩვენთვის საინტერესოა ის, რომ დამატებითი კიდურების განვითარების გამოწვევა შესაძლებელი აღმოჩნდა მხოლოდ განსაზღვრულ უბანზე: სხეულის ვენტროლატერალური ზედაპირის გასწვრივ წინა და უკანა კიდურს შორის. ეს ფაქტი მოწმობს, რომ აქ ექტოდერმას მეზენქიმური მასალის მორფოგენეზულ ზემოქმედებაზე კიდურის განვითარების რეაქციით პასუხობის უნარი სწორედ იმიტომ აქვს, რომ ოდესღაც ამ ადგილას პრიმიტიული ერთიანი კიდური (კანოვანი ნაოკი) არსებობდა. როდესაც ზემოთ აღწერილი ფუნქციონალური მიზეზების შედეგად ერთიანი საფარფლე ნაოკი უბნებად დაიყო, შუა უბანი რედუცირდა, მაგრამ მისმა ექტოდერმამ შეინარჩუნა კიდურის განვითარების უნარი, რომელიც მას თვით ამფიბიებამდისაც კი გამოჰყვა.

ემბრიოლოგიური საბუთების გარდა, შმალჰაუზენის და სევერ-ცოვის შეხედულების სისწორეს მრავალი ანატომიური და პალეონტოლოგიური ფაქტიც ადასტურებს. უპირველესად, უნდა აღინიშნოს ყველა ის საბუთი, რომლებიც გეგენბაურის თეორიის წინააღმდეგ იქნა გამოყენებული (სარტყლები მდებარეობა ტანის კუნთებს გარეთ, მუსკულატურის ინერვაცია მეტამერიული სპინალური ნერვებით და სხვა). საინტერესოა ის ფაქტი, რომ უქალოებს (ამფიოქსუსი) გააჩნიათ საფარფლე ნაოკი, როგორც კენტი, ისე ლუწი (მეტაპლევრული ნაოკები), რის შედეგადაც ეს ცხოველები ხერხემლიანების კიდურების ევოლუციის ერთგვარ ცოცხალ მოდელად შეიძლება წარმოვიდგინოთ (თუმცა, გენეზისური კავშირი ლუწ ფარფლებსა და მეტაპლევრულ ნაოკებს შორის არ არსებობს). უფრო მნიშვნელოვანი ისაა, რომ ზოგი ხერხემლიანის, განსაკუთრებით, პრიმიტიული თევზების, ლუწი კიდურების ჩონჩხში აქამდე მოიპოვება ნიშნები, რომლებიც მიუთითებენ, რომ ჩონჩხის ფუძისეული ხრტილები და, აგრეთვე, სარტყლის ელემენტები ფარფლის მეტამერიული სხივების ფუძეების

შერწყმითაა წარმოქმნილი. ზოგ უძველეს ნამარხ სელაქიებს სხივების მნიშვნელოვანი რიცხვი მისახსრებული ჰქონდათ უშუალოდ სარტყელზე და ამჟამად ჩანს, რომ მათი ფუძისეული ხრტილები სხივების ფუძისეული ელემენტების შერწყმის პროდუქტია (Cladiselache, Cladodus). უკანა ფარფლში, რომელსაც, საერთოდ, უფრო პრიმიტიული აგებულება ახასიათებს, ეს ზოგჯერ რეცენტულ თევზებსაც ემჩნევათ. მაგალითად, ძალიან პრიმიტიული *Chlamydoselachus* ზვიგენის მუცლის ფარფლში სხივების დიდი რიცხვი ესახსრება უშუალოდ ფართო ფირფიტას, მდებარეს სხეულის მუცლის კედელში და აღქურვილს ნახვრეტების ორი მწყრივით, რომლებშიც ნერვები გაივლიან. აშკარაა, რომ წინათ სარტყლის ადგილზე იმყოფებოდნენ ხრტილოვანი სხივების პროქსიმალური, დამოუკიდებელი ბოლოები, რომელთა შორის ნერვები იყვნენ. შემდეგ სხივების ეს ფუძეები ერთმანეთს შეეზარდა და შეიქმნა სასარტყლე ფირფიტა, რომელშიც სხივებს შორის არსებული შუალედები ხვრელების სახით შერჩა. კიდევ უფრო პრიმიტიული აღმოჩნდა ხრტილძვლოვნების (ზუთხისებურთა) მუცლის ფარფლი და უკანა სარტყელი. თვით ფარფლში ნათ სულაც არ გააჩნიათ ფუძისეული ელემენტები (ბაზალეები) და ფარფლის ჩონჩხი მხოლოდ დამოუკიდებელი სხივების მწყრივისაგან შედგება, სარტყელი კი ფარფლის სხივების ფუძეების შერწყმის გზით ჩამოყალიბების სტადიაშია: წინა ნაწილში სხივების ბაზალური ნაწევრები მტნაკლებად სრულადაა შერწყმული ერთმანეთს და



სურ. 63. სელაქიების და ხრტილძვლოვანი თევზების უკანა კიდურის I. სელაქია, II. ზუთხისებური თევზი.
 1. ბაზიპტერიგიუმი, 2. სანერგე ხვრელები, 3. უკანა სარტყელი, 4. სხივები.

მათ შორის მხოლოდ ხვრელებია დარჩენილი ნერვებისათვის, უკანა ნაწილში კი სხივების ფუძისეული ნაწევრები ჯერ კიდევ დამოუკიდებელია. უმაღლეს თევზებს კიდურების სარტყლები კარგად აქვთ განვითარებული, თვით ფარფლში კი პირველადი ჩონჩხის სხივებს (რადიალები) თავისი პირვანდელი დამოუკიდებლობა

(მეტამერიულობა) შენარჩუნებული აქვთ, თუმცა საერთოდ, როგორც ვიცით, ისინი აქ საგრძნობლადაა რედუცირებული კანისეული ჩონჩხის (ლეპიდოტრიქიების) ძლიერ განვითარებასთან დაკავშირებით. ამრიგად, უმაღლეს თევზებს ლუწი ფარფლებში, ისევე, როგორც კენტ ფარფლებში, უკეთ, ვიდრე უმაღლეს თევზებს, აქვთ შენარჩუნებული პრიმიტიული ნიშანი: ჩონჩხის სხივების დამოუკიდებლობა და, შესაბამისად, მეტამერიულობა. ეს, თითქოსდა, პარადოქსალური მოვლენა, აიხსნება თვით საჩონჩხე მასალის თვისებებით. ძვალი ბევრად უფრო მტკიცე და, ბევრად უფრო ნაკლებად დრეკადია, ვიდრე ხრტილი. ამიტომაც ძვლოვანი ელემენტები ხრტილოვან ელემენტებზე ბევრად უფრო კონსერვატიულია. გარდა ამისა, უმაღლესი (მთელძვლოვანი და სრულძვლოვანი) თევზების კიდური უფრო სუსტი ორგანოა, ვიდრე ხრტილოვანი თევზების კიდური და იგი, შესაბამისად, ნაკლებადაა კონცენტრირებული.

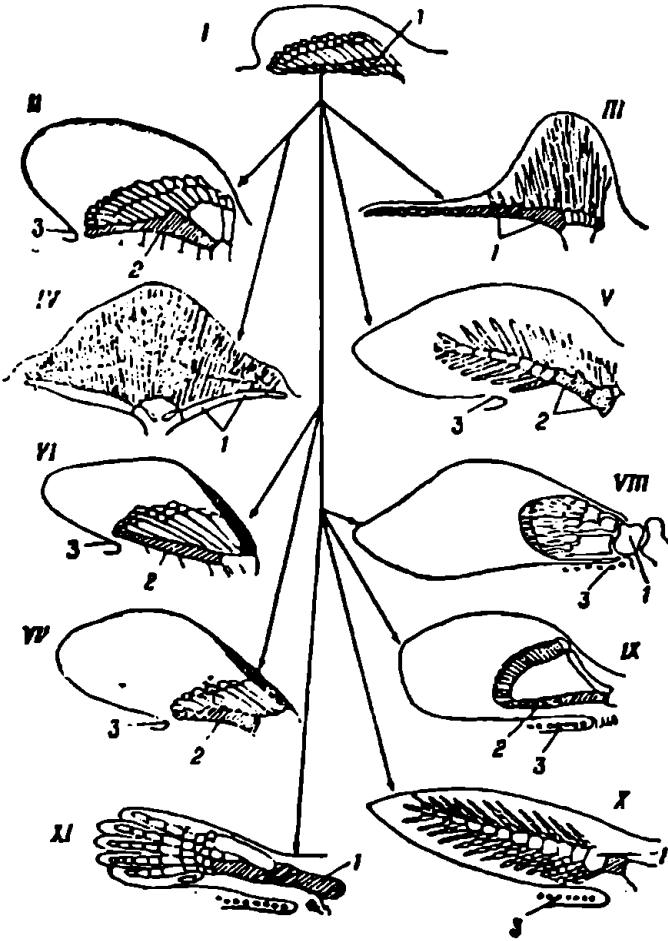
საკმაოდ ვოცელი დისკუსია მიმდინარეობდა იმის თაობაზე, თუ ფარფლის რომელი ტიპია პირველადი და საწყისი. როგორც ვიცით, გეგენბაურს ასეთად მიაჩნდა დინოების (კერძოდ, ცერატოდუსის) დამახასიათებელი სტენობაზალური, ერთლერძიანი ბისერიალური ფარფლი, რომელსაც მან „არქიპტერიგიუმი“ (უძველესი ფარფლი) უწოდა, მაგრამ ამ ტიპის ფარფლი უალრესად სპეციალიზებულია, რის გამოც მის საწყის ფორმად მიჩნევა არ შეიძლება. ამასთან, რაც მთავარია, ემბრიოლოგიური გამოკვლევებით დადგენილ იქნა, რომ თვით არქიპტერიგიუმიც ინერგება ჰორიზონტალურად მდებარე ფართოფუძიანი (ევრიბაზალური) ნაოქის სახით. სევერცოვნა ემბრიოლოგიური გამოკვლევების საფუძველზე, ანატომიური და პალეონტოლოგიური ფაქტების მოხმარებით, მოგვცა ფარფლების ევოლუციის რეალური სურათი. ამ შეხედულების თანახმად, საწყის ფორმას წარმოადგენდა ევრიბაზალური ფარფლი, რომლის ჩონჩხს შეადგენდნენ მრავალრიცხოვანი დანაწევრებული სხივები. ამ სხივების განცალკევებული, ბაზალური ელემენტები სათითაოდ ემაგრებოდნენ სხეულის კუნთოვან კედელს. ამ ჰიპოთეზური ფარფლიდან წარმოიქმნა ყველა ცნობილი ფარფლის ტიპები. სახელდობრ, სელაქიებში მოხდა ბაზალური ელემენტების კონცენტრაცია და დიდი ბაზალური ხრტილები წარმოიქმნენ (პროპტერიგიუმი, მეზოპტერიგიუმი, მეტაპტერიგიუმი), მაგრამ ფუძე ისევ ფართო დარჩა (ევრიბაზალურობა). დანარჩენ თევზებს ფარფლის ფუძის უკანა კიდესთან გაუჩნდათ ნაკვეთი (*incisura metapterygoidea*), რომელმაც იწყო ფარფლის ფრთეულის თანდათან მოცილება ტანი-

საგან და მისი ფუძის შევიწროვება. ხრტილძელოვანი და მთელ-ძელოვანი თევზების (Chondrostei და Holostei) მეტაპტერიგიული ნაქდები იმდენად სუსტადაა განვითარებული, რომ ფარული თითქმის ევრიბაზალური რჩება. არსებითად ამასვე ვხედავთ სრულ-ძელოვან თევზებში (Teleostei), იმ განსხვავებით, რომ აქ მოხდა პირველადი ჩონჩხის ძლიერი რედუქცია და კანისეული ჩონჩხით შენაცვლება. ფუნჯფარფლიანებს და მრავალფარფლიანებს (Crossopterygii და Polypteri) ეს ნაქდები უკვე იმდენად ღრმად აქვთ განვითარებული, რომ ფარულის მთელი ფუძე მოცილებულია სხეულის გვერდით კედელს და ქცეულია ვიწრო ლეროდ, რომელიც პროქსიმალური (წინა) ბოლოთი ემაგრება სარტყელს (სტენობაზალური ფარფლი). მასში სხივები მხოლოდ ერთ (წინა) კიდებუა განლაგებული (უნისერიალურობა). ფუძის შემდგომი შევიწროვების, ლერძის დაგრძელების და, ამავე დროს, მეორე (უკანა) კიდებუც სხივების განვითარებით წარმოიქმნა ბისერიალური სტენობაზალური არქიპტერიგიუმის ტიპის ფარფლი, როგორც დიპნოებს აქვთ.

ხმელეთის ხერხემლიანთა კიდურების ჩონჩხი გარკვეულ მსგავსებას იჩენს თევზების ფარფლების ზოგიერთი ფორმის ჩონჩხთან, რაც გამოიხატება სარტყლის ზოგადი მსგავსებითა და თავისუფალი კიდურის დისტალური ელემენტის სხივური განლაგებით. თითქმის არაფრით განსხვავდება ხუთთითა კიდურის და ფარფლების განვითარების პროცესიც. რაკი ტეტრაპოდები თევზისებრი ფორმებისაგან წარმოიშენენ, აშკარაა, რომ მათი ხუთთითა კიდურები გარდაქმნილ ლუწ ფარფლებს უნდა წარმოადგენდნენ. მაგრამ ამ საკითხში გასარკვევია, თუ რომელი ტიპის ფარფლის გარდაქმნის რეზულტატია ტეტრაპოდების ხუთთითა კიდური.

შეიძლება ითქვას, რომ ხმელეთის ხერხემლიანების კიდურის წარმოშობის საკითხს თითქმის იმდენივე ხნის ისტორია აქვს, რა ხნისაცაა თვით შედარებითი ანატომია. ძველი ანატომები ხუთთითა კიდურის პროტოტიპს უმაღლესი (სრულძელოვანი) თევზების ფარფლში ხედავდნენ. მართლაც, ერთი შეხედვით, მსგავსება ამ ორ ორგანოს შორის საკმაოდ დიდია: საკმაოდ მსგავსადაა აგებული სარტყელი, თვით ფარფლის ძელოვანი სხივები რადიალურადაა განწყობილი და ერთობ მოგვაგონებს მეტაკარპალურ ან მეტატარსალურ ელემენტებს. ლეპიდოტრიქიები თითების ფალანგების წინაპრად შეიძლება მიჩნეულიყო. მაგრამ ეს შეხედულება, ცხადია, სრულიად

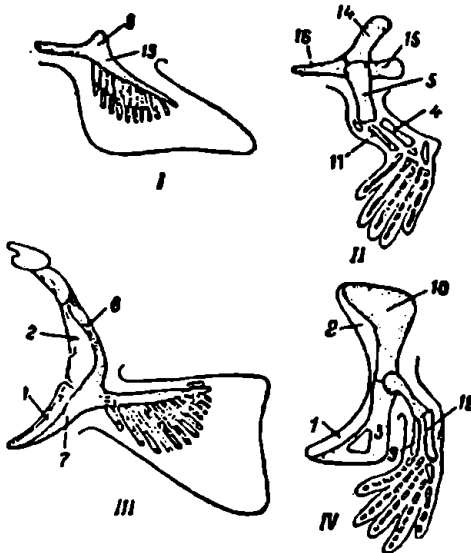
შეუღებელია. საკმარისია ითქვას, რომ შეუძლებელია ტეტრაპოდების კიდურის ხრტილისეული ჩონჩხის და კანისეული ლემბოდოტრიქების პომოლოგიზება.



სურ. 64. ლეწი კიდურების ევოლუცია
 I. მკერდის ფარფლის ჰიპოთეზური ტიპი, II. სელაქიები, III. ქსენაკან-
 თესები, IV. სკაროსები, V. კლადოსელაქიები, VI. ხრტილძელოვანნი,
 VII. მთულძელოვანნი, VIII. კროსოტერიგიები, IX. პოლიტე-
 რუსი, X. დინოზები, XI. ხმელეთის სერპენტიანები.
 1. პროქსიმალური ელემენტები; 2. მეტაპტერიგიუმი,
 3. მეტაპტერიგიალური ნაკდვეი.

უფრო ახალი, მეცნიერულად დასაბუთებული თეორიები ორ მთავარ გგუფად შეიძლება განაწილდეს. ერთი თვალსაზრისი,

რონელიც რაბლს ეკუთვნის და რონელსაც შევლევართა უმცი-
რესობა ემხრობა, გულისხმობს, რომ ხუთთითა კიდური წარმო-
იშვა შინაგანი ჩონჩხის ერთი სხივის მქონე ფარფლიდან, რო-
გორც აქვს ერთ თანამედროვე ორგვარსუნთქვიან თევზს (ლები-
დოსირენს), ამ ერთადერთი სხივის დისტალური ბოლოს მეორე-
ულად გახლეჩის გზით. რაბლის შეხედულებით კიდურის ყველაზე
პრინციპიული ფორმაა ერთთითა კიდური, რომელიც თანდათან
გართულებით იქცა ორთითად, შემდეგ სამთითად, ოთხთითად
და, ბოლოს, ხუთთითად. მაგრამ სინამდვილეში ევოლუციის პრო-
ცესში აშკარადაა გამოხატული თითების რიცხვის შემცირების



სურ. 65. წყლისა და ხმელეთის ხერხემლი-
ანთა კიდურების ჩონჩხი

I. მუცლის ფარფლი, II. უკანა ფეხი, III. მკერდის
ფარფლი, IV. წინა ფეხი.

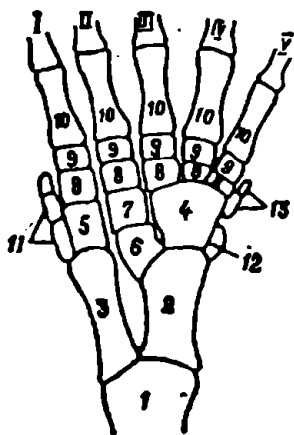
1. ლავიწი, 2. კლავიფორმი, 3. კორაკოიდი, 4. წვივის
მცირე ძვალი, 5. ბარძაყის ძვალი, 6. კორაკოიდული
ნაწილი, 7. სკაპულარული ნაწილი, 8. სათეძოე მორჩი,
9. სხივის ძვალი, 10. ბეჭის ძვალი, 11. წვივის დიდი
ძვალი, 12. იდაყვის ძვალი, 13. მენჯის ხრტილი,
14. თეძოს ძვალი, 15. საჯდომის ძვალი,
16. ბოქვენის ძვალი.

ტენდენცია. კიდურები, რომლებშიც თითების რიცხვი შემცირებუ-
ლია, ყოველთვის რედუცირებულია და მათ ვხვდებით, უმთავრე-
სად წაგრძელებული სხეულის მქონე მხოლოდ ფორმებში (სტინიკო-

სებრნი), წყალში მცხოვრებ კუდიან ამფიბიებში, სადაც კიდურების როლი საერთოდ უმნიშვნელოა, და ზოგ სხვა სპეციალიზებულ ჯგუფში (ჩლიქოსნები). ამავე დროს, თვით ლეპიდოსირენის მარტივი ერთსხივიანი, ლეროსებრი ფარფლი, რომელსაც რაბლი თვლიდა ხმელეთის ხერხემლიანების კიდურის წინაპრად, უდავოდ, რედუცირებულია და სპეციალიზებულო.

თანამედროვე ავტორთა უმრავლესობა ხუთთითა კიდურის პროტოტიპად იღებს ტიპიურ ფარფლს, რომელშიც სხივების რიცხვი მინცადამინც დიდი არაა, მაგრამ ხუთზე მეტია. ასეთი ფარფლები უმაღლესი თევზების უმრავლესობას აქვს. დღეს დადგენილად ითვლება, რომ ხუთთითა კიდური განვითარდა არა მარტივი ერთსხივიანი კიდურის გართულების გზით, არამედ მასზე უფრო მდიდრად დანაწევრებული კიდურის თანდათან გაპარტივების შედეგად, როგორც სევერცოვი თვლიდა. კიდურის ყველა ელემენტი მორფოლოგიურად ტოლფასოვანია და წარმოადგენს ნაწილობრივ სხივების ურთიერთთან შერწყმის პროდუქტს (კიდურის ლერძის ელემენტები), ნაწილობრივ კი მათი დანაწევრების რეზულტატს. ხუთთითა კიდურის ჩონჩხის ელემენტების სხივური განლაგება განსაკუთრებით აშკარად კუდიან ამფიბიებს აქვთ გამოხატული, ონტოგენეზური განვითარების პროცესში მინც. კიდურის პროქსიმალურ ნაწილში ვხედავთ ლერძს, რომელიც კიდურის უკანა კიდის გასწვრივ გადის და სამი უფრო დიდი ძვლისაგან შედგება (humerus, ulna, ulnare წინა კიდურში, femur, fibula, fibulare — უკანაში). ამ ლერძს გვერდით და ბოლოზე სხივების რამდენიმე მწკრივი ემაგრება. პირველ გვერდით სხივს შეადგენენ radius, radiale, carpale distale 1, metacarpale 1 (ან, უკანა კიდურში: tibia, tibiale, tarsale distale 1, metatarsale 1) და 1 თითი. მეორე გვერდით სხივს შეადგენენ intermedium, centrale, carpale distale 2 (tarsale distale 2), metacarpale (metatarsale) 2 და 11 თითი. მესამე, მეოთხე და მეხუთე სხივებს შეადგენენ, შესაბამისად, III, IV და V carpale mediale (tarsale mediale), carpale distale (tarsale distale) და III, IV, V თითის ფალანგები. ეს სამი უკანასკნელი თითი ულნარეს ბოლოს ემაგრებიან. გარდა ამისა, ზოგჯერ შესამჩნევია ელემენტები, რომლებიც იმყოფებიან პირველი თითის წინ (prae-pollex წინა კიდურში და praehallux უკანაში) ან მეხუთე თითის უკან (postminimus) და რუდიმენტულ თითებს მოგვაგონებენ. ისინი, უდავოდ, ორი დამატებითი სხივის ნაშთს წარმოადგენენ. ამრიგად, სრულიად აშკარაა, რომ ტეტრაპოდების კიდურების წარმოშობისას ადგილი ჰქონდა სხივების რიცხვის შემცი-

რებას და არა გადიდება; ამევე დროს, მტევნის ფუძეში, ე. ი. ბაზიპოდიუმში (carpus წინა კიდურში და tarsus უკანაში) პოულობენ რუდიმენტულ ელემენტებს, რომლებიც მეზობელ ელემენტებზე მიეზრდებიან ხოლმე. საერთოდ, ბაზიპოდიუმს რედუქციის შესამჩნევი ტენდენცია ახასიათებს (განსაკუთრებით, უმაღლეს ფორმებში); იგი ზომით მცირდება და მრავალი მისი ელემენტი ერთმანეთს ერწყმის. ამრიგად, ბაზიპოდიუმის აღნაგობა ევოლუციის პროცესში მარტივდება, მისი ელემენტების რიცხვი მცირდება, ზოგჯერ კი იგი სრულიად მიეზრდება მეზობელ ნაწილებს (ფრინველების უკანა კიდური). ბაზიპოდიუმში რუდიმენტული



სურ. 66. ხმელეთის ხერხემლიანის წინა კიდურის სრული ჩონჩხის სქემა

1. humerus, 2. ulna, 3. radius, 4. ulnare, 5. radiale, 6. intermedium, 7. centrale, 8. medialis, 9. distalia, 10. metacarpalia, 11. praopolex, 12. pisiforme, 13. postminimus, 1—V. თითები.

(სტილოპოდიუმის და ზევგოპოდიუმის ძვლების) ხრტილოვანი ნერგები დასაწყისში შედარებით პატარა ზომისაა და დაახლოებით სხვა ელემენტების ტოლი. უმაღლეს ხერხემლიანებში, განსაკუთრებით, ზოგ ნამარხ ფორმებში, ეს ელემენტები, საერთოდ, ბევრად უფრო მოკლეა, ვიდრე უმაღლეს ფორმებში. ეს იმას მოწმობს, რომ ხუთთითა კიდურის სტილოპოდიალური და ზევგოპოდიალური ელემენტები ფარფლის მოკლე ელემენტების პროგრესული განვი-

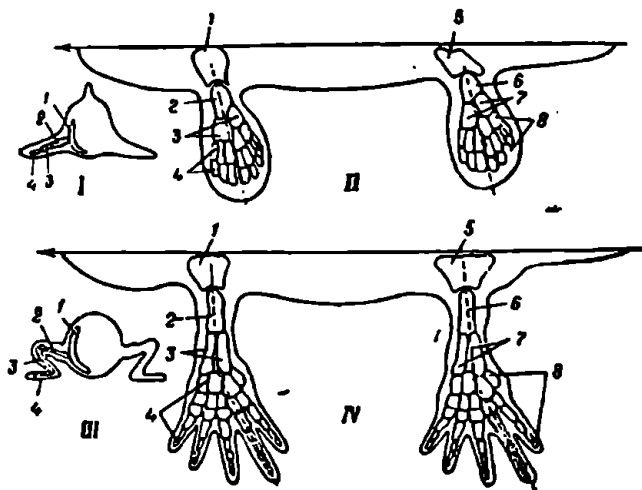
ელემენტები უმაღლეს ხმელეთის ხერხემლიანებსაც აქვთ, რაც იმას უთითებს, რომ აღნაგობის გამარტივება უკვე ტეტრაპოდების წარმოშობისას მოხდა. ამ პროცესის აშკარა საბუთია ისიც, რომ შემდგომი ევოლუციის მანძილზე, არსებითად, მთლიანად გაქრა ბაზიპოდიუმის შუა მწკრივი (medialis), რომელთაგან თითო შედიოდა თვითეული ზემოთ განხილული სხივის შემადგენლობაში და რომელთაგან მხოლოდ ერთი (centrale) დარჩა. ამგვარად, სხივების რიცხვის შემცირებასთან ერთად მოხდა ბაზიპოდიუმის ელემენტების რიცხვის შემცირებაც და, საერთოდ, კიდურის ჩონჩხის გამარტივება.

მეორე მხრით, ემბრიონალური განვითარება მოწმობს, რომ კიდურის გრძელი ელემენტების

თარების პროდუქტს წარმოადგენენ. კიდურის ზოგიერთი ძვლის სიგრძე რომ მართლაც ხმელეთის ხერხემლიანის კიდურის ფუნქცი-ასთანაა დაკავშირებული, იმითაც დასტურდება, რომ ტეტრაპოდების ხელახლა წყალში გადასახლებისას და ხუთთითა კიდურის ხო-ფად გარდაქმნისას, ეს ძვლები ხელახლა მოკლდება, კიდურის ყვე-ლა ელემენტი დაახლოებით ტოლფასოვანი ხდება. ამასთანავე, აღინიშნება ჩონჩხის ელემენტების (ფალანგების) რიცხვის გაზრდა და სხივების რაოდენობის მეორეული გადიდებაც კი. ასეთი ცვლილებები გვხვდება ვეშაპებსა და განსაკუთრებით, ნამარხ წყლურ რეპტილიებში (იქთიოზავრები და პლენიოზავრები). ამ შემთხვევებში ჩვენ თითქოსდა ვხედავთ იმის მებრუნებულ სუ-რათს, რაც ხერხემლიანთა წყლიდან გამოსვლისას მოხდა. ყველა-ფერი ეს იმის არაუშუალო საბუთია, რომ პროცესები, რომლებიც ახლცა თევზის ფართლის გარდაქმნას ხუთთითა კიდურად, მარ-თლაც, მისი ფუნქციის შეცვლით იყო განპირობებული.

ამრიგად, ზემოთ განხილული საბუთები ფრიად თვალსაჩინოდ ადასტურებენ მოსაზრებას, რომ ხმელეთის ხერხემლიანთა ხუთ-თითა კიდური წარმოიშვა არცთუ მეტად მრავალრიცხოვანი, სხი-ვების მქონე (სხივების რიცხვი არ შეიძლება შვიდზე ნაკლები ყოფილიყო), მაგრამ მდიდრად დანაწევრებული ფართლიდან, სხი-ვების რიცხვის შემცირების, ელემენტების რიცხვის შემცირებისა და პროქსიმალური ელემენტების ძლიერი დაგრძელების გზით. მაგრამ ეს დასკვნა მაინც არ იძლევა პასუხს იმ კითხვაზე, თუ რომელი ტიპის ფართლმა მისცა საწყისი ხუთთითა კიდურს. სრულძვლოვანი თევზების ფართლების პირველადი (ხრტილისეუ-ლი) ჩონჩხი რედუცირებულია და ფუნქციონალურად შენაცვლე-ბულია კანისეული ჩონჩხით. ასე რომ, როგორც ზემოთ აღვნიშ-ნეთ, იგი შედარების ობიექტად არ გამოდგება. ჩვენ უნდა მივ-მართოთ ისეთ ფართლს, რომელსაც არცთუ მკაფიოდ გამოხა-ტული, უკანა კიდის გასწვრივ მდებარე ღერძი (მეტაპტერიგიუმი) აქვს. გეგენბაურს, როგორც ვიცით, ყველა ფართლის და, აგრეთვე, ხმელეთის ხერხემლიანების კიდურის საწყის ფორმად მიაჩნდა ცერატოდუსის ბისერიალური სტენობაზალური ფართლი („არქიპტერიგიუმი“). ასეთ ფართლს ფუძეში მხოლოდ ერთი ელემენტი აქვს, რომელიც უშუალოდ ესახსრება სარტყელს და ხუთთითა კიდურის სტილოპოდიუმს შეესაბამება. თუ სრულიად უკუვაგდებთ გეგენბაურის თეორიის იმ ნაწილს, რომელიც ფარ-ფლების ვისცერალური ჩონჩხისაგან წარმოშობას გულისხმობს და თუ, ამავე დროს, „არქიპტერიგიუმს“ არ მივიჩნევთ ფართლის უძველეს ფორმად, ეს შეხედულება, ზოგადად, საკმაოდ უახლოვ-

დება დღეს მიღებულ აზრს. მაგრამ ფარფლის ცერატოდუსული ტიპი ბევრად უფრო ძლიერაა სპეციალიზებული, ვიდრე ეს დასაშვებია საწყისი ფორმისათვის. ეს არცაა გასაკვირი, რადგანაც დიპნოები, რომელთაც ცერატოდუსი ეკუთვნის, საერთოდ, უაღრესად სპეციალიზებული ჯგუფია და უშუალო გენეზისური კავშირი ხმელეთის ხერხემლიანებთან მათ არა აქვთ. გარკვეულ



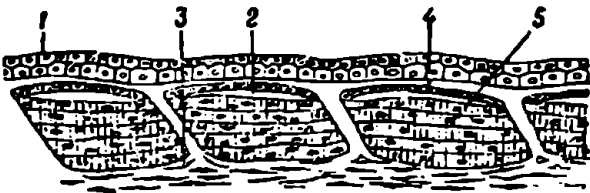
სურ. 67. ფარფლების გარდაქმნა ხუთთითა კიდეურად
 I—II. ნაშარხი: ფუნჯფარფლიანი თევზის (ხაერიპტერუსის) ფარფლები.
 III—IV. ხმელეთის ხერხემლიანთა ხუთთითა კიდეური.
 1 და 5. სარტყელი, 2 და 6. სტილოპოდიუმი, 3 და
 7. ხევიპოდიუმი, 4 და 8. ავტოპოდიუმი.

მსგავსებას ხმელეთის ხერხემლიანების კიდეურების ჩონჩხთან იჩენს პოლიპტერუსის ფარფლის ჩონჩხი, მაგრამ იგი არ აკმაყოფილებს ერთ მნიშვნელოვან პირობას: იგი ძალიან სუსტადაა დანაწევრებული. ბევრად უფრო მეტად ჰგავს ხუთთითა კიდეურის ჩონჩხს ზოგი ნაშარხი კროსოპტერიგის (ფუნჯფარფლიანების) ფარფლების ჩონჩხი. მაგალითად, ერთ მათგანს (*Eusthenopteron*) ფარფლის ჩონჩხის პროქსიმალური ნაწილი ხუთთითა კიდეურის თითქმის იდენტური აქვს (დისტალური ნაწილი, როგორც ჩანს, ხრტილოვანი იყო და არ შენახულა). კიდევ უფრო მეტ მსგავსებას ამგვარებს ზაერიპტერუსის (*Sauripterus*) ფარფლის ჩონჩხი, რომელშიც, ამავე დროს, ფარფლის ქვედა (წინა) კიდეზე კანისეული სხივები რედუცირებულია, რაც იმას მოწმობს, რომ ფარფლები ფსკერზე ხობვისას საყრდენად იხმარებოდა.

§ 18. სოფური მუსკულატურის განვითარება, აგვიზღვება და ევოლუცია

სოფური მუსკულატურა ხერხემლიანებში წარმოდგენილია ტანის, თავის, კიდურების და, აგრეთვე, კანქვეშა მუსკულატურით, რომელიც ზოგიერთ ხერხემლიანს გააჩნია. იგი ეთლიანად მიოტომებიდან ვითარდება, ინერვირდება სომატომოტორული ნერვებით¹ და ყოველთვის განივზოლოვანია.

უამნიონოების და ამნიონიანების მიოტომის წარმოქმნა ერთნაირად არ ხდება. სომიტის დიფერენცირების ტიპური სურათი, ზემოთ რომ იყო აღწერილი, უამნიონოების დამახასიათებელია (სომიტის მედიალური კედელი მიოტომს იძლევა, მისი ვენტრომედიალური კიდე სკლეროტომია, ლატერალური კედელი კი — დერმატონი).



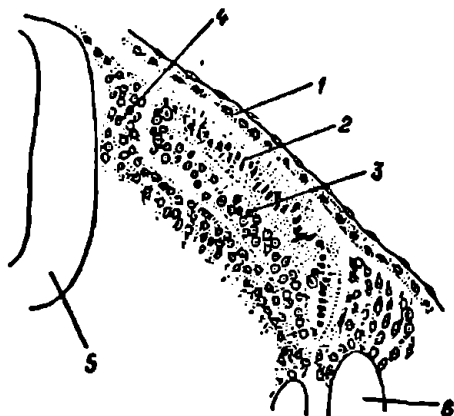
სურ. 68. უამნიონო ხერხემლიანების სომიტის დიფერენცირება

1. ექტოდერმა, 2. მიოცილი, 3. მეზენქიმა, 4. დერმატონი, 5. მიოტომი.

ამნიონიანების სომიტის დიფერენცირება მნიშვნელოვნად განსხვავდება ტიპური დიფერენცირებისაგან, რომელიც უამნიონოებს ახასიათებს. სპლანქნოტომისგან მოცილებისთანავე სომიტის ქვედა კედელი იშლება მეზენქიმად, რომელიც მიოცილში იჭრება და ამოაყვებს მას. მეზენქიმად იშლება სომიტის მთელი მედიალური კედელიც, რომელიც უამნიონოებში მიოტომად დიფერენცირდებოდა. მთელი ეს მეზენქიმა ხმარდება ჩონჩხის წარმოქმნას. ერთიანი ეპითელური ფირფიტის სტრუქტურას ინარჩუნებს მხოლოდ სომიტის გარეთა კედელი, ე. ი. დერმატონი. აქ მიოტომს არსებდად მხოლოდ სომიტის ზედა კიდე წარმოადგენს. ამ უბნის

¹ ახლა დადგენილია, რომ სოფური მუსკულატურა ვეგეტატიური ბოკკოვებითაც ინერვირდება. ამ ბოკკოებს სოფური კუნთების შეკუმშვის გამოწვევა არ ძალუძთ, მაგრამ ისინი ცულიან მის ფიზიოლოგიურ თვისებებს და ამით შეკუმშვის ხასიათზეც ახდენენ გავლენას.

უჯრედები მრავლდებიან, მიოტომის მასალა ჩაიზრდება ქვემოთ-
კენ და მეორე შრის სახით ამოეფინება დერმატომის მედიალურ
ზედაპირს. ამრიგად, ამ სტადიაში აქ სომიტისგან წარმოიქმნება
სამი ფენა: მედიალურად მყოფი მძლავრი სკელეტოგენური მეზენ-
ქიმა, შუა—მიოტომური ფირფიტა და გარეთა—დერმატომი.



სურ. 69. ა მნიონიანი ხერხემლიანების
სომიტის დიფერენცირება
1. ექტოდერმა, 2. დერმატომი, 3. მიოტომი,
4. სკლეროტომი, 5. ნერვული ლულა,
6. ცელომი.

მიოტომებიდან კუნთების განვითარების პროცესი
ერთობ რთულია. უმდაბლესი ხერხემლიანების მიოტომებს მეტ-
ნაკლებად გამოხატული უჯრედოვანი აგებულება აქვთ. ისინი
შემდგარნი არიან წაგრძელებული ინდიფერენტული უჯრედების-
გან, რომელთაც მიობლასტები ეწოდებათ. უმაღლესი ხერხემლიან-
ების, კერძოდ, ძუძუმწოვრების მიოტომების უჯრედები ერთობ
სქელდებიან, რაც დასაწყისში იმითაა განპირობებული, რომ მათი
უჯრედები მალალ ცილინდრულ ფორმას იძენენ. შემდეგ, დასა-
წყისში ეპითელური სტრუქტურის მქონე მიოტომი, უჯრედებს
შორის პლაზმური კავშირების გაჩენის შედეგად, სინციტიუმის
აგებულებას იძენს. განცალკევებული მიობლასტებიდანაც და კუნ-
თოვანი სინციტიუმის უჯრედოვანი (ბირთვებიანი) ტერიტორი-
ებიდანაც განვითარების შედარებით უფრო გვიან სტადიებში
კუნთოვანი ბოკკოების ჩამოყალიბება ხდება. მიობლასტები ერთ-
ბირთვიანი ცილინდრული უჯრედებია, რომლებიც განვიად არიან
მიოტომში განლაგებულნი ერთი მიოსეპტიდან მეორემდე. თვით

მიობლასტების გაყოფისა და ახალი მიობლასტების წარმოქმნის ხარჯზე, მიობლასტების რიცხვი თანდათან იზრდება. განვითარების გარკვეულ სტადიაში მიობლასტების პლაზმაში ჩნდება მიოფიბრილები, რომლებიც მხოლოდ გვიან სტადიებში იძენენ განივზოლოვნობას (მათში ჯერ I და Q დისკოები ჩნდებიან, მერე კი M და Z დისკოები). თანაც, ბირთვების დაყოფის გამო, კუნთოვანი ბოჭკო მრავალბირთვიანი ხდება. მიოფიბრილების რიცხვი თანდათან იმატებს და მიობლასტი მილის სახეს იძენს. ასეთ სტადიაში კუნთოვან ბოჭკოს კუნთოვან მილას ანუ კუნთოვან ლენტს უწოდებენ ხოლმე. მიოფიბრილების რიცხვის გადიდებასთან და მათს დიფერენცირებასთან ერთად, კუნთოვანი მილაკი საბოლოოდ განივზოლოვან კუნთოვან ბოჭკოდ იქცევა. დეფინიტიური კუნთის გადიდება, ძირითადად, მისი ბოჭკოების სისქეში ზრდითაა განპირობებული; თუმცა, როგორც ჩანს, ახალი ბოჭკოებიც წარმოიქმნებიან კუნთში მყოფი არადიფერენცირებული მიობლასტების რეზერვის ხარჯზე. მიოტროფი სინციტიუმიდან განივზოლიანი ბოჭკოების განვითარება ასევე ხდება, ოღონდ მათი წარმოქმნა აქ რანდენადმე გამარტივებულია.

როგორც ვიცით, უამნიონოთაგან განსხვავებით, ამნიონიანებს მიოტომების კუნთოვანი კვირტები არ უვითარდებათ. ის მიოტომები, რომელთა ხარჯზეც კიდურების მუსკულატურა ვითარდება, ნაწილობრივ იშლებიან მთლიანად მეზენქიმად. ამ მეზენქიმის უჯრედები მიგრირებენ კიდურის ნასახში და დიფერენცირდებიან ჯერ მიობლასტებად, შემდეგ—კუნთოვან მილაკებად და, ბოლოს—განივზოლოვან ბოჭკოებად. კიდურების მუსკულატურის განვითარების ამ თავისებურების მიზეზი ისაა, რომ კუნთოვანი კვირტები, რომლებიც საკმარისია უამნიონოთა მოკლე და სუსტი კიდურების მუსკულატურით უზრუნველსაყოფად, აღარ კმარა ამნიონიანთა უფრო გრძელი და უკეთ განვითარებული კიდურების რთული მუსკულატურისათვის. ამიტომაც ამნიონიანებში კიდურის ჩანასახის მახლობელი მიოტომები მთლიანად ხმარდება კიდურის მუსკულატურის წარმოქმნას. ამას მოსდევს კუნთოვანი აპარატის იმ ერთგვაროვანი მეტამერიის დარღვევა, რომელიც უამნიონოებს ახასიათებთ.

დეფინიტიური განივზოლოვანი კუნთოვანი ბოჭკო გრძელი, ცილინდრული ელემენტია, რომლის განივ ბევრად მეტია სიგრძეზე (აღამიანში მისი განივ 9—150 მიკრონია, სიგრძე კი ზოგჯერ 12 სანტიმეტრსაც აღწევს; ძროხის ბოჭკოები კი უფრო გრძელიცაა ხოლმე). ბოლოებით ბოჭკოები მყესებზეა მიმაგრებული. გარედან

ისინი თხელი უსტრუქტურო გარსით, სარკოლემითაა დაფარული. კუნთოვანი ბოქკოს პლაზმა სარკოპლაზმად იწოდება. ბირთვები ბოქკოში პერიფერიაზე იმყოფებიან. სარკოპლაზმის უმეტესი ნაწილი მიოფიბრილებს უჭირავთ. მიოფიბრილები გლუვი კუნთისაგან განსხვავებით, ჰომოგენური არაა. ისინი შემდგარნი არიან წესიერად მონაცვლე იზოტროპული დისკოებისაგან, რომელთაც I ასოთი აღნიშნავენ ხოლმე და ანიზოტროპული დისკოებისაგან, რომელნიც Q ასოთი აღინიშნებიან. პირველ მათგანს მარტივი შუქტება ახასიათებს (გამავალ სინათლეზე ისინი ნათელია) მეორეს კი—ორმაგი შუქტება (გამავალ სინათლეზე ისინი მუქად გვეჩვენებიან). თვითელი ამ დისკოთაგანი შუაზე გადაკვეთილია თხელი ფირფიტით. I დისკოს გადამკვეთი ფირფიტა მუქია და M ფირფიტად იწოდება. Q დისკოს გადამკვეთი ფირფიტა ნათელია და Z ფირფიტად იწოდება. M და Z ფირფიტა სარკოლემას უკავშირდება და მიოფიბრილების დისკოებს ერთ დონეზე აჩერებს. ამიტომაც, ბოქკოში მყოფი ყველა მიოფიბრილის I და Q დისკოების ერთობლიობა მთელი ბოქკოს განივბოლოვნობას განაპირობებს.

მიოფიბრილები კუნთის შეკუმშვის ძირითადი აპარატია. განივბოლოვანი კუნთოვანი ბოქკოს შეკუმშვა მნიშვნელოვნად განსხვავდება გლუვი კუნთის უჯრედების შეკუმშვისაგან. იგი ძალიან სწრაფია და, შესაბამისად, ძალიან მცირე ლატენტური პერიოდის მქონე. შეკუმშვის გავრცელება განსხვავებულა არა მარტო სხვადასხვა ცხოველთა კუნთებში, არამედ ერთისა და იმავე ცხოველის სხვადასხვა კუნთების ბოქკოებში. ძალიან სწრაფად ხდება კუნთის მოღუნებაც. მაგრამ განივბოლოვან ბოქკოს გააჩნია ტეტანუსური შეკუმშვის უნარიც. უმდაბლესი ხერხემლიანების, კერძოდ, თევზებისა და ამფიბიების განივბოლოვანი მუსკულატურა ზოგჯერ ტონუსური შეკუმშვის უნარსაც იძენს ხოლმე. გლუვი მუსკულატურისა და, აგრეთვე, გულის კუნთისაგან განსხვავებით, განივბოლოვანი სომური მუსკულატურის მოქმედება ნებისმიერია.

დაწვრილებით ცნობებს განივბოლოვანი კუნთის აგებულებისა და ფიზიოლოგიის შესახებ იხილავენ ხოლმე ჰისტოლოგიისა და ფიზიოლოგიის კურსში. ჩვენ კი დავკმაყოფილდეთ იმ მოკლე ცნობებით, რომლებიც საკმარისია იმისათვის, რომ აშკარად წარმოვიდგინოთ თუ რა სტრუქტურული და ფუნქციონალური განსხვავებაა გლუვსა და განივბოლოვან მუსკულატურას შორის.

ვიდრე კუნთის, როგორც ორგანოს, ევოლუციური გარდაქმნების განხილვაზე გადავიდოდეთ, ჩვენ უნდა შევეხოთ განივბოლოვანი

სომური მუსკულატურის ერთ თავსებურებას, რომელიც კუნთოვანი ბოქოს ფერის განსხვავებით გამოხატება ხოლმე. ჩონჩხის კუნთების ბოქოების ერთი ნაწილი შოთეთრო ფერისაა, მაშინ, როდესაც სხვა ბოქოები აშკარად წითლადაა შეფერილი. დღეს დადგენილია, რომ კუნთის ბოქოს შეფერილობა დამოკიდებულია ბოქოს პლაზმაში ცილა მიოგლობინის რაოდენობისაგან (წითელ კუნთებში მიოგლობინი ბევრად მეტია, ვიდრე თეთრ კუნთებში); თეთრი და წითელი კუნთების დანიშნულების საკითხი დღესაც ერთობ გაურკვეველია. ჩვეულებრივ თვლიან ხოლმე, რომ წითელი კუნთები იქაა განვითარებული, სადაც ხანგრძლივი შეკუმშვაა საპირო, თეთრი კუნთები კი იქ, სადაც შეკუმშვა სწრაფად უნდა ხდებოდეს. მაგრამ ბოლო წლებში გამოითქვა მოსაზრება, რომ ერთი და იგივე კუნთები იმ ცხოველებში, რომელთაც აქტიური შეკუმშვის ფუნქცია და სწრაფი მოძრაობა ახასიათებს, წითელია, დაქვეითებული ფუნქციისაა და მოძრაობის შესუსტებისას კი — თეთრი. კერძოდ, კარგად მფრინავ ველურ ფრინველებში ბერდის მუსკულატურა წითელია, ფრენის უნარს თითქმის მოკლებულ ფრინველებში კი (მაგალითად, შინაური ქათამი) — თეთრი. იგივეა ძუძუმწოვრებშიც: კურდღლის მუსკულატურა წითელია, ბოცვერისა კი („შინაური კურდღლის“) — უმეტესად ზეთრი. უნდა აღინიშნოს, რომ თეთრი კუნთების მიოფიბრილები, წითელი კუნთების მიოფიბრილებთან შედარებით, განივზოლოვანი კუნთების ტიპიურ ნიშნებს უფრო ნაკლებად იჩენენ. საერთოდ, უმაღლესი ხერხემლიანებისა და ადამიანის კუნთები შეიცავენ თეთრ კუნთოვან ბოქოებსაც და წითელსაც. საბოლოოდ, განმეორებით უნდა აღვნიშნოთ, რომ განივზოლოვანი მუსკულატურის თეთრი და წითელი ბოქოების დანიშნულება აქამდე არაა საბოლოოდ ცნობილი.

ცალკეული განივზოლოვანი კუნთოვანი, ბოქოები ერთიანდებიან ხოლმე კონებად. კონების ერთობლიობა ქმნის კუნთებს, რომელთაც ორგანოების მნიშვნელობა აქვთ. ბოქოების გარკვეული ჯგუფები ქმნიან იგრეთწოდებულ პირველად კონებს. რამდენიმე პირველადი კონა მეორეულ კონას ქმნის. მეორეული კონები მესამეულ კონებადაა შეკრებილი. ეს მესამეული კონები მეოთხეულ კონებს ქმნიან. კუნთის შემადგენელი ნაწილები ერთმანეთისაგან განცალკევებული არიან შემაერთებულქსოვილოვანი ჩანაფენებით. შემაერთებული ქსოვილის თხელ ფენას. რომელიც ცალკეულ ბოქოებს გარს ევლება, ენდომიზიური ეწოდება. ბოქოების კონების გარემომცველ გარსს პერიმიზიუმს უწოდებენ, მთე-

ლი კუნთის ირგვლივ მყოფი გარსი კი ეპიმიზიუმის სახელს ატარებს.

სომური მუსკულატურის ნატიფი სტრუქტურის ჩამოყალიბების ამ პროცესებთან ერთად მიმდინარეობს კუნთოვანი სისტემის მაკროსკოპული დიფერენცირებაც. სომიტები, როგორც ვიციით, მეზოდერმის დორსალური ნაწილის დასეგმენტებით ვითარდებიან. მაგრამ შემდეგ თვითეული სომიტის მიოტომური განყოფილების ვენტრალური ნაწილი კმნის ეპითელური სტრუქტურის მქონე გამონაზარდს, რომელიც იზრდება ქვემოთკენ, გარედან მოიცავს სხეულის ღრუს კედელს და ვენტრალური ზედაპირის შუა ხაზზე ეხება მოპირისპირე მხრის ასეთსავე გამონაზარდს. ამნაირად, წარმოიქმნება მიომერების ვენტრალური ნაწილი. ეს ვენტრალური ნაწილი კმნის მუცლის ანუ ვენტრალურ მუსკულატურას. თვით მიოტომები კი, რომლებიც ყოველთვის უფრო მასიურნი არიან, დორსალურ მუსკულატურას იძლევიან. როგორც უკვე ვიციით, მიოტომების ვენტრალური უბნები (კუნთოვანი კვირტების წარმოქმნისა თუ მეზენქიმად ქცევის გზით) კმნიან ლუწი კიდურების მუსკულატურას. წყლის ხერხემლიანებში მიოტომებისვე დორსომედიალური უბნები იძლევიან კუნთოვან კვირტებს, რომელთაგანაც კენტი ფართლების მუსკულატურა იქმნება. თავის სომიტების მიოტომებიდან, როგორც ვიციით, თვალის მამოძრავებელი კუნთები ვითარდებიან. ყველაფერი ეს შეადგენს ხერხემლიანების სომურ ანუ პარიეტალურ განივჯოლოვან მუსკულატურას, რომელიც ევოლუციის პროცესში მნიშვნელოვან ადაპტიურ ცვლილებებს განიცდის.

წყლის ხერხემლიანების ტანის მუსკულატურა ინარჩუნებს სომიტების დამახასიათებელ მეტამერიულობას და შემდგარია კუნთოვანი სეგმენტებისაგან, რომელთაც მიომერები ეწოდებათ. თვითეული მიომერი ინერვირდება ერთი სპინალური ნერვის სომატომოტორული ტოტით, თანაც, მისი ვენტრალური ნაწილი—ვენტრალური ტოტით, დორსალური ნაწილი კი—დორსალური ტოტით. ერთიმეორისაგან მიომერები შემაერთებელქსოვილოვანი მიოსეპტები თაა განცალკევებული (განივი ანუ ტრანსვერსალური სეპტები). ამ მიოსეპტებს შიგნიდან გარეთკენ ირიბი მიმართულება აქვთ (წინიდან უკანისკენ), რის გამოც მიომერები ერთმანეთში წვეროებით ჩაწყობილ ნახევარკონუსებად წარმოგვიდგება ხოლმე (განივ კრილზე ისინი კონცენტრიულადაა განლაგებული). ამფიოქსუსისგან განსხვავებით, მიომერი ერთ კუთხეს კი არ კმნის, არამედ—სამს (ლათინური W ასო გვერდზე რომ წავაწვინოთ!). უნდა ითქვას, რომ ცხოველის

მოძრაობის ხასიათზე დამოკიდებით მიომერის ფორმა საგრძნობლად ცვალებადობს და, ზოგჯერ ერთობ რთულდება ხოლმე. თვითეული მიომერი ქორიზონტალური მიოსეპტითაა გაყოფილი ვენტრალურ და დორსალურ ნაწილად (ქორიზონტალური ძვიდე არ გააჩნია მხოლოდ მიზონებს). კუნთოვანი ბოქკოები მიომერებში სხეულის გასწვრივი ღერძის მიმართულებითაა განლაგებული (ე. ი. ერთი განივი სეპტიდან მეორემდე). მაგრამ მიომერის ვენტრალურ ნახევარში თევზებს უკვე ირიბად და, თანაც, სხვადასხვა მიმართულებით განწყობილი ბოქკოების კონები უჩნდებათ, რაც ცალკეული კუნთების დიფერენცირების ნიშნად უნდა ჩაითვალოს. წყლის ბერხემლიანთა მიორტომები ბევრად უფრო მასიურნი (უფრო სქელი) არიან დორსალურ ნაწილში. ეს განსხვავება თითქმის არაა გამოხატული კულში.

ხმელეთის ბერხემლიანების ტანის მუსკულატურა, საერთოდ, ძალიან დაკნინებულია თევზებთან შედარებით, რაც იმითაა განპირობებული, რომ მას სალოკომოციო ფუნქცია უკვე აღარა აქვს, ამასთან, აქ დორსალური და ვენტრალური მუსკულატურა უკვე ნამდვილადაა ერთმანეთისაგან განცალკევებული. თანაც, მუსკულატურა ჰქარგავს მეტამერიულობას და დიფერენცირდება დამოუკიდებელ ჯგუფებად, რომელთაც ორგანოს დანიშნულება აქვთ და რომელთაც, როგორც ვიცით, კუნთებს უწოდებენ. განსაკუთრებით კნინდება ზურგის მუსკულატურა, რომელიც, ძირითადად, ბერხემლის მოძრაობას ემსახურება. თანაც მეტამერიულობის ნიშნებს სწორედ ეს მუსკულატურა იწარჩუნებს. ზურგის მუსკულატურას შეადგენენ უმეტესად მოკლე კუნთები, რომლებიც ბერხემლის ნაწილებს და ნეკნებს ემაგრებიან: წვეტიანი მორჩების ერთმანეთთან დამაკავშირებელი კუნთები (m. m. interspinales), განივი მორჩების ერთმანეთთან დამაკავშირებელი კუნთები (m. m. intertransversales), წვეტიანი და განივი მორჩების დამაკავშირებელი კუნთები (m. m. transversospinales), წინა მალეების ქალასთან დამაკავშირებელი კუნთები (m. m. recti et obliqui capitis). მთელი ზურგის გასწვრივ გაივლის ზურგის უგრძესი კუნთი (m. longissimus dorsi), რომლის წინა ნაწილს შეიძლება გამოეყოს თავის უგრძესი კუნთი (m. longissimus capitis). ნეკნების ზედა ბოლოებს გასდევნენ ნეკნ-თქმოს კუნთები (m. m. ileo-costales) და სხვა.

ამფიბიებში (განსაკუთრებით კუდიანებში) ზურგის მუსკულატურისაგან ქორიზონტალური სეპტით გამოყოფილი მუცლის მუსკულატურა ჯერ ისევ მეტამერიულია, ნამდვილ ხმელეთის ბერხემლიანებში კი ეს სეპტაც ქრება, მუცლის მუსკულატურა

საესებით გამოეყოფა დორსალურს და მეტამერიულობასაც კარგავს. სხეულის ვენტრალური ზედაპირის შუა ხაზზე უკვე თევზებში შეიმჩნეოდა გასწვრივი კუნთის გამოყოფა. იგი ხმელეთის ხერხემლიანებში უკვე ნაბდვილადაა ჩამოყალიბებული მუცლის სწორ კუნთად (*m. rectus abdominis*), რომელიც ძუძუმწოვრებშიც კი ინარჩუნებს მეტამერიულობის კვალს. მუცლის გვერდით კედლებში დიფერენცირდებიან შრეები, რომლებშიც ბოქვოების მიმართულება განსაჯავებულია (ხედაპირულ შრეში ისინი ირიბად მიიმართებიან უკანაჲკენ, ზემოდან ქვემოთ; შუა შრეში ირიბადვე. წინისკენ—ზემოდან ქვემოთ და შიდა შრეში კი თითქმის სწორად — ზემოდან ქვემოთ). ამფიბიებში აქ უკვე შეიძლება ცალკეული კუნთების გარჩევა, მაგრამ მათი მკვეთრად გამოცალკეება მხოლოდ უმაღლეს ხერხემლიანებში ხდება. თანაც, საბოლოოდ ისპობა სეგმენტაციის კვალი. აღნიშნული სამი შრის შესაბამისად ყალიბდება მუცლის სამი კუნთი: გარეთა ირიბი კუნთი (*m. obliquus externus*), შიგნითა ირიბი კუნთი (*m. obliquus internus*) და განივი კუნთი (*m. transversus abdominis*). ნეკნური სუნთქვის გამომუშავების გამო, მუცლის მუსკულატურის წინა ნაწილი დიფერენცირდება თორაქსის (გულმკერდის) კუნთებად. ესაა გარეთა და შიგნითა ნეკნთშორისი კუნთები (*m. m. intercostales externi et interni*), რომლებიც მუცლის ირიბი კუნთების გაგრძელებაა. წელის შიდაპოში მათ შეესაბამება კვადრატული კუნთი (*m. quadratus lumborum*). კიდევ უფრო წინ იგი იძლევა კიბურ კუნთებს (*m. m. scaleni*). ძუძუმწოვრებში ნეკნთშორის კუნთებს გამოეყოფიან დაკბილული კუნთები (*m. m. serrati*). ვენტრალურ ზედაპირზე ჩანთოსნებს და მწერიკვამიებს გააჩნიათ დიდი პირამიდული კუნთი (*m. pyramidalis*), რომელიც უმაღლეს ძუძუმწოვრებში რუდიმენტულია. მუცლის მუსკულატურის მთელი ეს რთული დიფერენცირება მისი ფუნქციის შეცვლითაა განპირობებული. იგი ხმელეთის ხერხემლიანებში მუცლის ღრუს შემავიწროებელი და, კერძოდ, სასუნთქავი მოძრაობების შემსრულებელი ხდება.

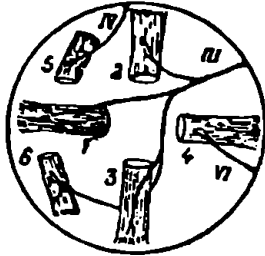
ტანის მუსკულატურის განხილვისას აუცილებლად უნდა შევეხოთ თავისებურ სპეციალურ კუნთს, რომელიც მხოლოდ ძუძუმწოვრებს გააჩნიათ, კერძოდ, დიაფრაგმას. იგი ვითარდება განივი, შიგნით მიმართული ნაოკის სახით, რომელიც მუცლის მუსკულატურის დერივატია. დიაფრაგმის მეტი ნაწილი უჭირავს მის მყესოვან გუმბათს და თვით კუნთები მხოლოდ პერიფერიაზეა განლაგებული, რადიალური კონების სახით. ამ კუნთების შეკუმშვა, როგორც ვიცით, განაპირობებს გუმბათის გაბრტყელე-

ბას და, შესაბამისად, გულმკერდის ღრუს გაფართოებას. დიაფრაგმა ინერვირდება კისრის წნულიდან გამომავალი სპეციალური სპინალური ნერვით (nervus phrenicus). ეს კიდევ ერთხელ მოწმობს, რომ დიაფრაგმა სხეულის წინა სეგმენტებს ეკუთვნის და მხოლოდ კისრის წარმოქმნის გამო გადაადგილდება უკან გულთან ერთად. დიაფრაგმის წარმოქმნის მიზეზი ისევე სუნთქვითი მექანიზმის ევოლუციაა. იგი მუცლის მუსკულატურის სპეციალური ნაწილია, რომელიც ჩამოყალიბდა სუნთქვის მექანიზმის ახალი (თერიოიდული) ტიპის განვითარების გამო, რაც თავისი მხრით, ძუძუმწოვრებისათვის აუცილებელი სუნთქვის განტენსიურობით იყო განპირობებული.

ჩვენ უკვე ვიცით, რომ თავში სომიტები ძალიან სუსტადაა განვითარებული. განსაკუთრებით, დაკნინებულია პრეოტიკური (ყურისწინა) მიდამოს სომიტები. თანაც, ამ სომიტების მიოტომები, რომელთაგანაც, სწორედ, მუსკულატურა ვითარდება, აქ სრულიად უმნიშვნელო მოცულობისაა. შესაბამისად, ის სომური მუსკულატურა, რომელიც ამ მიოტომებისაგანაა წარმოქმნილი, მხოლოდ პატარა კუნთებს შეიცავს. ეს კუნთები თვალის კუნთებია, რომლებიც თვალის კაკალს ამოძრავებენ. პრემანდიბულარული სომიტის მიოტომი იძლევა ოთხ კუნთს: ზედა სწორ კუნთს (m. rectus superior), შიდა სწორ კუნთს (m. rectus internus), ქვედა სწორ კუნთს (m. rectus inferior) და ქვედა ირიბ კუნთს (m. obliquus inferior). ეს კუნთები ინერვირდებიან სომატომოტორული ხასიათის თვალისმამოძრავებელი ნერვით. მანდიბულარული სომიტის მიოტომიდან ვითარდება ზედა ირიბი კუნთი (m. obliquus superior), რომელიც ინერვირდება იმავე ხასიათის ჭალის ნერვით. ჰიოიდური (ანუ პოსტმანდიბულარული) სომიტის მიოტომიდან ვითარდება გარეთა სწორი კუნთი (m. rectus externus), რომელსაც აგრეთვე სომატომოტორული განზიდველი ნერვი ინერვირებს. ხმელეთის ხერხემლიანებში გარეთა სწორ კუნთს გამოეყოფა პორტია -- დამოუკიდებელი თვალის შემზიდველი კუნთი (m. retractor bulbi), რომელიც არა აქვთ მაიმუნებს. ამ კუნთს ფრინველებში გამოეყოფა კიდევ ერთი კონა, რომელიც იქცევა სახამხამე აპის კუნთად (m. membranae nictitantis). ზედა სწორ კუნთს ძუძუმწოვრებში გამოეკერძოება ზედა ქუთუთოს ამწევი სპეციალური კუნთი (m. levator palpebrae superioris), რომელსაც ზოგჯერ სხვანაირი წარმოშობაც შეიძლება ჰქონდეს.

თავის უკანა, კერძოდ, მეტაოტიკურ (ყურის უკანა) ნაწილში სომიტები უკეთაა განვითარებული. მათი მიოტომები მიომე-

რების სრულ მწყკრის მხოლოდ ციკლოსტომებში იძლევიან. დანარჩენ ხერხემლიანებში წინა მეტაოტიკური მიოტომები სრულიად რედუცირდებიან და ვითარდებიან მხოლოდ უკანა მეტაოტიკური ანუ კეფის სომიტების მიოტომები. მათი დორსალური ნაწილი იძლევა ეპიბრანქიალურ (ლაყუჩზედა) მუსკულატურას, ვენტრალური ნაწილი კი — ჰიპობრონქიალურ (ლაყუჩქვეშა) ანუ ჰიოიდურ (ენისქვეშა) მუსკულატურას. ეპიბრანქიალური მუსკულატურა, რომელიც სალაყუჩე რკალების ზედა ბოლოებს აერთებს ერთიმეორესთან, მხოლოდ უმდაბლეს თევზებს გააჩნიათ. ჰიპობრანქიალური (ენისქვეშა) მუსკულატურა კი ყველა ხერხემლიანთ აქვთ. მის შექმნაში კეფის მიოტომებთან ერთად, ტანის წინა მიოტომებიც



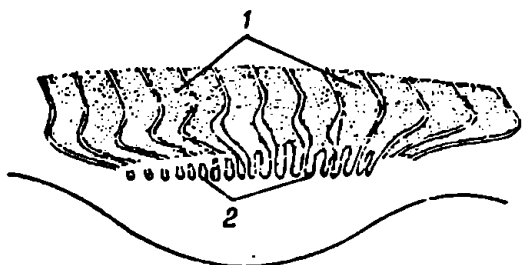
სურ. 70. თვალის მამოძრავებელი კუნთები
 1. ზიგნითა სწორი კუნთი, 2. ზედა სწორი კუნთი, 3. ქვედა სწორი კუნთი, 4. გარეთა სწორი კუნთი, 5. ზედა ირიბი კუნთი, 6. ქვედა ირიბი კუნთი, III. თვალისმამოძრავებელი ნერვი, IV. ქალის ნერვი, VI. გამზიდავი ნერვი.

მონაწილეობენ. ასე რომ, წარმოშობით იგი მუცლის მუსკულატურას მიეკუთვნება. უმდაბლეს ფორმებში ისიც ინარჩუნებს სეგმენტაციის ნიშნებს, მაგრამ უმაღლეს ფორმებს ეს ნიშნები აღარ ემჩნევათ. წყლის ხერხემლიანებში ენისქვეშა მუსკულატურა მხრის სარტყლიდან მიიმართება ცალკეული ვისცერალური რკალებისკენ, სათანადოდ დიფერენცირებული კონების სახით, რომელთაც საერთო სახელად m. m. coraco-arcuales ეწოდებათ. წყლის ხერხემლიანების (და, აგრეთვე, ამფიბიების) ენისქვეშა მუსკულატურა უმნიშვნელოვანეს როლს ასრულებს სუნთქვითს დინამიკაში. ხმელეთის ხერხემლიანებში იგი საგრძნობლადაა შეცვლილი. ამფიბიებში იგი წარმოდგენილია ისევ მხრის სარტყელთან დაკავშირებული კუნთებით (m. sternohyoideus, m. omohyoideus) და ნიკაპ-ენისქვეშა კუნთით (m. genioglossus). ეს ბოლო კუნთი უმაღლეს ხერხემლიანებში იძლევა საკუთრივ ენის კუნთებს — ნიკაპ-ენის კუნთს (m. genioglossus) და ენისქვეშა-ენის კუნთს (m. hyoglossus). პირველი მათგანი ემსახურება ენის გამოწევას. მეორე კი შეწევას. თავისი წარმოშობის შესაბამისად, ენისქვეშა მუსკულატურა ინერვირდება კეფის მიდამოს სპინალური ნერვების ვენტრალური ფესვებით, რომელთა ერთობლიობა უმაღლეს

ხერხემლიანებში ქმნის დამოუკიდებელ ცერებრალურ ენისქვეშა ნერვს.

ამრიგად, თავის სომური მუსკულატურა მთლიანად მნიშვნელოვნადაა შეცვლილი ტანის მუსკულატურასთან შედარებით, რომლისგანაც იგი წარმოშობილია. ეს გარდაქმნა ერთი შემადგენელი ნაწილია საერთოდ ტანის წინა ნაწილის თავად გარდაქმნის პროცესისა, რომელზეც უფრო დაწვრილებით ზემოთ იყო თქმული.

კიდურების მუსკულატურის განვითარება, როგორც უკვე აღინიშნა, საგრძნობლად განსხვავდება დანარჩენი სომური მუსკულატურის განვითარებისგან. ამ პროცესის ადრეულ სტადიებს ჩვენ უკვე ვიცნობთ კიდურების განვითარების შესწავლიდან. კენტი ფარფლების მუსკულატურა ვითარდება მიოტომების ზედა კილის წვეთისებრი გამონაზრდებიდან, რომელთაც კუნთოვანი



სურ. 71. კიდურის კუნთოვანი კვირტები
1. მიოტომები, 2. კუნთოვანი კვირტები.

კვირტები ეწოდებათ. კუნთოვანი კვირტები საბოლოოდ იძლევიან მეტამერიულ კუნთებს, რომლებიც ემაგრებიან ერთი მხრით რადიალებს, მეორე მხრით—აქტინოტრიქიებს (*m. m. radiales*). კონცენტრიკულ ფარფლებში კუნთების მეტამერიულობა ნაწილობრივ ირლევვა და მუსკულატურის აგებულება რამდენადმე რთულდება.

მიოტომების ქვედა კიდეების კუნთოვანი კვირტები (სელაქიებში ორ-ორი ყოველ მიოტომზე) იყოფა მეორეულ კვირტებად, რომელთაგანაც ერთი დორსალურია, მეორე კი—ვენტრალური. მათგან, შესაბამისად, ვითარდება ლუწი ფარფლის მომბრელი და გამშლელი მუსკულატურა. თავდაპირველად ეს მუსკულატურა ისეთივეა, როგორიც კენტ ფარფლებში (*m. m. radiales*), მაგრამ შემდეგ ისინი ერთიანდებიან მთლიან კუნთებად: დორსალურ მხარეზე ვითარდება *m. levator s. abductor*, ვენტრალურ მხარეზე კი—*m. depressor s. adductor*. უმაღლეს თევზებში კუნთების

მომცემი მასალა ძალიან ადრე იშლება მიოგენურ სინციტიალურ მეზენქიმად. თანაც ფართლის მომხრელ და გამშლელ კუნთებს შიგნითაც აღენიშნება შრეებად დიფერენცირების ნიშნები.

ხმელეთის ხერხემლიანების კიდურის მუსკულატურის მომცემი მასა ნაწილდება დორსალურ და ვენტრალურ ჯგუფად. ეს კუნთოვანი მასალა იძლევა პროქსიმალურ გამოწარადებს, რომელიც ვრცელდება კიდურის გარეთაც: სარტყლების ნიდამოში და ნაწილობრივ ტანის წინა უბანზეც. ის კუნთები, რომლებიც ამ მასალიდან (ე. ი. კუნთოვანი კვირტებიდან) ვითარდებიან, კიდურის ეგრეთწოდებულ პირველადს მუსკულატურას შეადგენენ. ეს მუსკულატურა ინერჯირდება (ისევე, როგორც ფართლის კუნთები) მხრისა და წელ-გავის ნერვული წნულების ტოტებით. კუნთოვანი მასის დორსალური ჯგუფი (რომელიც ფართლის გამზიდველი კუნთის ჰომოლოგია) იძლევა გამშლელების სისტემას, ვენტრალური ჯგუფი კი—(ფართლის მომზიდველი კუნთის ჰომოლოგი) მომხრელების სისტემას. გარდა ამისა, წინა კიდურებს უკავშირდება ეგრეთწოდებული მეორეული მუსკულატურა, რომელიც პირველადი მუსკულატურისაგან დამოუკიდებლად ვითარდება მკერდის მიოტომებიდან და, შესაბამისად, წნულებისაგან დამოუკიდებელი სპინალური ნერვებით ინერჯირდება.

წინა კიდურში დორსალური კუნთების ჯგუფს შეადგენენ მხრის სარტყლის კუნთები: დელტისებრი კუნთი (*m. deltoidens*), ბეჭის ზედა კუნთი (*m. dorsalis scapulae*), ბექ-ქვეშა კუნთი (*m. subscapularis*), ზურგის ფართო კუნთი (*m. latissimus dorsi*). თვით კიდურშია სამთავა კუნთი (*m. triceps*), ოთხთავა კუნთი (*m. anconeus*), სხვადასხვა გამშლელები (*m. m. extensores*), რომელთაც პრიმატებში გამოეყოფიან კიდურის ხელისგულით ქვემოთკენ შემბრუნებელი კუნთები ანუ სუპინატორები (*m. m. supinatores*). კუნთების ვენტრალურ ჯგუფს (მომხრელებს) შეადგენენ: სარტყლის ნიდამოში — კორაკოიდ-მხრის კუნთი (*m. coraco-brachialis*) და მკერდის კუნთი (*m. pectoralis*); თვით კიდურში—კორაკოიდ-სხივის კუნთი (*m. coraco-radialis*) და ყველა მომხრელები (*m. m. flexores*), რომელთაც პრიმატებში გამოეყოფიან კიდურის ხელისგულით ზემოთკენ შემბრუნებელი კუნთები ანუ პრონატორები (*m. m. pronatores*). ფრინველებს, ფრენასთან დაკავშირებით, უალრესად ძლიერ აქვთ განვითარებული მკერდის კუნთი. ძუძუმწოვრებს ძლიერ უვითარდებათ *m. latissimus dorsi*. მკერდის კუნთი მათ დიფერენცირებული აქვთ ორად (*m. m. pectorales major et minor*).

m. coraco-brachialis და m. coraco-radialis აქ კმნის ორთავა კუნთს (m. biceps brachii). მეორეული მუსკულატურა წინა კიდურში წარმოდგენილია ბეჭის ამწევი კუნთით (m. levator scapulae) და წინა დაკბილული კუნთებით (m. m. serrati antici superficialis et profundus). დაკბილული კუნთები, განსაკუთრებით, ძუძუმწოვრებს აქვთ განვითარებული. ცხოველს, რომლის ტანი მიწის ზედაპირისგან მაღლაა აწეული, იგი (ტანი) ბეჭებს შორის თითქმის მთლიანად ამ კუნთებზე აქვს დაკიდებული.

უკანა კიდურში მხოლოდ პირველადი მუსკულატურაა, რაც მენჯის ხერხემალთან უძრავად მიმაგრებითაა განპირობებული. პირველადს მუსკულატურას შეადგენენ: სარტყლის მიდამოში — მომზიდველი კუნთები (m. m. adductores), სავარცხლისებრი კუნთი (m. pectineus), ბოქვენ-ბარძაყის კუნთი (m. pubo-femoralis), მსხლისებრი კუნთი (m. pyriformis s. m. caudo-femoralis), სადუნდულე კუნთები (m. gluteus s. ileo-femoralis); თვით კიდურშია გამშლელები (m. m. extensores) და მომხრელები (m. m. flexores). ამ კუნთებს შორის დიფერენცირდებიან ბარძაყის და წვივის სხვადასხვა კუნთები, მაგალითად, გამშლელებში ოთხთავა კუნთი (m. quadriceps femoris), მომხრელებში კი—ორთავა კუნთი (m. biceps femoris) და სხვა.

კიდურების მუსკულატურის რთული დიფერენცირება განპირობებულია იმ რთული ფუნქციონალური ცვლილებით, რომელიც თვით კიდურებმა განიცადეს ხერხემლიანების ხმელეთზე გამოსვლისას. წყალში, როცა კიდურებს საკის ან ხოფის დანიშნულება ჰქონდათ, საკმარისი იყო ერთობ მარტივად მოწყობილი მუსკულატურა, რომელიც მხოლოდ ფარფლის მდებარეობას ცვლიდა. ხმელეთზე კი, როცა კიდურები იქცნენ რთულად მოწყობილ ბერკეტებად, რომელთა მეშვეობითაც სხეულის გადაადგილება ხდება, საჭირო შეიქნა მუსკულატურის დიფერენცირება ცალკეულ კუნთებად, რომელთა მეშვეობითაც ხორციელდება მრავალფეროვანი მოძრაობების ზუსტად კოორდინირება. თანაც, კიდურების მუსკულატურა იმდენად ძლიერ ვითარდება, რომ ტანზეც გადადის და რედუცირებული ტანის მუსკულატურასაც ენაცვლება (განსაკუთრებით, ზურგის ფართო კუნთი და მკერდის კუნთი).

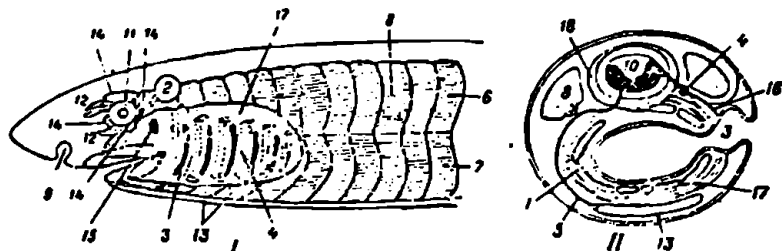
ვიდრე ხერხემლიანთა სომური მუსკულატურის განხილვას დავამთავრებდეთ, უნდა შევეხოთ მის კიდევ ერთ ნაწილს, რომელიც ჩონჩხს კი არ ემაგრება, არამედ კანს და კანქვეშა მუსკულატურად იწოდება. კანქვეშა მუსკულატურა მხოლოდ ხმელეთის ხერხემლიანებს გააჩნიათ. იგი განვითარებას უკვე ამფიბიებში იწყებს; უფრო ძლიერია იგი ქვეწარმავლებში, განსაკუთრებ-

ბით, გველებში, სადაც აქტიურად მონაწილეობს მუცლის რქოვანი ფარაქების მოძრაობაში და, ამის გამო, ცხოველის გადაადგილებაშიც. მაგრამ განსაკუთრებით ძლიერად კანქვეშა მუსკულატურა ძუძუმწოვრებშია განვითარებული. აქ იგი ხშირად თითქმის მთლიან კანქვეშა შრეს ქმნის ხოლმე. ეს კანქვეშა კუნთოვანი შრე სხვადასხვა სომური კუნთების გამოცალკევებულ ფენებს წარმოადგენს (განსაკუთრებით, ზურგის ფართო კუნთისა და მკერდის კუნთისას). კანქვეშა მუსკულატურა ძლიერ აქვთ განვითარებული მონოტრემებს, ზოგ ინსექტივორებს, უსრულკბილოებს, მლრღნელებს და სხვათა. ამ მუსკულატურის მეშვეობით ცხოველები ამოძრავებენ კანს და იგერიებენ მწერებს, ამოძრავებენ ველებად ქცეულ ბალანს, ეხვევიან გორგლის მსგავსად და სხვა. კანქვეშა სომური მუსკულატურა მაიმუნებს და ადამიანს რედუცირებული აქვთ. აქვე უნდა აღვნიშნოთ, რომ კანქვეშა განივზოლოვანი მუსკულატურა მარტოოდენ სომური არაა: მის წარმოქმნაში მონაწილეობს განივზოლოვანი ვისცერალური მუსკულატურაც (m. sphincter colli). ვისცერალური განივზოლოვანი მუსკულატურა ქმნის ეგრეთწოდებულ მიმიკურ კუნთებს, რომელიც განსაკუთრებით ძლიერ ადამიანსა და მაიმუნებს აქვთ განვითარებული. მასვე მიეკუთვნება ეგრეთწოდებული პლატისმა.

§ 19. ვისცერალური მუსკულატურის განვითარება, აგებულება და ევოლუცია

თავისი ჰისტოლოგიური და ფიზიოლოგიური თვისებებით ხერხემლიანთა ვისცერალური მუსკულატურა ძირითადად გლუვია, მაგრამ შეიძლება განივზოლოვანიც იყოს. იგი ვითარდება მეზოდერმის ენტრალური, დაუსეგმენტებელი ნაწილებიდან, რომელსაც, როგორც ვიცით, სპლანქნოტომი ჰქვია. ამავე დროს, როგორც გამოვსავისი, მისი, მცირედი ნაწილი ვითარდება ექტოდერმიდანაც (ამფიბიების ლორწოს ჯირკვლებისა და ძუძუმწოვრების საოფლე და სარძევე ჯირკვლების მიოეპითელური ელემენტები) და, აგრეთვე, ნერვული სისტემის მასალიდანაც. კერძოდ, გუგის კუნთები (გუგის შემავიწროებელი m. sphincter pupillae და გუგის გამფართოებელი m. dilatator pupillae) ვითარდებიან თვალის თასის კიდის მასალიდან. თუ გავითვალისწინებთ, რომ თვით ნერვული სისტემის მასალა ექტოდერმიდან წარმოიქმნება, ეს კუნთებიც ექტოდერმული წარმოშობისად უნდა ჩავთვალოთ. მთელი ვისცერალური მუსკულატურა ინერვირდება სიმპათიკური ნერვული სისტემით (რომელიც მამოძრავებელ

იმპულსებს სპინალური ნერვების ვისცერალური ბოჭკოებისაგან (ლებულობს) და ვისცერალური ცერებრალური ნერვებით (სამწვერა, სახის, ენახახის, ცთომილი და, სადაც არის, დამატებითი ნერვი). ვისცერალურ მუსკულატურას ეკუთვნის სრულიად თავისებური გულის კუნთი. განივზოლოვანი ვისცერალური მუსკულატურის ცალკე სისტემად გამოყოფა არ შეიძლება. თუმცა თავისი თვისებებით იგი არაფრით განსხვავდება განივზოლოვანი სომური მუსკულატურისაგან. ეს მუსკულატურა განხილული უნდა იქნას, მარტოოდენ როგორც გლუვი მუსკულატურის ზოგიერთი უბნების უფრო მაღალი დიფერენცირების რეზულტატი.



სურ. 72. სომური და ვისცერალური მუსკულატურა

I. სხეულის წინა ნაწილის მუსკულატურა გვერდითი მხრიდან,
II. თავის განივი კრილი.

1. სალახუჩე რკალი, 2. ყური, 3. სალახუჩე ნაპრალი, 4. სპინალური ნერვი,
5. ენისქვეშა ნერვი, 6. დორსალური სომური მუსკულატურა. 7. ვენტრალური სომური მუსკულატურა, 8. მიოტომი, 9. ნესტო, 10. ტვინი, 11. თვალი,
12. თვალის ქვედა და ზედა ირიბი კუნთი, 13. ენისქვეშა სომური მუსკულატურა, 14. თვალის გარეთა, შიგნითა, ქვედა და ზედა სწორი კუნთები,
15. საშხევი, 16. მამოძრავებელი ვენტრალური ნერვი, 17. ვისცერალური მუსკულატურა, 18. კალა.

რადგანაც ვისცერალური მუსკულატურა ტიპიურად გლუვკუნთოვანი ელემენტებისაგანაა შემდგარი, ჩვენ, უპირველესად, სწორედ, გლუვი კუნთების განვითარება განვიხილოთ. სპლანქნოტომურ მეზოდერმას, როგორც ვიცით, თავდაპირველად ეპითელიური სტრუქტურა აქვს. მაგრამ განვითარების გარკვეულ სტადიაში სპლანქნოტომიდან იწყება უჯრედების გამოსახლება, რაც საბოლოოდ იძლევა ფაშრად განლაგებული უჯრედების სინციტიუმს. რომელიც, როგორც ვიცით, მეზენქიმად იწოდება. სპლანქნოტომური მეზენქიმა იძლევა სხვადასხვა ორგანოებს: სისხლგამტარ ძარღვებს (ვაზოგენური მეზენქიმა), ზოგჯერ თირკმლების ქსოვილს (ნეფროგენული მეზენქიმა) და სხვას. საკმაოდ მნიშვნელოვანი ადგილი უჭირავს სპლანქნოტომური მეზენქიმის იმ ნაწილს, რომე-

ლიც შემდეგ გლუვ მუსკულატურად ვითარდება (მიოგენური მეზენქიმა). მეზენქიმის იმ უბნებში, რომლებიც გლუვ მუსკულატურას იძლევიან, სინციტიუმის უჯრედოვანი ელემენტები უახლოვდებიან ერთიმეორეს. იკიმებიან ერთი გარკვეული მიმართულებით და თანდათან თითისტარის ფორმას იძენენ. თანაც, სინციტიუმის დამახასიათებელი პლაზმური კავშირები ამ ელემენტებს შორის მუდამ შენარჩუნდებიან ხოლმე. განვითარების გარკვეულ სტადიაში ასეთ სინციტიუმში (რომელსაც მიობლასტური სინციტიუმი ეწოდება) ჩნდებიან მიოფიბრილები. ირგვლივ მყოფი მეზენქიმიდან ახალი ელემენტების შემოერთებით ეს მიობლასტური სინციტიუმი თანდათან იზრდება. თანაც, მის ძველ ნაწილებში იზრდება მიოფიბრილების რაოდენობა. შემდეგ მიობლასტურ ელემენტებს შორის ჩნდებიან შორისული ნივთიერების ფენები და საბოლოოდ ისინი იქცევიან გლუვკუნთოვან უჯრედებად, რომელთაც თითისტარისებრი მოყვანილობა აქვთ ხოლმე. გლუვი კუნთის უჯრედების ცენტრში ბირთვია, რომლის ირგვლივაც პროტოპლაზმა (სარკოპლაზმა) თავმოყრილი. უჯრედის უმეტესი ნაწილი მიოფიბრილებს უჭირავთ. განივზოლოვანი ბოჭკოებისაგან განსხვავებით, ეს მიოფიბრილები ერთგვაროვანია მთელ თავის სიგრძეზე. გლუვ მუსკულატურას აგზნების საკმაოდ დიდი ლატენტიური (ფარული) პერიოდი ახასიათებს. თვით შეკუმშვაც ნელა წამდინარეობს. შეკუმშვა უნებლიეა და რიტმული. თანაც, კუნთი აუ იჩენს დაღლის ნიშნებს. მოდუნების პროცესიც ნელა სდება. ამრიგად, გლუვ კუნთს ტონუსური შეკუმშვა ახასიათებს. გლუვი მუსკულატურის ინერვაცია სიმფათიკური (ვეგეტატიური) ნერვებით ხორციელდება.

გლუვკუნთოვანი ქსოვილი გვხვდება ხერხემლიანთა შინაგან ორგანოებში, სადაც იგი კუნთოვან გარსებს ქმნის. ასეთია მომწივებელი ტრაქტის უმეტესი ნაწილის (კუკის, ნაწლავების) მუსკულატურა. ერთი კუნთოვანი ფენა იმყოფება ენტოდერმული ლორწოვანი გარსის ქვეშ (*stratum muscularis mucosae*), მეორე კი ქმნის კუნთოვან შრეს (*stratum muscularis*), რომელიც თავისი ძხრით სხვადასხვა მიმართულებით განლაგებული კუნთოვანი ფენებისაგანაა აგებული. გლუვი მუსკულატურა ქმნის აგრეთვე სისხლგამტარი ძარღვების შუა გარსს (*tunica media*), სასუნთქავი სისტემის ორგანოების, უროგენიტალური ორგანოების, ელენთის კუნთოვან გარსებს. გლუვკუნთოვანი ელემენტები ან მათი უწესრიგოდ მიმართული გროვები კანის შემაერთებელ ქსოვილოვან შრეში ანუ კორიუმშიც არის. კანის ეს კუნთოვანი ელემენტები მხოლოდ იშვიათად ქმნიან მეტნაკლებად გამოკერძოებულ

კონებს, რომლებსაც ერთიანი კუნთები შეიძლება ეწოდოს. ასეთია, მაგალითად, ფრინველთა ნაკრტენის ამწევი კუნთები (m. m. arrectores plumorum), რომლებიც ნაკრტენის ქარქაშს ემაგრებიან და ძუძუმწოვრების თმის ამწევი კუნთები (m. m. arrectores pilorum), რომლებიც უკავშირდებიან თმის ჩანთას.

ფიზიოლოგიური და პისტოლოგიური თვისებებით გლუვ მუსკულატურასთან ძალიან ახლოსაა ამფიბიების სალორწოე ჯირკვლებისა და ძუძუმწოვრების სანერწყვე, საოფლე და საოძვეე ჯირკვლების მიოეპითელური ელემენტები და გუგის კუნთები (გუგის შემავიწროებელი m. sphincter pupillae და გუგის გაშართობელი m. dilatator pupillae). გუგის კუნთების ხასიათი სხვანაირია მხოლოდ ფრინველებში, რომელთაც ეს კუნთები განივზოლოვანი აქვთ (იხილე ქვემოთ). მაგრამ ყველა ეს კუნთები აგებულებით რამდენადმე განსხვავდებიან ტიპური გლუვი კუნთებისაგან. თანაც, რაც მთავარია, მათ სულ სხვანაირი წარმოშობა აქვთ. აღნიშნული ჯირკვლების კუნთოვანი, უფრო სწორად, მიოეპითელური უჯრედები ვითარდებიან ექტოდერმიდან და ინარჩუნებენ ეპითელური ქსოვილის ზოგ თვისებას. გუგის კუნთოვანი ელემენტები კი, როგორც ზემოთ უკვე ითქვა, ვითარდებიან თვით თვალის თასის გუგის ირგვლივი კიდიდან, ე. ი. ნერვული სისტემის მასალიდან, რომელიც, თავისი მხრით, ისევ ექტოდერმული წარმოშობისაა. ამ ელემენტებს ბოლომდე საკმაოდ ბევრი რამ აქვთ საერთო გლიის ელემენტებთან, იმის მიუხედავად, რომ ისინი ზოგჯერ, როგორც ითქვა, განივზოლოვანი შეიძლება იყვნენ (ფრინველები).

განივზოლოვანი ვისცერალური მუსკულატურა (ფრინველების გუგის კუნთების გარდა), გლუვი ვისცერალური კუნთების მსგავსად, ვითარდება სპლანქნოტომური მეზენქიმიდან და ინერვირდება, ისევე როგორც გლუვი მუსკულატურა, ვისცერალური ნერვებით. ამ კუნთების განვითარება ადრეულ სტადიებში ისეთივეა, როგორიც გლუვი კუნთების განვითარება, მერე კი ისევე მიმდინარეობს, როგორც განივზოლოვანი სომური მუსკულატურის დიფერენცირება. ამიტომაც ვისცერალური განივზოლოვანი მუსკულატურის განვითარებას ჩვენ სპეციალურად არ განვიხილავთ.

განივზოლოვანი ვისცერალური მუსკულატურა განსაკუთრებით ძლიერ ვითარდება თავში, კერძოდ, ხახის ძიდამოში. როგორც ჩვენ უკვე ვიცით, თავში სპლანქნოტომი, ტანისაგან განსხვავებით, განიცდის სეგმენტაციას (ბრანქიომერია), რაც განპირობებულია სალყურე ნაპრალების წარმოქმნით და რასაც კავშირი

არა აქვს მეზოდერმის ნამდვილ სეგმენტაციასთან (სომიტების წარმოქმნასთან). სწორედ ეს მეორეულად სეგმენტირებული და სალახუჩე ძვიდეებში მყოფი სპლანქნოტომური მეზოდერმა იძლევა ხერხემლიანთა განივზოლოვან ვისცერალურ მუსკულატურას. ეს მუსკულატურა უკავშირდება ვისცერალურ ჩონჩხს, რომელიც აქ იმყოფება და ნებისმიერი ხდება (როგორც საერთოდ განივზოლოვანი მუსკულატურა). იგი მნიშვნელოვან დიფერენცირებას განიცდის და იძლევა თავის კუნთების უმრავლესობას და ვისცერალური აპარატის (ყბებისა და ლახუჩების) ვისცერალურ კუნთებს.

ვისცერალური აპარატის ვისცერალური მუსკულატურა არსებითად წარმოადგენს ნაწლავის წინა ნაწილის ირგვლივი გლუვი მუსკულატურის მთლიანი მასის რთული დიფერენცირების რეზულტატს. უმდაბლეს ხერხემლიანებში ამ მუსკულატურის უმეტესი ნაწილი შეადგენს განივი ბოკკოების უწყვეტ მასას, რომელიც მთელ ვისცერალურ აპარატს ქვემოდან და გვერდებიდან გარს ევლება და ქმნის მის საერთო შემავიწროებელ კუნთს (*m. constrictor superficialis*). იგი საკმაოდ კარგად აქვთ განვითარებული სელაქიებსაც. მაგრამ უკვე ციკლოსტომებში და სელაქიებში ამ კუნთს გამოეყოფა უფრო ღრმა ფენები, რომლებიც უკავშირდებიან ცალკეული სალახუჩე რკალების ჩონჩხს. ამ კუნთების განსხვავება ერთიმეორისაგან შეიძლება მათი ინერვაციის მიხედვით. წინა ნაწილში (საშხეთამდე) ისინი ინერვირდებიან სამწვერა ნერვით, პიოიდური რკალის მიდამოში — სახის ნერვით, პირველი სალახუჩე რკალის მიდამოში — ენახახის ნერვით და მთელი დანარჩენი სალახუჩე რკალების მიდამოში — ცთომილი ნერვით. ყბების მიდამოში ეს კუნთები ძლიერად ვითარდებიან და დიფერენცირდებიან ყბის კუნთებად, როგორცაა *m. levator palatoquadrati* (V), *m. adductor mandibulae* (V), *m. intermandibularis* (V, VII), *m. m. adductores arcuum* და სხვა. ეს კუნთები, რომლებიც ემსახურებიან სალახუჩე აპარატს, ხმელეთის ხერხემლიანებში ძლიერი იცვლებიან. ავტოსტილიის განვითარებისა და ყბის რკალის ზედა ნაწილის ქალასთან უმოდროდ დაკავშირების გამო, სასაკვადრატული ელემენტის ამწვევი კუნთიც უნდა გააქვრალიყო. იგი შერჩა მხოლოდ სტრეპტოსტილიის მქონე ცხოველებს ფრთისებრი ძვლის ამწვევი კუნთის (*m. levator pterygoidei*) სახით (ხელიკები და გველები) ან ორბიტოკვადრატული კუნთის (*m. orbito-quadrati*) სახით (ფრინველები). ამ კუნთის ნაშთი, ოღონდ უკვე სულ სხვა ფუნქციით, კერძოდ, თვალის ამწვევი კუნთის სახით (*m. levator bulbi*) შერჩათ ამფიბიებსაც.

ყბის მომზიდავი კუნთი (*m. adductor mandibulae*) ხმელეთის ხერხემლიანებში დიფერენცირდება სალექ კუნთად (*m. masseter*) და საფეთქლის კუნთად (*m. temporalis*). უმაღლეს ხერხემლიანებში მათ გამოეყო კიდევ ფრთისებრი კუნთი (*m. pterygoideus*). საერთო შემავიწროებელი კუნთის წინა ნაწილი ხმელეთის ხერხემლიანთ შერჩათ ყბათაშუა კუნთის (*m. intermandibularis V, VII*) სახით, ამ კუნთის წინა ნაწილი ძუძუმწოვრებში გამოკერძოვდნიაკაბ-ენისქვეშა კუნთად (*m. mylohyoideus*).

ენისქვეშა (პიოიდური) რკალის მიდამოში ხმელეთის ხერხემლიანებს საკიდარისა და სალაყურე სარქველის მუსკულატურა გარდაექმნებათ ქვედა ყბის დამწვევ კუნთად (*m. depressor mandibulae VII*). უმაღლეს ფორმებში მას ემატება წინიდან ორმუცელა კუნთი (*m. digastricus mandibulae V, VII*), რომელიც ყბათაშუა კუნთს გამოეყოფა. ზედაპირული საერთო შემავიწროებლის ნაწილი, რომელიც ისევ სახის ნერვით ინერვირდება, ქვეწარმავლებში ვითარდება საკმაოდ დიდი კისრის შემავიწროებელ კუნთად (*m. sphincter colli VII*). ძუძუმწოვრებში ამ კუნთის გარეგანი ფენები გამოკერძოვდნენ დამოუკიდებელ კუნთად, რომელსაც პლატისმა (*platysma myoides*) ჰქვია. ამასთან, კისრის შემავიწროებელს შემდეგ გამოეყოფიან პირის კუნთები (*m. orbicularis oris, m. buccinator* და სხვა), პლატისმას კი—თვალის ირგვლივი და ყურის კუნთები (*m. orbicularis oculi, m. auricularis* და სხვა). ადამიანსა და მაიმუნებში ეს კუნთები მიმიკურ მუსკულატურას ქმნიან. ყურის კუნთები ადამიანში წარმოადგენენ რუდიმენტებს, რომლებიც არ ფუნქციონირებენ.

სალაყურე აპარატის უკან, უკვე წყლის ხერხემლიანებში, ზედაპირულ შემავიწროებელს გამოეყოფიან კუნთოვანი კონები, რომლებიც უკავშირდებიან მხრის სარტყელს. ისინი ქმნიან ტრაპეციულ კუნთს (*m. trapezins*), რომელიც ცთომილი ნერვით ინერვირდება. ხმელეთის ხერხემლიანებში, განსაკუთრებით, ძუძუმწოვრებში ეს კუნთი უკვე მარტოოდენ მხრის სარტყლის კუნთად. ძუძუმწოვრებში მას გამოეყოფა ქვედა ნაწილი, რომელიც იქცევა მკერდ-ლაფიწ-ღვრილისებრ კუნთად (*m. sternocleidomastoidens*). ორივე ეს კუნთი ინერვირდება ცთომილი ნერვის უკანა უბნით, რომელიც უმაღლესი ხმელეთის ხერხემლიანებში უკვე დამოუკიდებელ დამატებით ნერვად (XI ნერვი) გამოიყოფა.

როგორც ვხედავთ, ვისცერალური მუსკულატურა, რომელიც ძირითადად გლუვია, განივზოლოვნად შეიძლება იქცეს. ეს ხდება იმ უბნებში, სადაც მუსკულატურას განსაკუთრებით დიდი ფუნ-

ქციონალური დატვირთვა აქვს. კერძოდ, ასეთი რამ ხდება ფრინველების თვალის ფერადი გარსის კუნთებში, როგორც ვიცით, ფრინველებში მხედველობის ფუნქციას განსაკუთრებით დიდი მნიშვნელობა აქვს; ჩვენ ვნახეთ, აგრეთვე, რომ ხერხემლიანებში მომწიფებელი ტრაქტის სულ წინა ნაწილის (ხახის) ვისცერალური მუსკულატურა, აგრეთვე, მთლიანად განიეზოლოვანია. ესეც, უთუოდ, ყბებისა და სალახუჩე აპარატის ფუნქციის გაძლიერებასთანაა დაკავშირებული. გლუვი მუსკულატურის განიეზოლოვანად ქცევის პროცესი უფრო შორსაც ვრცელდება: განიეზოლოვანი კუნთებითაა აღჭურვილი საყლაპავის მეტი თუ ნაკლები ნაწილიც. უფრო მეტიც: იგი განიერდება კუჭზეც და თვით ნაწლავზეც კი, სადაც განიეზოლოვანი კუნთების ფენა ჩვეულებრივი გლუვკუნთოვანი გარსების გარედან იმყოფება ხოლმე (*Misgurnus, Tinca*). ზოგ მთელძელოვან თევზში განიეზოლოვანი ხდება საცურავი ბუშტის მუსკულატურაც.

გლუვი მუსკულატურის გარდაქმნა მოხდა, აგრეთვე, მთავარი ვენტრალური სისხლგამტარი ძარღვის ანუ მუცლის აორტის გარკვეულ უბანზეც. ამ უბანმა შეიძინა ფუნქცია სისხლგამტარი სისტემის მთავარი ორგანოსი, რომელიც ხერხემლიანებში ემსახურება მთელი სისხლის ცირკულაციას, სისხლის მიწოდებას ორგანიზმის ყველა ნაწილისათვის. სწორედ ასეთი გაძლიერებული ფუნქცია იყო, როგორც ჩანს, იმის მიზეზი, რომ სისხლგამტარი ძარღვის ამ უბნის გლუვმა მუსკულატურამ განიცადა ფრიად მნიშვნელოვანი სტრუქტურული და ფუნქციონალური ცვლილება და იქცა სრულიად თავისებური თვისებების მქონე გულის კუნთოვან შრედ ანუ მიოკარდიუმად.

**§ 20. მომწელებელი ტრაქტის განვითარება
და ღიფიკანსიკაბა**

მომწელებელი სისტემა ვითარდება ემბრიონალური პირველადი ნაწლავიდან (არქენტერიონიდან), რომელიც ენტოდერმიტაა შექმნილი. მხოლოდ სულ წინა ნაწილი და სულ უკანა ნაწილი მომწელებელი ტრაქტისა, ექტოდერმის ხარჯზე ვითარდება.

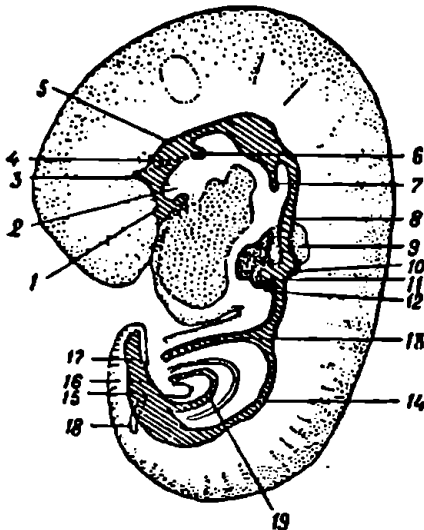
საკმლის მომწელებელი ტრაქტის კედლის შექმნაში მონაწილეობას იღებს მეზოდერმაც, რომლის ხარჯზე კუჭნაწლავის გარეთა, შემაერთებელქსოვილოვანი შრეები ვითარდებიან თავისი მუსკულატურითა და სისხლის ძარღვებით. მომწელებელი ტრაქტი მთელი სხეულის გასწვრივ ძვეს და გარემოს ორი ბერელით უკავშირდება: პირითა და ყითით.

როგორც ყველა მეორეულ პირიან ცხოველს (დეიტეროსტომებს), ხერხემლიანებსაც პირი წარმოექმნებათ ბლასტოპორის მოპირდაპირე პოლუსზე.

საკმლის მომწელებელი სისტემის დიფერენცირების დაწყებისას ხერხემლიანებს იგი წარმოდგენილი აქვთ გასწვრივი ლულით, რომელიც ორივე ბოლოზე დახშულია. ემბრიონის კრანიალურ (თავის) ბოლოზე, ეენტრალურ მხარეზე ჩნდება მეტნაკლებად ღრმა, ექტოდერმული ფოსო, რომელსაც სტომოდეუმი ჰქვია. ასეთივე ღრმული ჩნდება ლულის უკანა ბოლოზეც. მას პროქტოდეუმი ეწოდება. ორივე ღრმული პერფორაციით უერთდება ენტოდერმულ მილს. სტომოდეუმიდან ვითარდება პირის ღრუ (cavum oris), პროქტოდეუმიდან—კლოაკა (cloaca).

პირის ღრუში ვითარდება კბილები, ენა და სხვა ორგანოები (მაგ., უკბილო ვეშაპების რქოვანი ფიჩფიტები—ე. წ. „ვეშაპის უღვაში“). პირის ღრუსევე უკავშირდება სხვადასხვა ჯირკვლები (გველების შხამიანი ჯირკვლები, ძუძუმწოვრების სანერწყვე ჯირკვლები).

ენტოდერმული ლულის სულ წინა უბანი, რომელიც უშუალოდ პირის ღრუს მოსდევს, საკმაოდ ფართოვდება და ხახად (pharynx) დიფერენცირდება. ხახის გვერდით კედლებში ჩნდებიან გამობერილობები, რომლებიც სალაყუჩე ჯიბეებად იწოდებიან. სალაყუჩე ჯიბეები წყლის ხერხემლიანთა სასუნთქ ორგანოებად—



სურ. 73. გასტროენტერალური მილის დიფერენცირება

1. პირის ღრუ, 2. ენა; 3. რატკესული ჯიბე (ჰიპოფიზი), 4. ხახის ფირფიტა, 5. ხახა; 6. ფარისებრი ჯირკვალი, 7. ფილტვების და ტრაქეის ნერგი, 8. კუჭი, 9. ლეიძლი, 10. დორსალური პანკრეასი, 11. საღვიძლე ბუხტი, 12. ვენტრალური პანკრეასი, 13. საყვითრე პარკის ყუნწი, 14. ნაწლავი, 15. კლოაკა, 16. კლოაკის ფირფიტა, 17. კუდის ნაწლავი, 18. ვოლფისეული სადინარი, 19. ალანტოისის ყუნწი.

ლაყუჩებად ვითარდებიან, ხმელეთის ხერხემლიანებში კი მათ ხარჯზე მკერდუკანა ჯირკვალი (თიმუსი) და პარათირეოიდული ჯირკვლები დიფერენცირდებიან. ხახის ვენტრალური კედლიდან ვითარდება ფარისებრი ჯირკვალი. ამავე დროს, ხახის ეპითელის სპეციალური გამონაზრდებიდან დიბნოებსა და კროსობტერიგიებს უფითარდებათ ვენტრალური ლუწი საცურავი ბუხტი, ხოლო ხმელეთის ხერხემლიანებს— ფილტვები და სასუნთქავეი გზები. ხახა მრავალშრიანი ეპითელითაა ამოფენილი და ალკურვილია განივზოლოვანი მუსკულატურით.

მომხედებელი ლულის იმ ნაწილს, რომელიც ხახას მოსდევს, საყლაპავს (oesophagus) უწოდებენ. იგი წარმოდგენილია მეტნაკლებად სწორი და გრძელი მილით, რომელიც ხახის მსგავსად, მრავალშრიანი ეპითელითაა ამოფენილი. საყლაპავის კედელი ქმნის

განწვრივ ნაოკებს, რის გამოც საყლაპავს ძლიერი გაფართოების უნარი აქვს ხოლმე. მრავალ ფრინველს საყლაპავის უკანა უბანი ძლიერ უფართოვდება და ჩიჩახვს (ingluvies) ქმნის, რომელიც მზარდი საყვების დალბობას და გაფუფუებას ემსახურება, რასაც

მნიშვნელობა აქვს იმასთან დაკავშირებით, რომ უკბილობის გამო ფრინველები დაუღეკაე საქმელს ყლაპავენ.

ჩვეულებრივ, საყლაპავის დორსალურ მხარეზე ძელოვანი თევზების უმრავლესობას უჩნდება კენტი გამონაზარდი, რომელიც ძლიერ ვრცელდება და ექცევა მომწივებელ ტრაქტსა და ხერხეშალს შორის. ეს ვრცელი პარკი საცურავე ბუშტს წარმოადგენს და იგი თევზების ჰიდროსტატიკული ორგანოა.

ენტოდერმული სანაწლავე ლულის ნაწილი, რომელიც საყლაპავს მისდევს, დიფერენცირდება კუჭად. მომწივებელი სისტემის ამ უმნიშვნელოვანეს ორგანოს ქვემოთ სპეციალური თავი მიედგინება.

მომწივებელი ტრაქტის ის დიდი ნაწილი, რომელიც კუჭის უკან ანალურ ხვრელამდე მიიმართება, დიფერენცირდება საკუთრივ ნაწლავად (intestinum). ნაწლავის ეპითელი ერთშირიანია, ცილინდრული და შეიცავს მრავალრიცხოვან ფილისებურ უჯრედებს, რომლებიც ლორწოს გამოყოფენ. გარდა ამისა, ნაწლავის ეპითელი შეიცავს ჯირკვლოვან უჯრედებს, რომლებიც საკვების მომწივებელ ფერმენტებს გამოყოფენ. ეს უჯრედები იმყოფებიან მილაკოვან ჯირკვლებში, რომლებიც ნაწლავის ცალკეულ განყოფილებებად დიფერენცირებისას, სხვადასხვა რაოდენობითაა განწყობილი ამ განყოფილებებში. ნაწლავს ყოველთვის უკავშირდება ღვიძლი და პანკრეასი, რომლებიც ნაწლავის კედლის ბრმა გამონაზარდებიდან ვითარდებიან. ამ ჯირკვლების სეკრეტი შემოდის ნაწლავში და უმნიშვნელოვანეს როლს ასრულებს მონელების პროცესებში. ნაწლავის წვენი შეიცავს მრავალ ფერმენტს (ლიპაზა, ინვერტაზა, ლაქტაზა, მალტაზა, ერაფსინი, ნუკლეაზები) და ნალველს. ფერმენტები უმთავრესად პანკრეასის სეკრეციის პროდუქტია, ნაწილობრივ კი თვით ნაწლავის ჯირკვლოვანი უჯრედების გამონაყოფი. ნალველი ღვიძლიდან შემოდის. აღნიშნული ფერმენტების ზემოქმედებით საკვების საბოლოო მონელება ხდება (ტუტე არეში).

ამავე დროს, ნაწლავში ხდება მონელებული საკვების შეწოვა, რაც ხორციელდება მონელებული, თხევად მდგომარეობაში მყოფი ნივთიერებების შესრუტვით ეპითელური უჯრედების მიერ და ეპითელის ქვეშ მყოფ სისხლგამტარ კაპილარებში მისი გადასვლით. ზოგ შემთხვევაში (სელაქიები, ამფიბიები) აღნიშნულია ინტრაცელულარული მონელება: ეპითელის უჯრედები გამოიშვებენ ხოლმე ამებოიდურ გამონაზარდებს და შეიტაცებენ საკვების ნაწილაკებს. შეწოვის ფუნქციის გაძლიერების უზრუნველყოფასთან დაკავშირე-

ბით ყველა ცხოველისათვის დამახასიათებელია შემწოვი ზედაპირის გადიდების ტენდენცია. ნაწლავის შემწოვი ზედაპირის გადიდება ორი გზით ხორციელდება: ნაწლავის საერთო სიგრძის მეტნაკლები მომატებით და მის ლორწოვან გარსზე სხვადასხვა ნაოქებისა და გამონაზარდების წარმოქმნით. ეს ორი მზარე სხვადასხვა ცხოველებთან სხვადასხვა ხარისხითაა წარმოდგენილი.

ნაწლავის სიგრძე ყოველთვის კარბობს სხეულის სიგრძეს, რაც მიიღწევა იმით, რომ განვითარების პროცესში თავდაპირველად ქორდის ქვემოთ მდებარე სწორი მომწელებელი ლულა ნადრეკებს ქმნის და ხშირად მეტი ან ნაკლები რიცხვის ხეულებად ლაგდება. ნაწლავის სიგრძე უაღრესად ვარიირობს სხვადასხვა ცხოველებში; ხშირად იგი ძლიერ განსხვავებული შეიძლება იყოს საქმაოდ ახლობელ ფორმებშიც. ზოგადად შეიძლება ითქვას, რომ ნაწლავის სიგრძე საკვების ხასიათითაა განპირობებული: ფიტოფაგებს ნაწლავი უფრო გრძელი აქვთ, ვიდრე ზოოფაგებს. ეს გარემოება ძალიან თვალსაჩინოდაა გამობატული უკუდო ამფიბიების ონტოგენეზში: მცენარეული საკვების მკამელ თავკომბალებს ნაწლავის ფარდობითი სიგრძე (სხეულის მიმართ) შეუდარებლად მეტი აქვთ, ვიდრე ცხოველური საკვების მკამელ ბაყაყებს. ასეთი განსხვავება ძალიან თვალსაჩინოდ ჩანს თევზებშიც (მაგ., კობრისებრნი და ქორჭილისებრნი), ძუძუმწოვრებშიც (მაგ., ერთი მხრით—მღრღნელები და ჩლიქოსნები, მეორე მხრით—მტაცებლები). ფრიად გრძელი ნაწლავი აქვთ ფრინველებსაც.

ნაწლავის მომწელებელი ზედაპირის გადიდებას, ნაოქებისა და გამონაზარდების წარმოქმნით, ვხედავით უკვე მრგვალიპირიანებში, რომელთა ნაწლავს მთელ სიგრძეზე გასდევს დორსალური გასწვრივი ნაკეცი. მის ჰომოლოგად ითვლება სელაქიების, ხრტილძვლოვნების, მთელძვლოვნების და დიპნოების ნაწლავში არსებული სპირალური სარკველი (*valvula spiralis*). თევზებს, ამფიბიებს და რეპტილიებს ნაწლავში უვითარდებათ მრავალრიცხოვანი ნაოქები და ძვიდეები. ფრინველების და ძუძუმწოვრების ნაწლავის ლორწოვანა ქმნის აურაცხელ ხაოებს, რომელთა შორის ღრმა კრიპტები რჩება. განსაკუთრებით ძლიერ ხაოები ფრინველებს აქვთ განვითარებული. ზოგჯერ ვითარდება თვით ნაწლავის ბრმა გამონაზარდები, როგორიცაა თევზების პილორუსული დანაშატები (განსაკუთრებით, მრავალრიცხოვანი ორაგულისებრ თევზებში), ფრინველების ბრმა გამონაზარდები, ძუძუმწოვრების ბრმა ნაწლავი და სხვა.

ნაწლავი სხვადასხვა ცხოველში განიცდის მეტნაკლებ ფუნქციონალურ და მორფოლოგიურ დიფერენცირებას. ეს დიფერენ-

ცირება თევზებში ერთობ პირობითია, ხმელეთის ხერხემლიანებში კი უკვე შეიძლება განვასხვავოთ წვრილი ნაწლავი (intestinum tenue), რომელიც მომწიფებელი მილის უდიდეს ნაწილს მოიცავს და მსხვილი ნაწლავი (intestinum crassum), რომელიც კლრაკას უკავშირდება. წვრილი ნაწლავის სულ წინა უბანი დიფერენციირდება ე. წ. თორმეტგოჯა ნაწლავად (duodenum), რომელშიც იხსნება პანკრეასი და ღვიძლი. ძუძუმწოვრების წვრილ ნაწლავში არჩევენ ორ ნაწილს: მკლე ნაწლავს (jejunum) და თეძოს ნაწლავს (ileum). მათი მსხვილი ნაწლავი კი იყოფა კოლინჯად (colon) და სწორ ნაწლავად (rectum), რომელიც კლრაკად ფართოვდება ბოლოში.

წვრილი ნაწლავი წარმოადგენს მომწიფებელი ტრაქტის იმ უბანს, რომელშიაც მონელებული საკვების შეწოვა ხდება, თუმცა, აქ, ნაწილობრივ მონელების პროცესებიც გრძელდება. შეწოვის ფუნქციასთან დაკავშირებით წვრილი ნაწლავი მომწიფებელი ტრაქტის უგრძესი განყოფილებაა.

წვრილი და მსხვილი ნაწლავის საზღვარზე ხშირად ვითარდება ბრმა ნაწლავი (caecum); იგი ზოგჯერ რეპტილიებშიც გვხვდება მცირედი გამონაზარდის სახით. ზოგ ძუძუმწოვარს იგი სულაც არა აქვს. იშვიათად ორი ბრმა ნაწლავია განვითარებული (დამანი, ზოგი უსრულკბილოები). ძუძუმწოვრების უმრავლესობას კი ერთი ბრმა ნაწლავი აქვს. იგი ყოველთვის უფრო ძლიერად აქვთ განვითარებული ფიტოფაგ ცხოველებს; კერძოდ, მღრღნელებში ბრმა ნაწლავი უზომოდ დიდია. მისი თავისუფალი ბოლო ყოველთვის რამდენადმე შევიწროებულია, ზოგ შემთხვევაში კი თვით ბრმა ნაწლავისაგან მკვეთრად გამოყოფილ ვიწრო დანართადაა ქცეული, რომელსაც კიისებრი მორჩი (appendix vermiformis) ეწოდება. აპენდიქსი გააჩნიათ ზოგ მღრღნელებს, მტაცებლებს, ანთროპომორფულ მაიმუნებს და ადამიანს. ადამიანს და ზოგ ძუძუმწოვრებს თვით ბრმა ნაწლავიც საგრძნობლად რედუცირებული აქვთ. მსხვილ ნაწლავში ინტენსიური შეწოვითი პროცესები მიმდინარეობს, მაგრამ წვრილი ნაწლავისაგან განსხვავებით, აქ, ძირითადად, წყალი შეიწოვება, რასაც მონელების ნაჩვენებების გამკვრივება და ფეკალიების ფორმირება მოყვება. მონელებითი პროცესები მსხვილ ნაწლავში არ ხდება.

მსხვილი ნაწლავის სულ უკანა ნაწილი, ე. ი. სწორი ნაწლავი, არ მონაწილეობს მონელების და შეწოვის პროცესებში. აქ კუნთოვან გარსს ტიპობრივი აგებულება აქვს და, ამასთანავე, ლორ-

წოვანას გასწვრივ ნაკეცებს ქმნის, რის გამოც სწორ ნაწლავს სიგანეში ძლიერი გაჭიმვის უნარი აქვს. ემბრიონალურ პერიოდში სწორი ნაწლავის სულ ბოლო ნაწილი გაფართოებულია კლოაკად, რომელიც შემდეგ იყოფა და სწორი ნაწლავი ანალური ხვრელით იხსნება გარეთ.

ნაწლავის კედლის მუსკულატურა განაპირობებს პერისტალტიკურ და ანტიპერისტალტიკურ მოძრაობას, რაც უზრუნველყოფს საკვების მოძრაობას მომწელებელ ტრაქტში. ამავე დროს, ნაწლავში ლოკალური შეკუმშვებიც ხდება, რითაც სისხლის მიმოქცევა და, შესაბამისად, შეწოვა ძლიერდება.

ყველა ხერხემლიანის მომწელებელი ტრაქტი ინერვირდება ცთომილად. ნერვის ტოტებითა და სიმპათიკური ნერვებით, რომლებიც კედლის სხვადასხვა შრეებში მთელ რიგ ნერვულ განვლიოზურ წნულებს ქმნიან (აუერბახისეული წნული, მაისნერიისეული წნული და სხვა). ცდომილი ნერვის ბოქკოები აჩქარებენ კუპ-ნაწლავის მოძრაობას, სიმპათიკური ნერვების ბოქკოები კი ანელებენ მათ. ამრიგად, გასტროენტერალური ტრაქტის მონელებითი ფუნქცია, რაც ამ სისტემის მთავარი ფუნქციაა, ხორციელდება როგორც ქიმიური (ფერმენტატული), ისე მექანიკური გზით, მომწელებელი ტრაქტის მუსკულატურის მოქმედებით.

როგორც ორგანიზმის ყველა ნაწილი, გასტროენტერალური ტრაქტიც მულტიფუნქციონალურობას იჩენს და ზოგ სხვა ფუნქციასაც ემსახურება. კერძოდ, ექსპერიმენტულადაა დადასტურებული, რომ ნაწლავები საკმაოდ მნიშვნელოვან როლს ასრულებენ მარილების ექსკრეციისაში. განსაკუთრებით აღსანიშნავი ამ მხრივ მსხვილი ნაწლავია. მსხვილ ნაწლავში გამოიყოფა კალციუმის, მაგნიუმის, მძიმე მეტალების მარილები. განავალი მუდამ უფრო მდიდარია კალციუმით, ვიდრე ნიღბული საკვები. ამავე დროს, განავალში კალციუმი მეტია, ვიდრე შარდში. ეს განსაკუთრებით ეხება მცენარეულით მკვებავ ცხოველებს. აქ კალციუმის თითქმის მთელი ექსკრეცია ნაწლავით ხდება, მაშინ, როცა ხორკისმჭამელ ცხოველებში კალციუმის მნიშვნელოვანი რაოდენობა შარდში გამოიყოფა. ეს საკვების ხასიათითაა განპირობებული (პირველ შემთხვევაში ტუტოვანი საკვები, მეორეში—მეფე).

ზოგჯერ (ზოგი თევზი) ნაწლავი დამატებითი სასუნთქავე ორგანოს როლსაც ასრულებს. სახელდობრ, ნაწლავური სუნთქვა ახასიათებთ ზოგ ლღავებს, კობიტიდებს, სხვა ოჯახების ცალკეულ ფორმებს (Monopterus) და სხვათა. ამ თევზების ნაწლავის კედელი ძალიან მდიდარია სისხლგამტარი კაპილარების

ქსელით, რონელიც უშუალოდ ეპითელის ქვეშაა, რაც, ცხადია, გაზთა დიფუზიას აადვილებს. ნაწლავში გავლისას ჰაერი კარგავს დაახლოებით 5% ეანგბადს და იძენს დაახლოებით 3% ნახშირორჟანგს, ისევე, როგორც უმალეს ხერხემლიანთა ფილტვებში. საინტერესოა, რომ ნაწლავის სასუნთქავ უბნებში შეწოვის ფუნქცია ამოვარდება ხოლმე, რასაც ხაოების განუვითარებლობა ახლავს.

როგორც ზემოთ ითქვა, თავდაპირველად ემბრიონალური ნაწლავი უშუალოდ ქორდის ქვეშ იმყოფება და სხეულის ღრუს მთელ სიგრძეზე გასდევს. ამ ენტოდერმული ლულის ორივე მხრით სპლანქნოტომები იმყოფებიან. განვითარების პროცესში თვითფული მხარის (მარჯვენა და მარცხენა) სპლანქნოტომის ვისცერალური ფურცელი ერთიმეორეს უახლოვდება ნაწლავის ქვემოთ, ეხება ერთიმეორეს და ორმაგ ძვიდეს ქმნის მთელი სხეულის ღრუს გასწვრივ. ცელოთელიუმის ამ ორმაგ ძვიდეს ვენტრალური მეზენტერიუმი (mesenterium ventrale) ეწოდება. შემდგომში ვენტრალური მეზენტერიუმი სავსებით რედუცირდება თორმეტგოჯა ნაწლავის წინა ბოლოდან ნაწლავის ლულის ბოლომდე და მხოლოდ წინა ნაწილში რჩება, სადაც მის ფურცლებს შორის ვითარდება გული და, უფრო კაუდალურად, ლეიძლი. უფრო გვიან, ნაწლავი, სიგრძეში ძლიერად ზრდის გამო, როგორც ზემოთაც ითქვა, ქმნის ნადრეკებს საგიტალურ სიბრტყეში, რასაც მისი ცალკეული უბნების ბეტნაკლებად ვენტრალურად ჩამოშვება და სხეულის დორსალური კედლიდან დაცილება მოსდევს. ამის გამო, სპლანქნოტომის ვისცერალური ფურცლები ნაწლავის ზემოთაც უახლოვდებიან და ეხებიან ურთიერთს, რასაც შედეგად დორსალური მეზენტერიუმის (mesenterium dorsale) წარმოქმნა მოჰყვება.

მომხელელებელი ტრაქტის სულ ბოლო ნაწილი გაფართოებულია საკმაოდ ვრცელ ღრუდ, რომელიც თავდაპირველად გარედან კლოაკალური ფირფიტითაა დახშული, ამ ფირფიტის გახვევის შემდეგ კი კლოაკალური ხვრელით იხსნება გარეთ. თვით ეს გაფართოებული ნაწილი კი კლოაკად (cloaca) იწოდება. კლოაკა უკან, კულის კვირტში, მოკლე კულის ნაწლავად გრძელდება, რომელიც ბოლოში დახშულია. მაგრამ განვითარების საკმაოდ ადრეულ საფეხურზე კულის ნაწლავი სრულ ატროფიას განიცდის. კლოაკაში წინიდან იხსნება ნაწლავი, მარჯვნიდან და მარცხნიდან მასში იხსნებიან ვოლფის არხები და, დედალ ორგანიზმში—კვერცხსაველები (მიულერის არხები). ამრიგად, კლოაკა წარმოადგენს ღრუს, რომელშიაც გროვდებიან მონელების ნარჩენები (ფეკალიები), გამოყოფის პროდუქტები (შარდი) და სასქესო პროდუქ-

ტები. კლოაკის ვენტრალური კედელი ამნიონიანებში ქმნის ბრმა გამონაზარდს, რომელიც ალანტოისად ვითარდება.

კლოაკა დეფინიტიური ორგანოა ხერხემლიანთა უმრავლესობისათვის (სელაქიები, თევზების ჯგუფების უმრავლესობა, ამფიბიები, რეპტილიები, ფრინველები, ერთგასავლიანი ძუძუმწოვრები). მრგვალპირიანებში, ხრტილძელოვან, მთელძელოვან და სრულძელოვან თევზებში (Chondrostei, Holostei, Teleostei) შარდსასქესო გზების და ნაწლავის ბოლო ნაწილი სრულიად განცალკევებულია ერთმანეთისაგან. ასევე განცალკევებულია უროგენიტალური და მომნელებელი ორგანოები ჩანთოსან და პლაცენტიან ძუძუმწოვრებში. ეს განცალკევება კლოაკის გაყოფით ხდება. კლოაკის კედლის იმ ნაწილზე, რომელიც ალანტოისის გამონაზარდსა და ნაწლავს შორისაა, განივი ნაოკი ჩნდება. იგი თანდათან დიდდება და უკანისკენ იჭრება კლოაკის ღრუში. კაიბელის ცნობით, კლოაკის გვერდით კედლებზეც ჩნდება თითო გასწვრივი ნაოკი. ამ სამი ნაოკის შეერთებით კლოაკა იყოფა ორ განყოფილებად: ვენტრალური (წინა) განყოფილება შარდსასქესო სინუსია (sinus urogenitalis), უკანა (დორსალური) განყოფილება კი—სწორი ნაწლავის გაგრძელება.

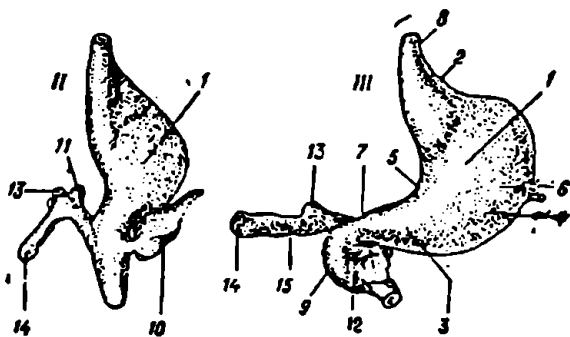
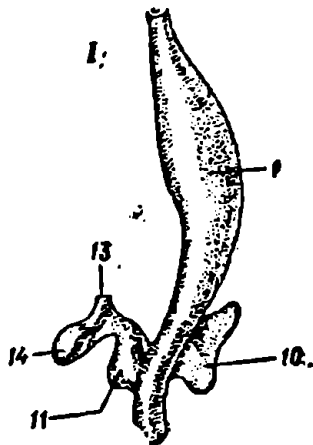
§ 21. კუჭის განვითარება, აგებულება და ევოლუცია

საკვების მომნელებელი სისტემის ერთ-ერთი უმნიშვნელოვანესი ორგანოა კუჭი (stomachus s. gaster s. ventriculus). იგი დიფერენცირდება გასტროენტერალური ენტოდერმული ლულის იმ ნაწილიდან, რომელიც უშუალოდ საყლაპავს მოსდევს. ენტოდერმული ლულის ეს განყოფილება თავდაპირველად სხვა ნაწილთაგან არაფრით განსხვავდება. მაგრამ შემდეგ იგი თანდათან, მეტნაკლებად, ძლიერად გაფართოებას იწყებს და ცხოველების უმრავლესობაში მომნელებელი ტრაქტის სხვა ნაწილთაგან მკვეთრად გამოყოფილი. ენტოდერმული ეპითელი განვითარების განსაზღვრულ საფეხურზე ქმნის ვიწრო ჩაღრმავებებს, რომლებიც იჭრებიან გარშემო მყოფ შემაერთებელ ქსოვილში და დიფერენცირდებიან კუჭის ჯირკვლებად. კუჭის ჯირკვლების რაოდენობა, ხასიათი და განაწილება კუჭის კედელში სხვადასხვა ცხოველებთან ძლიერ ვარიირებს. ისინი გამოყოფენ კუჭის წვენს, რომელიც შეიცავს ფერმენტებსა და მარილის სიმკვარეს და საკვების (ცილების) მოწელების პირველ ფაზას განაპირობებს. ტიპობრივ შემთხვევებში კუჭის ლორწოვანი გარსი დამახასიათებელი, ბადისებრი

განწყობილი ღარებიტაა აღქურვილი. კუჭის ეპითელი ერთშრიანია, ცილინდრული. გარედან მას შემაერთებელქსოვილოვანი გარსი აკრავს, რომელშიც დიფერენცირებულია გლუვკუნთოვანი ირგვლივი (შიგნითა) და გასწვრივი (გარეთა) შრეები და საკუთრივ შემაერთებელქსოვილოვანი შრე. ხშირად კუნთოვანი შრეები შეიძლება უფრო მეტი იყოს და თანაც უწყსრიგოდ განლაგებული. კუჭის მუსკულატურა მის მექანიკურ ფუნქციას განაპირობებს, რაც პერისტალტიკური მოძრაობით გამოიხატება.

კუჭის მექანიკური და სეკრეტორული ფუნქციის ურთიერთობა განაპირობებს მის შემდგომ ფუნქციონალურსა და, შესაბამისად, მორფოლოგიურ დიფერენცირებას.

ციკლოსტომებს, ქიშკრებს, ორსუნთქვიანებს და მთელ რიგ სრულძელო-



სურ. 74. ადაშიანის კუჭის განვითარება.

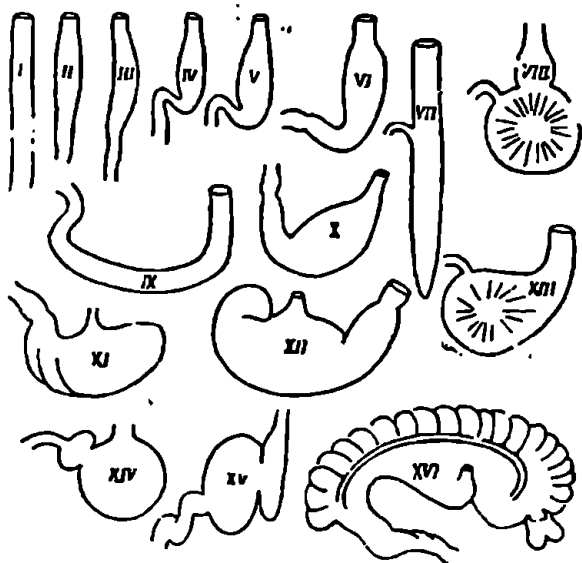
I. 7 მმ სიგრძის ემბრიონი; II. 9,5 მმ სიგრძის ემბრიონი; III. 12,5 მმ სიგრძის ემბრიონი.

1. კუჭი, 2. კარდიალური ნაწილი, 3. პილორუსული ნაწილი, 4. ფუნდალური ნაწილი, 5. მცირე სიმრუდე, 6. დიდი სიმრუდე, 7. პილორუსი, 8. საყლაპავი, 9. თორმეტგოჯა ნაწლავი, 10. დორსალური პანკრეასი, 11. ვენტრალური პანკრეასი, 12. პანკრეასის სადინარი, 13. ლეიძლის სადინარი, 14. სანაღლე პარკი.

ვან თევზებს (კერძოდ, კობრისებრთ) კუჭი, არსებითად, არც კიაქვთ, იგი მხოლოდ ოდნავაა გამოცალკეეებული ნაწლავისაგან.

სხვა თევზების კუჭი უფრო გამოკერძობულია. კუჭის ფორმა, საერთოდ, დიდადაა დამოკიდებული სხეულის ფორმაზე: გრძელტანიანი ცხოველების კუჭი გაგრძელებულია, მოკლეტანიანებისა კი მოკლეა და, ჩვეულებრივ, განივად მდებარეობს სხეულის ღერძის მიმართ. ამფიბიებისა და რეპტილიების კუჭი საკმაოდ მკაფიოდაა გამოყოფილი, განსაკუთრებით, ნიანგებში, სადაც აშკარად გამოცალკევებულია პილორუსული უკანა ნაწილი.

კუჭის მექანიკური და სეკრეტორული ფუნქციის განცალკევება და თვით კუჭის ორ განყოფილებად გაყოფა ხდება ფრინველებში. აქ წინა განყოფილება უფრო მცირეა ზომით, აღკურვლია სუსტი მუსკულატურით და მდიდარია ჯირკვლებით, რომლებიც მომწელებელ წვენს გამოყოფენ (ე. წ. ჯირკვლოვანი კუჭი). უკანა განყოფილება კი დიდი, მისი მუსკულატურა უაღრესადაა განვითარებული და ქმნის ორ სქელ დისკს (ე. წ. კუნთოვანი კუჭი).



სურ. 75. სხვადასხვა ხერხემლიანის კუჭი.

1. სარგანი, 2. პროტეუსი, 3. ნატრიქსი, 4. ღორჯო,
5. ზეიგნი, 6. სელაპი, 7. პოლიპტერუსი, 8. მელოტა,
9. და 10. კუები, 11. ბოცვერი, 12. ღორი, 13. ბუ,
14. ნიანგი, 15. დელუინი, 16. ჰალმატარუსი.

კუნთოვანი კუჭის ღორწოვანა შეიცავს მხოლოდ ისეთ ჯირკვლებს, რომლებიც თავისებურ სეკრეტს გამოყოფენ: ეს სეკრეტი მყარდება და ქმნის კუჭის სპეციფიკურ რქისმაგვარ შიდა გარსს. კუნთოვანი კუჭი მხოლოდ მექანიკურ ფუნქციას ასრულებს: მისი მუსკულა-

ტურა, გარკვევად უზღვევითა ზედაპირი და კენჭები, რომლებიც თითქმის ყოველთვისაა ამ განყოფილებაში, აქუქმაყებენ კუქში მოხვედრილ ძალიან მაგარ ნივთიერებებსაც კი. კუქის მექანიკური ფუნქციის ესოდენ გაძლიერებას, ცხადია, ძალიან დიდი მნიშვნელობა აქვს, ვინაიდან იგი კომპენსირებს კბილების უქონლობას. კუნთოვანი კუქი განსაკუთრებით ძლიერად მარცვლის მკამელ ფრინველებს უვითარდება. ზოგჯერ კუნთოვან კუქს უკანა (თორმეტგოჯა ნაწლავისკენ) მომცრო პილორუსული განყოფილება მოსდევს. საყურადღებოა, რომ კუქში კენჭები (ე. წ. გასტროლითები) ზოგ რეპტილებშიცაა ნაპოვნი (ნიანგები, ხელიკები).

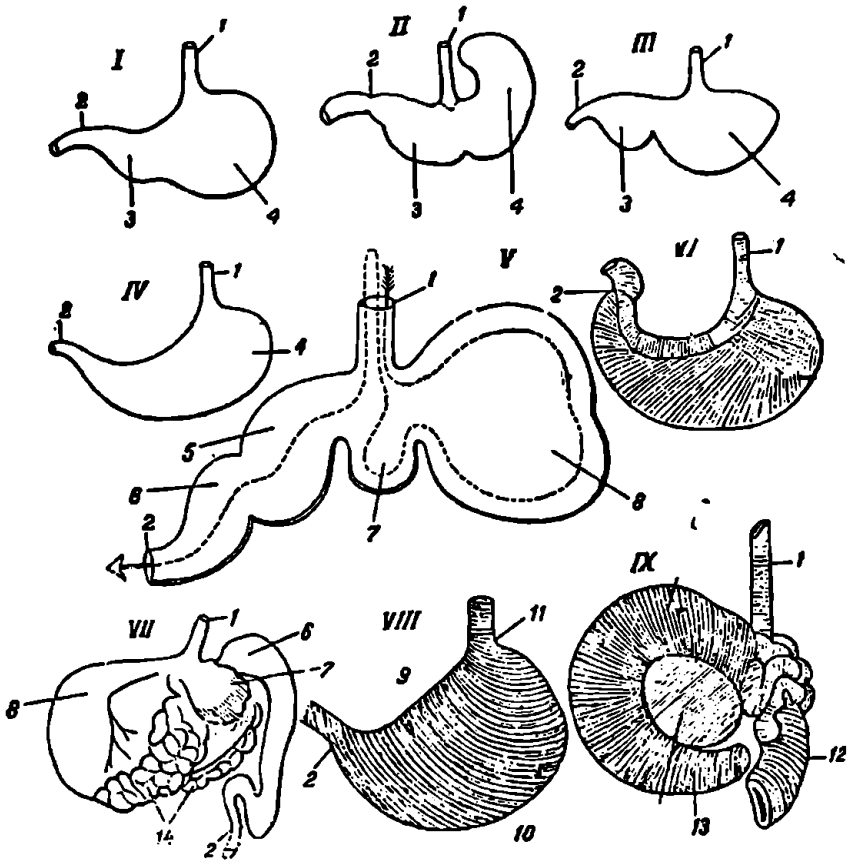
ძუძუმწოვრების კუქი ჯირკვლების მრავალრიცხოვნობითა და მათი დიფერენცირებით ხასიათდება. ამ ჯირკვლების ხასიათის მიხედვით კუქი სამ ნაწილად იყოფა: იმ ნაწილს, რომელიც უშუალოდ საყლაპავს მოსდევს, კარდია ჰქვია, კუქის ყველაზე გაფართოებულ ნაწილს ფსკერი ანუ ფუნდუსი ეწოდება, ბოლო შევიწროებულ ნაწილს კი—პილორუსი. თვითეული ამ ნაწილთაგანი თავისებურ ჯირკვლებს შეიცავს. კარდიალური ჯირკვლები გამოყოფენ ტუტე ლორწოს, ფუნდალური ჯირკვლები კი კუქის მთავარი ჯირკვლებია. ისინი შეიცავენ: კუბურ უჯრედებს (მთავარი უჯრედები), რომლებიც პროფერმენტებს (პეფსინოგენს) პროდუცირებენ და მათ შორის წყოფ, დიდრონ მომრგვალო უჯრედებს, რომლებიც მარილის სიმტკიცეს სეკრეტირებენ. ფუნდალური ჯირკვლები გამოყოფენ, აგრეთვე, ფერმენტ ლიპაზას; პილორუსული ჯირკვლები კი—მხოლოდ პროფერმენტებს.

ზოგჯერ, გარეგნულად მკვეთრად გამოკერძოებულობის მიუხედავად, კუქის კედლის ნაწილს საყლაპავისათვის დამახასიათებელი ნატიფი სტრუქტურა აქვს. კერძოდ, მისი სულ წინა უბანი საყლაპავის დამახასიათებელი ბრტყელი მრავალშრიანი ეპითელითაა ამოფენილი (საყლაპავისეული განყოფილება). კარდია კუქის შემდეგ იწყება. მონოტრეპებს (ერთგასავლიანებს) კი მთელი კუქის კედელი საყლაპავის კედლის ხასიათისა აქვთ.

ძუძუმწოვრების ტიპური კუქი (ე. წ. მარტივი კუქი), ჩვეულებრივ, რეტორტის ფორმისაა და განვიად (მარცხნიდან მარჯვნივ) ძვეს. მისი ფუნდალური ნაწილის ძლიერი გაფართოების გამო, მისი უკანა ზედაპირი უფრო გრძელია და ე. წ. დიდ სიმრუდეს (curvatura maior) ქმნის, წინა. უფრო მოკლე ზედაპირი კი მცირე სიმრუდეს (curvatura minor) იწოდება. ასეთი სახის კუქი ახასიათებს ძუძუმწოვრების უმრავლესობას და ადამიანს.

მაგრამ კუქის დიფერენცირება შესაძლებელია ბევრად შორს იყოს წასული და იგი დაყოფილი იყოს სივიწროვებით რამდენიმე

განყოფილებად (ე. წ. რ თული კუჭი). კერძოდ, ზოგ მღრღნელს (*Cricetus cricetus*) განცალკევებული აქვს კუჭის საყლაპავისეული ნაწილი და საკუთრივ კუჭი; ევშაპებს—საყლაპავისეული განყოფილება, ფუნდალური ნაწილი და პილორუსული ნაწილი. ზოგ



სურ. 76. სხვადასხვა ძუძუმწოვრის კუჭი

I. ძაღლი, II. ვირთაგვა, III. თაგვი, IV. კვერნა, V. მცობნელი, VI. ადამიანი, VII. აქლემი, VIII. ეჟიდნა, IX. ზარმაცა.

1. საყლაპავი, 2. პილორუსი, 3. პილორუსული განყოფილება, 4. კარდიალური განყოფილება, 5. წიგნარა, 6. მაკიკი, 7. ბადურა, 8. ფაშვი, 9. მცირე სიმრუდე, 10. დიდი სიმრუდე, 11. კარდია, 12. თორმეტგოჯა ნაწლავი, 13. ბრმა ნაწლავი, 14. წყლის სათავსი ბუშტუკები.

უსრულკებილოებს, კერძოდ, ზოგიერთ ჰინტელიკამიას (*Tamandua*) კუჭის ნაწილი პილორუსის წინ ძლიერ სქელკედლიანი აქვს; აქ მუსკულატურა უარესად მძლავრია, ლორწოვანაც გასქელებუ-

ლია და გამაგრებული. ეს მაგარი საკვების დაქუცმაცებას განაპირობებს. რამდენადაც ამ ცხოველებს კბილები რედუცირებული აქვთ, კუჭის ასეთი ფუნქციონალური დიფერენცირება ერთობ მოგვაგონებს ფრინველთა კუჭის დიფერენცირებას.

განსაკუთრებით რთული, მრავალკამეროვანი კუჭი აქვთ სელენოდონტურ ჩლიქოსნებს, კერძოდ, მცოხნელებს. მათი კუჭი მკაფიოდაა გაყოფილი ოთხ განყოფილებად—ფაშვად, ბადურად, წიგნარად და მაქიკად. ამათგან სამი პირველი მრავალშრიანი ბრტყელი ეპითელითაა ამოფენილი და, ამრიგად, საყლაპავისეული ნაწილის დიფერენცირების შედეგია. საკუთრივ კუჭს მხოლოდ ბოლო განყოფილება (მაქიკი) წარმოადგენს, რომელიც ჯირკვლოვანი ეპითელითაა ამოგებული.

ემბრიონალურ პერიოდში (მაგალითად, ძროხის 20 მილიმეტრიანი ემბრიონი) მცოხნელების კუჭი მხოლოდ ორ განყოფილებას შეიცავს და მხოლოდ შემდეგ, წინა მათგანის სამად დანაწილების შედეგად, იგი ოთხკამეროვანად იქცევა.

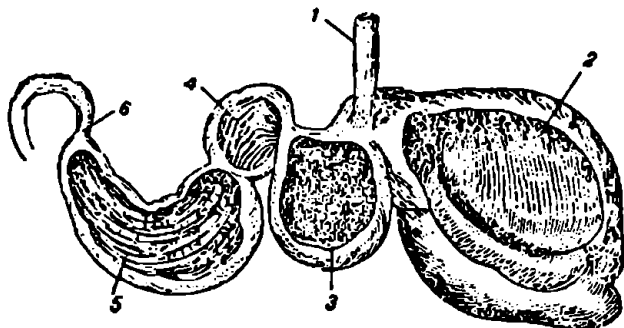
ფაშვი (rumen) ამოფენილია სქელი, გარქოვანებული, ბრტყელი, მრავალშრიანი ეპითელით, რომელიც დიდრონ, თავისებურ დერილებს ქმნის და მომწიფებელ ჯირკვლებს სრულიად მოკლებულია. მას არც შეწოვის უნარი აქვს. საკმაოდ სუსტია მისი კუნთოვანი გარსიც, რომელიც შიგნითა ირგვლივსა და გარეთა გასწვრივ შრეს შეიცავს.

ბადურა (reticulum) მიკროსკოპული სტრუქტურით მცირედ განსხვავდება ფაშვისაგან, მაგრამ მისი ლორწოვანა ქმნის საკმაოდ წესიერად განწყობილ, მაღალ ტიხრებს, რომელთა ერთობლიობა თავისებურ, საკმაოდ ღრმა უჯრედებს ქმნის, მთელი ზედაპირი კი ბადეს ემსგავსება. კუნთოვანი შრეც ბადურაში უფრო ძლიერაა განვითარებული: კუნთოვანი ბაგირაკები იმყოფებიან ლორწოვანას ნაოკების ზედა ნაწილის სისქეშიც. ყველა ეს კუნთოვანი ძვიდე ერთიან სისტემადაა დაკავშირებული და გრძელდება ე. წ. საყლაპავისეული ღარის კუნთოვან შრეში, რომელიც კუჭის წინა ნაწილში საყლაპავის გაგრძელებას წარმოადგენს და კარდიისკენ მიიმართება.

წიგნარას (psalterium s. omasus) ლორწოვანაც საყლაპავის ტიპისაა. იგი ქმნის მრავალრიცხოვანს, წიგნის ფურცლების დარად განლაგებულს, უალრესად ძლიერ განვითარებულ ნაოკებს, აღკუთვლის პაპილარული მორჩებით. ამ ფურცლებს შორის გლუვი კუნთების სამი შრეა, რომელთა ბოჭკოები მაქიკისაკენ მიიმართებიან. ამ კუნთების ერთობლიობა საკმაოდ მძლავრ მუსკულატურას ქმნის. წიგნარასა და მაქიკის საზღვარზე სფინქტერი იმყოფება.

მაქიკი (abomasus), როგორც ითქვა, ჯირკვლოვანი ეპითელითაა ამოფენილი და არც ფიზიოლოგიურად და არც სტრუქტურულად არსებითად არ განსხვავდება ტიპობრივი ერთკამეროვანი კუჭისაგან, რომლის ჰომოლოგსაც იგი წარმოადგენს.

ფაშვი, ბაღურა და წიგნარა (რომელთაც წინაკუჭის სახელით აღნიშნავენ ხოლმე) ფრიად თავისებურ როლს ასრულებენ მონე-



სურ. 77. მ ც ო ხ ნ ე ლ ი ს კ უ ჭ ი

1. საყლაპავი, 2. ფაშვი, 3. ბაღურა, 4. წიგნარა, 5. მაქიკი,
6. თორმეტგოჯა ნაწლავი.

ლებში. მცოხნელები, რომლებიც უხეში, ხშირად გამხმარი მცენარეული საკვებით (ბალახი, თივა) იკვებებიან, მას თითქმის დაუღეკავად ყლაპავენ. ამას თავისთავად ფრიად დიდი ადაპტიური მნიშვნელობა ჰქონდა მათს ევოლუციაში. ვ. კოვალევსკიმ სამართლიანად აღნიშნა, რომ გაშლილ მინდორში ძოვებისას, ცხოველისთვის უდიდესი მნიშვნელობა ჰქონდა, რაც შეიძლება სწრაფად შეეჭამა და რაც შეიძლება მეტი ბალახი, ლეკვაზე კი საკმაოდ დაიკარგებოდა. ნერწყვით ძლიერ დასველებული საკმელი საყლაპავისეული ღარით ჩადის ფაშეში და, ნაწილობრივ, ბაღურაში. აქ ხდება, ძირითადად, საკმლის მექანიკური გადამუშავება და არევა, რაც ხორციელდება მუსკულატურის განუწყვეტელი პერისტალტიკური და ანტიპერისტალტიკური, ძრაობებით. ამავე დროს, ადგილი აქვს ნაწილობრივს ფიზიკურ-ქიმიურ (მაკერაცია) და ქიმიურ გადამუშავებასაც. ქიმიური პროცესები ხორციელდება წინაკუჭში არსებული მდიდარი ბაქტერიოლოგიური ფლორისა და პროტისტების (ძირითადად ინფუზორიები, აგრეთვე, ამებები, შოლტოსნები) მეშვეობით. ფაშვიც და ბაღურაც მუდამ სითხითაა სავსე, რომელსაც ტუტე რეაქცია აქვს (საკმლისაგან ამ სითხის გამეფება არ ხდება, რადგანაც მასზე მანეიტრალულად მოქმედებს პირიდან მუდამ მომდინარე დიდძალი ნერწყვი). ეს გარემოება, ოპტიმალუ-

რი ტემპერატურის არსებობასთან ერთად, უაღრესად ხელსაყრელ პირობებს უქმნის მიკროორგანიზმებს. დადასტურებულია, რომ ინფუზორიები ძალიან დიდ როლს ასრულებენ პოლისაქარიდების და, აგრეთვე, ცხიმებისა და ცილების მონელებაში. ბაქტერიები კი უმთავრესად ცელულოზას შლიან, რომელიც, როგორც ცნობილია, ცხოველების მონელებელი ფერმენტებით არ იშლება. ცხადია, მცოხნავეებისათვის, რომლებიც ცელულოზით უაღრესად მდიდარი საკმლით იკვებებიან, ამას უაღრესად დიდი მნიშვნელობა აქვს. გარდა ამისა, წინაკუქის უმარტივესები და ბაქტერიები ცილოვანი ნივთიერების სინთეზასაც ახდენენ. რამდენადაც ისინი წინაკუქიდან საკვებთან ერთად მაქიქშიაც ხვდებიან, სადაც მათი მონელება ხდება, ისინი გარკვეულ როლს ასრულებენ მცოხნავე ცხოველის ცილოვან მიმოცვლაში. ეს დასტურდება იმითაც, რომ ჟაშუში ინფუზორიების რაოდენობა ძლიერ იმატებს იმ პერიოდებში, როცა ორგანიზმს ცილების დიდი მოთხოვნილება აქვს (მაკეობისას, ლაქტაციისას). ამრიგად, აქ სიმბიოზის ძალიან საინტერესო მაგალითი გვაქვს.

როდესაც ჭამის შემდეგ 15—45 წუთი გაევა, ცხოველი რითმულად, დაახლოებით 3—5 სეკუნდის ინტერვალებით, ღრმად ჩაისუნთქავს. დიაფრაგმის დაწვეის გამო იღება საყლაპავის კარდიალური ნაწილი, რომელიც მანამდე დახურული იყო; მასში სიცარიელე ჩნდება, რის შედეგადაც აქ ფაშეში მყოფი საკვების მასის ნაწილი ამოისრუტება. ამოსუნთქვისას კარდიალური ხვრელი ისევ იხურება და საყლაპავში მყოფი საკვები, საყლაპავის ანტიპერისტალტიკური მოძრაობით ამოისროლება პირის ღრუში (ხორხი ამ დროს რეფლექსურად იხურება). პირის ღრუში ამობოყინებული საკვები ხელახლა ინერწყვება, ხანგრძლივად იღეკება და ისევ იყლაპება. შემდეგ ხდება ისევ ამობოყინება და ეს პროცესი მეორდება. საბოლოოდ ფაშეის მთელი შიგთავსი მექანიკურად სრულყოფითად გადამუშავებული აღმოჩნდება. ამნაირად გადამუშავებული საკვები გადადის ბადურაში, რომელიც, ძირითადად, გადამუშავებული საკვების კოლექტორია. წიგნარას მძლავრი მუსკულატურა ხანგრძლივი შეკუმშვის მდგომარეობაშია. იგი პერიოდულად რეფლექსურად დუნდება და წიგნარაში შეისრუტება ბადურის თბევადი შიგთავსი, ამასთან, წიგნარას ფურცლებში ხელახალი შეკუმშვისას საკვების დამატებითი დაქუცმაცება ხდება. წიგნარადან საკვები უკვე მაქიქში ხვდება, სადაც მისი ნამდვილი ქიმიური მონელება იწყება. ამრიგად, წიგნარა ძირითადად გამშვები კამერის როლს ასრულებს და, ამასთან, საკვების მექანიკურ დამუშავებასაც ემსახურება. იმისათვის, რომ წიგნარას მუსკულატურამ საკვები გაა-

ტაროს, აუცილებელია, საკმელი დიდი რაოდენობით იყოს ფაშეში, მანშივე დიდი რაოდენობით იყოს წყალი და საკმელი კარგად იყოს დაქუცმაცებული. წინააღმდეგ შემთხვევაში, საკვების გაშვება მაქიკში არ ხდება.

ნამდვილი მცოხნელების მსგავსად აგებული კუჭი აქვთ სხვა ჩლიქოსნებსაც. აქლემებს და ტრაგულიდებს არა აქვთ დიფერენციურებული წიგნარა. ამავე დროს, საინტერესოა, რომ აქლემების ფაშესა და ბადურაში განვითარებულია თავისებური შვერილები, ეგრეთწოდებული წყლის უჯრები, აღქურვილი ცილინდრული ეპითელით და კარდიალური ჯირკვლებით. ამ უჯრებში დიდხანს ინახება წყლის მარაგი.

როგორც ვხედავთ, კუჭის მომწელებელი ფუნქციის გაყოფა, შესაბამისად, მისი მრავალკამეროვან რთულ კუჭად დიფერენცირება და, ამავე დროს, მექანიკური ფუნქციის უალრესი გაძლიერება, განპირობებულია კვების ხასიათის ძლიერი სპეციალიზაციით (უხეში საზრდოთი კვება) ან სალექი სისტემის უსრულობით (უსრულკბილოები). ეს დასტურდება იმითაც, რომ უფრო მეტად რთული საყლაპავისეული ნაწილი კუჭში იმ ვეშაპებსა აქვთ, რომლებიც თავთფება მოლუსკებს (ცეფალოპოდებს) ნთქავენ.

განსაკუთრებით საინტერესოა, რომ ცოხნვის მსგავსი პროცესი ახასიათებს ზოგ სხვა ხერხემლიანსაც. კერძოდ, ბრაზილიური თუთიყუში *Pionites leucogaster* ჩიჩახვის რითმული შეკუმშვით მასში დალობილ საკვებს ისევ პირის ღრუში ამოაგდებს ხოლმე და იქ აქუცმაცებს. ანალოგიური რამ ახასიათებს ზოგ თევზსაც, რომლებსაც განსაკუთრებით მაგარი საგნები მოყვებათ საკვებში; მაგალითად, მარჯნის პოლიპების ჩონჩხი და კიბოსებრთა ქიტინოვანი გარსები (*Sparidae* და *Stomatidae* ოჯახები).

§ 22. ლვიძლის განვითარება, აგებულება და ფუნქციონება

სანაწლავე ენტოდერმული ლულის განვითარების ძალიან ადრეულ ეტაპზე, მის იმ ნაწილში, რომელიც საყვითრე პარკის წინ იმყოფება, იწყება ლვიძლის განვითარება. ლვიძლი განვითარებას იწყებს სანაწლავე ლულის ვენტრალური გამონაზარდით, რომელიც შეიზრდება ვენტრალური მეზენტერიუმის ფურცლებს შორის და წინისაკენ განაგრძობს ზრდას. თანამიმდევრული შედარებითი შესწავლით გამოირკვა, რომ სხვადასხვა ხერხემლიანებში ლვიძლის განვითარება მთელ რიგ თავისებურებებს იჩენს.

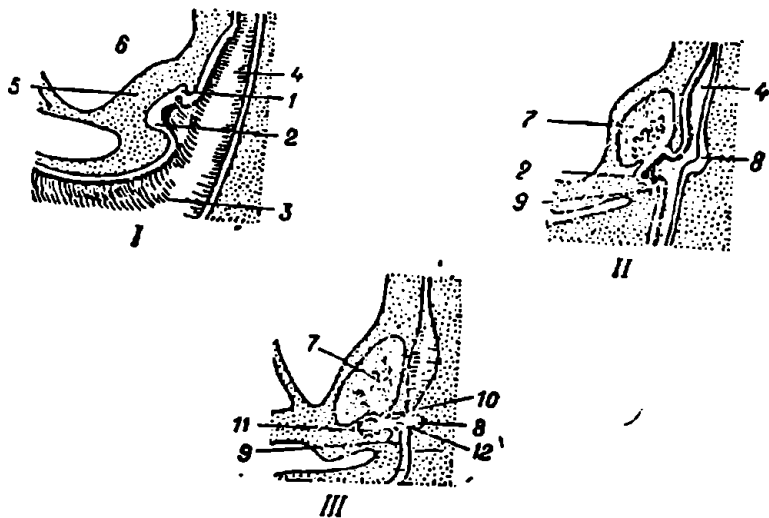
ძველოვანი თევზების ლვიძლის ნერგი ჩნდება ნაწლავის ვენტრალური კედლის მკერივი გასქელების სახით იქ, სადაც ნაწლავის კედელი საყვითრე პარკზე გადასვლას იწყებს. ეს ნერგი

კომპაქტურია და შედგება პოლიგონალური უჯრედების გასწვრივი ლარებისაგან, რომლებშიც სანათური არაა. ლეიძლის ასეთი ნერგი წინიდან უკანისაკენ გამოეყოფა ნაწლავის კედელს და მასთან დაკავშირებული რჩება მხოლოდ წვრილი, მოკლე ლეროთი, რომელიც შემდეგ ლეიძლის სადინრად იქცევა და გვერდითი ბრმაგამონაზარდის სახით სანალვლე ბუშტის ივითარებს. აღნიშნული უჯრედოვანი ლარები იტოტებიან და ლეიძლის ხარისხებს ქნნიან. ამ ხარისხებში სანათური ჩნდება და ისინი ლეიძლის მილაკებად იქცევიან. ლეიძლის მილაკები დასაწყისში მჭიდროდ ეკვრიან ერთმანეთს, მაგრამ შემდეგ მათ შორის გულის მხრიდან შეიზრდება მეზენქიმა და სისხლგამტარი ძარლები, რომლებიც ლეიძლის მილაკებს შორის სინუსოიდურ კაპილარებს ქნნიან.

ამ ფიბიებს, მრგვალპირიანებსა და სელაქიებს, ლეიძლის ნერგი და, შემდეგ, ლეიძლის მილაკები თავიდანვე ღრუ აქვთ. ლეიძლის დიფერენცირება იწყება ნაწლავის ვენტრალურ კედელში ღრუ გამობერილობის, ე. წ. „სადვიძლე ბუხტის“ გაჩენით. ეს გამობერილობა თანდათან სულ უფრო მეტად გამოეყოფა ნაწლავს და წარმოგვიდგება გაფართოებული გამონაზარდით, რომელიც ვიწრო ყელით ერთვის ნაწლავს. შემდეგ თვით დისტალური, გაფართოებული ნაწილი დიფერენცირდება ორ ნაწილად: კრანიალური ნაწილი საკუთრივ ლეიძლის ნერგია, კაუდალური კი—სანალვლე ბუშტისა. მათი დამაკავშირებელი უბნები ვიწრო რჩებიან და სადინარებს იძლევიან. ლეიძლის ნერგის ყელი შემდგომში ლეიძლის სადინარს (ductus hepaticus) იძლევა (ერთს ან რამდენიმეს), სანალვლე ბუშტის ნერგის ყელი—სანალვლე ბუშტის სადინარს (ductus cysticus), ის უბანი კი, რომელიც აღნიშნულ ორ სადინარს ნაწლავთან აკავშირებს, ნალვლის საერთო სადინრად (ductus choledochus) იქცევა. თვით ლეიძლის ნერგის დიფერენცირება აქ ასე ხდება: იგი მრავალგზის იტოტება, ტოტები ერთმანეთს შეეზრდებიან და უწვრილესი მილაკების დახლართულ ქსელს ქნნიან. პირველად ეს ქსელი საკმაოდ ფაშარია, მაგრამ მილაკების შემდგომი დატოტვის გამო იგი ფრიად მჭიდრო ხდება და ლეიძლის პარენქიმას ქნის. ლეიძლის მილაკებს შორის მყოფ ყულფებში შემოიზრდებიან მრავალრიცხოვანი სისხლგამტარი კაპილარები. ამფიბიებისათვის, ამავე დროს, დამახასიათებელია ლეიძლის პარენქიმაში პიგმენტური უჯრედების გაჩენა:

უმალეს ხერხემლიანებს (ძუძუმწოვრებს, ფრინველებს და, როგორც ჩანს, რეპტილიებს) ლეიძლი უჩნდებათ ნაწლავის ვენტრალური კედლის ღარის სახით, რომლის კედელი ძლიერ

სქელდება. შემდეგ, იგი ნაწლავის კედელს წინიდან უკანისკენ თანდათან გამოეყოფა და იქცევა დივერტიკულად (გამონაზარდად), რომელიც ვიწრო ღეროთია მიმაგრებული ნაწლავზე. ასეთი ნერგი შემდეგ, ისევე, როგორც ამფიბიებში, იყოფა ორ ნაწილად, რომელთაგან კრანიალური თვით ღვიძლს იძლევა, კაუდალური კი — სანალულე ბუშტს. ბუშტისა და სადინარების განვითარება ამ ცხოველებშიაც ისე ხდება, როგორც ამფიბიებში. მთავარი განსხვავება ისაა, რომ აქ თვით ღვიძლის ნერგიც და მისი მრავალჯერადი დატოტვის შედეგად წარმოქმნილი ტოტებიც უსანათურონი



სურ. 78. ღვიძლის განვითარება

I, II, III. ღვიძლის განვითარების სამი თანმიმდევარი სტადია.

1. საღვიძლე ბუხტის საღვიძლე ნაწილი, 2. საღვიძლე ბუხტის საბუშტე ნაწილი,
3. ნაწლავი, 4. კუჭი, 5. განივი ძვიდე, 6. პერიკარდიალური ღრუ, 7. ღვიძლი,
8. დორსალური პანკრეასი, 9. ვენტრალური პანკრეასი, 10. ღვიძლის სადინარი, 11. სანალულე ბუშტი და მისი სადინარი, 12. ნალელის საერთო სადინარი.

არიან (ისევე, როგორც თევზებში) და უჯრედოვან ხარისხებს ქმნიან. ამ ხარისხების შემდგომი დატოტვით იქმნება ფრიად რთული, მჭიდრო ქსელი, რომლის ყულფებში შემოიზრდებიან ვენური სადინარების (ფრინველები, რეპტილიები) ან საყვითრე ვენების ტოტები, რომლებიც აქ სინუსოიდურ კაპილარებს ქმნიან. ამ საფეხურზე უმაღლესი ხერხემლიანების ღვიძლი აღნაგობით ძალიან გავს უმაღლესი ხერხემლიანების დეფინიტურ ღვიძლს. ამავე დროს, რამდენადაც მის ხარისხებში (ბაგირაკებში) სანათური ჯერ

კიდევ არაა და, ამის გამო, ღვიძლის სადინარები არ ფუნქციონირებენ, ღვიძლი ერთობ ემსგავსება შინაგანი სეკრეციის ჯირკვლებს.

ღვიძლის შემდგომი დიფერენცირება, რაც უკვე გვიან ემბრიონალურ პერიოდსა და ადრეულ პოსტემბრიონალურ პერიოდში ხდება, დამახასიათებელია მარტოოდენ უმალესი ხერხემლიანებისათვის. იმ შემაერთებელქსოვილოვანი კაფსულიდან (გლისონის კაფსულა), რომელაც გარემოცავს მთელ ღვიძლს, ღვიძლის პარენქიმაში წარმოქმნილი სისხლგამტარი ძარღვების გაყოლებით, შეიზრდება შემაერთებელი ქსოვილი, რომელიც ღვიძლს დამახასიათებელ უბნებად—წილაკებად (lobuli) ყოფს. ეს წილაკები თითქმის თანაბარი ზომისანი არიან. თვითნული მათგანის ცენტრში გაივლის ვენური ტოტი (ცენტრალული ვენა). მისგან წილაკის პერიფერიისაკენ მიიმართებიან მეტნაკლებად რადიალურად განწყობილი ვენური სინუსური კაპილარები, რომლებიც წილაკის ზედაპირზე განლაგებულ სექტალურ ვენურ ტოტებს ერთვებიან. სექტალური ვენური ტოტები უკავშირდებიან ინტერლობულარულ (წილაკთაშორისულ) ვენებს. ინტერლობულარული ვენები სისხლს ღვიძლის კარის ვენიდან ღებულობენ, ხოლო წილაკის კაპილარულ სისტემაში გავლის შემდეგ სისხლი საბოლოოდ ღვიძლის ვენებში იკრიბება. ამრიგად, ღვიძლის წილაკის კაპილარული სისტემა სავსებით ვენურია (ისევე, როგორც თირკვლებში) და არ იმყოფება არტერიასა და ვენას შორის, როგორც საერთოდ და „საოცარ წნულებად“ (rete mirabile) იწოდება. წილაკის ცენტრალური ვენის ირგვლივ, სინუსური კაპილარების გასწვრივ, განწყობილია მრავალრიცხოვანი ეპითელური ხარიხები, რომელთაც მეტად (ბოცვერი) ან ნაკლებად (ადამიანი) რადიალური განლაგება ახასიათებთ. წილაკთა შორის შექრილი შემაერთებელი ქსოვილი, რომელიც ძვიდეებს (სექტებს) ქმნის, ძალიან ცოტაა, რის გამოც წილაკთა შორის საზღვრები, ჩვეულებრივ, ძნელი შესამჩნევია, მაგრამ ზოგჯერ (ლორი, აქლემი, დათვი), შემაერთებელი ქსოვილის დიდი რაოდენობით არსებობის გამო, ღვიძლი აშკარა წილაკოვნობას იჩენს.

მეორე უმნიშვნელოვანესი პროცესი, რომელიც ამ პერიოდში ხდება, იმით გამოიხატება, რომ ღვიძლის ეპითელურ ხარბებში, რომელთა სისქე, ჩვეულებრივ, ორი (ან სამი) კუბური უჯრედისაგან შედგება, ჩნდება შუალედი, რომელიც მთელ სიგრძეზე მსქველავს მას და უჯრედშორისულ სეკრეტორულ კაპილარად იწოდება. მხოლოდ ღვიძლის ხარიხის პერიფერიულ (წილაკთაშორისული ძვიდის მახლობელ) უბანზე მას ნამდვილი (საკუთარ-კედლებიანი) სანათური აქვს. წილაკებს შორის მოქცეული ხარი-

ხები კი მთლიანად სანათურიან მილაკებად იქცევიან, რომლებსაც წილაკის ხარიხების პერიფერიული ბოლოები ერთვიან.

წილაკების სანალვე (სეკრეტორული) კაპილარებიდან სეკრეტი (ნალველი) წილაკთა შორის ული სადინარებით იკრებება ღვიძლის სადინარში, საიდანაც იგი თორმეტგოჯა ნაწლაგში ჩადის ნალვლის საერთო სადინარით (d. choledochus). ნალვლის ნაწილი ნაწლაგში ჩასვლამდე შედის სანალვე ბუშტში (vesica fellea) მისი სადინარის (d. cysticus) მეშვეობით. სანალვე ბუშტი ნალვლის რეზერვუარია და მასში ნალვიდან წყლის რესორბცია ხდება, რის გამოც ბუშტში მყოფი ნალველი მნიშვნელოვნად უფრო კონცენტრირულია ღვიძლიდან გამოყოფილ ნალველზე. სანალვე ბუშტიდან, იმავე სადინარით, ნალველი ისევ ნალველის საერთო სადინარში ჩადის და, ამრიგად, ნალვლის საერთო სადინარს ნაწლაგში შეაქვს როგორც თვით ღვიძლიდან მომდინარე ნალველი, ისე ბუშტისეული ნალველი. სანალვე ბუშტი არ გააჩნიათ მრავალ ცხოველებს (სალამურებს, ზოგ თევზს; მთელ რიგ ფრინველებს, როგორცაა მტრედები, თუთიყუშები, კოლიბრები, სირაქლეები; ძუძუმწოვართაგან—კენტჩლიქოსნებს, დამანებს, აქლემებს, სპილოებს, ზოგ მღრღნელებსა და სხვათ).

ღვიძლის განვითარების წესი, რომელიც ახასიათებს ამფიბიებს, სელაქიებსა და მრგვალებირიანებს, როგორც ჩანს, პირველადი უნდა იყოს, ვინაიდან „საღვიძლე ბუხტის“ წარმოქმნა და ღვიძლის ნერვის ბრმა გამონაზარდის სახით არსებობა, უდავოდ, მოგვაგონებს უქალთა ღვიძლის განვითარების წესს, იგი ყველაზე უფრო რთულია და ამ ორგანოს ფუნქციონალური გასრულებითაა განპირობებული.

ღვიძლის ფორმა ერთობ დამოკიდებულია სხეულის ფორმაზე და, განსაკუთრებით, მეზობელი ორგანოების ტოპოგრაფიაზე. ჩვეულებრივ, ღვიძლი ორი ნაკვეთისგან (წილისგან) შედგება, მაგრამ ძვლოვან თევზებთან ეს ნაკვეთები (მარჯვენა და მარცხენა) თითქმის არაა გამოხატული. მრგვალებირიანებს ღვიძლი პატარა აქვთ, თევზებთან და ამფიბიებთან კი მისი ფარდობითი ზომა მეტია, ვიდრე ამნიონიანებთან. ჩვეულებრივ, ხორცისმკვამელი ცხოველების ღვიძლი უფრო დიდია, ვიდრე ბალახისმკვამელებისა. ვარიირობს ღვიძლის ფერიც. განსაკუთრებით მრავალნაირია იგი თევზებში (ყავისფერი, ყვითელი, მწვანე, წითელი). უმაღლეს ხერხემლიანებთან, კერძოდ, ძუძუმწოვრებთან, თავდაპირველად ნაწლაგისადმი ვენტრალურად მდებარე ღვიძლი დორსალურ მხარეზეა გადაადგილებული და დაახლოებულია ქვემო ღრუ ვენას.

რაც ხელსაყრელ პირობებს ქმნის ოთხფეხა ცხოველში ღვიძლიდან გულში სისხლის შეუფერხებელი დენისათვის.

ღვიძლი ხერხემლიანთა ორგანიზმის ერთ-ერთი უმნიშვნელოვანესი ორგანოა და იგი უდიდეს როლს ასრულებს ნივთიერებათა ცვლაში. ღვიძლი ასრულებს მთელ რიგ ფუნქციებს, რომლებსაც უხერხემლო ცხოველებში სხვადასხვა ორგანოები და ორგანოთა სისტემები ასრულებენ. ნამდვილი ღვიძლი უხერხემლოებს არა აქვთ და მისმა გაჩენამ ხერხემლიანების ევოლუციაში უაღრესად დიდი პროგრესული როლი შეასრულა.

ღვიძლის ფუნქცია, უპირველესად, ნალღლის წარმოქმნაა. ნალღელი წარმოიქმნება ღვიძლის პარენქიმის უჯრედების მიერ სისხლით მოტანილი ნივთიერებებიდან. ნალღლის სპეციფიკურ ფერს განაპირობებენ მისი პიგმენტები (ბილურუბინი, ბილივერდინი), რომლებიც ჰემოგლობინის დაშლის პროდუქტებია და ღვიძლში ელენტის ვენით მოიტანებიან. გამოყოფილი ნალღელი ღვიძლის სადინარებით ჩადის ნაწლავში და განავალთან ერთად ორგანიზმიდან გამოიტანება. მაგრამ ნალღელი მარტო ექსკრეციის პროდუქტი არაა. იგი მნიშვნელოვან როლს ასრულებს მონელების პროცესებში, თუმცა ფერმენტებს თვით არ შეიცავს. კერძოდ, იგი, როგორც ტუტე რეაქციის მქონე სითხე, ანეიტრალებს მუცელ კუჭის წვეს ნაწლავში, ხელს უწყობს ცხიმების გასაჰნვას და მათს რესორბციას (შეწოვას).

ღვიძლის მეორე უმნიშვნელოვანესი ფუნქცია ისაა, რომ მასში სისხლით მოტანილი ამინომჟავები და ნივთიერებათა ცვლის პროდუქტები, რომელნიც, ჩვეულებრივ, შხამიანები არიან, ღვიძლის პარენქიმაში გარდაიქმნებიან ნაკლებად შხამიან შარდოვანად. შარდოვანა კი ისევ სისხლში გამოიყოფა და საბოლოოდ აღწევს თირკმელს, სადაც მისი ექსკრეცია ხდება. ამიტომაც, რომ ღვიძლის ვენით გამომავალ სისხლში შარდოვანა ბევრად უფრო მეტია, ვიდრე ღვიძლის კარის ვენით მოტანილ სისხლში.

არანაკლები მნიშვნელობისაა ღვიძლის ტროფიკული ფუნქცია. კერძოდ, უმაღლეს ხერხემლიანებში ნახშირწყლების ნაწლავში მონელების შედეგად სისხლში მოხვედრილი და ღვიძლის კარის სისტემით ღვიძლში შესული გლუკოზის უმეტესი ნაწილი, ღვიძლის პარენქიმის უჯრედებში გარდაიქმნება უხსნად პოლისაქარიდად—გლიკოგენად. გლუკოზის მხოლოდ განსაზღვრული მცირე ნაწილი გარდაუქმნელად ისევ გაიტანება სისხლით ღვიძლიდან. ამის მეშვეობით სისხლში გლუკოზის კონსტანტური რაოდენობაა დაცული. ღვიძლში წარმოქმნილი გლიკოგენი კი წარმოადგენს მარაგს, რომელიც საჭიროებისამებრ იხარჯება: მისი განსაზღვრუ-

ლი რაოდენობა კვლავ გარდაიქმნება გლუკოზად და გადაეცემა სისხლს. ამრიგად, ლვიძლი ორგანიზმისათვის ნახშირწყლების დეპოს წარმოადგენს. უმდაბლეს ხერხემლიანებს, ანალოგიურადვე, ლვიძლში სარეზერვო ცხიმოც უჯროვდებათ. აღამიანსა და ძუძუმწოვრებს კი ლვიძლში ნორმალურად ძალიან ცოტა ცხიმი აქვთ.

გარდა ამისა, ლვიძლი მნიშვნელოვან დაცვიტს (ფაგოციტურ) ფუნქციასაც ასრულებს, რაც განპირობებულია იმით, რომ მისი ვენური კაპილარების ენდოთელის უჯრედებს ფაგოციტოზის უნარის მქონე უჯრედებად (მაკროფაგებად) გარდაქმნა შეუძლიათ. ამრიგად, ლვიძლის კაპილარების ენდოთელა ორგანიზმის რეტიკულურ-ენდოთელური სისტემის შემადგენელი ნაწილია და ორგანიზმისათვის მავნე ნივთიერებათა ფაგოციტოზში მონაწილეობს.

დასასრულ, ძუძუმწოვრების ლვიძლი დიდ როლს ასრულებს როგორც ჰემოპოეზური (სისხლმკმნელი). განსაკუთრებით, ერითროპოეზური (ერითროციტების წარმოქმნელი) ორგანო ემბრიონალურ პერიოდში; სახელდობრ, საყვითრე პარკის ატროფიისა და მასში ერითროპოეზის შეწყვეტის შემდეგ. ჰემოციტობლასტები აქ ან ადგილობრივად ჩნდებიან (ძარღვების ირგვლივ მყოფი მეზენქიმიდან), ანდა სისხლს შემოყვებიან ხოლმე. ერითროციტებს გარდა ლვიძლში წარმოიქმნებიან მარცვლოვანი ლეიკოციტებიც (უმთავრესად ნეიტროფილური და ეოზინოფილური) და, აგრეთვე, მეგაკარიოციტები. პოსტემბრიონალურ პერიოდში ლვიძლის ჰემოციტოპოეზური ფუნქცია ისპობა.

ამრიგად, ლვიძლს ხუთი მნიშვნელოვანი ფუნქცია აქვს: (1) სანაღვლე, (2) საშარდოვანი, (3) ტროფიკული ანუ გლიკოგენური, (4) ფაგოციტოზური და (5) ჰემოპოეზური (ემბრიონალურ პერიოდში).

როგორც ვხედავთ, ლვიძლში მისი პარენქიმის უჯრედებსა და სისხლს შორის ორმხრივი მიმოცვლა ხდება: ნივთიერებათა ნაწილი სისხლიდან პარენქიმის უჯრედებს გადაეცემა, ნაწილი კი, პირუკუ, ამ უჯრედებიდან სისხლში გადადის. ამავე დროს, ლვიძლის უჯრედების მიერ გამოიმუშავებული ნივთიერებები უმთავრესად სისხლში შედიან და მხოლოდ ნაღველი სპეციალური სადინრებით გამოდის გარეთ. ამ მხრივ ლვიძლი უფრო ინკრეტორული ჯირკვალაია, ვიდრე ექსკრეტორული, თუმცა, ნამდვილი ინკრეტორული ორგანოებისაგან განსხვავებით, სპეციფიკური რამე ნივთიერებები (ჰორმონები) მასში არ წარმოიქმნებიან.

როგორც ზემოთ იყო აღნიშნული, ამნიონიან ხერხემლიანებს უფითარდებათ სპეციფიკური ორგანო, რომელსაც ალანტოისი ეწოდება. ალანტოისი ჩნდება ნაწლავის უკანა ნაწილის, კერძოდ, კლოაკის, ვენტრალური გამონაზარდის სახით. სხვადასხვა ზაეროფისიდებს იგი სხვადასხვა დროს უფითარდებათ; ქერცლიანების ალანტოისის ნერგი ჩნდება ჯერ კიდევ უკანა ნაწლავის გამოკერძობამდე. კუებს, ნიანგებს, ჰატერიას და ფრინველებს კი იგი საგრძნობლად უფრო გვიან უჩნდებათ. ფრიალ ადრე ჩნდება ძუძუმწოვრების ალანტოისიც. ერთნაირი არც თვით ჩასახვის ხერხია: ამნიონიანთა უმრავლესობას (კუები, ნიანგები, ჰატერია, ფრინველები, ძუძუმწოვრები) ალანტოისი უჩნდება ენტოდერმის ბრმა გამონაზარდის სახით, ქერცლიანებს კი (Lacerta, Anguis, Natrix) ენტოდერმული ლულის კედლიდან გარეთკენ გამოყოფათ უჯრედების კომპაქტური (უღრუო) გროვა, რომელშიც მალე ჩნდება ღრუ და იგი კლოაკის სიღრუეს უერთდება. განვითარების შემდგომი საფეხურები ყველა ამნიონიანისათვის (ყოველ შემთხვევაში, ყველა ზაეროფისიდისათვის) მენტაკლებად საერთოა. ალანტოისის ნასახი თანდათან დიდდება, იზრდება წინისკენ, იჭრება ცელომურ ღრუში (რასაც მისი ცელომური მეზოდერმის ვისცერალური ფურცლით გარემოცვა მოყვება) და გრძელი ბრმა მილის სახით თავსდება სანაწლავე ლულის ვენტრალურად. იგი განაგრძობს ზრდას, მისი დისტალური (ბრმა) ბოლო გამოდის ემბრიონის სხეულის კედლებს გარეთ ვენტრალურ კედელში არსებული ხერელის (კანის ქიპის) მეშვეობით (რომელშიაც საყვითრე პარკის ღეროც გაივლის) და, უხვევს რა უკანისკენ, იჭრება ექსტრაემბრიონალურ ცელომში. შემდეგ ალანტოისის ექსტრაემბრიონალური ნაწილი გაძლიერებულად ვითარდება და დიდ ბუშტად იქცევა, რომელიც საყვითრე პარკსა და სეროზას შორის მდებარეობს. უფრო მოგვიანებით ალანტოისის ბუშტი თითქმის მთლიანად გარემოცავს მთელი ჩანასახისა და საყვითრე პარკის ზედაპირს (ძუძუმწოვრების ალანტოისი ბევრად უფრო სუსტადაა განვითარებული). ალანტოისს ორმაგი კედელი აქვს: შიგნითა ფურცელი (საკუთრივ ალანტოისის კედელი) ნაწლავის ენტოდერმული ეპითელის უშუალო გაგრძელებაა, ხოლო გარეთა—მეზოდერმით (სპლანქნოპლეურით) არის წარმოდგენილი და ნაწლავის მეზოდერმული გარსის გაგრძელებაა. ამ მეზოდერმულ გარსში იქმნება მეზენქიმა, რომლიდანაც მრავალრიცხოვანი სისხლვამტარი ძარ-

ღვები დიფერენცირდებიან და წნულების სისტემას ქმნიან. ამავე შრეში დიფერენცირდებიან გლუვი კუნთოვანი ბოჭკოები.

ალანტოისის სისხლს აწვდის ორი დიდი საკიპე არტერია (a. allantoidis s. a. umbilicalis). ალანტოისიდან სისხლის გამოტანას კი ორი საკიპე ვენა (v. allantoidis s. v. umbilicalis) ემსახურება, რომლებიც ერთიან ჯერ კიუვიეს სადინარებს, შემდეგ კი—ღვიძლის კარის სისტემას. ალანტოისზე ლიმფური ძარღვებიცაა განვითარებული.

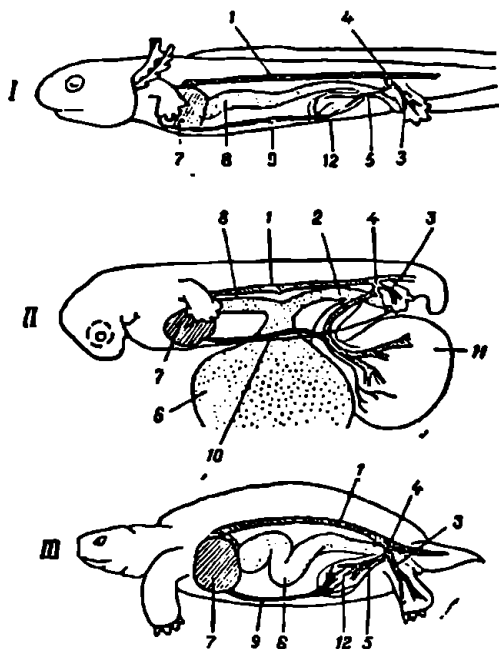
ალანტოისი პროვიზორული ორგანოა, რომელსაც უდიდესი ევოლუციური მნიშვნელობა ჰქონდა. მას ორი მთავარი ფუნქცია აქვს: იგი ემბრიონალური საშარდე ბუშტი და ემბრიონალური სასუნთქავი ორგანო. გამოყოფის პროდუქტები (შარდის მუცა) მასში ჯერ კიდევ 1823 წელს იყო აღმოჩენილი იაკობსონის მიერ. ბოლო დროს დადგენილ იქნა, რომ იგი შარდის პასიური სათავსი კი არაა, არამედ, მისი კედლები, ნამდვილი საშარდე ბუშტის დარად, შარდიდან წყალს შეიწოვენ და გადასცემენ მას სისხლგამტარ სისტემას. კიდევ უფრო დიდი მნიშვნელობა აქვს ალანტოისს, როგორც ემბრიონალური სუნთქვის ორგანოს. სისხლგამტარი კაპილარების უაღრესი განვითარება ალანტოისის კედლებში, კერძოდ, იმ ნაწილში, სადაც ისინი შეზრდილია სეროზულ გარსთან, განაპირობებს გაზთა ცვლას და ემბრიონალური განვითარების შუა და გვიან სტადიებში სუნთქვითს ფუნქციას ასრულებს. ძუძუმწოვრებში, გარდა ამისა, განვითარების გვიან პერიოდში (ნაყოფის პერიოდში) ალანტოისი კვებებს ფუნქციას შიშის მონაწილეობა: მისი სისხლგამტარი სისტემა საკვებს ლებულობს ქორიონის მეშვეობით ეგრეთწოდებული „საშვილოსნოს რძიდან“ (საშვილოსნოს ჯირკვლების სეკრეციის პროდუქტიდან), რომელიც ქორიონის ხაოებს ევლება.

ემბრიონალური განვითარების ბოლოს ექსტრაემბრიონალური ალანტოისი (საკუთრივ ალანტოისის ბუშტი) სრულ ატროფიას განიცდის. რაც შეეხება მის ემბრიონშიდა ნაწილს, წარმოდგენილს ვიწრო ლულით, რომელიც საკუთრივ ალანტოისს კლოაკას უკავშირებს და ურატუსად იწოდება, იგი ძუძუმწოვრებში დიფერენცირდება შემდეგნაირად: მისი პროქსიმალური უბანი ძლიერ ფართოვდება, მასში შარდსაწვეთები (მეტანეფროსის სადინარები) იხსნებიან და იგი საშარდე ბუშტად იქცევა. ამგვარად, საშარდე ბუშტი უკავშირდება უროგენიტალურ სინუსს (კლოაკის გაყოფისას). ანალოგიურადვე ვითარდება კუების და ქერკლიანთა უმრავლესობის საშარდე ბუშტი; ნიანგების საშარდე ბუშტი კლოაკის დორსალური კედლის გამოწარდება და, ამრიგად, ნამდვილი.

საშარდე ბუშტის (და ალანტოისის) ჰომოლოგი არაა. ამფიბიენებს, ვარანებს და, აგრეთვე, ფრინველებს, საშარდე ბუშტი სულაც არა აქვთ. ურაქუსის ის ნაწილი კი, რომელიც საშარდე ბუშტის დისტალურად იმყოფება, სრულიად იზოზა და დეფინიტიურ მღვამარეობაში იოგითაა წარმოდგენილი (ligamentum vesico-umbilicale medium), რომელიც საშარდე ბუშტს კანის ქიას უკავშირებს.

ალანტოისის უდიდესი ევოლუციური მნიშვნელობის გამო, მისი წარმოშობის საკითხი ხერხემლიანების ფილოგენიის ერთ-ერთი ცენტრალური პრობლემაა. ცხადია, ამ საკითხის გადაჭრისათვის აუცილებელი იყო უამნიონო ცხოველებში ალანტოისის ჰომოლოგიური ნაწილის პოვნა. სრულიად ბუნებრივია, რომ ამ თვალსაზრისით ყურადღება, უპირველესად, ამფიბიების საშარდე ბუშტმა მიიპყრო. ფილდის გამოკვლევების მიხედვით, ამფიბების საშარდე ბუშტი ჩნდება უკანა ნაწლავის ვენტრალური კედლიდან შარდსაწვეთების შესართავის პირდაპირ, რომელიც ნაწლავის დორსალურ კედელზეა. ამ ადგილას პირველად ეპითელის გასქელება ჩნდება, რომელსაც გარეთევენ გამოეყოფა უჯრედების კომპაქტური გროვა. ამ გროვაში შემდეგ ღრუ წარმოიქმნება და იგი, ამრიგად, ბუშტუკად იქცევა. ამ ბუშტუკის კედელი კვლავ შეეზრდება კლოაკის კედელს და შეზრდის ადგილას ხერხელის გაჩენით მისი ღრუ კლოაკის ღრუში იხსნება. შემდგომი მისი განვითარება ამ ღრუ გამონაზარდის ზომის მატებით და დეფინიტიური ფორმის მიღებით გამოიხატება. საყურადღებოა, რომ ამფიბიების საშარდე ბუშტის ნერგი ყოველთვის კლოაკიდან წინისკენ იზრდება. როგორც ვხედავთ, ამფიბიების საშარდე ბუშტისა და ალანტოისის განვითარებაში ბევრი რამაა საერთო: ერთიცა და მეორეც კლოაკის ვენტრალური კედლიდან ვითარდება; თვით ნერგიც ამფიბიების საშარდე ბუშტისა, ისეთივეა, როგორც რეპტილიების ერთ-ერთი ჯგუფის (ქერცლიანების) ალანტოისის ნერგი (უჯრედების კომპაქტური გროვა); ერთიცა და მეორეც განვითარების პროცესში წარმოადგენს კლოაკასთან ვიწრო სადინარით დაკავშირებულ ბრმა გამონაზარდს, რომელიც ნაწლავის ვენტრალურად ძვეს და კრანიალური მიმართულებით იზრდება. ერთნაირია კედლის აგებულებაც: შიგნითა შრეს ენტოდერმული ეპითელი ქმნის, გარეთას კი—მეზოდერმა (სპლანქნოპლევრა), რომელშიაც სისხლისა და ლიმფის ძარღვები და მუსკულატურა ვითარდება. გარდა ამისა, ამფიბიების საშარდე ბუშტის და ალანტოისის ჰომოლოგიურობას ადასტურებს მათი მიმართება სხვა ორგანოებისადმი. ამ მხრივ, უპირველესად, ამ ორი ორგანოს ვასკულარიზაციაა აღსანიშნავი. სრულსაკოვანი ამფიბიების საშარდე ბუშტს სისხლს

აწედის უკანა კიდურების არტერიის (*a. iliaca communis*) პატარა ტოტი. მისი გამომტანი ძარღვია მუცლის ვენა. იგი პირველად ორი ძარღვის სახით ჩნდება, რომელთაგან თვითეული ერთვის კიუვიეს თვითეულ სადინარს. შემდეგ ისინი მედიანური მიმართულებით დაახლოვდებიან და ერთდებიან კენტ აბდომინალურ ვენად, რომელიც შესართავს იცვლის და ლეიძლის კარის სისტემას უკავშირდება.



სურ. 79. ალანტოისისა და საშარდგ ბუშტის მომარაგება სისხლით

I. ამფიბია, II. ქვეწარმავლის ემბრიონი, III. სრულსაკოვანი კუ.

1. ზურგის აორტა, 2. ალანტოისის არტერია,
3. თეძოს არტერია, 4. თეძოს საერთო არტერია,
5. ბუშტის არტერია, 6. საყვითრე პარკი, 7. ლეიძლი,
8. ნაწლავი, 9. მუცლის ვენა, 10. ალანტოისის ვენა, 11. ალანტოისი, 12. საშარდგ ბუშტი.

ალანტოისის მკვებავი არტერია ჩნდება ზურგის აორტის ლუწი ტოტის სახით, რომელიც ალანტოისში შემოიზრდება. თავდაპირველად იგი მხოლოდ ალანტოისის არტერიაა, მაგრამ შემდეგ, როცა უკანა კიდურების ნასახები ვითარდებიან, თვითეული მხარის ალანტოისის არტერიას უჩნდება ტოტი, რომელიც უკანა კიდურის ნასახს კვებავს: კიდურის განვითარებასთან ერთად, ეს არტერიალური ტოტიც თანდათან დიდდება. ცხოველის გამოჩეკვის (ან შობის) შემდეგ ზურგის აორ-

ტის ტოტი, კიდურის და ალანტოისის არტერიებად გაყოფის ადგილამდე, იძლევა ე. წ. თეძოს საერთო არტერიას (*a. iliaca communis*), თვით კიდურის მკვებავი ტოტი—საკუთრივ თეძოს არტერიას (*a. iliaca*), ხოლო თვით ალანტოისის მკვებავი ტოტი (*a. allantoidis*), ალანტოისის ატროფიის შემდეგ, რჩება საშარდგ ბუშტის პატარა არტერიის სახით (*a. vesicalis*). ალანტოისიდან სისხლი გამოაქვს ორ საკიბე ვენას (*v. allantoidis* s. *v. umbili-*

calis), რომლებიც წინისკენ მიიმართებიან კიპის ხვრელის თეთული მხრით და თვითვე კიუვიეს სადინარს ერთვიან. უფრო გვიან ისინი კიუვიეს სადინარების ნაცვლად ლეიძლის კარის სისტემას ერთვიან. ამასთან, კუებში საკიპე ვენები საბოლოოდაც ლუწი რჩებიან და ამ ცხოველთა დამახასიათებელ ლუწმუცლის ვენებად (v. v. abdominales) იქცევიან. სხვა რეპტილიებში კი (ქერცლიანები) მარჯვენა საკიპე ვენა იხშობა და მარცხენა კი ვითარდება ერთადერთ მუცლის ვენად. როგორც ვხედავთ, ამფიბიების საშარდე ბუშტი და ალანტოისი დიდ მსგავსებას იჩენენ როგორც ჩანერგვისა, განვითარების ხასიათისა და აღნაგობის მხრივ, ისე ტოპოგრაფიისა და სხვა ნაწილებთან კორელაციების მხრივ, რაც, უდავოდ, მოწმობს ამ ორი წარმონაქმნის ჰომოლოგიურობას.

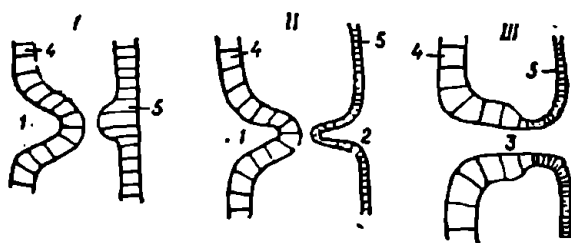
ალანტოისის გაჩენის პირველი მიზეზი ისაა, რომ რეპტილიების კვერცხში, ამფიბიებისაგან განსხვავებით, პერივიტელინური სივრცე არაა. ყველა ამფიბიების კვერცხებში განაყოფიერების შემდეგ საყვითრე გარსი, რომელიც მანამდე მქიდროდ ეკვროდა ყვითრს, სცილდება მას და მათ შორის ჩნდება სივრცე, წოდებული პერივიტელინურ (ყვითრისირგვლევ) სივრცედ, რომელიც ამოვსებულია ე. წ. პერივიტელინური სითხით. ამფიბიების ჩანასახების ემბრიონალური შარდი, სწორედ, ამ პერივიტელინურ სივრცეში გამოიყოფა. ამავე დროს, ამფიბიების ჩანასახებს საკმაოდ ადრე უვითარდებათ საშარდე ბუშტი, რომელიც, პერივიტელინურ სივრცესთან ერთად, გამოყოფის პროდუქტების რეზერვუარის ფუნქციას უკვე გამოჩეკამდე ასრულებს. როდესაც რეპტილიების წარმოშობისას მათ კვერცხში პერივიტელინური სივრცე მოიხპო, ამფიბიებისაგან ნამემკვიდრალი საშარდე ბუშტი ემბრიონალური შარდის ერთადერთ რეზერვუარად იქცა. იმ მოცულობის საშარდე ბუშტი კი, როგორიც ამფიბიებს აქვთ, არაა საკმარისი მარტო თავისი ფუნქციის შესასრულებლად, განსაკუთრებით, ისეთი ხანგრძლივი ემბრიონალური განვითარებისას, როგორიც ამნიონიანებს ახასიათებთ. ამ პირობის დასაკმაყოფილებლად აუცილებელი იყო საშარდე ბუშტის მოცულობის უალრესი გადიდება. ეს კი შეიძლებოდა განხორციელებულიყო თუ შარდის ბუშტი გამოიზრდებოდა სხეულის ღრუს გარეთ, რისთვისაც, თავის მხრით, ექსტრაემბრიონალური ცელომის გაჩენა იყო აუცილებელი. ექსტრაემბრიონალური ცელომის წარმოქმნა კი მოხდა მას შემდეგ, რაც ემბრიონი ჩაეფლო ყვითრში და ამნიონი წარმოიქმნა. ამრიგად, ამნიონის გაჩენა ალანტოისის წარმოქმნის აუცილებელი პირობა და წანამძღვარია. ამნიონის გვერდებზე, სეროზისა და საყვითრე

პარკის კედლებს შორის დიდი ღრუების წარმოქმნამ უზრუნველყო სივრცე ალანტოისის, ე. ო. ძლიერ გადიდებული საშარდე ბუშტისათვის. ამავე დროს, ამნიონის განვითარებით საყვითრე პარკის ექტოდერმული და ენტოდერმული ფურცლების ერთმანეთისაგან დაცილებით წარმოიქმნა განიერი შეერთება ემბრიონსა და ემბრიონგარეთა ცელომს შორის, რომელშიც ალანტოისი უნდა გამოსულიყო. ამ გზით ექსტრაემბრიონალურ ცელომში გამოზრდილი ალანტოისი მოექცა საყვითრე პარკსა და სეროზას შორის. როდესაც ალანტოისი იმდენად განვითარდა, რომ თითქმის მთლიანად ამოავსო საყვითრე პარკსა და სეროზას შორის სივრცე და, ამრიგად, დააშორა საყვითრე პარკის ზედაპირი კვერცხის გარსებს, ცხადია, საყვითრე პარკის ზედაპირზე არსებული სისხლის ძარღვთა ქსელის სასუნთქაფი ფუნქცია საგრძნობლად დაქვეითდა. მეორე მხრით, თვით ალანტოისს თავისი მდებარეობით განსაკუთრებით ხელსაყრელი მდგომარეობა აღმოაჩნდა სუნთქვითი ფუნქციის შესასრულებლად, რადგანაც მისი გარეთა კედელი უშუალოდ ეკვროდა შიგნიდან სეროზას. ამავე დროს, ალანტოისის კედლის გარეთა შრეს მეზოდერმა, კერძოდ, სპლანქნოპლეურა შეადგენს, ე. ი. სწორედ ის მასალა, რომლიდანაც სისხლის ძარღვები ვითარდებიან. ამ ხელსაყრელი პირობების წყალობით ალანტოისმა, რომლის პირველადი ფუნქცია ექსკრეციის პროდუქტების სათავისი ფუნქცია იყო, ახალი ფუნქცია შეიძინა და ემბრიონალური სუნთქვის ორგანოდ იქცა, რომელიც ამ ფუნქციის შესრულებაში შეენაცვლა საყვითრე პარკს. ცხადია, ძუძუშწოვრებთან, რომელთა გამოყოფის და სუნთქვის პროცესებში უდიდეს როლს პლაცენტა ასრულებს, ალანტოისი რამდენადმე დაკნინდა. ამრიგად, ალანტოისი წარმოადგენს ამფიბიების საშარდე ბუშტის ფუნქციის ინტენსიფიკაციისა და, შემდეგ, ახალი (სასუნთქაფი) ფუნქციის შეძენის გზით წარმოშობილ ორგანოს, რომელიც თავისი ემბრიონალური ფუნქციების შესრულების შემდეგ ან სავსებით რედუცირდება, ან რჩება ისევ თავისი პირველადი ფუნქციის შემსრულებელ ორგანოდ (საშარდე ბუშტად).

§ 24. ლაჟურების განვითარება, აგეგულფა და მკოლუცი

ხერხემლიანების ენტოდერმული მომწებლებელი ლულის სულ წინა განყოფილება საგრძნობლად ფართოვდება და ხახას ქმნის. ხახა ის ორგანოა, რომელიც ემსახურება როგორც კვების, ისე სუნთქვის ფუნქციას და მასში მომწებლებელი ტრაქტი და სუნთქვის გზები ერთმანეთს ხვდებიან. მისი კედლიდან ვითარდებიან როგორც წყლის, ისე ხმელეთის ხერხემლიანთა სასუნთქაფი ორგანოების მთავარი ნაწილები.

ყველა ხერხემლიანის ემბრიონალური განვითარების გარკვეულ სტადიებში, სახახე ნაწლავის გვერდით კედლებში ჩნდებიან ენტოდერმული გამოზნექილობები, რომლებიც თანდათან უფრო მეტად გამოიზრდებიან გარეთეკენ და ექტოდერმისკენ მოიწევენ. ექტოდერმაშიც, თვითეული ენტოდერმული ჯიბის შესაბამისად, ჩნდებიან ჩალრმავეები, რომლებიც შიგნითეკენ თანდათან ჩაიზრდებიან. ბოლოს ეს ენტოდერმული და ექტოდერმული ჯიბეები თავისი ფსკერით შეხედებიან ერთმანეთს და მათი ურთიერთ შეზრდით იქმნება ორშრიანი ძგიდე, რომლის შიგნითა შრე ენტოდერმულია, გარეთა კი—ექტოდერმული. აღწერილი წარმონაქმნები სალაყუჩე ნაპრალეების ნასახებია. სალაყუჩე ნაპრალეების ნასახები სხვადასხვა ხერხემლიანებს სხვადასხვა რიცხვით უვითარდებათ. ყველაზე დიდი რაოდენობით ისინი ციკლოსტომებს გააჩნიათ: ზოგ მიქსინს (*Bdellostoma polytrema*) 14 წყვილი სალაყუჩე ნერგი უჩნდება, მიქსინების უმრავლესობას და მიზონებს (სალამურებს) კი—7. ცალკეულ შემთხვევაში (*Bdellostoma stouti*) 17 წყვილ ნერგამდეც



სურ. 80. სალაყუჩე ნაპრალის განვითარება I, II, III ნაპრალის წარმოქმნის სამი თანმიმდევარი სტადია.

1. შიგნითა სალაყუჩე ჯიბე, 2. გარეთა სალაყუჩე ჯიბე,
3. სალაყუჩე ნაპრალი, 4. ენტოდერმა, 5. ექტოდერმა.

კი ჩნდება, მაგრამ მათი ნაწილი შენდევ აღარ ვითარდება. განიეპირიანებს (სელაქიებს) ჩვეულებრივ ასეთი წარმონაქმნები 6 წყვილი აქვთ, მაგრამ ცალკეულ შემთხვევებში 8 (*Heptanchus*) და 7 (*Hexanchus*). ძვლოვან თევზებს ყოველთვის 5 წყვილი სალაყუჩე ნაპრალი ენერგებათ, ამფიბიებს, რეპტილიებს—5, ხოლო ფრინველებს და ძუძუმწოვრებს მხოლოდ—4.

ხახის მიდამოში მყოფი მეზოდერმა (სპლანქნოტომის წინა უბანი), ენტოდერმული და ექტოდერმული ჯიბეების ურთიერთის შესახვედრად ზრდისას და შემდეგ შეზრდისას, აღმოჩნდება განაწილებული მეზობელი ლაყუჩების ნერგებს შორის შუალედებში, რომლებსაც სალაყუჩე ძგიდეები ან რკალები ჰქვიათ. ამრიგად, სალაყუჩე რკალები გარედან ექტოდერმითა დაფარუ-

ლი, შიგნიდან, კი—ენტოდერმით და შიგნით მეზოდერმულ ვიწრო არხებს შეიცავენ, რომელშიც ცელომი გრძელდება. ამ სალაცუჩე ძვიდებში შემდეგ სისხლგამტარი ძარღვები, ვისცერალური ჩონჩხი და მუსკულატურა ვითარდება.

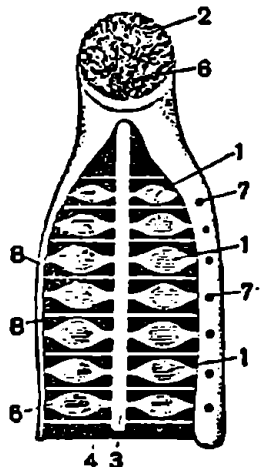
შიგნითა (ენტოდერმულ) და გარეთა (ექტოდერმულ) სალაცუჩე ჯიბეს შორის მყოფი ორშრიანი ძვიდე შემდეგში ძლიერ თხელდება, ბოლოს რესორბციას განიცდის და ამ გზით სალაცუჩე ან ვისცერალური ნაპრალეები ჩნდებიან. სალაცუჩე ნაპრალეების გახვევა სხვადასხვა ცხოველებში ერთნაირად არ ხდება. ციკლოსტომებს ყველა სალაცუჩე ნერგები ხერელებად ექცევათ. პირველად, ვისცერალური ნერგების რიცხვს ვისცერალური ნაპრალეების რაოდენობა შეესაბამება აგრეთვე სელაქიებსა და ძვლოვან თევზებშიც. ხმელეთის ხერხემლიანებში ვისცერალური ნერგების განვითარება ერთობ შეცვლილია. ამფიბიებს ესხნებათ მხოლოდ II, III, IV და V ნაპრალი. პირველი (პიოიდური) სულაც არ იხსნება, ხოლო მეექვსე საერთოდ ძალიან სუსტადაა გამოხატული და, როგორც ქვემოთ ვნახეთ, ზოგი აეტორის თანახმად, სრულ დეგენერაციას განიცდის, ზოგის აზრით კი (გოეთე, მაკუშოკი)—ფილტვებად ვითარდება. ამასთან, შეცვლილია ნაპრალეების გახვევის თანმიმდევრობა: ჯერ III და IV იხსნება, მერე კი II და V. რეპტილიებს უჩნდება 5 ვისცერალური ნაპრალი, რომლებიც მხოლოდ ცოტა ხანსაა ღია, მერე კი ისევ იხურება, ფრინველებს ესხნება სულ სამი ნაპრალი (I—II), რომლებიც სულ ცოტა ხანსაა ღია; ამასთან, ყოველი მომდევნო ნაპრალის გახვევისას წინა—უკვე დახშულია ხოლმე; I და II ნაპრალი ღიაა მხოლოდ თითო დღეს, III კი—სულაც რამდენსამე საათს. ძუძუმწოვრებს მხოლოდ ერთი სალაცუჩე ნაპრალი უჩნდებათ (I), დანარჩენი 3 ნერგი კი ღარის სახით წარმოდგენილი რჩება ხოლმე.

წყლის ხერხემლიანებს ვისცერალური ნაპრალეების მეტი ნაწილი მანაც უვითარდებათ სალაცუჩეებად, რომლებიც მათი მთავარი სასუნთქავი ორგანოებია. სალაცუჩეები უვითარდებათ ამფიბიებსაც, მაგრამ აქ ესენი მხოლოდ პროვიზორულ სასუნთქავ ორგანოებს წარმოადგენენ, ხოლო ნამდვილ ხმელეთის ხერხემლიანებს სალაცუჩეები სულაც არ უვითარდებათ და ვისცერალური ნაპრალეები ფუნქციის შეცვლის გზით სულ სხვა ორგანოებს იძლევიან, მაგრამ არც წყლის ხერხემლიანების სალაცუჩეები ვითარდება ერთნაირად.

ციკლოსტომების სალაცუჩე ნაპრალეების ენტოდერმული ნაწილის დისტალური უბანი ძლიერ ფართოვდება და ოსპისებრი მოყვანილობის სიღრუეს ან პარკს ქმნის. სალაცუჩე პარკის ენტოდერმული ლორწოვანი გარსი ქმნის მრავალრიცხოვან მერიდიანულ

ნაოქებს, რომლებიც ხშირად საკმაოდ მალღებია და ლაყუჩის ნაოქებად იწოდებიან. ყველა სალაყუჩე პარკი მოკლე და ვიწრო არხით იხსნება ხახაში. ასეთი აგებულება საბოლოოდ შენარჩუნებული აქვთ მხოლოდ ზოგ მიქსინებს (ბღელოსტომებს). შემდეგ კი მიზონებში (სალამურებში) ისინი ხახისაგან გამოყოფილ გასწვრივ სასუნთქავ მილში (*tuba respiratoria*) იხსნებიან. ზოგ მიქსინებში (*Myxine* გვარი) გარეთა სალაყუჩე არხები ერთდებიან საერთო არხად, რომელიც სალაყუჩე მიდამოს უკან იხსნება ხერეღით. გარდა ამისა, მათ სპეციალური კან-საყლაპავის არხიც უვითარდებათ (*ductus oesophago-pharyngeus*). ამრიგად, ყველაზე პრიმიტიულად აგებული ლაყუჩები ბღელოსტომებს აქვთ, სალამურებსა და ნამდვილ მიქსინებს კი—ძლიერ სპეციალიზებული, რაც ამ ცხოველების კვების თავისებურებებითაა განპირობებული. კერძოდ, მიქსინები, რომლებიც ძირითადად ნეკროფაგებია, საეულის მთელ წინა ნაწილს ფლავენ ხოლმე ლეშში და ამ დროს სუნთქვა უკან მყოფი ერთადერთი სალაყუჩე ხერელის მეშვეობით ხდება, უფრო ღრმა ლეშში შექრისას კი—საყლაპავი-კანის არხით.

სელაქიების, ძელოვანი თევზების, ამფიბიების სალაყუჩე ნაპრალები ვიწრო, ვერტიკალურ სივრცეებს წარმოადგენენ. ამ სალაყუჩე ნაპრალების ლორწოვანი გარსი კმნის ლაყუჩების ფურცლების ნასახებს. ზუთხისებრ თევზებს სალაყუჩე ფურცლების ნერგები უჩნდებათ ძვიდის ვახევამდე, გარეთა სალაყუჩე ჯიბის კედელზე (ე. ი. ძვიდის გარეთ). ეს ფაქტი მნიშვნელოვანი არგუმენტია სევერცოვის ფრიად აღიარებული დებულების სასარგებლოდ, რომლის თანახმად, უყბოების საწინააღმდეგოდ, ყველა ყბიანებს ექტოდერმული ლაყუჩები აქვთ. ამ განსხვავების საფუძველზე სევერცოვი უყბოებს („ენტობრანქიატებს“) უპირისპირებდა ყველა ყბიანებს („ექტობრანქიატებს“). ეს შეხედულება ახლა ბევრს საექვოდ მიაჩნია. ლაყუჩის ფურცლები ჩნდებიან თავდაპირველად ლორწოვანი გარსის ეპითე-



სურ. 81. ციკლოსტომის (სალამურას) ლაყუჩები.

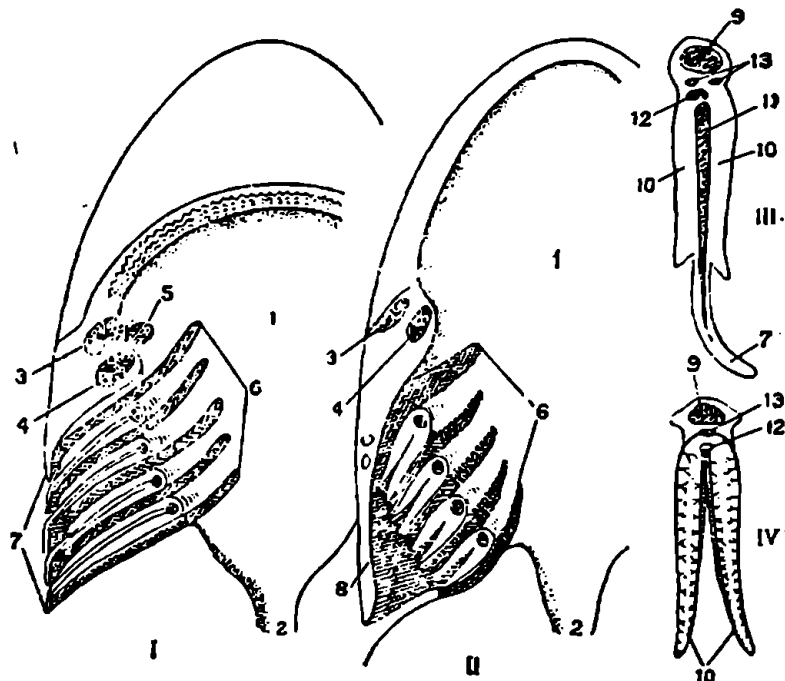
1. სალაყუჩე პარკები, 2. რკოვანი კბილები, 3. სასუნთქავი მილი, 4. შიგნითა სალაყუჩე არხი, 5. გარეთა სალაყუჩე არხი, 6. პირი, 7. ლაყუჩების გარეთა ხერეღები, 8. ლაყუჩთაშორისი ძვიდევები.

ლის პატარა ბორცვების სახით. ეს ბორცვები შემდეგ თანდათან გრძელდებიან და ეპითელურ ნაზკედლიან ძაფებად იქცევიან; ამავე დროს, მათ გვერდითი ტოტები უვითარდებათ. ასეთი ფრთისებრი დატოტვის შედეგად, საბოლოოდ, ლაყუჩის ფურცლები მიიღება. ასეთნაირი რთული აგებულება ლაყუჩის ფურცლებისა, უალრესად დიდ სასუნთქავ ზედაპირს ქმნის. ლაყუჩის ფურცლებში ვითარდებიან კაპილარები, რომლებშიაც სისხლის ქანგვა ხდება. ამავე დროს, ლაყუჩის ფურცლებში სისხლი უშუალოდ უჯრედშორისებშიც უნდა ცირკულირებდეს. ლაყუჩის ფურცლების ნაზი და თხელი ეპითელი მუდამ ლორწოვანია და წარმოადგენს ბარიერს, რომელშიც ხდება გაზთა ცვლა: ნახშირორთქანის გამოყოფა და წყალში გახსნილი ეანგზადის დაკავშირება სისხლის წითელი სხეულების მიერ. ამასთან, თევზების ლაყუჩის ფურცლები მნიშვნელოვან როლს ასრულებენ ექსკრეციის და, შესაბამისად, ოსმორეგულაციის პროცესებში. კერძოდ, კეისის მიერ დადგენილია ლაყუჩის ფურცლების კედელში, ნამდვილ სასუნთქავ ბრტყელ ეპითელურ უჯრედებთან ერთად, უფრო მაღალი და დიდი ექსკრეტორული უჯრედების არსებობა. ეს უჯრედები გამოყოფენ მინერალურ მარილებს (ქლოროვან ნატრიუმს, ქლოროვან კალიუმს) და ზოგ ნივთიერებათა ცვლის აზოტოვან პროდუქტებს, კერძოდ, შარდოვანას და ამონიაკს. თანაც, ლაყუჩებით შარდოვანას გამოყოფა მუდმივი რაოდენობით ხდება (400—500 მგ-% 1 კგ. წონაზე დღეში). თევზების უმრავლესობის ლაყუჩებზე მთელი ამონიაკის ექსკრეციის 70% მოდის, ხოლო შარდოვანასი—90%.

პირველ ვისცერალურ ნაპრალში (რომელიც ყბის რკალსა და ჰიოიდურ რკალს შორისაა და, ამრიგად, ჰიოიდურ ნაპრალს წარმოადგენს), ნამდვილი ლაყუჩები არასოდეს არ ჩნდება. მის წინა კედელზე ვითარდება მხოლოდ რუდიმენტული ლაყუჩი, რომელიც, ნამდვილი ლაყუჩებისაგან განსხვავებით, ღებულობს არტერიულ სისხლს პირველი გამომტანი სალაყუჩე არტერიიდან და არა აღდგენილ (ვენურ) სისხლს მომტანი სალაყუჩე არტერიიდან. ამრიგად, ეს ორგანო ამჟამინდელ თევზებში სასუნთქავ ფუნქციას არ ასრულებს და მას ცრულაყუჩს (pseudobranchia) უწოდებენ. ფსევდობრანქია სასუნთქავ ორგანოს წარმოადგენს მხოლოდ ლარვალურ პერიოდში. ამავე დროს, ისეთ ძელოვან თევზებთან, რომელთაც პელაგიალური დიდთვალა ლარვები ახასიათებთ, ფსევდობრანქია ამ დიდი ზომის თვალებს არტერიულ სისხლს აწვდის. თვით ჰიოიდური სალაყუჩე ნაპრალი დახშობას იწყებს. განივპირიანებს, ხრტილძელოვნებს, პოლიპტერუსს და კროსოპტერიგიებს ამ ნაპრალის დორსალური ნაწილი დაუხშავი ურჩებათ, და მას სასუნთქ-

ფი (spiraculum) ეწოდება. იგი ფუნქციონირებს გარედან ხახაში-
წყლის შესაშვებად. დანარჩენ თევზებს კი (მთელძვლოვნებს, სრულ-
ძვლოვნებს) საშხეფი არა აქვთ და ჰიოიდური ნაპრალი მთლიანად
ეხშობათ.

ყველა დანარჩენ ვისცერალურ ნაპრალში ნამდვილი ლაყუჩები
ვითარდებიან. როგორც ითქვა, ლაყუჩის ფურცლები ვითარდებიან
ნაპრალის წინა და უკანა კედლის ლორწოვანი გარსიდან მთელი ნაპ-
რალის გასწვრივ, დორსოვენტრალურ მწკრივად. ლაყუჩის ფურცლე-



სურ. 82. ლაყუჩების აგებულება

I. სელაქიის თავის ფრონტალური კრილი, II. ძვლოვანი თევზის თავის ფრონ-
ტალური კრილი, III. სელაქიის ლაყუჩის განივი კრილი, IV. ძვლოვანი თევზის
ლაყუჩის განივი კრილი.

1. პირ-ზახის ღრუ, 2. საყლაპავი, 3. ყბის რკალი, 4. ჰიოიდური რკალი, 5. საშ-
ხეფი, 6. შიგნითა სალაყუჩე ბერელები, 7. სალაყუჩე კანოვანი სარქველები,
8. ერთიანი სალაყუჩე სარქველი, 9. სალაყუჩე რკალები, 10. სალაყუჩე
ფურცლები, 11. ლაყუჩის ძგიდგ, 12. მომტანი სალაყუჩე არტერია,
13. გამტანი სალაყუჩე არტერია.

ბის თვითნულ ასეთ მწკრივს ნახევარ ლაყუჩს (hemibranchia)-
უწოდებენ. ყოველი სალაყუჩე ნაპრალის კაუდალურ (უკანა) კედელ-
ზე და მომდევნო სალაყუჩე ნაპრალის როსტრალურ (წინა) კედელ-

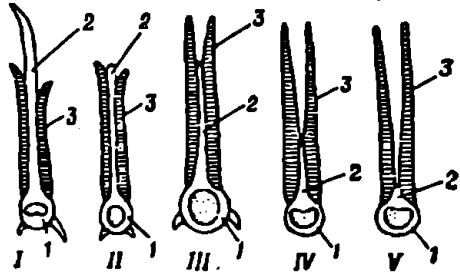
ზე მყოფი ჰემიბრანქიის ყოველი წყვილი, ე. ი. თვითეული სალაცუჩე რკალის (ძგიდის) წინა და უკანა ზედაპირზე მყოფი ჰემიბრანქიის წყვილი, შეადგენს ერთ სრულ სალაცუჩს (holobranchia). ცოცხალი თევზის მეზობელი სალაცუჩები ჰემიბრანქიების თავისუფალი კიდეებით ერთმანეთს ეხებიან; ეს სალაცუჩე ნაპრალში განივ ცხრილს ქმნის, რომელშიაც წყალი გაივლის, რის დროსაც სისხლის დაგანგვა ხდება.

სელაქიებში სალაცუჩე ძგიდეების გარეთა ზედაპირზე კანი საკმაოდ დიდ ნაოქს ქმნის, რომელიც ბევრად უფრო მაღალია თვით სალაცუჩებზე. ეს კანოვანი თხელი ნაოქი უკან მყოფ სალაცუჩე ნაპრალს გარედან ეფარება და იცავს. ამავე დროს, როგორც ქვემოთ ვნახავთ, ეს ნაოქები დიდ როლს ასრულებენ სუნთქვის აქტში. ამრიგად, სელაქიების თვითეულ სალაცუჩს თავისი საკუთარი სარქველი აქვს. ზოგ ზვიგენს (Chlamydoselachus) პირველი (ჭიოიღური) რკალის კანოვანი ნაოქი სხვებზე უფრო მეტად აქვს განვითარებული. ქიმერებში ეს პროცესი უფრო შორსაა წასული და პირველი რკალის ნაოქი, რომელშიც ძლიერ განვითარებულია სალაცუჩე რკალების ჩონჩხის სხივები, ყველა სალაცუჩს ფარავს. შესაბამისად, დანარჩენი სალაცუჩე ძგიდეების კანოვანი ნაოქები საკირო აღარაა და რედუცირებულია, თვით ძგიდეკი ჰემიბრანქიების დონეს აღარ სცილდება. ნამდვილ თევზებში ეს პროცესი კიდევ უფრო გასრულყოფილებულია; ჭიოიღური რკალის ზედაპირთან ვითარდება კანის ძლიერი ნაოქი, რომელიც თანდათან ფარავს მთელ სალაცუჩე მიდამოს და სალაცუჩე სარქველს (operculum) ქმნის. იგი აქტიური ორგანოა და საკუთარ ჩონჩხსა და მუსკულატურას შეიცავს, მისი უკანა კიდე კი ძალიან თხელი რჩება (membrana branchiostega). ძვლოვანი თევზების სალაცუჩებში რედუქციას განიცდის არა მარტო სალაცუჩე ძგიდის კანოვანი ნაოქი, არამედ თვით ძგიდის უმეტესი ნაწილიც, რომელიც ჰემიბრანქიებს შორის იმყოფება. ძგიდისაგან მხოლოდ ვიწრო რკალია რჩება, რომელსაც ჰემიბრანქიების ფუძეები ემაგრებიან. ამრიგად, აქ თავისუფლდება ჰემიბრანქიის ის ზედაპირიც, რომელიც სელაქიებში მთლიანად ეკვროდა ძგიდეს. ცხადია, ამით სასუნთქავე ზედაპირი იზრდება. ამასთან, თავისუფალი ჰემიბრანქიები ჩაკიდებულია სალაცუჩე ნაპრალში და ორი მოპირდაპირე ჰემიბრანქია, ეხება რა ერთმანეთს თავისუფალი კიდეებით, განივად მდებარე ცხავს ქმნის. სალაცუჩე ძგიდეების რედუქციასთან ერთად თვითეული ვისცერალური რკალი ძლიერ შცირდება, რაც, თავისი მხრით, კომპენსირდება თვით სალაცუჩების ფურცლების გადიდებით. მთელი სალაცუჩე აპარატი კონცენტრირდება და თავის უკანა ნა-

წილში შედარებით მცირე ადგილს იკავებს საერთო სალაყურე ღრუში, რომელიც სარკველის განვითარებით ჩნდება.

სალაყურე რკალების შიგნითა (ხახისეულ) ზედაპირზე ვითარდებიან სალაყურე ჩხირები, რომელთა ზომა ძლიერ ვარიირობს თევზის საკვების მიხედვით (ფიტოფაგ, განსაკუთრებით, პლანქტონის მკვამელ თევზებს სალაყურე ჩხირები უფრო გრძელი და მჭიდროდ განწყობილი აქვთ, ვიდრე ონავრებს). ყოველი რკალის ჩხირები წინა რკალს ეხებიან და სალაყურე ნაპრალში მეტნაკლებად მჭიდროდ ცხავს ქმნიან, რაც ხელს უშლის ლაყურეებში ხახიდან საკმლის მოხვედრას.

როგორც ზემოთ ვნახეთ, ლაყურეების რიცხვი სხვადასხვა ხერხემლიანებს განსხვავებული აქვთ. უმაღლაზე მეტი რიცხვი ციკლოსტომებს ახასიათებთ (ბდელოსტომას — 14, დანარჩენებს — 7 წყვილი). სელაქიებს ჩვეულებრივ 5 წყვილი ლაყური აქვთ, ზოგჯერ კი 7 (Heptanchus) ან



სურ. 83. ლაყურის ძგიდის რედუქცია

სელაქიის (I), კიმერის (II), სტრილფლოვანი თევზის (III), სრულძლოვანი თევზის (IV, V) ლაყურის განივი კრილები.

1. სალაყურე რკალი, 2. ლაყურის ძგიდე,
3. ლაყურის ფურცალი.

6 (Hexanchus, Chlamydoselachus). ძლოვან თევზებს 4 წყვილი ლაყური ახასიათებთ. თუ ამას დაემატებთ, რომ ერთ-ერთ ბდელოსტომას 17 სალაყურე ნაპრალი ენერგება, ხოლო თევზები ზოგჯერ IV და III ლაყურის რედუქციის ტენდენციას იჩენენ, აშკარა გახდება, რომ ხერხემლიანთა ევოლუციის პროცესში სალაყურე ნაპრალეების რედუქცია ხდებოდა. ეს დასტურდება სალაყურე შიდაშის უკან ზოგჯერ რუდიმენტული ჩონჩხის ელემენტების და სალაყურე პარკების ჩასახვით (მაგ., Heptanchus). ამრიგად, ვისცერალური აპარატის რედუქცია, ძირითადად, უკანიდან წინ (კაუდოროსტრალური მიმართულებით) მომხდარა. მაგრამ მთელ რიგ სელაქიებთან პრემანდიბულარული რკალების ნაშთების (ლაბიალური ხრტილები) არსებობა და, განსაკუთრებით, საშხეფის არსებობა მოწმობს, რომ ეს რედუქცია წინიდან უკანაც (როსტროკაუდალური მიმართულებითაც) ხდებოდა. საშხეფის ჩონჩხის აგებულება, მუსკულატურა, ინერვაცია, განვითარების წესი, ფსევდობრანქიის აგებულება და საერთო ტოპოგრაფია მოწმობს, რომ იგი რუდიმენტული ლაყურია და ოდესღაც ნამდვილ სასუნთქავ ორგანო

ნოს წარმოდგენდა. თუ გავიხსენებთ, რომ უქალოებს ლაყუჩების ბევრად უფრო დიდი რიცხვი ახასიათებთ, ვიდრე ხერხემლიანებს, ნათელი გახდება, რომ ლაყუჩების რიცხვის შემცირების პროცესი დამახასიათებელია ქორდიანთა მთელი ტიპისათვის. სასუნთქავი ორგანოების რიცხვის ეს შემცირება კომპენსირდებოდა თვით სასუნთქავი აპარატის გასრულყოფილებით, რაც სასუნთქავი ზედაპირის გადიდების ახალი გზის გამომუშავებით გამოიხატა. ეს ახალი გზა ხორციელდება ჯერ ლორწოვანი გარსის ნაოქების გაჩენით, ხოლო, შემდეგ წერილი ძაფისებრი გამონაზარდების წარმოქმნით, რომელთა მეორეული, გვერდითი ტოტების განვითარებით, საბოლოოდ, თევზებისათვის დამახასიათებელი ფრთართული ლაყუჩის ფურცლები ჩამოყალიბდა.

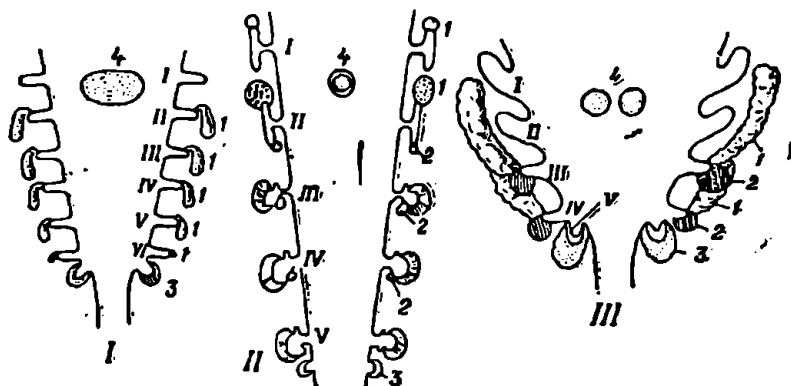
ბაქელეთის ხერხემლიანებში ბრანქიალური აპარატი თავის მთავარ, სუნთქვით ფუნქციას, ცხადია, ჰქარავს და რედუცირდება. გამონაკლისია პირველი სალაყუჩე ნაპრალი, რომელიც ტეტრაპოდების წინაპრებს (კროსოპტერიგიებს) სპირაკულუმით ჰქონდათ წარმოდგენილი. როცა ხერხემლიანებმა დაიწყეს ხმელეთზე გამოსვლა, სპირაკულუმის ღრუ ჰაერით გაივსო. თანაც, რადგანაც საშხეფით წყლის შესრუტვა ხახაში საჭირო აღარ იყო, ენტოდერმული და ექტოდერმული სალაყუჩე ჯიბეების ფსკერის პერფორაცია აღარ ხდებოდა. ამრიგად, უშუალოდ შიგნითა ყურის მეზობლად აღმოჩნდა ჰაერით სავსე, გარედან დრეკადი აპკით დაფარული ღრუ. თანაც ამ ღრუში აღმოჩნდა რედუცირებული ქიომანდიბულარე, რომელიც ერთი ბოლოთი ებჯინება ყურის კაფსულის კედელში არსებულ ოვალურ სარკმელს (*fenestra ovalis*), თხელი, დრეკადი აპკით გადაკეიმულს. მთელი ეს მოწყობილობა ერთობ ხელსაყრელი აღმოჩნდა ბგერითი ტალღების გასატარებლად. ამრიგად, სპირაკულუმის ღრუ იქცა და ფის ღრუდ (*cavum tympani*), მისი შიგნითა არხი—ევსტაქიუსის ლულად (*tuba Eustachii*), ენტოდერმულ-ექტოდერმული ორმაგი ძგიდე—და ფის აპკად (*membrana tympani*) და ქიომანდიბულარეს რუდიმენტი კი, როგორც ვიცით, — ყურის ჩხირად (*columella*). შუა ყურის ცვლილებები შემდგომი ევოლუციის მანძილზე გამოიხატება მხოლოდ აპკით გადაკეიმული მეორე ხვრელის—მრგვალი სარკმლის (*fenestra rotunda*) წარმოქმნით, რაც რეპტილიებში ხდება, და (ძუძუმწოვრებში) კიდევ ორი ახალი ძვლის (ჩაქუჩი და გრდემლი) გაჩენით. ბგერების გამტარი აპარატის გასრულყოფილება ხორციელდება, აგრეთვე, გარეთა ყურის განვითარებით: რეპტილიებში პატარა ფოსოს სახით ჩნდება გარეთა სასმენი არხი (*meatus auditus externus*), რომელიც სრულ განვი-

თარებას ძუძუმწოვრებში აღწევს. ძუძუმწოვრებშივე ამას თან ერთ-ვის ყურის ნიჟარის (concha) წარმოქმნა. ამრიგად, ჰიოიდური სალახუჩე ნაპრალი, რომელიც სუნთქვით ფუნქციას არ ასრულებს უკვე თევზებში, ხმელეთის ხერხემლიანებში სრულიად ახალ ფუნქციას იძენს და პროგრესულად ვითარდება.

საკუთრივ სალახუჩე ნაპრალეები, რომლებიც თევზებში სუნთქვას ემსახურებიან, ხმელეთის ხერხემლიანებში, დეფინიტიურ ასაკში, სრულიად ატროფირებულია და მათი მასალა ხმარდება სხვა ორგანოებს, რომლებსაც სუნთქვასთან საერთო არაფერი აქვთ. მხოლოდ ამფიბიების ლარვებს II, III და IV სალახუჩე რკალზე უჩნდებათ დატოტვილი ნაზკედლიანი გარეგანი ლახუჩეები. უკულო ამფიბიებს, უფრო მოგვიანებით, თვით სალახუჩე ნაპრალეებს შიგნით შინაგანი ლახუჩეები უვითარდებათ. ამფიბიების ლარვების ლახუჩეები თევზების ლარვების და თვით თევზების ლახუჩეების ჰომოლოგიურია. უკუდოებს, გარდა ამისა, უფითარდებათ დიდი კანოვანი ნაოკი, რომელიც იზრდება უკანისკენ, გარემოცავს მთელ სალახუჩე მიდამოს და, აგრეთვე, წინა კიდურების რეგიონსაც. მთელი ეს პერიბრანქიალური ღრუ გარეთ ერთი ხერვლით იხსნება. მეტამორფოზის დროს ლახუჩეებიც და პერიბრანქიალური ნაოკიც (გარსი) უკუალოდ რესორბირდება. გარეგანი ლახუჩეები მხოლოდ ზოგიერთ კუდიან ამფიბიას შერჩება (ამფიუმა, პროტეუსი, ნექტურუსი, აქსოლოტლი), რომლებიც, როგორც ჩანს, წარმოშობით ნეოტენიური ფორმებია. უმაღლეს ხერხემლიანებში (ამნიონიანები) ლახუჩეები სრულიად არ ვითარდებიან. პირველი (ჰიოიდური) ნაპრალის უკან ვითარდება კანის ნაოკი, რომელიც იზრდება უკანისკენ და მიეხორცება კისრის კანს, უკანასკნელი ნაპრალის (ან ლარის) კაუდალურად. ამრიგად, სალახუჩე მიდამო აქაც აღმოჩნდება კანისმიერ ღრუში, რომელსაც კისრის სინუსი (sinus cervicalis) ჰქვია. ეს სინუსი გარეთ იხსნება ხერვლით (კისრის ფისტულა), შემდეგ სინუსის წარმოქმნელი კანოვანი ნაოკი მთლიანად შეეზრდება კისრის კანს და სინუსი ისობა (ზოგჯერ ადამიანს, ანომალის სახით, შეეჩება ხოლმე კისრის ფისტულა). ამასთან ერთად, ქრებიან სალახუჩე ღარები და ნაპრალეებიც.

შიგნითა სალახუჩე ჯიბეების კედელი, ე. ი. ბრანქიოგენული ენტოდერმის მასალა უკვე წყლის ხერხემლიანებში ნაწილობრივ ხმარდება ზოგიერთი ინკრეტორული ჯირკვლების წარმოქმნას. სახელდობრ, ყველა სალახუჩე ჯიბის დორსალური უბნებიდან გამოიყოფა უჯრედების ჯგუფები, რომლებიც მეტამერიული თიმუსს ანუ მკერდუკანა ჯირკვალს (thymus) ქმნიან. ასევე,

ყველა სალახუჩე ჯიბის მასალა მონაწილეობს გიმნოფიონების თი-
ძუსის წარმოქმნაში. დანარჩენ ხერხემლიანებს კი თიმუსი მხოლოდ
რამდენიმე სალახუჩე ჯიბის მასალიდან უვითარდებათ (ამფიბიების
უმრავლესობას II—IV ჯიბიდან, უკუდოებს მხოლოდ II ჯიბიდან,
რეპტილიებს და ფრინველებს III—IV ჯიბიდან, ძუძუმწოვრებს
II—IV ჯიბიდან). თანაც, ხმელეთის ხერხემლიანებში მთელი ეს
მასალა ერთდება და მეტამერიული წარმოშობის ნიშნებს ჰქარავს.
რთული ჰისტოგენეზური პროცესების შედეგად ბრანქიოგენული
ეპითელი იძლევა დამახასიათებელი სტრუქტურის ჯირკვალს, რომ-
ლის ტოპოგრაფია და განვითარების ხარისხი სხვადასხვა ხერხემ-
ლიანებში განსხვავებულია. თიმუსი უმნიშვნელოვანეს როლს ას-
რულებს ზრდის პროცესში და, აგრეთვე, ჰემობოვში (კერძოდ,
ლიმფოციტების წარმოქმნაში). თიმუსის გარდა, ხმელეთის ხერხემ-
ლიანებს სალახუჩე ენტოდერმული ჯიბეებიდან უვითარდება



სურ. 84. ბრანქიალური ეპითელის დერევატები.

I. სკაროსი, II. ბაყაყი, III. ქათამი.

1. თიმუსი, 2. პარათირეოიდული ჯირკვალი, 3. ულტიმობრანქიალური
სხეულაკი, 4. ფარისებრი ჯირკვალი, I—VI. შიგნითა სალახუჩე ჯიბეები.

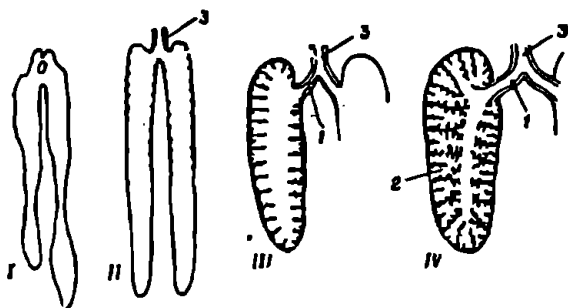
პარათირეოიდული, ანუ თანაფარისებრი ჯირკვლე-
ბი, ანუ ეპითელური სხეულაკები (glandula parathyreoidea). მათ
წარმოქმნას ხმარდება ორი-სამი (ძუძუმწოვრებში III—IV) სალა-
ხუჩე ჯიბის ვენტრალური უბანი, რომლებიც კომპაქტური ეპითე-
ლური გროვების სახით გამოეყოფიან სალახუჩე ჯიბის კედელს და
დიფერენცირდებიან ჯირკვლის დეფინიტიურ ქსოვილად. პარათი-
რეოიდული ჯირკვლები წარმოადგენს ხოლმე რამდენიმე პატარა
სხეულაკს, რომელთაც სხვადასხვანაირი ტოპოგრაფია აქვთ. ჰომო-
მოთერმულ ხერხემლიანებში ისინი დიდ როლს ასრულებენ ორგა-
ნიზმში კალციუმისა და ფოსფორის ცვლის რეგულაციაში. გარდა

ამისა, უკანასკნელი სალაყუჩე ჯიბიდან ბევრ ხერხემლიანს უფითარდება პატარა ჯირკვლოვანი ტიპის სხეულაკები, რომელთაც პოსტ-ბრანქიალური ანუ ულტიმოზოზანქიალური სხეულაკებს უწოდებენ. მათი ფუნქცია უცნობია. სალაყუჩე ეპითელიდან წარმოქმნილ ინკრეტორულ ჯირკვლებს საერთო სახელად ბრანქიოგენულ კომპლექსს უწოდებენ ხოლმე. ამას უნდა დაეუმატოთ, რომ ფარისებრი ჯირკვალიც, რომელიც ყველა ხერხემლიანთ გააჩნიათ და რომელიც ხერხემლიანთა წინაპრების ენდოსტილიდან წარმოშობილად ითვლება, ვითარდება ხახის ვენტრალური კედლის კენტი გამონაზარდიდან. ხახის ღორსალური კედლის კენტი გამონაზარდიდან (რატკეს ჯიბიდან) ვითარდება პიპოფიზის უმეტესი ნაწილი (ნევრალური ანუ უკანა წილის გარდა). ამრიგად, ენდოკრინული ჯირკვლების უმეტესი ნაწილი (გონადების ინკრეტორული ნაწილების, თირკმელზედა ჯირკვლის, ნევროპიპოფიზის გარდა) ენტოდერმული გასტროენტერალური მილის დერივატია.

§ 25. უილტვამბის განვითარება, აგზულება და ევოლუცია

ხმელეთის ხერხემლიანების მთავარი სასუნთქავე ორგანოების—ფილტვების განვითარებაში მონაწილეობს როგორც ენტოდერმული, ისე მეზოდერმული მასალა. მეზოდერმის (კერძოდ, მეზენქიმის) წვლილი ფილტვების ფორმირებაში უმდაბლეს ტეტრაპოდებში თითქმის უნიშვნელოა, ძუძუმწოვრებში კი—უალრესად ღიღია. განსხვავებულია. აგრეთვე, თვით განვითარების პროცესის მსვლელობაც და, კიდევ უფრო მეტად, დეფინიტიური სტრუქტურა საკუთრივ ფილტვებისაც და სასუნთქავე გზებისაც. სახელობრ, ამ ფიზიოლოგიაში თვით ფილტვის განვითარება წინ უსწრებს გამტარი გზების ფორმირებას. ამნიონიანებში კი განვითარება იწყება სასუნთქავე გზის ნასახის გაჩენით და მთელი მორფოგენეზის მსვლელობაშიც ბრანქიალური ხის დიფერენცირება წინ უსწრებს ფილტვის პარენქიმისას; კერძოდ, ამფიბიებს ხახის ვენტრალურ კედელში, უკანასკნელი ენტოდერმული სალაყუჩე ჯიბეების უკან, თავიდანვე ლუწი გამობერილობა უჩნდებათ, რომელიც თანდათან ვითარდება, უკანისკენ (მკერდის ღრუსკენ) შეიზრდება და, ამასთან, ჩაზნექს წინიდან ცელოთელიუმს (სხეულის ღრუს კედელს), რომელიც შემოეკლება თვითვე ფილტვს და ქმნის პლევრას. როდესაც ფილტვების ნასახები თანდათან უკანისკენ იზრდებიან, ხახის ის ნაწილიც, რომლისგანაც მათი გამოზრდა მოხდა, გამოეყოფა ხახას და ქმნის პატარა კამერას, რომლითაც ამფიბიების მთელი სასუნთქავე გზაა წარმოდგენილი. მხოლოდ ზოგ კუ-

დიან ამფიბიებს ეს კამერა ძლიერ უგრძელდებათ და პრიმიტიულ ტრაქეად ექცევათ. ფილტვის დეფინიტიური დიფერენცირება ამფიბიებში ერთობ სუსტია. მუდამლაყუჩიანი ფორმების ფილტვები გლუვკედლიანია და თევზების საცურავე ბუშტისაგან არაფრით განსავადდება. უმეტესობას ფილტვები ოღნავ ფრაგმენტირებული აქვს, რაც, ძირითადად, ზედაპირზე განლაგებული ძარღვების ტოტების ყულფებითაა განპირობებული. უმაღლეს ფორმებს კი, განსაკუთრებით, უფრო მეტად ქტონობიონტურს (კერძოდ, გომბეშოებს), ფილტვის შიგნითა ზედაპირზე უკვე სუსტი ტიხრების საკმაოდ ხშირი სისტემა გააჩნიათ. ამფიბიების ფილტვების სუსტი დიფერენცირება განპირობებს იმას, რომ ფილტვის-ნიფრი სუნთქვა ვერ აკმაყოფილებს. ორგანიზმის მოთხოვნილებას. თანგბადისადმი, რაც კომპენსირებულია კანისმიერი სუნთქვის ძლიერი განვითარებით. ქვეწარმავლების ფილტვები, ეკოლოგი-



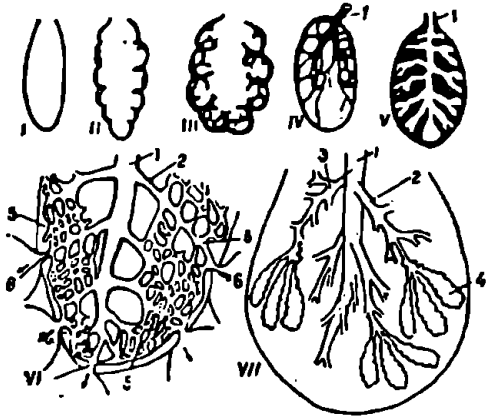
სურ. 85. ამფიბიებისა და რეპტილიების ფილტვები

- I. ნექტურუსი, II სალამანდრა, III ხელიკა, IV კუ.
1. ბრონქი, 2. ფილტვშიგა ბრონქი, 3. ტრაქეა.

ური პირობების შესაბამისად, აგებულების დიდი მრავალფეროვნებით ხასიათდება. პატერიის ფილტვები ბევრით არ განსხვავდება ამფიბიების ფილტვებისაგან, გარდა იმისა, რომ სასუნთქავე ზედაპირი საგრძნობლად გადიდებულია კრანიალური გამონაზარდის ანუ ფილტვის მწვერვალის წარმოქმნით (რაც ყველა რეპტილიისათვისაა დამახასიათებელი). დანარჩენ რეპტილიებს კი შიგნითა ზედაპირზე უკვე საგრძნობლად განვითარებული ტიხრების რთული სისტემა აქვთ, რის გამოც ფილტვის ღრუ რჩება ვიწრო ცენტრალური შილის (არხის) სახით, რომელიც ამ ცხოველების ერთადერთი ფილტვშიგა სასუნთქავე გზაა. თვით ფილტვი კი ღრუბლისებრ, პარენქიმულ ორგანოდ იქცევა. ექსტრაპულმონარული სასუნთქავე გზა აქ უკვე კარგად განვითარებული ტრაქეით

და ბრონქებითაა წარმოდგენილი, რაც დაკავშირებულია კისრის განვითარებასთან. კუბში ბრონქები ნაწილობრივ ფილტვს შიგაჲ იჭრება: ფრინველების ფილტვები ამ ცხოველთა ეკოლოგიის (კერძოდ, ფრენის) შესაბამისად, უალრესად კომპაქტური და გაწელების მინიმალური უნარის მქონე ორგანოებია. რეპტილიები-საგან განსხვავებით, აქ თვით ფილტვში ბრონქების უალრესად რთული სისტემაა.

ძუძუმწოვრების ფილტვების განვითარება უალრესი საუბურებიდან თვისებურად ხდება. ხახის ვენტრალურ კედელზე ჩნდება კენტი ლარისებრი გამობერილობა (ლარინგო-ტრაქეალური დარი), რომელიც უკანდან წინისკენ თანდათან გამოეზონრება ხახას და იქცევა უკანა ბოლოზე ყრუდ დახშულ გამონაზარდად, რომელიც წინა ბოლოთი იხსნება ხახაში. ეს გამონაზარდი ხორხის, ტრაქეის და ბრონქების (ე. ი. მთელი „ბრონქიალური ხის“) საერთო ნერვია. როგორც ვიცით, ძუძუმწოვრებს ბრონქიალური სისტემა (მეორე, მესამე რიგის ბრონქები) ფილტვის შიგნითაც ძლიერ აქვთ განვითარებული.



სურ. 86. ფილტვის აგებულების სქემები

I და II. კუდიანი ამფიბიები, III. უკულო ამფიბიები, IV. რეპტილიები, V. ნიანგები და კუები. VI. ფრინველები, VII. ძუძუმწოვრები.
1. ბრონქები, 2 და 3. ბრონქის დორსალური და ვენტრალური ტოტები, 4. ალვეოლები, 5. ფილტვის მილაკები, 6. საჩაერო პარკები და ხვრელები.

ალწერილ გამონაზარდს დისტალურ (ყრუ) ბოლოზე უჩნდება გაფართოება, რომელიც ბალე ორად იყოფა. ეს გამონაზარდი იზრდება საყლაპავის გასწვრივ გულმკერდის სიღრუეში და, ამავე დროს, მისა გაფართოებული ბოლო დაყოფას განაგრძობს. ამ პროცესის გამო წარმოიქმნება ბოლოებგაბერილი კვირტების სისტემა, რომლის ორა (მარცხენა და მარჯვენა) მთავარი ტოტი (შესაბამისი ბრონქის ნერგები) უკავშირდება სასულის ნერგს. მარცხენა ბრონქის ნერგზე ასეთი გაფართოებული კვირტი ორი-მარჯვენაზე კი—სამი. ამრიგად, ფილტვების ასიმეტრიულობა ძუ-

ძუმწოვრებს უადრეულეს სტადიებშიც ახასიათებთ. მალე მარცხენა წინა კვირტიც იყოფა შუაზე (რაც ახასიათებს ადამიანს), რის გამოც, ფილტვების პირველადი კვირტების სიმეტრიულობა კვლავ აღდგება. თითოეული პირველადი კვირტი მეორეულ კვირტებად იყოფა, მეორეული კვირტები—მესამეულად. ეს უკანასკნელნი კვირტების ახალ თაობას იძლევიან და საბოლოოდ მიიღება ვრცელი განტოტვილობა, რომელიც ასიმეტრიულია და ბოლოებზე გაბერილი კვირტებითაა აღჭურვილი. ყოველი ეს ტერმინალური კვირტი ფილტვის ეპითელურ განტოტვილობის ზრდის წერტილს წარმოადგენს. მთელი ეს ენტოდერმული ხისებრ დატოტვილი სისტემა კმნის ფილტვების გამტარი გზების, ტრაქეის, ბრონქების, მათი საბოლოო გაგანიერებების ეპითელურ ამონაფენს. ამ დროისათვის აღწერილი ნერგი ჩაიზრდება მუცლის ღრუში და გარემოცვის ცელოთელიუმით, რის შემდეგ ფილტვების ფორმირებაში მეზენქიმა იწყებს მონაწილეობას. მეზენქიმა გარს ევლება ეპითე-



სურ. 67. ადამიანის ფილტვების განვითარება

I. 4,3 მმ სიგრძის ემბრიონი, II. 8,5 მმ სიგრძის ემბრიონი, III. 10,5 მმ სიგრძის ემბრიონი.

1,4. ზედა წილების ენტოდერმული ნასახები; 2,3,5. შუა წილის ენტოდერმული ნასახები; 6. ტრაქეა; 7. მეზენქიმა; 8. საფილტვე არტერია; 9. საფილტვე ვენა.

ლურ დაბოლოებებს და შემდეგ დიფერენცირდება ფილტვის სტრომის ელასტიკურ ბოჭკოებად, ბრონქების გლუვკუნთოვან ბოჭკოებად და კმნის, აგრეთვე, ფილტვის შორისულ ქსოვილს. თუ ამას დაემატებთ, რომ ზოგი ავტორის აზრით, ალვეოლების გამომყვანი ბრტყელი უჯრედებიც მეზენქიმიდან ვითარდებიან, ნეზოდერმული მასალის როლი ფილტვების წარმოქმნაში კიდევ უფრო თვალსაჩინო გახდება.

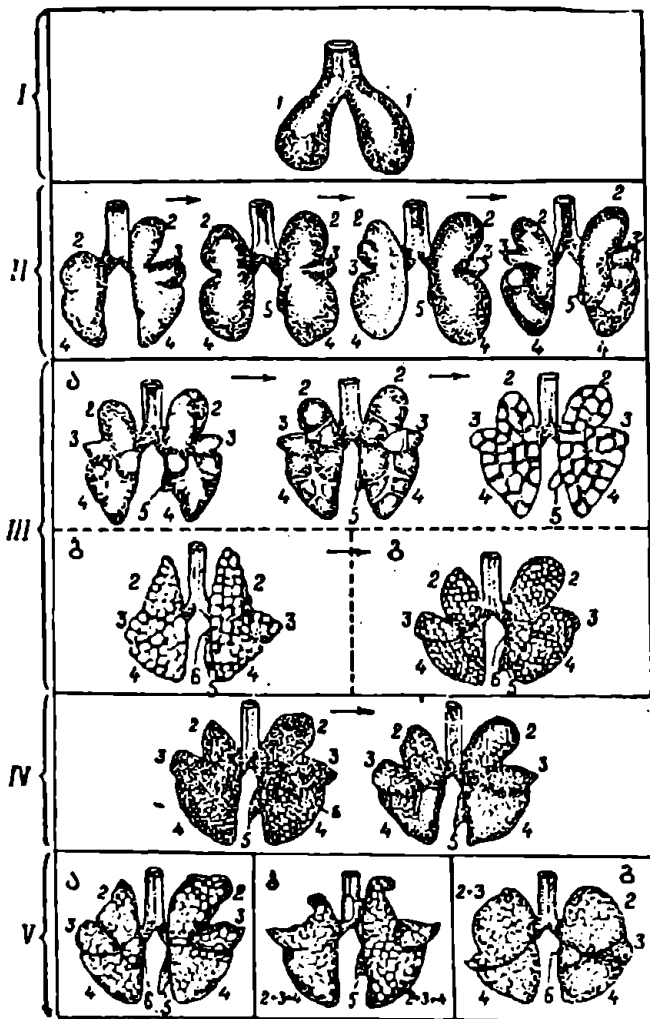
მეზენქიმიტ გარედან დაფარვის გამო თვითეული ფილტვის ზედაპირი გლუვი ხდება და მისი ენტოდერმული კომპონენტის დატოტვილობა გარედან აღარ ემჩნევა. ფილტვის ნასახი პირვე-

ლად მოკლეა და ფართო, შემდეგ კი გრძელდება. უფრო გვიან იწყება ფილტვის დაყოფა წილებად, რომლებიც ძუძუმწოვრებში სრულასაკოვან ფორმებს ახასიათებთ. მარცხენა ფილტვი პირველად ორ ნაწილად იყოფა, რომელთაგან წინა რამდენადმე მცირეა უკანაზე. მარჯვენა ფილტვში კი სამი წილი დიფერენცირდება. უფრო გვიან მარცხენა ფილტვის წინა წილი კიდევ იყოფა ორად, ხოლო მარჯვენა ფილტვზე გამოიყოფა კიდევ პატარა დამატებითი წილი დორსალური მხრით. ამრიგად, წარმოიქმნება ძუძუმწოვრების ფილტვების ტიპობრივი წილოვნება. ორივე ფილტვი შეიცავს სამ-სამ მთავარ წილს: მწვერვალისეულს (*lobus apicalis*), გულისეულს (*l. cardiacus*) და დიაფრაგმისეულს (*l. diaphragmaticus*); გარდა ამისა, მარჯვენა ფილტვში დამატებითი გულისუკანა წილია (*l. postcardiacus*). ფილტვების განვითარების ამ საფეხურს საწყისი წილოვნების სტადიას უწოდებენ.

ფილტვების განვითარების შემდგომი ეტაპი (შორისული წილოვნების სტადია) იწყება თვითეული საწყისი წილის ზედაპირზე თავისებური დიდრონი გამობერილობების გაჩენით, შიგ მყოფი ბრონქებითელური ტერმინალური კვირტების ინტენსიური წარმოქმნის შედეგად, რასაც მეზენქიმური საფარველის გამობერვა მოსდევს (ფილტვების გამობერილობათა ფაზა). მაგრამ მალე ბრონქებითელური კვირტები მრავალჯგონის იყოფიან სულ უფრო და უფრო წვრილმან კვირტებად, რის გამოც, ფილტვის გამობერილობები უწვრილეს გრანულაციებად იქცევიან და მისი ზედაპირი ისევ გლუვი ხდება.

ამის შემდეგ უკანა (დიაფრაგმისეული) წილის დორსალურ ზედაპირზე ჩნდება გამონაზარდი, რომელიც ზოგჯერ (ადაპიანი, ძალლი) გამოიყოფა დამოუკიდებელ დორსალურ წილად (*l. dorsalis*). ამით პირველადი წილოვნების სტადია სრულდება. ზემოშლექტური დორსალური წილი შემდეგ კვლავ შეერწყმის დიაფრაგმისეულ წილს და ფილტვები ტიპობრივ წილოვნებას იძენს (ტიპობრივი წილოვნების სტადია). ამ სტადიაში ფილტვები უკვე საბოლოოდაა ჩამოყალიბებული და შემდეგ მხოლოდ მათი სპეციფიკური, ყოველი სახის დამახასიათებელი ცვლილებები ხდება. ეს ცვლილებები განპირობებულია გარემოს სხვადასხვა პირობებისადმი სპეციალიზაციით და ცალკეული წილების ურთიერთთან შეზღუდით ან. ზოგჯერ, წილოვნების სრული გაქრობით გამოიხატება. ცალკეული შემთხვევების გარდა (მცობნელები, ფარფლფეხიანები), წილოვნება გამსჭვალავია, ე. ი. წილები სრულიად გათიშულნი არიან და მათ შორის თვითეული მათგანის

პლევრალური ფურცლებია. შეზრდისას ჯერ ეს პლევრალური ფურცლები შეერწყმიან ერთმანეთს, შემდეგ მათი სრული ინვო-

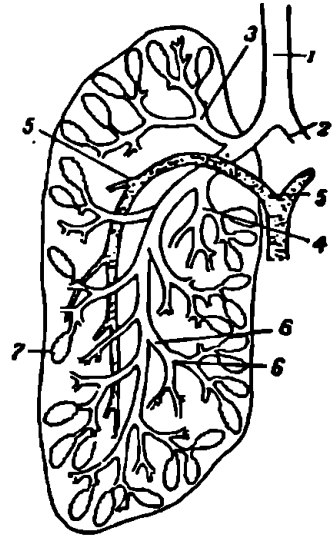


სურ. 88. ძუძუმწოვრის ფილტვების განვითარება

I. პირველადი ეპითელურ-მეზენქიმური ნასახი, II. საწყისი ფილოვნების სტადია, III. შორისული ფილოვნების სტადია (ა—გამობერილობათა წარმოქმნა, ბ—გრანულაციების წარმოქმნა, გ—დორსალური ფილის წარმოქმნა), IV. ტიპური ფილოვნების სტადია, V. დეფინიტიური ფილოვნების სტადია. 1. ფილტვის ერთიანი ნასახი, 2. აპიკალური წილები, 3 კარდიალური წილები, 4. დიაფრაგმული წილები, 5. პოსტკარდიალური წილები, 6. დორსალური წილი ან მისი ნაშთი.

ლუცია ხდება, რასაც საკუთრივ წილების პარენქიმის შერწყმა ცოპყვება. ეს პროცესები, რომელნიც საბოლოო წილოვნების ანუ სპეციალიზებული გარდაქმნების სტადიას შეადგენენ. ემბრიონალური განვითარების უგვიანეს ეტაპზე ან შობის შემდეგაც მიმდინარეობენ. მხოლოდ იშვიათ შემთხვევებში (ვეშაპისებრნი) ფილტვების წილოვნობა სრულიად გამქრალია.

ფილტვების წილოვნების ერთი უმნიშვნელოვანესი გარდაქმნათაგანი გამოიხატება წილების მეტნაკლები ხარისხით ერთმანეთთან შეზრდით, რაც მცრხნელებს, განსაკუთრებით ლორებს, ფარფლფეხიანებს და სხვათ ახასიათებთ. ეს, ჩვეულებრივ, გვიანს ემბრიონალურ პერიოდში ან შობის შემდეგაც კი ხდება (მცოხნელები, ფარფლფეხიანები). ტიპურ შემთავებაში წილები გამსკვალავი საზღვრებითაა ერთიმეორისაგან გამოყოფილი და მათ შორის შეაღედში პლევრის ფურცლებია (ერთი აკრავს ერთ წილს, მეორე კი—მეორეს). წილების შერწყმა ამ ორი პლევრალური ფურცლის შეზრდით იწყება. შემდეგ ეს ერთიანი პლევრალური ჩანაფენი რესორბირდება, რასაც თვით ფილტვის წილების პარენქიმის შეერთება მოსდევს. გარდაქმნის ყველა ეს საფეხური განსაკუთრებით თვალსაჩინოა ფარფლფეხიანებში.



სურ. 89. ძუძუმწოვრების ფილტვის აგებულების სქემა

1. ტრაქეა, 2. ბრონქი, 3. არტერიისზედა ბრონქი, 4. არტერიის-ქვეა ბრონქი, 5. საფილტვე არტერია, 6. არტერიოლი, 7. საბოლოო კამერა ალვეოლებით.

როგორც ზემოთ ითქვა, ფილტვების წილოვნება შეიძლება მეტნაკლებად სულაც დაკარგული იყოს. კერძოდ, ვეშაპისებრთ წილები სულაც არ ენერგებათ. ცხენებს და აქლემებს უჩნდებათ მხოლოდ სუსტი გამობერილობები, რომლებიც მალე სრულიად ქრებიან. თავებსა და ვირთავებს მარტო მარჯვენა ფილტი აქვთ წილებად დანაწევრებული.

ძუძუმწოვრების ფილტვების დეფინიტიური წილოვნება უალრესად მრავალფეროვანია სხვადასხვა ჯგუფებში. ეს საკითხი

დაწერილებით შეისწავლა ედენოვმა, რომელმაც ფილტვების წილოვნების დეტალური კლასიფიკაცია მოგვცა. არსებობს ფილტვების წილოვნების სამი დიდი ჯგუფი: პირველ ჯგუფს შეადგენენ ცხოველები, რომელთა ფილტვებსაც ტიპობრივი წილოვნებისათვის ჯერ არ მიუღწევიათ და რომელთა აგებულებაშიც ვლანდება სხვადასხვა საფეხურები პირველადი დაუნაწევრებელი ფილტვიდან ტიპობრივად დანაწევრებული ფილტვისაკენ. ეს თავისებურება გამოხატულია სხვადასხვა ხარისხით და გარკვეული თანამიმდევრობით: ოდნავ შესამჩნევე დაყოფიდან მარტო მარჯვენა ან ორსავე ფილტვში—თითქმის სრულ ტიპობრივ დაყოფამდე. ასეთი ფილტვები აქვთ უმდაბლეს („უპლაცენტო“) ძუძუმწოვრებს და, აგრეთვე, დაბალი ორგანიზაციის პლაცენტრიანებს (მწერიჭამიებს, უსრულკბილოებს და მღრღნელების მრავალ წარმომადგენელს). ამავე ჯგუფს პირობითად აკუთვნებენ ლამურანაირებს, რომელთაც, კაცმა რომ თქვას, უკვე მეორეული წილოვნების დაკარგვის ნიშნები აჩნიათ. მეორე ჯგუფს ახასიათებს ტიპობრივი წილოვნება და მისი მრავალრიცხოვანი ვარიანტები. აქ მარცხენა და მარჯვენა ფილტვი შეიცავს სამ წილს (აპიკალურს, კარდიალურს, დიაფრაგმულს) და, გარდა ამისა, მარჯვენა ფილტვში მეოთხე დამატებითი (პოსტკარდიალური) წილია განვითარებული. მაგრამ ამ ჯგუფის ფილტვებში ასეთი ტიპობრივი წილოვნება სხვადასხვა ხარისხითაა გამოხატული, ე. ი. წილები ერთიმეორისაგან გამოკერძობის ფრიად განსხვავებულ ხარისხს იჩენენ. ადაპტიური ევოლუციის ხასიათის შესაბამისად, ეს ჯგუფი რამდენიმე განსხვავებული ვარიანტითაა წარმოდგენილი. მას შეადგენენ მღრღნელების ნაწილი, ლამურანაირების ნაწილი, მტაცებლები, ლორისებრნი, ირმისებრნი, მცოხნელები, ეირაფისებრნი, სელაპისებრნი, ლემურისებრნი, ცხვირფართო მაიმუნები. მესამე ჯგუფის ფილტვებს ახასიათებს ტიპობრივი წილოვნების მეტნაკლები რედუქციის შედეგად მეორეული დაუყოფლობის ჩამოყალიბების ნიშნები. ასეთ ფილტვებში წილოვნება ან სუსტადაა გამოხატული, ან სულაც გამქრალია (ორივე ფილტვში ან მარტო ცალში, უფრო ხშირად—მარცხენაში). აქ წილოვნების ინვოლუციის სხვადასხვა საფეხურებია წარმოდგენილი: ცალ ფილტვში წილოვნების ნაწილობრივი გაქრობიდან, ორივე ფილტვის ქცევამდე ერთიან პარენქიმატოზულ მასივებად. ამ ჯგუფს შეადგენენ კენტრილიქოსნები, აქლემისებრნი, ზოგი მცოხნელები (ანტილოპები), ბეჭემოთები, სპილოსებრნი, ზოგი სელაპისებრნი, მრავალი ლამურანაირები, ზოგი უსრულკბილოები (ზარმაცები), დათვისებრნი, კვერნისებრნი,

სირენისებრნი, ვეშაპისებრნი, ცხვირვიწრო მაიმუნები. ამავე ჯგუფშია ადამიანიც, რომელსაც გულისუკანა წილის რედუქციის გარდა, მარცხენა ფილტვში აპიკალური და კარდიალური წილები შერწყმული აქვს და, ამრიგად, მარჯვენა ფილტვში სამი წილი გააჩნია, მარცხენაში კი — ორი. ამ ჯგუფში ფილტვების წილების მეორეულად შერწყმას ადასტურებს ის, რომ ცხოველების უმრავლესობის ემბრიონალური განვითარებისას ხდება ტიპობრივი წილოვნების რეკაპიტულაცია (იგი არ ახასიათებს ვეშაპისებრთ და, ნაწილობრივ, კენტრლიქონებს). უნდა აღინიშნოს ისიც, რომ თვითეული ცხოველის ფილტვების წილოვნება შესაძრწევ ინდივიდუალურ ვარიაციას განიცდის. მაგალითად, ადამიანს ზოგჯერ ახასიათებს აპიკალური და კარდიალური წილების შერწყმა ერთმეორესთან. მარჯვენა ფილტვშიაც, რის გამოც, ორმბრივი, სიმეტრიული ორწილოვნება ფითარდება. ზოგჯერ მარცხენა ფილტვიც სამადაა გაყოფილი და, ამგვარად, ფილტვები სიმეტრიულად სამწილოვანია. ამ ვარიაციურობის მიუხედავად, თვითეული ცხოველი ძირითადად მაინც აღნიშნული სამი ჯგუფის დამახასიათებელ საზღვრებს არ სცდება და მათი ფილტვების წილოვნებას ფრიად გარკვეული სახეობრივი ნიშნის ღირსება აქვს. ყოველი ასეთი მთავარი ჯგუფი შეიძლება დაიყოს კიდევ რამდენიმე ქვეჯგუფად (ტიპებად), რომელშიც შემავალი ცხოველები გარკვეულ სპეციფიკურობას იჩენენ, განსაკუთრებით ბევრ ნაირსახეობას ამელავენებს მეორე ჯგუფში (ტიპობრივი წილოვნება); მასში შემავალი ცხოველების ფილტვები ცალკეული წილების გამოცალკევებისა და განვითარების ხარისხით საკმაოდ მნიშვნელოვნად განიჩევიან ერთმანეთისაგან.

ფილტვების მორფოგენეზი ემბრიონალური პროცესით არ სრულდება. ამასთან, ემბრიონალური პროცესის დასასრულს ფილტვების დიფერენცირებულობის ხარისხი სხვადასხვა ცხოველებში ერთობ განსხვავებულია და მათი დეფინიტიური სტრუქტურის ფორმირება უკვე ფუნქციონირების პროცესში ხდება. კერძოდ, ამფიბიებში ფილტვების საბოლოო დიფერენცირება, ძირითადად, მას შემდეგ ხდება, რაც ცხოველი ჰაერით სუნთქვას იწყებს. მაგრამ ფუნქციონალური ფაქტორის მორფოგენეზული როლი თვით სხვადასხვა ამფიბიებში ერთნაირი არაა. მაშკოვცევმა აქსოლოტლის, ბაყაყების, ბომბინას და გომბეშოს ლარვები მოათავსა აკვარიუმში, მავთულის ბადის ქვეშ, ისე რომ, მათ ჰაერის წასუნთქვის რაიმე საშუალება არ გააჩნდათ. ასეთი ცხოველების ფილტვების სტრუქტურა მეტნაკლებად განსხვავებული აღმოჩნდა.

ნორმალურისაგან (საკონტროლოსაგან). საცდელი აქსოლოტლების ფილტვები ნორმალური ზომისა, იყო, მაგრამ მათ პირველადი ფრაგმენტაცია კი არ ემჩნეოდათ და თევზის გლუვკედლიანი საცურავი ბუშტისაგან არც კი განსხვავდებოდნენ. ისეთ აქსოლოტლებში, რომლებიც ნორმალურ პირობებში ვითარდებოდნენ ფილტვის პირველად ფრაგმენტაციამდე, ჰაერისაგან იზოლაციის შემდეგ (ბადის ქვეშ მოთავსება) ფილტვების დიფერენცირება იმავე სტადიაში ჩერდებოდა. ეს ცდები მოწმობენ, რომ შინაგანი მორფოგენეზული ფაქტორები აქსოლოტლში განაპირობებენ ფილტვის დიფერენცირებას მხოლოდ გლუვკედლიანი პარკის სტადიამდე, პირველადი ფრაგმენტაცია კი, და მით უფრო ტიხრების და სისხლგამტარი ძარღვების რთული სისტემები, უკვე ფუნქციის უშუალო გაკლენით წარმოიქმნება. უკულო ამფიბიების უმრავლესობას ასეთივე ცდის პირობებში უკვე ფილტვების პირველადი ფრაგმენტაცია გააჩნდა, შემდგომი მორფოგენეზი კი აღარ ხდებოდა. გომბეზოების თავკომბალებს კი, რომელნიც ასევე იზოლირებულნი იყვნენ ჰაერისაგან, ფილტვები საკმაოდ რთულად აღმოაჩნდათ განვითარებული და მტევნისებრად ფრაგმენტირებული. განსაკუთრებით საყურადღებოა, რომ გომბეზოებში ფილტვების მორფოგენეზი დამოკიდებული აღმოჩნდა ფარისებრი ჯირკვლის ჰორმონისაგან: თიროქსინის მოქმედება, მეტამორფოზის პროცესებთან ერთად, ფილტვების ფრაგმენტაციასაც აჩქარებდა, მაშინ, როცა ბაყაყებზე ასეთი ეფექტი არ გამოვლინდა. ამნიონიანებში ფილტვების მორფოგენეზი კიდევ უფრო მაღალ ხარისხს აღწევს გამოჩვენებულ თუ შობამდე, ე. ი. ფუნქციონირების დაწყებამდე. მაშკოვცევმა დაადგინა, რომ კუებს და ხელიკებს გამოჩვეისას ფილტვები, ძირითადად, საბოლოოდ განვითარებული აქვთ და პოსტემბრიონალურ პერიოდში უმთავრესად მათი ზრდა და ტიხრების გამრავლება ხდება. საყურადღებოა, რომ ამფიბიებში ფილტვის ფრაგმენტაციაში დიდი როლი ენიჭება სისხლის ძარღვებს, რომლებიც ერთგვარ კარკასს ქმნიან, რომელიც ჰიმაფს ფილტვის ქსოვილს და რომლის შესაბამისადაც ფილტვის ტიხრები ჩნდებიან. რეპტილიებში თვით ფილტვის ეპითელი იძენს აქტიურ როლს და ძარღვებისაგან დამოუკიდებლად წარმოქმნის ტიხრებს. მონოტრემებისა და ჩანთოსნების ფილტვის შინაგანი სტრუქტურა ვითარდება მხოლოდ პოსტემბრიონალურ პერიოდში. ფილტვების ალვეოლური ნაწილები შობისას მათ სულაც არ გააჩნიათ და ისინი მხოლოდ ბრონქებით სუნთქავენ (ნარატის ცნობით). პლაცენტრანების ფილტვების განვითარება, ძირითადად, ემბრიონალურ პერიოდში ხდება, მაგრამ იგი შობის შემდეგაც გრძელდება

და ფილტვის სტრუქტურა, ფუნქციის გავლენით, საგრძნობლად იცვლება. შობისას, სისხლში დაგროვილი ნახშირორჟანგის ზეწოქმედების გამო, სუნთქვის ცენტრზე (პლაცენტარული სუნთქვის შეწყვეტის მიზეზით) მოქმედებას იწყებს სასუნთქაი მოტორიკა. კერძოდ, რესპირატორული მუსკულატურა ტონუსს იძენს (ნეკნები აიწევა, დიაფრაგმა კი ბრტყელდება), რასაც პირველი ჩაახუნთვა და ფილტვების გაშლა მოსდევს. მიჩნეულია, რომ შობის შემდეგ 2-4 დღეს ფილტვები უკვე გავსებულია ჰაერით. ამავე დროს ხდება ფილტვების ძარღვების სისხლით გავსება, რაც ფილტვების საერთო მასას დიდად ზრდის. ალვეოლების წარმოქმნა ხდება ჯერ კიდევ შობამდე (ადამიანში ემბრიონალური ცხოვრების მე-6 თვის შემდეგ, ძროხაში კიდევ უფრო ადრე). საყურადღებოა, რომ ალვეოლების წარმოქმნის წესი ძუძუმწოვრებს სრულიად თავისებური აქვთ: იგი ხორციელდება თვითთელი ტერმინალური ბუშტუკის დიქოტომურად დაყოფით და არა ეპითელური კედლის პლაკოდური გასქელებების ხარჯზე ტინჩების გაჩენით, როგორც ეს ქვეწარმავლებს ახასიათებთ. მაგრამ ჯერ კიდევ შობამდე მასობრივად წარმოქმნილი ალვეოლები და, აგრეთვე, ტერმინალური ბრონქები საბოლოოდ ფორმირდებიან მხოლოდ შობის შემდეგ, ჰაერით გავსების გამო გაქიმვის პირობებში. გარდა ამისა, პოსტემბრიონალურ პერიოდში ახალი ალვეოლების და ბრონქოლების წარმოქმნაც ხდება. მაგალითად, სტრუქციის გამოკვლევით, ადამიანს ეს პროცესი უმთავრდება მხოლოდ 7 წლის ასაკში და ფილტვის პარენქიმა მხოლოდ ამის შემდეგ იძენს დეფინიტიურ სტრუქტურას. ამავე დროს, ახალშობილი ძუძუმწოვრების (მაგალითად, ცხენის) ალვეოლები ზომით ოჯზის მცირეა დეფინიტიურზე. უნდა აღინიშნოს, რომ გარკვეული ასაკის შემდეგ ფილტვის მასის ზრდა ალვეოლების ზომის გადიდების შედეგია, მათი რიცხვი კი, ძირითადად, აღარ იცვლება. სუნთქვის გავლენით ფილტვებში ვითარდება ელასტიკური ქსოვილიც, რომელიც უსუნთქავ ნაშიერს ჯერ კიდევ არ გააჩნია. ამასთან, ალვეოლური სავალებიც განვითარების მანძილზე მრავალჯზის მოცვლას და გარდაქმნას განიცდიან. ჩვეულებრივ, აღინიშნება მათი 25 თანამიმდევარი თაობა, რომელთაგან შობის შემდეგ, 6 ან 7 იცვლება ასე რომ, ფილტვის პარენქიმა ყრმა ასაკში სრულიად ქრება და იცვლება ახლით. მნიშვნელოვან ცვლილებებს განიცდის ფილტვების სტრუქტურა შემდგომი ცხოვრების მანძილზეც. ფილტვების ასაკობრივი ცვლილებებიც ფუნქციონალურ პირობებზეა დამოკიდებული. სახელდობრ, ბავშვისათვის დამახასიათებელი მუცლისეული სუნთქვა სწორედ 7 წლისათვის იცვლება დეფინიტიურად

მკერდ-ნეკნურით, ე. ი. სწორედ იმ პერიოდში, როცა ფილტვის შინაგანი სტრუქტურა დეფინიტიური ხდება. როგორც ევოლუციის პროცესში, ისე ცხოველის ინდივიდუალური განვითარების დროს, ფუნქციონალური ფაქტორი—სუნთქვითი აქტი—ფილტვების განვითარებაში დიდ როლს ასრულებს. თუმცა უმაღლეს ხერხემლიანებს მორფოგენეზული პროცესები სუნთქვის დაწყებამდე, ძირითადად, უკვე დასრულებული აქვთ, ფილტვების დეფინიტიური ფორმირება და დეტალური დიფერენცირება აქაც ფუნქციის ზეგავლენით ხორციელდება.

§ 26 ფილტვების წარმოშობის პრობლემა

ის რადიკალური განსხვავებები, რომლებიც ახასიათებს წყალსა და ჰაერს, როგორც ცხოველის საარსებო გარემოს, განაპირობებს წყლისა და ხმელეთის ხერხემლიანების სუნთქვის ტიპისა და, შესაბამისად, სასუნთქავე ორგანოების აგებულების განსხვავებებს. შეიძლება ითქვას, რომ სასუნთქავმა აპარატმა ხერხემლიანების ხმელეთზე გამოსვლისას ორგანოთა ყველა სხვა სისტემაზე მეტი ცვლილება განიცადა. წყლის ხერხემლიანებთან შედარებით, ხმელეთის ხერხემლიანთ ორგანოთა სისტემები უაღრესად ძლიერ აქვთ გარდაქმნილი, მაგრამ შეიძლება ითქვას, რომ სუნთქვის ფუნქციის გარდა, ყველა ფუნქციას აქ იგივე აპარატები ასრულებენ, რაც თევზებში. სულ სხვაა სუნთქვითი ფუნქციის ევოლუციაში: უაღრესად სპეციალიზებული სალახუჩრე აპარატი, ჩამოყალიბებული წყლის გარემოში სასუნთქავად, სრულიად გამოუსადეგარი აღმოჩნდა ხმელეთზე და სრულიად რედუცირდა (ყოველ შემთხვევაში, მან სასუნთქავე აპარატის როლი სრულიად დაკარგა). სუნთქვის ფუნქციის შესასრულებლად კი სრულიად ახალი ტიპის აპარატი ჩამოყალიბდა, ადაპტირებული ჰაერით სუნთქვისადმი. ამრიგად, ლახუჩრებით სუნთქვის შეცვლა ფილტვებით სუნთქვით ფუნქციონალური სუბსტიტუციის უაღრესად თვალსაჩინო მაგალითია და იგი ხერხემლიანთა ფილოგენიის ერთ-ერთ ყველაზე საინტერესო პროცესს წარმოადგენს.

ამ რთულ პროცესში, პირველ ყოვლისა, ყურადღებას იპყრობს თვით ფილტვების გენეზისის საკითხი. ცხადია, რაკი პირველი ხმელეთის ხერხემლიანები თევზებისაგან წარმოიშვნენ, თევზებს უნდა ჰქონოდათ რაღაც ორგანო ან რაღაც ნერგი მაინც, რომლის გარდაქმნითა და პროგრესული განვითარებით ფილტვები უნდა ჩამოყალიბებულიყო. როგორც ვიცით, ასეთ შემთხვევებში საქმეს დიდად შევლის ორგანოს განვითარების შესწავლა, მაგრამ

ფილტვების განვითარებაში, ისევე, როგორც, საერთოდ, ენტოდერმული ორგანოების განვითარებაში, ანცესტრალური (წინაპრული, ნიშნების რეკაპიტულაცია ძალიან უმნიშვნელოა ან თითქმის სულ არაა გამოხატული. ასე რომ, ამ საკითხის გადასაწყვეტად, ძირითადად, სრულასაკოვანი ცხოველების ორგანოების შესწავლაა საჭირო.

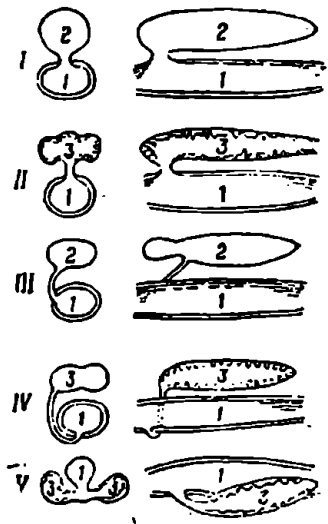
სრულიად ბუნებრივია, რომ, პირველ ყოვლისა, ამ მხრივ მკვლევართა ყურადღება თევზების საცურავე ბუშტი მაგნიფიკაციით, რომელიც ვითარდება ენტოდერმული ლულის წინა ნაწილის ყრუ გამონაზარდის სახით. ტოპოგრაფიითაც ზოგადად ფილტვებს ემსგავსება და, ამავე დროს, ფილტვების დარად, გაზებითაა ხოლმე ავსებული. ამასთან საცურავე ბუშტის კედლებიც უალრესად მდიდარია კაპილარებით. ამ ზოგადი მსგავსების საფუძველზე აღრევე იქნა გამოთქმული მოსაზრება, რომ წყლიდან გამოსვლისას მოხდა თევზის საცურავე ბუშტის ფუნქციის შეცვლა და იგი ფილტვებად გადაიქცა. მაგრამ ეს მოსაზრება ერთობ ზოგადია და ფილტვების წარმოშობის ნამდვილ სურათს არ იძლევა. საქმე ისაა, რომ თვით თევზების საცურავე ბუშტები არც წარმოშობით და არც ფუნქციონალურად ჰომოლოგიურნი არ არიან.

ძვლოვანი თევზების უმრავლესობას (ხრტილძვლოვნები, მთელ-ძვლოვნები, სრულძვლოვნები) აქვს კენტრი, დორსალური (ნაწლავის ტრაქტის ზემოთ მდებარე) საცურავე ბუშტი, რომელიც დორსალურ მეზენტერიუმში ძვეს. თავდაპირველად იგი საყლაპავთან დაკავშირებულია არხით (ductus pneumaticus), რომელიც ზოგ თევზებს („ლიაბუშტიანი თევზები“) სამუდამოდ ურჩება, ზოგს კი ურედუცირდება და ბუშტი სრულიად დახშული ხდება („დახშულ ბუშტიანი თევზები“). ბუშტის კედელი ბრტყელი ენტოდერმული ეპითელითაა წარმოდგენილი, რომელსაც გარედან ელასტიკური ბოჭკოებით მდიდარი შეჰაერთებელი ქსოვილი ფარავს. ეს შრე ხშირად გლუვკუნთოვან ბოჭკოებს შეიცავს. შემაერთებელქსოვილოვანი ფენა უალრესად მდიდარია სისხლგამტარი კაპილარებით, რომლებიც ალაგ-ალაგ არტერიულ კაპილარულ „საოცარ წნულებს“ ქმნიან (ე. წ. „წითელი ლაქების“ სახით). განსაკუთრებით ბევრი ეს „წითელი ლაქები“ დახშულბუშტიანებს აქვთ. გარდა ამისა, ბუშტის კედელზე თავისებური თხელი წარმონაქმნია, რომელსაც ოვალი ჰქვია. იგი გარშემოვლებულია გლუვი კუნთებით, რომლებიც ერთგვარ სფინქტერს ქმნიან და რეფლექსურად აფართოებენ თუ ავიწროებენ ოვალს. საცურავე ბუშტი უმნიშვნელოვანესი ჰიდროსტატიკული ორგანოა. იგი ემსახურება თევზის მოძრაობის კოორდინაციის რეფლექსურ რეგულაციას,

რაც განპირობებულია ბუშტის კედელში მრავალი ნერვული დაბო-
 ლოებების არსებობით. ბუშტის მოცულობის ცვლილებებით თევზს
 ეცვლება სხეულის ხედრითი წონა, რაც საშუალებას აძლევს მას
 კუნთოვანი ენერჯის დაუხარჯავად წყალში ვერტიკალურად
 მოძრაობისას. ფრიად საყურადღებოა, რომ ამფიბიების ფილტვები
 აგრეთვე ასრულებენ ჰიდროსტატიკული ორგანოს როლს: მაყაყი
 ფილტვების ამოცლის შექმნეგ ვეღარ ცურავს, ხოლო იმ კუდიანი
 ამფიბიების ფილტვები, რომლებიც სუნთქავენ ლაყუჩებით, სუნთქ-
 ვის ფუნქციას სულაც კარგავენ, სრულიად გლუვკედლიანი ხედი-
 ან და მართო ჰიდროსტატიკულ ორგანოს წარმოადგენენ. პრიმი-
 ტიული თევზების (ხრტილცელოვანნი. ნთელძელოვანნი) ბუშტის
 სკდინარი, საკმაოდ მოკლეა და ფართო და შეუძლებელი არაა,
 რომ ბუშტში ჰაერი ამ გზით შედიოდეს. სხვა ლიბუშტიან თევ-
 ზებს კი შესაძლოა ამ გზით ბუშტიდან გაზების გამოყოფა ნაწი-
 ლობრივ შეეძლოთ კიდეც, მაგრამ აქ ასე ბუმტის გაყვება შეუძ-
 ლებელია. ცხადია, ბუშტის გაყვების რაღაც სხვა გზა უნდა აა-
 სიათებდეს დაშუღბუნტიანებსაც. ეს თავისებური მექანიზმი შემ-
 დგენაირად მოქმედებს: ბუშტში გაზების (უმთაერესად ეანგბადის)
 შესვლა ხდება წითელი ლაქების კაპილარებიდან, რომლებიც ამ-
 რიგად, ორიგინალურ საგაზე ჯირკვალს წარმოადგენენ (საყურად-
 ლებოა, რომ ბუშტის ეპითელი ამ უბნებში თავისებურ ცილინდ-
 რულ სეკრეტორულ უჯრედებს შეიცავს). მოცულობის შემცირება
 ხორციელდება ძირითადად ოვალით, რომელიც, ამაგვარად, სარე-
 სობრციო ორგანოა. მაგრამ, გარდა ამ ჰიდროსტატიკული ფუნქ-
 ციისა, საცურავი ბუშტი განსაკუთრებულ პირობებში (წყალში
 ეანგბადის დეფიციტისას) სუნთქვის ფუნქციაშიც მონაწილეობს,
 რაც ექაპერიმენტულადაა დადასტურებული. ასეთ თევზებს ბუშ-
 ტის კედელში კაპილარების განლაგებაც ძალიან უგავთ ფილტვის
 კედლისას. ყველაფერი ეს თითქოს სრულიად დამარწმუნებლად
 მიგვითითებს თევზების ჩვეულებრივი (კენტი დორსალური) საცურ-
 რავი ბუშტის და ფილტვების ჰომოლოგიურობას. მაგრამ ეს მო-
 საზრება უაყყოფილ იქნა იმას საფუძველზე, რომ ასეთი საცურ-
 რავი ბუშტი კენტი ორგანოა, იგი მომწელებელი მილცს დორსა-
 ლურ მხარეზეა და დორსალურ მეზენტერიუმში ძევს (და არა
 ვენტრალურში, როგორც ფილტვები), და, რაც ძალიან მნიშვნე-
 ლოვანია, სისხლს შიგნეულობის არტერიის ტოტით (ა. ცი-
 ლიაცა) ლებულობს და მონპარებულ სისხლს გადასცემს ან კარდი-
 ნალურ, ან ლეიძლის კარის ვენას.

მეორე ტიპის საცურავი ბუშტი გააჩნიათ ორგვარ-
 სუნთქვიან, მრავალფარფლიან და ფუნჯფარფლიან თევზებს (Dip-

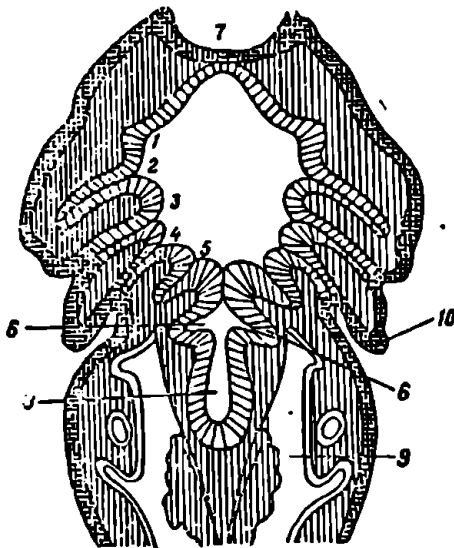
noi, Polypteri, Crossopterygii). ამ თევზების ბუშტი, ჩვეულებრივ, ლუწია და საერთო ხერხელით იხსნება საყლაპავის წინა ნაწილის ვენტრალურ კედელზე. ეს ხერხელი საკუთარი მუსკულატურითაა აღჭურვილი. ბუშტის კედლები, აგრეთვე მდიდარია კაპილარული წნულებით და, რაც განსაკუთრებითაა საყურადღებო, გლუვი კი არაა, არამედ, ამფიბიების ფილტვების მსგავსად, დაუჯოჯული დანაოჭებული რელიეფით ხასიათდება. თუ მხედველობაში მივიღებთ იმას, რომ ასეთი ბუშტის მქონე თევზები თხელი, მდორე წყლის მობინადრენი არიან და, ანრიგად, ჰიდროსტატიკულ აპარატს არ საჭიროებენ, აშკარა იქნება, რომ ეს ორგანო, ძირითადად, სუნთქვის დამატებითი ორგანოს ფუნქციას უნდა ასრულებდეს. ეს ასეცაა: წყლის ამოშრობისას ეს თევზები, ძირითადად, სწორედ საცურავ ბუშტში მოხვედრილი ჰაერით სუნთქავენ. ექსპერიმენტულად იქნა დადასტურებული, რომ წყალში ენგბადის დეფიციტის დროს სალაცუჩე არტერიებით საცურავ ბუშტში აღდგენილი სისხლი მიდის, იქიდან კი ვენებს დაეანგული სისხლი გულში მიაქვთ. მაშინ კი, როცა წყალში ენგბადის მოცულობა დიდია, საქმე პირიქითაა. თუ ამას დავემატებთ, რომ ამ თევზების საცურავი ბუშტი ვენტრალურ მეზენტერიუმში ვითარდება და, რაც ძალიან მნიშვნელოვანია, სისხლს IV სალაცუჩე რკალის ტოტიდან ღებულობს, მოხმარებულ სისხლს კი გულს (ვენურ უბეს) ან გულში მიმავალ ლეიძლის ვენას აწვდის, სრულიად აშკარა გახდება ის დიდი მსგავსება, რომელიც ლუწ ვენტრალურ საცურავ ბუშტსა და ფილტვებს შორის არსებობს. ცხადია, ის გარემოება, რომ ოთხფეხების (ხმელეთის ხერხემლიანების) წინაპრები სწორედ ასეთი საცურავი



სურ. 92. საცურავი ბუშტები და პირველადი ფილტვები
(მარცხნივ—განივი კრილი, მარჯვნივ—გასწვრივი კრილი).
I. სრულ-ძვლოვანი, II. მთელ-ძვლოვანი, III. ერთორინუსი, IV. ერთფილტვიანი დიპნობი (ცერატოდუსი). V. ორფილტვიანი დიპნობი და პოლიპტერუსები.
1. ნაწლავი, 2. საცურავი ბუშტი, 3. პირველადი ფილტვები.

ბუშტის მკონე თევზებს შორის (ფუნჯფარფლიანებში) გაჩნდნენ, სრულიად გასაგებს ხდის ფილტვების წარმოშობის ამ სურათს.

ძიუხედავად ამისა, ემბრიოლოგიურმა გამოკვლევებმა მანინ მნიშვნელოვანი ცვლილება შეიტანეს ფილტვების გენეზისის გაგებაში. გოეტე² დაადგინა, რომ ამფიბიების ფილტვების ადრეული ნერგი წარმოადგენს ხახის სულ უკანა ნაწილის ჯიბისებრ ვენტროლატერალურ ლუწვ გამონაზარდს და არაფრით განსხვავდება მის წინ მყოფი სალაცუჩე ჯიბეებისაგან. ამ ფაქტის საფუძველზე მ ნ გამოთქვა მოსაზრება, რომ ფილტვები წარმოიშენენ სალაცუჩე პარკების უკანასკნელი წყვილის გარდაქმნისა და პროგრესული განვითარების შედეგად (როგორც გამოარკვეის მაკუშოკმა და შესტაკოვამ, IV სალაცუჩე პარკისა, რომელიც აღარ ეხსნება და ლაყუჩად აღარ უვითარდება უკვე ხუთლაცუჩიან ზვიგენებს). მაგრამ შემდგომმა ემბრიოლოგიურმა გამოკვლევებმა დაადგინეს, რომ ზემოთ განხილული ლუწვი საცურაფი ბუშტიც ამ უკანასკნელი სალაცუჩე ჯიბეების მასალიდან ვითარდება. ამ ფაქტების საფუძველზე შმალჰაუზენს შესაძლებლად მიაჩნია ფილტვების წარმოშობის ორივე თეორიის დაახლოება. იგი თვლის, რომ თავდაპირველად თევზების გარკვეულ ჯგუფს (კროსოპტერიგიების და დიპნოების წინაპრებს) უკანასკნელი სალაცუჩე პარკების რუღიმენტულ ჯიბეებში, რომელთაც სასუნთქაფი ფუნქცია დაკარგული ჰქონდათ, (ეს თევზები თხელ სანაპირო წყლებში ბინადრობდნენ), ჩაყლაპული ჰაერი უგროვდებოდათ. ეს გარკვეულად ხელსაყრელი იყო: ჰაერი ანსუბუქებდა თევზის სხეულს (ჰიდროსტატიკული ფუნქცია) და, რაც მთავარია, წყალსატევის ამოშრობისას სუნთქვის საშუალებას აძლევდა მას (დამატებითი სასუნთქაფი ორგანოს ფუნქცია).



სურ. 9. სალაცუჩე ნაპრალებისა და ფილტვების ნერგები (ამფიბიის ლარვის ფრონტალური კრილი). 1—5. სალაცუჩე ჯიბეები, 6. ფილტვის ნერგი, 7. სტომოდეფი, 8. ხახა, 9. ცელომი, 10. გარეთა ლაყუჩი.

ლად თევზების გარკვეულ ჯგუფს (კროსოპტერიგიების და დიპნოების წინაპრებს) უკანასკნელი სალაცუჩე პარკების რუღიმენტულ ჯიბეებში, რომელთაც სასუნთქაფი ფუნქცია დაკარგული ჰქონდათ, (ეს თევზები თხელ სანაპირო წყლებში ბინადრობდნენ), ჩაყლაპული ჰაერი უგროვდებოდათ. ეს გარკვეულად ხელსაყრელი იყო: ჰაერი ანსუბუქებდა თევზის სხეულს (ჰიდროსტატიკული ფუნქცია) და, რაც მთავარია, წყალსატევის ამოშრობისას სუნთქვის საშუალებას აძლევდა მას (დამატებითი სასუნთქაფი ორგანოს ფუნქცია).

ამის გამო ეს სალახუჩე ჯიბეები პროგრესულად განვითარდნენ და გადაიქცნენ მოზრდილ პარკებად, რომლის კედლებიც სასუნთქავი ფუნქციის შესაბამისად კიდევ უფრო გამდიდრდნენ სისხლ-გამტარი ძარღვებით და დანაოქდნენ. ასეთნაირად ჩამოყალიბდა კროსოპტერიგიების, დიპნოების და აგრეთვე, პოლიპტერუსისებრთა ლუწი საცურავი ბუშტი, რომელიც, ამრიგად, ნამდვილ საცურავ ბუშტს (ჰიდროსტატიკულ ორგანოს) არასოდეს არ წარმოადგენდა, თავიდანვე გაჩნდა როგორც დამატებითი სასუნთქავი ორგანო და ხშირად სამართლიანად იწოდება ხოლმე „პირველად ფილტვებად“. ამ ორგანოს ფილოგენეზის ასეთი სურათის ფრიად საინტერესო დადასტურებაა ისიც, რომ ინდოურ ლოქოს (*Saccobranchnus*) პირველი სალახუჩე ნაპრალის დორსალურ ნაწილში უვითარდება დამატებითი სასუნთქავი პარკები, რომლებიც მთელი სხეულის გასწვრივ გასდევნენ მუცლის ღრუში. ეს პარკებიც სალახუჩე არტერიებიდან ლებულობენ სისხლს. საცურავ ბუშტს („პირველადს ფილტვებს“) ცხოველის საცხოვრებლად გამოსვლისას უკვე შეეძლო ფილტვების (უხადია, ფრიად პრიმიტიულის) როლის შესრულება. უნდა აღინიშნოს, რომ მკვლევართა მთელი რიგი დღემდე მაინც გოეტეს აზრს იზიარებს და ლუწ საცურავ ბუშტს და ფილტვებს თვლის დამოუკიდებელ ორგანოებად, რომლებიც ერთი და იგივე მასალის (სალახუჩე პარკების) დივერგენტული განვითარების შედეგია.

საყურადღებოა, რომ ვასნეცოვის გამოკვლევებით ნამდვილი საცურავი ბუშტიც (პირველი ტიპისა) უკანასკნელი სალახუჩე ჯიბის კედლიდან ვითარდება: ოღონდ მისი დორსალური ნაწილიდან (უნდა გვახსოვდეს, რომ ლუწი ბუშტი და ფილტვები ვენტრალური ნაწილიდან ვითარდებიან). ამავე დროს, საფიქრებელია, რომ მისი თავდაპირველი ფუნქცია აგრეთვე დამატებითი სასუნთქავი ორგანოს როლის შესრულება იყო და, ამრიგად, ჰიდროსტატიკულ ორგანოდ იგი მეორეულად იქცა. ყოველ შემთხვევაში, მას ფილტვებთან და მათ „წინაპართან“—ვენტრალურ ლუწ საცურავ ბუშტთან გენეზისური კავშირი არასოდეს არა ჰქონია.

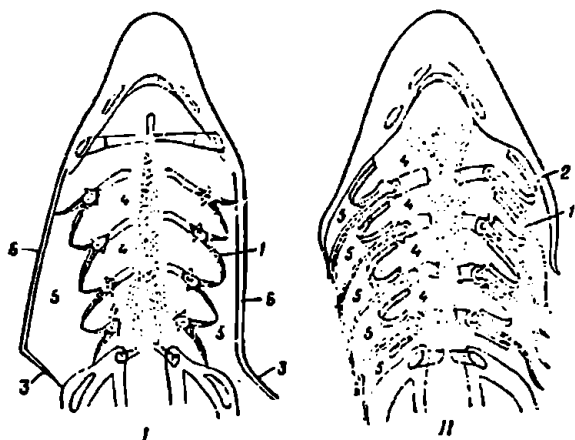
§ 27. ხუნთვების შექმნის ევოლუცია

ხერხემლიანების ევოლუციის პროცესში საარსებო გარემოს პირობები ხშირად უაღრესად მკვეთრად იცვლებოდა. ახალი გარემოსადმი ადაპტაციისას ხდებოდა მთელი ორგანიზმის შეცვლა, რაც ცალკეული ორგანოების და ორგანოთა სისტემის შეტანაკლებად ძლიერი გარდაქმნით გამოიხატებოდა. სუნთქვითი ფუნქცია

ერთი იმ სასიცოცხლოდ აუცილებელი ფუნქციათაგანია, რომლებიც გარემოს პირობების შეცვლისას გარდაქმნას განიცდის. ამიტომაც, გადაქარბებული არ იქნება, თუ ვიტყვით, რომ არც ერთი ფუნქციის შესასრულებლად არ ვითარდება ისეთი მრავალფეროვნება პროვიზორული დამატებითი სისტემებისა, როგორც სუნთქვითი ფუნქციის შესასრულებლად, იქნება ეს ევოლუციისა თუ ინდივიდუალური განვითარების პროცესში. როგორც ვიცით, ხერხემლიანების ევოლუციაში მთავარი სასუნთქავი ორგანოების როლს ჯერ ლაყურები ასრულებენ, შემდეგ კი—ფილტვები. ჩვენ ვიცით, აგრეთვე, რომ ლაყურებიც და ფილტვებიც, თავთავისი მხრიდან, ფრიალ განსხვავებულადაა დიფერენცირებული სხვადასხვა ცხოველებში. მაგრამ ლაყურების თუ ფილტვების სტრუქტურული გარდაქმნები სუნთქვითი ფუნქციის ევოლუციის მხოლოდ ფრაგმენტია. ევოლუციაში სუნთქვითი ფუნქციის შეცვლა მთელი სასუნთქავი მექანიზმის, სუნთქვის მთელი დინამიკის გარდაქმნას განაპირობებს. სუნთქვის დინამიკა და სასუნთქავი მექანიზმი, ძირითადად, იმ მოძრაობების ერთობლიობას გულისხმობს, რომლებიც უზრუნველყოფენ სუნთქვითი პროცესებისათვის აუცილებელი მასალის (ენაგზადით მდიდარი წყლის თუ ჰაერის) მიწოდებას სასუნთქავ ორგანოში და იქიდან კი ნახშირორჟანგით მდიდარი უვარგისი ჰაერის ან წყლის გარეთ გამოძევებას. იმის მიუხედავად, რომ ცალკეულ ხერხემლიანებში სუნთქვითი მექანიზმი მეტნაკლებად განსხვავებული შეიძლება იყოს, შესაძლებელი ხდება ერთმანეთისაგან განვასხვავოთ სუნთქვის სამი მთავარი ტიპი: იქთიოიდური, ზაეროიდული და თეროიდული.

იქთიოიდური (თევზური) ტიპის სუნთქვა დამახასიათებელია თევზებისა და ამფიბიებისათვის. სუნთქვის ამ ტიპში მთავარია პირხახისეული მექანიზმი, რომელიც ჰიპობრანქიალური მუსკულატურის ან მისი ჰომოლოგიური ენისქვეშა კუნთების მოქმედებით ხორციელდება. თევზების სუნთქვითი აქტის ზოგადი სურათი ასეთია: შესუნთქვისას (ასპირაციისას) თევზი განზე გასწევს სალაყურე რკალებს და ხახის გაფართოებით აღიდებს სალაყურე ღრუს; ამავე დროს, პირი ფართოდ იღება და წყალი პირიდან სალაყურე ღრუში შედის. ამოსუნთქვა (ექსპირაცია) ხდება პირის მკიდროდ დახურვით და ხახის შევიწროვებით, რის გამოც, წყალი გაიწურება სალაყურე ფურცლებში და სალაყურე ნაპრალით გარეთ გამოდის. ზოგ თევზებში მნიშვნელოვან როლს ასრულებს, აგრეთვე, სალაყურე სიფრიფანა ან აპი (membrana branchiostega). შესუნთქვისას იკუმშება *sternohyoideus*, რომელიც ჰიოიდური რკალიდან მხრის სარტყლისკენ მიიმართება, რაც აღებს პირს და აფართოებს პირის ღრუს. ამას-

თანავე, ხდება სალაცუჩე სარქველის განზე გაწევა, მაგრამ სალაცუჩე ნაპრალი არ იღება, რადგანაც თხელი ბრანქიოსტეგალური მემბრანა, რომელსაც გარედან წყალი აწევა, მიკრული რჩება სხეულის ზედაპირზე. ცხადია, ასეთ პირობებში სალაცუჩე ღრუში წნევა ნაკლები ხდება, ვიდრე პირის ღრუში, სადაც წყალი შედის, რის გამოც, წყალი აქ შეიწოვება (მეისრუტება) სალაცუჩე ფურცლების ცხავეში გავლით. როგორც კი სალაცუჩე ღრუ წყლით აივსება და წნევა მასში—პირის ღრუში და გარეთ—გათანაბრდება, ბრანქიოსტეგალური მემბრანა სცილდება სხეულის კედელს და სალაცუჩე ნაპრალი იღება. ამასთან, ყბის ამწევი კუნთი (*m. adductor mandibulae*) ხურავს პირს, ნიკაპ-ენისქევა კუნთი კი (*m. ge-*



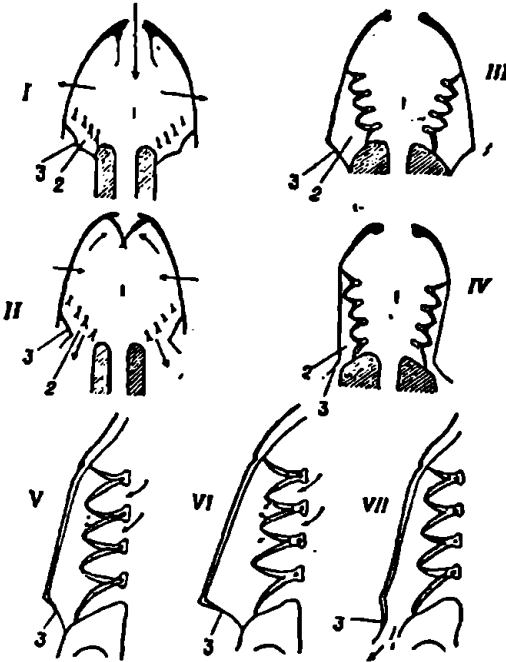
სურ. 92. ძელოვანი (I) და ხრტილოვანი (II) თევზის სუნთქვის შექანიზმი

(მარცხენა ნახევარი შესუნთქვისას, მარჯვენა ნახევარი ამოსუნთქვისას)

1. ლაცუჩის ფურცლები, 2. ჰოიდური სარქველი, 3. სარქელის აკი, 4. პირხაზის ღრუი; 5. სალაცუჩე (გარეთა) ღრუ, 6. სალაცუჩე სარქველი.

niohyoideus) ენისქევა რკალს ასწევს. ყველაფერი ეს განაპირობებს წყლის გამოსვლას გარეთ სალაცუჩე ღრუდან. უდიდეს როლს წყლის თავისებურ გატარებაში ასრულებს თვით ლაცუჩის ფურცლების სტრუქტურა. ამგამად საყოველთაოდ აღიარებული თეორია, რომელიც ვოსკობოინიკოვს ეკუთვნის, სუნთქვის მექანიზმში ლაცუჩის ფურცლების მონაწილეობას ასე წარმოგვიდგენს: შესუნთქვისას ფურცლები გაიშლებიან იმდენად, რომ ერთი რკალის ერთი მწკრივის ფურცელი თავისი წვეროთი ეხება მეორე რკალის ერთი მწკრივის ფურცელს, რითაც, ცხადია, ყოველი სალაცუჩე ნაპრალი ფურცლებისაგან შექმნილი ცხავით დახურული აღმოჩნდება. ამო-

სუნთქვისას ეს ცხავი წყლის გასვლას ხახიდან სალაყურე ღრუში ხელს უშლის. სწორედ ამიტომ იქმნება იქ გაიშვიათება და წნევის დაცემა. ეს ხელსაყრელი იმიტომაა, რომ, როცა წნევის დაცემის გამო წყალი გაეონავს ამ ცხავში, იგი ლაყურის ფურცლების ყველა უწვრილეს ტოტებს შეეხება, რაც, ცხადია, ზრდის სასუნთქვე ზედაპირს. ამრიგად, აქ თვით სალაყურე ფურცლებს სუნთქვის აქტში აქტიური როლი ენიჭება. როგორც ვხედავთ,



სურ. 93. თევზების სუნთქვის მექანიზმი

I და II. ძველი სქემა; III და IV. სალაყურე სარკველს და ცხავის მუშაობის სქემა; V, VI და VII. შემსრუტავი სალაყურე სარკველის მუშაობის სხვადასხვა ფაზები.

1. პირის ღრუ და სალაყურე ღრუ, 2. ლაყურის ირგვლივი ღრუ, 3. სალაყურე სარკველის აპი.

ხასიათებელი ნიშანი ისაა, რომ ყველა (შესუნთქვაც, ამოსუნთქვაც) პირხახულია, ე. ი. ჰიპობრანქიალური მუსკულატურის მეშვეობით ხორციელდება.

იქთიოიდურ ტიპს უნდა მიეკუთვნოს ამ ფიზიოლოგიის სასუნთქვე მექანიზმიც, რადგანაც სუნთქვითი მოძრაობები აქაც, ძი-

თევზების სასუნთქვე მექანიზმი მოკმედებს როგორც ტუმბო. თანაც, აქ ორი ტიპის ტუმბოსთან გვაქვს საქმე: პირის აპარატი და ჰიპობრანქიალური მუსკულატურა მოკმედებს საკირხნი ტუმბოს პრინციპით; ბრანქიოსტეგალური მემბრანა და სალაყურე ფურცლები კი—შემწოვი ტუმბოს პრინციპით. ხრტილოვან თევზებში (რომელთაც საერთო სალაყურე ღრუ და საერთო სალაყურე სიფრიფანაც არ გააჩნიათ), ცხადია, საკირხნი ტუმბოს პრინციპი პრევალირებს, ძვლოვან თევზებში კი—შემწოვი ტუმბოსი. როგორც ვნახეთ, თევზების სუნთქვითი დინამიკის მთავარი დამასასუნთქვე მოძრაობა

რითადად, პირხახის მუსკულატურით ხორციელდება. ამფიბიები ასპირაციას ახდენენ ისევ მკერდ-ენისქვეშა კუნთის (m. sternocleidens) შეკუმშვით, რაც პირხახის ფსკერის ქვემოთ დაშვებას განაპირობებს. ხმელეთის ხერხემლიანების დამახასიათებელი ახალი ფაზა—ინსპირაცია (ჩასუნთქვა), რომლის დროსაც ატმოსფერული შესუნთქული ჰაერი პირხახის ღრუდან თვით ფილტვებში ჩაიპირხნება, აგრეთვე, პირხახის (ენისქვეშა) მუსკულატურის შეკუმშვით ხორციელდება; ყბათაშორისი ძვლების სპეციალური ვერტიკალური მორჩებით შექმნილი სარქველები ხურავენ ნესტოებს, ენისქვეშა მუსკულატურა იკუმშება, ავიწროებს პირხახის ღრუს და ჰაერი ჩაიდენება ფილტვებში. საყურადღებოა, რომ ჩასუნთქვის აქტი თავისი მექანიზმით აქ, არსებითად, თევზების ექსპირაციის (ამოსუნთქვის) ფაზას შეესაბამება. როგორც ვხედავთ, სუნთქვითი აქტის პირველი ორი ფაზა—ასპირაცია და ინსპირაცია—სრულიად იქთიოიდური ტიპისაა. თევზებთან შედარებით, ამფიბიების სუნთქვის მექანიზმში ახალია ექსპირაციის ფაზა. იგი ხორციელდება მუცლის მუსკულატურის შეკუმშვით, რის შედეგადაც ფილტვებიდან ჰაერის უკანვე, პირხახაში, გამოჰირხვნა ხდება. ამრიგად, პირველადი ხმელეთის ხერხემლიანების თევზისებრ წინაპრებს უკვე კჭონდათ საჰაერო სუნთქვისათვის საჭირო სავენტილაციო აპარატი (პიპობრანქიალური და ბრანქიალური მუსკულატურა), რომელიც ამფიბიებს შესუნთქვისა და ჩასუნთქვის ფაზაში თითქმის უცვლელად შერჩათ. ექსპირაციის ახალი ფაზის მექანიზმიც, მუცლის მუსკულატურის სახით (რომელმაც აქ უკვე დაკარგა ლოკომოტორული ფუნქცია), ამფიბიებმა, აგრეთვე, მზად მიიღეს თევზებისაგან. შემდგომი ევოლუციის პროცესში სახმელეთო სუნთქვის ორგანოების გასრულყოფილება ხდება, რასაც სუნთქვის მექანიზმის გართულება მოსდევს. ამას ჩვენ უკულო ამფიბიებში ვხედავთ. პირხახის ინსპირატორული მოქმედება მაქსიმუმს აღწევს, გარდა ზემოთ აღწერილი სასუნთქავი ნოძრაობებისა, აქ ჩნდება, აგრეთვე, პირხახის ფსკერის ოსცილაციური მოძრაობები (მთავარ ასპირაციასა და ექსპირაციას შორის დროის შუალედში), რითაც წყლის გამუდმებული ცვლაა უზრუნველყოფილი პირხახაში, რომლის ეპითელიც სუნთქვაში მონაწილეობს. ასპირაციულ-ინსპირაციული მოქმედების პარალელურად ძლიერდება მუცლის მუსკულატურის ექსპირაციული ფუნქციაც. მიუხედავად ამისა, ამფიბიების სუნთქვაში მთავარ ფაზად მუდამ ასპირაციულ-ინსპირაციული ფაზა რჩება, რომელიც პირხახის მოქმედებით ხორციელდება და, ამრიგად, ამფიბიების სუნთქვა იქთიოიდური ტიპის ფარგლიდან არ გაპოლის. მოტორიკის შესაბამისად, ამფიბიებს ფილტვებიც ფრიად

სუსტად აქვთ დიფერენცირებული. მეტად საყურადღებოა, რომ მათ ჯერ კიდევ საგრძნობლად შენარჩუნებული აქვთ პილროსტატიკული ორგანოს ფუნქცია (ფილტვებამოცლილი ამფიბიები არ იღუპებიან, მაგრამ ცურვის უნარს კი ჰკარგავენ). უმდაბლესი ფორმების გლუკეიდლიანი ფილტვები არც აღნაგობით და არც ფუნქციით, არსებითად, არაფრით განსხვავდებიან თევზების საცურავე ბუშტისაგან. უმრავლესობას ფილტვები სუსტად დაუჯრული პარკებით აქვთ წარმოდგენილი. უფრო მაღლა მდგომ ფორმებს კი, უფრო მეტად ადაპტირებულთ, ხმელეთის პირობებისადმი (გომბეშობი), ფილტვების შიდა ზედაპირზე ნაოქების და ტიხრების სისტემაჲ გააჩნიათ.

სუნთქვითი მოტორიკის მეორე, უფრო მაღალი ტიპი ახასიათებს რეპტილიებს, რის გამოც მას ზაეროიდულს (ანუ ხვითქურს) უწოდებენ. მათი სუნთქვის მექანიზმი ნეკნურია. აქ სუნთქვის მთავარი, აქტიური ფაზა ექსპირაციაა, რომელიც ხორციელდება მკერდის ყაფაზის შეკუმშვით და ფილტვებიდან ჰაერის გარეთ გამოდენით. გულმკერდის შევიწროვება ხდება ნეკნთშორისი კუნთების შეკუმშვის გზით. ამრიგად, ექსპირაციის ფაზას, არსებითად, იგივე მექანიზმი ემახურება, რომელიც ამფიბიებში იყო: ნეკნთშორისი კუნთები ტანის მუსკულატურის სპეციალიზებული ნაწილია. ეს მუსკულატურა ისევე, როგორც ამფიბიებში, ინსპირაციაში სოულებით არ მონაწილეობს. ამრიგად, ექსპირაციის ფუნქცია ტანის რესპირატორული მუსკულატურის უძველესი ფუნქციაა; ინსპირატორული ფაზა კი, რომელიც აქ ამფიბიების ასპირაციის და ინსპირაციის ფაზას ერთად შეესაბამება (შესუნთქვა და ჩასუნთქვა ერთად ხდება) პასიური ფაზა და ხორციელდება თვით ნეკნების ელასტიკურობის გამო, როგორც ექსპირაციის შედეგი. თევზური ტიპის ინსპირაციულ-ასპირაციული მექანიზმი რეპტილიებში სრულიად გამქრალა. შესაბამისი პროგრესი განიცადა ფილტვის სტრუქტურაშიც. ქვეწარმავლებს საკმაოდ კარგად აქვთ განვითარებული უჯროვანი ზედაპირი, ფილტვის ღრუ საკმაოდაა ამოვსებული ტიხრების სისტემით და ღრუბლოვანი ხასიათისაა. უმაღლეს ფორმებს კი საკმაოდ კომპაქტური ფილტვები აქვთ. მხოლოდ ჰატიერიის ფილტვები გვანან აგებულიებით ამფიბიებისას. ქვეწარმავლების, კერძოდ, ხელიკისებრთა, სუნთქვითი აქტის საინტერესო თავისებურება კიდევ ისაა, რომ მასში მხოლოდ წინა ნეკნები მონაწილეობენ აქტიურად, რასაც შეესაბამება ფილტვების პარენქიმის უკეთესი დიფერენცირებულობა სწორედ მის წინა განყოფილებაში. რეპტილიების რესპირაციის ნეკნური ტიპი ამფიბიების პირხახული ტიპისგანაა წარმოშობილი.

ევოლუციის ამ პროცესს შუქს ჰყენს ზოგიერთი ნამარხი სტეგო-
ცეფალების (ბატრაქოზაურების) თავისებურებები. ამ ცხოვე-
ლებს ამფიბიებსა და რეპტილიებს შორის გარდამავალი ნიშნები
გააჩნდათ, და, მათ შორის, ახასიათებდათ როგორც პირხაბული
(იქთიოიდური), ისე ნეკნური (ზავროიდული) სუნთქვის მექანიზმი.
ევოლუციის პროცესში ხდებოდა სუნთქვის აქტში ნეკნების თან-
დათან ჩათრევა: მასში თავდაპირველად კისრის წინა ნეკნები მონა-
წილეობდნენ. კისრის პროგრესულ განვითარებასა და მხრის სარ-
ტყლის თანდათან უკან გადაადგილებასთან ერთად, ეს ფუნქცია
ჯერ კისრის უკანა ნეკნებზე გადავიდა, მერე კი—მკერდის წინა
ნეკნებზე, ხოლო კისრის ნეკნები რედუცირდნენ.

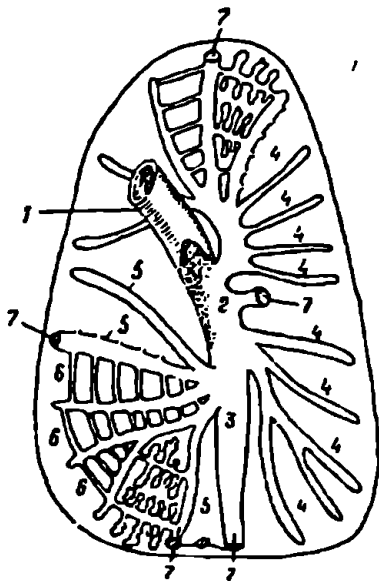
სუნთქვის ამოვე ტიპს უნდა მიეკუთვნოს ფრინველების
სუნთქვა. მაგრამ მათ ზავროიდული ნეკნური სუნთქვა უალრესად
დაჩრდილული აქვთ იმ სპეციფიკური, უკიდურესად თავისებური
სასუნთქავი მექანიზმით, რომელიც ფრენისას დამატაციისას
ჩამოყალიბებულა. ფრენასთან დაკავშირებით, ფრინველებს ფილტვე-
ბი უალრესად კომპაქტურ, შედარებით ძალიან მცირე ზომის არა-
ელასტაქურ ორგანოებად ქცევიათ, რომლებიც უძრავადაა ხერხე-
მალსა და ნეკნების დორსალურ ნაწილზე მიკრული. დაკნინებუ-
ლია ნეკნური სუნთქვითი მოტორიკაც და სუნთქვის სიხშირე
ფრიად დაბალია (4—6 სუნთქვა წუთში). ეს თავისებურებები სრუ-
ლიად გასაგებია: ფრინველების ორგანიზმში საერთოდ აშკარადაა
გამოხატული ტენდენცია ყველა ორგანოს მაქსიმალური კონ-
ცენტრაციისა და გაკომპაქტურებისა, რასაც სხეულის სიმძიმის
ცენტრის ზუსტი ცენტრალიზაცია მოყვება. ამოვე დროს, სრულიად
ცხადია, რომ ფრენით მოძრაობებთან ერთად ინტენსიური სუნთქ-
ვითი მოძრაობების შესრულება ცხოველისათვის უკიდურესად
დიდი დატვირთვა იქნებოდა. ამითაა განპირობებული სუნთქვითი
მოძრაობების გაიშვითება. მაგრამ ისიც სრულიად უუკვოა, რომ
ასეთი სუნთქვითი დინამიკა ვერ დააკმაყოფილებდა უალრესად
დიდი ინტენსიურობის ნივთიერებათა მიმოცვლის მქონე ფრინვე-
ლების მოთხოვნილებას ენგზადის მიმართ: ფრენის პროცესისათ-
ვის უდიდესი კუნთოვანი ენერგიაა საჭირო. მართლაც, ევოლუციის
პროცესში ფრინველებს გამოუმუშავდა ისეთი სასუნთქავი მექანიზ-
მი, რომელიც, ერთი მხრით, უზრუნველყოფს ფილტვების განუწყვე-
ტელ ინტენსიურ ვენტილაციას, მეორე მხრით კი განაპირობებს მაქ-
სიმალურ ეკონომიას კუნთოვანი ენერგიისას, რამდენადაც სუნთქვი-
თი მოძრაობების როლს აქ იგივე ფრენითი მოძრაობები ასრულებენ.

იმისათვის, რომ ფრინველების სუნთქვითი მექანიზმი გასაგები
იყოს, მოკლედ უნდა გავეცნოთ ფრინველების ფილტვების სტრუქ-

ტურულ თავისებურებებს. ფრინველის თვითეულ ფილტვში მთავარი ბრონქი შედის. იგი ჯერ ფართოედება ვესტიბულუმად და მერე კი ისევ შევიწროებული მეზობრონქის სახით გამსქვალავს ფილტვს კაუდალურ ბოლომდე. გზადაგზა მას გამოეშტობებიან მეორეული ბრონქები: დორსალური მხრით—დორსობრონქები (ექტობრონქები) და ვენტრალური მხრით—ვენტრობრონქები (ენტობრონქები). დორსობრონქები და ვენტრობრონქები ერთმანეთს უკავშირდებიან პარაბრონქებით. პარაბრონქებიდან იწყება მრავალრიცხოვანი ბრონქიოლები; ისინი ურთულესად დატოტვის გზით ქმნიან ტერმინალურ უწვრილეს საჰაერო კაპილარებს, რომლებიც ფრინველებში ალვეოლებს ენაცვლებიან. ამ საჰაერო კაპილარებს გარს ეხვევა უამრავი სისხლგამტარი კაპილარები. სწორედ აქ ხდება გაზთა მიმოცვლა საჰაერო კაპილარებსა და სისხლგამტარ კაპილარებს შორის. დღესაც არაა დადგენილი, აქვთ საკუთარი კედელი საჰაერო კაპილარებს, თუ სასუნთქავე ეპითელის ფუნქციას სისხლგამტარი კაპილარების ენდოთელი ასრულებს. გარდა ამისა, თვით მეზობრონქი და ზოგი მეორეული ბრონქები გამსქვალავენ ფილტვს და გრძელდებიან თხელკედლიან, მეტნაკლებად ვრცელ საჰაერო პარკებად. მეზობრონქი გრძელდება მუცლის პარკებად. ვენტრობრონქები - წინა საჰაერო პარკებად, (კისრის, ლავიწისა ანუ ილიისა და ლავიწშუა), დორსობრონქები—უკანა პარკებად (მკერდუკანად). უკანა საჰაერო პარკებიდან ჰაერი ამავე ბრონქებს უბრუნდება სპეციალური საკობრონქებით. პარკები გრძელდებიან ვიწრო ტოტებად, რომლებიც ძვლებში (უმათერესად კიდურების ძვლებში) და, აგრეთვე, კანქვეშა შემაერთებელ ქსოვილში შედიან. საჰაერო პარკები კანქვეშ ძლიერ აქვთ განვითარებული ვარხვებს, ზოგ თუთიყუშს, ფლამინგოს და სხვებს, ძვლებში კი—სხვადასხვა დიდ ფრინველებს (ძერა, ვარხვი, ალბატროსი და სხვა). საჰაერო პარკების ტვეადობა ფრიად განსხვავებულია სხვადასხვა ფრინველებში; საყურადღებოა, რომ პინგვინებს ძვლების პნევმატიზაცია არ ახასიათებს. საჰაერო ბუშტებს უაღრესად დიდი ადაპტიური მნიშვნელობა აქვთ. უპირველესად, ასეთი ვრცელი საჰაერო ღრუების არსებობა სხეულში ძლიერ ამცირებს მის ხვედრით წონას და, ამრიგად, საჰაერო ბუშტები აეროსტატიკულ როლს ასრულებენ (მყვინთავ, მცურავ ფრინველებში კი ჰიდროსტატიკულსაც). ამავე ღროს, საჰაერო პარკები გარს ეკვრიან სხვადასხვა შინაგან ორგანოებს და საგრძნობლად ამცირებენ სითბოს დაკარგვას როგორც იზოლატორები. გარდა ამისა,

როგორც ვნახავთ, საჭაერო ბუშტები წარმოადგენენ სასუნთქავი ჰაერის რეზერვუარებს, რასაც იმ მხოვიაც აქვს მნიშვნელობა, რომ ფილტვებში მოხვედრილი ჰაერი საკმაოდ თბება (გარედან შესული ცივი ჰაერი შეერევა პარკიდან შემოსულ თბილ ჰაერს). დასასრულ, უდიდესი მნიშვნელობა აქვთ მათ სასუნთქავი მექანიზმისათვის.

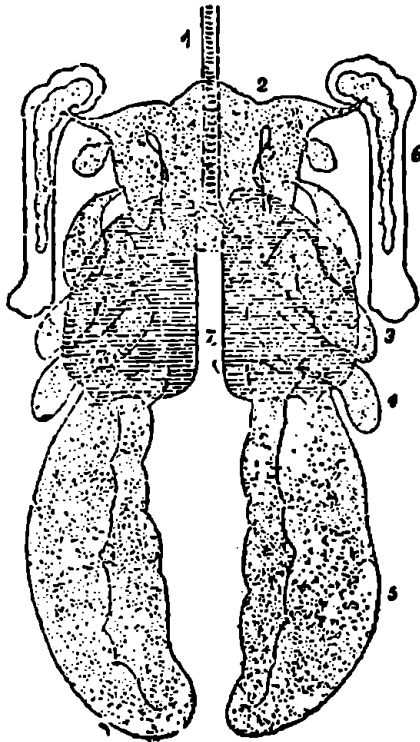
ფრენისას ნეკნური სასუნთქავი მექანიზმი არ მოქმედებს. სუნთქვითი მოძრაობების როლს აქ ფრენითი მოძრაობები ასრულებენ. ფრთის დაქნევისას მისი მამოძრავებელი კუნთები აწვებიან საჭაერო პარკებს და კუმშავენ მათ, რის შედეგად პარკები ჰაერისაგან იცლებიან. ფრთის აქნევისას პარკები განივრდებიან და ივსებიან ჰაერით. იმის შესახებ, თუ როგორ როლს ასრულებენ სუნთქვაში წინა და უკანა პარკები, რამდენიმე თეორია არსებობს. მათგან განსაკუთრებით პოპულარულია ბრანდის თეორია, რომლის თანახმადაც წინა და უკანა პარკები ანტაგონისტურნი არიან: წინა პარკები საექსპირაციოა, უკანა პარკები კი—საინსპირაციო. გარედან შესული ჰაერი (დაეზგული), შედის რა ფილტვებში, იჭრება როგორც თვით ფილტვის სასუნთქ გზებში, ისე პარკებშიც (ბრონქების გამსქვალაფობის გამო). აირველ რიგში იგი, იმის გამო, რომ მეზობრონქი ყველა ბრონქებზე ფართოა, ავსებს აბლომინალურ და, აგრეთვე, მკერდუკანა პარკებს (ე. ი. საერთოდ უკანა პარკებს). საფრენი მუსკულატურა ფრთის მოქნევისას აწვება და კუმშავს წინა პარკებს (მათი ტოპოგრაფიის გამო), საიდანაც ჰაერი გამოიღვენება მეზობრონქში (ვენტრობრონქებით) და იქიდან კი გარეთ. წინა პარკების გაფართოებისას (როცა კუნთები მათ აღარ აწვებიან), იმავე ვენტრობრონქებით ჰაერი (უკვე მოხმარებული) ფილტვებიდან ამ წინა პარკებში შეისრუტება, ხოლო თვით ფილტვებში,



სურ. 94. ფრინველის ფილტვის სქემა

1. ბრონქი, 2. ვესტიბულუმი, 3. მეზობრონქი, 4. ვენტრობრონქები, 5. ექტობრონქები, 6. პარაბრონქები, 7. საჭაერო პარკების ხვრელები.

აქ წინეის დაცემის გამო, საკობრონქებით უკანა პარკებიდან ხდება სუფთა ჰაერის შესრუტვა. ამრიგად, წინა პარკებს ფილტვებიდან მოამარებული ჰაერი გამოაქვთ გარეთ, უკანა პარკები კი ფილტვებს სუფთა ჰაერს აწვდიან. მაგრამ აქტიური როლი მაინც მხოლოდ წინა პარკებს აქვთ, რადგანაც უკანა პარკებიდან ფილტვში ჰაერის შესვლაც ისევ წინა პარკების შეკუმშვა-გაფართოებითაა გამოწვეული. ბრანდესის მოსაზრებას



სურ. 95. საჭაერო პარკები

1. ტრაქეა; 2. ლავიწვეშა პარკი; 3. მკერდის წინა პარკები; 4. მკერდის უკანა პარკები; 5. მუცლის პარკები; 6. საჭაერო პარკის ტოტი მხრის ძვალში; 7. ფილტვები.

ადასტურებს წინა და უკანა პარკების გაზების შედარებითი ანალიზი: წინა პარკებში ნახშირორჟანგის შეცულობა ორჯერ და უფრო მეტჯერ სკარბობს უკანა პარკებისას. ბრანდესის თეორიის საწინააღმდეგო აზრს ემბრობა დოტერვაიხი, რომელიც ამტკიცებს, რომ წინა და უკანა პარკები ანტაგონისტები არ არიან და, რომ, ისინი სინქრონულად მოქმედებენ: ჩასუნთქვისას ერთდროულად ივსებიან და ამოსუნთქვისას კი—იკლებიან. ერთი სიტყვით, როგორც არ უნდა იყოს პარკების ურთიერთდამოკიდებულება, ცხადი ისაა, რომ ფრინველის ფილტვები, ყველა სხვა ხერხემლიანთაგან განსხვავებით, სასუნთქავე ჰაერს დებულობენ როგორც ჩასუნთქვის დროს (გარედან), ისე ამოსუნთქვისას (საჭაერო პარკებიდან). ფრინველების ამ თავისებურებას ორმაგ

სუნთქვას უწოდებენ და იგი უზრუნველყოფს ინტენსიურ გაზთა ცვლას, რითაც კომპენსირდება ფილტვების შედარებით მცირე ელასტიკურობა და საკუთრივ სასუნთქი (ნეკნური) მოტორიკის უკმარობა.

წამყვანი მნიშვნელობა ენიჭება საპაერო პარკებს წყალში მყვინთავი ფრინველებისთვისაც. ღოტერვაიხმა დაადგინა, რომ ფეხების და ფრთების ცურვითი რითმული მოძრაობების შედეგად ხდება ხან წინა და ხან უკანა საპაერო პარკების გაფართოება-შეკუმშვა, რის წყალობითაც ფილტვებში ხდება განუწყვეტლივ ჰაერის ცირკულაცია მანამ, სანამ მთელი ეანგზადი მოიძარება. ამრიგად, ჩვენ ვხედავთ, რომ სპეციფიკურ ლოკომოციასთან დაკავშირებით, ფრინველებს გამოუმუშავებიათ სრულიად თავისებური სასუნთქავი მექანიზმი, რომლის მსგავსიც კი არაფერი აქვთ სხვა ცხოველებს. მაგრამ სუნთქვითი დინამიკის ტიპი მათ მიანიჭ რეპტილიური (ზავროიდული) აქვთ, რომელიც ნეკნების მოქმედებით ხორციელდება. ნეკნთშორისი კუნთების შეკუმშვით ხდება მკერდის ძელის მიახლოება ხერხემალთან, რასაც ამოსუნთქვა მოჰყვება. ხოლო ნეკნების ელასტიკურობის გამო მკერდის ძვალი ძირს ეშვება, რაც ჩასუნთქვას განაპირობებს.

პრინციპულად სხვა ტიპის სუნთქვა ახასიათებს ძუძუმწოვრებს. მათი სუნთქვის ტიპი ნეკნურ-დიაფრაგმულია და მას თეროიდულს (ძუძუმწოვრულს) უწოდებენ. ამ ტიპის თავისებურება, უპირველესად, დიაფრაგმის არსებობითაა განპირობებული. დიაფრაგმა ცხოველთა ამ ჯგუფის რესპირატორული მოტორიკის ერთ-ერთი უმთავოესი კომპონენტია. მაგრამ თვით ნეკნური სუნთქვის ხასიათი ამ ცხოველებში პრინციპულად განსხვავდება რეპტილიების ზავროიდული ნეკნური სუნთქვისაგან. აქ იგი აქტიურად ინსპირატორულია. ვინაიდან ინსპირაციის ფაზა ნეკნების სასუნთქავ მოძრაობებში მთავარია და წამყვანი, ძუძუმწოვრების გულმკერდზე დიფერენცირდება გრძელი და მოკლე ინსპირატორული კუნთების მძლავრი ჯგუფი (ნეკნთშორისი კუნთები). საექსპირაციო კუნთები კი მკერდის მიდამოდან გადაადგილდა მუცლის კედლის მიდამოში. ამის შედეგად, ძუძუმწოვრების მთელი ტანის მუსკულატურა იყოფა ორ, ფუნქციონალურად ანტაგონისტურ ჯგუფად: უფრო მეტად ინსპირატორული გულმკერდის მუსკულატურად და მუცლის კედლის ექსპირატორულ მუსკულატურად. თუ რეპტილიების სუნთქვის აქტში მონაწილეობდა მხოლოდ ტანის სულ წინა ნაწილი, ძუძუმწოვრებში ტანის მთელი კედელი რესპირატორული ხდება, სუნთქვითს მოძრაობაში მონაწილეობენ სასუნთქავი კუნთები, ნეკნები, პლევრალური პარკები. დიდი მნიშვნელობა აქვს, აგრეთვე, თვით ფილტვის ქსოვილის ელასტიკურობას. გარეთა ნეკნთშორისი კუნთების და შიგნითა ნეკნთშორისი კუნთების წინა უბნის შეკუმშვისას ხდება ნეკნების აწევა. ამავე დროს, დიაფრაგმა იკუმშება და ბრტყელდება (იწევს ქვემოთ).

ყველაფერი ეს აფართოებს გულმკერდის ღრუს და ფილტვებს, რომელთა ალვეოლებში ჰაერი შეისრუტება. გარდა საკუთრივ ინსპირაციისა, გულმკერდის ღრუს გაფართოებას ცირკულაციისათვისაც აქვს მნიშვნელობა: გულკერდის ღრუში წნევის დაქვეითება, თორაქსის გაფართოებისას, განაპირობებს სისხლის და ლიმფის ინტენსიურ მოდენას. ამრიგად, ძუძუმწოვრებში ჩასუნთქვის ფაზა აქტიურია. მშვიდი ამოსუნთქვა პასიურად ხორციელდება: თორაქსი, თავისივე სიმძივის და ელასტიკურობის ძალით, უბრუნდება პირვანდელ მდგომარეობას. დიაფრაგმაც ისევე ამოზნექილი ხდება. დიაფრაგმის ამოზნექას და ფილტვებზე მიწოლას განაპირობებს წნევათა სხვაობა გულმკერდის და მუცლის ღრუში. საკმეოსაა, რომ პლევრალურ ღრუში ყოველთვის უარყოფითი წნევაა (ატმოსფერულზე ნაკლები 6 მილიმეტრით ადამიანში) ჩასუნთქვისას იგი კიდევ უფრო დაბალი ხდება (მინუს 9 მმ ადამიანში), იმის გამო, რომ ფილტვების ფუძე ნაკლებად ეშვება, ვიდრე დიაფრაგმა, რადგანაც ფილტვის ქსოვილი, თავისი ელასტიკურობის ძალით, წინააღმდეგობას უწევს იმ ძალას, რომლითაც დიაფრაგმა და გულმკერდი შეკუმშვისას ეწევა მას. ამიტომაც სივრცე ფილტვებსა და დიაფრაგმას შორის (უფრო სწორად, პლევრალური ღრუ) ჩასუნთქვისას ფართოვდება. როგორც კი დიაფრაგმის მუსკულატურა დუნდება, მუცლის ღრუდან შიგნეულობა აწევა მას და პირვანდელ მდებარეობას უბრუნებს. მაგრამ ძლიერი ამოსუნთქვა უკვე აქტიური პროცესია. იგი ხორციელდება უპირველესად მუცლის კედლის კუნთების შეკუმშვით. ამ შეკუმშვის შედეგად შიგნეულობა მიაწევა დიაფრაგმას და ასწევს მას. ამავე დროს, ამოსუნთქვაში მონაწილეობენ შიგნითა ინტერკოსტალური (ნეკნთშორისული) კუნთები, რომლებიც ნეკნების დაწვეით ავიწროებენ გულმკერდის ღრუს.

როგორც ვხედავთ, სუნთქვითი მოტორიკის მექანიზმის ის ელემენტები, რომლებიც ძუძუმწოვრებს რეპტილიებისაგან მიუღიათ, აქ ძლიერაა გარდაქმნილი. მაგრამ გარდა ამისა, მათ განვითარებით ამ მექანიზმის სრულიად ახალი ელემენტი—დიაფრაგმა. დიაფრაგმის გაჩენა უნდა ჩაითვალოს სასუნთქავი სისტემის ევოლუციური გართულების ერთ-ერთ უმნიშვნელოვანეს მომენტად. დიაფრაგმის გაჩენას მოჰყვა გულმკერდის ღრუს შემოკლება და სუნთქვით პროცესში ჩაბმა, ერთი მხრით, მთელი გულმკერდისა, მასზე ჩასუნთქვითი ფუნქციის კონცენტრაციით და, მეორე მხრით, მუცლის კედლისა, რომელიც ამოსუნთქვით ფუნქციას უბრუნეულყოფს. დიაფრაგმის წარმოქმნით ძუძუმწოვრებს ჩამოუყალიბდა სუნთქვის დიაფრაგმული ტიპი, რომლის დრო-

საც უზრუნველყოფილია ფილტვების უკანა ნაწილის სრულყოფილი და აქტიური ვენტილაცია. თუ ქვეწარმავლების ფილტვების ეს ნაწილი ფუნქციონალურად და სტრუქტურულადაც ნაკლებადაა დიფერენცირებული, ძუძუმწოვრებში იგი სტრუქტურულადაც და ფუნქციონალურადაც სრულფასოვანია. ამრიგად, დიაფრაგმის გაჩენის გამო, ძუძუმწოვრებმა შეიძინეს სუნთქვის ახალი მკერდ-მუსკულური ტიპი, რეპტილიების წმინდა ნეკური (ან მკერდული) სუნთქვისაგან განსხვავებით. ამასთან, აქ გულმკერდის სუნთქვითი მოძრაობები ზუსტადაა კოორდინირებული გულმკერდის სუნთქვით მოძრაობებთან. სუნთქვით აქტში მონაწილე ყველა კუნთის მუშაობა რეგულირდება ერთი სუნთქვითი ცენტრით, რომლის მოქმედებაც კონტროლირდება წინა ტვინის ქერქის მიერ.

სუნთქვითი მოტორიკის მექანიზმის გარდაქმნის შესაბამისად ძლიერი ცვლილებები განიცადა თვით ფილტვის სტრუქტურაშიც, რაც, უპირველესად, ფილტვის წილებად დაყოფით გამოიხატა. ფილტვების წილოვნების გაჩენა დაკავშირებულია გულმკერდის კედლის და დიაფრაგმის აქტიური მოძრაობების (გაქანების) გაძლიერებასთან. წილოვნება ხელს უწყობს სუნთქვითი აქტის აქტივიზაციას და პროგრესულ ევოლუციურ ცვლილებას წარმოადგენს. იგი სახეცვლილებებს განიცდის სხვადასხვა ძუძუმწოვრების გულმკერდის სტატიკის და დინამიკის ხასიათის შესასამისად, რომლებიც, თავის მხრით, ძლიერ ვარიირებენ ცხოველის ეკოლოგიის და ლოკომოციის ხასიათის შესაბამისად (მოსიარულე, მცურავი, მიწისმთხრელი, მჟრინავი, ხემძრომი, წელაღმართული და სხვა ფორმები).

ფილტვების წილოვნების მნიშვნელობის და მისი გაჩენის მიზეზების საკითხი უაღრესად საინტერესოა. ფილტვების წილებად დაყოფის მიზეზად თვლიან ფილტვის სტრუქტურის პროგრესულ გართულებას, ორგანიზმში ნივთიერებათა ცვლის გაძლიერების შესაბამისად. ამასთან, ზოგ მკვლევარს მიაჩნია, რომ ფილტვების პროგრესული განვითარება ხდებოდა სასუნთქავი ზედაპირის გადიდების მიმართულებით; ეს კინეთ შეზღუდულ სივრცეში, როგორცაა გულმკერდის ღრუ. მხოლოდ ფილტვის წილებად დაყოფის გზით შეიძლებოდა განხორციელებულიყო (მარკუსი). ამას იმით ასაბუთებდნენ, რომ დაქვეითებული ნივთიერებათა ცვლის მქონე ცხოველებს (ზარმაცა, ორანგი) წილოვნება არ ახასიათებთ. მაგრამ ამ მოსაზრებას ბევრი ფაქტი ეწინააღმდეგება. კერძოდ, წილოვნება არ ახასიათებს ზოგ ისეთი ინტენსიური ნივთიერებათა ცვლის მქონე ცხოველებს, როგორცაა კენტრილიპიანები. ამასთან, მოსალოდნელი იყო, რომ წილებად დაყოფის ტენ-

დენცია სულ უფრო უნდა გაძლიერებულიყო და უმაღლეს ძუძუ-
 მწოვრებს ფილტვი უამრავი წილებისაგან უნდა ჰქონოდათ შემდ-
 გარი. ნამდვილად კი საქმე ტიპობრივ წილოვნებას არ სცდება.
 ზოგი ძუძუმწოვრის (მაჩვილარბი) უწყესრიგო მრავალწილიანობა
 პროგრესულ ნიშნად ვერ ჩაითვლება. ფილტვების კანონზომიერი
 წილოვნების გაჩენა უნდა დაეუკავშიროთ სუნთქვითი მოტო-
 რიკის ახალი, ნექსურ-დიაფრაგმული (თეროიდული)
 ტიპის ჩამოყალიბებას. თვით სუნთქვის აქტის ინტენსიუ-
 რობის ზრდის შესაბამისად, იზრდება გულმკერდის კედლის-მოძ-
 რაობაც, რაც ძლიერ ცვლის გულმკერდის მოცულობას. ამასთან-
 დაკავშირებით, ძლიერდება სასუნთქავე მოძრაობების გაქანება და-
 სიღრმე (უმთავრესად დიაფრაგმის ხარჯზე), რასაც ფილტვების-
 მაქსიმალური გაფართოება მოსდევს. ამ ძლიერი გაფართოებისას
 ფილტვების სხვადასხვა ნაწილები სხვადასხვა ძალით და
 სხვადასხვა მიმართულებით იკიმება. კერძოდ, ფილტვის
 აპიკალურ (სამწვერვალე) ნაწილს გულმკერდის წინა (მკერდ-ნექსურ-
 რი) განყოფილება გაფართოებისას კიმავეს განზე და წინისკენ.
 ამასთანავე, ეს ნაწილი ოთხფეხებს წინა კიდურების საყრდენ
 მიდამოში აქვთ და მისი გაფართოების უნარი ერთობ შეზღუდუ-
 ლია. ფილტვის უკანა (დიაფრაგმულ) ნაწილს გულმკერდის უკანა
 (ნექსურ-დიაფრაგმული) განყოფილება გაფართოებისას უკან და
 განზე ეწევა. ფილტვის შუა, გულის მიდამოში მყოფი ნაწილი
 ზემოთ აღნიშნული ორი დაქიშვის ძალის შორისაა და ორივე
 მათგანის გავლენას განიცდის. ამრიგად, სხვადასხვა მიმართულე-
 ბით დაქიშვის ფუნქციონალური აუცილებლობა ის მიზეზი იყო,
 რომელმაც განაპირობა ფილტვის დაყოფა წილებად, სწორედ,
 იმ უბნების შესაბამისად, რომლებიც დაქიშვის ძალის მიმართ განსხ-
 ვაებულ პირობებში იყვნენ. წილებად დაყოფა ხელს უწყობს ფილ-
 ტვების მაქსიმალურ გაფართოებას და ამითვე ადიდებს გაზთა
 ცვლის ინტენსიურობას, რაც თავისი მხრით ზრდის მთელი ორგა-
 ნიზმის ცხოველმყოფელობას. წილთაშორისი ნაპრალები დინამი-
 კურ ფილტვებში ასრულებენ თავისებური ფილტვშიგა სახსრების
 როლს, რომელთა არსებობა ფილტვის ყოველ წილს საშუალებას
 აძლევს დამოუკიდებლად მაქსიმალურად გაფართოვდეს მასზე
 მოქმედი დაქიშვის ძალის შესაბამისად. ცხადია, თვით სასუნთქავე
 მოტორიკა და თორაქსის აგებულება სხვადასხვა ცხოველებში
 ერთნაირი არაა, რაც განაპირობებს ფილტვის წილოვნების გან-
 სხვავებასაც. თორაქსის (გულმკერდის) პირველადი ფორმა ძუძუ-
 მწოვრებში ტროპისებრი (ნავისმაგვარი) ფორმაა. არსებობს ცნო-
 ბები, რომ აღამიანის ადრეულ ემბრიონსაც ასეთივე ფორმის .

ნიშნები ეტყობა, რაც შემდეგ ქრება. გულმკერდის ასეთი ფორმა განაპირობებს უმთავრესად მუცლის (დიაფრაგმული) ტიპის სუნთქვის გაძლიერებას, რომლის დროსაც განსაკუთრებით ძლიერ ფილტვების დიაფრაგმული წილები ვითარდებიან. მაგრამ შემდეგ, ლოკომოციის ხასიათის შესაბამისად, სხვადასხვა ჯგუფებს სუნთქვის ტიპი ეცვლებათ. სახელდობრ, ზოგჯერ (ორი ფეხით მავალი, მფრენი, მკურავი, ხემძრომი ფორმები) უფრო ძლიერდება აჩქარებული (ფორსირებული), უმთავრესად, ნეკნური (მკერდული) სუნთქვა, რაც განაპირობებს აპიკალური წილების ძლიერ განვითარებას. საინტერესოა, რომ ბავშვს სიარულის დაწყებამდე, ძირითადად, მუცლური სუნთქვა ახასიათებს.

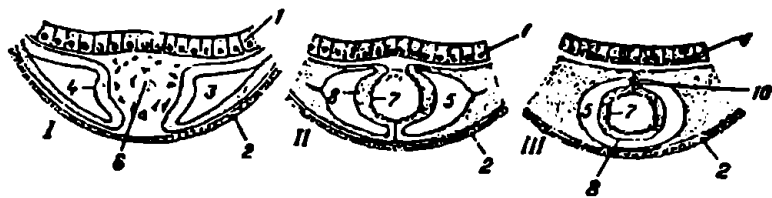
ამრიგად, ჩვენ ვხედავთ, რომ თანამედროვე ხერხეპლიანები ხასიათდებიან სასუნთქავი მოტორიკის სამი ტიპით; პირხახულით (თევზები და ამფიბიები), ნეკნური ანუ კისერ-მკერდულით (რეპტილიები, ფრინველები) და ნეკნურ-დიაფრაგმულით ან მკერდ-მუცლურით (ძუძუმწოვრები) ამ სამ ტიპს იქთიოიდური, ზევროიდული და თეროიდული შეიძლება ეწოდოს. სუნთქვითი მოტორიკის ყოველ ტიპთან კორელირებულია თვით სასუნთქავი ორგანოს გარკვეული ტიპი, რაც იმას გვიჩვენებს, რომ სუნთქვის სისტემის ორი კომპონენტი — რესპირატორულ-მოტორული აპარატი და თვით სასუნთქავი ორგანო—ეგოლუციონირებს, როგორც ერთიანი მთლიანობა.

§ 28. გულის განვითარება, აგებულება და ფოლუცია

ხერხეპლიანების სისხლგამტარი სისტემის მთავარი ორგანო გული (cor) ვითარდება მეზოდერმიდან, კერძოდ, სპლანქნოტომის ვისცერალური (შიგნითა) ფურკლიდან წარმოქმნილი მეზენქიმიდან. უამნიონობიან (ციკლოსტომების, თევზებისა და ამფიბიების) და ამნიონიანების (რეპტილიების, ფრინველების და ძუძუმწოვრების) გულის განვითარების დასაწყისი სტადიები ერთიმეორისაგან ძლიერაა განსხვავებული და ცალკე უნდა იქნას განხილული. ეს განსხვავება განაპირობებულია, ერთი მხრით, კვერცხში ყვითლის რაოდენობის განსხვავებით და, მეორე მხრით, გულის ჩასაფხვის დროის განსხვავებით, რაც თავისი მხრით, ძირითადად, ისევე კვერცხში ყვითლის რაოდენობაზე და საერთოდ ემბრიონალური განვითარების ხასიათზეა დამოკიდებული.

უამნიონობებს გული ენერგებათ შედარებით გვიან, როდესაც მომწიფებელი ტრაქტის წინა უბანი (ე. წ. თავის ნაწლავი)

უკვე ლულადაა დახშული და მას ორივე მხრით აკრავს მარჯვენა და მარცხენა სპლანქნოტომის ვისცერალური ფურცელი, რომლებიც ნაწლავის ზემოთ ორშრიან დორსალურ ჯორჯალს ქმნიან, მის ქვემოთ კი—ასეთსავე ორშრიან ვენტრალურ ჯორჯალს. ამ სტადიაში ემბრიონი შედარებით კარგადაა დიფერენცირებული და მას უკვე 10—12, ზოგჯერ კი 25—30 სომიტიც კი აქვს. გულის ჩასახვა ხდება თავის ნაწლავის უკანა ნაწილის ქვემოთ, უკანასკნელი სალახუჩე ნაპრალის უკან, სტომოდუმსა და სალვიძლე გამონაზარდს შორის. აქ ვენტრალური მეზენტერიუმის ფურცლები გარკვეულ მანძილზე შორდებიან ერთიმეორეს და მათ შორის ჩნდება სპლანქნოტომური მეზოდერმიდან. კერძოდ, ვენტრალური მეზენტერიუმის ვისცერალური ფურცლებიდან გამოსახლებული მეზენქიმური უჯრედების გროვა. მეზენქიმური უჯრე-



სურ. 96. უამნიონო ხერხემლიანის გულის განვითარების სამი სტადია (I, II, III)

1. ენტოდერმა, 2. ექტოდერმა, 3. ცელომი, 4. მეზენტერიალური ცელოთელიუმი, 5. პერიკარდიალური ღრუ, 6. ვაზოგენური მეზენქიმა;
7. ენდოთელური (ენდოკარდიალური) ლულა, 8. პიოპიკარდიალური ფირფიტა, 9. გულის ღრუ, 10. დორსალური მეზოკარდიუმი.

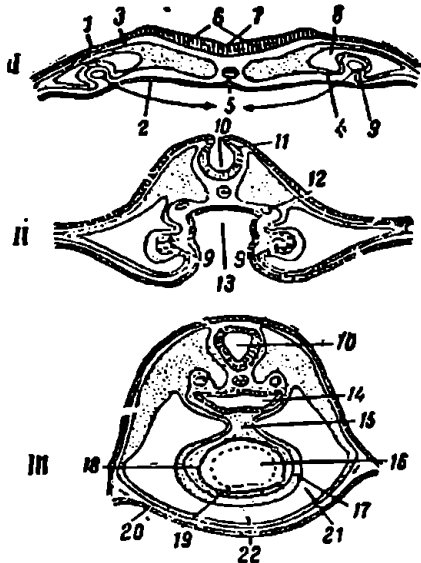
დები შემდეგში ერთ ირგვლივ შრედ ლაგდებიან, რომელიც სიღრუეს შემოსაზღვრავს და მილის კედლებს ქმნის. ეს მილი გულის ნასახია, მისი კედელი კი—გულის ენდოთელი, რომელიც შემდეგ ენდოკარდიუმად დიფერენცირდება.

ამნიონიანების გულის ჩასახვა იწყება ბევრად უფრო ადრეულ სტადიებში, როდესაც ემბრიონის დორსალურ მეზოდერმაში 2—3 (4—6) სომიტია მაოლოდ დიფერენცირებული და სხეულის წინა ნაწილში ექტოდერმა, ვენტრალური მეზოდერმის (სპლანქნოტომის) ორივე ფურცელი და ენტოდერმა. ყვითრის ზედაპირზეა ფართოდ გაშლილი. ამრიგად, უამნიონოთაგან განსხვავებით, აქ გულის ჩასახვა ხდება თავის ნაწლავის განვითარებამდე (ლულად დახშვამდე); ცხადია, აქ არც ვენტრალური მეზენტერიუმია, რომლის ფურცლებს შორისაც უამნიონოებს გული ენერგებათ. ასეთ საფეხურზე, საჩანასახე დისკოს პერიფერიაზე, მის წინა ნაწილში, მეზოდერმის პარიეტალური და ვისცერალური ფურცელი, როგორც

ემბრიონის მარჯვნივ, ისე მარცხნივ, სიმეტრიულად, გარკვეულ უბანზე სცილდება ერთმანეთს და მათ შორის მოძეკრო ღრუ წარმოიქმნება (რომელიც შემდეგში პერიკარდიუმის სიღრუეს ქმნის). შემდეგ ამ უბანზე მეზოდერმის ვისცერალური ფურცელი სცილდება ენტოდერმას, რომელზეც იგია განთხმული და ქმნის გასწვრივ ამოზნექილ ნაოქს, რომელიც რამდენადმე სქელდება. ამგვარად, აქ მეზოდერმის ვისცერალურ ფურცელსა და ენტოდერმას შორის ჩნდება მცირე სიღრუე. ამ სიღრუეში ვისცერალური ფურცლიდან გამოსახლდებიან მეზენტერიური უჯრედები, რომლებიც ფოიად ფაშარ გასწვრივ გროვას ქმნიან. შემდეგ ეს უჯრედები განლაგდებიან ნილის ენდოთელურ კედლად. საბოლოოდ საჩანასახე დისკოზე, ემბრიონის ღერძის მარჯვნივ დი მარცხნივ, ერთმანეთს დიდი მანძილით დაშორებული ორი სიმეტრიული თხელკედლიანი მილი წარმოიქმნება. ამ დროს იწყება ემბრიონის წინა ნაწილის ფორმირება და ყვითრის ზედაპირიდან მოცილება, რის შედეგადაც წინა უბნის ენტოდერმის ვენტრალური ნაპილები ერთმანეთს უერთდება და ლულად, ე. ი. თავის ნაწლავად, იხშობა. ენტოდერმასთან ერთად, ემბრიონს შიგნით ექცევა მეზოდერმაც. მისი ვისცერალური ფურცელი ნაწლავის ლულას იპყროდ ეკვრის. ნაწლავს ზემოთ ორივე მხრის ამ ფურცლის ერთმანეთთან შეხებით დორსალური მეზენტერიუმში იქმნება, ნაწლავს ქვემოთ კი—ვენტრალური მეზენტერიუმი. ამ პროცესში გულის მარცხენა და მარჯვენა ნერგიც, ცხადია, სპლანქნოტომის ვისცერალურ ფურცელს მიყვება თან და როცა ეს ფურცლები ერთმანეთს შეეხებიან, გულის ნერგებიც ერთმანეთს შეხედებიან ვენტრალური მეზენტერიუმის ფურცლებს შორის. ამრიგად, ამ სტადიაში გულის ნერგი წარმოდგენილია ორი პარალელური, ერთმანეთზე მკიდროდ მიკრული ენდოთელური მილით. ეს მილები შედიანური კედლებით შეეზრდებიან ერთმანეთს და გასწვრივი ძვიდით გაყოფილ მთლიან მილს ქნიან. ამ გასწვრივი შედიანური ძვიდის რეზორბაციის შედეგად მიიღება ერთიანი ენდოთელური მილი, რომელიც ვენტრალური მეზენტერიუმის ორ ფურცელს შორის ძევის. განვითარების ამ სტადიაში ამნიონიანების გულის ნერგი აღარაფრით განსხვავდება უამნიონოების გულის ნერგისაგან:

ამრიგად, გულის განვითარებაში ჩვენ ვხედავთ სტადიას, რომელიც საერთოა უამნიონოებისა და ამნიონიანთათვის. განსხვავება ისაა, რომ პირველთათვის ეს სტადია საწყისია, მეორეებთან კი მას განვითარების მთელი ეტაპი უძღვის წინ. გულის განვითარების აღწერილი ორი ტიპიდან პირველადია ის, რომელიც უამნიონოებს ახა-

სიათებს. ის ადრეული სტადიები კი, რომლებიც ამნიონიანთათვისაა დამახასიათებელი, იმ ძლიერი ჰეტეროქრონიის (ე. ი. ჩანერგვის დროის შეცვლის) შედეგია, რომელსაც ადგილი ჰქონია ხერხემლიანთა ევოლუციის პროცესში. ყვითრიკა მდიდარი დიდი კვერცხების მქონე ამნიონიანების ბანგრძლივი ემბრიონალური განვითარებისათვის ყვითრის ამ უზარმაზარი მარაგის რესორბციის



სურ. 97. ამნიონიანის გულის განვითარების სამი სტადია (I, II, III)

1. ექტოდერმა, 2. ერტოდერმა, 3. მეზოდერმის გარეთა ფურცელი, 4. ხეზოდერმის შიგნითა ფურცელი, 5. ქორდა, 6. ნერვული ფირფიტა, 7. ნერვული ღარი, 8. ცელომი, 9. გულის ხერგი, 10. ნერვული ლულა, 11. განგლიონოული ხაოკები 12 ზურგის აორტა, 13 და 14. ნაწლავის ღრუ, 15. დორსალური მეზოკარდიუმი, 16. გულის ღრუ, 17. ეპიკარდიუმი, 18. მიოკარდიუმი, 19. ენდოკარდიუმი, 20. პერიკარდიუმი, 21. პეოიკარდიალური ღრუ, 22. მორეფუციურ ვენტრალური მეზოკარდიუმი.

რებთან შედარებით) გამოწვეულია მოქინით.

ადრე დაწყება იყო საჭირო, რაც მიოლოდ სისხლის ცირკულაციის ადრე დაწყებისას შეიძლებოდა. გულის ადრე განვითარება აუცილებელი იყო. თავისი მირით გულის და, მთელი სისხლგამტარის სისტემის ადრეული ფუნქციონირება აუცილებელი პირობა იყო ნერვული სისტემის და საერთოდ ხერხემლიანთა პროგრესული განვითარებისათვის. ამრიგად, ჰეტეროქრონია გულის განვითარებაში. რომელიც უმაღლეს ხერხემლიანებს ახასიათებს, ხერხემლიანთა ევოლუციის ერთი უმნიშვნელოვანესი მოვლენათაგანია. ამნიონიანთა განვითარებაში ვხვდებით კიდევ ერთ თავისებურებას, რაც იმით გამოიხატება, რომ გული ვითარდება უფრო კაუდალურად, სალავუჩე მიდამოსაგან ძლიერ დაშორებით და დეფინიტიურ ძდგომარეობაში იგი იკერდის შიდაშოშია მოქცეული. ეს ჰეტეროტოპია (ოვანოს განვითარების ადგლის მეცვლა წინაპრამნიონიანებში კისრის წარ-

ჩვენ შევჩერდით გულის განვითარების იმ სტადიაზე, როდესაც იგი წარმოადგენს კენტ, გასწვრივს, სწორ ენდოთელურ ბილს, რომელიც სხეულის წინა ნაწილში ვენტრალურ მეზენტერიუმშია მოქცეული და, ამრიგად, დაფარულია სპლანქნოტომის ვისცერალური ფურცლებით (მარჯვენათი და მარცხენათი). ეს ენდოთელი და მისი მფარავი ვისცერალური ფურცლის უბანი შემდეგში იძლევა გულის მთელ კედელს. კერძოდ, ენდოთელური ლულა დიფერენცირდება გულის შიგნითა გარსად—ენდოკარდიუმად. ენდოკარდიუმში შეესაბამება ძარღვების მთელ კედელს, გულის სხვა გარსები კი მისი სპეციფიკური გარსებია. როგორც ზემოთ ითქვა, სპლანქნოტომების ვისცერალური ფურცლების ის უბანი, რომელიც ენდოთელურ ლულას ეკვრის გარედან, რამდენადმე გასქელებულია და მიოეპიკარდიალურ ფირფიტად იწოდება. იგი წარმოადგენს გულის ორი დანაზრჩენი გარსის (მიოკარდიუმისა და ეპიკარდიუმის) ნერვს. მიოეპიკარდიალური ფირფიტის შიგნითა შრე, რომელიც მისი სიზრქის უმეტეს ნაწილს შეადგენს და მოზრდილი გასწვრივი უჯრედებისაგან შედგება, ადრევე გამოეყოფა ვისცერალურ ფურცელს და იქცევა გულის კუნთოვან გარსად—მიოკარდიუმად. მიოეპიკარდიალური ფირფიტის გარეთა (ე. ი. სხეულის ღრუსკენ მიქცეული) ნაწილი, მიოკარდიუმის გამოყოფის შედეგად, რჩება სპლანქნოტომის ვისცერალური ფურცლის შემადგენლობაში, რომლისგანაც იგი აგებულია, არსებითად, არაფრით განსხვავდება და ქმნის გულის სულ გარეთა გარსს—ეპიკარდიუმს. რაკი გული ვენტრალურ მეზენტერიუმში ძევს, მისი გარეთა გარსი, ეპიკარდიუმი, გრძელდება ამ მეზენტერიუმის ფურცლებად, როგორც დორსალურად, ისე ვენტრალურად. ამრიგად, გული თითქოს დაკიდებულია ვენტრალური მეზენტერიუმის დორსალური ნაწილით წინა ნაწლავზე და მიმაგრებულია ამ მეზენტერიუმის ვენტრალური ნაწილით სხეულის ვენტრალურ კედელზე. ვენტრალური მეზენტერიუმის ამ ნაწილებს მეზოკარდიუმებს უწოდებენ და, შესაბამისად, ასხვავებენ დორსალურ მეზოკარდიუმს (გულსა და ნაწლავს შორის) და ვენტრალურ მეზოკარდიუმს (გულსა და სხეულის ვენტრალურ კედელს შორის). ვენტრალური მეზოკარდიუმი მალე რედუცირდება და მარჯვენა და მარცხენა სპლანქნოტომის სიღრუე გულის ქვემოთ ერთდება. ამრიგად, გული აღმოჩნდება დორსალური მეზოკარდიუმით ჩაკიდებული სხეულის ღრუში, სხეულის ღრუს ეს ნაწილი შემდეგ განივი ნაოქების შეზრდით სავსებით გამოეყოფა სხეულის საერთო ღრუს (ცელომს) და გულისსირველივს ანუ პერიკარდიალურ ღრუს ქმნის. ამ ღრუს კედელი, ე. ი. სპლანქნოტომების პარიეტალური.

ფურცლები კმნის ეგრეთწოდებულ გულის პერანგს ანუ პერი-
კარდიუმს.

ვენტრალური მეზოკარდიუმის რედუქციის შემდეგ საგულე მი-
ლი ძალიან ინტენსიურად იზრდება სიგრძით და ილუნება ლა-
თინური S ასოს მსგავსად ისე, რომ მისი უკანა ბოლო წინა-
ბოლოს მიმართ დორსალურად მყოფი ხდება. ამავე დროს თავს
იჩენს განსხვავება გულის ნერვის კედლის სისქეში, რაც მისი შუა-
შრის, ე. ი. მიოკარდიუმის უთანაბრო გასქელებითაა.
განპირობებული. კერძოდ, მილის უკანა ნაწილი, რომლიდანაც
შემდეგ წინაგულების ვანყოფილება დიფერენცირდება, საგრინობ-
ლად უფრო თივლკედლიანი რჩება, ვიდრე წინა ნაწილი, რომლი-
დანაც პარკუჭების ვანყოფილება ვითარდება. ამასთანავე, ენდო-
კარდიუმი განსაზღვრულ უბნებში კმნის განივ ნაოქებს, რომლე-
ბიც სარქველების ნასახებია. სარქველების შექმნაში გულის სხვა
გარსები არ მონაწილეობენ. გულის ნერვის აღნიშნულ ორ ნაწილს
შორის (ე. ი. საწინაგულე და საპარკუჭე ვანყოფილებას შორის)
რჩება სივიწროვე (ყელი), რომელსაც წინაგულ-პარკუჭის
ანუ შემაერთებელ სადინარს (ductus atrio-ventricularis)
უწოდებენ.

წყლის ხერხემლიანების (ციკლოსტომები, ცელაქიები, ძვლოვანი
თევზები) გულის განვითარება, ძირითადად, ამ საფეხურზე ჩერდე-
ბა და შემდგომ პროცესებს აქ მხოლოდ გულის ცალკეული ნაწი-
ლების დიფერენცირება მოსდევს.

ხმელეთის ხერხემლიანების გულის ნერვი უფრო რთულ გარ-
დაქმნას განიცდის. მას შემდეგ, რაც იგი ილუნება S ასოს მსგავ-
სად, მისი უკანა (საწინაგულე) ნაწილი, როგორც დორსალუ-
რად მდებარეობს, რამდენადმე მარცხნივ გადაინაცვლებს, წინა
(საპარკუჭე) ნაწილი კი, რომელიც ვენტრალურად მდებარეობს,
რამდენადმე მარჯვნივ. ასე რომ, გულის ვერტიკალურ სიბრტყეში
გალუნვას ჰორიზონტალურ სიბრტყეში გალუნვაც ერთეის. შემდ-
გომი ზრდისას საწინაგულე ვანყოფილება სულ უფრო და უფრო
წინ მიიწევს, დორსალური მხრიდან ეფარება საპარკუჭე ვანყოფი-
ლებას და აღწევს მის სულ წინა შევიწროებულ ბოლომდე, რომ-
ლიდანაც შემდეგ არტერიული კონუსი დიფერენცირდება. ამრი-
გად, საწინაგულე ვანყოფილებაში მიოკარდიუმი ამ დროისათვის
თანაბრადაა გასქელებული და მკვრივ, მაგრამ ერთობ თხელ გარსს
კმნის. საპარკუჭე ვანყოფილებაში კი იგი ძლიერ სქელდება.

ამრიგად, ხერხემლიანთა გული ორ მთავარ ნაწილადაა დიფე-
რენცირებული: საწინაგულე და საპარკუჭე ვანყოფილებად. პირვე-
ლი მათგანი სისხლს ღებულობს ვენებიდან, მეორე კი მას არტერი-

ებში გადადენის (მნიშვნელობა არა აქვს იმას, დაეანგულია ეს სისხლი, თუ აღდგენილი). საწინაგულე განყოფილების სულ უკანა ნაწილი სპეციალურ ვენურ უბედ ანუ ვენურ სინუსად დიფერენცირდება, რომელშიც ვენებიდან მთელი სისხლი იყრის თავს. საპარკუპე განყოფილების სულ წინა ნაწილიც ასევე დიფერენცირდება არტერიულ კონუსად, რომლის მეშვეობითაც პარკუპიდან სისხლი მთავარ არტერიებს გადაეცემა.

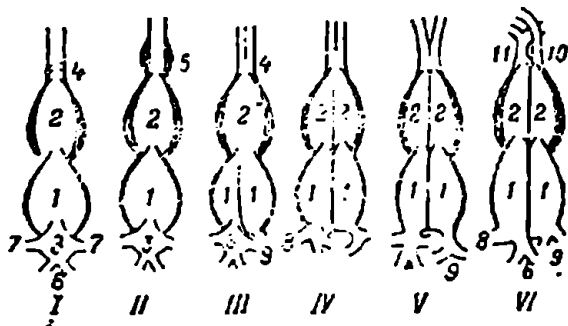
საწინაგულე განყოფილების სულ უკანა ნაწილი თხელკედლიანი რჩება და იქცევა ვენურ სინუსად (*sinus venosus*). თევზებს სინუსი ყოველთვის გააჩნიათ და იგი ბოლომდე სულ უკან იმყოფება. ხმელეთის ხერხემლიანებში ვენური სინუსი წინაგულთან ერთად წინაა გადმოდგობილი. განვითარების ადრეულ სტადიებში იგი არაფრით განსხვავდება თევზების ვენური სინუსისაგან. შემდეგ კი, როდესაც წინაგულის გაყოფა ხდება, ვენური უბე მხოლოდ მარჯვენა წინაგულთან აღმოჩნდება დაკავშირებული. ამფიბიებს კარგად განვითარებული ვენური უბე სამუდამოდ ურჩებათ, ამნიონიანებში კი იგი პროვიზორული ორგანოა და დეფინიტიურ მდგომარეობაში თანდათან უერთდება წინაგულს. ქატერიებს ვენური სინუსი გარედანაც კარგად ეტყობათ; სხვა რეპტილიების გულში იგი წინაგულის მცირე განყოფილებითაა წარმოდგენილი, რომელიც სუსტადაა გამოცალკევებული საკუთრივ წინაგულის ღრუსაგან. ფრინველებსა და ძუძუმწოვრებში კი იგი სრულიად რედუცირებულია და მისი კედელი წინაგულის კედლის შემადგენლობაშია შესული.

გულის მომდევნო დიდი განყოფილება დიფერენცირდება წინაგულად (*atrium*). თავდაპირველად წინაგული ერთიანია და სისხლს ლებულობს ვენური უბიდან. თევზებში (დიპნოებს გარდა) ასეთი რჩება იგი ბოლომდე. სხვა ხერხემლიანებში კი წინაგულის კედლიდან მის ღრუში იწყებს ჩაზრდას ატრიალური ძვიდე (*septum atriorum*), რომელიც თანდათან ყოფს წინაგულს ორად: მარჯვენა და მარცხენა წინაგულად. მარჯვენა წინაგული ლებულობს მთელ ვენურ სისხლს (ვენური სინუსიდან; ხოლო თუ კი იგი რედუცირდება — უშუალოდ ვენებიდან), მარცხენა წინაგულიდან კი გამოდის პატარა ძარღვი, რომელიც შემდეგ საფილტვე ვენების საერთო ღეროს ქმნის. წინაგულების ძვიდე დასაწყისში სრული არაა: მასში რამდენიმე აატარა ხვრელი ან (ძუძუმწოვრებში) ერთი დიდი ოვალური ხვრელი (*foramen ovale*) რჩება, რის გამოც წინაგულის ღრუ ჯერ ფაქტიურად ისევ ერთიანია. შემდეგ, ატრიალურ ძვიდეში, ფილტვებით სუნთქვის დაწყების გამო, ეს ხვრელები იხშობიან და წინა-

გულები ერთიმეორეს მთლიანად ემიჯნებიან. მხოლოდ ორგვარ-მსუნთქავ თევზებსა და ამფიბიებს მცირე ზომის ხვრელები წინა-გულების ძვიდღეში ბოლომდე უნარჩუნდებათ. ძვიდღის განვითარების შედეგად მარჯვენა წინაგულში შემოსული ვენური სისხლი არ ერევა მარცხენა წინაგულში შემოსულ სისხლს, რომელიც ფილტვების ფუნქციის დაწყების შედეგად, არტერიულია. წინაგულების ძვიდღის განვითარება იწვევს ატრიოვენტრიკულარული ხვრელის გაყოფასაც. ეს ხვრელი თავდაპირველად ფრიალ ვრცელია და მისი ვენტრალური და დორსალური ნაპირი თითო ენდოკარდიალური შემსხვილებით (ბაგეებით) არის აღჭურვილი. ამ ბაგეებიდან შემდეგ ატრიოვენტრიკულარული სარქველები ვითარდებიან. ამფიბიებთან ატრიალური ძვიდღე ატრიოვენტრიკულარული ხვრელის კიდეებს არ ეზრდება და მისი ქვედა (უქანა) კიდე თავისუფლადაა ჩაკიდებული პარკუქისაკენ, რითაც ხვრელი იყოფა ორად. ამის გამო, ვენტრალური და დორსალური სარქველის ნერგებიც არ იყოფა და თვითეული მათგანი ვითარდება ერთიან განივ აპკოვან სარქველად. უმაღლესი ხერხემლიანების გულში კი ატრიალური ძვიდღის ქვედა კიდე შეიზრდება ატრიოვენტრიკულარული ხვრელის ნაპირებს (ან, რაც იგივეა, წინაგულის ფსკერს), რაც უკვე ნამდვილად ორად ყოფს ამ ხვრელს: ერთი ატრიოვენტრიკულარული ხვრელი მარჯვენა წინაგულში რჩება, მეორე კი—მარცხენაში. ამ პროცესს მოსდევს თვითეული სასარქველე ნერგის (დორსალურისა და ვენტრალურის) შუაზე გაყოფა და ყოველი ამ ნახევრიდან თვითეულ ატრიოვენტრიკულარულ ხვრელს საკუთარი სარქველები უვითარდებათ. სარქველების აპარატი ყველაზე მარტივად რეპტილიებს აქვთ აგებული: აქ ვენტრალური და დორსალური სასარქველე ბაგის ნახევარი ერთმანეთს შეეზრდება ატრიალური ძვიდღის გასწვრივ და, ამრიგად, თვითეულ ატრიოვენტრიკულარულ ხვრელში იქმნება თითო ერთკარგი აპკოვანი სარქველი, მიმარებული ძვიდღეზე და ლატერალური (გარეთა) მხრისკენ მიმართული. მხოლოდ ნიანგების მარჯვენა წინაგულში, აპკოვანი სარქველის პირდაპირ, იქმნება კუნთოვანი ნაოჭი (კუნთოვანი სარქველი), რის შედეგადაც მათი მარჯვენა ატრიოვენტრიკულარული ხვრელი ორკარგი სარქველით აღჭურვილი ხდება. ფრინველების მარჯვენა ატრიოვენტრიკულარულ ხვრელში აპკოვანი სარქველი სულაც არ ვითარდება და მასში მხოლოდ ერთი გარედან შიგნით მიმართული კუნთოვანი სარქველია, რომელიც ნიანგებთან შედარებით პროგრესულადაა განვითარებული. ფრინველების მარცხენა

ატრიოვენტრიკულარულ ხვრელში რეპტილიების ერთადერთი აპკოვანი სარქველი სამად იყოფა და სამკარედ სარქველს ქმნის. ძუძუმწოვრების მარჯვენა ატრიოვენტრიკულარულ ხვრელში აპკოვანი სარქველი სამადაა გაყოფილი და ქმნის სამკარედ სარქველს (*valvula tricuspidalis*), მარცხენაში კი—ორად და ქმნის ორკარედ სარქველს (*valvula bicuspidalis*). ნიანგებისა და ფრინველების კუნთოვანი სარქველი ძუძუმწოვრებს არ გააჩნიათ. ატრიოვენტრიკულარული აპკოვანი სარქველები პარკუქის შიდა კედლებზე მიმაგრებულია კუნთოვანი ან მყესოვანი ლარებით (ტრაბეკულებით), რის გამოც ისინი მხოლოდ პარკუქისკენ იღებიან და სისხლსაც მხოლოდ წინაგულიდან პარკუქში უშვებენ.

გულის მეორე მთავარი განყოფილება პარკუქი (*ventriculus*) თევზებში ბოლომდე გულის ტოპოგრაფიულად წინა ნაწილია.



სურ. 98. გულის ევოლუცია

I. ხრტილოვანი თევზები, II. ძელოვანი თევზები, III. ამფიბიები, IV. ქერცლიანი რეპტილიები, V. ნიანგები, VI. ფრინველები და ძუძუმწოვრები.

1. წინაგული, 2. პარკუქი, 3. ვენური სინუსი, 4. არტერიული კონუსი, 5. აორტის ბოლქვი, 6. ლეიძლის ვენა, 7. კიუვიეს სადინარები, 8. ღრუ ვენები, 9. ფილტვის ვენები, 10. ფილტვის არტერია, 11. აორტა.

ხმელეთის ბერბემლიანებში კი, წინაგულის კრანოლორსალური მიმართულებით გადაადგილების შედეგად, იგი წინაგულების უკან ექცევა. ერთხანს იგი მოლუნულ მილს წარმოადგენს, შემდეგ კი თანდათან იქცევა კონუსური ფორმის სხეულად, რომლის წვერო უკანაა მიმართული. თევზების პარკუქი ბოლომდე გაუყოფელი რჩება. შემდეგ პარკუქის შიგარდითი უალრესად ძლიერ ვითარდება და კედელი სქელდება. ამავე დროს, შიგარდითის შიგნითა (ღრუსკენ მიქცეული) ფენები ფაშარდებიან და მეტნაკლებად სცილდებიან საერთო კედელს, ღრუში შექრილი კუნთოვანი კონე-

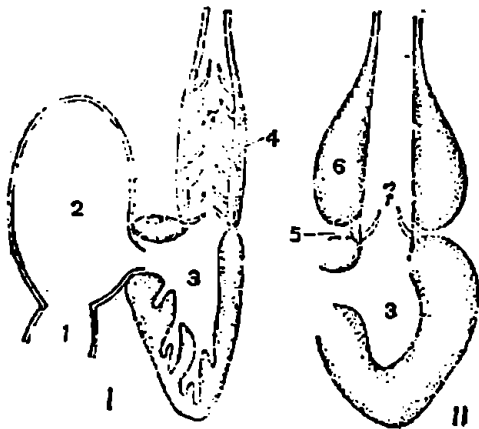
ბის სახით, რომლებიც ენდოკარდიუმითაა დაფარული. ეს წარმონაქმნები, რომელთაც გულის ხარხები (ტრაბეკულები) ეწოდებათ, ქმნიან ხშირსა და რთულ ქსელს და გამოყოფენ გვერდითს, ნაპრალურ სივრცეებს პარკუჭის ცენტრალური ღრუსგან, რომელიც, ცხადია, საგრძნობლად ვიწროვდება. ისევე, როგორც წყლის ხერხემლიანების, ამფიბიების გულის პარკუჭიც ერთიანია, გაუყოფელი, ოღონდ, არტერიული და ვენური სისხლის სრულ აღრევას აქ ნაწილობრივ უშლის ხელს ტრაბეკულების ძლიერი სისტემა. ამრიგად, თუ თევზების გული ორკამეროვანია და ვენური (ერთიანი წინაგული და ერთიანი პარკუჭი), ამფიბიების (და აგრეთვე ორგვარადმსუნთქვეი თევზების) გული სამკამეროვანია: იგი შეიცავს ერთ ვენურს (მარჯვენას) და ერთ არტერიულ (მარცხენას) წინაგულსა და ერთ პარკუჭს, რომელშიც შერეული სისხლია. უმაღლესი ხერხემლიანებისათვის ასეთი სამკამეროვანი გული დროებითი, გარდამავალი სტადიაა. ამ ცხოველებს პარკუჭის ცენტრალური კედლის შიგნითა ზედაპირზე, კაუდალურ მიდამოში, (ე. ი. წვეროსკენ) უჩნდებათ მიოკარდიუმის გასწვრივი ნაოჭი (კუეებსა და ქერცლიანებს—პორიზონტალური; ნიანგებს, ფრინველებს და ძუძუმწოვრებს კი—ვერტიკალური), რომელიც ქმნის პარკუჭის ძგიდეს (septum ventriculorum), რის შედეგადაც ერთიანი პარკუჭი თანდათან იყოფა ორად: მარცხენა და მარჯვენა პარკუჭად¹. დასაწყისში პარკუჭების ძგიდის თავისუფალი კიდე ვერ აღწევს პარკუჭის მოპირდაპირე კედელს და მათ შორის რჩება საკმაოდ დიდი შუალედი, რის გამოც გული ფაქტიურად ისევ სამკამეროვანი რჩება. ასეთი არასრული ძგიდე საბოლოოდ ურჩებათ რექტილიებს, გარდა ნიანგებისა (იხ. ქვემოთ). სისტოლისას, როცა პარკუჭის ღრუ ვიწროვდება, ძგიდე წვდება პარკუჭის კედელს და, გულში მყოფი სისხლი ნაწილდება პარკუჭის მარცხენა და მარჯვენა ნახევარში; დიასტოლისას კი სისხლი ნაწილობრივ ირევა, თუმცა სრული შერევა მაინც არ ხდება და პარკუჭის ერთი განყოფილება არტერიულ სისხლს შეიცავს, მეორე — ვენურს, შუა და წინა ნაწილი კი — შერეულს. ფრინველებს, ძუძუმწოვრებს და, აგრეთვე, ნიანგებს პარკუჭთ შორისი ხვრელიც ეხშობათ, რაც არტერიული ღეროს გაყოფასთანაა დაკავშირებული (იხილეთ ქვემოთ). მის ადგილას პარკუჭების ძგიდეში რჩება ეგრეთ წოდებული აკკოვანი ნაწილი (pars membranacea). ამრიგად, ხორციელდება პარკუჭის სრული გაყოფა და

¹ კუებისა და ქერცლიანების პორიზონტალური ძგიდე, ნიანგებისა და ფრინველების ვერტიკალური ძგიდე და ძუძუმწოვრების ვერტიკალური ძგიდე — პათოლოგიური არ არის.

გული ოთხკამეროვანი ხდება. პარკუქის გაყოფით ხდება არტერიული და ვენური სისხლის ერთმანეთისაგან სრული იზოლაცია: მარცხენა წინაგული და პარკუქი შეიცავს წმინდა არტერიულ სისხლს, მარჯვენა წინაგული და პარკუქი კი—მხოლოდ ვენურს.

პარკუქის და, ამრიგად, მთელი გულის სულ წინა უბანი სელაქიებში, ხრტილძვლოვან და ზოგ მთელძვლოვან თევზებში (*Lepidosteus*) არტერიულ კონუსს (*conus arteriosus*) ქმნის. მასში რამდენიმე მწკრივად განწყობილი ნამკლესებრი აპკოვანი სარქველებია. სხვა მთელძვლოვანებს (*Amia*) არტერიულ კონუსში მხოლოდ 3 წყვილი ასეთი სარქველი შერჩენიათ, სრულძვლოვან თევზებს კი კონუსი მთლიანად რედუცირებული აქვთ და მისგან მხოლოდ 1—2 წყვილი სარქველია დარჩენილი. ამ თევზებს არტერიული კონუსის ადგილას განვითარებული აქვთ ე. წ. აორტიკული ბოლქვი (*bulbus aortae*), მაგრამ იგი კონუსის ჰომოლოგი არაა და ძარღვის გარდაქმნის პროდუქტია: იგი გლუვი მუსკულატურითაა აღჭურვილი და არც პულსირებს. ძალიან კარგად განვითარებული არტერიული კონუსი აქვთ დიანოებს და ამფიბიებს. აქ იმ განივი სარქველებისაგან, რომლებიცაა წყლის ხერხემლიანების კონუსში, შერჩენილია სარქველები კონუსის დასაწყისსა და ბოლოსში. ზოგ ორგვარმსუნთქავს (*Neoceratodus*) კონუსის დანარჩენი სარქველების მწკრივებიდან თითო სარქველი შერჩენია, რომლებიც კონუსის კედელზე სპირალური თანამიმდევრობითაა განწყობილი, რის გამოც მათი ერთობლიობა სპირალურ ძვიდეს ქმნის. ეს სარქველები სხვა ორგვარადმსუნთქავეებში (*Protopterus*) და ამფიბიებში შეზრდილია ერთმანეთს და ქმნის მთლიან გასწვრივ სპირალურ სარქველს ან ძვიდეს, რომელიც კონუსის ღრუს ორ ნაწილად ყოფს: ზედა განყოფილება, რომლიდანაც საფილტვე არტერიების ღერო იწყება, იწოდება საფილტვე ღრუდ (*caelum pulmonale*), ქვედა კი, რომლიდანაც აორტის ღერო იწყება—სააორტე ღრუდ (*caelum aorticum*). სპირალური სარქველის მეშვეობით ხდება გულიდან ძარღვებში სისხლის მიწოდების რეგულაცია, რის წყალობითაც ვენური სისხლი საფილტვე არტერიებში ხვდება, შერეული და არტერიული სისხლი კი—სასისტემო ძარღვებში (აორტაში). ამნიონიანებს არტერიული კონუსი რედუცირებული აქვთ და მისგან მხოლოდ სარქველებილაა დარჩენილი გულის და არტერიული ღეროს საზღვარზე. ემბრიონალური განვითარების დროს პარკუქი წინისკენ გრძელდება საკმაოდ მსხვილ-მილად, რომელსაც არტერიული ღერო ეწოდება. არტერიუ-

ლი ღეროს სიღრუე თავდაპირველად ერთიანია (გაუყოფელი). მაგრამ შემდეგ მასში ჩნდება ვერტიკალური გასწვრივი ძგიდე, რომელიც წინიდან უკანისკენ (პარკუქისკენ) ვითარდება და საესე-ბით ყოფს მას შუაზე. ნიანგებში, ფრინველებსა და ძუძუმწოვრებ-ში ეს ძგიდე შეიზრდება პარკუქშიც და, მიეზრდება რა წინიდან პარკუქის ფიდეს, ხშავს პარკუქშორის ხერელს. პარკუქის ძგიდის იმ უბანს, რომელიც ამ ხერელის ადგილას იქმნება (pars mem-



სურ. 97. ხ რ ტ ი ლ ო ვ ა ნ ი (I) და ძ ე ლ ო ვ ა ნ ი (II) თ ე ვ ე ბ ი ს ბ უ ლ ი

1. ვენური სინუსი, 2. წინაგული, 3. პარკუქა, 4. არტერიული კონუსი, 5. მისი რუდიმენტი, 6. აორტის ბოლქვი, 7. სარკველები.

branacea), თელიან სწორედ, არტერიული ღეროს ძგიდის ნაწილად, რომელიც მიზრდილია პარკუქების ძგიდეზე. თვით არტერიული ღერო კი ერთხანს კიდევ გარედან ერთიანი რჩება და შიგ ორ, ძგიდით გამიჯნულ არხს შეიცავს, რომელთაგან ერთი (მარჯვენა) საფილტვე არტერიად გრძელდება, მეორე კი (მარცხენა)—აორტად. შემდეგ არტერიული ღერო მთლიანად (გარეგნულადაც) იხლიჩება ორ დამოუკიდებელ ღეროდ, რომელთაგან მარჯვენა (საფილტვე) ღერო მარჯვენა პარკუქში იხსნე-

ბა, მარცხენა (სააორტე) ღერო კი—მარცხენა პარკუქში. რეპტილიებს, რომელთაც ორი (მარჯვენა და მარცხენა) სააორტე რკალი აქვთ, სააორტე ღეროც შუაზე ეხლიჩებათ. არტერიული ღერო თავდაპირველად პარკუქისაგან გამოყოფილია ოთხი აპკოვანი ნამგლისებრი სარქველის ერთი მწკრივით (მთელი სარქველი ოთხკარედია). როცა საერთო ღერო იყოფა საფილტვე და სააორტე ღეროდ, ძგიდე ყოფს ორ მოპირდაპირე სარქველსაც, რის შედეგადაც თვითეული მეორეული ღერო (საფილტვე და სააორტე) შესაბამისი პარკუქისაგან სამკარედი სარქველით გამომიჯნული აღმოჩნდება. ყველა ეს სარქველი, როგორც ითქვა, არტერიული კონუსის სარქველების ერთი განივი მწკრივის ნაშთს წარმოადგენს. არტერიული ღეროს გაყოფით სისხლის მიმოქცევის დიდი და მცირე წრე ერთმანეთს საბოლოოდ გამოეყოფა.

გულის კუნთი, რომელიც მოკარდიუმს შეადგენს, ისევე, როგორც შიგნეულობის გლუვი მუსკულატურა, სპლანქნოტომის ვისცერალური ფურცლიდან ვითარდება. ჩვენ უკვე ვიცით, რომ, ჩანაი-რადაც არ უნდა ვითარდებოდეს გული (უამნიონობის თუ ამნიონების ტიპით). გარკვეულ სტადიაში მომავალი გულის შიდაპოში სპლანქნოტომის ვისცერალურ ფურცელს გამოეყოფა ვიზოგენური მასალა, რომელიც შემდეგ ენდოკარდიუმად ვითარდება. ვისცერალური ფურცლის იგივე უბანი, რომელიც ენდოკარდიუმის მასალის გამოყოფის შემდეგ რჩება, ერთობ სქელდება და ქნნის ეგრეთ წოდებულ მიოციტთა კარდიალურ ფირფიტას. ამ მიოციტთა კარდიალური ფირფიტის გარეთა ფენა, როგორც ზემოთ ითქვა, ბოლომდე ინარჩუნებს ეპითელურ სტრუქტურას და შემდეგ ეპიკარდიუმს ქნის. ჩვენ ახლა გვაინტერესებს მიოციტთა კარდიალური ფირფიტის შიგნითა, უფრო სქელი ფენა, რომელიც უშუალოდ ენდოკარდიუმის მომცემი ენდოთელიუმისკენაა მიქცეული. სწორედ იგი ვითარდება ეპიკარდიუმად, რომელიც ჩვენ უნდა განვიხილოთ. მიოციტთა კარდიალური ფირფიტის ეს ნაწილი კარგავს ეპითელურ სტრუქტურას და სინციტიუმად იქცევა. ამ სინციტიუმის განვითარებასთან ერთად მის ჰლაზმაში განივზოლოვანი მიოფიბრილები ჩნდებიან. განსხვავებით ნამდვილი განივზოლოვანი კუნთებისაგან, გულის კუნთი ბოლომდე ინარჩუნებს სინციტიუმის სტრუქტურას და განცალკევებულ კუნთოვან ბოქვებად არ იყოფა. ამ სინციტიუმში შეიზრდება შემაერთებელი ქსოვილი, რომელიც მას ცალკეულ კონებად ყოფს. ეს კონები დეფინიტიურ გულში ერთობ რთულადაა განწყობილი, წინაგულების განყოფილებაში ისინი უფრო წესიერადაა განლაგებული, ვიდრე პარკუჭების განყოფილებაში.

როდესაც გულის განვითარება სრულდება, მოკარდიუმს კუნთოვანი ბოქვებისაგან შემდგარი ბადის სტრუქტურა აქვს. ეს ბოქვები თავისი ნატიფი აგებულებით ძალიან გვანან სომური განივზოლოვანი მუსკულატურის ბოქვებს. მათში მყოფი მიოფიბრილები განივი და ნახულობით ხასიათდებიან. ამავე დროს, გულის კუნთის ბოქვებისა და ნამდვილი განივზოლიანი კუნთების ბოქვები ზოგ სტრუქტურულ განსხვავებასაც იჩენენ, რომლებსაც ჰისტოლოგიის კურსში იიილავენ ხოლმე. ჩვენ აქ კიდევ ერთხელ აღვნიშნოთ მხოლოდ გულის კუნთის მთავარი განმასხვავებელი თავისებურება, კერძოდ ის, რომ მასში ბოქვები ნულამ დაკავშირებულნი არიან ერთმანეთთან პლაზმური ხიდაკებით და, ამოიგად, სინციტიუმს ქნიან. აქვე უნდა იქნას აღნიშნული, რომ ამ

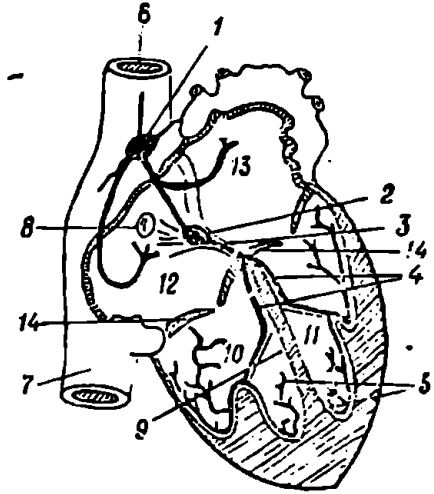
ახინციტიუმის უჯრედოვანი ტერიტორიების გარკვეულ ადგილებში იმყოფებიან განივი ჩანართი ფორფიტები, რომელთა რაობა დღესაც არაა საბოლოოდ დადგენილი.

გულის კუნთოვანი შრე, ძუძუმწოვრებში მაინც, კიდევ ერთ საინტერესო თავისებურებას იჩენს. მის შემადგენლობაში ვხვდებით განსაკუთრებული კუნთოვანი ბოჭკოების სისტემას, რომელიც გამტარ სისტემადა იწოდება. ჰისტოლოგიურად ამ სისტემის ბოჭკოები ხასიათდებიან უჯრედოვანი ტერიტორიების დიდი ზომით, რაც იმითაა განპირობებული, რომ მათში სარკოპლაზმა ბევრია, ნიოფობრილები კი—ცოტა. ყველაფერი ეს გამტარი სისტემის ბოჭკოებს ერთობ ამსგავსებს ნამდვილი განივზოლოვანი კუნთოვანი ბოჭკოების ემბრიონალური განვითარების სტადიებს. ამიტომაც ითვლება ხოლმე, რომ ამ ბოჭკოებს ემბრიონალური ხასიათი აქვთ შენარჩუნებული. გულის კუნთის სხვა ბოჭკოებისაგან განსხვავებით, გამტარი სისტემის ბოჭკოები ავტონომიურად, თავისთავად, რიტმულად იკუმშებიან, რაიმე ნერვული იმპულსებისაგან დამოუკიდებლად. გამტარი სისტემის ბოჭკოებს საერთო სახელად პურკინის ბოჭკოებს უწოდებენ. ამ ბოჭკოებით შექმნილი გამტარი სისტემა იყოფა ორ განყოფილებად. პირველი მათგანი სინუსურ-ავრიკულარულ განყოფილებად იწოდება. იგი შეიცავს სასინუსე ანუ კეით-ფლაკის კვანძს, რომელიც იმყოფება გულის მარჯვენა ყურსა და წინა ღრუ ვენას შორის, მისგან იწყება ორი გამონაზარდი: ზედა და ქვედა. ქვედა გამონაზარდი უკანა ღრუ ვენისაკენ მიიმართება. გამტარი სისტემის ატრიოვენტრიკულარული განყოფილება შეიცავს ატრიოვენტრიკულარულ ანუ ტავარას კვანძს (რომელიც ატრიოვენტრიკულარულ ძგიდესთან ახლოს იმყოფება) და მისგან გამომავალ ჰისისეულ კონას (რომელიც ინტერვენტრიკულარულ ძგიდებზე გადადის და ორივე პარკუჭის კედელზე ორ ღეროდ ვრცელდება). სასინუსე და ატრიოვენტრიკულარული კვანძი ერთმანეთთან გამტარი ბოჭკოების კონითაა დაკავშირებული. ამრიგად წარმოიქმნება ერთიანი გამტარი სისტემა, რომელიც განსაკუთრებით კარგად ჩლიქოსნებს (მაგალითად ცხვარს) აქვთ გამოხატული. პატარა ზომის ძუძუმწოვრებში კი მისი ბოჭკოები არაფრით განსხვავდებიან შიოკარდიუმის ჩვეულებრივი ბოჭკოებისაგან.

გამტარ სისტემას ასეთი სახელი იმიტომ ეწოდა. რომ მიაჩნიათ, თითქოს იგი ატარებს გულის ცალკეული ნაწილების შეკუმშვის მკოორდინირებელ იმპულსებს, რის წყალობითაც გული თავის ფუნქციონალურ მთლიანობას იჩენს. გამტარი სისტემის ბოჭკოებს

გასდევნენ ნერვული ბოჭკოებიც. ამიტომაც დღესაც არაა საბოლოოდ გამოკვეთული, მიოგენურია თუ ნევროგენული გულის შეკუმშვა.

მიოკარდიუმში შეადგენს მთელი გულის კედლის დაახლოებით 7/10 ნაწილს. მისი კონები მყესოვანი დაბოლოებებით ემაგრებიან გულის ფიბროზულ რგოლებს. თანაც ისინი, მიუხედავად იმისა, რომ ერთიანი სინციტიალური (თუ სიმპლასტური) კომპლექსის ნაწილებს წარმოადგენენ, განაწილებულნი არიან კუნთოვან შრეებად. უნდა ითქვას კი, რომ ეს შრეები მკვეთრად არაა ერთიმეორისაგან გამიჯნული. პარკუჭებში ასეთი შრე სამია (მარცხენა პარკუჭში ოთხიც კი). გარეთა მათგანი ორივე პარკუჭის საერთო ირიბი შრეა. შუა შრე ირგვლივია. მისი გარეთა ფენები, აგრეთვე, ორივე პარკუჭს ევლება გარს, შიგნითა ფენები კი უკვე თვითიველ პარკუჭს ეკუთვნიან. შიგნითა შრე ისევ გასწვრივია და, ცხადია, თვითიველ პარკუჭში დამოუკიდებელი. როგორც ზემოთ უკვე ითქვა, წინაგულების კუნთოვანი კედელი ბევრად უფრო სუსტია და თხელი. იგი შეიცავს ორ შრეს: ირგვლივს — გარეთას და გასწვრივს — შიგნითას. ამასთან, ენების შესართავეების ირგვლივ მიოკარდიუმის კონები მარყუჟისებრ განწყობიან და ერთგვარ სფინქტერებს ქმნიან. წინაგულების მიოკარდიუმში ვრცელდება საფილტვე ვენების იმ უბნებზეც, რომელიც პერიკარდიალურ ღრუში იმყოფება. აქ იგი რთულად მოწყობილ ყულფოვან ფენას ქმნის, რომელიც ზოგჯერ ვითარდება სპეციალურ სტრუქტურებად, როგორცაა, მაგალითად, ჩლიქოსნების ლაკუნები და ანთროპოიდე-



სურ. 100. გულის კუნთის გამტარი სისტემის სქემა

1. სინუსურ-ავრიკულარული კვანძი, 2. ატრიოვენტრიკულარული კვანძი, 3. ჰისის კონა, 4 მისი მარჯვენა და მარცხენა მუხლი, 5. პერკინიუს ბოჭკოების ბადე. 6. ზედა ღრუ ვენა, 7. საგვირგვინე სინუსი, 8. ქვედა ღრუ ვენა, 9. ინტრვენტრიკულარული ძგიდე, 10 და 11. მარჯვენა და მარცხენა პარკუჭი, 12 და 13. მარჯვენა და მარცხენა წინაგული, 14. ატრიოვენტრიკულარული სარქველი.

ფილტვე ვენების იმ უბნებზეც, რომელიც პერიკარდიალურ ღრუში იმყოფება. აქ იგი რთულად მოწყობილ ყულფოვან ფენას ქმნის, რომელიც ზოგჯერ ვითარდება სპეციალურ სტრუქტურებად, როგორცაა, მაგალითად, ჩლიქოსნების ლაკუნები და ანთროპოიდე-

ბის მიოკარდული მანეტები. .იმ ძუძუმწოვრებში, რომელთაც ხშირი გულისცემა ახასიათებთ, მიოკარდული ფენა საფილტვე ვენებს ძალიან დიდ მანძილზე მიყვება ხოლმე.

ყველაფერი ეს, ძირითადად, ძუძუმწოვრების მიოკარდიუმს ეხება. თუმცა თვით ძუძუმწოვრების კლასშიც ძიოკარდიუმი, როგორც მთელი გული, იჩენს ხოლმე ზოგიერთ განსხვავებებს შრეების განვითარებისა თუ ბოქკოვანი კონების განლაგების მიხედვით. სხვა ხერხემლიანების მიოკარდიუმი სპეციალურად შედარებით სუსტადაა შესწავლილი. ის ცნობები, რომლებიც ამ საკითხზე არსებობენ, მოწმობენ, რომ მათი მიოკარდიუმის კუნთოვანი ბოქკოებს განივზოლოვანი მუსკულატურის თვისებები უფრო სუსტად აქვთ გამოხატული. არსებული ცნობებით, ძუძუმწოვრების მიოკარდიუმს ყველაზე უფრო მეტად ბაყაყის მიოკარდიუმი ჰგავს, მაგრამ მასში განივზოლოვნობა უფრო სუსტია, განსაკუთრებით, ვენურ სინუსში. ეს კიდევ ერთხელ მოწმობს იმას, რომ კუნთის განივზოლოვნად ქცევა თვით ხერხემლიანთა ევოლუციის პროცესში გულის ფუნქციის გასრულყოფილებით არის განპირობებული.

გულის მუსკულატურა ნამდვილი განივზოლოვანი მუსკულატურისაგან (იქნება იგი ვისცერალური, თუ სომური) განსაკუთრებით მკვეთრად განსხვავდება თავისი ფიზიოლოგიური თვისებებით. ამ საკითხს დაწვრილებით ფიზიოლოგიის კურსში სწავლობენ. აქ ჩვენ მას მხოლოდ ორიოდ სიტყვით შევივებით. უპირველესად უნდა აღინიშნოს, რომ მისი შეკუმშვა ისევე, როგორც გლუვი მუსკულატურისა, უნებლიეა და, თანაც, ყოველთვის რიტმული. ამასთან, მისი ბოქკოების შეკუმშვა ბევრად უფრო ნელა ხდება და ცხადია, მათი გაღიზიანების ფარული პერიოდი აქ უფრო ხანგრძლივია. თანაც, ყოველ ზღურბლოვან გაღიზიანებას მიოკარდიუმი უპასუხებს მაქსიმალური შეკუმშვით. ბოლოს, მიოკარდიუმი ტეტანუსურ შეკუმშვას არასოდეს არ იძლევა. ყველაფერი ეს მას ისევე გლუვ ვისცერალურ მუსკულატურას ააილოებს.

პოიკილოთერძული ხერხემლიანების გული ამოკვეთის შემდეგაც იკუმშება რაცდენიმე საათის განმავლობაში. ჰომოიოთერმული ცხოველების, განსაკუთრებით, უმაღლესი ძუძუმწოვრების გული კი ამოკვეთის შემდეგ ძალიან სწრაფად წყვეტს მოქმედებას. მაგრამ გარკვეულ პირობებში, ჰაგალითად, მასში საკვები სითხის გატარებისას, მან შეიძლება მოქმედება აღიდგინოს. თანაც, ეს მით უფრო იოლად ხერხდება, რაც უფრო ახალგაზრდაა ორგანიზმი. ერთობ დიდძალს ინარჩუნებს სიცოცხლეს, მაგალითად, ლექების გული. ცნობილია ბავივის გულის გაცოცხლების შემთხვევა სიკვდილის შემდეგ 96 საათის გაყლისას.

გულს, როგორც მთელი სისხლის მიმწოდებელ და გამანაწილებელ ორგანოს. უაღრესად დიდი მუშაობის შესრულება უიღებო. მის მიერ გადადენილი სისხლის რაოდენობა დამოკიდებულია ცხოველის სისხლის ცირკულაციაზე, რაც, თავისი მხრით, მისი ეკოლოგიური თავისებურებებითაა განპირობებული (მაგალითად, ლოკომოციის ხასიათით). ამავე დროს, იგი დამოკიდებულია ცხოველის ზომზეც. ეს რაოდენობა ძუძუმწოვრებში ასეთია: ცხენის გული წუთში გადადენის 29 ლიტრ სისხლს, ცხენისა—4 ლიტრს, ძალისა—1,5 ლიტრს, ბაქისა—440 გრამს, თავისა—29 გრამს. ადამიანის გული წუთში ატარებს დაახლოებით 5 ლიტრ სისხლს, ანუ მთელ სისხლს, როცელიც ორგანიზმში არსებობს, ფიზიკური დატვირთვისას კი, ხუთ-ექვსჯერ ზეტს. ადამიანის გულის მუშაობა დღე-ღამეში 17000 კილოგრამია, ე. ი. იგი ისეთ მუშაობას უდრის, როგორცაა საჭირო სავსე საბარგო ვაგონის ერთი მეტრის სიმაღლეზე ასაწევად. უნდა ითქვას, რომ გულის ცალკეული განყოფილებები ერთნაირ მუშაობას არ ასრულებენ. პარკუჭი მთლიანად, განსაკუთრებით, დიდ მუშაობას ასრულებს: დღე-ღამეში მისი მუშაობა უდრის 19200 კილოგრამს, თანაც აქედან 14400 კილოგრამი მარცხენა პარკუჭზე მოდის, მარჯვენა პარკუჭზე კი მხოლოდ 4800 კილოგრამი. მიოკარდიუმის შეკუმშვის ძალა და ტემპი, როგორც აღინიშნა, ორგანიზმის მდგომარეობისაგან დამოკიდებით (მუშაობა, ნერვული გაღიზიანება, ზედტვი გახურება და სხვა) ადვილად იცვლება. მაგალითად, თავისი გული წუთში 175-ჯერ იკუმშება, შეშინებისას კი შეკუმშვის რიცხვი 600-ს აღწევს. სრულძელოვანი თევზის გული, ჩვეულებრივ, წუთში დაახლოებით 100-ჯერ იკუმშება, ზამთრობისას კი—მხოლოდ 2-ჯერ ან 3-ჯერ. გულისცემის რიტმი, ე. ი. წუთში შეკუმშვის რაოდენობა დამოკიდებულია ნივთიერებათა მიმოცვლის ზოგადი დონისაგან, სასიცოცხლო პროცესების ინტენსიუობისაგან და, აგრეთვე. ცხოველის ზომისაგან ყველაფერი ეს კი ისევ მისი ცხოვრების ხასიათზეა დამოკიდებული.

გულის კუნთის ასეთი დიდი ფუნქციონალური დატვირთვა აშკარად ადასტურებს იმას, რომ გულის გლოვი ვისცერალური მუსკულატურის განივზოლოვანად გარდაქმნის რთული და უაღრესად საინტერესო პროცესის მიზეზი სწორედ ესაა. აიას ისიც ადასტურებს, რომ იწერებშიც გულის კედელში მყოფი კუნთოვანი ბოკოები განივზოლოვან ბოკოებს შოგვაგონიენ. კიბოებსა და მოლუსკებშიც კი გულის კუნთოვანი ილეიენტეაი ამავე ცხოველების კუნთებისაგან სტრუქტურულად განსივთავებულნი არიან.

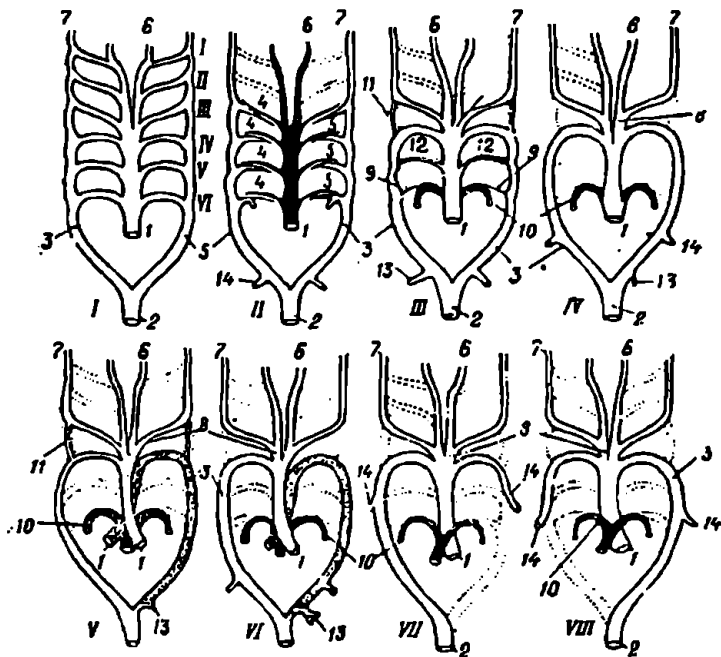
ახლა ჩვენ უკვე ვიცით, რომ გლუვი მუსკულატურა ევოლუცი-
ის პროცესში, ფუნქციონალური დატვირთვის ზეგავლენით არა-
ერთგზის ქცეულა განივზოლოვნად. როგორც ვნახეთ,
განივზოლოვანი ვისცერალური მუსკულატურითაა აღჭურვილი
საუბე და სალაცუჩე აპარატი, საყლაპავი მილი, ზოგჯერ კუჭიც,
ნაწლავიც და სასურავი ბუშტიც. სტრუქტურულად განივზოლო-
ვანია მიოკარდიუმიც. ფრინველებში განივზოლოვანია გუგის კუნ-
თებიც. თუ ამას დავუმატებთ, რომ უხერხემლოებში განივზოლოვა-
ნი მუსკულატურა აქვთ მხოლოდ მწერებს, ე. ი. უმაღლეს ჯგუფს,
რომელიც განსაკუთრებით სწრაფი და მძლავრი მოძრაობით ხასია-
თდება, სრულიად აშკარა გახდება, რომ მუსკულატურის დაყოფა
გლუვ და განივზოლოვან კუნთებად უაღრესად ფორმალურია. კუნ-
თოვანი ქსოვილის სიგლუვე და განივზოლოვნობა კუნთოვანი ქსო-
ვილის ფუნქციონალური დატვირთვის გამომხატველია. კერძოდ,
განივზოლოვნობა არის სტრუქტურული თავისებურება, რომელიც
ქსოვილის ფუნქციის ინტენსიფიკაციითაა განპირობებული.

§ 30. არტერიული სისტემის განვითარება, აგავულება და ევოლუცია

გულის წინ ვითარდება საკმაოდ დიდი კენტი ძარღვი, რომე-
ლიც კაუდალური ბოლოთი უერთდება გულის საპარაკუჭე განყო-
ფილებას (კერძოდ, არტერიულ კონუსს). იგი მიიმართება სხეუ-
ლის ვენტრალური კედლის კუნთებსა და შემაერთებელ ქსოვილს
შორის წინისაკენ. ამ ძარღვს მუცლის აორტა (aorta ventra-
lis) ჰქვია. მუცლის აორტა იძლევა ლუწ ტოტებს, რომლებიც
ზეიზრდებიან ლაცურთშორის ძვიდებში და მიემართებიან მათში
ქვემოდან ზემოთ. ეს არტერიული ანუ აორტის რკალე-
ბია (arcus arteriosi s. arcus aortarum). სალაცუჩე მიდამოს
ზემოთ, სუბქორდალურ მიდამოში, თვითიული მხრის არტერი-
ული რკალები გასწვრივი ანასტომოზებით უკავშირდებიან ერთ-
მანეთს. ამ ანასტომოზების ერთობლიობა ქმნის მარჯვენა აორტა-
ლურ ფესვს (radix aortae dorsalis). სალაცუჩე მიდამოს უკან,
დაახლოებით გულის დორსალურად მდებარე უბანზე მარჯვენა და
მარცხენა აორტალური ფესვი ერთმანეთს ერწყმის და ხერხემლის
ქვეშ მყოფ გასწვრივ, კენტ დიდ ძარღვს — ზურგის აორტას
(aorta dorsalis) ქმნის.

ასეთნაირად მოწყობილი ძარღვთა სისტემა ყველა ხერხემლიანს,
ხმელეთისას თუ წყლისას, გააჩნია ადრეულ ემბრიონალურ
პერიოდში. არტერიული რკალების რიცხვი შეიძლება ვარი-

ირობდეს (განსაკუთრებით, წყლის ხერხემლიანებში, ლაყურების რაოდენობის შესაბამისად), მაგრამ საშუალოდ მათი რიცხვი ექვსს უდრის. ამ სისხლგამტარი ძარღვების სახელები წარმომდგარია იმ ვისცერალური რქალების სახელთაგან, რომლებშიც ისინი გაივლიან. ასე რომ, პირველ მათგანს მანდიბულარული რქალი ჰქვია, მეორეს — ჰიოიდური, დანარჩენებს კი — ბრანქიალური. განვითარების პროცესში არტერიული რქალები ძლიერ გარდაქმ-



სურ. 101. არტერიული რქალების ევოლუცია I. ემბრიონის არტერიული რქალები, II. თევზი, III. კუდიანი ამფიბია, IV. უკუდო ამფიბია, V. გველი, VI ხელიკი, VII. ფრინველი, VIII. ძუძუმწოვარი.

1. მუცლის აორტა (ან არტერიული ღერო), 2. ზურგის აორტა, 3. ზურგის აორტის ფესვები, 4: მომტანი სალაცუჩე არტერიები, 5. გამტანი სალაცუჩე არტერიები, 6. შიგნითა საძილე არტერია, 7. გარეთა საძილე არტერია, 8. საერთო საძილე არტერია, 9. ბოტალოს სადინარი, 10. ფილტვის არტერია, 11. საძილე სადინარი, 12. აორტალური სადინარი, 13. შიგნეულობის არტერია, 14. ლავიწქევა არტერია, I—IV. არტერიული რქალები (გაშავებულია ვენური სისხლი).

ნას განიცდიან. პირველი ორი არტერიული რქალი ყველა ხერხემლიანში ქრება: მათგან მხოლოდ უმნიშვნელო ძარღვები შეიძლება დარჩნენ (თევზები). წყლის ხერხემლიან-

ნებში დანარჩენი (ბრანქიალური) არტერიული რკალები (რიცხვით ოთხი მაინც) შუაზე კაპილარულ წნულად იშლებიან, რის შედეგადაც თვითეული რკალი იყოფა ორ ნაწილად: ერთ-მათგანს გულიდან ვენური სისხლი მიაქვს ლაყუჩის კაპილარულ წნულამდე და მომტანი სალაყუჩე არტერია ჰქვია (*arteria branchialis afferens*). მეორეს ამ კაპილარული წნულიდან დაეანგული-სისხლი მიაქვს ზურგის აორტის ფესვში და გამტანი სალაყუჩე არტერია ეწოდება (*a. branchialis efferens*).

ხმელეთის ხერხემლიანებს ეს ოთხი არტერიული რკალი დეფინიტიური სისხლის მიმოქცევის თავისებურებათა შესაბამისად ფრიად განსხვავებულად გარდაექმნებათ.

მესამე არტერიული რკალი (ე. ი. პირველი ბრანქიალური ძარღვი) ყველა ტეტრაპოდს უნარჩუნდება გარეთა საძილე არტერიის სახით (*a. carotis externa*). ამასთან, ვენტრალური აორტის ის ნაწილი, საიდანაც ეს რკალი იწყება, ქმნის საერთო საძილე არტერიას (*a. carotis communis*), რომელიც წინისკენ გრძელდება შიგნითა და გარეთა საძილე არტერიად (*a. a. carotides interna et externa*). აორტის ფესვის ის ნაწილი, რომელიც I, II, III არტერიულ რკალს აერთებდა, იქცევა გარეთა საძილე არტერიის გაგრძელებად, ხოლო III და IV არტერიული რკალების შემაერთებელი ნაწილი ატროფირდება. იგი დეფინიტიურად შერჩება ხოლმე ძხოლოდ უფეხო ამფიბიებს, ზოგ კუდიან ამფიბიას, გველებს, ზოგ ხელიკს და ქმნის საძილე სადინარს (*ductus caroticus*), რომელიც ერთმანეთს უკავშირებს გარეთა საძილე არტერიასა და აორტის რკალს.

მეოთხე არტერიული რკალი ტეტრაპოდებს ძლიერ უვითარდება და იქცევა აორტის რკალად (*arcus aortae*). ეს რკალები კაუდალური მიმართულებით გრძელდება აორტის ფესვებამდე, რომელნიც ზურგის აორტას უერთდებიან. ამფიბიებს აორტის მარჯვენა და მარცხენა რკალი სიმეტრიულად აქვთ განვითარებული. თანამედროვე რეპტილიების უმრავლესობას კი, თუმცა, აგრეთვე, ორივე აორტის რკალი აქვს, მაგრამ მარჯვენა მათგანი აორტის ფესვიანად საგრძნობლად უფრო ძლიერაა განვითარებული მარცხენაზე. მარცხენა აორტის რკალის დაკნინების პროცესი სრულდება ფრინველებში, რომელთაც მარცხენა აორტის ფესვი სრულიად რედუცირებული აქვთ და ძხოლოდ მარჯვენა გააჩნიათ. საპროსპირო სურათს ვიედავთ ძუძუმწოვრებში, რომელთაც მარცხენა აორტის რკალი აქვთ განვითარებული. მათი მარჯვენა აორტის რკალი, რომელიც ზურგის აორტას აღარ უაღვიოდება და რომელსაც ერთი ან ორივე საერთო საძილე არტერია და მარჯ-

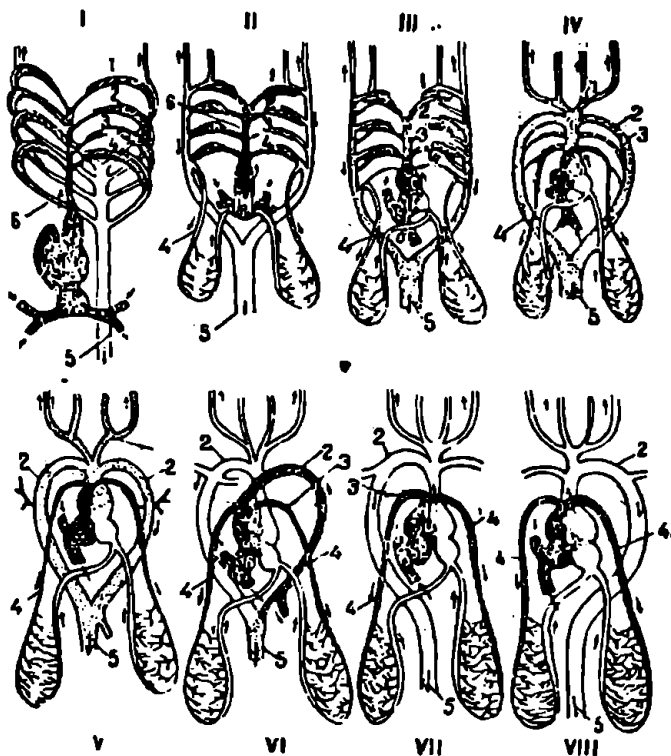
ვენა ლავიწვევმა არტერია ერთვის, იწოდება უსახელო არტერიად (ა. აიიოჟნა). უნდა ვიფიქროთ, რომ რეპტილიების ერთ ჯგუფს ოდესღაც სწორედ მარჯვენა აორტის რკალი და ფესვი ჰქონდა დაკნინებული და რომ ძუძუმწოვრები სწორედ ამ ჯგუფის შთამომავლებია.

მეხუთე არტერიული რკალი თითქმის ყოველთვის ატროფირდება. იგი შერჩენილი აქვთ მხოლოდ ზოგ კუდიან ამფიბიას. უმნიშვნელო სადინარის სახით (ductus aorticus), რომელიც ერთმანეთს უკავშირებს არტერიულ ღეროს (მუცლის აორტის ნაშთს) და აორტის ფესვებს. საინტერესოა, რომ უკვე სელაქიებს ახასიათებს ამ რკალის გამოცალკეება დანარჩენებისაგან.

მეექვსე არტერიული რკალის გარდაქმნა ფრიალ თავისებურად ხდება. ტეტრაპოდებში. (და, აგრეთვე, დიპნოებში) ამ რკალს შუაში უჩნდება გამონაზარდი, რომელიც თანდათან იზრდება კაუდალური მიმართულებით და შეიზრდება ფილტვის ნერგში. ამრიგად, მეექვსე რკალის პროქსიმალური (ცენტრალური) ნახევარი და აღწერილი ახალი ტოტი ქნის საფილტვე არტერიას (ა. pulmonalis). მეექვსე რკალის დისტალური (დორსალური) ნახევარი საფილტვე არტერიას აერთებს აორტის ფესვთან და ბოტალოსეულ სადინრად (ductus Botalli) იწოდება. ბოტალოსეული სადინარი სამუდამოდ ურჩება კუდიან ამფიბიებს, ჰატერიას და კუებს (დაკნინებული ძარღვის სახით). დანარჩენ ხერხემლიანებს კი იგი მხოლოდ ემბრიონალურ პერიოდში აქვთ. როცა ფილტვები ჯერ არ ფუნქციონირებენ, სისხლი მარჯვენა პარაკუტიდან ამ სადინრით აორტის რკალში გადადის. გამორჩევისას თუ შობისას, როცა პირველი ჩასუნთქვა ხდება და ფილტვები გაიშლებიან, ფილტვის ძარღვებში, რომლებიც აქამდე მოკეცილი იყვნენ, წნევა ბევრად ნაკლები ხდება, ვიდრე აორტაში. ამის გამო მარჯვენა პარაკუტიდან გამოსული სისხლი ფილტვებისაგან მიემართება. ბოტალოსეული სადინარი იცლება, მისი კედლები იშვობიან და იგი სრულიად რედუცირდება (შეიძლება დარჩეს სიმახინჯის სახით). ამრიგად, ბოტალოსეული სადინარი, მარტო წინაპრული ნიშნის უბრალო განმეორება კი არაა, არამედ უაღრესად მნიშვნელოვან ემბრიონალურ ადაპტაციას წარმოადგენს, რომელიც ჩანასახის სისხლის მიმოქცევას არეგულირებს. საფილტვე არტერიები ამფიბიებში (და დიპნოებში) ბოლომდე იმავე ღეროს (მუცლის აორტას) უკავშირდებიან, რომელსაც აორტის რკალები; ამნიონიანებში კი ეს არტერიული ღერო (მუცლის აორტა) გულამდე იყოფა შუაზე, რის შედეგად აორტის რკალი მარ-

ცხენა პარკუჭთან აღმოჩნდება დაკავშირებული, საფილტვე არტერია კი—მარჯვენა პარკუჭთან.

როგორც ზემოთ ითქვა, აორტის ფესვები უერთდებიან ზურგის აორტას (aorta dorsalis), რომელიც იწერაგება კენტი ან ლუწი ძარღვის სახით ქორღის ქვეშ და გასდევს სხეულის ღრუს გასწვ-



სურ. 102. ა რ ტ ე რ ი უ ლ ი ს ი ს ხ ლ ი ს მ ი მ ო კ ც ე ვ ა

I. თუეზები; II. დიპნოები, III. ამფიბიების ლარვები და ლაყუჩებიანი ამფიბიები, IV. კუდიანი ამფიბიები, V. უკულო ამფიბიები, VI. ნიანგები, VII. ფრინველები, VIII. ძუძუმწოვრები.

1. პირველი სალაყუჩე რკალი და საძილე არტერია, 2. მეორე სალაყუჩე რკალი და აორტის რკალი, 3. მესამე სალაყუჩე რკალი, 4. მეოთხე სალაყუჩე რკალი და ფილტვის არტერია; 5. ზურგის აორტა, 6. მუცლის აორტა.

რცე, მთელ მის სიგრძეზე. აორტის ნერგი შემდეგ ვითარდება მძლავრ კენტ ძარღვად, რომელიც ცხოველის მთავარ არტერიულ მაგისტრალს წარმოადგენს. ზურგის აორტა კულში გრძელდება კულის არტერიის სახით (arteria caudalis). გზადაგზა ზურგის

აორტას გამოეყოფიან ტოტები (უშეტესად ლუწი), რომლებიც ვასკულარიზებენ სხეულის კედლებსა და შინაგან ორგანოებს. არტერიული სისტემა საკმაოდ დიდ ვარიაციურობას იჩენს სხვადასხვა ცხოველებში, მაგრამ, ძირითადად, მაინც ერთგვარადაა აგებული. ყველაზე ტიპურ არტერიებს შორის შეიძლება აღინიშნოს ხერხემლის არტერია (a. vertebralis), კუჭნაწლავის არტერია (a. coeliaca), გონადების არტერია (a. genitalis), თირკმლის არტერია (a. renalis) და სხვანი. საყურადღებოა, რომ ეს არტერიები, განსაკუთრებით, უმდაბლესი ხერხემლიანების თირკმლის არტერიები, აშკარა მეტაპერიულობას იჩენენ. მნიშვნელოვან არტერიულ ძარღვს წარმოადგენს საყვითრე არტერია (a. vittelina s. a. omphalomesenterica), რომელიც ზურგის აორტიდან იწყება და მიეზარება საყვითრე პარკისაკენ, სადაც იშლება კაპილარულ წნულად. უამნიონოებს იგი სუსტად აქვთ განვითარებული, ამნიონიანებში კი ფრიად ძლიერია და, საყვითრე პარკის მდებარეობის შესაბამისად, ემბრიონის სხეულიდან კიბით გამოდის გარეთ. ემბრიონის ტანის კაუდალურ ნაწილში იწყება კიდევ ერთი უმნიშვნელოვანესი არტერია. უამნიონოებში იგი შედარებით გვიან ჩნდება და იძლევა ორ ტოტს: ერთი მათგანი (წინა) სისხლს აწვდის საშარდე ბუშტს (ამფიბიებში) და ბუშტის არტერიად იწოდება (a. vesialis), მეორე (უკანა) კი — თემოს საერთო არტერიად (a. iliaca communis) და უკანა კიდურის ნერვის სისხლით მომპარაგებელია. ამნიონიანებში ეს ძარღვები ადრე ჩნდებიან და ძლიერ არიან განვითარებული, რაც ალანტოისის განვითარებითაა განპირობებული. საერთო ღერო და მისი წინა ტოტი კიბითვე გამოდის ემბრიონიდან და ალანტოისის კედელზე იშლება კაპილარებად. ამ ძარღვს ალანტოისის ანუ კიბის არტერია (a. allantoidis s. a. umbilicalis) ჰქვია. ალანტოისის რედუქციის შემდეგ წინა ტოტი ძლიერ მცირდება და საშარდე ბუშტის არტერიის სახით რჩება, მთავარი ღერო კი უკანა ტოტთან ერთად (რომელიც ძლიერ ვითარდება) აქაც საერთო თემოს არტერიად იქცევა. ასე რომ, ამნიონიანებსაც საბოლოოდ ისეთივე მიზარტება უყალიბდებათ, როგორც უამნიონოებს თავიდანვე აქვთ.

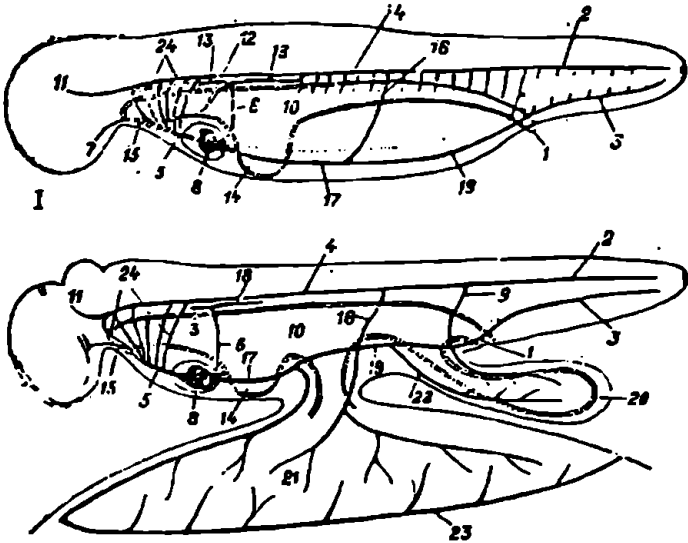
სხვა არტერიებიდან უნდა აღინიშნოს კიდევ კანის დიდი არტერია (a. cutanea magna), რომელიც მარტო ამფიბიებს აქვთ. იგი საფილტვე არტერიის ტოტია, რომელსაც ვენური სისხლი მიაქვს კანში. ამ არტერიებით მიტანილი სისხლი კანში მყოფ კაპილარულ წნულებში იგანგება. ამრიგად, ამფიბიებში კანითაც სუნთქავენ. სწორედ კანისმიერი სუნთქვა აძლევს მათ საშუალებას იცხოვრონ ხმელეთზე, რადგანაც მათი ფილტვები ძალიან პრიმი-

ტიულია და მარტო ფილტვებით სუნთქვა საკმარისი არ იქნებოდა. რაჟი გაზთა ცვლა მარტოოდენ სითხეში შეიძლება განიორციელდეს, ყოველი სასუნთქაჟი ზედაპირი სველი უნდა იყოს. ამით აიხსნება წყლის ხერხემლიანების დამახასიათებელი ლორწოვანი ჯირკვლების სიმდიდრის შენარჩუნება ამფიბიებში.

§ 31. ვენური სისტემის განვითარება, აგეგულება და ფოლუციი

ვენური სისტემის გარდაქმნა ფოლუციის პროცესში უალრესად რთულია და მნიშვნელოვანი. თუ არტერიულ სისტემაში უმთავრესად გარდაიქმნება სასუნთქაჟ აპარატთან დაკავშირებული განყოფილებები, ვენური სისტემა სხეულის სხვა ნაწილებშიც ძლიერ იცვლება. ვენური სისტემის ყველა ეს გარდაქმნა თვალსაჩინოდაა არეკლილი ონტოგენეზში. ყვითრის პარკის ზედაპირზე წარმოქმნილი კაპილარული წნულები საბოლოოდ თავს იყრიან ორ საყვითრე ვენად (*V. vittellina* s. *v. omphalomesenterica*). ცხადია, როგორც საყვითრე არტერიები, ისე საყვითრე ვენებიც ბევრყვითრიანი კვერცხების მქონე ხერხემლიანებს (სელაქიები, ამნიონიანები) სხვა გვარად აქვთ მოწყობილი, ვიდრე ცოტაყვითრიანი კვერცხების მქონეთ (ზუთხისებრნი, ამფიბიები და სხვანი); სახელდობრ, ვრცელი ექსტრაემბრიონალური საყვითრე პარკის სასისხლძარღვე ზედაპირის კიდრზე კაპილარები ჯერ თავს იყრიან ირგვლივ მილში, რომელსაც ტერმინალური სინუსი ჰქვია და რომელიც ორ საყვითრე ვენად გრძელდება. საყვითრე ვენები საქიბე ლეროთი შედიან ემბრიონის სხეულში. მეორე ჯგუფის ცხოველების საყვითრე ვენები მთლიანად სხეულშივეა და ერთობ სუსტადაა განვითარებული. თითოეული საყვითრე ვენა მარჯვნიდან და მარცხნიდან გვერდს უვლის ლეიძლის ნერგს (რომელიც ამ დროს ჯერ კიდევ ნაწლავის გამონაზარდს წარმოადგენს) და ერთმანეთის ახლოს იხსნება ვენურ სინუსში. ყვითრის მარაგის განლევის შემდეგ საყვითრე ვენებს მომნელებელი ორგანოებიდან მოაქვთ სისხლუ, ამნიონიანთა საყვითრე ვენების ექსტრაემბრიონალური ნაწილები კი, ცხადია, ატროფირდებიან. კულში წარმოიქმნება კენტი ძარღვი — კუდის ვენა (*v. caudalis*). იგი წინისკენ მიემართება, ანალური ხერელის მიდამოში ორკაპდება და ლუწი მუცლის ანუ ნაწლავქვეშა ვენის (*v. abdominalis* s. *v. subintestinalis*) სახით, რომელიც მთელ მუცლის ღრუს ვენტრალურ კედელს გასდევს, ერთვის თვითეულ საყვითრე ვენას. შემდეგ ნაწლავქვეშა ვენები ერთმანეთს მთელ სიგრძეზე ერწყმიან და კენტი

ძარღვად იქცევიან (ლუწი ნაწლავქვეშა ვენა მხოლოდ კუებს უნარჩუნდება). შიგნეულობის ვენების სისტემას უნდა მიეკუთვნოს, აგრეთვე, ალანტოისის ანუ კიპის ვენა (*v. allantoidis s. v. umbilicalis*), რომელიც ამნიონიანთ უფითარდებათ ალანტოისის შუარავი სპლანქნოტომის ვისცერალურ ფურცელში არსებული კაპილარების თავმოყრით. ეს ვენა კიპის ლეროთი შედის ემბრიონის სხეულში და ერთვის ნაწლავქვეშა ვენას. როგორც ვიცი,



სურ. 103. ემბრიონის საციკკულაციო სისტემა

- I. უამნიონო ხერხემლიანი, II. ამნიონიანი ხერხემლიანი.
- 1. ანალური ხეული, 2. კუდის არტერია, 3. კუდის ვენა, 4. ზურგის აორტა, 5. მუცლის აორტა, 6. კუვიეს სადინარი, 7. გარეთა საძილე არტერია, 8. გული, 9. ალანტოისის არტერია, 10. ნაწლავი, 11. შიგნითა საძილე არტერია, 12. ქვედა საუღლე ვენა, 13. წინა კარდინალური ვენა, 14. ღვიძლი, 15. პირა, 16. საყვითრე არტერია, 17. საყვითრე ვენა, 18. უკანა კარდინალური ვენა, 19. ნაწლავქვეშა ვენა, 20. ალანტოისი, 21. საყვითრე პარკი, 22. ალანტოისის ვენა, 23. ტერმინალური სინუსი. 23. არტერიული ჩაკალები.

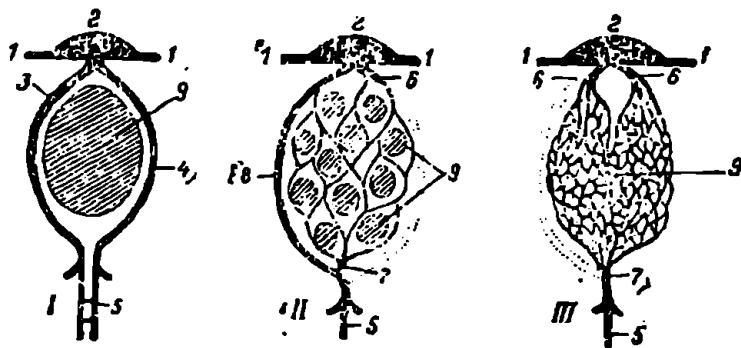
ალანტოისის სისხლძარღვთა წნული ამნიონიანთა ემბრიონალური განვითარების განსაზღვრულ პერიოდში უდიდეს როლს ასრულებს ემბრიონის სუნთქვისა და, აგრეთვე, კვების პროცესებში. ასე რომ, ალანტოისის ვენას, რომელიც დაგანგულ სისხლს აწვდის ემბრიონს, დიდი მნიშვნელობა აქვს. ალანტოიდური სისტემის ატროფიის შემდეგ ეს ვენა რჩება პატარა ვენის სახით, რომელსაც ვენური სისხლი მოაქვს საშარღე ბუშტიდან (*v. vesicalis*).

უამნიონოებში (ამფიბიები) ამ ვენის ჰომოლოგი თავიდანვე პატარა და საშარდვ ბუშტის ვენას წარმოადგენს.

უმნიშვნელოვანესი ცვლილებები ვენურ სისტემაში ხდება ღვიძლის დიფერენცირებასთან დაკავშირებით. განვითარების იმ საფეხურზე, რომელიც ზემოთ იყო აღწერილი, ღვიძლის ნერგი ნაწლავის მარტივ გამონაზარდს წარმოადგენდა, მაგრამ შემდეგ იგი ძლიერ იტოტება და მილაკების თუ ხარხების რთულ სისტემას ქმნის. ამ პროცესში ღვიძლის ნერგის მარჯვნივ და მარცხნივ მდებარე საყვითრე ვენებიდან ჩნდებიან ტოტები, რომლებიც შეიზრდებიან ღვიძლის მილაკების ყულფებს შორის და ქმნიან ღვიძლის ვენური სინუსოიდების სისტემას. ამრიგად, იქ იქმნება თავისებური კაპილარული წნულები, რომლებიც არტერიებსა და ვენებს შორის კი არ არიან, არამედ ვენურ ტოტებს შორის. მათ, ისევე, როგორც წმინდა არტერიულ კაპილარულ წნულებს, „საოცარ წნულებს“ (rete mirabile) უწოდებენ. როდესაც საყვითრე ვენების ტოტები ამ წნულებად იშლებიან ღვიძლში, შიგნეულობიდან (და საყვითრე პარკიდან) მიმდინარე სისხლი ძირითადად წნულებით იწყებს დენას გულსკენ, თვით საყვითრე ვენების ის ნაწილები, რომლებიც ღვიძლის ლატერალურ ზედაპირს გასდევენ, მნიშვნელობას კარგავენ. ამას ის მოყვება, რომ მარჯვენა საყვითრე ვენის ეს ნაწილი სრულიად ატროფირდება. მარცხენა საყვითრე ვენის ასეთივე ნაწილი კი ერთხანს კიდევ ფუნქციონირებს და ვენური სადინრის ანუ არანციუსის სადინრის (ductus venosus s. d. Arantii) სახელს ატარებს. ამრიგად, ამ ეტაპში სისხლი (რომელიც ნაწლავქვეშა ვენებითა და საყვითრე ვენებით მოდის), ნაწილობრივ არანციუსის სადინრით, ნაწილობრივ კი ღვიძლის კაპილარული სისტემით შედის გულში. მაგრამ მალე, ღვიძლის კაპილარების სულ უფრო მეტ განვითარებასთან ერთად, არანციუსის სადინარი სულ უფრო ნაკლებ სისხლს ღებულობს და საბოლოოდ, აგრეთვე, ატროფირდება. ამგვარად, იქმნება ღვიძლის დეფინიტიური სისხლის მიმოქცევა: შიგნეულობიდან მოსული სისხლი ღვიძლს აღწევს საყვითრე ვენების უკანა (დისტალური) ნაწილით, რომელიც ახლა უკვე ღვიძლის კარის ვენად (v. portae hepatis) იწოდება; კარის ვენიდან სისხლი შედის ღვიძლის კარის სისტემის კაპილარულ წნულში (რომელიც აქ რედუცირებული საყვითრე ვენების ტოტებისაგანაა შექმნილი); აქედან კი იგი გროვდება ერთ ან ორ ვენაში, რომლებიც შეესაბამებიან საყვითრე ვენების ღვიძლისწინა უბანს და ღვიძლის ვენებად (v. hepatica) იწოდებიან. ღვიძლის ვენები უმდაბლეს ხერხემლია-

ნებში ერთვიან უშუალოდ ვენურ სინუსს, უმაღლეს ხერხემლიანებში კი—უკანა ღრუ ვენას (იხილეთ ქვემოთ).

შიგნეულობის ვენების სისტემის გარდა, ხერხემლიანებს ადრეულ ემბრიონალურ პერიოდში აგრეთვე უვითარდებათ კარდინალური ვენების სისტემა. სომიტური ნაწილის სუბქორდალურ მიდამოში, სხეულის მარჯვენა და მარცხენა ნახევარში ვითარდება ორ-ორი გასწვრივი ძარღვი. ამ ძარღვების ერთ წყვილს სისხლი მოაქვს სხეულის წინა ნაწილის დორსალური კედლიდან და მათ წინა კარდინალური ასუ საუღლე ვენებში (მარჯვენა და მარცხენა) ეწოდებათ (*v. cardinalis anterior* s. *v. jugularis*). მეორე წყვილი კი, რომელიც სხეულის მთელ სიგრძეს გაყვება ზურგის აორტის მარჯვნივ და მარცხნივ, სხეულის უკანა ნაწილიდან აგროვებს სისხლს და უკანა კარდინა-

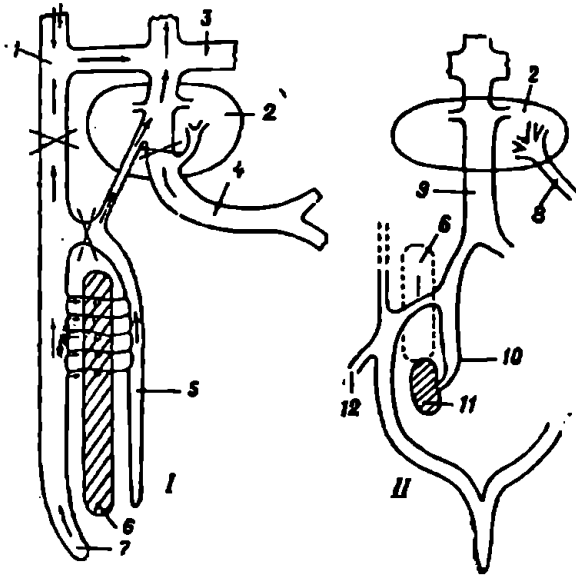


სურ. 104. ღვიძლის კარის სისტემის განვითარების სამი სტადია (I, II, III)

1. კიუვიეს სადინარები, 2. ვენური სინუსი, 3 და 4. საყვითრე ვენები,
5. ნაწლავკვეშა ვენა, 6. ღვიძლის ვენა, 7. ღვიძლის კარის ვენა,
8. არანციუსის სადინარი, 9. ღვიძლი.

ლურ ვენებად იწოდება (*v. cardinalis posterior*). თვითეული ნახევრის წინა და უკანა კარდინალური ვენა გულის მიდამოში ერთმანეთს ერთვის და ქმნის კიუვიეს სადინარს ანუ საერთო კარდინალურ ვენას (*ductus Cuvieri* s. *vena cardinalis communis*). მარჯვენა და მარცხენა კიუვიეს სადინარი ერთმანეთის დამოუკიდებლად ერთვის ვენურ სინუსს. თევზებს წინა და უკანა კარდინალური ვენების გარდა მომცრო ქვედა კარდინალური ვენებიც აქვთ, რომლებიც ბრანქიალური მიდამოს ვენტრალური მუსკულატურიდან აწვდიან სისხლს კიუვიეს სადინარებს. ემბრიონალური განვითარების პროცესში კარდინალური ვენების სისტემა ფრიად მნიშვნელოვან გარდაქმნას განიცდის. განსაკუთრებით

ძლიერია ეს გარდაქმნები უკანა კარდინალური ვენების სისტემაში. პირველი უმნიშვნელოვანესი ცვლილება აქ დაკავშირებულა თირკმლების დიფერენცირებასთან. პირველ სტადიებში უკანა კარდინალური ვენების კაუდალური უბანი თირკმლების გასწვრივ გაივლის და იქიდან რამდენიმე პატარა ვენურ ტოტს ღებულობს. შემდეგ თვითეული თირკმლის გასწვრივ თვითეული კარდინალური ვენისადმი ვენტრალურად, იქ არსებული ვაზოგენური უჯრედებით



სურ. 105. თირკმლის კარის ვენის განვითარება და რედუქცია

I. კარდინალური სისტემიდან თირკმლის კარის ვენის ჩამოყალიბება, II, თირკმლის დეფინიტიური ცირკულაციის ჩამოყალიბება.

1. წინა კარდინალური ვენა; 2. ღვიძლი; 3. კიუვიეს სადინარი, 4. საყვითო ვენა, 5. სუბკარდინალური ვენა, 6. მეზონეფროსი, 7. უკანა კარდინალური ვენა, 8. ღვიძლის კარის ვენა, 9. ქვემო ღრუ ვენა, 10. თირკმლის ვენა, 11. მეტანეფროსი, 12. თემოს ვენა.

ამოფენილი ცალკეული ლაკუნების შეერთებით, წარმოიქმნება ლუწი სუბკარდინალური ვენა (v. subcardinalis). თითოეული სუბკარდინალური ვენა თავისი წინა ბოლოთი მიეზრდება თითოეულ უკანა კარდინალურ ვენას, მის უკანა ნაწილში, თირკმლის წინ. ამავე დროს, სუბკარდინალური ვენა იძლევა პატარა ტოტებს, რომლებიც თირკმლის პარენქიმაში შეეზრდებიან იქ უკვე არსებულ კაპი-

ლარულ სისტემას, შექმნილს უკანა კარდინალური ვენის ტოტე-
ბით. ამრიგად, აქაც, ლეიძლის დარად, იქმნება ვენური კაპილა-
რული წნულების ერთიანი სისტემა (თირკმლის კარის სის-
ტემა). ამიერიდან სისხლის უმეტესი ნაწილი, რომელიც უკანა
კარდინალურ ვენებს მოაქვს სხეულის უკანა ნაწილიდან და უკანა-
კიდურებიდან, გაივლის თირკმლის კარის სისტემას, გადადის სუბ-
კარდინალური ვენის წინა ნაწილში და ამ ვენით უკანა კარდინა-
ლურ ვენაში შედის ისევ (თირკმლის წინ). ამის გამო, უკანა-
კარდინალური ვენის ის უბანი, რომელიც თირკმლის კარისა და
სუბკარდინალური ვენის შესართავს შორის იმყოფება, თავის
ფუნქციას კარგავს და ატროფირდება. ამის შემდეგ უკანა კარდი-
ნალური ვენის კაუდალური განყოფილება, რომელსაც სისხლი
თირკმელში შეაქვს, თირკმლის კარის ვენად იწოდება (v. por-
tae renalis), სუბკარდინალური ვენის წინა ნაწილი კი, რომელსაც
თირკმლიდან სისხლი შეაქვს უკანა კარდინალური ვენის თირკმ-
ლისწინა განყოფილებაში—თირკმლის ვენად (v. renalis).

ზემოთ აღწერილი გარდაქმნები, ძირითადად, ყველა თანამედ-
როვე ხერხემლიანის ვენურ სისტემაში ხდება, თუცა ცალკეული
მომენტები სავადასხვა ციოველებს შეიძლება განსხვავებული ჰქონ-
დეთ. აღნიშნული პროცესებით წყლის ხერხემლიანების (დიპნოე-
ბის გარდა) ვენური სისტემის განვითარება არსებითად სრულდება
და ეს ურთიერთმიმართებები ამ ცხოველთათვის დეფინიტიურად
უნდა მივიჩნიოთ. ხმელეთის ხერხემლიანებში, და, აგ-
რეთვე, დიპნოებში, ვენური სისტემა კიდევ ბევრს, ფრიად
მნიშვნელოვან ცვლილებებს განიცდის. ეს ცვლილებები ნიშნართუ-
ლია ვენური სისტემის მაქსიმალური ცენტრალიზაციისა.
კენ, რაც უკანა ღრუ ვენის (v. cava posterior) განვითარე-
ბით ხორციელდება. განვითარების გარკვეულ საფეხურზე ორგვა-
რადმსუნთქავების (დიპნოების), ამფიბიების და ანნაონიანების
ემბრიონის ვენურ სინუსს უკანა კედელზე უვითარდება გამოწე-
ნარდი, რომელიც მუცლის ღრუსკენ იზრდება. ამავე დროს,
მუცლის ღრუს დორსალურ მიდამოში, ორივე მუხონფროსს
შორის, ზურგის აორტის მარჯვნივ, ვითარდება განცალკევებუ-
ლი ვიწრო ლაკუნები. ამოფენილნი ვაზოგენური ქსოვილით, ეს
ლაკუნები უკავშირდებიან ერთმანეთს და ქმნიან გასწვრივ მილს.
იგი წინა ბოლოთი შეეზრდება ვენური სინუსიდან უკანის-
კენ ნზარდს, ზემოთ ისევე უკანა გამოწეწარდს, უკანა ბოლრზე კი
ივითარებს ტოტებს, როცლებიც შეეზრდებიან უკანა კარდინა-
ლურ ვენებს (უიეტესად მარჯვენას). მალე ძარჯვენა და მარცხენა
კარდინალური ვენებიც თირკმლის შორის ანასტომოზებით ერთ-

შანეთს უკავშირდებიან. იმის გამო, რომ მარჯვენა უკანა კარდინალურ ვენას წინ ისეთი ძლიერი ძარღვი უკავშირდება, როგორცაა უკანა ღრუ ვენა, კარდინალური ვენები ძლიერ კნინდება. მხოლოდ მარჯვენა უკანა კარდინალური ვენის უკანა ნაწილი იქცევა უკანა ღრუ ვენის გაგრძელებად ამრიგად, ამ რთული პროცესების შედეგად სხეულში იქმნება ცენტრალური ვენური მაგისტრალი—უკანა ღრუ ვენა, რომელიც თირკმლისწინა პიდამოში ახლად განვითარებული ორგანოა, ხოლო თირკმლისუკან—პროგრესულად განვითარებული უკანა კარდინალური ვენის კაუდალური ნაწილი. იგი აგროვებს სისხლს ყველა იმ ორგანოდან, რომელთაც ადრე უკანა კარდინალური ვენები ენახებოდნენ. მასვე ერთვის ღვიძლის ვენა. ამრიგად, სისხლი შიგნეულობიდან, მენჯიდან, უკანა კიდურებიდან, კუდიდან გულში უკანა ღრუ ვენით იწყებს დენას.

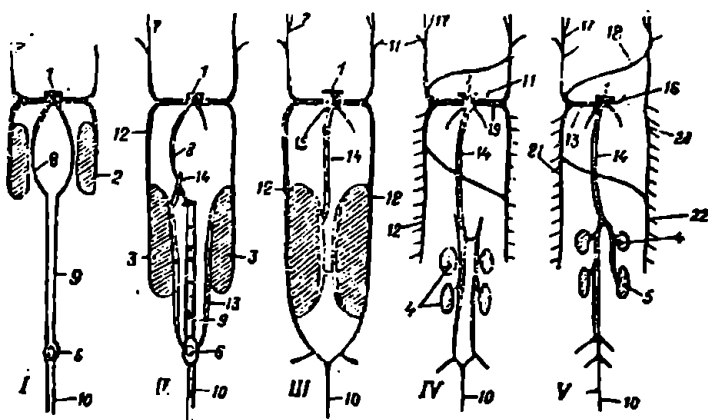
ვენური სისტემის ასეთი მოწყობილობა საბოლოოა ამფიბიებისათვის. ამნიონიანებში კი იგი გარდაქმნას კიდევ განიცდის. ეს გარდაქმნა უპირველესად გამოიხატება თირკმლის კარის სისტემის რედუქციით. რაც გამოწვეულია მეზონეფროსის რედუქციითა და მეტანეფროსის განვითარებით. რეპტილიებსა და, ნაწილობრივ, ფრინველებს. თირკმლის კაოს სისტემა ნაწილობრივ კიდევ აქვთ შენარჩუნებული, თუმცა მისი მნიშვნელობა უალრესადაა დაკნინებული.

ძუძუმწოვრებში უკანა კარდინალური ვენებისგან ორი მცირე ძარღვილა რჩება: მარჯვენა მათგანი წარმოდგენილია კენტი ვენით (v. azygos), რომელიც პირვანდელ მიმართებებს ინარჩუნებს და წინა ღრუ ვენაში (ე. ი. მარჯვენა კიუვიეს სადინარში) იხსნება, მარცხენა მათგანი კი—ნახევრადკენტი ვენით (v. hemiazygos), რომელიც განივი ანასტომოზით ერთვის კენტ ვენას და თვით კი გულს არ უკავშირდება.

აქამდე ჩვენ ვიხილავდით სხეულის უკანა განყოფილებების ვენებს. გულის წინ მყოფი ვენები კი განვითარების იმ საფეხურზე დავტოვეთ, როცა ისინი წარმოდგენილი იყვნენ თავიდან მომავალი, ორი პარალელური წინა კარდინალური ვენით, რომლებიც განივად მდებარე კიუვიეს სადინარებს ერთვიან. ასეთი მოწყობილობა საბოლოოა თევზებისათვის. ხმელეთის ხერხემლიანებში კი (უკვე ამფიბიებში და, განსაკუთრებით მკაფიოდ, ამნიონიანებში), გულის უკანისკენ გადანაცვლების გამო (რაც, თავისი მხრით, უმთავრესად კისრის განვითარებითაა განპირობებული), კიუვიეს სადინარების განივი იდებარეობა იცვლება ირიბით: ახლა ისინი წინიდან უკანისკენ მიიმართებიან. ამის შემდეგ მათ წინა ღრუ ვენებს (v. cava anterior) უწოდებენ. ამფიბიებისკენ რეპტი-

ლიების და ფრინველების (აგრეთვე ზოგი ძუძუმწოვრის) ვენების განვითარება, ძირითადად, დასრულებულია. ძუძუმწოვრების უმრავლესობას (მათ შორის ადამიანსაც) მარცხენა საულლე ვენისა და მარცხენა ლავიწქევა ვენის შესართავიდან მარჯვენა ღრუ ვენის შუა ადგილამდე უჩნდება განივი ანასტომოზი—უსახელო ვენა (*v. innominata*), რომლითაც სისხლი როგორც მარჯვენა, ისე მარცხენა მხრიდან, მარჯვენა ღრუ ვენაში მიდის; მარცხენა ღრუ ვენა თანდათან იცვლება და რედუცირდება.

ხმელეთის ყველა ხერხემლიანს გააჩნია ფილტვის ვენები (*v. pulmonalis*), რომელთაც არტერიული სისხლი მოაქვთ თვითეული ფილტვიდან მარცხენა წინაგულში და რომლებიც ფილტვების არტერიებთან ერთად სისხლის მიმოქცევის მცირე წრეს ქმნი-



სურ. 106. მთავარი ვენების განვითარება

1. გული, 2. პრონოფროსი, 3. მეზონოფროსი, 4. მეტანოფროსი, 5. გონადა,
6. ანუსი, 7. საულლე (წინა კარდინალური) ვენა, 8. საყვითო ვენა,
9. ნაწლავქევა ვენა, 10. კუდის ვენა, 11. ლავიწქევა ვენა, 12. უკანა კარდინალური ვენა,
13. სუბკარდინალური ვენა, 14. უკანა ღრუ ვენა, 15. ლეიძლის ვენა,
16. სავეირგვინე ვენა, 17. მარჯვენა საულლე ვენა, 18. უსახელო ვენა,
19. წინა ღრუ ვენა, 20. ზედა ნეკნთაშუა ვენა, 21. კენტი ვენა,
22. ნახევრადკენტი ვენა.

ან. ალსანიშნავია ამფიბიების კანის დიდი ვენაც (*v. cutanea magna*), რომლითაც კანში დაეანგული სისხლი წინა ღრუ ვენებისავე მოდის.

ვენური სისტემის ევოლუციური გარდაქმნა უპირატესად გამოიხატება სიმეტრიულად მოწყობილი ვენების სულ უფრო მეტად გაასიმეტრიულებით. სიმეტრია ირღვევა ჯერ ვენური სისტემის უკანა განყოფილებაში, უკანა ღრუ ვენის განვითარებასთან

დაკავშირებით (დიპნოები, ამფიბიები, რეპტილიები, ფრინველები) და შემდეგ წინა ნაწილშიაც (ძუძუმწოვრები). ასიმეტრიის განვითარება განპირობებულია სისხლის დინამიკის პირობების შეცვლით, რაც ხდება გულის ვენური ნაწილის (წინაგულისა და ვენური სინუსის) გარდაქმნით.

§ 32. სისხლის მიმოქცემის წარმოების ევოლუცია

არტერიებისა და ვენებისაგან შემდგარ გზას, რომლითაც სისხლი სხეულის სხვადასხვა ნაწილებში მიდის და კვლავ გულს უბრუნდება, სისხლის მიმოქცევის წრეს უწოდებენ. ევოლუციის პროცესში ხდება საცირკულაციო წრეების ძლიერი გარდაქმნა. ეს, უმთავრესად: ცხოველების სუნთქვითი ფუნქციის თავისებურებითაა განპირობებული.

მრგვალპირიანებსა და თევზებს სისხლის მიმოქცევის მარტო ერთი წრე აქვთ. ვენური სისხლი გულის პარკუჭიდან ლაყურებს გადაეცემა. ლაყურები, თავიანთი გამომტანი არტერიებითურთ, ფუნქციონალურად განსხვავებულია. პირველი ლაყური (და, აგრეთვე ჰიოიდური ლაყური) არტერიულ სისხლს თავს აწვდის (საძილე არტერიებით), დანარჩენი ლაყურები კი—ტანს. საყურადღებოა, რომ თვით გულს არტერიული სისხლით მეორე ლაყური კვებავს. ასეთი სისხლგამტარი სისტემა საესებითაა ადაპტირებული წყლის ენგებადით სუნთქვის პირობებისადმი.

ერთიანი წრის გაყოფას და, ამრიგად, მეორე საცირკულაციო წრის გაჩენას ჰაერით სუნთქვის დაწყება განაპირობებს. ჰაერით ფაქულტატიურად სასუნთქავე დამატებითი ორგანოები ზოგ თევზსაც გააჩნია. მაგრამ მეორე საცირკულაციო წრე მათ ყოველთვის არ წარმოეყმნებათ. ეს განპირობებულია დამატებითი სასუნთქავე ორგანოს მდებარეობით და, შესაბამისად, მისი ვასკულარიზაციის ხასიათით.

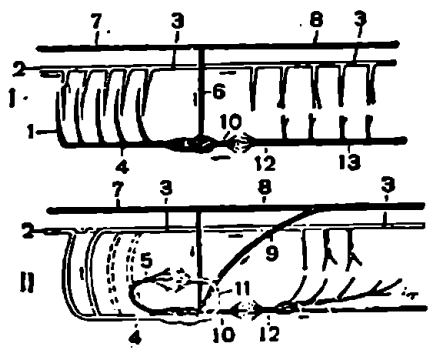
სისხლის მიმოქცევის დამატებითი წრე ჩნდება, როცა ჰაერით სასუნთქავე ორგანო ვითარდება სალაყურე მიდამოს უკან და სისხლს უკანა ლაყურებიდან ლებულობს. ასეთი დამატებითი საცირკულაციო წრე ძალიან ჰგავს ხმელეთის ხერხეპლიანთა მცირე წრეს.

კერძოდ, დიპნოების ჰაერით სასუნთქავე ორგანოა ფილტვებად გარდაქმნილი უკანა სალაყურე ჯიბეები, რომელთაც სისხლს IV გამომტანი სალაყურე არტერია აწვდის. ამ ფილტვებიდან დაქანგული სისხლი ზურგის აორტაში რომ გადადიოდეს (როგორც

ლაყუჩებიდან), იგი ტანს გადაეცემოდა და თავს (და, აგრეთვე, გულს კუნთს) ველარ მილწევდა. ამიტომაც ამ ცხოველებს განუვითარდათ ფილტვის ვენა, რომელსაც მთელი არტერიული სისხლი გულში შეაქვს. შერეული სისხლი გულიდან თანაბრად ნაწილდება. რაკი ფილტვებიდან მოსული არტერიული სისხლი გულში ვრევა სხვა ნაწილებიდან მონადენი ვენური სისხლის ბევრად უფრო დიდ რაოდენობას, გულში სისხლის შერევის საწინააღმდეგო სამარჯვების გაჩენას ახლა უკვე აზრი აქვს. მართლაც, ჩნდება არასრული ძვიდე წინაგულში და სპირალური სარქველი—არტერიულ კონუსში. ამრიგად, ჩამოყალიბდა სისხლის მიმოქცევის არასრულად გამიჯნული ორი წრე. ასეთივე საცირკულაციო სისტემა უნდა ჰქონოდათ ხმელეთის ხერხემლიანთა წინაპარ კროსოპტერიგებსაც (რაკი ამჟობიების საცირკულაციო სისტემა ამ ტიპისაა).

ჰაერით მსუნთქვე და-ნარჩენ თევზებს ნამდვილი მცირე საცირკულაციო წრე არ უვითარდებათ. თუ ჰაერით სუნთქვას ემსახურება I და IV, ან ყველა ლაყუჩის ღრუ (Heteropneustes, Clariidae), ცირკულაცია ისეთივე რჩება, როგორცაა წყლის ჟანგბადით სუნთქვისას (რადგანაც ჟანგბადი წინა არტერიებით აქაც თავში მიდის, უკანათი კი—ტანში). თუ სასუნთქადად იხმარება მხოლოდ I სალაყუჩე ღრუ (Labyrinthidae),

ან ხახის ეპითელი (Ophiocephalidae, Monopterus), დატანგული სისხლი ჯერ თავში მიდის და, იქ ნაწილობრივი აღდგენის შემდეგ,—გულში («თავის წრე»). როცა თევზები სუნთქავენ დორსალური საცურავი ბუშტით (Polypterus, Amia, Umbra, Gymnarchus, Arapaima, Erythrinus) ან ნაწლაეით (Misgurnus), ჩნდება ცელილებები, რომელთა წყალობითაც სასუნთქავი ორგანოდან გულისაკენ გზა მოკლდება. ზოგჯერ კი ვენური სისტემა გარდა-



სურ. 107. სისხლის მიმოქცევის სქემა

I წყლის ხერხემლიანი; II ხმელეთის ხერხემლიანი.

1. სალაყუჩე არტერიები, 2. საძილე არტერია, 3. ზურგის აორტა, 4. მუცლის აორტა, 5. ფილტვის არტერია, 6. კივივის სადინაოი. 7. წინა კაოდინალური (საულლე) ვენა, 8. უკანა კაოდინალური ვენა, 9. უკანა ღრუ ვენა, 10. ლეიძლის ვენა, 11. ფილტვის ვენა, 12. ლეიძლის კარის ვენა, 13. ნაწლაექვმა ვენა.

იქმნება ისე, რომ სასუნთქავე ორგანოში უფრო მეტი სისხლი დაი-
წანგოს.

სისხლის მიმოქცევის დიდი და მცირე წრე ამფიბიებს უფრო ძლიერ გამოიჯნული არა აქვთ, ვიდრე ღიანობებს: მათი წინა-
გულის ძვიდრე პარკუქში არაა ჩაშვებული, სპირალური სარკველი
არტერიულ კონუსს სრულად არ ჰყოფს. ეს აიხსნება კანისშიე-
რი სუნთქვის დიდი მნიშვნელობით ამ ცხოველებისათვის. კა-
ნიდან (და, აგრეთვე, პირის ღრუდან) ჟანგბადიანი სისხლი კანის
ვენებით ვენურ სისხლს ერთვის წინა ღრუ ვენებში, საიდანაც იგი
მარჯვენა წინაგულს აღწევს. ამრიგად, ამფიბიებს მარჯვენა წინა-
გულში (სხვა ხერხემლიანთაგან განსხვავებით) შერეული სისხლი
აქვთ და არა ვენური. ამფიბიების გული სრულად რომ იყოს გა-
ყოფილი, კანისშიერი სუნთქვა ფუქი იქნებოდა: მარჯვენა პარკუ-
ქიდან ფილტვში შერეული სისხლი მოხვდებოდა. წყალში ხან-
გრძლივად ყოფნისას კი (განსაკუთრებით ზამთრის ძილქუშის
დროს), როცა ჟანგბადის ერთადერთი მიმღები კანია, თითქმის
მთელი სხეული უჟანგბადოდ დარჩებოდა (ჟანგბადი მხოლოდ მცო-
რე წრეში იმოდრავებდა). ამიტომაც ამფიბიებისათვის გულში სის-
ხლის აღრევა აუცილებელია.

რაც უფრო ნაკლებია კანისშიერი სუნთქვისა და რაც უფრო
მეტია ფილტვისშიერი სუნთქვის როლი, მით უფრო მეტადა აქვთ
ამფიბიებს გამოიჯნული ერთიმეორისაგან სისხლის მიმოქცევის წრე-
ები. უფილტვო სალამანდრებს გული თევზებსავეით ორკა-
მეროვანი აქვთ. უკუდო ამფიბიებს, რომელთა ფილტვის-
შიერი სუნთქვა ინტენსიფიცირებულია, წინაგულის ძვიდისა და
სპირალური სარკველის გარდა, პარკუქის ხარხებიც გაჩენიათ,
რაც სისხლის შერევას ამცირებს. თანაც, კანის არტერიები მათ
საერთო ღეროთი ეწყებათ ფილტვის არტერიებთან ერთად, რის
გამოც მათში სისხლი უმთავრესად პარკუქის მარჯვენა ნახევრიდან
ხვდება და, ამრიგად, კანისშიერი სუნთქვა თითქოსდა ჩაერთვის
ფილტვისშიერი სუნთქვის სისტემაში.

უკუდო ამფიბიების გულიდან სისხლის განაწილება
ფრიად თავისებურად ხდება. პარკუქის მარჯვენა ნაწილში
იშყოფება მარჯვენა წინაგულიდან შემოსული, თითქმის მთლი-
ანად ვენური სისხლი (კანიდან მოსული ჟანგბადიანი სისხლი
განხვებულია ღრუ ვენებით მოტანილ ვენურ სისხლში). მარ-
ცხენა წინაგულიდან შემოსული ფილტვებში დაგანგული სის-
ხლი პარკუქის მარცხენა ნაწილშია. პარკუქის შუა ნაწილში
შერეული სისხლია. რადგანაც არტერიული კონუსი უკავშირ-
დება პარკუქის მარჯვენა ნაწილს, სისტოლისას მასში ამ ნა-

წილიდან უპირველესად შედის სისხლი, რომელიც თითქმის სულ არ შეიცავს ქანგბადს. კონუსში სპირალური სარქველის მდებარეობა ისეთია, რომ ეს სისხლი ხედება კონუსის იმ ნაწილში, რომლისგანაც ფილტვის არტერიაში გადის. ამასთან, ფილტვის არტერიები მოკლეა და ფართო. თანაც ფილტვებში წნევა დაბალია. ამიტომაც სისხლის პირველი პორცია, ნაკლები წინააღმდეგობის მიზეზით, მიეძარება სწორედ ფილტვებისა და კანისაკენ (კანის არტერია ფილტვის არტერიის ტოტია). ამ ძარღვების გავსების შემდეგ მათში წნევა ძლიერი ხდება, სისხლი აწვება სპირალურ სარქველს და გადასწევს მას ისე, რომ გაფართოვდება კონუსის მეორე განყოფილება, რომელსაც აორტის რკალები უკავშირდებიან. ამის გამო, პარკუტის შუა ნაწილის შერეული სისხლი აორტაში შედის და ტანში ნაწილდება. პარკუტის მარცხენა ნაწილის არტერიული სისხლი ყველაზე გვიან შედის კონუსში და, რადგანაც აორტის რკალები უკვე გავსებულია, საძილე არტერიებით თავში მიედინება. საერთო საძილე არტერიები ვიწროა. თანაც, შიგნითა და გარეთა საძილე არტერიებად გაორკაპების ადგილას იმყოფება კუნთოვანი შემსხვილება, რომლის სიღრუე ტიხრებითაა დაყოფილი („კაროტიდული სხეული“)¹. ყველაფერი ეს დიდ წინააღმდეგობას უქმნის სისხლის გავლას. ამიტომაც სისხლი საძილე არტერიებში მხოლოდ ფილტვის არტერიისა და აორტის რკალების გავსების შემდეგ შედის².

კანისმიერი სუნთქვის ძლიერი განვითარება ამფიბიებისათვის აუცილებელი იმიტომაც, რომ მათ ფილტვების სავენტილაციო ხერხი თევზური ტიპისა აქვთ (კირხენითი), რაც ხმელეთის პარობებში არაფექტურია. ქვეწარმავლების მიერ ნექნისმიერი (შესრუტვითი) სასუნთქავე მექანიზმის შექმნა ხერხემლიანთა ევოლუციის ერთ-ერთი უმნიშვნელოვანესი მომენტი იყო. მან შესაძლებელ ჰყო კანისმიერი სუნთქვის მოსპობა. სუნთქვითი ფუნქციისაგან განთავისუფლებულ კანს გარკოვანების საშუალება მიეცა. კანის გარკოვანება საიმედოდ იცავს ორგანიზმს გამოშრობისაგან და მისი წყალობით ხერხემლიანებმა ხმელეთის საბოლოოდ დაპყრობა შეძლეს.

მას შემდეგ, რაც ხერხემლიანებმა მხოლოდ ფილტვებით იწყეს სუნთქვა, გულში სისხლის შერევა საჭირო აღარ იყო. მეტიც: იგი ცხოველის აქტიურობის გაზრდას აფერხებდა. ამიტომაც გულში

¹ კაროტიდული სხეული ლარველ პერიოდში არტერიული კაპილარების „საოცარ წნულს“ წარმოადგენს.

² სისხლის განაწილების ეს სქემა, რომელიც ბრიუკეს ეკუთვნის, აწ საეკვო-დაა მიხნული.

სისხლის ნაკადების გამყოფი საშუალებები პროგრესულად განვითარდნენ. კერძოდ, გამყოფი ძვირე პარკუქშიც გაჩნდა. თანაც, არტერიული ღერო (რომელიც არტერიულ კონუსად ვითარდებოდა) შუაზე ბოლომდე გაიყო და, ამრიგად, აორტაში და ფილტვებში მიმდინარე სისხლის გზები ერთი-მეორეს გაემიჯნა.

ქვეწარმავლებს სისხლის მიმოქცევის წრეები ბევრად უფრო სრულადა აქვთ გამიჯნული, ვიდრე ამფიბიებს. მათ პარკუქის გამყოფი ძვირე გააჩნიათ. კუებსა და ქერკლიანებში ჰორიზონტალური ინტერვენტრიკულარული ძვირე სრული არაა. იგი პარკუქს ჰყოფს ორ ნახევრად. ზედა, უფრო დიდი ნაწილში არტერიულია (მასში იხსნება მარცხენა წინაგული და იწყება აორტის მარჯვენა რკალი); ქვედა, უფრო პატარა ნაწილი ვენურია (მასში იწყება ფილტვის არტერიების საერთო ღერო). დორსალური კამერის იმ ნაწილში, სადაც იგი ვენტრალურ კამერას ემიჯნება სისხლის შერევის ზონაა (აქ იხსნება მარჯვენა წინაგული და იწყება აორტის მარცხენა რკალი). პარკუქის ძვირეზე ხშირად გასწვრივი ვერტიკალური ქედია, რომელიც ნაწილობრივ გამოჰყოფს შერეულ სისხლს არტერიულისაგან. ამრიგად, თუმცა ძვირე სრული არ არის, სისხლის აღრევა თვით პარკუქშივეა შეფერხებული. სისტოლისას, როცა პარკუქის ღრუს მოცულობა მცირდება, ძვირე თითქმის წყდება (ვარანებში წყდება კიდევ) მოპირდაპირე კედელს და პარკუქი პრაქტიკულად ორკამეროვანი ხდება. ნიანგებისა და, ალბათ, საერთოდ არქოზაფრების პარკუქში სრული ვერტიკალური ძვირეა. პარკუქი ორია: მარცხენა არტერიული (მასში იხსნება მარცხენა წინაგული და იწყება აორტის მარჯვენა რკალი) და მარჯვენა — ვენური. (მასში იხსნება მარჯვენა წინაგული და იწყება აორტის მარცხენა რკალი და ფილტვის არტერიების საერთო ღერო¹. სისხლის აღრევას ხელს უშლის მთავარი არტერიების თავისებურებებიც. კუთა და ქერკლიანთა გულის სისტოლისას, როდესაც პარკუქის კამერები თითქმის იზოლირდებიან ერთმანეთისაგან, არტერიული სისხლი შედის აორტის მარჯვენა რკალში, რომელიც პარკუქის არტერიული ნაწილიდან იწყება. შერეული სისხლი შედის აორტის მარცხენა რკალში, რომელიც იწყება შერეული სისხლის ზონიდან. ფილტვის არტერიების საერთო ღერო იწყება პარკუ-

¹ კუებს, რომლებიც ძალიან არკაულ ჯგუფს შეადგენენ, აორტის მარცხენა რკალი ვენტრალურ ნაწილში ეხსნებათ. ევოლუციის პოოქსში მომხდარა მისი გადანაცვლება არტერიული ნაწილისაკენ, რამაც შეამცირა ვენური სისხლის მიწოდება ორგანიზმში.

კის ვენური კამერიდან და ვენურ სისხლს ღებულობს. რადგანაც აორტის მარჯვენა რკალი ბევრად უფრო მსხვილია მარცხენაზე, მათი შეერთებით წარმოქმნილ ზურგის აორტაში არტერიული სისხლი უფრო მეტია, ვიდრე ვენური. ნიანგებში აორტის მარცხენა რკალი მარჯვენა პარკუჭში იწყება და მას წმინდა ვენური სისხლი გამოაქვს. მაგრამ სისხლის შერევას აქ ის აფერხებს, რომ ეს რკალი უაღრესად დავიწროებულია, თანაც, მარჯვენა რკალს მხოლოდ წერილი ანასტომოზით უკავშირდება და თითქმის მთლიანად კუქნაწლავის არტერიად გრძელდება. ამრიგად, ზურგის აორტა თითქმის მხოლოდ აორტის მარჯვენა რკალის გაგრძელებაა. თავის ორგანოები ყველაზე უფრო წმინდა სისხლს ღებულობენ, რადგანაც საძილე არტერიების საერთო ღერო აორტის მარჯვენა რკალზე იწყება.

ამ გამმიჯნავე საშუალებების არსებობის მიუხედავად, ქვეწარმავლებში არტერიული და ვენური სისხლის აღრევა მაინც საკმაოდ ძლიერია. კუებსა და ქერცლიანებს სისხლი თვით პარკუჭებშივე ერევათ (დგილის უსრულობის გამო) და, ცხადია, მის რომელსამე კამერაში არც წმინდა არტერიულია, არც წმინდა ვენური. აორტის რკალებსა და ფილტვის არტერიებში სისხლის ამა თუ იმ კატეგორიის ზუსტი დოზირებაც, რა თქმა უნდა, შეუძლებელია. კუებში სისხლის აღრევა იმითაც ძლიერდება, რომ მათ ბოლომდე შერჩებათ ხოლმე ბოტალოსეული სადინრები, რომლებითაც ვენური სისხლი ფილტვის არტერიებიდან აორტის რკალებში გადადის¹. სისხლის მიმოქცევის დიდი და მცირე წრე არც ნიანგებსა აქვთ სრულად იზოლირებული. იქ, სადაც აორტის ორივე რკალი ურთიერთს ეხება, არსებობს პანიცასეული ხვერელი, რომლითაც სისხლი ერთი რკალიდან მეორეში გადადის. ამრიგად, მარჯვენა აორტის რკალის სისხლს ვენური სისხლი მიერევა, მარცხენა რკალისას კი—არტერიული (ამას, ცხადია, დიდი მნიშვნელობა აქვს: პანიცასეული ხვერელი რომ არ არსებობდეს შიგნეულობა აორტის მარცხენა რკალიდან მხოლოდ ვენურ სისხლს მიიღებდა). ბოლოს, იმ წერილი ანასტომოზით, რომლითაც აორტის მარცხენა რკალი უკავშირდება მარჯვენას, ვენური სისხლი (თუნდაც ძალიან ცოტა) მაინც შედის აორტაში.

¹ წყლის კუთათვის ბოტალოსეული სადინრის შენარჩუნებას ადაპტიური მნიშვნელობა აქვს: წყალში დიდხანს ყოფნისას, როცა სუნთქვა შეწყვეტილია და მცირე წრე ცოტა სისხლს ატარებს, კარბი სისხლის აორტაში გადასვლა იცავს ნორმალურ წივას არტერიულ სისტემაში. ანალოგიური მნიშვნელობა უნდა ჰქონდეს ნიანგებში პანიცასეული ხვერელით სისხლის გადასვლას ერთი არტერიული რკალიდან მეორეში.

კუთა და ქერცილიანთა სისხლგამტარ სისტემაში არტერიული და ვენური სისხლის სრული გამიჯვნა შეუძლებელი იყო; თუ პარკუჭის ძგიდე მოპირდაპირე კედელს მიეზრდებოდა, მცირე წრე ვენურ სისხლს ველარ მიიღებდა (რადგანაც მარჯვენა წინა-გული ძგიდის დორსალურად, შერეულ ზონაში იხსნება). არქოზავრებში კი ამისათვის საკმარისი იყო აორტის მარცხენა, ისედაც ძლიერ დაკნინებული რკალის მოსპობა. ეს მოხდა კიდევ ფრინველების წარმოშობისას. ფრინველების ემბრიონებს ეს რკალი გააჩნიათ, მაგრამ შემდეგ იგი რედუცირდება. მთელი არტერიული სისხლი გულიდან აორტის მარჯვენა რკალს გააქვს, მთელი ვენური სისხლი კი—ფილტვის არტერიების საერთო ღეროს. სისხლის მიმოქცევის წრეების ერთიმეორისაგან სრული იზოლაცია, რაც უზრუნველყოფს ორგანიზმის მომარაგებას მაქსიმალურად დაეანგული სისხლით, რომლითაც რემულობის შექმნის აუცილებელი წანამძღვარი იყო. ჰომოიოთერმულობამ კი ამ ცხოველების მიერ ფრენის უნარის შექმნა და მათი პროგრესული განვითარება განაპირობა. საკმაოდ სარწმუნოა ვარაუდი, რომ ასეთივე ცვლილებები განიცადა სხვა უმაღლესი არქოზავრების (პტეროზავრებისა და, შესაძლოა, დინოზავრების) საცირკულაციო სისტემაშიც. ეს ცხოველები, ალბათ, თბილსისხლიანებიც იყვნენ.

სისხლის მიმოქცევის წრეები სრულიად გამიჯნული აქვთ ძუძუმწოვრებსაც. მაგრამ მათი სისხლგამტარი სისტემის აგებულება მოწმობს, რომ ეს თვისება მათ არქოზავრებისა და ფრინველებისაგან სრულიად დამოუკიდებლად შეიძინეს. სისხლგამტარი წრეების სრული გაყოფა და, ალბათ, თბილსისხლიანობა უკვე ძუძუმწოვრების წინაპრებს (თერიოდონტებს მაინც) უნდა ჰქონოდათ შექმნილი.

სისხლის საცირკულაციო სისტემის ძლიერი გარდაქმნა ამნიოხიანთა ონტოგენეზშიც ხდება. მათი ემბრიონები ენგზადს ექსტრაემბრიონული ნაწილებიდან ღებულობენ (ზავროფსიდების ემბრიონები ჯერ საყვითრე პარკიდან, შემდეგ კი ალანტოისიდან, ხოლო ძუძუმწოვრებისა—პლაცენტიდან). არტერიული სისხლი ემბრიონში კიპის (ალანტოისის) ვენებით შედის. ღვიძლის კარის სისტემის და არანციისეული სადინრის გავლით იგი შედის უკანა ღრუ ვენაში და მარჯვენა წინაგულს აღწევს. უკანა ღრუ ვენაში ამ დაეანგულ სისხლს შეერევა შიგნეულობიდან მომავალი ვენური სისხლი. მარჯვენა პარკუჭში ამ სისხლს, ისედაც უკვე შერეულს, ემატება წინა ღრუ ვენებით მოტანილი წმინდა ვენური სისხლი. მაგრამ ზოგიერთი ცნობით, სისხლის

ები (კერძოდ ტვინი) სხვა ორგანოებზე უკეთ მარაგდება თანგაბ-
დით. ამრიგად, ამნიონიანების ემბრიონალურ პერიოდში, ოვა-
ლური სარკმლის და ბოტალოსეული სადინრის არსებობის გამო,
არსებითად მხოლოდ ერთი სისხლის მიმოქცევის წრე არსებობს,
რომელშიაც ჩართულია ალანტოიდური სისხლგამტარი სისტემა
(ზაეროფსიდებში), ან პლაცენტა (ძუძუმწოვრებში).

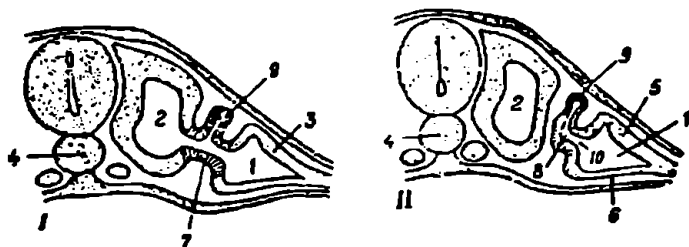
ფრინველების გამოჩეკვისას და ძუძუმწოვრების შობი-
სას საცირკულაციო სისტემა მკვეთრად იცვლება. ეს ცვლილება
განპირობებულია, ერთი მხრით, კიპის (ალანტოისის) ვენებიდან
სისხლის მიღების შეწყვეტით და, მეორე მხრით, პირველი ჩასუნ-
თქვით. იმის გამო, რომ სისხლი მარჯვენა, წინაგულში კიპის
ვენიდან აღარ მოდის, აქ წნევა საგრძნობლად ქვეითდება. პირ-
ველი ჩასუნთქვისას ფილტვის მოცულობა ძლიერ იზრდება, მისი
ძარღვები იშლებიან და ამიტომ მარჯვენა პარკუჭიდან მომავალი
სისხლი ფილტვში მიისწრაფვის და არა ბოტალოსეულ სადინარ-
ში, რომელიც იცლება (და შემდეგ იოვად იქცევა). მთელი ეს
სისხლი ფილტვიდან უბრუნდება მარცხენა წინაგულს, რაც იქ
მნიშვნელოვნად ზრდის წნევას. ზემოთ უკვე ვნახეთ, რომ ამავე
დროს მარჯვენა წინაგულში, კიპის ვენებიდან სისხლის შემოს-
ვლის შეწყვეტის გამო, წნევა ეცემა. ამრიგად, ემბრიონალურ
პერიოდში არსებული განსხვავება წინაგულებში სისხლის წნევისა,
რაც ოვალური ხერელის სარკველის დახშვის საშუალებას არ
იძლეოდა, ახლა ისპობა. ოვალური ხერელის სარკველი იხურება
და მალე მიეზრდება კიდევ ძვიდეს. ამგვარად, გული ოთხკამე-
როვანი ხდება და სისხლის მიმოქცევის დიდი და მცირე წრეც
სრულიად იზოლირდება ერთმანეთისაგან.

ბოლო დროს დადგენილ იქნა, რომ სხვადასხვა ძუძუმწოვრე-
ბის ემბრიონალურ სისხლის მიმოქცევაში მნიშვნელოვანი განს-
ხვავებებიც აღინიშნება. ეს განსხვავებები უპირველესად გა-
ნისაზღვრება ოვალური ხერელისა და ბოტალოსეული სადინრის
განვითარების ხარისხის განსხვავებებით. ზოგ ძუძუმწოვარს (გან-
საკუთრებით, ჩლიქოსნებს) ოვალური ხერელი ვიწრო აქვს, ბო-
ტალოსეული სადინარი კი ფართო. ზოგს კი, პირუკუ: ძალიან
ფართო ოვალური ხერელი და ვიწრო ბოტალოსეული სადინარი
გააჩნია (განსაკუთრებით, უმალესი მაიმუნები და ადამიანი).
რაც უფრო დიდია ოვალური ხერელი, მით უფრო მეტი პლაცენ-
ტიდან მოსული თანგაბადი შედის გულის მარცხენა ნახევარში და
მით უფრო მეტად არტერიულ სისხლს მიაწვდის. აორტა ემბრი-
ონს. მეორე მხრით, რაც უფრო წვრილია ბოტალოსეული სადი-
ნარი, მით უფრო ნაკლები იქნება ვენური სისხლის მიწარევი

ფილტვის არტერიიდან აორტაში. ამრიგად, უმაღლეს მაიმუნებსა და, განსაკუთრებით, ადამიანს ეანგბადით ემბრიონის უზრუნველყოფის მექანიზმი უფრო სრულყოფილი აქვს, ვიდრე სხვა ცხოველებს. თანაც, რაკი მათი ბოტალოსეული სადინარი უფრო დაკნინებულია, მით ფილტვებში მეტი სისხლი უნდა მიდიოდეს. ამგვარად, უმაღლესი მაიმუნებისა და ადამიანის სისხლის მიმოქცევის მცირე წრე ვითარდება უფრო ადრე, უკვე არეფუნქციურ პერიოდშივე (სუნთქვის დაწყებამდე).

§ 33. თირკმლების განვითარება და აგებულება

განვითარების ძალიან ადრეულ სტადიაში სხეულის წინა ნაწილის მეზოდერმის ის შევიწროებული ნაწილები, რომლითაც სომიტები დაუსეგმენტებელ სპლანქნოტომს უკავშირდებიან, ე. ი. ეგრეთწოდებული სომიტის ყუნწები ანუ ნეფროტომებში, იწყებენ თირკმლების ნერგებად დიფერენცირებას. სომიტის ყუნწის გარეთა (პარიეტალურ) კედელზე ჩნდება ექტოდერმისკენ მიმართული ყრუ გამონაზარდი. შემდეგ, როცა



სურ. 109. პრონეფროსის შილაკის განვითარების ორი სტადია

1. ცელომი, 2. სომიტი, 3. სპლანქნოტომი, 4. ქორდა, 5. სომატოპლევრა, 6. სპლანქნოპლევრა, 7. სომიტის ყუნწი, 8. პრონეფროსის შილაკი, 9. პრონეფროსის სადინარი, 10. ნეფროსტომი.

სომიტი მთლიანად გამოეყოფა სპლანქნოტომს, ეს ყრუ გამონაზარდები წარმოგვიდგებიან სპლანქნოტომის დორსალური კედლის გასწვრივ განლაგებული მოკლე მორჩების მეტამერიული მწკრივის სახით. თვითეული მორჩი თირკმლის შილაკის (ნეფრონის) ნასახია. ეს მეტამერიული გამონაზარდები საკმაოდ გრძელდებიან, იკლაკნებიან და იქცევიან მილაკად, რომელიც ერთი ბოლოთი იხსნება ცელომურ ღრუში. ეს ბოლო რამდენადმე გაფართოებულია, აღჭურვილია მოციმციმე ეპითელით და მას ნეფროსტომი ჰქვია. თირკმლის გასწვრვ წარმოიქმნება შილი,

რომელიც უკან კლოაკაში იხსნება (პრონეფროსის სადინარი). მილაკები იხსნებიან ამ სადინარში.

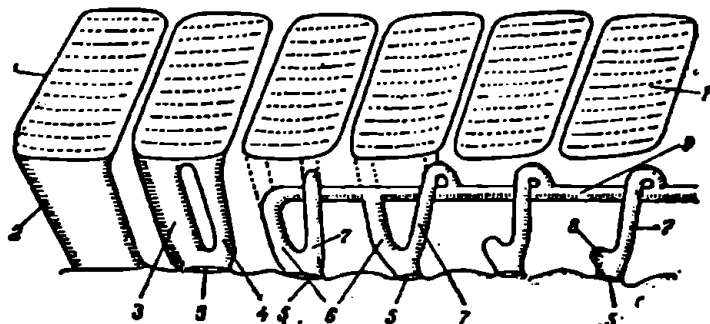
სხეულის ღრუს კედელში თვითნებულ ნეფროსტომთან სისხლის ძარღვი ქმნის კაპილარულ გორგალს (glomerulus), რომელიც ან თითო ნეფროსტომთან თითოა (სალამურები), ან შეერთებულია საერთო გორგლად (ამფიბიები, დიპნობი). ზოგჯერ კი სხეულის ღრუს ნაწილი გორგლებისა და ნეფროსტომების ირგვლივ საერთო ღრუს გამოეყოფა და გარეთა კაპერიის სახელს იძენს (ამფიბიები). ამ მილაკების ერთობლიობა ქმნის თირკმლის უპრიმიტიულეს სახეს — პრონეფროსს. ზოგჯერ (Holostei, Chondrostei, Gymnophiona), უკვე პრონეფროსში ვხვდებით თირკმლის მილაკის დიფერენცირების შემდგომ საფეხურს; კერძოდ, თვით მილაკის კედელი ძაბრის ახლოს ქმნის ყრუ მოკლე მორჩს, რომლის ყრუ ბოლო ძლიერ თხელდება და შემდეგ იკეცება, რის შედეგადაც ჩნდება ორმაგკედლიანი თასი (შიგნითა კაპერა ანუ ბაუმანის კაფსულა). ამ კაფსულაში შეიზრდება ძარღვები, რომლებიც კაპილარულ გორგალს ქმნიან (შიგნითა გორგალი). ბაუმანის კაფსულა გორგლითურთ მალპიღის სხეულად იწოდება. ამ შემთხვევაში გარეგანი გორგალი აღარ ვითარდება¹.

პრონეფროსული მილაკები ვითარდებიან, როგორც აღინიშნა, სხეულის წინა ნაწილში (ამიტომაცაა, რომ პრონეფროსს „თავის ანუ წინა თირკმელს“ უწოდებენ ხოლმე), ჩვეულებრივ, სეგმენტთა მცირე რიცხვზე: კერძოდ, სალამურებში — 6 მილაკამდე, სელაქიებში — 3—4, სკაროსებში — 8-მდე, ზუთხისებრებში — 7, უფებო ამფიბიებში — 12-მდე, სხვა ამფიბიებში მთელძელოვან თევზებსა და უმაღლეს ხერხემლიანებში — 2—3 მილაკი. პრონეფროსის გორგლებში სისხლი ზურგის აორტიდან მომავალი მოკლე სეგმენტური არტერიებით შემოდის და კარდინალურ ვენებში გადის.

რამდენადმე უფრო გვიან, პრონეფროსის მომდევნო სეგმენტებში, სხეულის უმეტესი ნაწილის გასწვრივ, როსტროკაუდალური თანამიმდევრობით იწყება მეზონეფროსის (ტანის თირკმლის ანუ შუა თირკმლის ანუ პირველადი თირკმლის) განვითარება. ტიპობრივ შემთხვევებში, ისევე, როგორც პრონეფროსის განვითარებისას, ნეფროსტომული ყრუ გამონაზარდები წარმოიქმნებიან და შეეზრდებიან წინიდან მომავალ პრონეფროსის სადინარს.

¹ გიმნოფიონებში შიგნითა კაპერები (ბაუმანის კაფსულები) ერთდებთან და საერთო შიგნითა კაპერას ქმნიან, რომელშიც შესაბამისი შეერთების შედეგად წარმოიქმნილი საერთო გორგალია.

ხერელების გაჩენის მომენტიდან ეს სადინარი უკვე მეზონეფროსის სადინარის სახელს ღებულობს. ასეთი გზით უვითარდებათ მეზონეფროსის მილაკები სელაქიებსა და ზუთხისებრთ. სხვა შემთხვევებში განვითარება უფრო შეცვლილია, კერძოდ, ზოგჯერ (გიმნოფიონები) ნეფროტომი გამოეზონრება მთლიანად სპლანქნოტომს და ღრუიან ბუშტუკად იქცევა. ეს ბუშტუკი შემდეგ გრძელდება მილაკად, რომელიც მიეზრდება სადინარს და გაიხსნება ერთი ბოლოთი მასში, მეორე ბოლოთი კი—ცელომში. სხვა ცხოველებში (მრავალი ამნიონიანი) ნეფროტომი გამოიზონრება კომპაქტური სხეულაკის სახით, რომელიც მხოლოდ მერე იქცევა ბუშტუკად, რომელიც ისევე დიფერენცირდება მილაკად. ან კიდევ



სურ. 110. თირკმლის მილაკების განვითარება (პრონეფროსის და მეზონეფროსის სახღვრის უბანი)

1. სომიტები, 1. სომიტის ერთიანი ყუნწი, 3. სომიტის კრანიალური ყუნწი, 4. სომიტის კაუდალური ყუნწი, 5. ნეფროტომები, 6. კრანიალური (პრონეფროსული) მილაკი, 7. კაუდალური (მეზონეფროსული) მილაკი, 8. კრანიალური მილაკის ნაწილი, 9. თირკმლის საწინდარი.

ნეფროტომები ერთდებიან მთლიან „ნეფროგენულ ზოლად“ (ზოგი ამნიონიანი) ან იშლებიან მეზენქიმად (Holostei, Chondrostei, Amphibia), რომელიც ჯერ მეტამერიულ კომპაქტურ სხეულაკებად, მერე ბუშტუკებად და შემდეგ მილაკებად დიფერენცირდება. ყველა ამ შემთხვევებში ნეფროტომი მეორეულად ჩნდება მილაკის პროქსიმალური ბოლოს ცელომში გახსნით.

თვითეული მეზონეფროსული მილაკის იმ ნაწილში, რომელიც ნეფროტომის ახლოსაა, ჩნდება კედლის გამობერილობა, საიდანაც, ზემოთ უკვე აღწერილი წესით, წარმოიქმნება ბაუშმანის კაფსულა გორგლითურთ (მალპიღის სხეული). ასეთი მილაკები, როგორც ვნახეთ, ზოგჯერ პრონეფროსსაც ახასიათებს ხოლმე. უნდა აღინიშნოს, რომ მეზონეფროსის მილაკები უფრო

გრძელდა და მეტად დაკლავნილი პრონეფროსის მილაკებზე. თანაც, უფრო მნიშვნელოვანია ის, რომ მაღალი სხეულიდან გამო-სული ძარღვი აირდაირ კარდინალურ ვენას კი არ უერთდება, არამედ ჯერ ხელახლა იშლება კაბილარულ წნულად, რომელიც მილაკის კედელს ევლება გარს და ისევ იკრიბება ძარღვად, რომელიც ერთვის კარდინალურ ვენას (ხმელეთის ხერხემლიანებში კი უკანა ღრუ ვენას). მეზონეფროსის მილაკები ამ სახით სამუ-დამოდ ურჩებათ ზოგ სელაქიასა და ამფიბიას, სხვა ხერხემლი-ანებს კი ნეფროსტომები ესპობათ, ნეფრიდიის კავშირი ცელომ-თან ქრება და ნეფრონი უშუალოდ მაღალი სხეულით ბოლოვ-დება. ასეთი აღნაგობის ნეფრიდიუმში წარმოადგენს თირკმლის მილაკების განვითარების უფრო მაღალ საფეხურს. ნეფროსტო-მები სულაც არ უვითარდება ძუძუმწოვრებს. მეზონეფროსის მილაკები დასაწყისში ყოველთვის მეტამერიულადაა განწყობილი (თითო სეგმენტში თითო). ეს მეტამერიულობა სამუდამოდ მხო-ლოდ *Bdellostoma* გვარის მიქსინებშია ხოლმე შენარჩუნებული (რის გამოც, როგორც ითქვა, ზოგი ავტორის აზრით, ამ მიქსი-ნებს მეზონეფროსი სულაც არ უვითარდებათ და მთელი მათი თირკმელი პრონეფროსს წარმოადგენს). სელაქიებს, ზუთხისებრთ და გიმნოფიონებს მეზონეფროსის თვითეული მილაკის შიგნითა ბოლოს დორსალურ მხარეზე, დაკვირვის გზით უვითარდებათ დამატებითი ანუ მეორეული მილაკები, რის გამოც თვი-თეულ სეგმენტში მეზონეფროსი მილაკების ჯგუფები (კონები) იქმნება. ეს კონები ერთად იხსნებიან სადინარში და, ამრიგად, მეტამერიულობა აქ არ ირღვევა. მაგრამ იმ ცხოველებთან, რო-შელთაც მეზონეფროსის მილაკების აირველი გენერაცია ნეფრო-გენული ქსოვილიდან უვითარდებათ (იხილეთ ზემოთ), დამატებითი მილაკები, პირველადი მილაკების დამოუკიდებლად, იმავე ნეფრო-გენული ქსოვილიდან წარმოიქმნებათ. ეს დამატებითი მილაკები, სხვადასხვა რიცხვით, დამოუკიდებლად იხსნებიან სადინარში. ამ შემთხვევებში მეზონეფროსის მეტამერიულობა სავსებით ქრება. საყურადღებოა, რომ მეზონეფროსის ბოლო ნაწილში სელაქიებსა და ძვლოვან თევზებში, ხოლო გიმნოფიონებში მთელი სხეულის გასწვრივ (მაგალითად *Hypogeophis*-ის 50 სეგმენტზე), დამატე-ბითი მილაკების კონები იხსნებიან არა უშუალოდ სადინარში, არამედ მის ყრუ გამონაზარდებში, რომლებიც სადინარიდან გამო-აზრდებიან და ნეფროგენული ქსოვილისკენ შიშვართებიან. ეს გამონაზარდები მცირე ზომისაა და მეტამერიულად განწყობილი. თვითეულ მათგანში ოცამდე მილაკი შეიძლება იხსნებოდეს. რო-

გორც ქვემოთ დავინახავთ, მეზონფროსის მილაკების ასეთი განვითარება ძალიან ჰგავს მეტანფროსის განვითარებას.

როგორც ვიცით, ამნიოტების მეზონფროსი ვითარდება ნეფროგენული ქსოვილიდან. ეს ნეფროგენული ქსოვილი წარმოიქმნება მენჯის მიდამოშიც, სწორედ აქ ემბრიონალური განვითარების შედარებით გვიან პერიოდში იწყება მეტანფროსის (საბოლოო თირკმლის ან მენჯის თირკმლის) მილაკების განვითარება. მათი განვითარება ისევე ხდება, როგორც მეზონფროსის მილაკებისა: ჯერ წარმოიქმნიან კომპაქტური უღრუო სხეულები, რომლებიც სიღრუის გაჩენით ბუშტუკებად იქცევიან, ხოლო ბუშტუკები გრძელდებიან და ორივე ბოლოში დახშულ მილაკებს წარმოქმნიან. მილაკების განვითარებასთან ერთად მეზონფროსის სადინრის უკანა (კლოაკის მახლობელი) ნაწილიდან გამოიზრდება



სურ. 111. თირკმლის მილაკები (ნეფრონები)
 I. პრონეფროსის ტიპური მილაკი, II. მეზონეფროსის ტიპური მილაკი, III. მეტანეფროსის ტიპური მილაკი, IV. ძველმოურის მეტანეფროსის მილაკი.
 1. ნეფროსტომი, 2. გარეგანი გორგალი, 3. მალპიღის სხეული, 4. საკუთრივ მილაკი. 5. სადინარი, 6. დისტალური კლაკნილი მილაკი, 7. ჰენლეს ყულფის დაღმავალი მუხლი. 8. ჰენლეს ყულფის აღმავალი მუხლი, 9. პროქსიმალური კლაკნილი მილაკი, 10. შემკრები სწორი მილაკი.

გვერდითი ტოტი, ბოლოში დახშული, რომელიც წინისაკენ იზრდება და შეიზრდება მეტანეფროსის ნეფროგენულ ქსოვილში. იგი შემდეგში მეტანეფროსის სადინარს, ე. ი. დეფინიტიურ შარდსაწვეთს (ureter) წარმოადგენს. მისი დისტალური დახშული ბოლო იტოტება რამდენიმე ასეთსავე დახშულ გამონაზარდად, რომლებიც დეფინიტიურ მდგომარეობაში თირკმლის

სწორი შემკრები მილაკების სახით გვევლინებიან. მათი განტოტვის ადგილას ძუძუმწოვრებს გაფართოება აქვთ, რომელიც თირკმლის მენჯის ნერგია. თირკმლის დანარჩენი ნაწილები თვით მეტანეფროსის მილაკებიდან ვითარდებიან. ამ მილაკების ერთი ბოლო შეზრდება შარდსაწვეთის აღნიშნულ გამონაზარდებს (ერთ გამონაზარდს — რამდენიმე მილაკი) და იხსნება მათში. მეორე ბოლოზე ჩვეულებრივო წესით ჩნდება მალპიღის სხეულაკი. ნეფროსტომები აქ არასოდეს არ ვითარდებიან. განსაკუთრებით რთულია ძუძუმწოვრების თირკმლის მილაკები. აქ მალპიღის სხეულს მისდევს ე. წ. კლაკნილი მილაკი, შემდეგ წვრილი და გრძელი პენლეს ყულფო, შემდგარი ორი (დაღმავალი და აღმავალი) პარალელური მუხლისაგან; შემდეგ შედარებით მოკლე, კლაკნილი შემაერთებელი მილაკი. ეს უკანასკნელი გადადის სწორ შემკრებ მილაკში, რომელიც, როგორც ითქვა, თირკმლის მენჯთან ერთად უკვე საკუთრივ შარდსაწვეთის დერივაცია.

მეტანეფროსის მილაკები, ისევე, როგორც ამნიოტების მეზონეფროსის მეორეული (დამატებითი) მილაკები, არასოდეს არაა მეტამერიული. რეპტილიებსა და ფრინველებს მეტანეფროსის მილაკები მთელი სტოცხლის განმავლობაში წარმოექმნებათ, ძუძუმწოვრებს კი (კლაკიანების გარდა) მხოლოდ ემბრიონალურ პერიოდში.

როგორც ზემოთ ითქვა, პრონეფროსი ყველა ხერხემლიანისათვის პროვიზორული ორგანოა, თუმცა, ციკლოსტომებში თირკმლის რამდენიმე წინა მილაკი, რომლებიც ინარჩუნებენ თავიანთ ნეფროსტომებს და იხსნებიან პერიკარდიალურ ღრუში, პრონეფროსულ მილაკებად ითვლებიან. უნდა აღინიშნოს, რომ ბღელოსტომების თირკმელი, რომელიც მთელი სხეულის გასწვრივ ბოლომდე ინარჩუნებს მეტამერიულობას, ზოგიერთ მკვლევარს მთლიანად პრონეფროსად მიაჩნია. სელაქიებში, თევზებსა და ამფიბიებში კი პრონეფროსი ნამდვილად ემბრიონალური ან ლარვული თირკმელია. საყურადღებოა, რომ ამფიბიებში იგი, თუმცა, სულ 2—3 მილაკს შეიცავს (გამონაკლისია გიმნოთეონები, სადაც ამ მილაკების რიცხვი 12-ზე მეტია ხოლმე), ფუნქციონირებს მეტამორფოზამდე. ამნიონიანებში პრონეფროსი ძალიან სუსტადაა განვითარებული და, კერძოდ, ძუძუმწოვრებში რუდიმენტულია.

მეზონეფროსი უამნიონო ცხოველების დეფენიტიური თირკმელია. როგორც ზემოთ ითქვა, ბღელოსტომის გარდა (თუ კი ამ ცხოველის თირკმელი პრონეფროსი არაა მთლიანად), იგი ყოველთვის ჰკარგავს მეტამერიულობას. მეზონეფროსს მილაკების ნეფ-

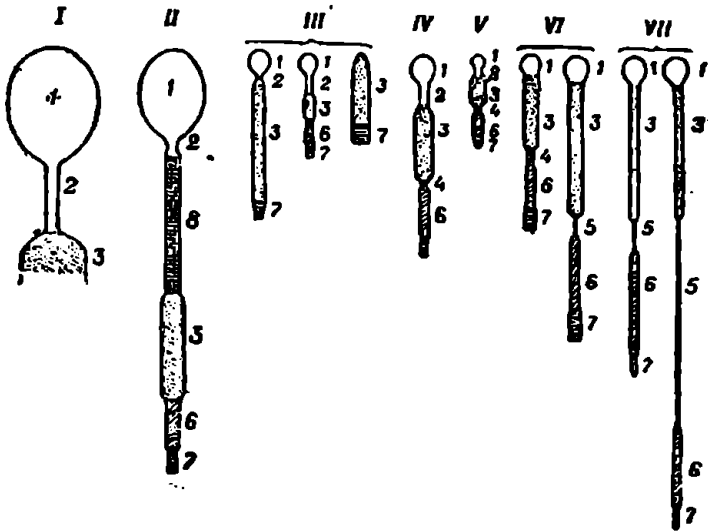
როსტომები შეიძლება ან შერჩეს (ზოგი სელაქია, მთელდგლოვანი და ხრტილძვლოვანი თევზები, ამფიბიები), ან გაუქრეს. ამნიონიან ცხოველებში მეზონფროსიც პროვიზორულ ორგანოდ იქცევა. უნდა აღინიშნოს კი, რომ ზოგიერთ ხელოვნებში იგი გამოჩეკვის შემდეგაც ერთხანს ფუნქციონირებს. ასევე მონოტრემებსა და მარსუპიალებში (კლოაკიან და ჩანთოსან ძუძუმწოვრებში) მეზონფროსი, აგრეთვე, ემსახურება გამოყოფას სქესობრივ მომწიფებამდე.

ამნიონიანების დეფინიტიური გამომყოფი ორგანო, როგორც ვიცით, მეტანეფროსია. იგი იმყოფება ტანის უკანა ნაწილში, კერძოდ, მენჯის მიდამოში. იგი სხვადასხვა ფორმისაა: მომრგვალო, ოვალური, წილოვანი (გველები, ფრინველები, ზოგი ჩლიქოსანი, მტაცებელი, მაიმუნები, სპილოები, ვეშაპები). თირკმელი იყოფა ქერქოვან ნივთიერებად, რომელიც ნეფრონის დისტალურ ნაწილებს შეიცავს და ტენოვან ნივთიერებად, რომელშიაც მილაკის პროქსიმალური ნაწილებია.

§ 34. თირკმლის ფუნქციონალური დიფერენციალა

თირკმლის ადაპტიური ევოლუცია გამოიხატება სხვადასხვა ცხოველების მთელი ნეფრონის მორფოლოგიურ-ფუნქციონალური დიფერენცირებით, ე. ი. როგორც მალპიღის სხეულის, ისე თვით მილაკისა. მალპიღის სხეულები და, შესაბამისად, გორგლები სხვადასხვა ხერხემლიანთ ფრიად განსხვავებული ხარისხით აქვთ განვითარებული, რაც მკიდროდა დაკავშირებული ხერხემლიანების წყლის მიმოცელისა და ექსკრეტორული ფუნქციის ევოლუციის რთულ პროცესებთან. ზოგ ზღვურ სრულძვლოვან თევზებს აგლომერულარული ანუ უგორგლო თირკმლები აქვთ. ამჟამად ცნობილია 12 ოჯახის კუთვნილი 25 სახის ზღვური სრულძვლოვანი თევზი, რომელთაც გორგლები ან სულ არ გააჩნიათ, ან უაღრესად სუსტად აქვთ განვითარებული. ასეთი თევზები ყველაზე მეტია სინგნათიდების (ნემსთევზასებრთა) ოჯახიდან და, აგრეთვე, ლოფიდების ოჯახში. სხვა ზღვურ სრულძვლოვან თევზებს გორგლები აქვთ, მაგრამ ძალიან რედუცირებული: თვითეული გორგლის დიამეტრი 37 მიკრონია და კიდევ უფრო ნაკლებიც. მტკნარი წყლის სრულძვლოვან თევზებს კი კარგად განვითარებული გორგლები გააჩნიათ, რომელთა დიამეტრი, ჩვეულებრივ, 60 მიკრონზე ნაკლები არაა. მათ შორის ცნობილია მხოლოდ ერთი მტკნარი წყლის თევზი *Mierophis bozia*, რომელსაც აგლომერულარული თირკმლები აქვს. მაგრამ ისიც,

სმითის ცნობით, ზღვეური სინგნათიდებისაგანაა წარმოშობილი. განსაკუთრებით საყურადღებოა, რომ უგორგლო თირკმლებშიც, განვითარების ადრეულ ეტაპებზე, როგორც დაადგინა გრიფ-ლინზა, ლიფსიტებს კარგად განვითარებული გორგლები აქვთ



სურ. 112 ნეფრონის აგებულების სქემა

I. ციკლოსტომები, II. სელაქიები, III. თევზები, IV. ამფიბიები, V. რეპტილები, VI. ფრინველები, VII. ძუძუმწოვრები.

1. საფილტრ ც-ო აპარატი (გლომერულუსი), 2. ყელი, 4. პროქსიმალური კლასილი სეგმენტი, 4. შორისული სეგმენტები, 5. ჰენლეს ყუღღი, 6. დისტალური კლასილი სეგმენტი, 7. უემკრები სწორი მილაკი, 8. სელაქიების სპეციალური სეგმენტი.

და მხოლოდ შემდეგ ხდება მათი ატროფია. ესაა ზღვის თევზების თირკმლების მნიშვნელოვანი ადაპტაცია ოსმორეგულაციისათვის. როგორც ვიცით, გორგლებით დიდი რაოდენობით გამოყოფა წყალი. მტკნარი წყლის თევზების შინაგანი გარემოს ოსმოსური წნევა ბევრად უფრო მაღალია, ვიდრე გარეგანისა. ეს უზრუნველყოფს წყლის დიდი რაოდენობით შესვლას ორგანიზმში და დიდი რაოდენობითვე ორგანიზმიდან მის გამოყოფას, რაც გორგლების ძლიერ განვითარებას განაპირობებს. ზღვის წყლის ოსმოსური წნევა კი მეტიცაა სისხლისაზე, რის გამოც მისი შესვლა ორგანიზმში გაგრძელებულია (ზღვის თევზები, თურმე, წყალს სვამენ კიდევ: ყლაპავენ მას აქტიურად, რის შემდეგაც იგი ნაწლავებში შეიწოვება და სისხლში შეაღწევს); წყლის დიდი რაოდენობით

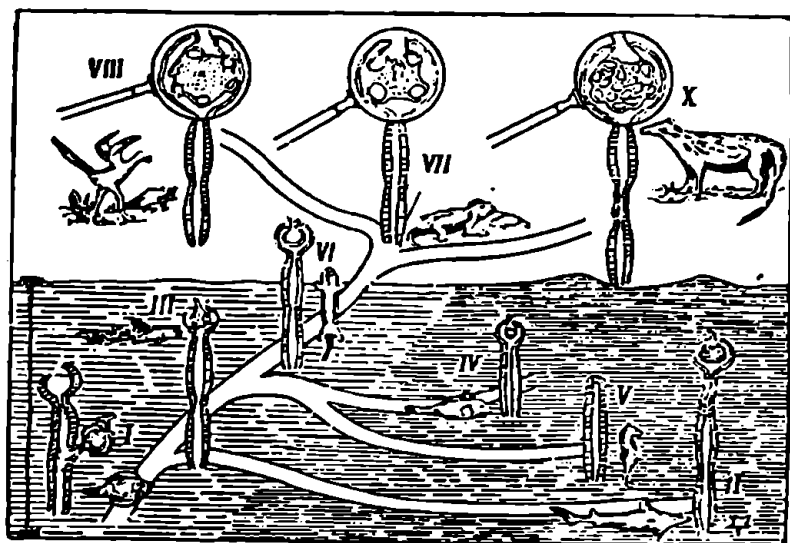
დენობით გამოყოფას ორგანიზმში შეიძლებოდა მისი დეფიციტი გამოეწვია, რის საწინააღმდეგოდაც მოხდა გორგლების რედუქცია. ასეთსავე სურათს ვხედავთ ხმელეთის ხერხემლიანებში. ჩვენ ვიცით, რომ წყლის დაკარგვის საწინააღმდეგო ადაპტაციები ხმელეთის ცხოველებს საკმაოდ მრავალფეროვანი აქვთ (პირველყოელისა კანის გარეთა შრეების გარქოვანება) და, ცხადია, ასეთი მექანიზმი მათ ექსკრეტორულ სისტემაშიც უნდა განვითარებოდათ. ამ ფიზიოლოგებს, რომლებიც უმკიდროესად არიან წყალთან დაკავშირებული და არც წყლის დეფიციტის საშიშროებას განიცდიან, უაღრესად ძლიერ განვითარებული გლომერულარული სისტემა აქვთ. სულ სხვაა ნამდვილ ხმელეთის ხერხემლიანებში: რეპტილიების უმრავლესობას და ფრინველებს გორგლების საერთო საფილტრაციო ზედასირი ძლიერ შემცირებული აქვთ, თირკმლებში შემავრთებელი ქსოვილის ძლიერი განვითარების გამო. ამავე დროს, ცალკეული გორგლების ზომაც შემცირებულია: მათი დიამეტრი ხელიკებსა და გველებში 51—71 მიკრონი, ფრინველებში კი 35—59 მიკრონი. საინტერესოა, რომ ნიანგებს და კუებს, რომლებიც მტკნარ წყალში ცხოვრობენ, კარგად განვითარებული გორგლები აქვთ (63—93 მიკრონი) და მათი შარდის ცხიერია, მაშინ, როცა ხელიკების, გველების და ფრინველების შარდი მყარია ან ნახევრად ცხიერი.

ზღვის სრულძლოვანი თევზების აგლომერულარული თირკმლების ფიზიოლოგიისა და მორფოლოგიის დეტალური შესწავლის საფუძველზე და ხერხემლიანების მტკნარ წყალში წარმოშობის თეორიის გათვალისწინებით სმიტმა და მარშალმა ჩამოაყალიბეს გორგლებისა და მათი ფუნქციის ევოლუციის შემდეგი პირობები. პოექორდატების თირკმლები უგორგლო იყო. პირველად მტკნარი წყლის ქორდიანებს ადრეულ პალეოზურ ერაში პირველად გაუჩნდათ თირკმლებში გორგლები, რის შედეგადაც ძლიერ გადიდა წყლის გამოყოფის უნარი, რაც აუცილებელი იყო, რადგანაც წყალი, ოსმოსური გრადიენტის განსხვავების გამო, გარეგანი გარემოდან ორგანიზმში დიდი რაოდენობით შედიოდა. გორგლები პროგრესულად განვითარდნენ მტკნარი წყლის ზოგ ხერხემლიანში. მაგრამ ძლოვანი თევზების მეორეულად გადასვლისას ზღვის წყალში და, აგრეთვე, ხერხემლიანების ხმელეთზე ამოსვლისას, ორგანიზმში წყლის რეგიმის ახალ თავისებურებებთან დაკავშირებით, თირკმლების აგებულებაში მნიშვნელოვანი ცვლილებები მოხდა. ისინი მძმართული იყო ორგანიზმში წყლის მაქსიმალურად შენარჩუნებისაკენ. ერთი უმნიშვნე-

ლოენესი ასეთი ცვლილებათაგანი გამოვლინდა გორგლების საფილტრაციო ზედაპირის მკვეთრი შემცირებით მათს სრულ რედუქციამდე და აგლომერულარული თირკმლების წარმოქმნამდე.

მაგრამ წყლის ბალანსის დაცვა ევოლუციის პროცესში მარტო საფილტრაციო აპარატის ცვლილებებით და, კერძოდ, გორგლების რედუქციით არ განხორციელებულა. ცხოველთა ზოგ ჯგუფში წყლის დაკარგვის ამცილებელი ადაპტიური გარდაქმნები თირკმლის მილაკებში მოხდა. ამ მხრივ უპირველესად ძუძუმწოვრებშია აღსანიშნავი. მიუხედავად იმისა, რომ ისინი ისეთ-სავე პირობებში ცხოვრობენ წყლის რეგიმის მხრივ, როგორშიაც სხვა ნამდვილი ხმელეთის ხერხემლიანები, მათ თირკმლის საფილტრაციო აპარატი მაქსიმალურად განვითარებული, უაღრესად მრავალრიცხოვანი, დიდი (100—360 მიკრონი) გორგლებით აქვთ წარმოდგენილი. ცხადია, გლომერულარული სისტემის ესოდენი განვითარება განაპირობებს აირველადი შარდის უაღრესად დიდი რაოდენობით გამოყოფას. მართლაც, გლომერულარული ფილტრატის (პირველადი შარდის) გამოყოფის რაოდენობის მხრივ, ძუძუმწოვრები ხერხემლიანთა შორის პირველ ადგილზე დგანან. ისმება კითხვა: როგორღა ხერხდება აქ, ესოდენ ძლიერ განვითარებული საფილტრაციო აპარატის განვითარებისას, ორგანიზმში წყლის შენარჩუნება? ამ კითხვაზე პასუხს ვიპოვით, თუ ძუძუმწოვრების თირკმლის მილაკებს შევადარებთ სხვა ხერხემლიანების მილაკებს. მარშალმა ყველა ხერხემლიანთა თირკმლის მილაკების დეტალური შესწავლის საფუძველზე მოახდინა მათი ცალკეული უბნების ჰომოლოგიზაცია. აღმოჩნდა, რომ მალპიღის სხეულის და მისი ყელის გარდა (რომელზედაც ლაპარაკი ზემოთ იყო), ნეფრონი ყოველთვის შეიცავს ორ განყოფილებას: მალპიღის სხეულთან ახლო მყოფს, რომელიც ძუძუმწოვრებში პროქსიმალური კლაკნილი მილაკითაა წარმოდგენილი და დისტალურს (ძუძუმწოვრების დისტალური კლაკნილი მილაკი და, ნაწილობრივ, ჰენლეს ყულფის აღმავალი მუხლი), რომელიც შემაერთებელი მილაკით შემკრებ მილაკს უკავშირდება. გამონაკლისს წარმოადგენენ ციკლოსტომები, რომელთაც მილაკი მხოლოდ პირველი სეგმენტით აქვთ წარმოდგენილი. განუვითარებელია დისტალური სეგმენტი აგლომერულარული თირკმლების შქონე სრულძვლოვან თევზებში. ეს განყოფილებები (სეგმენტები) ერთმანეთისაგან განსხვავდებიან თავისი კედლის ციტოლოგიური ხასიათით. ამ ორ შთავარ სეგმენტს შორის ზოგ ძვლოვან თევზს, ამფიბიებსა და რეპტილებს (ნაწილობრივ, ზოგ ფრინველსაც) უფითარდებათ პატარა შორისული სეგმენტი, რომელიც, როგორც ჩანს, ამ ცხო-

ველებში მნიშვნელოვან როლს არ ასრულებს. სწორედ ეს შორისული სეგმენტი უმაღლეს ძუძუმწოვრებში იქცევა უაღრესად განვითარებულ სპეციალურ ნაწილად, ეგრეთწოდებულ, პენლეს ყულფის დაღმავალ ვიწრო მუხლად. დადგენილია, რომ პენლეს ყულფის დაღმავალ მუხლში ხდება წყლის ინტენსიური რეაბსორბცია, რის გამოც ძუძუმწოვრები საგრძნობლად ჰიპერტონულ შარდს გამოყოფენ. თანაც, შარდი მით უფრო ჰიპერტონულია და კონცენტრიული, რაც უფრო გრძელია აღნიშნული სეგმენტი (მაგალითად, ღორებს, რომლებსაც ეს სეგმენტი შედარებით მოკლე აქვთ, შარდიც უფრო განზავებული აქვთ, ვიდრე ძაღლებს და კატებს, რომლებსაც პენლეს ყულფის დაღმავალი მუხლი ძალიან გრძელი აქვთ და შარდიც უაღრესად კონცენტრიული). როგორც



სურ. 113. თირკმლების ევოლუცია

I. უხუბობი, II. სელაქიები, III. მტყნარი წყლის ძელოვანი თევზები, IV. ზღვის კლომერულარული ძელოვანი თევზები, V. ზღვის აგლომერულარული ძელოვანი თევზები, VI. ამფიბიები, VII. რეპტილიები, VIII. ფრინველები, IX. ძუძუმწოვრები (მკიდროდ დაშტრინებულია ზღვის წყალი, მეზხრად—მტყნარი წყალი).

ვხედავთ, ძუძუმწოვრებს წყლის ბალანსის დაცვის სრულიად განსხვავებული მექანიზმი გამოემუშაებინათ.

ჩვენ ზემოთ აღვნიშნეთ, რომ წყლის ზედმეტი დაკარგვა ფრინველებში, ისევე, როგორც ქვეწარმავლებში და ზღვის ძელოვან თევზებში, განხორციელდა საფილტრაციო აპარატის

(გორგლების) ძლიერი რედუქციით. მაგრამ ეს, როგორც ჩანს, ფრინველების წყლის რეჟიმის დაცვისათვის არ იყო საკმარისი და მათ, ამავე დროს, სხვა ადაპტაციებიც გამოუმუშავდათ. სახელდობრ, ზოგ ფრინველს, რეპტილიებისგან განსხვავებით, ისევე, როგორც ძუძუმწოვრებს, განუვითარდათ ჰენლეს ყულფის დაღმავალი მუხლი. მაგრამ ეს სეგმენტი აქ ძალიან სუსტადაა განვითარებული და მოკლეა, რის გამოც ეს საშუალებაც არ აკმაყოფილებს წყლის რეაბსორბციის მოთხოვნებს. ამიტომაც ფრინველებს ჩამოუყალიბდათ წყლის რეაბსორბციის ექსტრარენალური მექანიზმი: შარდიდან წყლის უმთავრესი მასა აქტიურად შეისრუტება კლოაკის ეპითელიის უჯრედების მიერ.

ისევე, როგორც ძუძუმწოვრები სხვა ხმელეთის ხერხემლიანთაგან, ზღვის (მლაშე წყლის) თევზებისაგან მკვეთრად განსხვავდებიან, სელაქიები (ზეიგენისებრნი), რომელთაც უაღრესად ძლიერ განვითარებული გლომერულარული სისტემა აქვთ. ამ ცხოველებს ოსმორეგულაციის სრულიად თავისებური მექანიზმი ჩამოყალიბებიათ. მათ ნეფრონში, ზალპიდის სხეულის ყელსა და პროქსიმალურ კლაკინლ სეგმენტს შორის განვითარებიათ სპეციალური სეგმენტი, მხოლოდ მათთვის დამახასიათებელი, რომელიც აშკარა რეაბსორბციულ უნარს იჩენს. მაგრამ მასში წყლის რეაბსორბცია კი არ ხდება, როგორც ჰენლეს ყულფის დაღმავალ მუხლში, არამედ შარდოვანისა. საქმე ისაა, რომ სელაქიებს ახასიათებს „ფიზიოლოგიური ურემია“, ე. ი. სისხლში შარდოვანის უაღრესად დიდი კონცენტრაცია: შარდოვანაზე შოდის სისხლის მთელი ოსმოსური წნევის ნახევარი. შარდოვანის ასეთი მაღალი კონცენტრაცია განაპირობებს სელაქიების სისხლის უაღრესად მაღალ ოსმოსურ წნევას, რაც თავისი მხრით უზრუნველყოფს წყლის მუდმივსა და შეუფერხებელ შეღწევას ორგანიზმში მაღალი ოსმოსური წნევის მქონე ზღეური გარემოდან.

როგორც ვხედავთ, ევოლუციის პროცესში თირკმლები, ისევე, როგორც ყველა ორგანოები, განიცდიან უაღრესად რთულსა და მრავალმხრივ ადაპტიურ ვარდაქმნებს, რომლებიც უზრუნველყოფენ ექსკრეტორული და ოსმორეგულატორული ფუნქციის მაქსიმალურ გასრულყოფილებას კონკრეტული ეკოლოგიური პირობების შესაბამისად.

§ 35. თირკმლების წარმოშობა და ევოლუცია

ხერხემლიანთა ფილოგენეზსა და ონტოგენეზში პრონეფროსიმეზონეფროსი და მეტანეფროსი ერთიმეორეს ენაცვლებიან ექსკრე-

ტორული ფუნქციის შესრულებაში. ამიტომაც, მათი გენეზისური ურთიერთობის გამოარკვევას დიდი მნიშვნელობა აქვს.

ყველაზე ძველი შეხედულება ამ საკითხზე გულისხმობს, რომ პრონეფროსი, მეზონეფროსი და მეტანეფროსი დამოუკიდებელი ორგანოებია, რომლებიც გენეზისურად არ არიან ერთმეორესთან დაკავშირებული. ეს შეხედულება ეწინააღმდეგება ისეთ უმნიშვნელოვანეს ფაქტებს, როგორცაა: უალრესად დიდი მსგავსება სამივე სახის თირკმლის მილაკების განვითარებასა და აგებულებაში, ერთი ტიპის თირკმლის დამახასიათებელი მილაკების არსებობა მეორე ტიპის თირკმელში, სამივე ტიპის თირკმლების სადინარების (განსაკუთრებით პრონეფროსის და მეზონეფროსისა) უმჭიდროესი კავშირი. ძველი მორფოლოგების შეცდომა განპირობებულია იმით, რომ ისინი მხოლოდ დეფინიტიური თირკმლების აღნაგობას იკვლევდნენ და არ იხილავდნენ მათს მორფოგენეზს.

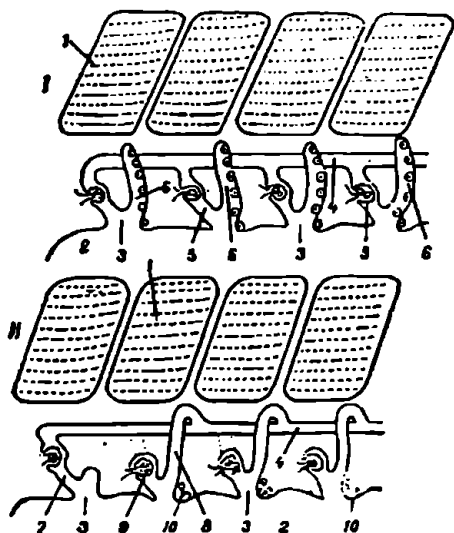
მეორე შეხედულებამ, რომელსაც იცავდნენ სეჯვიცი, ფილდი, ბრაუერი და სხვები, პოლონეფროსის ანუ ერთიანი თირკმლის თეორიის სახელი მიიღო. ამ თეორიის თანახმად, ევოლუციის ადრეულ საფეხურზე ხერხემლიანებს ერთი მთლიანი მეტამერიული თირკმელი ჰქონდათ, რომელიც სხეულის სიღრუეს თავიდან ბოლომდე გასდევდა. იგი თვითველ სეგმენტში თითო მილაკს შეიცავდა. ასეთ ჰიპოთეზურ თირკმელს პოლონეფროსი უწოდეს. შემდეგ მოხდა პოლონეფროსის დიფერენცირება ორ ნაწილად. წინა მათგანმა (უფრო პატარამ) პრიმიტიული აგებულება შეინარჩუნა და იქცა პრონეფროსად. უკანა, უფრო დიდი ნაწილი კი — მეზონეფროსად. ამ თეორიის მთავარი საბუთი ისაა, რომ პრიმიტიულ მიქსინს ბღელოსტომას თირკმელში, რომელიც მთელ სხეულის ღრუს გასდევს და მეტამერიულ მილაკებს შეიცავს, პრონეფროსი და მეზონეფროსი ძალიან სუსტადაა გამოიჯნული. ასეთი თირკმელი თითქოსდა ასახავს პოლონეფროსის პრონეფროსად და მეზონეფროსად დიფერენცირების სტადიას. პოლონეფროსის თეორია ვერ ხსნის ერთ ფაქტს: კერძოდ, იმ შემთხვევებს, როცა მეზონეფროსისა და პრონეფროსის საზღვარზე ისეთი სეგმენტებია, რომლებშიც ერთდროულად იმყოფება როგორც პრონეფროსის უკანა მილაკი, ისე მეზონეფროსის წინა მილაკი.

ამ საკითხს მოხდენილად წყვეტს მილაკების თაობათა მონაცვლეობის თეორია, რომლის ავტორებია ფელიქსი და რიუკერტი. ამ თეორიით უძველესი ხერხემლიანების თირკმელი მთლიანად პრონეფროსი იყო, რომელიც ყოველ სეგმენტში თითო

მილაკს შეიცავდა და მთელ ცელომს გასდევდა გასწვრივ. ამრიგად, თირკმლის პირველსახე, ამ თეორიის მიხედვით, აღნაგობით არ განსხვავდება იმ აროტოტიპისაგან, რომელსაც პოლონეფროსის თეორია ცნობს, მაგრამ თაობათა მონაცვლეობის თეორიის თანახმად ეს აროტოტიპი თვით პრონეფროსია და არა პრონეფროსის და მეზონეფროსის საერთო წინაპარი. ამ თეორიით ბდელოსტომის მთელი თირკმელი პრონეფროსს წარმოადგენს. ევოლუციის პროცესში ხდებოდა გამოყოფის ფუნქციის გასრულყოფილება, რამაც განაპირობა ახალი ტიპის მილაკების ჩამოყალიბება (პრონეფროსის მილაკების საფილტრაციო აპარატი ძალიან პრიმიტიულია). ახალი თაობის მილაკები არ გაჩნდნენ მხოლოდ სულ წინა სეგმენტებში. ამრიგად, ევოლუციის რომელიღაც სტადიაში ყველა სეგმენტი, სულ წინა სეგმენტების გარდა, შეიცავდა ორორ მილაკს: ძველს (წინას) და ახალს (უკანას). რადგანაც ახალი გენერაციის მილაკები უფრო სრულყოფილი იყო, ძველი მილაკები გაქრა კიდევ. დარჩა მხოლოდ ახალი გენერაციის მილაკები, რომელთა ერთობლიობაც მეზონეფროსს შეადგენს. პირველი თაობის მილაკები მხოლოდ იმ წინა სეგმენტებში დარჩნენ, სადაც ახალი მილაკები არ გაჩენილან. ე. ი. პრონეფროსი ოდესღაც დიდი პრონეფროსის ნაშთია. გარდა ამისა, პრონეფროსსა და მეზონეფროსს შორის საზღვარზე შერჩა ერთი-ორი სეგმენტი, სადაც ორივე გენერაციის მილაკებია. ამ თეორიის თანახმად, მეზონეფროსის შეორეული და მესამეული მილაკები, რომელთა გაჩენას მეტამერიის დაკარგვა მოსდევს, ნეფრონების მომდევნო თაობებია (მესამე, მეოთხე). ყოველი ახალი თაობის მილაკები მუდამ ძველის მიმართ კაუდო-დორსალურად ჩნდებიან. ამრიგად, თაობათა მონაცვლეობის თეორია მოხდენილად ხსნის ორ მნიშვნელოვან ფაქტს: ერთსა და იმავე სეგმენტში პრონეფროსული და მეზონეფროსული მილაკის არსებობას და მილაკების მდებარეობას.

მეოთხე თეორიას მილაკების პირველადი ორმაგობის თეორია შეიძლება ეწოდოს. იგი ეკუთვნის მაშკოვცევს. ამ შეხედულებით, თავდაპირველად ყოველი სომიტი სპლანქნოტომზე ორი ყუნწით იყო მიმაგრებული. სომიტის მოცილების შემდეგ ორივე ყუნწი მილაკად იქცეოდა. წინა (პრონეფროსული) მილაკი გამოყოფას ემსახურებოდა, უკანა კი (მეზონეფროსული) — შეიცავდა გონადებს და სასქესო პროდუქტებს ატარებდა. ამ თეორიის მნიშვნელოვანი არგუმენტი ზეიგენებისა და ზუთხების გონადების განვითარება ნეფროსტომების კედლებში. გონადების მეტამერიულობის მოსპობასთან ერთად წინა ნაწილში უკანა მილაკებიც

გაქრა. აქ მხოლოდ პრონეფროსი დარჩა. უკანა ნაწილში კი დარჩნენ უკანა მილაკები. მათ დაუკავშირდა პრონეფროსული მილაკების გორგლები. ამის შემდეგ ისინი ექსკრეტორულ მილაკებად იქცნენ და მეზონეფროსი წარმოქმნეს. მილაკების პირველადი ორ-



სურ. 114. პრონეფროსისა და მეზონეფროსის მილაკების გენეზისი

I. ხერხემლიანთა ჰიპოთეზური წინაპარი, II. ხერხემლიანი.

1. სომიტები, 2. ცელომი, 3. ნეფროსტომები,
4. უროგენიტალური სადინარი, 5. საშარდვ მილაკი საფილტრაციო აპარატით, 6. სასქესო მილაკი,
7. პრონეფროსის მილაკი, 8. მეზონეფროსის მილაკი,
9. საფილტრაციო აპარატი, რომელიც მეზონეფროსის მილაკს დაუკავშირდა, 10. გონადა.

მაგობა მხოლოდ პრონეფროსისა და მეზონეფროსის საზღვარზე შემორჩა. ამ თეორიის ღირსება ისაა, რომ მასში გამომყოფი და სასქესო ფუნქციის კავშირი, რაც ესოდენ დამახასიათებელია მეზონეფროსისათვის, პირველად და მიჩნეული. მაგრამ მასში გაუგებარია, თუ რა მიზეზით დაუკავშირდა პრონეფროსის საფილტრაციო აპარატი მეზონეფროსის მილაკებს.

მეზონეფროსიდან მეტანეფროსის წარმოშობის საკითხი ბევრად უფრო ნათელია. ჩვენ უკვე ვნახეთ, რომ ზოგჯერ მეზონეფროსის მილაკებიც ნეფროგენული მეზენქიმიდან ვითარდებიან, როგორც

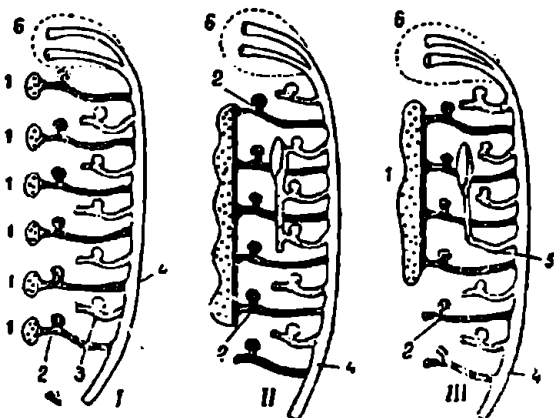
მეტანეფროსის მილაკები. უფეხო ამფიბიებს მეზონეფროსის მეორეული მილაკები ზოგჯერ ეხსნებათ მეზონეფროსის სპეციალურ მეტამერიულ გამონაზარდებში. როგორც ჩანს, ერთ-ერთი ასეთი გამონაზარდის პროგრესულმა განვითარებამ და დანარჩენების რელუქციამ მეტანეფროსის სადინარი მოგვცა. ამას ისიც ადასტურებს, რომ ფრინველებში (ზოგჯერ ძუძუმწოვრებშიც) შარდსაწვეთი რამდენიმე გამონაზარდის სახით იწყებს განვითარებას, რომელთაგანაც მხოლოდ ერთი დიდფერენცირდება საბოლოოდ. ამრიგად, არც განვითარებით, არც აგებულებით და არც სადინარის წარმოქმნით მეზონეფროსსა და მეტანეფროსს შორის პრინციპული განსხვავება არ არსებობს.

. ხერხემლიანთა ექსკრეტორულ და გენერატიულ ორგანოებს შორის ძალიან მჭიდრო კავშირი არსებობს. იგი უთუოდ გათვალისწინებული უნდა იქნას ხერხემლიანთა თირკმლების წარმოშობის საკითხის გარკვევისას. ეს საკითხი ჯერჯერობით ვერ ჩაითვლება გადაწყვეტილად და მასში ბევრი რამ სრულიად ბუნდოვანია. საქმე ისაა, რომ უძველეს ქორდიანებს, კერძოდ, უქალოებს, რომლებიც ბევრი რამით უნდა გაედნენ ხერხემლიანთა წინაპრებს, ნამდვილი ნეფრიდიები აქვთ, რომლებიც რგოლოვანი ქიების ნეფრიდიებისგან თითქმის არ განსხვავდებიან. მათ არავითარი კავშირი არა აქვთ სასქესო ორგანოებთან, რითაც ისინი შეკეთრად განსხვავდებიან ხერხემლიანთა თირკმლებისაგან. ერთნაირი ფუნქციის მიუხედავად, უქალოების მეტანეფრიდიებსა და ხერხემლიანთა გამომყოფ ორგანოებს სხვადასხვა წარმოშობა უნდა ჰქონდეთ. ფიქრობენ, რომ უქალოებისა და ხერხემლიანების საერთო წინაპარს ჰქონდა მეტამერიული გამომყოფი მილაკებიც (მეტანეფრიდიები) და სასქესო მილაკებიც (გონოდუქტები). უქალოებმა, როგორც ჩანს, გონოდუქტები უკვალოდ დაკარგეს (მათ გენიტალური გამომტანი გზა საერთოდ არ გააჩნიათ), ნეფრიდიები კი შეინარჩუნეს. ხერხემლიანების თირკმლები კი სწორედ გონოდუქტების დერივატები უნდა იყვნენ და არა ნეფრიდიებისა. ამრიგად, შესაძლოა, რომ ხერხემლიანთა სათირკმლე მილაკების პირველადი ფუნქცია სწორედ სასქესო ფუნქცია იყო და გამომყოფი ფუნქცია მათ მხოლოდ უფრო გვიან შეიძინეს. ამის შემდეგ ძველი გამომყოფი მილაკები (უქალოების ნეფრიდიების შესაბამისი) საჭირო აღარ იყვნენ და რელუცირდნენ. შემდეგში, შინაგანი განაყოფიერების შექმნასთან და საკოპულაციო აპარატის ჩამოყალიბებასთან დაკავშირებით, ამ სეგმენტარულ მილაკებს განუვითარდათ საერთო ვასწერივი სადინარი (ამ პროცესს საკმაოდ ხშირად ვხვდებით სხვა ჯგუფებშიაც). ასეთი აგებულების

ორგანო უკვე აღარაფრით განსხვავდება პრონეფროსისაგან (ახ პოლონეფროსისგან) მისი სადინართურთ, რომლიდანაც თირკმლის თანამედროვე სახეების განვითარება ჩვენთვის უკვე ცნობილია.

§ 36. გონადების განვითარება, აგებულება და მვოლუსცია

სასქესო ჯირკვლები ანუ გონადები ვითარდებიან გონოტომიდან. სპლანქნოტომის დორსალურ ნაწილში, დორსალურ მეზენტერიუმსა და ნეფროტომს შორის ცელოთელიუმში სქელდება და იქმნება გონადის გასწვრივი ლუწი ნერგი, რომელიც თვითველ მხარეზე მეზონეფროსის წინა ნაწილის მედიალურად ძვეს. სელაქიებსა და ხრტილძვლოვან თევზებს (ზუთხისებრთ) გონადების ნერგები მეტამერიული გასქელებების



სურ. 115. ზუთხისებრთა გონადის განვითარება

1. გონადა, 2. პირველადი მეზონეფროსული მილაკები (გაშავებული), 3. მეორეული მეზონეფროსული მილაკები (დაწინწკლული), 4. მეზონეფროსის სადინარი, 5. მეზონეფროსისეული კვერცხსავალი, 6. პრონეფროსი.

სახით უჩნდებათ: ცალკეული ნეფროსტომების კედლებშივე და არა მათ გარეთ. ეს მეტამერიული გასქელებები შემდეგში ვრცელდებიან ნეფროსტომებს შორის არსებულ ცელოთელიუმის უბნებზე და გონადის ერთიან ნერგად შეირწყმიან.

გასქელებული ებითელი თანდათან გამოიბურცება ცელომის ღრუში და ქმნის გენიტალურ (სასქესო) ნაოჭებს, რომლებიც ამოვსებულია ცელოთელიუმის გარეთ მყოფი მეზენქიმიით. შემდეგ ეს ნაოჭები სულ უფრო და უფრო ღრმად იჭრებიან ცელოში, რის შედეგადაც ნაოჭში მყოფი მეზენქიმა (გონადის მომავალი სტრომა) გამოეყვრება ცელომის გარეთ მყოფ მეზენქიმას. ცელოთელიუმის ფურცელი, რომლითაც გონადა ჩაკიდებულია ცელომის ღრუში, ორმაგი ხდება და იქცევა გონადის ჯორჯლად (დედლებში — mesovarium, მამლებში კი — mesorchium).

შემდეგ ცელოთელიუმის შესქელების უჯრედები ინტენსიურად მრავლდებიან და ქმნიან მრავალუჯრედოვან ებითელურ ზონრებს, რომლებიც შეიზრდებიან შემაერთებელქსოვილოვან სტრომაში. ეს ზონრები შემდეგ ნაწვევრდებიან ებითელური უჯრედების მრავალრიცხოვან ჯგუფებად, რომლებიც პირველადი ფოლიკულებია. ამის შემდეგ გონადის განვითარება მამრობითსა და მდედრობით ცალეულებში განსხვავებულად ხდება. ამრიგად, ამ მომენტიდან უკვე შეიძლება განვასხვაოთ საკვერცხე (ovarium) და სათესლე (testis).

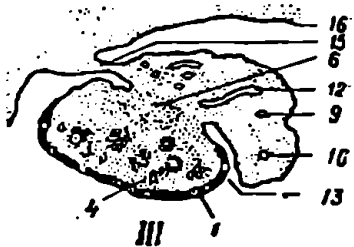
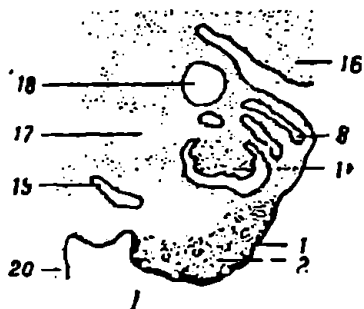
საკვერცხის ნასახში პირველადი ფოლიკულები შეიცავენ თითო გონოციტს, რომელიც უკვე კვერცხუჯრედია (ოვოციტი) და მის ირგვლივ განწყობილ, უფრო მცირე ზომის მრავალრიცხოვან ფოლიკულურ უჯრედებს. ფოლიკულური უჯრედები ოვოციტის კვებას ემსახურებიან და ე. წ. გამჭვირვალე გარსს (zona pellucida s. radiata) ქმნიან. ძუძუმწოვრების ფოლიკულებში ვითარდება პატარა ღრუ, რომელშიც სეროზული სითხე დგება, რის გამოც, ძუძუმწოვრების მომწიფებულ ფოლიკულებს გრააფის ბუშტუკებს უწოდებენ.

კვერცხუჯრედის მომწიფებისას ფოლიკულის კედელი სკდება და კვერცხუჯრედი ცელომის ღრუში ვარდება. საკვერცხის კედელზე კი გამსკდარი ფოლიკულის ადგილზე სპეციალური უჯრედებისაგან იქმნება ნაწიბური, ე. წ. ყვითელი სხეული (corpus luteum), რომელიც პერიოდული ინკრეტორული ორგანოა. უმდაბლეს ხერხემლიანებში კვერცხუჯრედების წარმოქმნა მთელი სიცოცხლის განმავლობაში ხდება. უმაღლესებში კი მხოლოდ ემბრიონალურ პერიოდში, ან პოსტემბრიონალური ცხოვრების პირველ ხანებში.

სელაქიებისა და ციკლოსტომების სათესლეებში პირველადი ფოლიკულების დიფერენცირება ძალიან ჰგავს იმას, რაც საკვერცხეში ვნახეთ: ფოლიკულები მომრგვალო ფორმას იწარჩე-

ნებენ და ღრუს გაჩენის შედეგად სათესლე ბუშტუკებად იქცევიან. სხვა ხერხემლიანებში კი ეს ბუშტუკები ძალიან გრძელდებიან და სათესლე მილაკებად (*tubuli seminiferi*) იქცევიან. სათესლე ბუშტუკებისა და სათესლე მილაკების კედელი შეიცავს ორი ტიპის უჯრედებს: საკუთრივ გონოციტებს (კერძოდ სპერმატოციტებს) და ე. წ. სერტოლისეულ უჯრედებს, რომლებიც, როგორც ჩანს, სპერმატოციტების მკვებავი უჯრედებია და ფოლიკულური უჯრედების პომოლოგიური არიან.

მეზონეფროსის მილაკებზე არსებულ მალპიღის სხეულებს უჩნდებათ მრავალუჯრედოვანი, უსანათურო გამონაზარდები, (ე. წ. „სასქესო ღარები“), რომ-



სურ. 116. ძუძუმწოვრის გონადების განვითარება

I. გენიტალური ნაოკის განივი კრილი (ინდიფერენტული სტადია)

II. სათესლის განვითარება, III. საკვერცხის განვითარება.

1. გენიტალური ეპითელი პირველადი სასქესო უჯრედებით, 2. მეხენკიმა,

3. სათესლე მილაკები სპერმატოციტებით, 4. ფოლიკულები ოვოციტებით, 5. სათესლის ტვინოვანი

ნიეთიერება, 6. საკვერცხის ტვინოვანი ნიეთიერება, 7. სათესლის თეთრი გარსის ნერვი, 8. მეზონეფროსის სადინარი, 9. ვოლფისეული სადინარი,

10. მიულერისეული სადინარი, 11. მეზონეფროსის მალპიღისეული სხეული, 12. მეზონეფროსის მილაკები, 13. ლატერალური ღარი, 14. მეზორქიუმი,

15. მეზოვარიუმი, 16. მუცლის ღრუს დორსალური კედელი, 17. თირკმლისზედა ჯირკვლის ნერვი, 18. უკანა კარდინალური ვენა,

19. სუბკარდინალური ვენა, 20. მეხენტერიუმი.

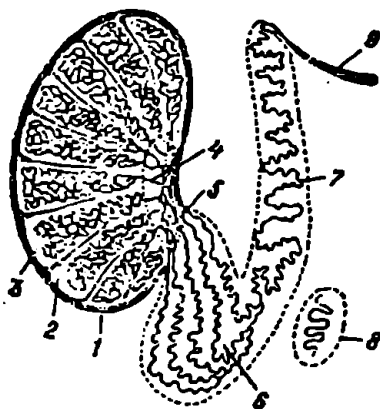
ლებიც. სათესლეში შეიზრდებიან. შემდეგ მათ სანათური უჩნდებათ და ისინი ე. წ. თესლგამომტან ანუ სწორ მილაკებად (*vasa efferentia, tubuli recti*) იქცევიან. ამ მილაკებს მიეზრდებიან სათესლის ბუშტუკები (სელაქიებსა და ციკლოსტო-

მებში) ან მილაკები (ყველა დანარჩენ ხერხემლიანებში); რომლებიც შემდეგ მათში იხსნებიან. მეზონეროსის მილაკებიდან „სათესლე ლარების“ შემოზრდა საკვერცხეშიც ხდება, მაგრამ აქ ისინი მილაკებად არ იქცევიან და მონაწილეობენ საკვერცხის რბილობის შექმნაში.

ხერხემლიანების გონადები, ჩვეულებრივ, ლუწი ორგანოებია და თანაც, თითქმის ყოველთვის სქესგაყოფილი (ესე იგი, ზოგ ცალეულს მარტო საკვერცხე აქვს, ზოგს კი მარტო სათესლე). ამ მხრივ გამონაკლისია აწ მცხოვრები უცხოები (ნამარხი უცხოების, ანუ ოსტრაკოდერმების გონადები, ცხადია, უცნობია), ე. ი. მრგვალობრიანები (ციკლოსტომები). მათი გონადა, რომელიც მუცლის ღრუს მთელ სიგრძეზე გასდევს, კენტია. მიზონებში იგი ან საკვერცხეა, ან სათესლე, თუმცა, აღნაგობით საკვერცხე და სათესლე აქ ერთმანეთისგან მკვეთრად არ განსხვავდება და სათესლეც ფოლიკულურ აგებულებას ინარჩუნებს. მიქსინებში ამას ისიც ერთვის, რომ გონადა ბოლომდე ინარჩუნებს ორივე სქესის სასქესო ჯირკვლის ნიშნებს, რაც სხვადასხვა ცალეულებში სხვადასხვა ხარისხითაა გამოხატული. ყრმა ცხოველის გონადის წინა ნაწილი საკვერცხეს წარმოადგენს, უკანა ნაწილი კი—სათესლეს. ამრიგად, მიქსინები დასაწყისში ჰერმაფროდიტები არიან. პუბერტალურ (სქესობრივი მომწიფების) ასაკში ამ ორი ნაწილიდან ერთი რომელიმე ვითარდება, მაგრამ მეორე ნაწილიც სრულიად არ ისპობა: იგი რუდიმენტული სახით მაინც რჩება. ამრიგად, მიქსინები ნაწილობრივად ჰერმაფროდიტები რჩებიან. ნორმალურად ჰერმაფროდიტიზმი გვხვდება ზოგიერთ თევზებშიც. დანარჩენ ხერხემლიან ცხოველებში და, აგრეთვე, ადამიანში კი იგი, მეტნაკლებად სრულად გამოხატული, გვხვდება მხოლოდ სიმამინჯის სახით.

მაშრობითი სქესის ცალეულების გონადებს სათესლეებს (testes) უწოდებენ. ყბიანი ხერხემლიანების სათესლე ლუწია (თუმცა ზოგ სკაროსებს ერთი სათესლე რედუცირებული აქვთ ხოლმე). სელაქიებში, ციკლოსტომების მსგავსად, სათესლე ფოლიკულარულ სტრუქტურას ინარჩუნებს. სხვა ხერხემლიანებში კი იგი მილაკოვანი სტრუქტურის მქონე ხდება. გარეგნული ფორმით იგი შეიძლება განსხვავებული იყოს, მაგრამ, ძირითადად, მაინც ოვალური მოყვანილობისაა (ზოგჯერ, მაგალითად, თევზების უმრავლესობაში, ერთობ წაგრძელებული), ზოგჯერაც წილაკოვანია (მაგალითად, გიმნოფიანებში, ანუ უფეხო ამფიბიებში, იგი შედგენილია რამდენიმე მძივისებრ განწყობილი სხეულაკებისგან, რომლებიც გასწვრივი არხითაა ერთმანეთთან შეერთებული). ფრინვე-

ლების სათესლეები მოთეთრო ოვალური სხეულებია, რომელთა ზომა ძალიან მკვეთრად იცვლება ფიზიოლოგიური მდგომარეობის შესაბამისად; გამრავლების პერიოდში (ჩვეულებრივ, გაზაფხულზე) მათი მასა მოსვენების პერიოდთან შედარებით ასჯერადობით იმატებს ხოლმე. განსაკუთრებით რთულად და თანაც ერთობ მრავალფეროვნად ძუძუმწოვრების სათესლეებია მოწყობილი. ისინიც ოვალური მოყვანილობის სხეულებია. გარედან სათესლე დაფარულია ცელოთელიუმის ფურცლით, რომლის ქვეშაც ფიბროზული შემაერთებელქსოვილოვანი გარსია (თეთრი გარსი). გამომტანი მილაკების გამოსვლის ადგილიდან, რომელსაც შუასაყარი ეწოდება, სათესლის სისქეში რადიალური მიმართულებით იჭრებიან ტიხრები, რომლებიც ფიბროზული თეთრი გარსის გაგრძელებას წარმოადგენენ (septuli testis), და რომლებიც სათესლეს კონუსურ წილაკებად ყოფენ (lobuli testis). თვითული ასეთი წილაკი უჭირავს ერთი დაკლაკნილი სათესლე მილაკის (tabulus seminiferus contortus) სისტემას. როგორც ზემოთაც იყო ნათქვამი, სათესლე მილაკების კედელი ორი ტიპის უჯრედებს შეიცავს: ფოლიკულარულ ანუ სერტოლისეულ უჯრედებსა და თვით სათესლე უჯრედების მომცემ ელემენტებს. ეს ელემენტები სათესლე მილაკებში წარმოდგენილი არიან სპერმატოგენეზის ყველა სტადიებზე მყოფი უჯრედებით: სპერმატოგონიებიდან მოყოლებული გაფორმებულ სპერმატოზოიდებამდე. თანაც, სათესლე მილაკის კედლის პერიფერიასზე სპერმატოგონიები იმყოფებიან, ცენტრისკენ ანუ მილაკის სანათურისკენ კი—სპერმატოზოიდები. სპერმატოზოიდების საბოლოო ჩამოყალიბება და ამოძრავება უკვე სასქესო გზებში ხდება.



სურ. 117. ძუძუმწოვრის სათესლის აგებულება

1. მდარავი ეპითელი, 2. თეთრი გარსი,
3. შემაერთებელქსოვილოვანი ძგიდეები,
4. კლაკნილი მილაკები, 5. სწორი მილაკები, 6. წნული, 7. ეპიდიდიმისი, 8. შისი სადინარი, 9. პარადიდიმისი,
10. თესლსავალი.

როგორც დანარჩენ ხერხემლიანებში, ძუძუმწოვრებშიც ჩანასახოვანი განვითარების დროს, სათესლეები მეზორქიუმით ცელომურ

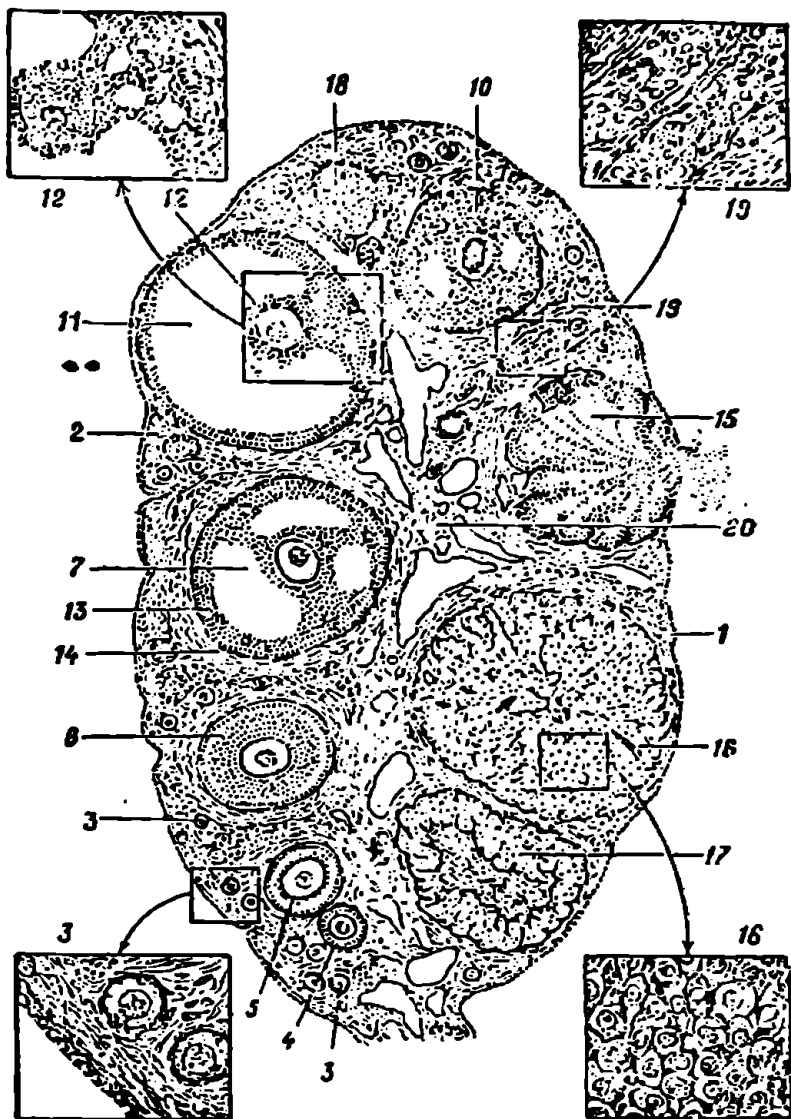
ღრუში არიან ჩაკიდებული. მაგრამ პოსტემბრიონალურ პერიოდში იწყება მათი კაუდალური მიმართულებით გადაადგილება და მუცლის ღრუდან გარეთ გამოსვლა (დესცენზუსი). თითქმის უცვლელია სათესლეების მდებარეობა მონოტრემებში (ექილნა, ორნითორინქუსი). კაუდალური მიმართულებით გადაადგილებული, მაგრამ მაინც მუცლის ღრუში მყოფი სათესლეები გააჩნიათ უსრულკბილოებს, ვეშაპისებრთ, სპილოებს, მარტორქებს. თახვებში, ლამებში, აქლემებში, სელაპებში სათესლეები ეშვებთან მუცლის ღრუდან საზარდულის მიდამოს კანქვეშ სპეციალური ნაპრალით, ამ მიდამოს კუნთებს შორის, სადაც ცელოთელიუმიც გამოიწინიქება. ზოგ ძუძუმწოვრებში (კურდღლები, ზღარბები, ლამურები, ზოგიერთი მაიმუნები და სხვანი) სათესლეები ხან ჩამოეშვება კანქვეშ (მძუვნაობისას) ხან კი ისევ შეიზრდება მუცლის ღრუში სპეციალური კუნთით (in. cremaster). ბოლოს, ძუძუმწოვრების უმრავლესობის სათესლეები პოსტემბრიონალურ პერიოდში სრულიად გამოდიან სხეულის კედლიდან. მათ თან მოყვება მათი მფარავი ცელოთელიუმიც. საბოლოოდ ისინი აღმოჩნდებიან სპეციალურ კანოვან პარკში, რომელსაც სკროტუმი (scrotum) ჰქვია. ამ ცხოველებში და ადამიანშიც პათოლოგიის სახით სათესლეები შეიძლება დარჩნენ მუცლის ღრუში. ამ მოვლენას კრიპტორქიზმი ეწოდება. სკროტუმში სათესლე საკმაოდ თავისუფლად ძევს. სათესლის ყოფნა სკროტუმში განაპირობებს სათესლეების ფუნქციონირებას სხეულის შიგნეულობის ტემპერატურაზე დაბალ, მაგრამ მუდმივ ტემპერატურულ პირობებში. ასეთი პირობები ხელსაყრელია სპერმატოგენეზისათვის. ექსპერიმენტულადაა დადგენილი (პარტი, მური), რომ ამ ცხოველების სათესლე უალრესად მგრძნობიარეა ტემპერატურის მომატებისადმი. როცა სათესლე ექსპერიმენტულად (ქირურგიულად) დააბრუნეს საზარდულის არხში ან მუცლის ღრუში, სპერმეტოგენეზი მასში საკმაოდ სწრაფად შეწყდა და სათესლე მილაკები გადაგვარდნენ. დესცენზუსის პროცესი და სკროტუმის ფორმირება ძუძუმწოვრების ევოლუციაში იყო მნიშვნელოვანი ადაპტაცია. სკროტუმში სათესლეების ყოფნის არახელსაყრელობა (დაზიანების ადვილი შესაძლებლობა) კომპენსირდება, ერთი მხრით, სკროტუმის მდებარეობით საზარდულის, ე. ი. სხეულის უკანა მიდამოში (მტრებთან შეტაკებისას განსაკუთრებით სახიფათო სხეულის კრანიალური ნაწილია) და, მეორე მხრით, ამ ნაწილის და თვით სათესლის უკიდურესი მტკივნეული მგრძნობიერებით, რაც ბუნებრივი გადარჩევით გამოიმუშავდა.

მდებრობითი სქესის გონადის ანუ საკვერცხის (ovarium) ფორმა საკმაოდ მრავალნაირია. იგი ან მეტნაქლებად მარტივი ოვალური სხეულია, ან წილაკოვანია, ან (ძვლოვანი თევზების უმრავლესობა) გრძელი პარკის ფორმის მქონე, ამფიბიებში საკვერცხის (და, აგრეთვე, სათესლის) წინა უბანი გარდაიქმნება თავისებურ ლიმფოიდურ ორგანოებად, რომელთაც, როგორც ჩანს, რაღაც კავშირი აქვთ სასქესო უჯრედების, კერძოდ, კვერცხების კვებასთან და რომელთაც „ცხიმოვანი სხეულებს“ უწოდებენ. ქვირითის ყრისას „ცხიმოვანი სხეულების“ ზომა ძლიერ მცირდება ხოლმე. გარდა ამისა, გომბეშობებში გონადის (საკვერცხისა და სათესლის) წინა ნაწილი ინარჩუნებს ემბრიონალურ სტრუქტურას. მას „ბიდერიისეულ ორგანოს“ უწოდებენ ხოლმე და იგიც გამრავლების პერიოდში რედუცირდება, შემდეგ კი კვლავ ვითარდება. ფიქრობენ, რომ მას ინკრეტორული ფუნქცია აქვს. საინტერესოა, რომ კასტრაციისას მამლის ბიდერიისეული ორგანო ნამდვილ საკვერცხედ იქცევა ხოლმე. ზოგ ქვეწარმავალს (გველებს და ზოგ ხელიკს) მარცხენა საკვერცხე მარჯვენაზე უფრო სუსტადა აქვთ განვითარებული. ფრინველებს მხოლოდ ერთი საკვერცხე აქვთ (მარჯვენა). გამრავლების დაწყებამდე იგი ძალიან პატარაა და წვრილმარცვლოვანი ზედაპირი აქვს. გამრავლების პერიოდში კი (ჩვეულებრივ, გაზაფხულზე) საკვერცხე უალრესად იზრდება და მტევნისებრ სახეს იღებს. როდესაც სპეციალურ გარსში (რომელიც ძუძუმწოვრების გრააფისეული ბუშტუკის კედელს შეესაბამება) კვერცხი მომწიფდება (თუმცა მასში არც ღრუ ჩნდება და არც სითხე), ეს გარსი სკდება და კვერცხი საკვერცხიდან გამოდის. ძუძუმწოვრების დამახასიათებელი ყვითელი სხეული (იხ. ქვემოთ) ფრინველებს არ უვითარდება ხოლმე.

კარგადაა შესწავლილი ძუძუმწოვრების საკვერცხეების აგებულება. სათესლეებისგან განსხვავებით, ისინი ყოველთვის მუცლის ღრუში რჩებიან. თვითეული საკვერცხე სხვა ორგანოებზე მიმაგრებულია ორი იოგით: ერთი მათგანი მას წელის შიდაშოს კუნთებზე ამაგრებს (ligamentum suspensorium), მეორე კი საშვილოსნოზე (ligamentum proprium). სხვადასხვა ძუძუმწოვრების საკვერცხის ფორმა ერთნაირი არაა: ძროხის საკვერცხე ოვალურია და მობრტყელო, ცხერისა და თხისა — მომრგვალო, ცხენისა — ლობიოსებრი, ღორისა — მტევნისებრი და სხვა. განსხვავებულია მისი ზომაც. ძუძუმწოვრების დიდი უმრავლესობის საკვერცხის გარეთა შრე ქმნის ეგრეთწოდებულ ქერქოვან ნივთიერებას, რომელშიც ხდება კვერცხუჯრედების მომწიფება და, აგრეთვე, პორფონების (ინკრეტების) წარმოქმნა. საკვერცხის

ცენტრალური ნაწილი, რომელიც ტვინოვან ნივთიერებად იწოდება, უალრესად მდიდარია სისხლგამტარი ძარღვებით და ნერვებით. მაგრამ ზოგ ცხოველს, მაგალითად, ცხენებს, საკვერცხე სხვანაირად აქვთ აგებული. ცხენის საკვერცხე თავდაპირველად ოვალურია, მაგრამ შემდეგ იგი გრძელდება და ლობიოსებრი ფორმას იძენს. მასზე წარმოქმნილი ჩაზნეპილი ადგილი საოვულაციო ფოსოდ იწოდება. ქერქოვანი ნივთიერების სტრუქტურა აქვს მხოლოდ ზედაპირის იმ უბანს, რომელიც ამ საოვულაციო ფოსოს მახლობლადაა. საკვერცხის მთელი დანარჩენი ნაწილი, როგორც ზედაპირული, ისე ღრმა, ტვინოვან ნივთიერებას უჭირავს. ამრიგად, სხვა ძუძუმწოვრებისგან განსხვავებით, კვერცხუჯრედების მომწიფება და გამოყოფა ცხენებში ხდება მარტო საკვერცხის ზედაპირის ერთ უბანზე. ასაკისა და ფიზიოლოგიური მდგომარეობის მიხედვით, საკვერცხის ზედაპირი ძლიერ იცვლება. სქესობრივად მოუმწიფებელი დედლების საკვერცხის ზედაპირი გლუვია. სქესობრივი სიმწიფის პერიოდში, მასზე გრაფის ბუშტუკების და ყვითელი სხეულების წარმოქმნის გამრ, მრავალრიცხოვანი ბორცვები ჩნდება. სქესობრივი მოქმედების დასრულებისას სიბერეში საკვერცხის ზედაპირი კვლავ გლუვი ხდება, მერე კი იკუმუნება და იმანჭება.

საკვერცხის მიკროსკოპული სტრუქტურა ძალიან რთულია, რაც უმთავრესად იმით აიხსნება, რომ იგი შეიცავს ერთდროულად კვერცხუჯრედის შემცველი ფოლიკულების განვითარების სხვადასხვა სტადიას და, აგრეთვე, ისეთ ელემენტებს, რომელთა წარმოქმნა და გაქრობა პერიოდულად ხდება. სრულასაკოვან პერიოდში საკვერცხე გარედან დაფარულია ერთშრიანი ცელომური ჩანასახოვანი ეპითელიუმით, მის ქვეშ მეზენქიმური წარმოშობის თეთრი გარსია (*tunica albuginea*), რომლის ქვეშაც უკვე თვით საკვერცხის ქერქოვანი ნივთიერება იმყოფება. ქერქოვანი ნივთიერების სტრუქტურაში ფოლიკულის განვითარების ყველა სტადიებია: პრიმორდიალური ფოლიკულიდან მომწიფებულ გრააფისეულ ბუშტუკამდე. პრიმორდიალური ფოლიკული წარმოადგენს ერთ ოვოგონიას, გარშემოვლებულს ერთშრიანი ფოლიკულური ეპითელით. პრიმორდიალური ფოლიკულის გრააფისეულ ბუშტუკად ანუ დეფინიტიურ ფოლიკულად ქცევის პროცესში მისი კედელი თანდათან მრავალშრიანი ხდება. თანაც, მასში ჩნდება ღრუ, ამოვსებული სითხით. გარედან გრააფის ბუშტუკი დაფარულია შემაერთებელქსოვილოვანი გარსით ანუ თეკით. მისი ფოლიკულური უჯრედებისაგან შემდგარი კედელი შიგნითკენ ქმნის ღრუში შეჩრილ



სურ. 118. ძუძუმწოვრის საკვერცხის აგებულება

1. ჩანასახოვანი ეპითელი, 2. ფიბროზული გარსი, 3. პირველადი ფოლიკულები, 4—9. ფოლიკულების განვითარების თანმიმდევარი სტადიები, 10. ფოლიკულის ატრეზია, 11. გრააფის ბუშტუკი, 12. კვერცხმტარი ბორცი, 13. ფოლიკულური უჯრედები, 14. ფოლიკულის თეკა, 15. გრააფის ბუშტუკი ოვულაციის შემდეგ, 16. ყვითელი სხეული, 17. ყვითელი სხეულის უკუგანვითარება, 18. თეთრი სხეული, 19. ინტერსტიციული ქსოვილი, 20. ტინოვანი ნივთიერება, 21. სისხლგამტარი ძარღვები.

კვერცხმტარ ბორცვს (*caulis ooforus*), რომლის შიგნითაც ოვოციტი იმყოფება. როდესაც კვერცხუჯრედი უკვე მომწიფდება, გრააფისეულ ბუშტუკში (როგორც ჩანს ნერვული ფაქტორის ზეგავლენით) ძლიერ იზრდება სითხის წნევა, ბუშტუკი სკდება და კვერცხუჯრედი ცელომურ ღრუში გადმოვარდება. ამ პროცესს ოვულაცია ჰქვია.

ოვულაციის პროცესი სხვადასხვა ცხოველებში ერთობ განსხვავებულია. ძუძუმწოვრებში ოვულაცია ხდება მძუენაობის დროს, ადამიანში კი დაახლოებით ორ მენსტრუაციას შორის შუა პერიოდში. მაგრამ ამავე დროს, ზოგ ცხოველს (ცხენი, ძროხა, ცხვარი, ზოგი მაიმუნი) და ადამიანს ახასიათებს სპონტანური ოვულაცია ანუ ოვულაცია, რომელიც პერიოდულად თავისთავად ხდება, სქესობრივი აქტის (კოიტუსის) გარეშე. მეორე მხრით, სხვა ძუძუმწოვრებში (ბოცვერი, ზღვის გოქი, თაგვი, კატა და სხვა) ოვულაცია მხოლოდ კოიტუსისას ხდება (პროვოცირებული ოვულაცია). მაგრამ არსებობს ზოგიერთი ცნობა, რომლის თანახმად სპონტანური ოვულაციის მქონე ცხოველებში და ადამიანშიც გრააფისეული ბუშტუკების გასკდომა შეიძლება კოიტუსის გავლენითაც მოხდეს. ოვულაციის შემდეგ დარჩენილი გამსკდარი და დაცლილი გრაფისეული ბუშტუკი იკმუხნება და გარსშემოიზრდება მდიდარი კაპილარული წნულებით. მისი ფოლიკულური უჯრედები მრავლდებიან და ძლიერ გარდაიქმნებიან. მათს ციტოპლაზმაში გროვდება ყვითელი ფერის ცხიმოვანი ნივთიერება ლუტეინი. თანაც ისინი ჯირკვლოვან თვისებებს იძენენ. საბოლოოდ წარმოიქმნება საკმაოდ დიდი ზომის ყვითლად შეფერილი სხეული, რომელსაც ყვითელი სხეული (*corpus luteum*) ჰქვია. იგი უშუალოდ სისხლში გამოყოფს პორმონს, რომელსაც პროგესტერონი ეწოდება და რომელიც უდიდეს როლს ასრულებს სასქესო ფუნქციაში.

§ 37. უროგენიტალური გზების განვითარება, აგვავლება და ევოლუცია

ხერხემლიანთა გამომყოფი ორგანოებისა და სასქესო ორგანოების გზები (სადინარები) იმდენად მკიდრო ურთიერთკავშირში ვითარდებიან, რომ ცალცალკე მათი განხილვა შეუძლებელიცაა. ჩვენ უკვე ვნახეთ, რომ თავდაპირველად სადინარი ჩნდება პრონეფროსის მილაკების დისტალური ბოლოების შეერთებით და უკანისკენ კლოაკამდე ზრდით (პრონეფროსის სადინარი). იგი წარმოადგენს მეზოდერმულ მილს, რომელიც ერთი ბოლოთი

კლაკაში იხსნება, მეორე ბოლო კი რამდენიმე ძაბრის (ნეფროსტომის) საშუალებით ცელომის ღრუს უკავშირდება. ფიქრობენ, რომ პრონეფროსის წინა მილაკები, შარდის გამოყვანასთან ერთად, თავდაპირველად, მდებარეობითი სასქესო პროდუქტების გამოტანასაც ემსახურებოდნენ. შემდეგ, როცა მეზონეფროსის მილაკები ვითარდებიან და იხსნებიან პრონეფროსის სადინარში, იგი უკვე მეზონეფროსის სადინარად იქცევა. კიდევ უფრო გვიან მეზონეფროსის სადინარი დიფერენცირდება ორ დამოუკიდებელ მილად, რომელთაგან ერთს, მეზონეფროსის მილაკებთან დაკავშირებულს, ვოლფისეული არხი ეწოდება, მეორეს კი (რომელიც კარგავს ყოველგვარ კავშირს მეზონეფროსთან და წინა ბოლოში ინარჩუნებს კავშირს პრონეფროსის ერთ ან რამდენიმე ძაბრთან), მიულერიისეული არხი ჰქვია. მეზონეფროსის სადინარის დიფერენცირება ვოლფისეულ და მიულერიისეულ არხად სხვადასხვაგვარად ხდება. სელაქიებში იგი ორად იხლიჩება. სხვა შემთხვევაში მეზონეფროსის სადინარს ზედაპირზე გასწვრივი შესქელება უჩნდება, რომელიც მთელ სიგრძეზე გამოეზონრება მას და მიულერიისეულ არხად იქცევა. თვით მეზონეფროსის სადინარი კი ვოლფისეულ არხად რჩება (ამნიონიანები). ხრტილძელოვან, მთელძელოვან და სრულძელოვან თევზებში მეზონეფროსის 2—3 ძაბრი ერთმეორეს შეეზრდება ხოლმე და საერთო მილით იხსნება მეზონეფროსის სადინარში. უმაღლეს თევზებში ამ საერთო მილის შესვლა მეზონეფროსის სადინარში ძალიან უკან ხდება, და თვით ეს მილი მეზონეფროსის სადინარს თითქმის მთელ სიგრძეზე მიყვება. ამრიგად, იქმნება „მიულერიისეული არხი“, რომელიც მთლიანად მეზონეფროსის წარმოშობისაა.

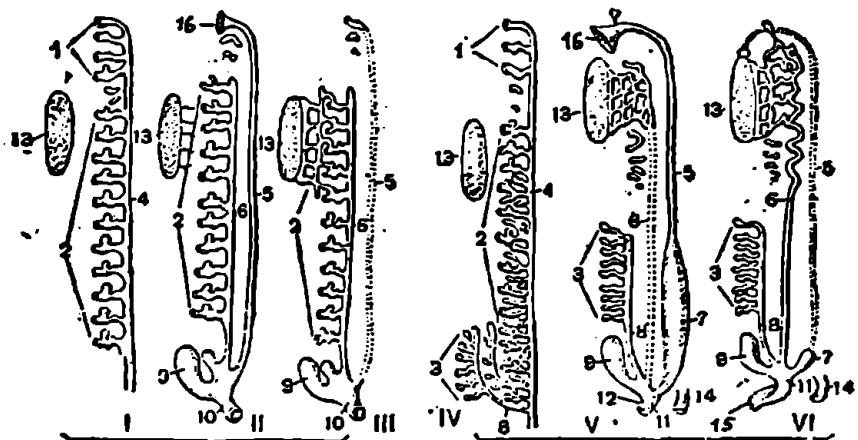
ამ ეტაპებზე შარდსასქესო გზების განვითარება და აღნაგობა ორივე სქესის ინდივიდებს ერთნაირი აქვთ, შემდეგ კი იგი განსხვავებულია ერთი მხრით დედლებში, მეორე მხრით მამლებში.

მიულერიისეული არხი დედლებში გარდაიქმნება კვერცხსავლად (oviductus), რომელიც შეიძლება რამდენიმე ნაწილად დიფერენცირდეს. მამლების მიულერიისეული არხი მეტნაკლებად სრულად რედუცირდება და მკირე რუდიმენტების სახით რჩება. კერძოდ, ძუძუმწოვრებში მიულერიისეული არხის წინა ბოლოს ნაშთი მიზრდილია სათესლეზე და პატარა დანართს ე. წ. მორგანის ქიდატიდს ქმნის. მიულერიისეული არხების სულ უკანა ბოლო კი შეზრდილია ერთმეორესთან და პროსტატის სინუსს ანუ „მამრობით საშვილოსნოს“ (sinus prostaticus s. uterus masculinus) ქმნის.

ვოლფისეული არხი რჩება მეზონეფროსის (ანუ ვოლფისეული სხეულის) სადინრად და შარდსაწვეთის ფუნქციას ასრულებს. უამნიონოებში იგი დეფინიტიური შარდსაწვეთია, ისევე, როგორც თვით მეზონეფროსი დეფინიტიური თირკმელია. მაგრამ მამლებში იგი ამავე დროს სასქესო პროდუქტების გამომტან გზად იქცევა. კერძოდ, მეზონეფროსის მალპიღის სხეულების კედლის ეპითელი სქელდება, გამოიბურცება და გამოიზრდება ყრუბოლოიან მილაკებად, რომლებიც სათესლეში შეიზრდებიან და შეეხორცებიან სათესლე ბუშტუკებსა თუ მილაკებს, ე. ი. იქცევიან სათესლისა და მეზონეფროსის მილაკების შემაერთებელ მილაკებად (ე. წ. ჰოფმანისეული მილაკები, ანუ თესლის გამომტანი მილაკები). ძუძუმწოვრებში ეს მილაკები დეფინიტიურ მდგომარეობაში სათესლის ე. წ. სწორი მილაკებით (tubuli recti) არიან წარმოდგენილი. სათესლეში შესვლის წინ ეს მილაკები გასწვრივი კომისურით ერთდებიან (სათესლის კიდის არხი), ღათი დაწყების ადგილას კი, მეზონეფროსის მილაკების ეპითელიდან იქმნება მეორე ასეთივე გასწვრივი კომისურა (თირკმლის კიდის არხი). ყველა ეს მილაკები ერთად ქმნიან ე. წ. სათესლის წნულს ანუ ბადეს (rete testis). ამ გარდაქმნების შედეგად მეზონეფროსის მილაკებიცა და სადინარიც (ვოლფისეული არხი) ერთდროულად ორი ფუნქციის შესრულებას იწყებენ და ემსახურებიან როგორც გამოყოფას, ისე მამრობითი სასქესო პროდუქტების გამომტანას. შემდეგში, ხერხემლიანთა უმრავლესობაში, ეს ორი ფუნქცია მეტი ან ნაკლები ზომით ნაწილდება. კერძოდ, თესლის გამომტანის ე. ი. სასქესო ფუნქცია მეზონეფროსის წინა ნაწილის მთავარ ფუნქციად იქცევა. ამ ნაწილის მეზონეფროსული მილაკები თავიანთ მალპიღისეულ სხეულებს კარგავენ (მეზონეფროსის სასქესო ნაწილი); უკანა ნაწილში კი ჰოფმანისეული მილაკები არ ვითარდებიან და იგი მხოლოდ გამოყოფას ემსახურება (მეზონეფროსის გამომყოფი ნაწილი).

ამნიონიანებში, რომელთათვისაც თვით მეზონეფროსიც მხოლოდ პროვიზორული გამომყოფი ორგანოა, ვოლფისეული არხიც შარდსაწვეთის ფუნქციას მხოლოდ დროებით ასრულებს. დეფინიტიური შარდსაწვეთი, როგორც ვიციოთ, ვითარდება როგორც ვოლფისეული არხის დამოუკიდებელი გამონაზარდი, რომელიც დეფინიტიური თირკმლის (მეტანეფროსის) ნერგში შეიზრდება და მის მილაკებს უკავშირდება. მეზონეფროსიც და ვოლფისეული არხიც აქ იმდენადაა შერჩენილი, რამდენადაც იგი სასქესო ფუნქციასთანაა დაკავშირებული. კერძოდ, მეზონეფრო-

სის წინა (სასქესო) ნაწილი თავისი შილაკების სისტემითურთ და ვოლფისეული არხის წინა, დაკლანილი ნაწილითურთ მამლებში რჩება სათესლის დანამატის (epididymis) სახით, ხოლო უკანა (გამოყოფი) ნაწილი სათესლის მეორე, რუდიმენტული დანამატის (paradidymis) სახით. თვით ვოლფისეული არხი კი



სურ. 119. შარდსასქესო გზების განვითარება

I. უამნიონოს ინდიფერენტული სტადია, II. უამნიონოს დედალი, III. უამნიონოს მამალი, IV. ამნიონიანის ინდიფერენტული სტადია, V. ამნიონიანის დედალი, VI. ამნიონიანის მამალი.

1. პრონეფროსი, 2. მეზონეფროსი, 3. მეტანეფროსი, 4. მეზონეფროსის სადინარი, 5. მიულერის არხი, 6. ვოლფის არხი, 7. საშვილოსნო, 8. შარდსაწვეთი, 9. საშარდე ბუშტი, 10. კლოაკა, 11. შარდსასქესო სინუსი, 12. კლიტორი, 13. გონადა, 14 უკანა ნაწლავი, 15. პენისი, 16. კვერცხსავლის ძაბრი, 17. ეპიდიდიმისი, 18. ეპოოფორონი, 19. ბარადიდიმისი, 20. პაროოფორონი, 21. მოზგანის ჰიდატიდი, 22. პროსტატის სინუსი.

დეფინიტიურ თესლსავალს (vas deferens) ქმნის. დედლებში მეზონეფროსისა და ვოლფისეული არხისგან მხოლოდ უმნიშვნელო რუდიმენტები რჩება: წინა ნაწილისგან — epioophoron, უკანა ნაწილისგან — paroophoron (რომლებიც მამლების epididymis და paradidymis შეესაბამებიან). ვოლფისეული არხი ჩვეულებრივ სულაც რედუცირდება (ან შარდსასქესო სინუსთან დაკავშირებული ე. წ. პარტენისეული არხების სახით რჩება ხოლმე).

უამნიონთა მამლებში, როგორც ვიცით, ვოლფისეული არხი ერთდროულად ასრულებს შარდსაწვეთისა და თესლსავლის ფუნქციას. თუ გამოყოფას და სასქესო პროდუქტების გამოტანას მთელი მეზონეფროსი ემსახურება (სელაქიმები, ბრტილძვლოვანი,

მთელძვლოვანნი, დიპნოების უმრავლესობა, უკუდო ამფიბიები), თესლსავლისა და შარდსაწვეთის ფუნქცია მთელ ვოლფისეულ არხსაც ექნება. იმ ცხოველებში, რომელთა მეზონეფროსის წინა ნაწილი გამომყოფ ფუნქციას ჰქარავს, ვოლფისეული არხის წინა ნაწილი, მხოლოდ თესლსავლად უნდა ჩაითვალოს, მისი უკანა ნაწილი კი ერთდროულად ორივე ფუნქციას ემსახურება. პირიქითაა ზოგ დიპნოებში (ცერატოდუსი), სადაც სასქესო ფუნქცია მეზონეფროსის უკანა ნაწილს აქვს და, შესაბამისად, ვოლფისეული არხის წინა ნაწილი მხოლოდ შარდსაწვეთის ფუნქციას ასრულებს. ზოგჯერ უამნიონოებში ჩნდება ამ ორი ფუნქციის განცალკევების ტენდენცია. კერძოდ, უკანა მეზონეფროსული მილაკები ან მეზონეფროსის სასქესო განყოფილების კილის გასწვრივი მილი იზრდება დამოუკიდებელ სადინრად, რომელიც იხსნება ან ვოლფისეული არხის უკანა უბანში, ან სრულიად დამოუკიდებლად გარეთ. ასეთი ახალი თესლსავლის წარმოქმნისას (ზოგი სელაქია, ზოგი დიპნო, სრულძვლოვანი და მთელძვლოვანი თევზები, კუდიანი ამფიბიები, ზოგი უკუდო ამფიბია) ვოლფისეული არხი, ცხადია, მხოლოდ შარდსადინრის ფუნქციას ასრულებს. ამნიონიანთა მამლებში ვოლფისეული არხი მარტოოდენ სასქესო ფუნქციას ემსახურება. იგი წარმოადგენს გრძელკლაკნილ ვიწრო მილს, რომელსაც ხშირად სათესლე ბუშტუქი (vesicula seminalis) უერთარდება. ამნიონიანთა დედლებში ვოლფის არხი ბოლომდის უცვლელად ასრულებს შარდსაწვეთის დანიშნულებას, ამნიონიანების დედლებს კი იგი, როგორც ითქვამ, რედუცირებული აქვთ. ორივე სქესის ამნიონიანთა შარდსაწვეთი (ureter), რომლის განვითარებაც უკვე განხილული იყო, ვიწრო სწორი მილია, რომელიც იხსნება კლოაკაში, უროგენიტალურ სინუსში ან საშარდე ბუშტუში.

სრულიად თავისებური სასქესო სადინრები აქვთ ციკლოსტომებს. მათი სასქესო პროდუქტები ცელომიდან გარეთ გამოდიან ანალური ხერხელის მახლობლად მყოფი სპეციალური პორებით. ამასვე ვხედავთ ზოგიერთი სრულძვლოვანი თევზების დედლებშიც (Salmonidae, Mormyridae, Muraenidae, Cobitidae). სრულძვლოვანთა უმრავლესობის და ზოგი მთელძვლოვანის (ლეპიდოსტეუსი) დედლებს თვით საკვერცხე აქვთ გაგრძელებული მოკლე მილად, რომლითაც ქვირითი გარეთ გადის. ზოგი მკვლევრის აზრით ეს მილი მაინც საკვერცხეზე მიზრდილი მიულერისეული არხია. მოკლე, სუსტად განვითარებული ნამდვილი კვერცხსავლები სრულძვლოვან თევზთაგან მხოლოდ ზოგ ორაგულისებრს (Osmerus Mallotus) გააჩნია.

შარდსასქესო გზები ტიპიურად იხსნებიან კლოაკაში. კლოაკა როგორც ექსკრეციის პროდუქტების, სასქესო პროდუქტების და, აგრეთვე, მონელების ნარჩენების (ფეკალიების) მიმღები ღრუ, ბოლომდე შერჩებათ ხოლმე სელაქიების უმრავლესობას, მრავალ თევზს, ამფიბიებს, რეპტილიების უმრავლესობას, ფრინველებს და კლოაკიან ძუძუმწოვრებს. ზოგ სელაქიებში, თევზებში, კუ-ებში, უმაღლეს ძუძუმწოვრებში კლოაკა პორიზონტალური ძვიდის გაჩენით იყოფა სწორ ნაწლავთან დაკავშირებულ დორსალურ ნაწილად და ვენტრალურ ნაწილად, რომელსაც უროგენიტალური სინუსი (sinus progenitalis) ჰქვია.

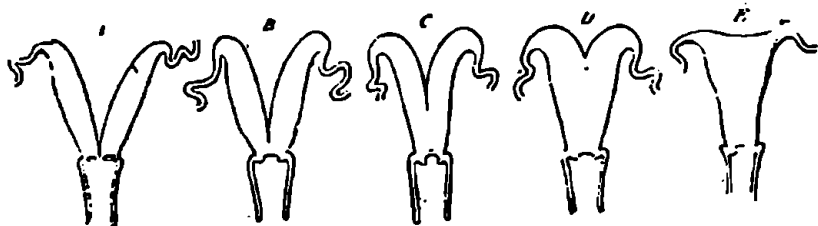
ხშირად კლოაკას, ან უროგენიტალურ სინუსს უკავშირდება საშარდე ბუშტი (vesica urinaria). იგი არ გააჩნია თევზების უმრავლესობას, გველებს, ნიანგებს, ფრინველებს.

§ 38. საშვილოსნოს დიფიკენციულობა და პლაცენტაციის მვლუცია

ზემოთ უკვე ითქვა, რომ ბევრი ხერხემლიანის მიულერიისეული არხების უკანა (პროქსიმალური) ნაწილი მეტბაკლებად ფართოვდება და საშვილოსნოდ (uterus) იწოდება. უმრავლეს ჯგუფებში იგი ნამდვილი საშვილოსნო არაა და მასში ხდება მხოლოდ კვერცხების გროვებად, ზონრებად, ან სხვანაირ ჯგუფებად შეერთება (ამფიბიები, სხვადასხვა თევზები), ანდა კვერცხის შემოსვა ბოქკოვანი ან კიროვანი ნაჭუქით (სელაქიები, რეპტილიები, ფრინველები, მონოტრემატი). ცოცხლადშობ ფორმებში კი საშვილოსნოში მეტი თუ ნაკლები დროის მანძილზე თვით ჩანასახის განვითარება ხდება. მაგრამ ცოცხლადშობ თევზებში, ამფიბიებში და რეპტილიებში (ზოგი სალამანდრისებრი, გიმნოფიონები, *Lacerta vivipara*, *Vipera*, *Hydrophididae*, შესაძლოა, იქთიოზაერები) საშვილოსნო უბრალო საჩეკი ქამერაა და რაიმე კავშირი ემბრიონსა და დედას შორის აქ არ მყარდება. ნამდვილი საშვილოსნოს ფუნქციას კვერცხავლის ეს ნაწილი ასრულებს ნაწილობრივ ცოცხლადშობ სელაქიებში, ზოგ რეპტილიებში და, განსაკუთრებით, ძუძუმწოვრებში. ცოცხლადშობობის განვითარებას ევოლუციაში ძალიან დიდი მნიშვნელობა აქვს. ნაწილობრივ ან მთლიანად დედის ორგანიზმიდან სასუნთქავე და საკვები ნივთიერების მიღება უზრუნველყოფს ემბრიონის ხანგრძლივ ჩანასახოვან განვითარებას. ეს კი მაღალი ორგანიზაციის ჩამოყალიბებას მნიშვნელოვან უპირატესობას ანი-

კებს, ძუძუმწოვრებისათვის ამ სახის განვითარების შეძენამ განსაკუთრებით დიდი როლი შეასრულა. ემბრიონალური პერიოდის განხანგრძლივების მიღწევა კვერცხებში საკვები მარაგის გადიდებითაც შეიძლებოდა, მაგრამ პირველი ძუძუმწოვრები ფრიად პატარა ცხოველები იყვნენ და ევოლუციის ეს გზა, ცხადია, მათთვის მაშინ არ გამოდგებოდა.

ცოცხლადმშობობის გაჩენასთან ერთად შესაბამისი გარდაქმნა განიცადა კვერცხსაველების იმ ნაწილმა, რომელმაც ემბრიონის დედის ორგანიზმთან დაკავშირების ფუნქცია შეიძინა. ცხადია, ეს ცვლილებები ძუძუმწოვრებში განსაკუთრებით მნიშვნელოვანი. ემბრიონალური განვითარების გარკვეულ პერიოდში დედლის მიუღერის არხების პროქსიმალური ნაწილი, მეტ ან ნაკლებ მანძილზე, ერთმანეთს ერწყმის. ორივე მიუღერის არხის კედელი შერწყმის ადგილას რესორბირდება და მათი სილ-



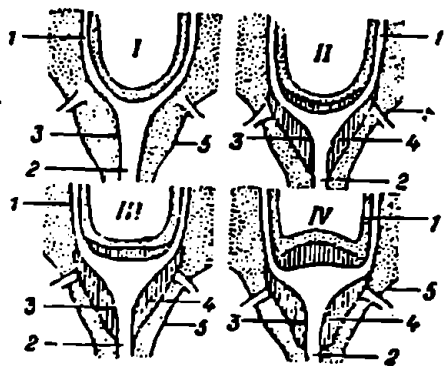
სურ 120. საშვილოსნოს ტიპები

I. ორმაგი საშვილოსნო. II. ორადგაყოფილი საშვილოსნო, III—IV. ორ-
ჩქიანი საშვილოსნო, V. მარტივი საშვილოსნო.

რუეებიც ერთდებიან. თუ მიუღერის არხების ამ უბნების შეერთება სულაც არ მოხდა და თვითნული საშვილოსნო ერთიან საშოში დამოუკიდებლად იხსნება, წარმოიქმნება ორმაგი საშვილოსნო (uterus duplex). ამას ეხედავთ ჩანთოსნებში, მრავალ მღრღნელებში, სპილოებში. მიუღერის არხების მცირე კაუდალური უბნის გაერთიანებისას საშვილოსნოს მეტი ნაწილი რჩება განცალკევებული და ორნაწილიანი საშვილოსნო (uterus bipartitus) წარმოიქმნება (მღრღნელების ნაწილი, ზოგი მტაცებლები, ღამურები, ღორები და სხვა). თუკი საშვილოსნოების მეტი ნაწილია გაერთიანებული, მცირედი ნაწილი კი განცალკევებულია, მას ორჩქიან საშვილოსნოს (uterus bicornis) უწოდებენ (ჩლიქოსნების უმრავლესობა, ინსექტივორები, ვეშაპები, ზოგი მტაცებლები და სხვა). ბოლოს, ორივე საშვილოსნოს მთლიანი შეერთებისას მიიღება მარტივი საშვილოსნო (uterus

simplex), რომელიც გააჩნიათ ზოგ ღამურებს, მაიმუნებს, ადამიანს.

საშვილოსნოს ფორმა არაა მარტოოდენ ცხოველთა გენეზისურ კავშირზე დაშორებული; მაგალითად, უმაღლესი მაიმუნების და ადამიანის დამახასიათებელი მარტივი საშვილოსნო მათგან ესოდენ დაშორებულ ცხოველს დაწიპუსს (*Tatusia*) გააჩნია. არც ნაშიერთა რაოდენობა განაპირობებს საშვილოსნოს ტიპს. ადამიანი და მაიმუნები თუმცა კი უნიპარულნი (ერთშვილიანი) არიან, მაგრამ იგივე დაწიპუსი მულტიპარულია (მრავალშვილიანი). მეორე მხრით, არც ნაშიერთა ზომაა განმსაზღვრელი: დიდი ნაშიერების მყალ ვეშაპებს და ჩლიქოსნებს მარტივი საშვილოსნო როდი აქვთ.



სურ. 121. მარტივი საშვილოსნოს განვითარება

1. კვერცხსაველი, 2. საშო, 3. ენდომეტრიუმი, 4. მიომეტრიუმი, 5. პერიმეტრიუმი.

საშვილოსნოს ფორმის ჩამოყალიბებასთან ერთად მიმდინარეობს მისი კედლის დიფერენცირება. მიუღერის არხის ეპითელური კედლის ირგვლივ ხდება მეზენქიმის შემკიდროება. ეს მეზენქიმური გარსი შემდეგ დიფერენცირდება სამ ფენად, რომელთაგან შიგნითა ვითარდება ენდომეტრიუმად, შუა — მიომეტრიუმად და გარეთა — პერიმეტრიუმად.

საშვილოსნოს, კერძოდ, მისი ენდომეტრიუმის სტრუქტურა ძლიერ იცვლება სასქესო (ესტრალური) ციკლის განდამოკიდებით, რომელიც სხვადასხვა ცხოველებს ფრიად განსხვავებული აქვთ. ეს ცვლილებები გამოიხატება საშვილოსნოს კედლის მოშადებით განაყოფიერებული კვერცხის მიმაგრებისა (იმპლანტაციისა) და ემბრიონის დაკავშირებისათვის (პლაცენტაციისათვის). ენდომეტრიუმის ციკლური ცვლილებები განპირობებულია საკვერცხისა და ყვითელი სხეულის ინკრეტორული მოქმედებით.

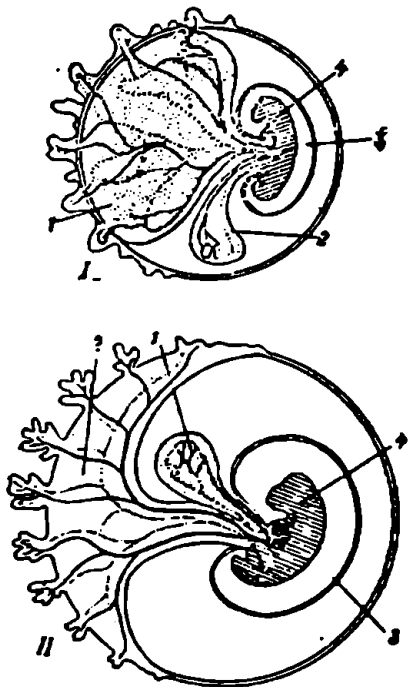
ჩვენ ვიცი, რომ ცოცხლადმშობობის არსი დედის ორგანიზმიდან ემბრიონის საკვები და სასუნთქავი მასალის მიწოდებაა. ამრიგად, იმპლანტაციის შემდეგ ემბრიონსა და დედის ორგანიზმს შორის შესაბამისი კავშირი უნდა დამყარდეს. ამ კავში-

რის წარმოქმნაში მონაწილეობს ენდომეტრიუმის უბანი და ჩანასახის გარეთა გარსი — ქორიონი, — რომელიც ბეწვისებრი გამონაზარდებითაა აღქურვილი (ეს ბეწვები არა აქვთ ჩანთოსნებს). ქორიონისა და ენდომეტრიუმის ის ნაწილები, რომლებიც ამ კავშირებს ახორციელებენ განიხილებიან ერთიან ორგანოდ, რომელსაც პლაცენტას (placenta) უწოდებენ. პლაცენტის წარმოქმნის პროცესს პლაცენტაცია ჰქვია. წინათ ჩანთოსნებს, ქორიონის ბეწვების განუვითარებლობის გამო, უპლაცენტო ძუძუმწოვრებად თვლიდნენ. მაგრამ ახლა ამ ცხოველების დამახასიათებელი კავშირი ნაყოფსა და საშვილოსნოს შორის პლაცენტაციის პრიმიტიულ სახედ განიხილება და უპლაცენტო (ჩანთოსანი) და პლაცენტანი ძუძუმწოვრების დაპირისპირება აღარ შეიძლება.

პლაცენტაციის ხასიათი მნიშვნელოვან ევოლუციურ ცვლილებებს განიცდის. შესაბამისად, ალაცენტის რამდენსავე სახეს ასხვავებენ. ძუძუმწოვრების განვითარების ადრეულ სტადიებში, როდესაც ემბრიონის ზედაპირზე საყვითრე პარკის სისხლგამტარი სისტემაა განვითარებული, ქორიონის ბეწვები სისხლს ამ სისტემისაგანღებულბენ. ასეთ ქორიონს ომფალოიდურს უწოდებენ, მთელ პლაცენტას კი — ომფალოპლაცენტას. საინტერესოა, რომ ცოცხლადმშობ სელაქიებსაც საყვითრე პარკის ზედაპირზე უვითარდებათ გამონაზარდები, რომლებიც შერჩილნი არიან საშვილოსნოს კედლის ჩალრმავებებში; ასე რომ, მათაც, არსებითად, ყვითრისეული პლაცენტა გააჩნიათ. ომფალოპლაცენტა აქვთ ცოცხლადმშობ რეპტილიებსაც (Trachysaurus, Geogylus, Cyclades, Seps). ჩანთოსნებში ომფალოპლაცენტა პლაცენტის მთავარი სახეა, დანარჩენ ძუძუმწოვრებში კი იგი მხოლოდ ხანმოკლედ ფუნქციონირებს. როდესაც ემბრიონს უვითარდება ალანტოისი თავისი სისხლგამტარი სისტემით და იგი მთლიანად დაფარავს საყვითრე პარკს, ქორიონის ბეწვები სისხლს უკვე ალანტოისის ძარღვებიდან იღებენ. ამ სტადიაში ქორიონი უკვე ალანტოიდურად იწოდება, მთელი პლაცენტა კი ალანტოპლაცენტად. ძუძუმწოვართა უმრავლესობას ალანტოპლაცენტა ემბრიონალური განვითარების ბოლომდე შერჩება ხოლმე. პრიმატებში და ადამიანში ეს პროცესი ფრიად შეცვლილია. მათ საყვითრე პარკიც და ალანტოისიც თითქმის სრულიად რედუცირებული აქვთ. ქორიონში არსებული სისხლგამტარი ძარღვები მაინც ალანტოისის სისტემას მიეკუთვნებიან და, ამრიგად, აქ მაინც სახეცვლილად ალანტოპლაცენტაა (მეორე შეხედულებით ეს ძარღვები თვით ქორიონის მეზენქიმიდან ვითარდებიან). საინტერესოა, რომ ცოცხლადმშობ რეპტილიებს (Seps chalcides), რომ-

ლის კვერცხის ერთ პოლუსზე ომფალოპლაცენტა, მეორე პოლუსზე უვიტარდება ნამდვილი ალანტოპლაცენტა, რომლის კაპილარებით მდიდარი გამონაზარდები ღრმად იჭრებიან საშვილოსნოს კედელში და თითქმის ეხებიან მის სისხლგამტარ ძარღვებს.

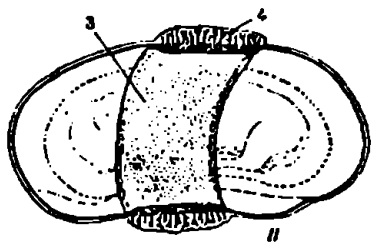
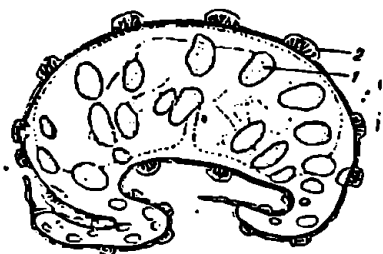
ნაყოფის ზედაპირზე ქორიონის ბეწვები ერთნაირად არაა ხოლმე განაწილებული, რაც პლაცენტის ფორმას განაპირობებს. როდესაც ბეწვები მთელ ზედაპირზე მეტნაკლებად თანაბრადაა განვითარებული, პლაცენტა დისფუზური იქნება (*placenta diffusa*). როდესაც ბეწვები მრავალრიცხოვან პატარა ბუჩქებად ანუ კოტილედონებად არიან შეჯგუფებული, პლაცენტას კოტილედონურს ანუ მულტიპლექსურს (*placenta cotyledonata s. multiplex*) უწოდებენ. როდესაც ქორიონის ბეწვები ფართო ირგვლივ ზოლზე არიან სარტყელივით განვითარებული, პლაცენტას ზონარული (*placenta zonaria*) ჰქვია. თუკი ბეწვები ნაყოფის ზედაპირის ერთ მოზრდილ უბანზეა განლაგებული, პლაცენტა დისკოიდური (*placenta discoidalis*) იქნება.



სურ. 122. ომფალოპლაცენტა (I) და ალანტოპლაცენტა (II).
 1. საყვითრე პარკი, 2. ალანტოისი, 3. ამნიონი, 4. ემბრიონი.

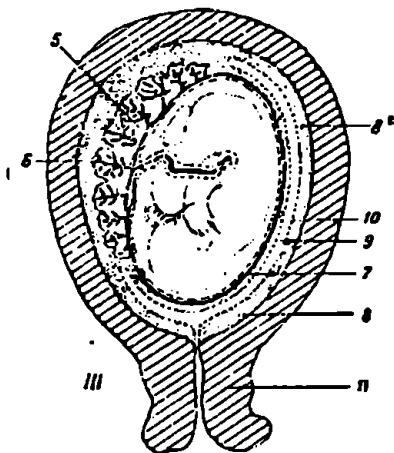
პლაცენტაციისას ქორიონის და ენდომეტრიუმის კავშირი იმდენად მჭიდროა, რომ მათ სათანადო ელემენტებს პლაცენტის შემადგენელ ნაწილებად განიხილავენ და, შესაბამისად, შვილისეულ პლაცენტასა და დედისეულ პლაცენტას უწოდებენ. შვილისეულ და დედისეულ პლაცენტას შორის კავშირის სიმჭიდროვე ერთნაირი არაა. ამ ნიშნის მიხედვით ასხვავებენ პლაცენტის ოთხ ტიპს (გროსერიით). ეს ტიპები ერთმანეთისაგან განსხვავდებიან ენდომეტრიუმის (უფრო ზუსტად, დედისეული პლაცენტის) დარღვევის ხარისხით. პირველ ტიპს ეპითელიო-

ქორიალური პლაცენტა (placenta epitheliochorialis) ჰქვია: ენდომეტრიუმი აქ სრულიად დაურღვეველია, ქორიონის ბეწვები მხოლოდ ჩამჯდარი არიან ენდომეტრიუმის ჩაღრმავებებში და შობისას ნაყოფი უბრალოდ მოეცლება საშვილოსნოს. მეორე



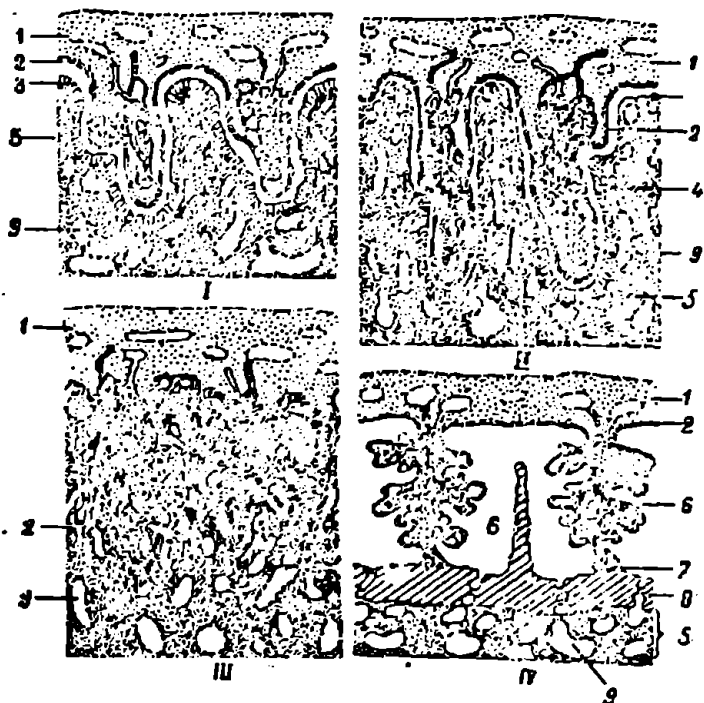
სერ. 123. პლაცენტის ფორმები და დეციდუას ნაწილები
 I. კოტილედონური (ძროხა), II. ხონარული (მტაცებლები), III. დისკოიდური (აღამიანი).

1. კოტილედონები, 2. კოტილედონების კრილი, 3. ხონარული პლაცენტის ზედაპირი, 4. ხონარული პლაცენტის კრილი, 5. დისკოიდური პლაცენტის კრილი, 6. ბაზალური დეციდუა, 7. კაფსულარული დეციდუა, 8. პარიეტალური დეციდუა, 9. საშვილოსნოს ღრუ, 10. საშვილოსნოს მუსკულატურა, 11. საშვილოსნოს ყელი.



ტიპი სინდესმოქორიალური პლაცენტაა (placenta syndesmochorialis), სადაც საშვილოსნოს ეპითელი უკვე დაშლილია და ქორიონის ბეწვები ენდომეტრიუმის შემაერთებელ ქსოვილშია ჩაფლული. მესამე ტიპს ენდოთელიოქორიალური ანუ ვაზოქორიალური პლაცენტა (placenta endotheliochorialis s. vasochorialis) ეწოდება: ასეთ პლაცენტაში ქორიონის ბეწვები უფრო ღრმადაა შეჭრილი და ენდომეტრიუმის ცოტაოდენ გაფართოებული კაპილარების ენდოთელიუმს ეხება. ბოლოს, მეოთხე ტიპია ჰემოქორიალური პლაცენტა (placenta haemochorialis): აქ ენდომეტრიუმის უბნებში შემაერთებული ქსოვილის დაშლით წარმოქმნილ ლაკუნებში სისხლგამტარი ძარღვების კედლის

დარღვევის გამო ჩამდგარია დედის სისხლი, რომელშიც უშუალო-
დაა ჩაშვებული ქორიონის ბეწვები¹.



სურ. 124. პლაცენტაციის ტიპები

I. ეპითელიოქორიალური, II. სინდესმოქორიალური, III. ენდოთე-
ლიოქორიალური, IV. ქემოქორიალური.

1. ემბრიონალური შემაერთებელი ქსოვილი, 2. ქორიონის სინცი-
ტიუმი, 3. საშვილოსნოს ეპითელი, 4. მისი შერჩენილი ნაწილი,
5. საშვილოსნოს შემაერთებელი ქსოვილი, 6. სისხლმტარი ლაკუ-
ნი, 7. მისამაგრებელი ბეწვი, 8. ბაზალური ფირფიტა,
9. სისხლგამტარი ძარღვები.

რადგანაც პლაცენტის პირველ ორ ტიპში ენდომეტრიუმი
სულ არაა დარღვეული ან დაშლილია მხოლოდ მისი ეპითელი,
მას ნახევარპლაცენტას ანუ სემიპლაცენტას (semi-

¹ ახლა ასხევებენ პლაცენტის მეხუთე ტიპსაც, რომელშიც ალაგ-ალაგ
დაშლილია ქორიონის ეპითელი და, ამრიგად, დედისა და ჩანასახის სისხლი
მხოლოდ ქორიონის კაპილარების ენდოთელითაა გამოიჯნული. ასეთ პლაცენტას
ქემოენდოთელურს უწოდებენ (placenta haemoendothelialis). იგი
გააჩნია ზოგ მწერიკამიასა და მღრღნელს (თხუნელას, ვირთაგვას, ბოცვერს).

placenta) უწოდებენ, ორ დანარჩენ ტიპს კი — ნამდვილ პლა-
ცენტას ანუ ეუპლაცენტას (euplacenta); პლაცენტის ფუნ-
ქციონალურ-სტრუქტურული კლასიფიკაცია მეტნაკლებად ემთხ-
ვევა კლასიფიკაციას ფორმის მიხედვით: დიფუზური პლაცენტა
ენდოთელიოქორიალურია, კოტილედონური პლაცენტა — სინდეს-
მოქორიალური, ზონარული პლაცენტა — ენდოთელიოქორიალური და
დისკოიდალური პლაცენტა კი — ჰემოქორიალური.

ჩვენ ვიცით, რომ იმპლანტაციის შემდეგ ენდომეტრიუმში გა-
ნიცდის მნიშვნელოვან ცვლილებებს, რომლებიც ძალიან გვანან
მენსტრუალურ ცვლილებებს. თანაც, ეს ცვლილებები ხდება არა
მარტო ენდომეტრიუმის იმ უბანზე, სადაც ნაყოფია მიმაგრებული
(ე. ი. დედასეულ პლაცენტაში), არამედ მთელ ენდომეტრიუმში.
ამ ცვლილებების ინტენსიურობის გამო, ზოგ ცხოველში (კერძოდ,
ენდოთელიოქორიალური და ჰემოქორიალური პლაცენტის მქონე
ფორმებში) შობისას ენდომეტრიუმის მთელი ზედაპირული ფენა
შვილისეულ პლაცენტასთან ერთად მოეცლება საშვილოსნოს
კედელს. დანარჩენ ცხოველებს კი ეს მოცლა არ ახასიათებთ.
ენდომეტრიუმის მოცლად ფენას დეციდუას (membrana deci-
dua) უწოდებენ. დეციდუას სხვადასხვა უბნებს სპეციალური
სახელებით აღნიშნავენ ხოლმე. მისი ის ნაწილი, რომელსაც ნაყო-
ფის პლაცენტა ემაგრება, იწოდება ბაზალურ ანუ სეროტინულ
დეციდუად (decidua basalis s. serotina), მის თხელ ფენას, რო-
მელიც საშვილოსნოს ღრუს მხრიდან ფარავს ნაყოფს კაფსულა-
რული ან რეფლექსური დეციდუა (decidua capsularis s. reflexa)
ჰქვია. საშვილოსნოს კედლის მეორე დანარჩენ ნაწილს კი პარი-
ეტალურ ანუ ნამდვილ დეციდუას უწოდებენ (decidua parietalis
s. vera). იმის მიხედვით, მოჰყვება თუ არა პლაცენტას დეცი-
დუა, ასხვაგვებენ დეციდუალურსა და ადეციდუალურ პლა-
ცენტას.

უნდა, ითქვას, რომ არც ერთი კლასიფიკაცია არაა სრულ-
ყოფილი, რადგანაც ყოველთვის ვხვდებით ხოლმე შორისულ
და გარდამავალ ფორმებს. კერძოდ, სინდესმოქორიალურ
პლაცენტა იჩენს დეციდუაციის ნიშნებს. ასევე, კენტრლიქოს-
ნების ეპითელიოქორიალური პლაცენტაციისას საშვილოსნოს
ლორწოვანი გარსი ნაწილობრივ მაინც ირღვევა რაც უკვე სინ-
დესმოქორიალური პლაცენტაციისაკენ გარდამავალი ნიშანია.
ჩანთოსანი დაზიურუსის ამავე ტიპის პლაცენტაციისას ქორიო-
ნის ბეწვები ენდომეტრიუმის უჯრედებს შორის თითქმის კაპილა-
რებამდე იკრებიან.

პლაცენტების კლასიფიკაცია სხვადასხვა პრინციპების მიხედვით და მათი გავრცელება ხერხემლიანთა სხვადასხვა ჯგუფებში მოცემულია აქ დართულ ცხრილში.

სემბლაკენტა	გამთლილო-ქორიალური	ადეიდულური	ჩანთოსნები, კენტრლიქოსნები, წყვილჩლიქოსანთა ნაწილი (ლორები, აქლეშები, მცობნულთაგან ტრაგულიდები), სირენები, ვეშაპები, უსრულკბილოთა უმრავლესობა, პანგოლინები, პრიმატების ნაწილი (ლემურები)
	სინდესმოკო-რიალური	გარდაბ-კალი	წყვილჩლიქოსანთა მეტი ნაწილი (მცობნულები ტრაგულიდების გარდა)
მულაკენტა	ენდოთელმო-ქორიალური (ვაზოქორიალური)	დეციდუ-ლური	მტაცებლები, ფარულფენიანები, ზორთუმნიანები, მილკბილიანები, დამანები, ზოგი უსრულკბილო (ტატუსია)
	ჰემოქორიალური	დეციდულური	მწერიკამიები, ღამურები, მღრღნელები, ზოგი უსრულკბილო (ბრადიპუსი, მირმეკოფაგა), პრიმატების უმრავლესობა (ტარსიუსები, მაიმუნები, ადამიანი)

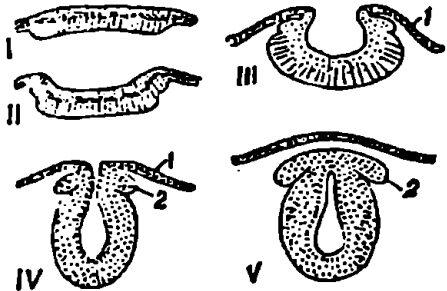
აქ აშკარად ჩანს, რომ პლაცენტაციის ხასიათი არ გამოხატავს ცხოველთა გენეზისურ ურთიერთობას. იგი მსგავსი შეიძლება იყოს ფილოგენეზურად ფრიად დაცილებულ ცხოველებში და, პირუკუ, განსხვავებული უფრო ახლობელ ფორმებში. როგორც ჩანს, ალაცენტის ერთნაირი ტიპი ხშირად კონვერგენტულადაა ჩამოყალიბებული. ერთსა და იმავე სისტემატიკურ ჯგუფში პლაცენტაცია, შესაძლოა, სხვადასხვა ცხოველებს სრულიად განსხვავებული ჰქონდეთ. პლაცენტაციის ტიპი არც ორგანიზაციის სიმალლის მაჩვენებლად გამოდგება. მაგალითად, ისეთ მაღალ საფეხურზე მდგომ ცხოველებს, როგორცაა კენტრლიქოსნები, ყველაზე პრიმიტიული ტიპის პლაცენტაცია ახასიათებთა, ბევრად უფრო პრიმიტიულ ინსექტივორებს კი — ყველაზე სრულყოფილი. პლაცენტაციის ტიპს ზოგჯერ ნაყოფის ზომას და რიცხვს უკავშირებენ. კერძოდ, თვლიან, რომ დიდი ზომის ერთი ან ორი ნაყოფი იმდენად დიდი ზედა-

პირით ეხება საშვილოსნოს, რომ მისთვის საკმარისია მარტივი პლაცენტაცია. პატარა ზომის მრავალი ნაყოფისათვის კი აუცილებელია, რომ საშვილოსნოსთან კავშირი ბევრად უფრო ინტიმური იყოს. მაგრამ ეს ფაქტორიც არაა აბსოლუტური (გავიხსენოთ, თუნდაც, დიდი ანთროპომორფული მაიმუნები და ადამიანი). პლაცენტაციის ხასიათი უთუოდ მრავალი სხვადასხვა ფაქტორითაა განპირობებული.

§ 39. ცენტრალური ნაკვთული სისტემის განვითარება

ჯერ კიდევ გასტრულაციის მომდევნო სტადიებში ჩანასახის დორსალური ზედაპირის შუა ხაზის გასწვრივ, ექტოდერმის იმ ნაწილში, რომელსაც ჰეემოდან ქორდონეზოდერმული მასალა ეკვრის, უჯრედები ძლიერ მაღლდებიან. ამ პროცესის შედეგად აღრეული ემბრიონის დორსალურ ზედაპირზე ჩნდება მაღალი უჯრედებისგან შექმნილი უბანი, რომელსაც ნერვული ანუ მედულარული ფირფიტა ეწოდება. მედულარული ფირფიტის კიდევ უჯრედები განსაკუთრებით ძლიერ მაღლდებიან და ფირფიტის ირგვლივ წარმოიქმნება ნერვული ანუ განგლიონარული ნაოკი, რომელიც მიჯნავს ნერვულ ფირფიტას კანის ექტოდერმისაგან.

მედულარული ფირფიტა ჩაზნექვით იქცევა ღარად, რომლის კიდევები თანდათან უახლოვდებიან ერთმანეთს და ბოლოს ერთდებიან კიდევ. ნერვული ღარი სცილდება ექტოდერმას და იქცევა ნერვულ ანუ მედულარულ ლულად. მის სიღრმეს ნევროცელი ჰქვია. ნევროცელი ბირველად ნაწლავის ღრუს ერთვის ვიწრო მილით (canalis

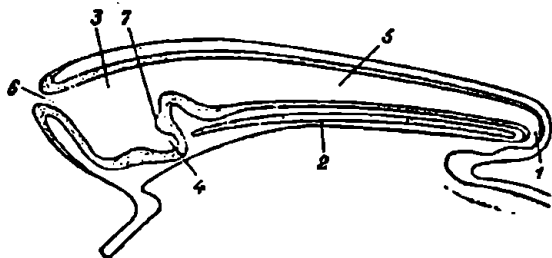


სურ. 125 ნერვული ლულის განვითარება

I და II. ნერვული ფირფიტა, III. ნერვული ღარი, IV. ნერვული ღარის დახშვა, V. ნერვული ლულა.

1. ეპიდერმისი, 2. განგლიონარული ფირფიტა.

neuroentericus), რომელიც ადრევე ქრება. ნერვული ლულის წინა ბოლოზეც ხერელი რჩება, რომლითაც ნევროციელი გარეთ იხსნება. ამ ხერელს ნევროპორი ჰქვია. ნევროპორი მალე იხსობა. მას ჰქვია ნევროპორი. რაც ნერვული ლულა მთლიანად მოსცილდება ექტოდერმას, ნერვული ნაოქების შემადგენელი უჯრედები აღმოჩნდებიან

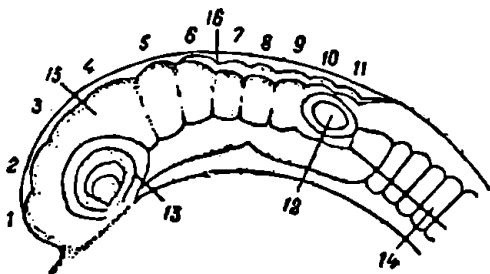


სურ. 125. ემბრიონალური ნერვული ლულის გასწვრივი კრილი.

1. ნერვ-ნაწლავის არხი, 2. ქორდა, 3. პირველადი სატვინე ბუშტუკი, 4. ძაბრი, 5. ნერვული ლულა, 6. ნევროპორი, 7. უკანა ბორცვი.

ექტოდერმასა და საკუთრივ ნერვული ლულის დორსალურ კედელს შორის, სადაც მათგან წარმოიქმნება განგლიონარული ფირფიტა.

ადრეულ სტადიებში ნერვული ლულა ოდნავი შევიწროებებით დაყოფილია თანმიმდევრულ სეგმენტებად (ნევრომერებად).



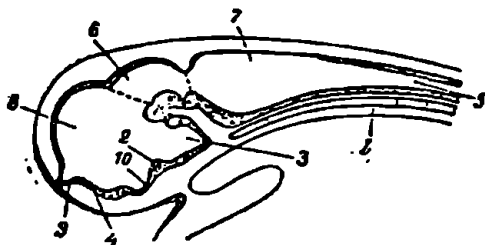
სურ. 127. ნევრომერია თევზის ემბრიონის თავის ტვინში

- 1—11. ნევრომერები, 12. ყურის ბუშტუკი, 13. თვალა, 14. მიოტომები, 15. საზღვარი წინა ტვინა და შუა ტვინა შორის, 16. საზღვარი შუა ტვინსა და უკანა ტვინს შორის.

განგლიონარული ფირფიტაც, აგრეთვე, კმნის კიმებს ნერვული ლულის თითოეული სეგმენტის (ნევრომერის) შესაბამისად. ეს

სეგმენტაცია, ანუ ნეერომერიკა ხერხემლიანი ცხოველის სხეულის საერთო მეტამერიულობის კერძო გამოხატულებაა. იგი უკეთაა გამოხატული ტანის ტვინის მიდამოში და თავის ტვინის უკანა ნაწილში. ნეერომერები თავის ტვინის წინა ნაწილში ბევრად უფრო სუსტად არიან გამოხატული, არსებობენ ხანმოკლე დროის განმავლობაში და ინილბებიან თავის ტვინის დეფინიტიური განყოფილებების შესაბამისი სივიწროვების და გაჯანიერებების ადრე წარმოქმნით.

როგორც ვიცით, მედულარული ფირფიტა წინა ნაწილში ძლიერაა გაფართოებული, რის გამოც ნერვული ლულის წინა ნაწილიც საგრძნობლად გაბერილია. ეს გაბერილი ნაწილი ვითარდება თავის

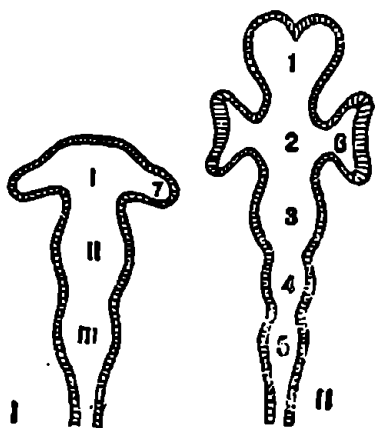


სურ. 128. სამბუტოვანი სტადიის მედიანური კტილი.

1. ქორდა, 2. კიახმა, 3. ძაბრი. 4. ტერმინალური ფირფიტა, 5. ტანის ტვინი, 6. შუა სატვინე ბუშტი, 7. უკანა სატვინე ბუშტი, 8. წინა სატვინე ბუშტი, 9. ნევროზოროსიველი გამონახარი, 10. მხედველობითი ჯიბე.

ტვინად, უკანა ვიწრო ნაწილი კი ტანის ტვინად იქცევა. შემდეგში განსაკუთრებით რთული და მრავალფეროვანი მორფოგენეზული პროცესები სწორედ მედულარული ლულის ცერებრალურ (თავის ტვინის) განყოფილებაში ხდება, ხოლო მისი სპინალური (ტანის ტვინის) განყოფილება შედარებით მარტივ გარდაქმნებს განიცდის. ნერვული ლულის ცერებრალურ განყოფილებაში, სხვადასხვა ნაწილთა უთანაბრო ზრდის შედეგად ჩნდებიან შევიწროვებები, რომლებიც ერთმანეთისაგან ახალ გამობერილობებს მიჯნავენ. პირველად საერთო ცერებრალური გაბერილობა იყოფა ორ ნაწილად. პირველი მათგანი დიდია და ვრცელი, იგი ქორდის წინა ბოლოს წინ ძვეს და პირველად ტვინად ანუ არქენცეფალონად (archencephalon) იწოდება, მეორე კი მეორეულ ტვინად ანუ დეიტერენცეფალონად (Deuterecephalon) წოდებული, ბევრად უფრო ვიწროა და შეუმჩნევლად, თანდათანობით გადადის

ნერვული ლულის ვიწრო ცილინდრულ ნაწილში, რომელიც ტანის ტენის შეესაბამება. იგი წინ ქორდის ორალურ ბოლომდე აღწევს. წინა გაფართოებას თვლიან უქალოების სატვინე ბუშტის პომოლოვად. მაგრამ უკვე ძალიან ადრე ეს გაფართოება ყელით კიდევ იყოფა ორად. ამრიგად, ნერვული ლულის ცერებრალურ განყოფილებაში მიიღება სამი გაბეოილობა ანუ სამი ბუშტი (ე. წ. სამბუშტოვანი სტადია), რომლებიც დეფინიტიური ტენის სამ მთავარ განყოფილებას შეესაბამება. პრექორდალურ ნაწილს ქნის



სურ. 129. თავის ტვინის ნაწილთა განვითარება.

I. სამბუშტოვანი სტადია, II. ხუთბუშტოვანი სტადია.

I. წინა სატვინე ბუშტი, II. შუა სატვინე ბუშტი, III. უკანა სატვინე ბუშტი, 1. წინა ტვინი, 2. შორისული ტვინი, 3. შუა ტვინი, 4. უკანა ტვინი, 5. მოგრძო ტვინი, 6. თვალის თასი, 7. თვალის ბუშტუკი.

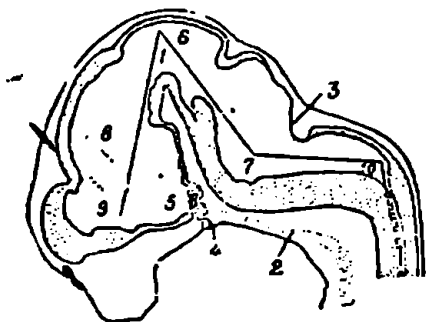
წინა სატვინე ბუშტი (prosencephalon) და შუა სატვინე ბუშტი (mesencephalon), ქორდალურ ნაწილს კი—უკანა სატვინე ბუშტი ანუ რომბული ტვინი (rhombencephalon).

სამი სატვინე ბუშტის ამ სტადიას შემდგომი დიფერენცირების შედეგად მოყვება ტენის ხუთი დეფინიტიური განყოფილების ჩამოყალიბება (ხუთბუშტოვანი სტადია). წინა სატვინე ბუშტი ძლიერ იზრდება წინისკენ და ირგვლივ სივიწროვის გაჩენით ორად იყოფა: წინა უმეტესი ტერმინალური ნაწილი იწოდება წინა ანუ ბოლო ტვინად (telencephalon), ხოლო მეორე უფრო პატარა, წინა ტვინსა და შუა ტვინს შორის ჩართულ ნაწილს შორისული ტვინი (diencephalon) ჰქვია. ტვინის ამ ნაწილს გვერდითი კედლები თანდათან გამოეზნეება სათვალე

ბუშტებად, რომელთაგან შემდეგ თვალები ვითარდებიან. შუა სატვინე ბუშტი, ე. ი. პირველადი შუა ტვინი ნაწილებად არ იყოფა და შემდეგ დეფინიტიურ შუა ტვინად დიფერენცირდება. უკანა სატვინე ბუშტის („რომბული ტვინის“) წინა განყოფილება, რომელიც უშუალოდ მოსდევს შუა ტვინს, დიფერენცირდება უკანა ტვინად (metencephalon). მის მთავარ მასას მისი დორსალური ნაწილი შეადგენს, რომელიც შემდეგ ნათხემად (cerebellum) ვითარდება. მესამე სატვინე ბუშტის კაუდალური ნაწილი

კი მოგრძო ტვინად (myelencephalon s. medulla oblongata) იქცევა.

ნერვეული ლულის დანაწილებასთან ერთად ნაწილებად იყოფა მისი ღრუც (ნევეროცელი). ტანის ტვინის ღრუ უსაზღვროდ გადადის მოგრძო ტვინის სიღრუეში, რომელსაც მეოთხე პარაკუქი ჰქვია. შუა ტვინის ღრუ უშდაბლეს ხერხემლიანებში განიერია და რპტიკურ პარაკუქად იწოდება, უმაღლეს ხერხემლიანებში კი იგი ძლიერ ვიწრო სადინრადაა ქცეული და მას სილვიუსის წყალსადენი (aquaeductus Sylvii s. iter) ჰქვია. სილვიუსის წყალსადენი აგრეთვე ზეოთხე პარაკუქს შორისული ტვინის ღრუსთან, რომელსაც მესამე პარაკუქი ეწოდება. მესამე პარაკუქი ფართო ხვრელით, რომელიც წინა და შორისული



სურ. 130. თავის ტვინის ნადრეკები

1. თემის ნადრეკი, 2. ქორდა, 3. ძარღვანი წნული, 4. პიპოთიხი, 5. ძაბრა, 6. შუა ტვინი, 7. ხიდის ნადრეკი, 8. შორისული ტვინი, 9. წინა ტვინი, 10. კეფას ნადრეკი.

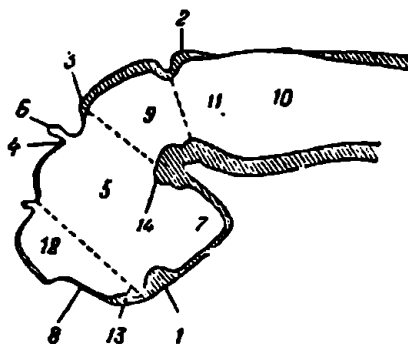
ტვინის გამყოფ შევიწროებას შეესაბამება, იხსნება წინა ტვინის ღრუში. ამ ხვრელს მონროს პირველადი ხვრელი ჰქვია. წინა ტვინის ღრუ ერთიანი ეზოლოდ სრულძვლოვან თევზებს ურჩება, დანარჩენ ხერხემლიანებში კი იგი, თვით წინა ტვინის ჰემისფეროებად გაყოფის გამო, იყოფა მარჯვენა და მარცხენა ნახევრად, რომელთაც გვერდითი პარაკუქები ანუ პირველი და მეორე პარაკუქი ეწოდებათ. მონროს პირველადი ხვრელიც შუაზე იყოფა, და ორი დეფინიტიური მონროს ხვრელი წარმოიქმნება. თვითეული მათგანი თვითეულ გვერდითს პარაკუქს უკავშირებს მესამე პარაკუქს.

ტვინის კედლები უთანაბრო ტემპით იზრდებიან (კერძოდ, დორსალური კედელი განსაკუთრებით სწრაფად იზრდება) და ჩნდებიან ნადრეკები. მათი განვითარება განაპირობებს ტვინის ნაწილთა სხვადასხვა სიბრტყეში მდებარეობას. ტვინის ნადრეკები

სხვადასხვა ცხოველებში განსხვავებული სიძლიერითაა გამოსახულა: განსაკუთრებით ძლიერი ნადრეკები ამნიონიანთათვისაა დამახასიათებელი, უამნიონოებს კი (სელაქიების გარდა) სუსტად გამოხატული ნადრეკები აქვთ (თხემის, ხიდისა და კეფის ნადრეკები).

ემბრიონალური განვითარებისას ტვინის ნაწილთა საზღვრები ერთნაირი სიმკვეთრით არაა გამოხატული და ზოგან ერთობ პირობითია. ყველაზე მკაფიოა საზღვარი უკანა ტვინსა და შუა ტვინს შორის, სადაც ტვინი ძლიერ ვიწროვდება და ეგრეთწოდებულ ყელს (isthmus) ქმნის.

ტვინის დორსალური და ვენტრალური კედელი ნაკლებ ინტენსიურად იზრდება, გვერდითი მასები კი, პირიქით, ძლიერად



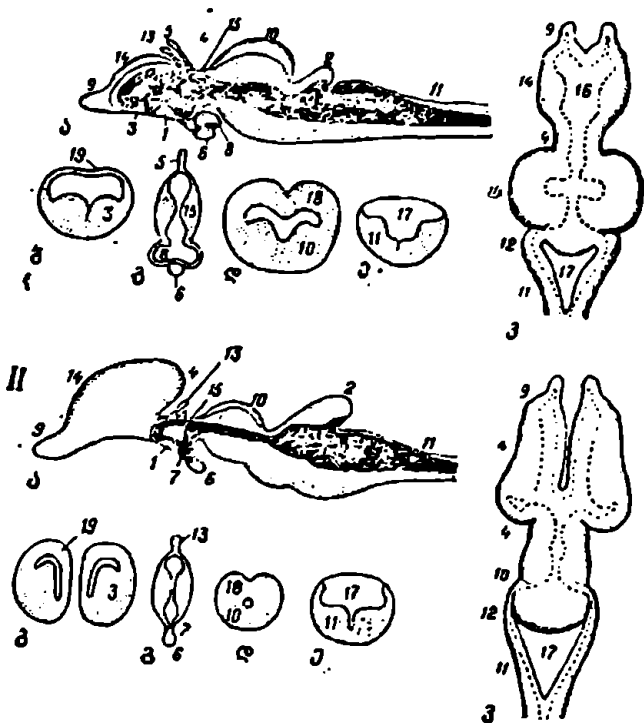
სურ. 131. ემბრიონალური ტვინის საზღვრები

1. ქიაზმა, 2. ნათხემი, 3. უკანა კომისურა, 4. ზედა კომისურა, 5. შორისული ტვინი, 6. ეპიფიზი, 7. ძაბრი, 8. ტერმინალური ფირფიტა, 9. შუა ტვინი, 10. მოვროძო ტვინი, 11. უკანა ტვინი, 12. წინა ტვინი, 13. მხედველობითი ჯიბე, 14. უკანა ბორცვი.

ვითარდება. თითქმის მთელი ლულის გასწვრივ, მის გვერდით კედელს უზრდება სასაზღვრე ლარი (sulcus limitans), რომელიც ამ კედელს ორ ნაწილად ჰყოფს. ქვედა ნაწილი ფუძის ფირფიტად იწოდება და პირველადს მოტორულ ცენტრებს შეესაბამება, ზედა ნაწილს კი ზედა ფირფიტა ჰქვია და იგი შეესაბამება პირველად სენსორულ ცენტრებს. თვით სასაზღვრე ლარის მიდამოში, ე. ი. მოტორულსა და სენსორულ მიდამოს შორის, შემდეგ ვეგეტატიური (ვისცერალური) ცენტრები ლოკალიზდებიან. ტანის ტვინის ნაწილში

სენსორული და მოტორული განყოფილებები თითქმის თანაბრადაა განვითარებული. თავის ტვინის ნაწილში კი სენსორული ფირფიტა განვითარებით სულ უფრო ჭარბობს მოტორულს. შესაბამისად, მისი დერევატებიც დეფინიტიურ თავის ტვინში ბევრად უფრო ძლიერაა ხოლმე განვითარებული. სასაზღვრე ლარის შესაბამისად მოტორული ფუძის ფირფიტაც მხოლოდ შორისულ ტვინამდე აღწევს. ამგვარად, მთელი წინა ტვინი სენსორული (რეცეპტორული) ფირფიტის დერევატია. ამ ფაქტს მისი ფუნქციის არსისა გაგებისათვის დიდი მნიშვნელობა აქვს. ტვინის მთავარი განყო-

ფილებების გამოკერძოების შემდეგ თითოეულ მათგანში უმთავრესად კედლების უთანაბრო გასქელება ხდება, რასაც დეფინიტიური ტენის ნაწილთა ჩამოყალიბება მოსდევს.



სურ. 131. თაეის ტენის ნაწილები

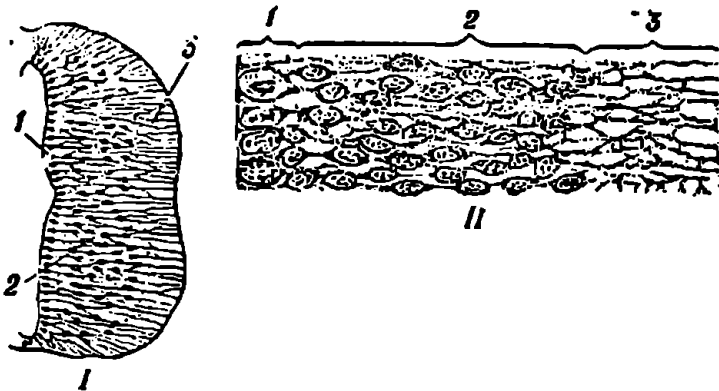
I. წყლის ზერხემლიანი, II. ხელეთის ზერხემლიანი.

ა. მედიანური კრილი, ბ. წინა ტენის განივი კრილი, გ. შორისული ტენის განივი კრილი, დ. შუა ტენის განივი კრილი, ე. მოგრძო ტენის განივი კრილი, ვ. ტენი ზემოდას.

1. ქიაზმა, 2. ნათხემი, 3. ზოლოვანი სხეული, 4. შორისული ტენი, 5. ეპიფიზი, 6. ჰიპოფიზი, 7. ძაბრი, 8. ქვედა წილები, 9. ყნასეთი წილები, 10. შუა ტენი, 11. მოგრძო ტენი, 12. უკანა ტენი, 13. თხემის ორგანო, 14. წინა ტენი, 15. თალამუსი, 16. შესამე პარკუკი, 17. მეოთხე პარკუკი, 18. ტექტუმი, 19. კერკი.

ამავე დროს ინტენსიურად მიმდინარეობს ქისტოგენეზური დიფერენცირება, რაც განაპირობებს ნერვული ბირთვებისა და ტრაქტების ფორმირებას. ნერვული ლულის კედელს დასაწყისში აშკარად გამოხატული უჯრედოვანი აგებულება აქვს და იგი ერთშიანი. შემდეგ, მისი უჯრედების საზღვრები შეუშინეველნი

ხლებიან. ამრიგად, გარკვეულ სტადიაში ნერვული ლულა სინციტიალურ სტრუქტურას იძენს. ამ სინციტიუმს ნევროსინციტიუმს უწოდებენ. ნევროსინციტიუმის ელემენტები პირველად ჩქადროდაა განწყობილი, შემდეგ კი ძლიერ ფაშარდება და ღრუბლოვანი ხდება. ასეთ გაფაშრებულ ნევროსინციტიუმში არჩვენ, სამ ზონას. შიგნითა, უშუალოდ ნევროციელის მოსაზღვრე ზონას ეპენდიმური ზონა. ქვეია, მას შოსდევს შუა ზონა, რომელიც ლულის კედლის მთავარ მასას შეადგენს და რომელიც პალიალურ ზონად იწოდება. სულ პერიფერიულ ზონას კიდურ ვუალს უწოდებენ. ეპენდიმური ზონის ელემენტებს ეპითელური სტრუქტურა შენარჩუნებული აქვთ. ისინი ინტენსიურად მრავლდებიან მიტოზურად და იძლევიან ახალ ელემენტებს, რომლებიც ერთი მხრით თვით ეპენდიმური ზონის გადიდებას განაპირობებენ, მეორე მხრით კი გადანაცვლდებიან პალიალურ შრეში, რომელიც ამის გაშო ღიდდება და სქელდება. ამგვარად, ნევროსინციტიუმის



სურ. 133. ნერვული სისტემის ჰისტოგენეზი

- I. ნერვული ლულის განივი კრილი; II. გვერდითი კედლის უბანი.
 1. ეპენდიმური ზონა, 2. პალიალური ზონა, 3. კიდური ვუალი,
 4. ნევროციელი

ეპენდიმური ზონა მთელი ნერვული ლულის კამბიალური ზონაა. მიტოზები მოგვიანებით თვით პალიალური შრის ბირთვებშიაც ჩნდებიან. კიდური ვუალი დასაწყისში ბირთვებს სულაც არ შეიცავს, ისინი იქ ბევრად უფრო გვიან სტადიაში ჩნდებიან. გარშემო მყოფი მეზენქიმისაგან კიდური ვუალი მკაფიოდაა გამოცალკეებული სასაზღვრე აპკით. პალიალური ზონის უჯრედები დასაწყისში ერთგვაროვანია, მაგრამ შემდეგ (უკვე საკმაოდ ადრეულ სტადიებში) ისინი ორ უჯრედულ ტიპად დიფერენცირდებიან, სახელდობრ, ნევრობლასტებად (პირველადი ნერვული უჯრე-

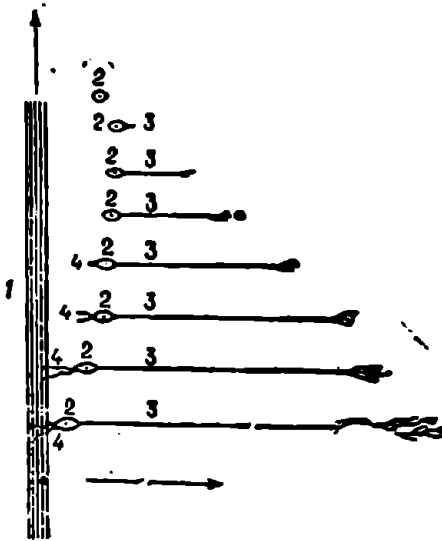
დები) და სპონგიობლასტებად (პირველადი გლიური უჯრედები). ეს დიფერენცირება ხდება ნევრობლასტების ნევროსინციტიუმიდან გამოცალკევების, განოვლის გზით. ნევრობლასტები, რომელთაც მსხლისებრი ან მომრგვალო მოყვანილობა აქვთ, სინციტიუზის ტოტებს შორის ლაგდებიან უწესრიგოდ. ნევრობლასტების ნევროსინციტიუმიდან გამოსვლის შემდეგ სინციტიუმი ნევროსპონგიუზად იწოდება. მისი შემადგენელი უჯრედოვანი ელემენტები (სპონგიობლასტები ანუ გლიობლასტები) უმეტესად თითისტარისებრი არიან. ნევროსპონგიუზის დიფერენცირების შემდეგად წარმოიქმნება ტვინის მთელი გლიური კარკასი.

ნევრობლასტები დასაწყისში მომრგვალოა, მსხლისებრი და უმორჩიო. ამასთან, მათ გამრავლების უნარი გააჩნიათ. შემდეგ ნევრობლასტს უჩნდება პატარა გამონაზნევი, რომელიც თანდათან იზრდება და ნევრიტის ნასახს წარმოადგენს. მასში საკმაოდ ადრე ჩნდებიან ნევროფიბრილები, რომელნიც პირველად შედარებით მსხვილებია. ანავე დროს, ეს უჯრო ნოვგვიანებით, ჩნდებიან დენდრიტებიც და ნევრობლასტი ნევრონად იქცევა.

ნევრობლასტების ნაწილი რჩება თავის ადგილას და ქნის ცენტრალურ რუხ ნივთიერებას, ე. ი. უჯრედების შემცველ მასებს ტანის ტვინის ცენტრალური არხისა და თავის ტვინის პარაკუჟების გარშემო. ნევრობლასტების მეორე ნაწილი კი ამ პირვანდელი მდებარეობიდან მეტნაკლებად მიგრირებს მედულარული ლულის კედლის პერიფერიისაკენ და ბოქკოებისაგან შემდგარი თეთრი ნივთიერების სისქეში ქმნის თავის ტვინის ლეროს ბირთვებს, ან მოექცევა ტვინის ზედაპირზე და ქმნის ნახევარსფეროების ქერქს.

დიდი მნიშვნელობა აქვს იმ ფაქტორების გამოკვევას, რომლებიც განვითარების პროცესში განაპირობებენ ნერვული ელემენტების მიგრაციას და მათ განლაგებას სრულასაკოვან ორგანიზმში. ეს საკითხი მოიცავს ორ, ერთმანეთთან მჭიდროდ დაკავშირებულ, მომენტს: ერთი მართ, როგორ და რა მიზეზით ხდება თვით ნევრონის სხეულის გადაადგილება, მეორე მართ კი როგორ და რა კანონზომიერებით ხორციელდება ნევრიტის გარკვეული მიმართულებით ზრდა. ეს პრობლემა გამოკვევულ იქნა გამოჩენილი ჰოლანდიელი ნევროლოგის არიენს კაპერსისა და მისი მოწაფეების მიერ. მათ შეისწავლეს სხვადასხვა ხეობელიანის მოგრძო ტვინის ჰომოლოგიური ბირთვების განლაგება და დაადგინეს, რომ ისინი სხვადასხვა ადგილას იმყოფებიან. აღმოჩნდა, რომ ეს ბირთვები გადაინაცვლებენ იმ ადგილებისაკენ, საიდანაც

ისინი ყველაზე მეტ გალიზიანებას ღებულობენ. ამრიგად, ნერვული ელემენტების გადაადგილებას ტაქსისის მსგავსი ხასიათი აქვს. ამ მოვლენას არიენს კაპერსმა ნ ე ვ რ ო ბ ი ო ტ ა ქ ს ი ს ი უწოდა. თუ



სურ. 134. ნ ე ვ რ ო ბ ი ო ტ ა ქ ს ი ს ი ს ს კ ე მ ა

1. მზარდი ნერვული კონა (გალიზიანების წყარო), 2. ნევრონის სხეული, 3. აქსონი, 4. დენდრიტები (ისრებით ზოდის მიმართულდება ნაჩვენები).

რომელთაც მასთან გარკვეული ფუნქციონალური კავშირი აქვთ.

ნერვული უჯრედი ღებულობს გალიზიანებებს სხვადასხვა მიმართულებიდან, მისი სხეულის გადაადგილება და მთავარი დენდრიტის ზრდა იმ მიმართულებით ხდება, საიდანაც იგი გალიზიანებათა ყველაზე დიდ რაოდენობას ღებულობს (დადებითი ნევრობიოტაქსისი). ნევრიტი კი სწორედ საპირისპირო მიმართულებით იზრდება (უარყოფითი ნევრობიოტაქსისი). მაგრამ ბევრი გალიზიანებების მომწოდებელი ცენტრისაკენ მიიღრვის არა ყველა უჯრედი, არამედ მხოლოდ ის უჯრედები, რომლებიც ამ ცენტრის აგზნებას ერთდროულად განიცდიან და

§ 4c. პერიფერიული ნერვული ხისტემის განვითარება და აგებულება

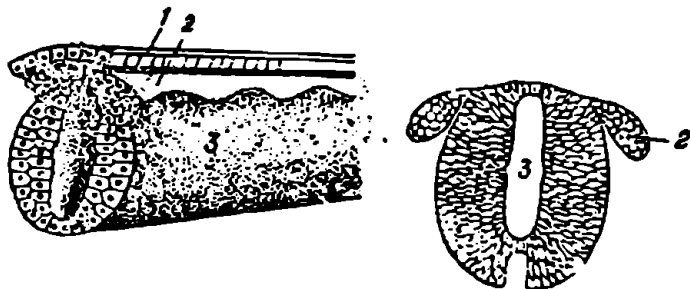
პერიფერიული ნერვული სისტემის მნიშვნელოვანი ნაწილი ვითარდება არა საკუთრივ მედულარული ფირფიტიდან, არამედ განგლიონარული ნაოქებიდან. ამავე დროს, ზოგიერთი ნერვების წარმოქმნაში მონაწილეობს ექტოდერმის ზოგი უბნებიც.

როგორც ჩვენ უკვე ვიცით, მედულარული ფირფიტის ლულად ქცევისა და კანის ექტოდერმიდან მისი გამოცალკეებისას, განგლიონარული ნაოქები მოექცევიან ამ ლულის დორსოლატურალურ მიდამოში და ქმნიან ერთიან განგლიონარულ ფირფიტას, რომელიც ლულას თითქმის მთელ სიგრძეზე გასდევს. გამონაკლისია მხოლოდ წინა და შუა სატვინე ბუშტების მიდამო და აგრეთვე, ყურის ბუშტუკის უბანი მომავალი მოგრძო ტვინის მიდამოში,

სადაც განგლიონარული ფირფიტა სულაც არ ვითარდება. ამავე დროს, თავის ტვინის განყოფილებაში განგლიონარული ფირფიტა, საერთოდ, ბევრად უფრო სუსტადაა განვითარებული და ბევრად უფრო ვიწროა, ვიდრე ტანის განყოფილებაში. ეს განსხვავებები განაპირობებენ საგრძნობ განსხვავებებს ნერვებისა და მათი კვანძების განვითარებაში.

განგლიონარულ ფირფიტას კიდებზე უჩნდება სეგმენტარული შემსხვილებები, რომლებიც თანდათან გამოწარმოებულად იქცევიან და იზრდებიან ქვემოთკენ, სომიტებს შორის შუალედებში. შემდეგ ეს სეგმენტარული გამოწარმოებები სავსებით სცილდებიან ნერვულ ლულას და წარმოქმნიან ცალკეული უჯრედოვანი გროვების მეტამერიულ მწკრივს, რომელიც ვითარდება სპინალური ნერვების დორსალურ ფესვებად და მათ კვანძებად და, აგრეთვე, ამ ფესვების შესაბამის ცერებრალურ ნერვებად და მათ კვანძებად.

კვანძის უჯრედებს უვითარდება ორი მორჩი, ერთი შეიზრდება ნერვულ ლულაში და სათანადო ნერვულ ცენტრს უკავშირდება.



სურ. 135. ნერვული ლულა და განგლიონარული ფირფიტა.

1. ეპიდერმისი, 2. განგლიონარული ფირფიტა, 3. ნერვული ლულა

ამ მორჩების ერთობლიობა იძლევა შესაბამისი ნერვის ფესვს (სპინალური ნერვის დორსალურ ანუ უკანა ფესვს და ვისცერალური ცერებრალური ნერვების ფესვს ან მის ნაწილს). მეორე მორჩი უფრო გვიან ვითარდება, უფრო დიდ სიგრძეს აღწევს, იზრდება პერიფერიისკენ, როგორც შესაბამისი ნერვის (სპინალურისა თუ ცერებრალურის) მგრძნობიარე კომპონენტი და ბოლოვდება ამა თუ იმ პერიფერიულ ორგანოში. თვით უჯრედების გროვა კი სათანადო კვანძად იქცევა. განგ-

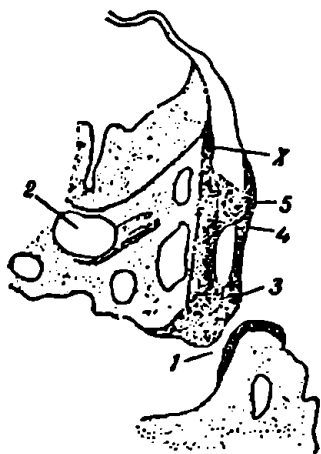
ლიონარული ფირფიტის დიფერენცირება ამნაირად ხდება ტანის ტვინის მიდამოში და, აგრეთვე, ზოგრძო ტვინის სულ წინა ნაწილში, ყურის ბუშტუკის წინ (პრეოტიკური უბანი), სადაც განგლიონარული ფირფიტა კარგადაა განვითარებული. ამ გზით ვითარდებიან ყველა სპინალური ნერვების დორსალური ფესვები თავისი კვანძებითურთ და V ცერებრალური ნერვი (რომელიც სამწვერა ნერვად იწოდება) თავისი კვანძითურთ. უნდა აღინიშნოს, რომ პრეოტიკულ მიდამოში ვითარდება ორი კვანძის და ორი ნერვის ნერვი. ასე რომ, სამწვერა ნერვი, არსებითად, ორ ნერვს წარმოადგენს. პირველი (წინა) მათგანი იწოდება ღრმა ნერვად (*n. profundus*), რომელიც აღქურვილია თავისი კვანძით (*g. profundus*), მეორე კი საკუთრივ სამწვერა ნერვია (*n. trigeminus*), აღქურვილი სამწვერა ნერვის კვანძით (*g. trigemini*). ეს ორი ნერვი განცალკევებულად მხოლოდ პოლიპტერუსს (*Polypterns*) გააჩნია, სხვა ხერხემლიანებში კი ისინი წარმოგვიდგებიან ერთიანი სამწვერა ნერვის სახით, რომელსაც ერთიანი გასერიხეული კვანძი (*g. Gasseri*) აქვს.

უშუალოდ ყურის ბუშტუკის წინ და მის უკან, ზოგრძო ტვინის მიდამოში განგლიონარული ფირფიტა სუსტადაა განვითარებული. ამიტომაც იმ ნერვების წარმოქმნაში, რომლებიც აქ ვითარდებიან, მონაწილეობს ექტოდერმის ის ნაწილიც, რომელიც ნერვული ფირფიტის შემადგენლობაში არ შედის. კერძოდ, სალახუჩე ნაპრალეების დორსალურად მდებარე ექტოდერმა ქმნის გამსხვილებებს, რომლებიც ეპიბრანქიალურ პლაკოდებად იწოდებიან. ამ პლაკოდებიდან გამოსახლებიან უჯრედები, რომლებიც მიგრირებენ განგლიონარული ფირფიტისგან წარმოქმნილ ნერვებში და უერთდებიან მათ. გარდა ამისა, ეპიბრანქიალური პლაკოდების ზემოთ ექტოდერმა ქმნის მეორე გამსხვილებასაც. წყლის ხერხემლიანებში ეს გამსხვილებები საკმაოდ დიდ ტერიტორიას მოიცავენ და ხშირად სამ ნაწილად არიან გაყოფილი. მათ დორსოლატერალურ ან, უბრალოდ, ლატერალურ პლაკოდებს უწოდებენ. ხმელეთის ხერხემლიანებში ვითარდება მხოლოდ დორსოლატერალური პლაკოდის პატარა შუა უბანი, რომელიც ყურის პლაკოდად იწოდება. უჯრედების ნაწილი მიგრირებს დორსალური პლაკოდის წინა და უკანა უბნიდანაც. ეს უჯრედები მეტად თუ ნაკლებად უკავშირდება განგლიონარული ფირფიტის და ეპიბრანქიალური პლაკოდის უჯრედების მიერ შექმნილ უჯრედოვან გროვებს. თვით დორსოლატერული პლაკოდები კი, როგორც ქვემოთ ვნახავთ, ლატერალური სისტემის რეცეპტორებად ვითარდებიან. წყლის ხერხემლიანების დორსოლატერალური პლაკოდის შუა

განყოფილებების უჯრედების ნაწილი და, შესაბამისად, ხმელეთის ხერხემლიანთა ყურის პლაკოდის უჯრედების ნაწილი, აგრეთვე მიგრირებს და ქმნის დამოუკიდებელ უჯრედოვან გროვას. თვით ეს პლაკოდა კი, შემდეგ ყურის ბუშტუკად იქცევა (იხილეთ ყურის განვითარება).

პირველი (ყურის ბუშტუკის წინ მყოფი) გროვა ქმნის მეშვიდე ცერებრალურ ანუ სახის ნერვს (*n. facialis*) და მის კვანძს.

(*g. facialis*). წყლის ხერხემლიანებში ამ ნერვის ის ნაწილი, რომელიც დორსოლატერალური პლაკოდიდანაა წარმოქმნილი, ქმნის მეტნაკლებად დამოუკიდებელ ნერვს, რომელიც ინერვირებს გვერდითი ხაზის თავის არხებს და იწოდება წინა ლატერალურ ნერვად (*n. lateralis anterior*); მისი კვანძიც მეტნაკლებ დამოუკიდებლობას ინარჩუნებს. ხმელეთის ხერხემლიანებს, ცხადია, ეს ნერვი სულაც არ უვითარდებათ. სრულიად ასევე ვითარდება მესამე და მეოთხე უჯრედოვანი გროვა, რომელიც ყურის ბუშტუკის უკან მყოფ (მეტაოტიკურ) მიდამოში იძულება. წინა მათგანი (ესე იგი მესამე) ქმნის IX ცერებრალურ ნერვს, რომელსაც ენახახის ნერვი (*n. glossopharyngeus*) ქვია და რომელიც აღქურვილია კლდოვანი კვანძით (*g. petrosus*). ამ ნერვის დორსოლატერალური პლაკოდიდან წარმოქმნილი უბანი წყლის ხერხემლიანებში ძალიან პატარაა და იგი მომდევნო ნერვის შესაბამის ნაწილთანაა დაკავშირებული. მომდევნო (რიგით მეოთხე) ნერვული გროვა, რომელიც ზომით ერთობ დიდია, ვითარდება X ცერებრალურ ნერვად, რომელსაც ცთომილი ნერვი (*n. vagus*) ჰქვია. ისიც აღქურვილია თავისი კვანძით (*g. vagi*). წყლის ხერხემლიანებში ვაგუსის და მისი კვანძის ნერვის ის ნაწილი (რომელიც დორსოლატერალური პლაკოდიდან წარმოიქმნება), ქმნის მეტნაკლებად დამოუკიდებელ უკანა ლატერალურ ნერვს (*n. lateralis posterior*) თავისი კვანძითურთ (*g. lateralis*). იგი ინერვირებს ლატერალურ ხაზს. რა თქმა უნდა, ხმელეთის ხერხემლიანებში არც ეს ნერვი



სურ. 136. შერეული ცერებრალური ნერვის განვითარება

1. სალყეზე ნაპარლი, 2. კორდა, 3. ეპიბრანქიალური პლაკოდა, 4. დორსოლატერალური პლაკოდა, 5. განგლიონარული ფირფიტა, X. ნერვის ფე-ვი

და არც მისი კვანძი არ ვითარდება. ბოლოს, ყურის ბუშტუკის მიდამოში მყოფი უჯრედოვანი გროვა (რომელიც მხოლოდ დორსოლატერალური პლაკოდის და, შესაბამისად, ყურის პლაკოდის მასალიდანაა წარმოქმნილი) ვითარდება სმენა-აწონასწორობის ანუ VIII ცერებრალურ ნერვად (*n. statoacusticus*), რომელსაც თავისი კვანძი (*g. acustici*) გააჩნია.

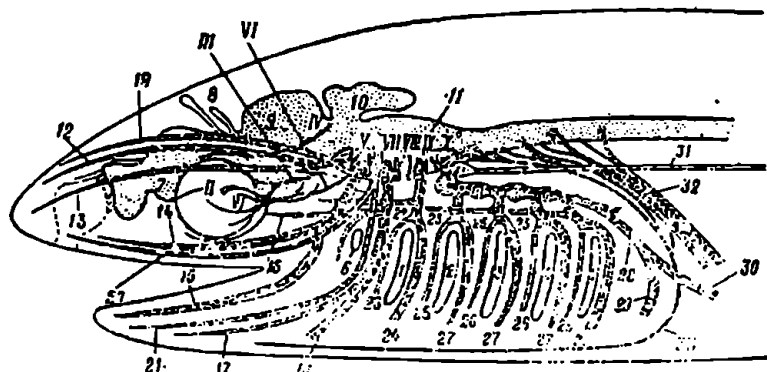
ყველაფერი ის, რაც ჩვენ აქამდე განვიხილეთ, ეხება მხოლოდ სპინალური ნერვებისა და ცერებრალური ნერვების სენსორულ ანუ მგრძნობიარე კომპონენტებს. კერძოდ, სპინალური ნერვების დორსალური ფესვის ბოქკოების ნაწილი და ცერებრალური ნერვების დორსოლატერალური პლაკოდიდან წარმოქმნილი ტოტები (ცხადია, სმენა-აწონასწორობის ნერვი მთლიანად), რომლებიც კანს და კანისეულ ორგანოებს ინერვირებენ, სომატურ სენსორულ ბოქკოებად იწოდებიან. დორსალური ფესვების ბოქკოების მეორე ნაწილი კი, და ცერებრალური ნერვების მგრძნობიარე ბოქკოები (დორსოლატერალური პლაკოდიდან წარმოქმნილი ბოქკოების გარდა-წყლის ხერხეპლიანებში), რომლებიც ინერვირებენ შიგნეულობას, იწოდებიან ვისცერალურ-სენსორულ ნერვულ ბოქკოებად.

პერიფერიული ნერვული სისტემის მოტორული ელემენტები ვითარდებიან საკუთრივ მედულარული ლულის კედლიდან. კერძოდ, განგლიონარული ფირფიტის აღნიშნულ ნერვებად დიფერენცირების დაწყებამდე ცოტაოდენ გვიან, თვით ნერვული ლულის ვენტრალურ კედელში, იქ, სადაც შემდეგ რუხი ნივთიერების ვენტრალური რქები წარმოიქმნებიან, ვითარდებიან დიდრონი უჯრედები, რომელთა ნევრიტები გამოდიან ტვინის კედლიდან და ქმნიან ბოქკოებს, რომლებიც სომურ მუსკულატურას ინერვირებენ და სომატურ-მოტორულ ბოქკოებად იწოდებიან. ეს ბოქკოები შეადგენენ სპინალური ნერვების ვენტრალურ ანუ წინა ფესვებს (*radix ventralis*) და ცერებრალურ მოტორულ ნერვებს: სახელდობრ, III ანუ თვალისმამოძრავებელ ნერვს (*n. oculomotorius*), IV ანუ კალის ნერვს (*n. trochlearis*), VI ანუ განმზიდავ ნერვს (*n. abducens*) და, ძუძუმწოვრებში, XII ანუ ენისქვეშა ნერვს (*n. hypoglossus*), რომელიც, არსებითად, წინა სპინალური ნერვების ვენტრალური ფესვების კომპლექსია. გარდა ამისა, ნერვული ლულის ვენტრალური კედლის უფრო ღრმა ფენებში, რომლებიც შეესაბამებიან მომავალი ტანის ტვინის რუხი ნივთიერების ვენტრალური რქების ფუძეს და მოგრძო ტვინის სათანადო უზნებს, ამნაირადვე დიფერენცირდებიან მოტორული უჯრედები. მათი ნევრიტები

გამოდიან ნერვული ლულის კედლიდან და ქმნიან ბოქკოებს, რომლებიც ვისცერალურ მუსკულატურას ინერვირებენ და, ამიტომაც, ვისცერალურ მოტორულ ბოქკოებად იწოდებიან. ეს ბოქკოები განსხვავებული გზით გამოდიან ტვინის კედლიდან. ტანის ტვინის განყოფილებაში, უმდაბლეს ხერხემლიანებში, ისინი გამოდიან დორსალური სპინალური ფესვის შემადგენლობაში, ქვეწარმავლებში — როგორც დორსალური, ისე ვენტრალური ფესვის შემადგენლობაში; ძუძუმწოვრებში კი მხოლოდ ვენტრალური ფესვის შემადგენლობაში. ამრიგად, უმდაბლესი ხერხემლიანების და რეპტილიების დორსალური ფესვი შერეულია და წმინდა მგრძნობიარე იგი მხოლოდ ძუძუმწოვრებში ხდება. მეორე მხრით, უმდაბლეს ხერხემლიანებს ვენტრალური ფესვი წმინდა სომატურ-მოტორული აქვთ, შემდეგ კი იგი როგორც სომატურ-მოტორულ, ისე ვისცერალურ-მოტორულ ბოქკოებს შეიცავს. თავის ტვინის განყოფილებაში, კერძოდ, მოგრძო ტვინის მიდამოში, ვისცერალურ-მოტორული ბოქკოები გამოდიან სპინალური ნერვების დორსალური ფესვების შესაბამისი ცერებრალური ნერვების შემადგენლობაში. ამრიგად, საგანგებოდ უნდა აღინიშნოს, რომ შერეული ცერებრალური ნერვები შეესაბამებიან პრიმიტიულ ხერხემლიანთა სპინალური ნერვების დორსალურ ფესვებს. ვისცერალურ-მოტორული ბოქკოებიც ნაწილი უკვე ქვეწარმავლებში იწყებს გამოცალკევებას. ცთომილი ნერვის უკანა ნაწილში და ძუძუმწოვრებში იგი დამოუკიდებელ XI ანუ დამატებით ნერვად (n. accessorius) იქცევა. საყურადღებოა, რომ ძუძუმწოვრებში, (ე. ი. სწორედ იმ ჯგუფში, სადაც ვისცერალურ-მოტორული ბოქკოები სპინალური ნერვების ვენტრალური ფესვებით გამოდიან), თვალისნამოძრაებელი და ქალის ნერვიც შეიცავენ ცოტაოდენ ვისცერალურ-მოტორულ ბოქკოებს, რომლებიც საწამწამე კუნთს (m. ciliaris) და ირისის კუნთს (m. iridis) ინერვირებენ.

ამრიგად, ნერვული სისტემის ტანის განყოფილებაშიც და თავის განყოფილებაშიც ტვინიდან გამოდიან დორსალური და ვენტრალური ფესვები. დორსალური ფესვები ყოველთვის შეიცავენ სომატურ სენსორულსა და ვისცერალურ-სენსორულ ბოქკოებს და ყველა ხერხემლიანში, ძუძუმწოვრებს გარდა, — ვისცერალურ-მოტორულ ბოქკოებს. ვენტრალური ფესვები ყოველთვის შეიცავენ სომატურ-მოტორულ ბოქკოებს. გარდა ამისა, ტანის განყოფილებაში ამნიონიანებში ეს ფესვები შეიცავენ ვისცერალურ-მოტორულ ბოქკოებსაც. თავის მიდამოში კი ისინი

წმინდა სომატურ-მოტორულ ფესვებად რჩებიან (იმ ნეირედი-
 შინარევის გარდა, რომელიც წელან ალენიზნეთ ძუძუმწოვრების
 მამოძრავებელ და ქალის ნერვში). მაგრამ შემდეგ ნერვული ფეს-
 ვები უკვე განსხვავებულად ვითარდებიან. სპინალური ფესვები
 განცალკევებული რჩებიან მაოლოდ სალამურებში, დანარჩენ
 ხერხემლიანებში კი დორსალური კვანძის მიდამოში ისინი ერთ-
 დებიან და ქნებიან ერთიან შერეულ სპინალურ ნერვს,
 რომელიც, ამრიგად, ოთხივე ტიპის ბოქოებს შეიცავს. თითოეუ-

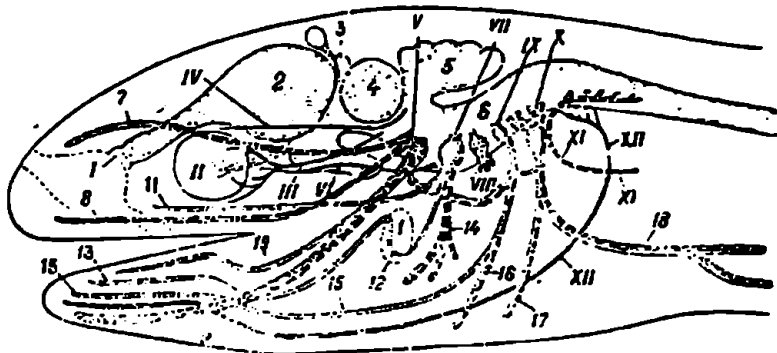


სურ. 137. წყლის ხერხემლიანის ცერებრალური
 ნერვები

I—X. ცერებრალური ნერვები: 1—5. სალუქზე ნაპირები; 6. საშ-
 ხევი; 7. წინა ტვინი; 8. ეპიფიზი; 9. შუა ტვინი; 10. ნათემი;
 11. მოგრძო ტვინი; 12—15. სამწვერა ნერვის ტოტები: თვალბუ-
 დის ზედაპირული ნერვი (12), თვალბუდის ღრმა ნერვი (13), ხე-
 დაყბის ნერვი (14), ქვედაყბის ნერვი (15); 16—21. სახის ნერვის
 ტოტები: სასის ტოტი (16), კვედაყბის შიგნითა ნერვი (17), ჰიოი-
 დური ნერვი (18), თვალბუდის ზედაპირული ნერვი (19), ლოყის
 ნერვი (20), კვედაყბის გარეთა ნერვი (21); 22—24. ენაბაზის ნერვის
 ტოტები: სასის ტოტი (22), ლაყურწინა ტოტი (23), ლაყურეყანა
 ტოტი (24); 25—30. ცოზოლი ნერვის ტოტები: სასია ტოტები
 (25), ლაყურწინა ტოტები (26), ლაყურეყანა ტოტები (27), შიგნეუ-
 ლობის ნერვი (28), გული ნერვი (29), კუჭ-ნაწლავის ნერვი (30);
 31. გვერდითი სახის ნერვი; 32. მხრის წნული; 33. ენისქვეშა ნერვი.

ლი სპინალური ნერვი იძლევა სამ ტოტს: დორსალურს (*ramus*
dorsalis), რომელიც ტანის დორსალური ნაწილის სომურ მუსკუ-
 ლატურას და კანს ინერვირებს, ვენტრალურს (*r. ventralis*), რო-
 ნელიც ტანის ვენტრალური ნაწილის სომურ მუსკულატურას ინერ-
 ვირებს და შემაერთებელს (*r. communicans*), რომელიც ბოლოე-
 დება სიმპათიკურ კვანძებში. პირველი ორი შეიცავს მგრძნობიარე

და მამოძრავებელ სომატურ ბოკოებს, შესაშე კი მგრძნობიარე და მამოძრავებელ ვისცერალურ ბოკოებს. თავის ნაწილში ნერვული ფესვები თავიდანვე საკმაოდ დაშორებულნი არიან ერთმანეთს, არასოდეს არ ერთდებიან და დამოუკიდებელ ნერვებად ვითარდებიან: ღორსალური ფესვები კმნიან V, VII, IX, X ნერვს, ვენტრალური ფესვები კი III, IV, VI და, აგრეთვე (ქუძუნწოვრებში), XII ნერვს.



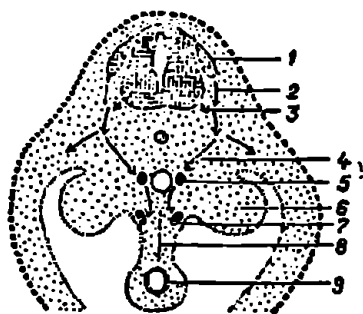
სურ. 128. სიმეღეთის ხერხეშლიანის ცერებრალური ნერვები

I—XII. ცერებრალური ნერვები; 1. ფაფის ღრუ. 2. წინა ტვინი, 3. ეპიდუზი, 4. შუა ტვინი. 5. ნათაქი. 6. მოკოო ტვინი. 7—10 სამწვერა ნერვის ტოტები: თვალბუღის ნერვი (7), ზედაყბის ნერვი (8), ქვედაყბის ნერვი (9), ფის ნერვი (10); 11—14. სახის ნერვის ტოტები: სახის ნერვი (11), დეჟის სიმი (12), ენის ტოტი (13), მოტორული ტოტი (14); 15—16. ენაახის ნერვის ტოტები: ენის ნერვი (15), ხახის ნერვი (16); 17—18. ეთოპული ნერვის ტოტები: ხახის ნერვი (17). შაჟეულობის ნერვი (18).

სიმპათიკური ნერვული სისტემა ვითარდება იმავე მასალიდან, რომლიდანაც ცერებროსპინალური ნერვული სისტემის წარმოქმნა ხდება. მართალია, ერთბაშის ფიქრობდნენ, რომ სიმპათიკური კვანძები ადგილზევე ვითარდებიან მეზენქიმიდან, მაგრამ ეს მოსაზრება არ იქნა დადასტურებული. ბოლო დრომდე სიმპათიკური ნერვული სისტემის წყაროზე ორი აზრი არსებობდა ერთი, უფრო ძველი, შეხედულების თანახმად, ნეგრობლასტები, რომლებიც სიმპათიკურ კვანძებს კმნიან და რომელთაც სიმპათიკობლასტებს უწოდებენ, წარმოიქმნებიან სპინალური კვანძების მასალიდან, ე. ი. განვლიონარული ფირფიტის დან. მეორე შეხედულების თანახმად კი, სიმპათიკობლასტები უშუალოდ ნერვული ლულის ვენტრალური კედლიდან

გამოსახლდებიან. ახლა დადგენილია, რომ ეს ორივე შეხედულება სწორია: სიმპათიკობლასტები წარმოიქმნებიან განგლიონარული ფირფიტის მასალიდანაც და თვით მედულარული ლულის კედლის მასალიდანაც.

როგორც ჩანს, განგლიონარული ფირფიტის მასალიდან წარმოდგაო სიმპათიკობლასტები იძლევიან სიმპათიკური სისტემის მგრძობიარე ელემენტებს, თვით ტვინის ვენტრალური კედლიდან წარმოადგაო სიმპათიკობლასტები კი მოტორულ ელემენტებს. სიმპათიკობლასტები მიგრირებენ სპინალური ნერვების ვენტრალური ფესვების და ნერვულ შემაერთებელი ტოტების გაყოლებით და მეტაბოლიულ ლუწ გროვებად განწყობიან ზურგის აორტის დორსალუოდ. სიმპათიკობლასტების ეს ჯგუფები სიმპათიკური კვანძების ნერვებია. სიმპათიკობლასტები დიფერენცირდებიან განგლიოზურ უჯრედებად, რომელთა ნერვები კვანძებიდან გამოდიან და ქმნიან კოსტგანგლიონურ სიმპათიკურ ბოქოებს, რომლებიც შინაგან ორგანოებში ბოლოვდებიან. გარდა ამისა, სიმპათიკობლასტების ნაწილი მიგრირებს თვით შიგნეულობაში, სადაც ქმნის სხვადასხვა პერიფერიულ სიმპათიკურ კვანძებს (გ. გ. coeliacum, mesentericum, pelvium და სხვა) და პერიფერიულ წნულებს, როგორცაა აუერბახის წნული (plexus myentericus) და მაისნერის წნული (pl. submucosus). უნდა ითქვას, რომ ამ კვანძების და წნულების წარმოქმნაში მონაწილეო-



სურ. 139. სიმპათიკური ნერვული სისტემის განვითარება

1. სპინალური კვანძი, 2. დორსალური ფესვი, 3. ვენტრალური ფესვი, 4. შემაერთებელი ტოტი, 5. სიმპათიკური ლეროს კვანძი, 6. მებონეფროსის მიდამო, 7. თირკმელზედა ჯირკვლის ნერვი, 8. სანაწლავე ტოტი. 9. ნაწლავი.

ბუნ ცერებროსპინალური (ე. წ. „პარასიმპათიკული“) ელემენტებიც. სიმპათიკური სისტემა ვითარდება თავშიც, სადაც წარმოიქმნება ცერებრალური ნერვების კვანძებთან მეტნაკლებად დაკავშირებული ორი კვანძი (გ. ciliare და გ. sphenopalatinum) და ერთი პერიფერიული სიმპათიკური კვანძი (გ. submaxillare). სპინალური ნერვების შემაერთებელი ტოტების ბოქოები (მგრძობიარე და მპოძრავებელი) შეპოზრდებიან სიმპათიკურ კვანძებში და იქ ნეოფ განგლიოზურ უჯრედებს უკავშირდებიან. ამივე კვანძებში

შემოიზრდებიან ბოქკოები პერიფერიული სიმპათიკური კვანძებიდან და წნულებიდან. შემაერთებელი ტოტების ბოქკოების მხოლოდ უმცირესი ნაწილი გაივლის სიმპათიკურ კვანძებს და უშუალოდ შივნიულობაში ბოლოვდება. ამრიგად, სიმპათიკური სისტემის პ რ ე ვ ა ნ გ ლ ი ო ნ შ უ რ ი ბოქკოები ცერებროსპინალურ სისტემაში მყოფი ნევრონების მიერ შექმნილი ბოქკოებია, პოსტგანგლიონური ბოქკოები კი—თვით სიმპათიკური (მთავარი ან პერიფერიული) ნევრონების ნევრიტები. ყველა ხერხემლიანებში, ციკლოსტომების გარდა, სიმპათიკურ კვანძებს შორის გასწვრივი კომისურები (კონექტივები) ვითარდებიან, რის გამოც წარმოიქმნება აორტის ზემოთ (ორივე მხარეზე) მყოფი ს ი მ პ ა თ ი კ უ რ ი ლ ე რ ო (truncus sympathicus).

§ 41. პერიფერიული ნერვული სისტემის ევოლუცია

პერიფერიული ნერვული სისტემის ევოლუციას განსაზღვრავს იმ ორგანოთა ევოლუციური ცვლილებები, რომელთაც პერიფერიული ნერვული სისტემის შენადგენელი ნერვები ინერვირებენ. კერძოდ, პერიფერიული ნერვული სისტემის სენსორული კომპონენტების ევოლუცია დამოკიდებულია რეცეპტორული ორგანოების ცვლილებებზე, იქნება ეს კანში (ექსტეროცეპტორები), კუნთებსა და მყესებში (პროპრიოცეპტორები), თუ შინაგან ორგანოებში მყოფი რეცეპტორები (ინტეროცეპტორები). პერიფერიული ნერვული სისტემის მოტორული კომპონენტების ევოლუციური ცვლილებები, ასევე, დამოკიდებულია შესაბამისი მუსკულატურის გარდაქმნებზე. საინერვაციო ორგანოს ყოველგვარი ცვლილება, პროგრესულია და რეგრესულიც, უსათუოდ აღიბეჭდება შესაბამისი ნერვის სათანადო ცვლილებებით. ცხადია, შესაბამისი ცვლილებები ხდება ტვინის იმ ნაწილებშიც, რომლებიც ამ ფუნქციების ცენტრებს შეიცავენ.

სპინალურ ნერვებს წესიერი მეტამერიული განლაგება ახასიათებთ. ისინი ზუსტად შეესაბამებიან მიოტომებს და იწყებიან მალეების ელემენტებს შორის. მაგრამ მათი ტოტები უკვე აღარ ირიან ესოდენ წესიერად მეტამერიული, განსაკუთრებით იმ ნაწილებში, სადაც სხეულის სხვა ნაწილების, კერძოდ, კუნთების მეტამერიულობაა დაკარგული. მეტამერიულობის დაკარგვა განსაკუთრებით ხმელეთის ხერხემლიანებშია გამოხატული. უპირველესად მეტამერიულობას კიდურების მაინერვირებელი ტოტები კარგავენ, რადგანაც თვით კიდურები, ძალიან ადრე კარგავენ თავის მეტამერიულობას. უკვე თევზების კენტ ფარფლებში სპინალური

ნერვების სეგმენტარული ტოტები ერთმანეთს ანასტომოზებით უკავშირდებიან და ზოგჯერ გასწვრივ ნერვულ ღეროს ქმნიან ფარფლის ფუძესთან (nervus collector).

ეს ტენდენცია კიდევ უფრო ძლიერაა გამოხატული ლუწ ფარფლებში, სადაც კოლექტორის გარდა, იქმნებიან ფარფლების მინერვირებელი ნერვების წნულები: მხრისა (plexus brachialis) და წელ-გავისა (pl. lumbosacralis). ეს წნულები კიდევ უფრო ძლიერ უვითარდება ხმელეთის ხერხემლიანებს, შესაბამისად, კიდურების მუსკულატურის ძლიერი დიფერენცირებისა, რაც, თავისი მხრით, განპირობებულია კიდურის ფუნქციის უაღრესი გაძლიერებით. ხმელეთის ხერხემლიანებში მხრის წნულს გამოეყოფა კისრის წნული (plexus cervicalis), რომელთანაც ენისქვეშა ნერვიცაა დაკავშირებული. შემდეგ კი წელ-გავის წნულიც დიფერენცირდება: წელის, გავის, სასირცხო და კუდუსუნის წნულებად (pl. lumbalis, pl. sacralis, pl. pudendus, pl. coccygis). წნულებში შემავალი ნერვების რიცხვი დამოკიდებულია იმ მეტამერების რიცხვზე, რომლებიც კიდურს შეადგენენ. კერძოდ, თევზებში იგი ძლიერ ცვალებადია და ზოგჯერ ძალიან დიდი (მაგ., სკაროსები), ტეტრაპოდებს კი თითოეულ წნულში 3—7 ნერვი აქვთ ხოლმე. კიდურის კრანιο-კაუდალური მიმართულებით გადაადგილებისას, რასაც ადგილი ჰქონია, მაგალითად, ტეტრაპოდებში კისრის განვითარების დროს, ხდება შესაბამისი წნულის გადანაცვლება. თანაც, შინა ნერვები წნულის შემადგენლობიდან გამოდიან, სამაგიეროდ, უკან მყოფი ნერვების იგივე რაოდენობა იწყებს წნულის შექმნაში მონაწილეობას, რის შედეგადაც წნულში ნერვების რაოდენობა თითქმის უცვლელი რჩება.

ბევრად უფრო თვალსაჩინოა ცერებრალური ნერვების ევოლუციური ცვლილებები. ჩვენ ვიცით, რომ ცერებრალურ ნერვებს, მეტნაკლებად, იგივე შემადგენლობა აქვთ, რაც სპინალურ ნერვებს, იმ განსხვავებით, რომ თითოეული ცერებრალური ნერვი ან მარტო სპინალური ნერვის დორსალურ ფესვს შეესაბამება, ან მარტო ვენტრალურს. ჩვენ უკვე ვიცით, რომ იმ ცერებრალურ ნერვებში, რომლებიც ვენტრალურ სპინალურ ფესვებს შეესაბამებიან (III, IV, VI და XII), მარტო სომატურ-მოტორული ბოქკოები, ვისცერალურ-მოტორულ ბოქკოებს კი დორსალური ფესვების შესაბამისი ნერვები შეიცავენ (V, VII, IX, X). ამიტომაც ვენტრალური ნერვები, სწორედ, უმდაბლესი ხერხემლიანების სპინალურ ფესვებს შეესაბამებიან და არა უმაღლესებისას. ამრიგად, ცერებრალურ ნერვებს ეს ორი პრიმიტიული ნიშანი შერჩენილი-

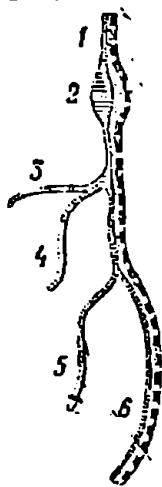
აქვთ თვით ძუძუმწოვრებამდე. მხოლოდ III და IV ნერვებს ძუძუმწოვრებში ემჩნევათ ვისცერალურ-მოტორული ბოქკოების შირვეა.

გარდა ამისა, ცერებრალურ ნერვებში აშკარადაა გამოხატული ფუნქციონალური კომპონენტების უთანაბრო განვითარება. სახელდობრ, აქ უძლიერესადაა განვითარებული მგრძნობიარე კომპონენტები (როგორც სომატური, ისე ვისცერალური), რაც განპირობებულია თავზე გრძნობათა ორგანოების კონცენტრაციით და ძლიერი განვითარებით. საკმაოდ ძლიერაა განვითარებული ვისცერალურ-მოტორული კომპონენტიც, რაც სალახუჩე აპარატის და ყბების მუსკულატურის პროგრესული განვითარების შედეგია. სომატურ-მოტორული ბოქკოები კი ძალიან სუსტადაა განვითარებული, თავში სომური მუსკულატურის ძლიერი რედუქციის შესაბამისად.

სპინალურსა და ცერებრალურ ნერვებს შორის განსხვავება ამ რაოდენობრივი ნიშნით (შემადგენელი კომპონენტების თანაფარდობით) არ აპოჩუება, და იგი ვლინდება ნერვების განლაგებაშიც. თუ ტანში სპინალური ნერვები მეტამერიულად აა განლაგებული, მუსკულატურის და ჩონჩხის სეგმენტაციის შესაბამისად, ასეთ წესიერებას თავში უშუალოდ ვერ აღმოვაჩენთ. შინც არის მრავალი ფაქტი, რომლებიც მეტყველებენ, რომ ცერებრალური ნერვებიც თავდაპირველად მეტამერიულნი იყვნენ და ეს მეტამერიულობა მათ დაკარგეს მეორეულად, თავის მუსკულატურისა და ჩონჩხის სეგმენტაციის დაკარგვასთან დაკავშირებით.

შერეული ცერებრალური ნერვები (V, VII, XI, X) უძაბლესი ხერხემლიანების დორსალური სპინალური ფესვების მსგავსად, აშკარად შეიცავდა ყველა ფუნქციონალურ კომპონენტს, სომატომოტორულის გარდა. თანაც, მათი სომატოსენსორული ბოქკოები ინერვირებდნენ კანის რეცეპტორებს, ვისცეროსენსორული და ვისცერომოტორული ბოქკოები კი — სალახუჩებს. თითოეული სალახუჩე ტოტი იძლეოდა კიდევ სამ ტოტს: ვისცეროსენსორულ ხახის ტოტს (*ramus pharyngeus*), ვისცეროსენსორულ სალახუჩე ტოტს (*ramus praetrematicus*) და ვისცეროსენსორულ-ვისცერომოტორულ სალახუჩე ტოტს (*ramus posttrematicus*) ევოლუციის პროცესში ასეთი ჰომოდინამიურობა დაარღვა შესაბამისი საინერვაციო არეების ცვლილებების გამო. ძაბუდევად ამისა, ასეთი ტიპური აგებულების ნიშნები შეიძლება ვიპოვოთ თითქმის ყველა ნერვში, რომელიც დორსალურ სპინალურ ფესვებს შეესაბამებიან და, ამრიგად, პირვანდელ სალახუჩე ნერვებს წარმოადგენენ. ტიპური აგებულება ყველაზე უფრო შერჩენია იმ ნერვებს, რომლებიც წყლის ხერხემ-

ლიანებში სალახუჩე ნერვებად დარჩენილან, ე. ი. ცთომილსა და ენახახის ნერვს. ისინი სამივე ტოტს შეეცავენ (ენახახის ნერვის ხახის ტოტს სახის ტოტი ჰქვია). ამ ნერვების სომატოსენსორული ბოკკოები გვერდითი ხახის სისტემის ჩამოყალიბებასთან დაკავშირებით გაერთიანებულან და მთავარ ლატერალურ ნერვად (*n. lateralis posterior*) გამოყოფილან. უნდა ითქვას,



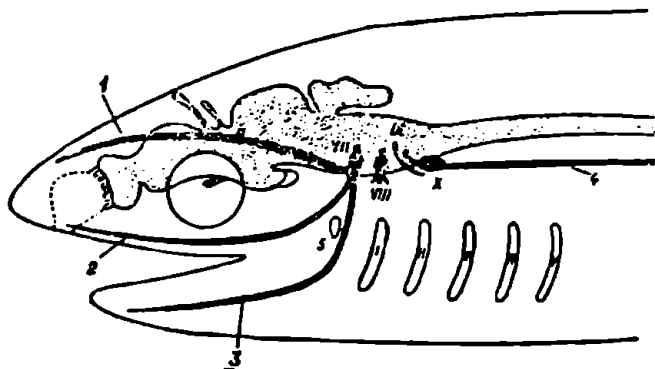
სურ. 140. სალახუჩე ნერვის ტოტიური სქემა

1. ფესვი, 2. კვანძი,
3. ხახის ტოტი, 4. შიგნითა ლაყურწინა ტოტი,
5. ლაყურწინა ტოტი,
6. ლაყურწინა ტოტი

რომ ლატერალური ნერვი მარტო ცთომილი ნერვის დერივატი არ უნდა იყოს. იგი, როგორც ჩანს, რთული კოლექტორია, რომელშიც შედიან სპეციალიზებული ნერვული ბოკკოები სპინალური ნერვებიდანაც: სალამურის ლარეაში (*Alimocoetes*) აღწერილია უკანა ლატერალური ნერვის სპინალურ ნერვებთან დამაკავშირებელი ტოტების არსებობა, ეს კი მხოლოდ აღნიშნული თვალსაზრისით შეიძლება გავიგოთ. ამავე დროს, ცთომილი ნერვი შეიცავს იმდენ სალახუჩე ტოტს (სამივეს), რამდენი ლაყურიც აქვს ცხოველს, ერთის გამოკლებით (პირველ ლაყურს ენახახის ნერვი ინერვირებს). ამავე სქემითაა აგებული წყლის ხერხემლიანთა ხახის ნერვიც. მისი ტოტი (*ramus palatinus*) ისევ ხახის ტოტს შეესაბამება. სელაქიებს გააჩნიათ პატარა ლაყურწინა ტოტიც, რომელიც სპირაკულუმის წინა კედელს ინერვირებს. დანარჩენ ცხოველებს იგი გამქრალი აქვია. მისი შერეული ჰიომანდიბულარული ტოტიც (*r. hyomandibularis*), რომელიც ინერვირებს სპირაკულუმის უკანა კედელს,

ჰიომანდიბულარული მიდამოს კანსა და კუნთებს, პირის ლორწოვან ვარსს და ენას, აშკარად ლაყურწინა ტოტია. ამრიგად, ხახის ნერვი ჰიოიდური ლაყურის და მისგან წარმოშობილი სპირაკულუმის ბრანქიალური ნერვია. მისა სომატოსენსორული ბოკკოებიც, ლატერალური სისტემის პროგრესულ განვითარებასთან ერთად, გამოცალკევდნენ წინა ლატერალური ნერვის (*n. lateralis anterior*) სახით, რომელიც თავის ლატერალური ახხების შესაბამისად იძლევა სამ ტოტს: თვალბუდის ზედაპირულ ნერვს (*n. ophthalmicus superficialis*), ლოყის ტოტს (*n. buccalis*) და ქვედა ყბის გარეთა ტოტს (*n. mandibularis externus*). ამავე დროს, ყურის პროგრესულ განვითარებასთან დაკავშირებით, ამავე ნერვის

სომატოსენსორული ბოქკოები, როგორც ჩანს, განვითარდნენ დამოუკიდებელ სმენა-წონასწორობის (VIII) ნერვად. ხმელეთის ხერხემლიანებში ამ ნერვების კიდევ უფრო მნიშვნელოვანი შეცვლა მოხდა. ლატერალურ სისტემასთან დაკავშირებული სომატოსენსორული ბოქკოები სრულიად გაქრნენ და ვისცეროსენსორული ბოქკოები სპეციალურ საგემოვნო ტოტებად იქცნენ. სახის ნერვში პროგრესულად მოტორული კომპონენტი განვითარდა (განსაკუთრებით ძუძუმწოვრებში, სადაც პროგრესულადვე განვითარდა სახის მუსკულატურა). ტიპური ბრანქიალური ნერვის სქემამდე შეიძლება დაიყვანოთ საკუთრივ სამწვერა ნერვიც (V²). მისი ზედაყბის ტოტი (n. maxillaris) ხახის ტოტს შეესაბამება. ლაუჩწინა ტოტი აქ უკვე ყველა ხერხემლიანებს გაქრობიათ. ქვედაყბის ტოტი კი (n. mandibularis internus) ლაუჩუქანა ტოტის ჰომოლოგია. მაგრამ ევოლუციური ცვლილება აქ უფრო

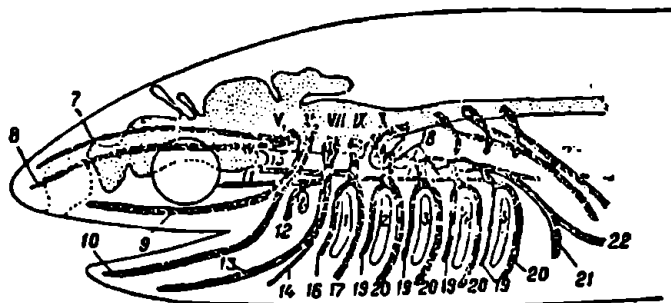


სურ. 141. ოქტავრ ლატერალური სისტემის ნერვები

- 1—V. სალაყჩე ნაპრალეები; VII, VIII, IX, X. ცერებრალური ნერვები, 1. თვალბუდის ზედაპირული ნერვი, 2. ლოყის ნერვი, 3. ქვედაყბის გარეთა ნერვი, 4. ლატერალური ხახის ნერვი, 5. სპირაკულუმი

შეტია. სამწვერა ნერვში პროგრესულად განვითარებულა სომატოსენსორული კომპონენტი, რომელიც, თანაც, ცალკე ნერვად აბ გამოყოფილა. ვისცეროსენსორული კომპონენტი ძლიერ დაკნინებულა და სულაც გამქრალა, თუმცა ზოგი ცნობით გემოვნების ბოქკოებს სამწვერა ნერვი ძუძუმწოვრებშიც და თვით ადამიანშიც შეიცავს. ყბების მუსკულატურის მძლავრი განვითარების გამო პროგრესულად განვითარდა ვისცერომოტორული კომპონენტიც. ამრიგად, უთუოდ შეიძლება დავასკვნათ, რომ სამწვერა ნერვიც ოდესღაც ტიპური ბრანქიალური ნერვი იყო და ინერვირებდა მანდიბულა-

რულ სალავუჩე ნაპრალს, რომლისაგანაც შემდეგ პირის ნაპრალი და ყბები ჩამოყალიბდნენ. უფრო მეტიც: როგორც ჩანს, ასეთსავე სალავუჩე ნერვს წარმოადგენდა ღრმა ნერვიც (V¹), რომელიც შემდეგ სამწვერა ნერვს შეუერთდა. კერძოდ, იგი პრემანდიბულარული სალავუჩე ნაპრალის ნერვად უნდა განვიხილოთ. ოსტრაქოდერმების ცერებრალური ნერვების აღდგენისას გამოირკვა, რომ ეს ნერვიც სამ ტოტს იძლეოდა. ევოლუციის პროცესში იგი კიდევ უფრო მეტად შეიცვალა: მან დაკარგა ყველა კომპონენტი, ამატოსენსორულს გარდა. ზოგი ცნობით, ამ ნერვის ლავუჩუკანა



სურ. 142. ვისცერალური ცერებრალური ნერვები

VI¹, V¹, VII, IX, X ცერებრალური ნერვები, 1—5. სალავუჩე ნაპრალეები, 6. სპირაკულუმი, 7. სამწვერა ნერვის თვალბუდის ზედაპირული ტოტი, 8. მისივე თვალბუდის ღრმა ტოტი, 9. მისივე ზედაყბის ტოტი, 10. მისივე ქვედაყბის ტოტი, 11. სახის ნერვის სახის ტოტი, 12. მისივე ლავუჩწინა ტოტი, 13. მისივე ქვედაყბის შიგნითა ტოტი, 14. მისივე ენისქვეშა ტოტი, 15. ვნახახის ნერვის სახის ტოტი, 16. მისივე ლავუჩწინა ტოტი, 17. მისივე ლავუჩუკანა ტოტი, 18. ცოთმილი ნერვის ხახის ტოტები, 19. მისივე ლავუჩწინა ტოტები, 20. მისივე ლავუჩუკანა ტოტები, 21. მისივე გულის ტოტი, 22. მისივე ნაწლავის ტოტი.

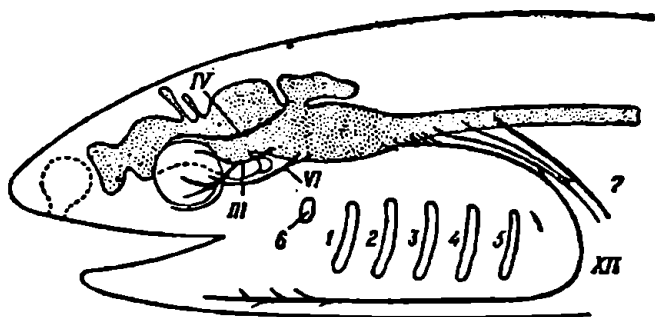
შერეული ტოტი სამწვერა ნერვს შეუერთდა. ამრიგად, დორსალური ცერებრალური ნერვების ევოლუციაში მეტამერიულობის თანდათანობრივი დაკარგვა მოხდა. თანაც, ეს მოვლენა სულ უფრო იშვიათებს კაუდოროსტრალური მიმართულებით. ბრანქიალური ნერვების ყველა ეს ცვლილება სავსებით ერთანბნება მთელი ბრანქიალური აპარატის ცვლილებებს, რომლებიც ჩვენ უკვე განხილული გვაქვს ზემოთ: პრემანდიბულარული ნაპრალეების სრულ რედუქციას და მანდიბულარული და პიოიდური ნაპრალის გარდაქმნას პირისა და ყბის აპარატად.

ემბრიონალური განვითარების დროს, ვენტრალური ცენტრალური ნერვები (III, IV, VI და XII) თავის გარკვეულ მიოტომებს უკავშირდებიან. თვალის მოტორული ნერვები პრიოტიკული სომიტების სეგმენტური ნერვებია, კეფის ნერვები კი მეტაოტიკური სომიტებისა. ამრიგად, მაჩოძრავებელ ნერვებში (ანუ ვენტრალურ ფესვებში) მეტამერია დარღვეულია მარტოოდენ ცალკეული ფესვების ნაწილობრივი გადაადგილებითა და შეერთებით, ან ზოგი ფესვების რედუქციით (განმზიდავსა და ენისქვეშა ნერვის ფესვებს შორის, მეტაოტიკური მიოტომების რედუქციის შესაბამისად). თავს წესიერი სეგმენტური აგებულება რომ ჰქონოდა, ყოველი ვენტრალური ფესვი შესაბამისი უნდა ყოფილიყო ცალკეული დორსალური ფესვისა (ვისცერალური ნერვისა). რაკი თავში მეტამერია დაკარგულა, არც ამ ნერვების ზუსტი შესაბამისობა შემორჩენილა, მაგრამ მისი სავარაუდო სახით აღდგენა მაინც შეიძლება. როგორც ჩანს, თავის სომიტების მიოტომების, ნერვების და ბრანქიალური ნაპრალების შესაბამისობა (ზოგიერთი გამარტივებით) ასეთია:

სომიტი	ცენტრალური ფესვი (მოტორული ნერვი)	დორსალური ფესვი (შერეული ნერვი)	ვისცერალური ნაპრალი	
ალური პარაოტიკური მეტაოტიკური	I	n. oculomotorius	n. profundus	პრემანდიბულარული
	II	n. trochlearis	n. trigemini	მანდიბულარული
	III	n. abducens	n. facialis	ჭიოიდური (სპირაკულუმი)
	IV	(რედუცირებულია)	n. glossopharyngeus	I ბრანქიალური
	V	"—"	n. vagus	II "—"
	VI	"—"	"—"	III "—"
	VII	"—"	"—"	IV "—"
	VIII	"—"	"—"	V "—"
	IX	"—"	"—"	VI "—"

ცთომილი ნერვი, რომელსაც უზარმაზარი საინერვაციო არე აქვს, რთული ნერვია. ეს მისი განვითარებიდანაც ჩანს: როგორც ვიცით, ვისცერალური ნერვების კვანძების ჩამოყალიბებაში მონაწილეობენ ეპიბრანქიალური პლაკოდები და ცთომილი ნერვის კვანძი იქმნება ხოლმე რამდენიმე პლაკოდის მასალიდან (მეორე სალახუჩე ნაპრალის პლაკოდიდან მოყოლებით უკანისკენ). ზოგჯერ ამ მასალიდან ერთი კი არა, რამდენიმე კვანძი ვითარდება, რომლებიც ცთომილი ნერვის ლეროში იმყოფებიან (ციკლოსტომები), ან ამ ნერვის ყოველი სალახუჩე ტოტის ფუძეში

არიან განწყობილი (სკაროსები). ამრიგად, ცთომილ ნერვს აშკარად პოლიმერული ბუნება აქვს: იგი წარმოადგენს კოლექტორს, შემდგარს ერთი ან ორი სრული დორსალური ფესვისგან და რამდენიმე მომდევნო ნერვის ვისცერალური კომპონენტებისაგან. თავის უკანასკნელ (კეფის) მეტამერებში, ენისქვეშა ნერვის შემადგენლობაში შემავალ ვენტრალურ ფესვებთან ერთად, აღინიშნება რუდიმენტული, კვანძებიანი დორსალური ფესვებიც, რაც იმის მაჩვენებელია, რომ ეს დორსალური ფესვები ცთომილი ნერვის შემადგენლობაში მთლიანად არ შესულან. ცთომილი ნერვის განვითარება მოწმობს, რომ ეს ტიპიური ცერებრალური ნერვი თანდათან განიერყო და მოიცვა არა მარტო მთელი ვისცერალური აპარატი, არამედ შინაგანი ორგანოების უმეტესობაც.



სურ. 143. მორტარული ცერებრალური ნერვები

III. თვალის მამოძრავებელი ნერვი, IV. კალის ნერვი, VI. განზიდავი ნერვი, XII. ენისქვეშა ნერვი, 1—5. სალაყურე ნაპრალები, 6. სპირაკულუმი, 7. კისერ-მზრის წნული.

ენისქვეშა ნერვის ევოლუციაში საპირისპირო სურათს ვხედავთ: იგი შეიქმნა ტიპიური სპინალური ნერვებისაგან და შემდეგ გადაადგრილდა თავში, რაც, როგორც ჩანს, დაკავშირებულია ტანის ხარჯზე თავის გადიდებასთან და ტანის წინა ნაწილის ცეფალიზაციასთან.

ამავე დროს ვისცერალური ნერვების ევოლუციაში დიდი როლი შეასრულა გემოვნების ფუნქციამ. ყველა ეს ნერვები შეიცავენ შეტნაქლებ ბოჭკოებს, რომლებიც გემოვნების ორგანოების (გემოვნების კვირტების) გალიზიანებით წარმოქმნილი იმპულსების გატარებას ემსახურება. გემოვნების ფუნქციისათვის დიდი მნიშვნელობა აქვს სახის ნერვს, კერძოდ, მის ქვედაყბის შიგნითა ტოტს (n. mandibularis internus VII), რომლის ჰომოლოგი ხმელეთის ხერხემლიანებში არის ეგრეთ წოდებული დაფის სიმი

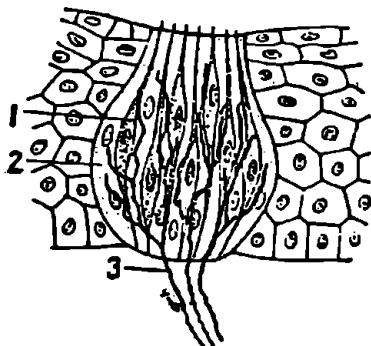
(chorda tympani). ამასთანავე, იმ თევზებში, რომლებიც მღვრიე, შამბნარიან წყლებში ბინადრობენ და რომელთაც გემოვნების კვირტები მთელი ტანის ზედაპირზე აქვთ მიმოზნეული, სახის ნერვის სპეციალური ტოტები თითქმის მთელი სხეულის კანში იტოტებიან. გემოვნების ფუნქციას ემსახურებიან ენახახის ნერვის სენსორული ბოქოები, რომლებიც ხმელეთის ხერხემლიანებში ქმნიან მათს მთავარ საგემოვნო ნერვს (*n. lingualis XI*) და ცთომილი ნერვის ასეთივე ბოქოები. იმისათვის, რომ გავიგოთ, თუ რა როლი შეასრულა გემოვნების ფუნქციამ ცერებრალური ნერვების და, საერთოდ, ხერხემლიანების ნერვული სისტემის ევოლუციაში, ძალიან მოკლედ მიიხსნება, უნდა შევხებოთ თვით ამ ფუნქციის ევოლუციას.

გემოს გრძობა და ამ გრძობის აღმქმელი ორგანოები გააჩნია ყველა ხერხემლიანს. მაგრამ გემოს შეგრძნების მნიშვნელობა ხერხემლიანების ევოლუციის ყველა ეტაპზე ერთნაირი არაა. წყლის ხერხემლიანებში გემოვნების ორგანოების დანიშნულება ძირითადად გამოიხატება სასუნთქავად წყლის ვარჯისობის განსაზღვრით. ამრიგად, წყლის ხერხემლიანები გემოვნების რეცეპტორებით ახდენენ გარეგანი გარემოს აპრობაციას სასუნთქავი ფუნქციის თვალსაზრისით. გემოვნების ფუნქციის ის დანიშნულება, რომელიც მას გააჩნია უმაღლეს ხერხემლიანებში, ე. ი. პირში მოხვედრილი საკვების ვარჯისობის გამორკვევა, წყლის ხერხემლიანებში მარტოდენ დამატებითაა. მართლაც, სალამურების ლარვეებს (*Amphicoetes*) გემოვნების კვირტები თავდაპირველად უჩნდებათ სალამურე პარკების ლორწოვან გარსში და მხოლოდ შემდეგ—ხახაში. სრულასაკოვან მდგომარეობაში კი სალამურებს ეს რეცეპტორები კანის მთელ ზედაპირზე გააჩნიათ.

სელაქციებს გემოვნების ორგანოების ლოკალიზაცია შეზღუდული აქვთ ხახითა და პირის ღრუთი, რაც, ალბათ, აიხსნება იმით, რომ ეს ცხოველები ცხოვრობენ კონსტანტური შედგენილობის წყალში (ზღვის გაშლილი სივრცეები), სადაც წყლის შემადგენლობაში ცვლილება შედარებით ნაკლებ კონტროლს მოითხოვს. ამრიგად, ვისცერალური ნერვების როგორც მოტორული, ისე სენსორული კომპონენტების პირველადი დანიშნულებაა სუნთქვითი ფუნქციის მომსახურება: მოტორული კომპონენტები ინერვირებენ ბრანქიალურ მუსკულატურას, სენსორული კომპონენტები კი—ბრანქიალურ აპარატთან შეტნაკლებად დაკავშირებულ გემოვნების რეცეპტორებს, რომლებიც წყლის სასუნთქავად ვარჯისობის აპრობაციას ახდენენ. როდესაც ხერხემლიანები ხმელეთზე გამოვიდნენ, გემოვნების აპარატს ეს მნიშვნელობა დაეკარგა. მისი მეორე.

ფუნქცია კი (საქმლის ვარგისობის გამოარკვევა), რომელსაც წყალში მხოლოდ დამატებითი მნიშვნელობა ჰქონდა — პროგრესულად ვითარდება.

მიუხედავად ასეთი ფუნქციონალური განსხვავებისა, გემოვნებითი სისტემა, ძირითადად, მსგავსი რჩება. მისი რეცეპტორული ნაწილი (გემოვნების კვირტები), რომლებიც, როგორც ჩანს, ენტოდერმიდან ვითარდებიან, ერთი ტიპითაა აგებული. ისინი წარმოადგენენ უჯრედების ჯგუფებს, რომელთა ნაწილი მაღალი საყრდენი უჯრედებია, ნაწილი კი — ასეთივე მაღალი, ზედაპირისკენ ვიწრო მორჩად გაზიდული რეცეპტორული უჯრედები. რეცეპტორული უჯრედების ბაზალურ ნაწილს ეხვევიან შესაბამისი ნერვების (სახის ნერვის, ენახახის ნერვის, წყლის ხერხემლიანების ცთომილი ნერვისა და ზოგი ცნობით, სამწვერა ნერვის) ტერმინალური ტოტები. გალიზიანებით წამოქმნილი იმპულსები ამ ნერვებით მათს სენსორულ ბირთვებს აღწევენ მოგრძო ტვინში. ამ ბირთვებიდან იმპულსი გადაეცემა მათს შემაერთებელ სოლიტარულ კონას (*fasciculus solitarius*):



სურ. 144. გემოვნების კვირტის კრილი

1. რეცეპტორული უჯრედი, 2. საყრდენი უჯრედი, 3. ნერვის ტოტი.

უმდაბლეს ხერხემლიანებში ამ კონით გემოვნებითი იმპულსები გადაეცემა მოგრძო ტვინის მოტორულ ბირთვებს, წინა სპინალურ ბირთვებს და უმაღლეს საგემოვნო ცენტრებსაც. ამნიონიან ცხოველებში ისინი უკვე მედიალური ლემნისკით მიიმართებიან ტემენტუმში, ჰიპოთალამუსში და ვენტრალურ თალამუსში (სუბთალამუსში). ძუძუმწოვრებში საგემოვნო სისტემა რთულდება თალამუსიდან ქერქში მიმავალი გზის წარმოქმნით. გემოვნების ცენტრების ლოკალიზაცია ქერქში საბოლოოდ არაა

დადგენილი: ყველაზე უფრო სარწმუნოდ ითვლება მათი ყოფნა ქერქის ოპერკულარულ მიდამოში.

სუნთქვის ფუნქცია ერთ-ერთი შემადგენელი კომპონენტია იმ სისტემისა, რომელიც განაპირობებს ორგანიზმის შინაგანი გარემოს სტანდარტულობას. ამ სისტემასვე ეკუთვნის მონელების ფუნქცია, ცირკულაციის ფუნქცია, ოსმორეგულაციის ფუნქცია და, ჰომოიოთერმულ ცხოველებში, თერმორეგულაციის ფუნქცია. ხერხემლიანთა ევოლუციის პროცესში წარმოიშვა ყველა ამ ფუნქ-

ციების გამაერთიანებელი მარეგულირებელი ნერვული ცენტრის შექმნის აუცილებლობა. ეს განხორციელდა კიდევ ერთი ცენტრის სისტემის ჩამოყალიბებით. ცენტრული ნერვი, რომელიც მანამდე ჩვეულებრივი ვისცერალური ნერვი იყო, განკუთვნილი სალაცუჩე აპარატის გარკვეული ნაწილის საინერვაციოდ, როგორც ვნახეთ, განიერყო შიგნეულობაში და უალრესად პროგრესულად განვითარდა. ვაგალური სისტემის ევოლუცია ამით არ იზღუდება: ვითარდება სპეციალური აპარატი, რომელიც აერთიანებს ყველა ვისცერალური ცერებრალური ნერვების მოქმედებას. ეს აპარატია სოლიტარული კონა (*fasciculus solitarius*). ყველა ამ გარდაქმნებში და, ამრიგად, პირველყოვლისა, ვაგალური სისტემის ჩამოყალიბებამ, როგორც ჩანს, ძალიან დიდი როლი შეასრულეს ტანის ტვინის წინა ნაწილის გარდაქმნაში თავის ტვინის უძველეს ნაწილად, სახელდობრ, მოგრძო ტვინად.

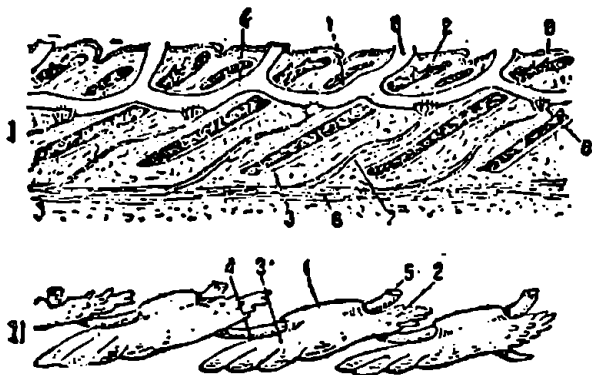
მნიშვნელოვან ევოლუციურ ცვლილებებს განიცდის სიმპათიკური ნერვული სისტემაც. ეს ცვლილებები, უმთავრესად, მისი კონცენტრაციით გამოიხატება, რაც, საერთოდ, ნერვული სისტემის ევოლუციის დამახასიათებელია. ჩვენ უკვე აღვნიშნეთ, რომ ციკლოსტომებში, სელაქიებში და უმაღლეს თევზებში სიმპათიკური კვანძები ჯერ კიდევ უჯრედების განცალკევებული ჯგუფების მეტამერიულ მწკრივს ქმნიან და რომ ისინი მხოლოდ შემაერთებელი ტოტებით უკავშირდებიან ტანის ტვინის სისტემას. ყბიან ხერხემლიანებში, განსაკუთრებით, სრულძელოვანი თევზებიდან და ამფიბიებიდან, იწყება განცალკევებული განგლიონების დაკავშირება კონექტივებით და, ამის შედეგად წარმოიქმნება ერთიანი სიმპათიკური ღერო (*truncus sympathicus*), რომელიც წყლის ხერხემლიანებსა და კუდიან ამფიბიებში კულშიაც გრძელდება.

§ 42. მატავოლატერალური სისტემის ანალიზატორების განვითარება, აგვარება და ევოლუცია

რეცეპტორების ოქტავოლატერალური სისტემა მოიცავს შიგნითა ყურს ანუ აპკოვან ლაბირინთს, რომელიც, ყველა ხერხემლიანს გააჩნია და მხოლოდ წყლის ხერხემლიანთათვის დამახასიათებელ ლატერალური ანუ გვერდითი ხაზის სისტემის რეცეპტორებს. ოქტავოლატერალური სისტემის რეცეპტორები თუმცა განსხვავებულ ფუნქციებს ასრულებენ, წარმოშობითაც და განვითარებითაც ძალიან ახლოს დგანან ერთიმეორესთან.

თავის გვერდითს ზედაპირზე, სალაცუჩე ნაპრალების ზემოთ, ვითარდება ექტოდერმის გასქელებები, რომელთაც დორსოლატერალური პლაკოდები ჰქვიათ. წყლის ხერხემლიანებში და ამფიბიებში ეს პლაკოდა საკმაოდ დიდია და, თანაც, ხშირად სამ ნაწილადაა გაყოფილი: წინა და უკანა მოზრდილია, შუა კი — პატარა. ხმელეთის ხერხემლიანებს მხოლოდ ეს შუა უბანი გააჩნიათ და მას ყურის პლაკოდას უწოდებენ.

პლაკოდის წინა უბნიდან ძვლოვან თევზებს (ჯერ გასწვრივი ზოლების, შემდეგ ლარების და ბოლოს დახშული მილების წარმოქმნით) უვითარდებათ ლატერალური სისტემის თავის არხები (*canalis supraorbitalis*, *c. infraorbitalis* და *c. hyomanlibularis*), უკანა უბნიდან კი — მთელი ტანის გასწვრივ — ლატერალური ანუ გვერდითი ხაზი (*linea lateralis*). ციკლოსტომებს, ამფიბიების ლარებს, ბევრ ხრტილოვან თევზს ლატერალური სისტემის განცალკევებული უბნები ან ღია ლარები აქვთ.



სურ. 145. სრულძვლოვანი თევზის ლატერალური სისტემის არხის აგებულება

I. გასწვრივი კრილი, II. სტერეოგრამა.

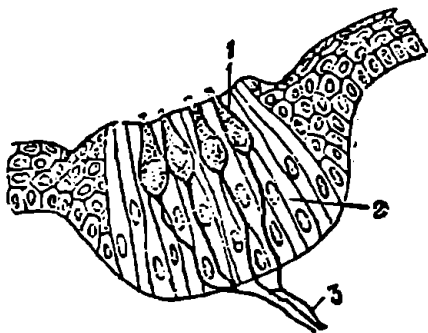
1. ქიციის ცენტრალური უბანი, 2. მისი უკანა უბანი, 3. მისი წინა უბანი, 4. გვერდითი ხაზის არხი, 5. მისი გარეთა ხერხელები, 6. ლატერალური ნერვი, 7. მისი ტოტები, 8. რეცეპტორი, 9. ეპიდერმისი.

ლატერალური სისტემის ორგანოებში განსაზღვრული შუალედებით წარმოიქმნება რეცეპტორული ეპითელი. იგი შემდგარია მაღალი საყრდენი უჯრედებისა და მსხლისებრი მგრძობიარე, ბეწვებიანი უჯრედებისაგან. მათს ფუჟიზე ბოლოვდებიან ნერვები: თავზე — სახის ნერვის ტოტი (*n. lateralis anterior*), ტანზე ცთომილი ნერვისა (*n. lateralis posterior*).

ლატერალური სისტემის ორგანოები აღიქვამენ წყლის სუსტ მოძრაობებს და დაბალი სიხშირის ვიბრაციებს. ცხოველი ამ რეცეპტორით აღიქვამს წყლის დენების წნევის განსხვავებებს თავისი სხეულის სხვადასხვა ნაწილში. ეს მას აძლევს ორიენტაციის საშუალებას არა მარტო წყლის მდინარების მიმართულებისა და სიჩქარის მიმართ, არამედ თავისივე სხეულის ნომარობის მიმართაც. ამასთან, იგი აღიქვამს იმ ტალღებს, რომლებიც აირეკლებიან წყალში მყოფი სივთა საგნებისაგან. ამას წყლის ხერხემლიანთათვის, რომელთაც სპენა უკიდურესად სუსტი აქვთ, ძალიან დიდი მნიშვნელობა აქვს.

ყურის პლაკოდიდან ყველა ხერხემლიანს შეიგნითა ყური, ანუ აპკოვანი ლაბირინთი უფითარდებათ. ყურის პლაკოდა იწყებს. თანდათან

ჩაზნექას და იქვეა ჯერ ფოსოდ და შემდეგ ყურის ბუშტუკად, რომელიც მხოლოდ ვიწრო მილით უკავშირდება გარემოს. უკრო გვიან ეს ვიწრო მილი ისპობა და ბუშტუკი სრულიად გამოეყოფა კანის ექტოდერმას (ზეიგენებსა და ქიმერებს ეს კავშირი გარემოსთან შენარჩუნებული აქვთ ბოლომდე). შემდეგ ყურის ბუშტუკი შუაზე შევიწროებული ხდება და იყოფა ორ ნაწილად, რომელთაც ზედა



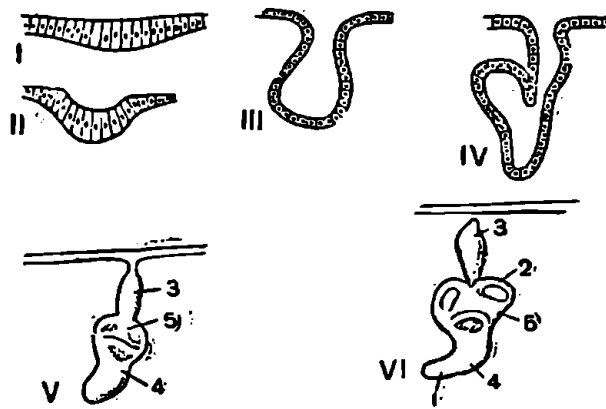
სურ. 146. ლატერალური სისტემის რეცეპტორი

1. რეცეპტორული უჯრედები,
2. საყრდენი უჯრედები, 3. ნერვის ტოტი

ნაწილი (pars superior) და ქვედა ნაწილი (p. inferior) ჰქვია. ეს ორი გაფართოებული ნაწილი ერთად იძლევა ლაბირინთის იმ ნაწილს, რომელსაც კარიბჭე ანუ ვესტიბულუმი (vestibulum) ეწოდება. ზედა ნაწილი ფართოვდება, თანდათან ოვალური ხდება და იწოდება ოვალურ პარკად ანუ ტიკად (utricle), ქვედა ნაწილი კი—მრგვალ პარკად ანუ პარკუქად (sacculus). მათი შემაერთებული ვიწრო ყელი იწოდება ტიკ-პარკუქის სადინრად (canalis utriculo-saccularis). მიქსინებში კარიბჭე მთლიანია და არაა დიფერენცირებული პარკუქად და ტიკად. ოვალურ პარკზე (ტიკზე), შემაერთებული სადინრის ახლოს, იმყოფება ყრუ გამონაზარდი, რომელიც ნაშთია იმ ყელისა, რომლითაც ყურის ბუშტუკი უკავშირდებოდა კანს. ეს გამონაზარდი იქცევა ენდოლიმფურ სადინრად (canalis endolymphaticus). იგი ბოლომდე გაფარ-

თოვებულია ენდოლიმფურ ჯიბედ (recessus endolymphaticus). ეს გაფართოება ზოგჯერ ქმნის უაღრესად ძლიერ განვითარებულ გამონაზარდებს, რომლებიც ვრცელდებიან მოგოდო ტვინის მიდამოში (პროტოპტერუსი), საერთოდ, თავის ტვინის მიდამოში (ამფიბიები), ზურგის ტვინის გასწვრივაც კი (უკულო ამფიბიები). ეს გამონაზარდები ვებერისეული აპარატის მქონე თევზებში (ლოქოსებრნი, კობრისებრნი და სხვა) ამ აპარატის ძელებთან დაკავშირებულ რთულ სისტემას ქმნიან. როგორც ზემოთ ითქვა, სელაქიებსა და ქიმერებში ენდოლიმფური სადინარი არაა დაბშული და იხსნება გარეთ, რაც კიდევ ერთხელ მოწიბობს, რომ ყური ოდესღაც, გვერდითი ხაზის ორგანოების შესავსად, კანისეული რეცეპტორი იყო.

განვითარების გარკვეულ საფეხურზე მომავალ ტიკს უვითარდება ნახევარკალოვანი არხები (canales semicirculares).

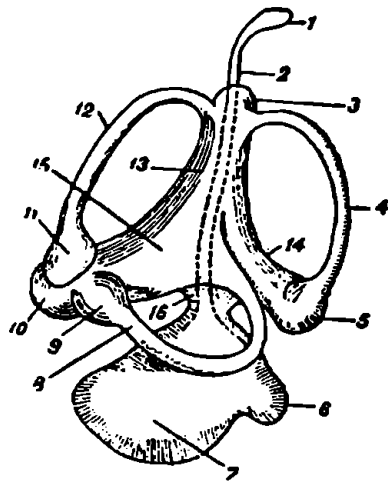


სურ. 147. აპკოვანი ლაბირინთის განვითარება
 I. ყურის პლაკოდა, II. ყურის ფოსო, III და IV. ყურის ბუშტუკი, V და VI. ლაბირინთის დიფერენცირება.
 1. ლოკოკინის ნასახი, 2. ნახევარკალური არხები, 3. ენდოლიმფური სადინარი, 4. მრგვალი პარკი, 5. ოვალური პარკი.

თითოეულ არხს ერთ ბოლოზე გაფართოება აქვს, რომელსაც ამპულა (ampulla) ჰქვია. მიქსინებს გააჩნიათ მხოლოდ ერთი ნახევარკალოვანი არხი, მიზონებს—ორი: ერთი ვერტიკალური და ერთი ჰორიზონტალური. ყველა დანარჩენ ხერხეწლიანთ კი სამი ნახევარკალოვანი არხი აქვს, განლაგებული სამ ურთიერთპერპენდიკულარულ სიბრტყეში: საგიტალური და ფრონტალური ვერტიკალური არხებში და ერთივე ჰორიზონტალური. ფრონტალური (გარე-

თა) და საგიტალური (წინა) არხის ამბულები შეერთებულია და ქმნიან სინუსს (sinus utriculi).

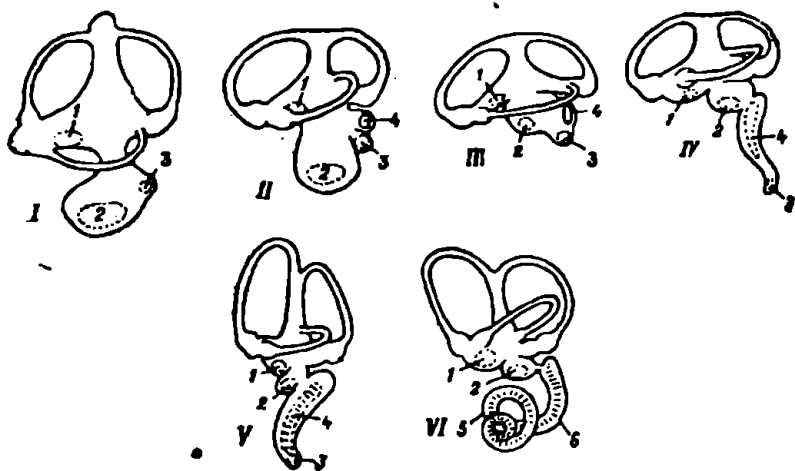
კარიბჭის მეორე, ქვედა ნაწილს, რომელიც საბოლოოდ მრგვალ პარკად იქცევა, ქვედა მხარეზე უვითარდება გამონაზარდი. იგი არ გააჩნიათ ქიშკრებს. ეს გამონაზარდი იწოდება ლაგენა (lagena). სხვადასხვა ცხოველს იგი მეტად ან ნაკლებად აქვს განვითარებული. ხმელეთის ხერხემლიანებში ლაგენა პროგრესულად ვითარდება: ხელიკებში იგი საკმაოდ მოზრდილ შვერილს წარმოადგენს, ნიანგებსა და ფრინველებში კი რამდენიმე კლაკნილს ქმნის კიდევ და ამიტომ ლოკოკინის არხად იწოდება (canalis cochlearis). თანაც, ფრინველებში ლოკოკინის არხისა და პარკუჭის შეერთების მიდამო შევიწროებულია შემაერთებელ არხად (canalis reuniens). თითქმის ასეთივეა კლოაკიანი ძუძუმწოვრების ლოკოკინის არხიც. ცოცხალშობ ძუძუმწოვრებში ლოკოკინის არხი უკვე ნამდვილ ლოკოკინად (cochlea) იქცევა: იგი ძლიერ დაგრძელებულია, ვიწროა და სპირალურად დახვეული (იგი ქმნის 1,5—5 ხვეულს). უნდა ითქვას, რომ ზოგი მკვლევარი ლაგენისა და ლოკოკინის ჰომოლოგიურობას უარყოფს. ძუძუმწოვრებში შემაერთებელი არხი (c. reuniens) კიდევ უფრო შევიწროებულია და, ამრიგად, ლოკოკინის ღრუ კიდევ უფრო მეტადაა იზოლირებული კარიბჭის ღრუსგან.



სურ. 148. უმდაბლესი ხერხემლიანის აქოვანი ლაბირინთი
 1. ენდოლიმფური ჯიბე, 2. ენდოლიმფური სადინარი, 3. ფვალური პარკის წვერო, 4. უკანა ნახევარკალური არხი, 5. მისი ამბულა, 6. ლაგენა, 7. მრგვალი პარკი, 8. ჰორიზონტალური ნახევარკალური არხი, 9. მისი ამბულა, 10. წინა სინუსი, 12. წინა ნახევარკალური არხი, 11. მისი ამბულა, 13. ზედა სინუსი, 14. უკანა სინუსი, 15. ოვალური პარკი, 16. კარიბჭის არხი.

ლაბირინთის კედელი აგებულია ერთ შრედ განლაგებული კუბური ეპითელური უჯრედებით, რომელთაც რეცეპტორული ფუნქცია არა აქვთ. რეცეპტორული უჯრედები განლაგებულნი არიან

მხოლოდ ლაბირინთის კედლის განსაზღვრულ უბნებზე. ეს მგრძნობიარე უბნები იმყოფებიან აპკოვანი ლაბირინთის ყველა განყოფილებაში: კარიბჭის პარკებში ისინი ქმნიან ეგრეთ წოდებულ ლაქებს ანუ ხალებს (maculae), ნახევარკალოვანი არხების ამპულებში—სავარცხლებს (cristae) და ლაგენაში—ღვრილებს (papillae). მგრძნობიარე ეპითელი ძალიან ჰგავს გვერდითი ხაზის ორგანოების რეცეპტორულ ეპითელს: იგი აგებულია საკმაოდ მაღალი ცილინდრული საყრდენი უჯრედებით, რომელთა შორის ჩართულია რეცეპტორული მსხლისებრი უჯრედები. ამ რეცეპტორულ უჯრედებს აპიკალურ ვიწრო ნაწილზე აქვთ ბეწვები, მიმართული ლაბირინთის ღრუში, მათი გამსხვილებული ბაზალური ნაწილი კი გარშემორტყმულია შესაბამისი ნერვული ტოტების უწვრილესი დაბოლოებებით. რეცეპტორულ ლაქებში რეცეპტორული ეპითელი გარკვეულ ფართობზეა გავრცელებული, სავარცხლებში კი იგი ვიწრო ზოლს ქმნის.



სურ. 149. აპკოვანი ლაბირინთი

I. ძელოვანი თევზი, II. ბაყაყი, III. კუ, IV. ნიანგი, V. ფრინველი.

VI. ძუძუმწოვარი.

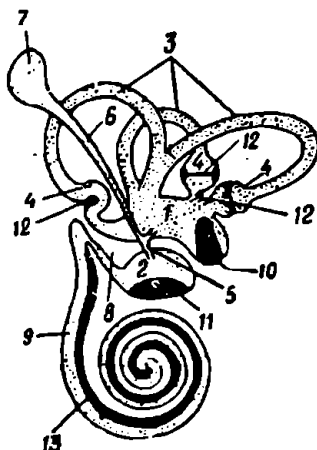
1. ოვალური პარკის რეცეპტორული ხალი, 2. მრგვალი პარკის რეცეპტორული ხალი, 3. ლაგენის რეცეპტორული ხალი,
4. ფუძის ღვრილი, 5. ლოკოკინა, 6. კორტის ორგანო.

კარიბჭის თითოეულ განყოფილებაში თითო მოზრდილი ლაქაა: ოვალური პარკის (macula utriculi) და მრგვალი პარკისა (macula sacculi). გარდა ამისა, ძუძუმწოვრებს ოვალურ პარკულში (ტიკში) განვითარებული აქვთ მომცრო დამატებითი ლაქა (macula neglecta). კოქლეარულ განყოფილებაში წყლის ხერხემლიანებს გააჩნიათ ლაგენის ღვრილი (papilla lagenae), რომელსაც უმრავლესობა თელის

საკუთრივ სასმენი აპარატის ჩანასახად. იგი პროგრესულად ვითარდება ხმელეთის ხერხემლიანებში. უკვე ამფიბიებში მას გამოეყოფა მეორე, ბაზალური დვრილი (*papilla basilaris*). ლოკოკინის არხის წარმოქმნასა და დაგრძელებასთან ერთად ბაზალური დვრილი იკიმება სივრძივ და იქცევა სასმენ ორგანოდ. ძუძუმწოვრებში იგი უაღრესად რთულდება და იქცევა კორტიკისეულ ორგანოდ, რომლის სტრუქტურას უფრო დაწვრილებით ქვემოთ განვიხილავთ. ლაგენის დვრილი კი თანდათან რედუცირდება (იგი კიდევ აქვს იხვისკარტას).

აპკოვანი ლაბირინთის მთელი რეცეპტორული სისტემა ინერვირდება მერვე (სტატო-აკუსტიკური) ცერებრალური ნერვით.

აპკოვანი ლაბირინთის მთელი ღრუ ამოვსებულია სეროზული სითხით, რომელსაც ენდოლიმფა ჰქვია. მასში ატივტივებულია კირის უწვრილესი კონკრეციები, რომელთაც ოტოკონიები ანუ სტატოკონიები ეწოდება. ხშირად (განსაკუთრებით უმდაბლეს ხერხემლიანებში) ოტოკონიები შეწყებულნი არიან ორგანული ნივთიერებებით და ქმნიან უფრო მსხვილ კენკებს — ოტოლითებს ანუ სტატოლითებს. მთელძლოვან და სრულძლოვან თევზებს თითო ოტოლითი აქვთ ტიკში, პარაკუქში და ლაგენაში. ხშირად ოტოლითები

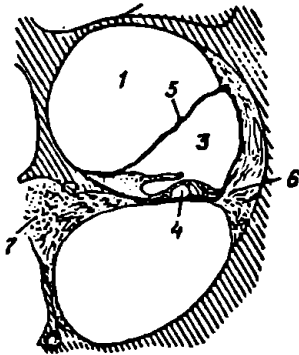


სურ. 150. ადამიანის აპკოვანი ლაბირინთი (გამაჯვებული რეცეპტორული უბნები)

1. ტიკი, 2. პარაკუქი, 3. ნახევარკალოვანი არხები, 4. ამბულეები, 5. ტიკ-პარაკუქის არხი, 6. ენდოლიმფური სადინარი, 7. ენდოლიმფური ჯიბე, 8. შემაერთებელი არხი, 9. ლოკოკინის არხი, 10. ტიკის ხალი, 11. პარაკუქის ხალი, 12. ამბულეების საფარცხლები, 13. კორტიკის ორგანო.

მიწყებულნი არიან მგრძნობიარე უჯრედების ბეწვებზე. ოტოკონიების და ოტოლითების მდებარეობის შეცვლა თავისა და მთელი სხეულის მდებარეობის შეცვლისას იწვევს მათს შეხებას რეცეპტორული უჯრედების ბეწვებთან, რაც განაპირობებს გაღიზიანებას და იმპულსის წარმოქმნას. აპკოვანი ლაბირინთი ყოველმხრივ გარშემორტყმულია ყურის კაფსულით. უმდაბლეს ხმელეთის ხერხემლიანებში ყურის კაფსულაში რჩება მხოლოდ ერთი ოვალური ხვრელი (*fenestra ovalis*), რომელზეც აპკია გადაკიმული

და რომელსაც ებჯინება სასმენი ჩხირი (columella). ქვეწარმავლებიდან უკვე ჩნდება მეორე — მრგვალი ხვრელი (fenestra rotunda), რაც შიგნითა ყურზე რხევების გადაცემას საგრძნობლად ასრულებს. აქოვანი ლაბირინთი ყურის კაფსულის შიდა ზედაპირს (ჩონჩხისეულ ლაბირინთს) უშუალოდ კი არ ეკვრის, არამედ მათ შორის რჩება ვიწრო პერილიმფური სივრცე, ამოვსებული სითხით, რომელსაც პერილიმფა ეწოდება. იმ ცხოველებში, რომელთაც ლოკოკინა აქვთ, პერილიმფური სივრცის კოქლეარული ნაწილი საკმაოდ რთულადაა დიფერენცირებული. ლოკოკინის კედელი შიგნიდან, საკმაოდ დიდი სივრცით, მთელ სიგრძეზე მიზრდილია ყურის კაფსულის ლატერალურ კედელზე; მეორე მხრით კი — აგრეთვე, კაფსულის მედიალური კედლის შიგნითა ზედაპირზე არსებულ ვიწრო სპირალურ კარნიზზე ანუ ფირფიტაზე. ასეთნაირი მიმავრების გამო ლოკოკინა კრილში სამკუთხოვანი ხდება: ამ სამკუთხედის ერთი გვერდი მიკრულია კაფსულის გარეთა კედელზე, ორი გვერდი კი დაჭიმულია სპირალურ კარნიზსა და იმავე ლატერალურ კედელს შორის. ამ დაჭიმულ ფირფიტათაგან ზედას (ირიბს) რაისნერისეული მემბრანა ჰქვია (membrana Reissneri), ქვედას კი (პორიზონტალურს) — ფუძის მემბრანა (m. basilaris). ამრიგად, აქოვანი ლოკო-

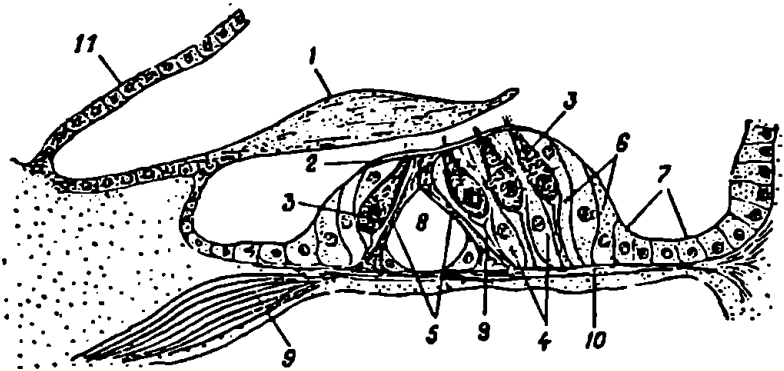


სურ. 151. ყურის ლოკოკინის განივი კრილი

1. კარიბჭის კიბე, 2. დაფის კიბე, 3. შუა კიბე, 4. კორტის ორგანო, 5. რაისნერის მემბრანა, 6. სპირალური იოგი, 7. სპირალური კვანძი.

კინით კოქლეარული პერილიმფური სივრცე ორ ნაწილადაა გაყოფილი: ერთი მისი ნაწილი რჩება რაისნერის მემბრანის ზემოთ და იწოდება კარიბჭის ანუ ვესტიბულარულ კიბედ (scala vestibuli), მეორე კი — ბაზალური მემბრანის ქვემოთ და იწოდება დაფის ანუ ტიმპანალურ კიბედ (scala tympani). ისინი, ცხადია, პერილიმფითაა ამოვსებული. თვით ლოკოკინის ღრუსაც აქ „კიბედ“ განიხილავენ და შუა კიბეს უწოდებენ (scala media). იგი, რა თქმა უნდა, ენდოლიმფას შეიცავს და არა პერილიმფას. ვესტიბულარული და ტიმპანალური კიბე ერთმანეთს უერთდებიან ლოკოკინის წვეროს მიდამოში.

ძუძუმწოვრების ფონორეცეპტორი (სმენითი რეცეპტორი) ე. ი. კორტისეული ანუ სპირალური ორგანო იმყოფება ბაზალურ მემბრანაზე. თვით ეს მემბრანა ძალიან დაქიშულია და შედგება განივი დრეკადი ბოქკოებისაგან ანუ სიმებისაგან. ეს ბოქკოები სხვადასხვა სიგრძისაა: მათი სიგრძე თანდათან მცირდება თვით მემბრანის სიგანის შემცირებასთან ერთად, ლოკოკინის დასაწყისიდან მისი წვეროსკენ. ეს სიმები რეზონირებენ სხვადასხვა, სრულიად გარკვეული სიმაღლის ბგერითი რხევების შესაბამისად. კორტისეულ ორგანოს ძირითად მასას ქმნიან სპეციალიზებული საყრდენი უჯრედები. ეს საყრდენი უჯრედები ოთხი ტიპისაა (სვეტისებრი, დაიტერსისეული, ჰანზენისეული და კლაუდიუსისეული). საყრდენ უჯრედებს შორის ჩართულია მსხლისებრი, ბეწვებიანი ფონორეცეპტორული უჯრედები, რომელთა სხეულზე ნერვის ტოტები ბოლოვდება. მათი ბეწვები ამოჩრდილია



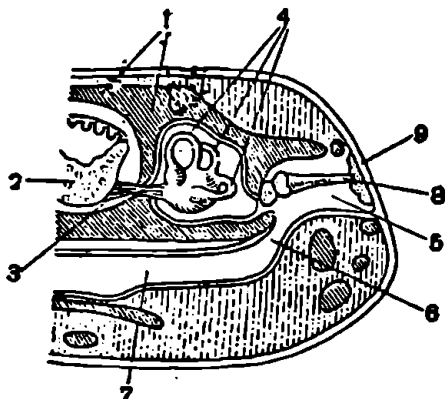
სურ. 152. კორტისეული ორგანოს განივი კრილი

- 1. მფარავი მემბრანა, 2. ბადისებრი მემბრანა, 3. რეცეპტორული უჯრედები, 4. დაიტერსის უჯრედები, 5. სვეტისებრი უჯრედები, 6. ჰანზენის უჯრედები, 7. კლაუდიუსის უჯრედები, 8. კორტის გვირაბი, 9. ლოკოკინის ნერვის ტოტები, 10. ფუძის მემბრანა, 11. რაისნერის მემბრანა.

ბადისებრი მემბრანის ხერხელებში. კორტისეულ ორგანოს ზემოდან ეფარება (მაგრამ არ ეხება) მფარავი მემბრანა (*membrana tectoria*).

კორტისეული ორგანოს ასეთი სირთულე მხოლოდ დამხმარე, არარეცეპტორულ კომპონენტებს ახასიათებს. თვით რეცეპტორული ელემენტები კი ერთობ მარტივადაა მოწყობილი და თითქმის ფრაფრით განსხვავდებიან ლატერალური სისტემის რეცეპტორული ელემენტებისაგან.

ვესტიბულარული აპარატი, რომელიც მოიცავს კარიბკეს და ნახევარკალოვან არხებს, უფრო ძველია ფილოგენეზურად და სტატორეცეპტორს წარმოადგენს, ე. ი. ალიქვამს წონასწორობის გრძნობას. სხეულის მდებარეობის, განსაკუთრებით, თავის ყოველი მდებარეობის მცირედი შეცვლისას, და, შესაბამისად, წონასწორობის დარღვევისას ლაბირინთში ხდება ენდოლიმფის გადაადგილება, რაც იწვევს ხახუნს რეცეპტორული უჯრედების ბეწვებზე. რეცეპტორული ბეწვების გაღიზიანება შეიძლება ენთოლიმფაში არსებული ოტოკონიების და ოტოლითების შეხებით.



სურ. 153. ბაყაყის ყურის განივი კრილი

1. ნეოტოკრანიუმი, 2. მოგრძო ტვინი, 3. სმენის ნერვი, 4. ნახევარკალური არხები, 5. დაფის ღრუ, 6. ვესტაქის შილი, 7. ხახა, 8. სასმენო ჩხირი, 9. დაფის აკი.

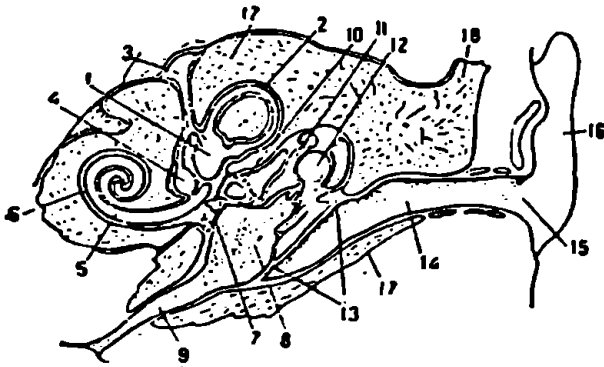
ფიქრობენ, რომ ენდოლიმფის შენჯღრევა ხდება ბგერითი რხევებითაც და, რომ თუნდაც, ძალიან პრიმიტიულად, ვესტიბულარული აპარატი ბგერებსაც ალიქვამს (კერძოდ, სხვადასხვა ხმაურს). წარმოქმნილი იმპულსი გადაეცემა ვესტიბულარული ნერვის ტოტებს. მაგრამ ზოგი მკვლევრის აზრით, ვესტიბულარული სისტემის ნაწილების ფუნქციებს შორის მინც არსებობს განსხვავება. კერძოდ, ამ შეხედულების თანახმად, ნახევარკალოვანი არხების სისტემა (ამპულლების სავარცხლები) ალიქ-

ვამს არა საერთოდ წონასწორობის გრძნობას, არამედ მხოლოდ თავის მოძრაობას: თავის მოტრიალებისას ერთ-ერთი ნახევარკალოვანი არხის სიბრტყეში ხდება ამ არხის რეცეპტორული უჯრედების გაღიზიანება. საკუთრივ ვესტიბულარული (ოტოლითური) აპარატი კი თავისი რეცეპტორებით (ხალებით) ალიქვამს გრავიტაციული (სიმძიმის) ძალის მიმართულებას. რაკი გრავიტაციული ძალის მოქმედება ვლინდება სხეულის წონასწორობით, ვესტიბულარული აპარატიც განიხილება სტატორეცეპტორად.

ფონორეცეპტორის მოქმედება უფრო რთული პროცესია. ციკლოსტომებს და თევზებს სმენა არსებითად არა აქვთ, თუმცა როგორც ჩანს, მთელს მათს ოქტავოლატერალურ სისტემას მინც

ძალუძს დაბალი სიხშირის ბგერითი ტალღების აღქმა. მათი ისე-
დაც ძალიან სუსტი სმენა სულ ისპობა ვესტიბულარული აპარატის
დარღვევისას. სპეციალური ფონორეცეპტორი ჩნდება მხოლოდ
ხმელეთის ხერხემლიანებში, რაც ხორციელდება სარეზონატორო
მოწყობილობის ჩამოყალიბებით. ეს სარეზონანსო მოწყობილობა
დაქიმული ბაზალური მემბრანის სახით გვხვდება ქვეწარმავლებში
და პროგრესულად ვითარდება ძუძუმწოვრებში. მისი პროგრესუ-
ლად განვითარება გამოიხატება ლოკოკინის წარმოქმნისას მისი
გადიდებით და სხვადასხვა სიგრძის სიმების განვითარებით. ამ
სიმებს აქვთ ვიბრაციის სხვადასხვა უნარი (სიგრძის განსხვავების
გამო) და ისინი რეზონირებენ სხვადასხვა სიხშირის ბგერათა
რხევებზე, რაც განაპირობებს ბგერის ღიფერენცირებას რხევის პე-
რიოდების მიხედვით, თანაც, ძუძუმწოვრებში ხდება სტატორეცეპ-
ტორისა და ფონორეცეპტორის ერთმანეთისაგან განცალკევება.

ფონორეცეპციის მექანიზმი ახსნილია ჰელმჰოლცის რეზონანს-
სული თეორიით. ცოტაოდენი ცვლილებებით (სემის მიხედვით)



სურ. 154. ძუძუმწოვრის ყური

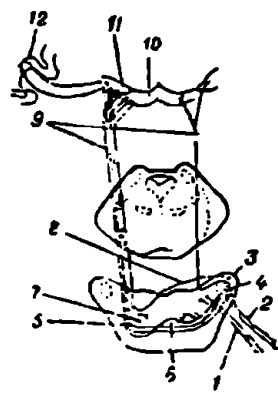
1. ოვალური პარკი, 2. ნახევარკალური არხი, 3. ენ-
დოლიმფური სადინარი, 4. მრგვალი პარკი, 5. ლოკო-
კინა, 6. პერილიმფური ღრუ, 7. მრგვალი საჩქმელი,
8. დაფის ღრუ, 9. ვესტიკულის მილი, 10. უზანგი,
11. გრდემლი, 12. ჩაქუჩი, 13. დაფის აპკი, 14. გარე-
თა სასმენი მილი, 15. ყურის გარეთა ხერეული, 16. ნი-
ვარა, 17. კლდოვანი ძვალი, 18. ტიცივისებრი ძვალი.

იგი ასეთნაირად წარმოგვიდგება. ბგერითი რხევები გარეთა ყური-
დან ხედებიან დაფის აპკს, რომლის შერყევითაც ისინი გადაეცემათ
შუა ყურს. აქ ისინი ვრცელდებიან ორი გზით. ჯერ ერთი, სისმენი

ძელებით ხედებიან ოვალური სარკმლის მხველ აპკს, რომელიც ემიჯნება პერილიმფური სივრცის ვესტიბულარულ ღრუს (კიბეს). ამიტომაც რხევა ამ ღრუში მყოფ პერილიმფაში ვრცელდება მთელი ლოკოკინის გასწვრივ მის წვერომდე. მეორე მხრით, დაფის აპკის შერხევა შერხევს დაფის ღრუში მყოფ ჰაერსაც, რასაც მოყვება მრგვალი სარკმლის მხველი აპკის ვიბრაცია. მრგვალი სარკმელი ემიჯნება პერილიმფური სივრცის ტიმპანალურ ღრუს (კიბეს) და მის პერილიმფაში ვრცელდება ისევე ლოკოკინის წვერომდე. აქ, სადაც ვესტიბულარული და ტიმპანალური ღრუები ერთდებიან, ტალღები, მოსული ორივე გზით, ერთმეორეს ხედებიან და აქრობენ. ვესტიბულარულ ღრუში რხევის გატარებისას შეირხევა რაისნერის მემბრანა, რომელზეც შიგნიდან მიმაგრებულია მფარავი მემბრანა. ტიმპანალურ ღრუში რხევის გატარებისას ასევე შეირხევა ბაზალური მემბრანა, რომელზეც კორტის ორგანოა. ამის გამო. მფარავი მემბრანა ზემოდან შეეხება რეტიკულარულ მემბრანაში გამოჩრილ მგრძნობიარე უჯრედების ბეწვებს და აღიზიანებს მათ. მაგრამ მფარავი მემბრანა ყველა რეცეპტორულ უჯრედებს ეხება. რეზონანსული თეორიის თანახმად, ბაზალური მემბრანის განივი ბოკოები, სასმენი სიმები, იმის გამო, რომ სხვადასხვა სიგრძისანი არიან (ლოკოკინის ფუძესთან—მოკლე, წვეროსთან—გრძელი) და იმის გამოც, რომ ერთნაირად არ არიან დაკიმულნი, აწყობილნი არიან ერთ გარკვეულ ტონზე, რომელზეც ისინი რეზონირებენ. რაკი სიმები (თუმცა სუსტად) მაინც დაკავშირებულია ერთმანეთს, ყოველი ბგერა იწვევს არა ერთი, არამედ რამდენიმე სიმის შერხევას (მით უფრო მეტისა, რაც უფრო ძლიერია ბგერა). ამიტომაც, ბაზალური მემბრანის შერხევისას მფარავ მემბრანას ეხებიან მხოლოდ ის რეცეპტორული უჯრედები, რომლებიც შორეზონირე სიმებზე სხედან. ასეთნაირად ხდება ბგერების დიფერენცირებული აღქმა. უნდა ითქვას კი, რომ იგი ბევრ სერიოზულ სიმწიფეებსაც ხედება. ამ ბოლო დროს ბევრი მკვლევარი ემხრობა აზრს, რომ სმენის მექანიზმში მთავარი მნიშვნელობა რეზონანსს კი არა აქვს, არამედ რაღაც რთულ ჰიდროდინამიკურ მოვლენებს ლოკოკინის არხებში.

მოკლედ შევეხოთ ოქტავოლატერალური ანალიზატორული სისტემის ცენტრალურ ნაწილსაც. ლატერალური სისტემის რეცეპტორებიდან და ლაბირინთული რეცეპტორებიდან იმპულსები სათანადო ნერვებით აღწევენ მოგრძო ტვინს. აქ წყლის ხერხემლიანებს განვითარებული აქვთ საკმაოდ დიდი ლატერალური წილები (lobi laterales), რომლებიც შეიცავენ მთელი ოქტავოლატერალური სისტემის ბირთვებს. ამ ბირთვთაგან ორი ემსახურება

ლატერალური რეცეპტორის იმპულსების მიღებას (VII, IX და X ნერვით), ერთი კი—ლაბირინთის რეცეპტორებისას (VIII ნერვით). ხმელეთის ხერხემლიანებს, ცხადია, არც ლატერალური წილები აქვთ და არც მათი ბირთვები. სამაგიეროდ, სტატიკური ცენტრები მათ დიფერენცირებული აქვთ: ამფიბიებს აქ ისევ მხოლოდ ერთი ბირთვი აქვთ, რეპტილიებს—ორი, ძუძუმწოვრებს კი—სამი. ეს ბუღბარული ბირთვები პირველადი სტატიკური ცენტრებია. ამ ბირთვებიდან იწყება მეორეული გზები (ნათხემისაკენ, შუა ტვინის ბირთვებისაკენ) და, თვით მოგრძო ტვინის მოტორული ბირთვებისაკენ. ნათხემიდან ახალი გზები მიდიან ისევ შუა ტვინში (ძუძუმწოვრებში—წითელ ბირთვში) და თალამუსში, ამ ნაწილებიდან იწყება ეფექტორული გზები. გარდა ამისა, ძუძუმწოვრებში თალამუსიდან სტატიკური იმპულსები ნახევარსფეროების ქერქში აღიან. ხმელეთის ხერხემლიანებს ბუღბარულ ნაწილში, სადაც თევზებს ლატერალური სისტემის ბირთვები ჰქონდათ, უვითარდებათ სასმენი ბირთვები (ამფიბიებში—ერთი, რეპტილიებში და ძუძუმწოვრებში კი—ორი). ამ პირველადი სმენითი ცენტრებიდან ბოქკოების ნაწილი მიდის მოგრძო ტვინისევე მოტორულ ცენტრებში (მაგ., ზედა ოლივიაში), უნეტესი ნაწილი კი რთული გზით მიიმართება შუა ტვინისკენ. ვესტიბულარულ ბოქკოებთან ერთად. ამ მძლავრ ნერვულ კონას ლატერალური ლემნისკი (*lemniscus lateralis*) ჰქვია. მისი ბოქკოების ნაწილი შუა ტვინის უკანა ბორცვებში ბოლოვდება. დანარჩენი ბოქკოები იმპულსს გადასცემენ შიგნითა მუხლოვან სხეულს (*corpus geniculatum mediale*). ძუძუმწოვრებში ამ ცენტრებიდან სმენითი იმპულსი ახალი გზებით გადაეცემა ნახევარსფეროების ზედა საფეთქლის ხეულის ქერქს, სადაც სმენის უმაღლესი ცენტრი იმყოფება.



სურ. 155. ძუძუმწოვრების სმენითი ტრაქტი

1. ვესტიბულარული ნერვი,
2. კოქლეარული ნერვი, 3. სმენითი ბორცვი, 4. ვენტრალური ბირთვი, 5. ტრაპეციული სხეული, 6. ტრაპეციული სხეულის ბირთვი, 7. ზედა ოლივია, 8. მოგრძო ტვინის, ზოლები, 9. ლატერალური ლემნისკი, 10. ოთხგორაკის უკანა ბორცვები, 11. შიგნითა მუხლოვანი სხეული, 12. ქერქის სმენითი ველი.

ამრიგად, ოქტავოლატერალური სისტემა ხერხემლიანებს გაუჩნდათ როგორც ერთიანი დისტანტური რეცეპტორული აპარატი წყალში ორიენტაციისათვის.

იგი თავდაპირველად ემსახურებოდა ერთდროულად წყლის დინებათა რეგულირებას, სტატორეგულირებას და ფონორეგულირებას. შემდეგ, ხერხემლიანების ევოლუციის უაღრესად ადრეულ საფეხურზე ამ სისტემაში გამოცალკევდა სპეციალური სტატორეგულატორი ლაბირინთის სახით. ფონორეგულირების ფუნქცია კი, როგორც ჩანს, შერჩა ლატერალურ სისტემასა და ვესტიბულარულ სისტემას. ნამდვილი ფონორეგულატორის წარმოქმნა მოხდა ხმელეთზე ხერხემლიანების გამოსვლასთან ერთად, რაც იმით აიხსნება, რომ ჰაეროვან გარემოში ბგერათა დიდი მრავალფეროვნება და მათს დიფერენცირებას ცხოველისთვის დიდი სასიცოცხლო მნიშვნელობა აქვს. განსაკუთრებით მაღალ ხარისხს მიაღწია ფონორეგულატორის განვითარებამ ძუძუმწოვრებში. ოქტავოლატერალური სისტემის ანალიზატორის რეგულატორული ნაწილის ევოლუციას თან ახლდა მისი ცენტრალური ნაწილების გარდაქმნაც. საკუთრივ ფონორეგულატორის ევოლუციაში სამი საფეხური შეიძლება განვასხვაოთ: პირველი — წყლის ხერხემლიანთა ფონორეგულატორია, რომელიც ბგერებს აღიქვამს, მაგრამ არ ახდენს მათს დიფერენცირებას; მეორე — ამფიბიების, რეპტილიების და ფრინველების ფონორეგულატორია, რომელიც ახდენს ცხოველისთვის სასიცოცხლო ბგერითი კომპლექსების დიფერენცირებას; მესამე კი — ძუძუმწოვრების ფონორეგულატორია, რომელსაც ძალუძს ბგერითი ტალღების დიფერენცირება ელემენტებად. ძუძუმწოვრების ფონორეგულირების უაღრესად დიდი უნარი განპირობებულია ისეთი მაღალი მადიფერენცირებელი სისტემის ჩამოყალიბებით, როგორცაა დიდი ტვინის ქერქი, რომელშიც ძუძუმწოვრებს ფონორეგულირების უმაღლესი ცენტრები უვითარდება.

ოქტავოლატერალური სისტემის რეგულატორების ჩამოყალიბება ხერხემლიანთა ევოლუციაში ძალიან მნიშვნელოვანი ეტაპი იყო, რადგანაც მან, ვაგალურ სისტემასთან ერთად, განაპირობა ტვინის ტვინის წინა ბოლოს გარდაქმნა უკანა ტვინად, რაც პირველი სტადია იყო თავის ტვინის ჩამოყალიბებაში.

§ 43. მხედველობითი ანალიზატორის განვითარება, აგებულება და ევოლუცია

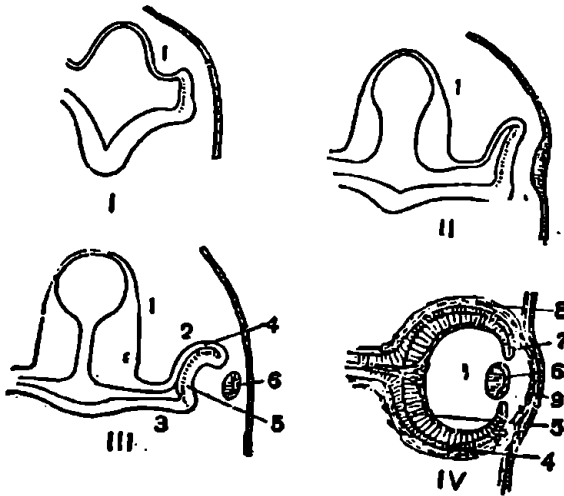
სინათლით გაღიზიანების აღქმა ხდება ფოტორეგულატორით, რომელიც იმყოფება რთულად აგებულ ორგანოში — თვალში (oculus). თვალის მთავარი, საკუთრივ ფოტორეგულატორული ნაწილი იმავე მასალიდან ვითარდება, რომლიდანაც ტვინი და, არსებითად, იგი ტვინის დიფერენცირებული და სპეციალიზებული ნა-

წილია, რომელიც, თავისი ფუნქციის შესაბამისად, პერიფერიაზეა გამოტანილი. მაგრამ თვალის, როგორც ფოტორეცეპტორული ორგანოს შემადგენლობაში, შედიან, აგრეთვე, არანერვული წარმოშობის ნაწილებიც, რომლებიც ემსახურებიან შუქტეივას, აკომოდაციას, დიაფრაგმირებას, თვალის მოძრაობას, მის კვებას და სხვათა.

თვალის განვითარება ძალიან ადრე იწყება, არსებითად, ჯერ კიდევ მაშინ, როცა ნერვული სისტემის ნერგი მედულარული ფირფიტითაა წარმოდგენილი. ამ დროს მედულარული ფირფიტის წინა გაფართოებული ნაწილის პერიფერიულ უბანზე ხშირად აღინიშნება პიგმენტირებული ლაქა, რომელიც მალე რამდენადმე ჩაღრმავდება და ოპტიკურ ფოსოდ იქცევა (foveola optica). შემდეგ, როდესაც მედულარული ფირფიტა მედულარულ ლულად გარდაიქმნება, ოპტიკური ფოსოები მის გვერდით ზედაპირებზე არსებულ პატარა გამოზნექილობებად წარმოგვიდგებიან. კერძოდ, ეს გამოზნექილობები იმყოფებიან ემბრიონალური თავის ტვინის წინა სატვინე ბუშტუკის იმ ნაწილში, რომელიც ბუშტუკოვან სტადიაში შორისულ ტვინად იქცევა (აღსანიშნავია, რომ ზოგ მკვლევარს, კერძოდ სეპს, შორისული ტვინის მთელი ვენტრალური ნაწილი და მასთან ერთად თვალის ნერგიც მიაჩნია შუა სატვინე ბუშტუკის და არა წინა სატვინე ბუშტუკის დერევატად). ეს გამოზნექილობა თანდათან დიდდება, იქცევა დიდ ღრუ სხეულად, რომელშიც ტვინის ღრუ, კერძოდ, მოშავალი მესამე პარაკუპის სიღრუე გრძელდება და რომელიც სათვალე ბუშტად იწოდება. სათვალე ბუშტის კედელი, ამრიგად, თვით ტვინის კედლის გამობერილი ნაწილია და მას, ტვინის სხვა ნაწილების ანალოგიით, სათვალე ტვინის ანუ ოფთალმენცეფალონს (ophthalmencephalon) უწოდებენ. სათვალე ბუშტი თანდათან იზრდება პერიფერიისკენ და უახლოვდება თავის ექტოდერმას. ამასთან ერთად, სათვალე ბუშტის და თვით ტვინის დამაკავშირებელი უბანი თანდათან გრძელდება და იქცევა თვალის ყუნწად. სათვალე ბუშტი აღწევს თავის გვერდითი ზედაპირის მფარავ ექტოდერმას და მკიდროდ ეხება მას. შიგნიდან. ამის შემდეგ იწყება სათვალე ბუშტის ინვაგინაცია. ინვაგინაცია მთავრდება იმით, რომ ბუშტის წინა კედელი მთლიანად გააძევებს ბუშტის ღრუს და მკიდროდ მიეკვრის უკანა კედელს. ამის შედეგად თვალის ნერგი ბუშტიდან იქცევა ორმაგი კედლის შქონე სათვალე თასად. ინვაგინაციის შემდეგ სათვალე თასის ზედა კიდე უფრო ძლიერ იზრდება, ვიდრე ქვედა კიდე, რის გამოც, თასის პირი ვენტრალურადაა გადმონაცვლებული.

ამრიგად, სათვალე თასი ასიმეტრიულია, თანაც, მისი ვენტრალური კედლის ცენტრალურ ნაწილში ინვაგინაციისას წარმოიქმნება ეგრეთ წოდებული ქორიოიდული (სისხლძარღვან) ნაქდევი, რომელიც თვალის ყუნწზე გრძელდება ქორიოიდულ ლარად (fissura chloroidea). აქედან თვალის ღრუში შემდეგ ჩაიზრდება სისხლგამტარი ძარღვები. თვით ეს ლარი კი ბოლოს იხშობა.

სათვალე ბუშტის ინვაგინაციასთან ერთად უმნიშვნელოვანესი მორფოგენეზული პროცესები მიმდინარეობენ ქანის ექტოდერმაშიც. ექტოდერმის იმ უბანზე, რომელმაც განიცადა სათვალე ბუშტთან კონტაქტი, უჯრედები ერთობ მალღებებიან და



სურ. 156. თვალის განვითარება
 I. თვალის ბუშტის წარმოქმნა, II. თვალის თასის წარმოქმნა და საბროლე პლაკოდის გაჩენა, III. ბროლის გამოზონრვა, IV. თვალის ნაწილების ფორმირება.
 1. შორისული ტვინი, 2. თვალის თასი, 3. მისი ყუნწი, 4. პიგმენტური გარსი, 5. რეტინა, 6. ბროლი, 7. ირისი, 8 სკლერა, 9. რკოვანა.

ცილინდრულ ფორმას იძენენ. ამის გამოც, მთელი ეს უბანი ექტოდერმულ გასქელებად იქცევა, რომელსაც ლენტოგენურ პლაკოდას უწოდებენ. ეს პლაკოდა თანდათან იწყებს ჩაზნექვას და იქცევა ფოსოდ. ამ ფოსოს ნაპირები უახლოვდებიან ერთმანეთს და ბოლოს იხშობიან. ფოსო იქცევა ბუშტუკად, რომელიც მთლიანად გამოეზონრება ექტოდერმას. დიფექტი, რომელიც ამ დროს ექტოდერმაში წარმოიქმნება, სრულიად ქრება. ამ გზით წარმოქმნილი ექტოდერმული ბუშტუკი, რომელიც აღმოჩნდება სათვალე

თასის ხერელში, შემდეგ დიფერენცირდება ბროლად ანუ ლინზად (lens). ამ სტადიაში საბროლე ბუშტუკის კედლები თანაბარი სისქისაა, მაგრამ შემდეგ მისი უკანა, სათვალე თასისკენ მოქცეული კედლის უჯრედები უალრესად იზრდებიან და იქცევიან ჯერ მალალ პრიზმებად, მერე კი—ბოქკოვებად. თანაც მათი სრული დეპიგმენტაცია ხდება. ამის გამო, მთელი ეს კედელი უკიდურესად სქელდება, მთლად ამოავსებს ბუშტუკის ღრუს და იქცევა ეგრეთწოდებულ ბროლის ბოქკოვან ბირთვად (nucleus fibrosus lentis). წინა, ექტოდერმისკენ მიმართული კედელი კი თხელივე რჩება და იწოდება ბროლის ეპითელიუმად, რომელიც წინიდან ეკერის ბოქკოვან ბირთვს. ბროლის ზრდა ხდება ამ ორი კედლის საზღვარზე, ბროლის ეკვატორზე განლაგებული უჯრედების გამრავლების ხარჯზე.

დაუზბრუნდეთ ისევ სათვალე თასს. ჩვენ შევჩერდით იმ სტადიაზე, როდესაც მას ჯერ კიდევ ორი ერთნაირი ფურცლისაგან აგებული კედელი ჰქონდა. შემდეგ თითოეული ფურცელი სხვადასხვანაირად დიფერენცირდება. შიგნითა ფურცელი ძლიერ სქელდება, უალრესად რთულ სტრუქტურულ დიფერენცირებას განიცდის და იქცევა თვალის მთავარ კომპონენტად, რომელსაც ბადურა ანუ რეტინა (retina) ჰქვია. თვით რეტინაში უჯრედოვანი და ბოქკოვინი ელემენტები წესიერ ფენებად განეწყობიან და იგი შრეებრივ აღნაგობას იძენს. ყველა ეს ელემენტი ნერვული ქსოვილის სპეციფიკური ელემენტია. ყველაზე გარეთა შრე, რომელიც მოქცეულია პიგმენტური გარსისკენ (ხილეთ ქვემოთ), იწოდება ნევროეპითელურ შრედ (stratum neuroepitheliale) და შედგება მომდევნო შრის უჯრედების თავისებური გამონაზარდებისაგან, რომელნიც ან ვიწროა (ჩხირები) ან გამსხვილებული (კოლბები). ეს გამონაზარდები შეიცავენ სპეციალურ ნივთიერებას, რომელიც ქიმიურად იწლება სინათლის მოქმედებით და ამით განაპირობებს იმპულსის წარმოქმნას. ეს შრე მომდევნო შრისაგან განსაკვეთებულია ძალიან თხელი უსტრუქტურო და უუჯრედო ჩანაფენით, რომელიც ჩხირებით და კოლბებითაა გამსქვალული და რომელსაც, გარეთა, სასაზღვრე მემბრანას (membrana limitans externa) უწოდებენ. მომდევნო შრე იწოდება გარეთა მარცვლოვან შრედ (stratum granulosum externum), რადგანაც იგი შეიცავს მრავალრიცხოვან მგრძობიარე უჯრედთა ბირთვიან სხეულებს (როგორც უკვე ითქვა, სწორედ ამ უჯრედთა პერიფერიულ გამონაზარდებს წარმოადგენენ ჩხირები და კოლბები). კიდევ უფრო შიგნით იმყოფება გარეთა ბადისებრი შრე (stratum reticulare externum), რომელიც შემდგარია გარე-

თა მარცვლოვანი შრის უჯრედების ცენტრალური მორჩებისა (ნევრიტების) და მომდევნო შრის პერიფერიული მორჩების (დენდრიტების) რთული ხლართისაგან. გარეთა ბადისებრ შრეს მოსდევს შიგნითა მარცვლოვანი შრე (*stratum granulosum internum*), რომელიც ისევ მრავალრიცხოვან უჯრედთა სხეულებს შეიცავს. ამ უჯრედთა პერიფერიული მორჩები, როგორც უკვე ვიცით, გარეთა ბადისებრ შრეში კონტაგირებენ გარეთა მარცვლოვანი შრის უჯრედების ცენტრალური მორჩების ტოტებს, მათი ცენტრალური მორჩები კი მომდევნო შრეში შედიან. ეს მომდევნო შრე იწოდება შიგნითა ბადისებრ შრედ (*stratum reticulare internum*) და შეიცავს შიგნითა მარცვლოვანი შრის უჯრედთა ცენტრალური მორჩებისა და მომდევნო შრის დენდრიტების მკიდრო ხლართს. შემდეგი შრე ისევ უჯრედთა სხეულებისგანაა შემდგარი. იგი შეიცავს დიდრონ განგლოიზურ უჯრედებს და იწოდება განგლოინარულ შრედ (*stratum ganglionare*). ამ უჯრედების პერიფერიულ (დენდრიტულ) მორჩებს ჩვენ უკვე შევხვდით შიგნითა ბადისებრ შრეში. მათი ნევრიტები კი თვალის თასის შიგნითა ზედაპირზე ჰორიზონტალურად არიან განწყობილი და განიხილებიან როგორც რეტინის სულ შიგნითა შრე, რომელსაც ბოქკოვან შრეს (*stratum fibrosum*) უწოდებენ. თვალის ღრუს მხრიდან რეტინა დაფარულია უსტრუქტურო აპკით, რომელსაც შიგნითა სასახლვრე მემბრანა (*membrana limitans interna*) ეწოდება. ამასთან ერთად, რეტინა შეიცავს კარგად განვითარებულ გლიურ ელემენტებსაც (მიულერისეული ბოქკოები და სხვა). მხედველობის ნერვის ბოქკოები (ე. ი. განგლოიზური უჯრედების ნევრიტები) სათვალე თასის ფსკერზე ერთ ადგილას იყრიან თავს, გაივლიან თვალის კედელს და სათვალე თასის ყუნწში ქმნიან მხედველობით ნერვს. იმ ადგილს, სადაც ისინი კედელს გამსჭვალავენ, ბრმა ხალი ჰქვია. როგორც ვხედავთ, რეტინაში თვალის სიღრუისკენ მიმართულია ნერვული ბოქკოების შრე, თვით ფოტორეცეპტორული ელემენტები კი მასში გამლიზიანებლისგან (სინათლისგან) ყველაზე უფრო დაშორებულ შრეში იმყოფებიან: თვალის ღრუში მოხვედრილმა სინათლის სხივმა უნდა გაიაროს რეტინის ყველა შრე, ვიდრე იგი ჩხირებსა და კულებს მიაღწევდეს. ამრიგად, ხერხემლიანთა თვალი ინვერტირებული თვალების ტიპს ეკუთვნის.

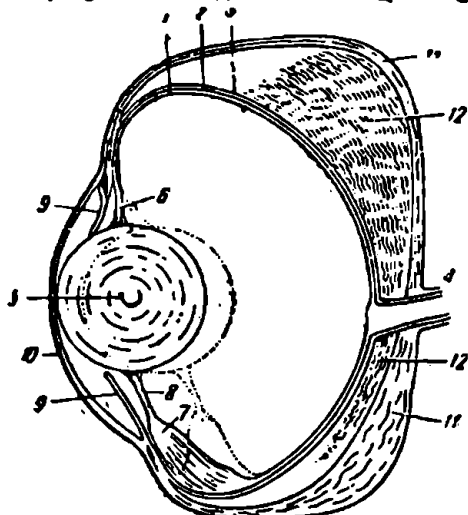
რეტინის აგებულების ასეთი სქემა საერთოა ყველა ხერხემლიანი ცხოველისათვის. მისი აღნაგობის განსხვავებები სხვადასხვა ცხოველებში მხოლოდ უნატიფეს დეტალებს ეხება. კერძოდ, ეს

დეტალები გულისხმობს აღმქმელი ელემენტების, ე. ი. ჩხირებისა და კოლებების ფორმას, ზომას და რიცხობრივ თანაფარდობას. კერძოდ, წყლის ხერხემლიანების რეტინაში ეს აღმქმელი ელემენტები უფრო უხეშია (კოლებები, მაგალითად, მსხვილია და მასიური, ჩხირები კი—ძალიან წვრილი). ციკლოსტომების და სელაქიების რეტინაში ჩხირებსა და კოლებებს შორის განსხვავება მკაფიოდ გამოსახული არაა. ქვეწარმავლების რეტინაში უმეტესად მხოლოდ კოლებებია. ძუძუმწოვრებში ჩხირები სჭარბობენ. თუმცა ასეთი სურათი მხოლოდ ძალიან ზოგადია, რადგანაც ჩხირების და კოლებების თანაფარდობა უფრო მეტად ეკოლოგიურ ფაქტორებზეა დამოკიდებული, რამაც ერთობ მახლობელი ფორმების განსხვავება შეიძლება განაპირობოს ამ მხრივ. ამ საინტერესო საკითხის განხილვას ჩვენ არ შევუძლებით, აღვნიშნავთ მხოლოდ, რომ ღამით აქტიურ ფორმებში ჩხირები სჭარბობენ, დღისით აქტიურ ფორმებში კი—კოლებები (ღამის და წყლის ძუძუმწოვრებს კოლებები სულაც არა აქვთ), აღამიანს რეტინის ცენტრალურ ნაწილში მხოლოდ კოლებები გააჩნია. ფიქრობენ, რომ კოლებები აღიქვამენ ფერებს დღის სინათლეზე, ჩხირები კი—მხოლოდ სინათლის ინტენსიურობის განსხვავებას (სინათლეს და სიბნელეს). სავა მხრივ კი რეტინა, როგორც ვთქვით, უაღრესად კონსტანტურია, და მნიშვნელოვანი განსხვავებები ვლინდებიან დამამარე მოწყობილობების (დიოპტრული, სააკომოდაციო და დიაფრაგმული) აღნაგობაში.

თავისი აგებულების უკიდურესი სირთულის მიუხედავად, რეტინა წარმოადგენს იმპულსის აღმქმელ და გამტარ სამნივერონიან სისტემას. ყველა მისი შრე სამი ნევრონის მიერაა შექმნილი. პირველი ოპტიკური ნევრონია გარეთა მარცვლოვან შრეში მდებარე უჯრედი. რომლის სპეციალიზებული აღმქმელი ნაწილი ქმნის კოლებების და ჩხირების შრეს, ხოლო ცენტრალური მორჩები მონაწილეობენ გარეთა ბადისებრი შრის შექმნაში. მეორე ოპტიკური ნევრონია შიგნითა მარცვლოვანი შრის ბიპოლარული უჯრედი, რომლის პერიფერიული მორჩი (დენდრიტი) გარეთა ბადისებრი შრეში იმყოფება, ცენტრალური მორჩი კი (ნევრიტი)—შიგნითა ბადისებრი შრეში. მესამე ოპტიკური ნევრონია განგლიოზური შრის უჯრედი, რომლის დენდრიტები იმყოფებიან შიგნითა ბადისებრი შრეში, ნევრიტები კი ქმნიან ოპტიკური ბოჭკოების შრეს.

რეტინა არაა უბრალო რეცეპტორული ორგანო. იგი, რეცეპტორების უმრავლესობისაგან განსხვავებით, თვით შეიცავს ნერვულ ცენტრებს. კერძოდ, ზავარზინის შეხედულებით, რეტინა შეიცავს ორ ოპტიკურ ცენტრს: პირველადს (მეორე ნევრო-

ნების შრე) და მეორეულს (მესამე ნევრონების შრე). ამრიგად, თვალის ნერვული წარმოშობის ნაწილები განხილულ უნდა იქნან ტვინის სპეციალურ ოპტიკურ განყოფილებად (ophthalmencephalon), მხედველობის ნერვი კი, შესაბამისად, — ტვინშივა ნერვულ ტრაქტად. ასე რომ, არსებითად, რეცეპტორს თვალში ნხოლოდ რეტინის აღმკვეთი უჯრედების შრე წარმოადგენს (პირველი ოპტიკური ნევრონი). შესაბამისად, ტვინის ოპტიკური ცენტრები (შუა ტვინის სახურავისა, შორისული ტვინის თალამური და მეტათალამური ნაწილებისა, საბოლოო ტვინის ქერქის სათანადო უბ-



სურ. 157. თევზის თვალი

1. რეტინა, 2. პიგმენტური გარსი, 4. ნერვი, 5. ბროლი, 6. მისი იოჯი, 7. ბროლის გამწვები კენთი, 8. მისი მყესი, 9. ირისი, 10. რქოვანა, 11. სკლერა, 12. ქორიოიდული ჯირკვალი. (პუნქტირით ნაჩვენებია ბროლის მდებარეობა აკომოდაციისას).

კოლები). როგორც თვით სახელი მოწმობს, პიგმენტური გარსის უჯრედებში თავმოყრილია პიგმენტი, რის გამოც ეს გარსი ოპტიკურად იზოლირებს რეცეპტორულ ელემენტებს და სინათლის სხივებს არ უშვებს თვალის კაკლის კედლებს გარეთ.

თვალის დანარჩენი გარსები არანერვული წარმოშობისანი არიან. სათვალე თასის ირგვლივ მყოფი მეზენქიმიდან ვითარდება კაპილარებით მდიდარი ძარლოვანი გარსი (chorioidea), რომელიც რეტინის კვებას ემსახურება. ზოგჯერ (თევზებში) ამ გარსის გარეთა ფენებში გროვდებიან კიროვანი კრისტალები და ამ

ნებისა) უნდა განვიხილოთ მხედველობის მესამეული და უფრო მაღალი კატეგორიის ცენტრებად.

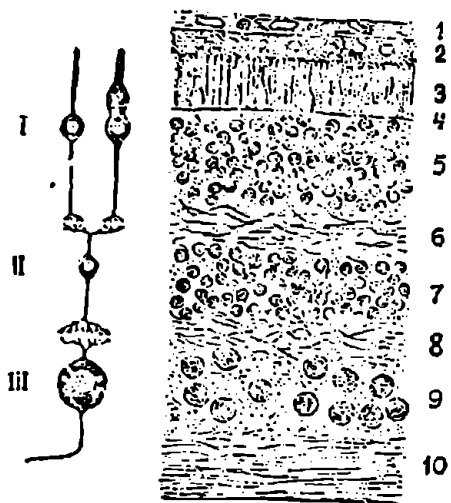
თვალის ტვინისეული წარმოშობის ნაწილი, რეტინის გარდა, ნხოლოდ პიგმენტური გარსია (pigmentea), იგი ვითარდება სათვალე თასის მეორე, გარეთა, უფრო თხელი ფურცლიდან. განვითარების პროცესში სათვალე თასის რეტინალურ (შიდა) ფურცელსა და გარეთა (პიგმენტურ) ფურცელს შორის სიღრუე სრულიად ქრება და ეს ორი ფურცელი მჭიდროდ ეკვრის ერთმანეთს. პიგმენტურ გარსშია ჩაფლული რეტინის რეცეპტორული ელემენტები (ჩხირები და

ფენებს, რომელნიც სადათვისებრ ბზინვარებას იძენენ, ვერცხლისებრ გარსს (argentea) უწოდებენ ხოლმე. ზოგჯერ (სელაქიები, მრავალი ძუძუმწოვარი) ძარლოვანი გარსის შივა (რეტინისიკენ შიქცეული) ზედაპირის უჯრედები ბრტყელდებიან, მათში გროვდება უწყრილესი კრისტალები ან. მათ შორის, ელასტიური ბოქკოები და ამის შედეგად ეს უჯრედები ქმნიან სარკეს (tapetum). ტაპეტუმის წარმოქმნისას პიგმენტურ გარსში პიგმენტი არაა. რეტინაში გასული სინათლის სხივები აღწევენ ტაპეტუმს და უკანვე აირეკლებიან, რაც განაპირობებს ღანით თვლების ნათებას. ძარლოვანი გარსი მიყვება წხედველობის ნერვს და გრძელდება ტვინის რბილ გარსად.

სათვალე თასის ხერგლი თავდაპირველად საკმაოდ ფართოა და მასში, როგორც ვიციოთ, ბროლი ზის. შემდეგ იგი ვიწრო ხდება და იქცევა გუგად (pupilla). ეს შევიწროება ისე ხდება, რომ ბროლი მოექცევა სათვალე თასის ღრუში, გუგის კიდებს უკან. სათვალე თასის კიდების ნერვული მასალიდან ვითარდება ირგვლივი გუგის შემვიწროებელი კუნთი (m. sphincter pupillae) და რადიალური გუგის გამაფართოებელი კუნთი (m. dilatator pupillae), რომელთა წყალობითაც გუგას გაფართოების და შევიწროების უნარი აქვს. ეს კუნთები ფრინველებში განივზოლოვანია (ნებისმიერი), სხვა ცხოველებში კი—გლუვი (უნებლიე). თვალის კედლის კიდე, რომელიც გუგის ირგვლივა უფრო თაელი, აქ რეტინა არაა განვითარებული და წაომოდგენილია მარტოოდენ თხელი ეპითელური შრით, რომელსაც წინიდან პიგმენტური გარსი ეკვრის, პიგმენტურ გარსს კი—ძარლოვანი გარსი. თანაც აქ ძარლოვანი გარსი სივადასხვა ტიპის პიგმენტებს შეიცავს, რის გამოც თვალის კედლის გუგის ირგვლივ მყოფ უბანს ფერადი გარსი (iris) ეწოდება. გუგის კუნთები სწორედ ამ ფერად გარსშია. აღბინოსებს, რომელთაც საერთოდ არა აქვთ პიგმენტი, ირისი უფერული აქვთ. მასში მოჩანან ძარლოვანი გარსის კაპილარები და თვალი წითელი გვეჩვენება. გუგა და მისი კუნთები უალრესად მნიშვნელოვანი დიაფრაგმული აპარატია. იგი რეგულირებს თვალში მოხვედრილი სხივების რაოდენობას: ინტენსიური განათებისას იგი ვიწროვდება და თვალში სხივების ვიწრო კონას უშვებს; ცუდი განათებისას, პირიქით, გუგის გაფართოებით რეტინის განათება იმატებს. ამასთან, ხდება გამოსახულების სიმკვეთრის რეგულირება. წყლის ხერხემლიანებში დიაფრაგმული აპარატი ძალიან სუსტადაა განვითარებული (შედარებით კარგადა აქვთ განვითარებული იგი თხელ წყლებში მცხოვრებ თევზებს). ეს აა-

რატი განლაგებულია ხმელეთის პირობებში განათების ძლიერ შერყევობასთან დაკავშირებით. ირისის წინ (ირისსა და რქოვანას შორის) არის სივრცე, რომელსაც თვალის წინა კამერას უწოდებენ. იგი ააოვსებულია ევრეთწოდებული წყლისებრი სითხით. ირისის უკან კი (ირისსა და ბროლს შორის) ძალიან ვიწრო სივრცეა, რომელიც თვალის უკანა კამერად იწოდება.

როგორც ითქვა, ირისის უკან იწყობება გამჭვირვალე შუქმტეხი სიეული — ბროლი ანუ ლინზა (lens), რომლის განვი-



სურ. 158. რეტინის მიკროსკოპიული აგებულება

მარჯვნივ—საერთო სურათი, მარცხნივ—ნევრონული შეღვენილობის სქემა

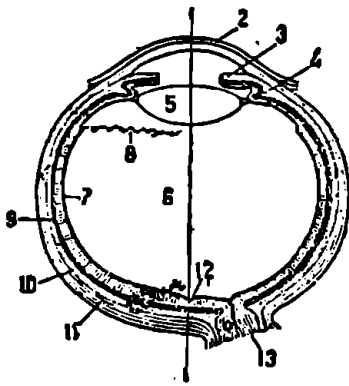
1. ქორიოიდეა, 2. პიგმენტა, 3. ჩხირების და კოლბების შრე, 4. გარეთა სასახლურე მემბრანა, 5. გარეთა მარცელოვანი შრე, 6. გარეთა ბადისებრი შრე, 7. შიგნითა მარცელოვანი შრე, 8. შიგნითა ბადისებრი შრე, 9. ანგლიონარული შრე, 10. ბოქვების შრე: I. პირველი ოპტიკური ნევრონი, II. მეორე ოპტიკური ნევრონი, III. მესამე ოპტიკური ნევრონი.

თარებას ჩვენ ზემოთ შევხებით. ბროლის ფორმა წყლის ხერხემლიანებში (და ანთიბიების ლარებში) სფერულია, ხმელეთის ხერხემლიანებში კი—მეტნაკლებად ოსპისებრი (ლინზისებრი). წყლის ხერხემლიანებში ბროლზე უკანიდან მიმაგრებულია ფსკერის თავისებური გამონაზარდი ანუ ნამგლისებრი მორჩი (processus falciformis), რომელიც აკომოდაციას ეწესახურება. ხმელეთის ხერხემლიანებში ბროლის კიდების დონეზე, უშუალოდ ირისის უკან, თვალის კედელი (რეტინის შესაბამისი ეპითელი, პიგმენტური გარსი და ძარღოვანი გარსი) ქმნის ირგვლივ ნაოქს. ეს ნაოქი ამოვსებულია ძარღოვანი გარსით, რომელშიც მრავალრიცხოვანი მერიდიანული, ირგვლივი და რადიალური კუნთოვანი კონებია (გველებსა და ფრინველებში განივზოლოვანი). ეს კონები წამწამოვან კუნთად (m. ciliaris) იწოდება. მთელი ნაოქი კი, თავისი კუნთებით, შეადგენს წამწამოვან სხეულს (corpus ciliare). უმაღლეს ხერხემლიანებში ცილიარული ნაოქის კიდებზე მიმაგრებულია თხელი გარსი, რომელიც ყოველმ-

რეიჰ კმოსავს ბროლს (ბროლის ჩანთა). ბროლი, თევზების ნამგლისებრი შორჩი და ტეტრაპოდების ცილიარული სხეული უმნიშვნელოვანესი სააკომოდაციო აპარატია, რომლის მეშვეობითაც საფოკუსო მანძილის შეცვლა ხდება. წყლის ხერხემლიანებს თვალი დაყენებული აქვთ ახლო საგნებზე (ისინი ახლომხედველები არიან) და აკომოდაცია შორს მყოფი საგნების დასანახად ხდება (უარყოფითი აკომოდაცია). იგი ხორციელდება ნამგლისებრი შორჩის კუნთოვანი ბოჭკოების შეკუმშვით, რაც სფერულ ბროლს აახლოებს რეტინას. ამრიგად, აკომოდაცია წყლის ხერხემლიანებში (კერძოდ, თევზებში) გამოიხატება ბროლის გადაადგილებით ოპტიკური ლერძის გასწვრივ. აკომოდაციას აძლიერებს თვალის კედლის ირგვლივ გარედან მყოფი სპეციალური კუნთიც, რომელიც ირგვლივ უქერს თვალს და, ცხადია, აგრძელებს მის ოპტიკურ ლერძს. ხმელეთის პირობებში აუცილებელია თვალების დაყენება შორს მყოფ საგნებზე (შორსმხედველობა). ბროლი ოსპისებრია და აკომოდაცია ახლო საგნების დასანახად ხდება (დადებითი აკომოდაცია). სააკომოდაციო მექანიზმიც სულ სხვაა: იგი, როგორც ითქვა, ხორციელდება ცილიარული სხეულის მოქმედებით. მაგრამ თვით ხმელეთის ხერხემლიანებში ეს პროცესი ერთობ განსაუვაებელია. ამფიბიების უმრავლესობაში ბროლი მხოლოდ ნაწილობრივია ლინზისებრი: მისი წინა ზედაპირი გაბრტყელებულია, უკანა კი—ნახევარსფერული (ასეთი ბროლი ონტოგენეზში ყალიბდება ლარვების სფერული ბროლიდან). ცილიარული სხეული ბროლის მიმართ რაშდენადმე უკანაა. იგი იკუმშება, რის გამოც მსხვილდება და უკანიდან აწვება ბროლს. ბროლი გადაადგილდება წინისკენ და საფოკუსო მანძილიც დიდდება. ზოგ კუდიან ამფიბიაში (ტრიტონი, სალამანდრა) აკომოდაციაში ცილიარული აპარატის მონაწილეობა რთულდება: ცილიარული კუნთი შეკუმშვისას უქერს მინისებრ სხეულს (იხილეთ ქვემოთ), რომელიც შიგნიდან აწვება ბროლს და გამოსწევს მას წინ. ასეთივე აკომოდაცია ახასიათებს გველებსაც. ამრიგად, აკომოდაცია აქაც ბროლის გადაადგილებით ხდება, ოღონდ თვით ამ გადაადგილების მექანიზმი სულ სხვაა. უმაღლეს ხერხემლიანებს ახასიათებთ სრულიად ოსპისებრი ბროლი და აკომოდაცია ხდება ბროლის სიმრუდის შეცვლის (და არა გადაადგილების) მეშვეობით. ასეთივე მექანიზმი გააჩნიათ ხვლიკებს. ფრინველებში (და მოსალოდნელია, რეპტელების ზოგ ჯგუფში) ხდება ბროლის გადაადგილება და სიმრუდის შეცვლა. ბროლის სიმრუდის შეცვლა ხდება ცილიარული აპარატის მოქმედებით. ცილიარული კუნთის

შეკუმშვისას იოგი, რომლითაც მასზე ბროლის ჩანთაა მიმაგრებული, დუნდება, ბროლის ჩანთა ბროლს აღარ კიმავეს და ბროლიც თავისი ელასტიკურობის გამო უფრო გამოზნექილი ხდება, რითაც საფოკუსო მანძილი მცირდება. ცილიარული კუნთის მოდუნებისას ბროლს კვლავ უბრუნდება პირვანდელი ფორმა: იოგი იკიმება და კიმავეს ბროლის ჩანთას; ბროლის ჩანთა კი აწეება წინიდან და უკანიდან ბროლს და აბრტყელებს მას. ავით საფოკუსო მანძილი კვლავ დიდდება.

ბროლის გარდა თვალში სხვა, ბევრად უფრო ნაკლები მნიშვნელობის დიოპტრიკული (შუქმტები) ნაწილებიც არის. ასეთია, კერძოდ, თვალის ღრუს ამომვსები ლაბისებრი კონსისტენციის მინისებრი სხეული (corpus vitreum), რომელიც ძალიან ცოტა უჯრედებს და ბოქკოებს შეიცავს. იგი ვითარდება თვითრეტინის უჯრედების მოკმედების შედეგად და, აგრეთვე, გარედან (ძარღვანი ნაჭდვის გავლით) შესახლებული მეზენქიმის მონაწილეობით. დიოპტრიკული ფუნქცია აქვს რქოვანასაც, რომელსაც



სურ. 159. ძუძუ მწოვრის თვალი

1. მხედველობის ღერძი, 2. რქოვანა, 3. ირისი, 4. ცილიარული კუნთი, 5. ბროლი, 6. მინისებრი სხეული, 7. რეტინა, 8. ტალღისებრი ნაოჭი, 9. პაგმენტური შრე, 10. ქორიოიდეა, 11. სკლერა, 12. ყვითელი ლაქა, 13. ნერვი.

ჩვენ ქვემოთ განვიხილავთ. დასასრულს, შუქის გარდატეხაში მონაწილეობს ის წყლისებრი სითხეც (humor aqueus), რომლითაც თვალის წინა კამერაა ამოვსებული.

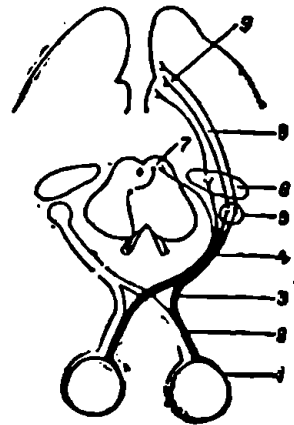
თვალის კაკლის სულ ზედა. პირულ შრეს, რომელიც ყველა აღწერილ ნაწილს კაფსულასავით ჰმოსაფარავს, სკლერა ანუ ბოქკოვანი გარსი (sclera) ჰქვია. იგი ვითარდება მეზენქიმიდან, ისევე, როგორც ძარღვანი გარსი. ქვეწარმავლებს, ფრინველებს, სტეგოცეფალებს, ზოგ ნამარხ თევზებს სკლერის წინა ნაწილში (ირისის ირგვლივ) ძვლების სკლეროტიკული რგოლი აქვთ. უფრო ხშირად კი სკლერა გახრტილებულია. მხოლოდ ძუძუმწოვრებში იგი ბოქკოვანია და სკელეტურ მასალას არ შეიცავს. სკლერაც

თან გასდევს ოპტიკურ ტრაქტს და გადადის ტვინის მაგარ გარსად.

წინა მხარეზე (გუგის და ირისის წინ) სკლერა უშუალოდ ეკ-
რის კანის ექტოდერმას. რადგანაც ამ ნაწილში თვალში მოსახ-
ვედრმა სხივებმა უნდა გაიარონ, სკლერაც და მასზე მიკრული
ექტოდერმის უბანიც აქ გამჭვირვალეა და ორივე ერთად კენის
რკოვანას (cornea). ამრიგად, რკოვანა ორი წყაროდან ვითარ-
დება: მისი შიგნითა უფრო სქელი შრე სკლერის უბანია და, ცხა-
დია, მეზოდერმული წარმოშობისაა, ზედაპირული თხელი შრე კი
კანის ექტოდერმის შეცვლილი და დეპიგმენტირებული უბანია.
წყლის ხერხემლიანთ რკოვანა თითქმის ბრტყელი აქვთ. ხმელეთის
ხერხემლიანებში კი იგი საკმაოდ ამოხნეკილი ხდება და დიოპტ-
რიკულ როლსაც იძენს.

ამ მთავარი ნაწილების გარდა, თვალი აღჭურვილია დამხმა-
რე მოწყობილობებითაც, რომლებიც მის განუყოფელ ნაწი-
ლებს შეადგენს და მასთან ერთად ევოლუირებენ. ამ დამატებით
ნაწილებს ეკუთვნიან ჩვენთვის უკვე
ცნობილი თვალის კუნთები, რომლებიც
თვალის კაკალს ამოძრავებენ. ხმელე-
თის ხერხემლიანებს ჰაერის გარემოს
სიმშრალის გამო, უვითარდებათ სპე-
ციალური ნაწილები, რომლებიც იცავენ
თვალს გაშრობისაგან და თვალის
შობანას ექსახურებიან (ქუთუთოები,
საცრემლე ჯირკვლები და სხვა).

რეცეპტორულ უჯრედში (I ოპტი-
კური ნეირონი) წარმოქმნილი იმპულსი
გადაეცემა პიბოლარულ ნეირონს (II
ოპტიკური ნეირონი), აქედან კი — განგ-
ლიოზური შრის ნეირონს (III ოპტი-
კური ნეირონი) და მისი ნევრიტით
(ოპტიკური ნერვის ბოქკოებით) მიდის
ტვინში. შორისული ტვინის ფუძესთან
ოპტიკური ბოქკოები გადაჯვარედინ-
დებიან და ქმნიან ქიაზმას, რის შემდე-
გაც გრძელდებიან უკვე ტვინის ზედა-
პირზე. საბოლოოდ არაქუთუთმწოვარ
ხერხემლიანებში ისინი აღწევენ შუა
ტვინის მხედველობითი წილე-
ბის სახურავს (tectum opticum). ამა-
ვე დროს, ამ ბოქკოების კოლატერა-



სურ. 167. ძუძუმწოვ-
რების მხედველობითი
ტრაქტი

1. რეტინა, 2. მხედველობითი
ნერვი, 3. ქიაზმა, 4. მხედვე-
ლობითი ტრაქტი, 5. გარეთა
მუხლოვანი სხეული, 6. თა-
ლამუსის ბალიში, 7. ოთხ-
გორაკის წინა ბორცვები,
8. ცენტრალური მხედველო-
ბითი გზა, 9. ქერქის მხედ-
ველობითი არე.

ლები ჩაღიან გარეთა მუხლოვან სხეულში (corpus geniculatum laterales). ამრიგად, ამ ცხოველებში ტექტუმში უმაღლესი ოპტიკური ცენტრია. ძუძუნწოვრებში (ნაწილობრივ უკვე რეპტილიებსა და ფოინკლებში) ოპტიკური გზა რთულდება. კერძოდ, ტექტუმში ნევრიტები კი აღარ აღიან, არამედ კოლატერალები; ნევრიტები კი, სწორედ, გარეთა მუხლოვან სხეულებში მიღიან. ბოქკობებს ნაწილი მიდის თალამუსშიაც (მის ბალიშში). გარეთა მუხლოვანი სხეულიდან თალამუსზე გავლით და თვით თალამუსის ბალიშიდან ახალი ნევრონების ბოქკობები მიიმართებიან ნააქვარსუროების კეფის წილის მედიალური ზედაპირისაკენ, სადაც დეზის ნაპრალის ორივე კედელზე უმაღლესი ოპტიკური ცენტრები იმყოფებიან.

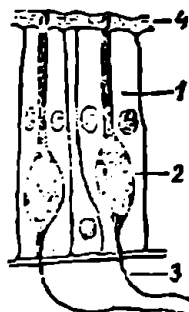
§ 44 ყნოსვითი ანალიზატორის განვითარება, აგებულება და ევოლუცია

ყნოსვითი რეცეპტორი, მიუხედავად იმისა, რომ მან ევოლუციის პროცესში უაღრესად დიდი როლი შეასრულა, არც სტრუქტურული და არც ფუნქციონალური თვალსაზრისით დიდ სირთულეს არ აღწევს. ამგვარად დადასტურებულია, რომ ყნოსვითი რეცეპტორი, ისევე, როგორც მხედველობითი, განსხვავებით ყველა სხვა რეცეპტორთან, თვით ტვინის დიფერენცირებული ნაწილია, რომელიც გამოცალკევდება ჯერ კიდევ ნერვული ფირფიტის სტადიაში.

თავის წინა ზედაპირის ეპიდერმალურ ექტოდერმაში მყოფი ყნოსვითი რეცეპტორის ნერვები ყნოსვითი პლაკოდები ან ყნოსვითი ფირფიტებია, რომლებიც ყველა ხერხემლიანთ, ციკლოსტომების გარდა, წყვილი აქვთ (ციკლოსტომების ყნოსვითი ორგანოს სიკენტე, როგორც ჩანს, მეორეული უნდა იყოს). ისინი ჩაიზნიკებიან და ყნოსვით ფოსობად იქცევიან. ამის შემდეგ წყლისა და ხმელეთის ხერხემლიანთა ყნოსვითი რეცეპტორის განვითარება განსხვავებულად მიმდინარეობს. ნამდვილ წყლის ხერხემლიანებში ყნოსვითი ფოსობები ბოლომდე რჩებიან მეტნაკლებად ღრმა პარკებად, რომლებიც მხოლოდ გარეთ (წყალში) იხსნებიან. ქოანებიან თევზებში (კროსოპტერიგიები, დიპნოები) და ყველა ხმელეთის ხერხემლიანში კი თითოეული ყნოსვითი ფოსოს ან პარკის ფსკერი ღმად ჩაიზრდება და უაბლოვდება ხახის კედელს. შეეზრდება მას და პერფორაციის შედეგად იხსნება მასში სპეციალური ხერხელით, რომელსაც ქოანა ჰქვია. ქოანების წარმოქმნა დაკავ-

შირებულაა ჰაერით სუნთქვასთან: ყნოსვითი ორგანოს ღრუ ხნელეთის ხერხემლიანებში მარტოოდენ ყნოსვას კი არ ენსასურება, არამედ იგი ფილტვებში ჰაერის გამტარ გზასაც წარმოადგენს. ცხვირის ღრუს სუნთქვით ფუნქციასთან დაკავშირებით სავადასხვა ცხოველებში მისი აგებულება უაღრესად განსხვავებულია. თანაც ყნოსვითი ფუნქცია ამ ღრუს მხოლოდ ერთობ მცირე ნაწილს რჩება, რომელიც საკუთრივ ყნოსვითი ეპითელითაა დაფარული.

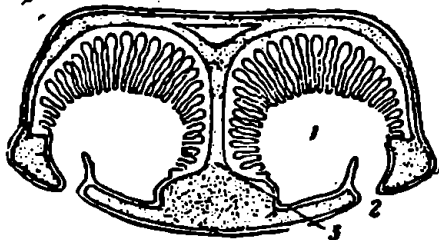
ყნოსვითი რეცეპტორი შეიცავს ორი ტიპის უჯრედებს. პირველი მათგანი ყნოსვითი ანუ ოლფაქტორული უჯრედებია, მეორე კი საყრდენი უჯრედები. ორივე ტიპის უჯრედები ძალიან მაღალია. ყნოსვითი უჯრედი თავისებურად არის დიფერენცირებული: მისი ბაზალური ბოლო, რომელიდანაც ნერვი (ყნოსვითი ნერვის ბოქო) იწყება, — განსხვავებულია, აპიკალური ბოლო კი, რომელიც ცხვირის ღრუსენაა მიქცეული — შევიწროებული. ეს შევიწროებული ბოლო ყველა ოლფაქტორულ უჯრედს ერთნაირი არა აქვს: ნაწილს იგი აღჭურვილი აქვს ვიწრო ჩხირისებრი დანართით, ნაწილს კი უფრო მომსხო, კულისებრი დანართით. ამრიგად, როგორც ჩანს, ოლფაქტორული რეცეპტორული უჯრედები ამ მხრივაც იჩენენ შგავსებას ოპტიკურ რეცეპტორულ უჯრედებთან, რომლებიც აგრეთვე, აღჭურვილნი არიან ჩხირისებრი და კულისებრი აღმქმელი დანართებით. საინტერესოა, რომ ოლფაქტორული უჯრედების ამ ორ სახეს, როგორც ჩანს, ცენტრალური კავშირებიც ორნაირი აქვთ: ერთი სახის უჯრედთა აქსონები იმპულსებს ტვინის ვისცერალურ ნაწილებს აწვდიან. მეორე სახის უჯრედების აქსონები კი — სომატურ ნაწილებს. ამრიგად, შესაძლებელია, ყნოსვით რეცეპტორს გააჩნია ვისცერალური ფუნქციაც და სომატურიც. ოლფაქტორული ელემენტები განლაგებულნი არიან მაღალ საყრდენ უჯრედებს შორის, რომელთა ერთობლიობა ქმნის მრავალრიგოვან ეპითელურ ფენას. როგორც ვხედავთ, მედულარული წარმოშობის ყნოსვითი ორგანოს ნერგი დიფერენციალური დიფერენცირებით იძლევა სამი ტიპის ელემენტებს: ოლფაქტორულ უჯრედებს, საყრდენ უჯრედებს და გლიურ ელემენტებს (უმეილნო ყნოსვითი ბოქოების და, ნაწი-



სურ. 151. ყნოსვითი რეცეპტორის აგებულება
 1. საყრდენი უჯრედები, 2. რეცეპტორული უჯრედები, 3. მათი მორჩები (ყნოსვითი ნერვის ბოქოები), 4. ლორწო.

ლობრიკ, ყნოსვით წილებში მყოფი ყნოსვითი გორგლების შეანი-
სეულ უჯრედებს).

როგორც ვთქვით, ყნოსვითი ეპითელი იმყოფება ცხვირის
ღრუში, რომელიც ყოველთვის გარემოებულია ჩონჩაის სპეციალური
ნაწილით: ხრტილოვანი ან ძვლოვანი ყნოსვითი კაფსულით. წყლის
ხერხემლიანებში, როგორც ვიცით, ყნოსვით ეპითელს მთელი
ცხვირის ღრუ უჭირავს. სრულიად თავისებურადაა აგებული ცხვი-
რის ღრუ ციკლოსტომებში, სადაც იგა კენტია და დაკავშირებუ-
ლია ჰიპოფიზთან (რატკეს ჯიბესთან). დანარჩენ ხერხემლიანებში
ყნოსვით პარკებს არავითარი კავშირი რატკეს ჯიბესთან არა
აქვთ. სელაქიების ცხვირის ღრუ იხსნება თავის (კერძოდ, დინგის)
ვენტრალურ ზედაპირზე. თევზებში კი ნესტოები ისევე თავის წინა
ნაწილის დორსალურ ზედაპირზეა. თანაც საყნოსავი ფოსოს კა-
დეები აქ შუაში შეზრდილია ერთმანეთს და თითოეული ყნოსვითი



სურ. 162 სელაქიის ყნოსვის
ორგანოს განივი კრილი

1. ყნოსვითი პარკი, 2. ნესტო, 3. ცხვი-
რის ძვიდე.

პარკი გარეთ იხსნება ორი
ნესტოთი: ერთში წყალი
შედის, მეორიდან კი გამო-
დის (რადგანაც მეორე ნეს-
ტოს სპეციალური სარქვე-
ლი აქვს).

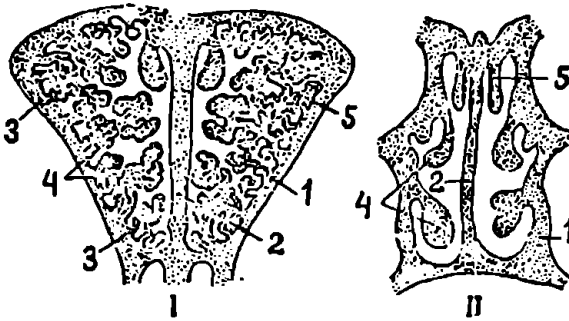
ხმელეთზე ცხოვრების
დაწყებიდან ხერხემლიანების
ცხვირის ღრუ ძლიერ დიდ-
დება და რთულდება, რაც
დაკავშირებულია, უმთავრე-
სად, მის ახალ ფუნქციას-
თან; ფილტვებში ჰაერის

გატარებასთან. უკვე კროსოპტერიგიებს და დიანოებს უვითარ-
დებათ ქოანები. ამავდროს, რადგანაც ყნოსვითი რეცეპცია
მხოლოდ სველ გარემოშია შესაძლებელი, წარმოიქმნა ადაპტაცია
ყნოსვითი ზედაპირის დასასველებლად და მოსაბანად: ცხვირის
ღრუ უკვე ამფიბიებში დაუკავშირდა ორბიტას საცრემლე
არხით (canalis nasolacrimalis), რომლითაც საცრემლე ჯირკვ-
ლების სეკრეტი ცხვირის ღრუში ჩადის. უკვე ციკლოსტომებში
ჩაღება ყნოსვითი ზედაპირის გადიდების ტენდენცია, რაც საყნო-
სავი ზედაპირის დანაოქებით გამოიანატება. ხმელეთის ხერხემლია-
ნებში ეს ტენდენცია განსაკუთრებით მაღალ დონეს აღწევს. ამფი-
ბებში ცხვირის ღრუს უჩნდება გვერდითი სიღრუეები. ვითარდებ-
ბა მისი სპეციალური გაკონაზარდი — იაკობსონისეული ორგანო.
განსაკუთრებით რთულდება ცხვირის ღრუს აგებულება იგრეთ-

წოდებული ნიჟარების წარმოქმნით, რასაც პირველად ქვეწარ-
 მავლებში ვხვდებით. ნიჟარებში წარმოადგენენ ძვლების თხელ,
 ძლიერ დაკლავნილ ფირფიტებს, რომელთა ზედაპირი ლორწოვანი
 გარსითაა დაფარული. უკვე რეპტილიებში ცხვირის ღრუს გარეთა
 კედელზე ვაედავთ სუსტად დახვეულ ჰორიზონტალურ ფირფიტას,
 რომელიც ცხვირის ღრუს ყოფს ზედა ყნოსვით და ქვედა სუნთქ-
 ვით განყოფილებად. ფრინველებს, ამ ნიჟარის გართულებასთან
 ერთად, უჩნდებათ კიდევ ორი ნიჟარა: ერთი ქვედა (წინა) და
 მეორეც ზედა (უკანა). ძუძუმწოვრებს ნიჟაროვანი აპარატი და,
 შესაბამისად, მთელი ცხვირის ღრუ კიდევ უფრო ურთულდებათ.
 მათ, როგორც ვიცით, აგრეთვე სამი ნიჟარა აქვთ: ქვედა (დაკავ-
 შირებული ზედაყბის ძვალთან), შუა (დაკავშირებული ცხვირის
 ძვალთან) და ზედა (დაკავშირებული ცხვირის ძვალთან). პირველი
 ორი დაფარულია ჩვეულებრივი ეპითელით და ინერვირდება სანწ-
 ვერა ნერვით. საკუთრივ ყნოსვითი ეპითელით შემოსილია მხოლოდ
 ზედა ნიჟარა. ამავე ღროს, თვით ეს ნიჟარა, დამატებითი გამო-
 ნაზარდების განვითარებით ორ ნიჟარადაა გაყოფილი, რომელთაც
 გარეთა ნიჟარა (ectoturbinale) და შიგნითა ნიჟარა (endo-
 turbinale) ჰქვიათ. ყველაფერი ეს ძლიერ აღიღებს ყნოსვითი რე-
 ცეპტორის ზედაპირს. როგორც ვხედავთ, ევოლუციის პროცესში
 ხდება მეორეული განცალკევება ცხვირის ღრუს ყნოსვითი და
 სუნთქვითი ნაწილებისა. ამავე ღროს, ცხოვრების პირობებისაგან
 და ცხოველისათვის ყნოსვითი ფუნქციის მნიშვნელობისაგან დამო-
 კიდებით, ცხვირის ღრუს აგებულება და, კერძოდ, ნიჟაროვანი
 აპარატის განვითარების ხარისხი ფრიად ვარიაციულია. კარგი
 ყნოსვის მქონე ფორმებში (ეგრეთ წოდებულ მაკროსმატიკო-
 სებში) ყნოსვითი ნიჟარები და, ცხადია, ყნოსვითი ეპითელიც
 ძლიერაა განვითარებული. სუსტი ყნოსვის მქონე ფორმებში (მიკ-
 როსმატიკოსებში) კი იგი სუსტადაა განვითარებული და
 შეიძლება რედუცირებულიც იყოს. ნიჟაროვანი აპარატის განვი-
 თარებას დიდი მნიშვნელობა აქვს სუნთქვითი ფუნქციისათვის, რად-
 განაც სველი ეპითელით დაფარული რთული შილების სისტემაში
 გავლისას ფილტვებში მინაფალი ჰაერი თბება და თანაც იწმინდე-
 ბა. მაგრამ ნიჟარების მთავარი დანიშნულება მაინც ყნოსვასთანაა
 დაკავშირებული (ამას მოწმობს ისიც, რომ ნიჟარების რედუქცია
 მიკროსმატიკურ ფორმებში ხდება). კერძოდ, დიდი უსწორმასწო-
 რო ზედაპირი ხელს უწყობს ჰაერის კარგად არევას, რის გამოც,
 მასთან მოყოლილი ნივთიერებების შერევიერებული უმცირესი ნა-
 წილაკები თანაბრად ნაწილდებიან მასში. ამრიგად, სპეციალურად

მომზადებული ჰაერი აღწევს ყნოსვით ეპითელს, რომელიც ზედა, ყველაზე უფრო შორს მყოფ ნივარას მოსახსნის.

ყნოსვითი ორგანოს სპეციალურ განყოფილებას წარმოადგენს იაკობსონისეული ორგანო. იგი ვითარდება ყნოსვითი პარკების ვენტრალური ღრუ გამონაზარდების სახით. ქვეწარმავლებში და უფრო მაღლა მდგომ ჯგუფებში ეს გამონაზარდები იაკობსონისეულ ორგანოს იძლევიან, რომელიც ხერხლით უკავშირდება პირის ღრუს, ცხვირის ღრუსთან კავშირს კი სრულიად ჰკარგავს. იაკობსონისეული ორგანოს ჰისტოგენეზი თითქმის არაფრით განსხვავდება თვით ყნოსვითი ორგანოს ჰისტოგენეზის-



სურ. 163. ძუძუმწოვრის ცხვირის ღრუს განივი კრილი

I. მაკროსმატული ფორმა (შეული), II. მიკროსმატული ფორმა (ადამიანი)

1. ცხვირის კაფსულის კედელი, 2. ცხვირის ძგიდე,
3. გარეთა ნივარები, 4. შიგნითა ნივარები,
5. ყნოსვითი ეპითელი (შავი).

გან. კარგად განვითარებული იაკობსონისეული ორგანო აქვთ ხელიკებს, გველებს, ძუძუმწოვრების მრავალ ჯგუფს, კერძოდ, მღრღნელებს. დანარჩენ ხერხემლიანებში იგი ემბრიონალური ორგანოა. იაკობსონისეული ორგანოს ფუნქცია საბოლოოდ არაა ცნობილი. იგი, ალბათ, აღიქვამს პირის ღრუში მყოფი საკვების სუნს. განსხვავებით თვით ყნოსვითი ორგანოსაგან, იგი ყოველთვის სითხეს შეიცავს. იაკობსონისეული ორგანო ინერვირდება ნერვული ბოქკოების სპეციალური კონით, რომელსაც ხშირად ტერმინალურ ნერვს (n. terminalis) უწოდებენ.

წყლის ხერხემლიანების ყნოსვის რეცეპტორის ფუნქციას ბევრი რამ აქვს საერთო გემოვნების რეცეპტორთან: ისიც აღიქ-

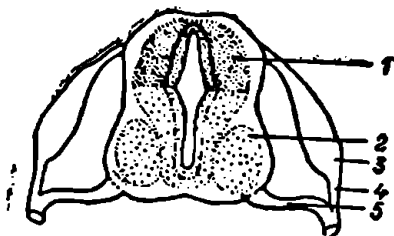
ვამს წყალში გახსნილ ნივთიერებათა ზემოქმედებას. მიუხედავად ამისა, იგი მაინც სრულიად ჰომოლოგიურია ხმელეთის ხერხემლიანთა ყნოსვის რეცეპტორისა. თანაც, როგორც ჩანს, გემოსა და ყნოსვის შეგრძნებას შორის რაღაც პრინციპული რაგვარობრივი განსხვავება მაინც არსებობს. ყნოსვითი რეცეპტორის ტუნქცია ხმელეთის პირობებში უაღრესად უურო დიდი მნიშვნელობისა გახდა ჰაეროვანი გარემოს დიდი ზოძრაობის, ქროლვადი ნივთიერების დიფუზიის დიდი სისწრაფის და ჰაერის სწრაფი დინებების არსებობის გამო. ამრიგად, ხმელეთის ხერხემლიანებში ყნოსვითმა რეცეპტორმა დიდი სასიცოცხლო მნიშვნელობა შეიძინა. ამასთან დაკავშირებით, ყნოსვითი აპარატი გასრულყოფილდა და გართულდა. ამავდროს, მოხდა გასრულყოფილება არა მარტო ყნოსვითი ანალიზატორის რეცეპტორული ნაწილისა, არამედ უაღრესად პროგრესულად განვითარდა მისი ცენტრალური ნაწილიც. ეს ერთ-ერთი უმთავრესი მიზეზი იყო იმისა, რომ ხეღეთის ხერხემლიანებში განსაკუთრებით თვალსაჩინოდ იჩინა თავი წინა ტვინის პროგრესულმა განვითარებამ, რამაც მაქსიმუმს ძუძუნეწოვებში მიაღწია. რაც შეეხება ყნოსვის ფიზიოლოგიურ მექანიზმს, იგი დღემდე არაა საბოლოოდ დადგენილი. არაა გამოკვლეული, თუ როგორ მოქმედებენ სუნიანი ნივთიერებები ყნოსვითი რეცეპტორის უჯრედებზე: ქიმიურად თუ ფიზიკურად.

ყნოსვითი იმპულსების გზა რთულია. იგი წარმოიქმნება რეცეპტორის ოლფაქტორულ უჯრედებში და ყნოსვითი ნერვით აღწევს ტვინის ყნოსვით წილს. აქ იგი გადაეცემა ყნოსვის წილის სიღრმეში მდებარე მიტრალური უჯრედების დენდრიტებით შექმნილ ყნოსვით გორგლებს, რომლებიც ყნოსვითი წილის პერაფერიულ შრეში იმყოფებიან. მიტრალური უჯრედების ნეკროტებით, რომლებიც ყნოსვით ტრაქტებს ქმნიან, იმპულსი მიდის ქერქში (უმდაბლეს ხერხემლიანებში წინა ტვინის მთელ ქერქში; უმაღლესებში კი მის შესაბამის ჰიპოკამპუსში და, ნაწილობრივ, გამჭვირვალე ძვინდესა და წინა დაცხრილულ სუბსტანციაში, რომელიც კარგი ყნოსვის მქონე ფორმებში სპეციალური პაროლფაქტორულ ხეღეთად ვითარდება).

ამრიგად, ყნოსვის პირველადი ცენტრია ყნოსვითი წილი, მეორეული ცენტრები კი ქერქის შესაბამე ნაწილში იმყოფებიან. აქედან ნერვული გზები მიიმართებიან შუა და შორისულ ტვინში (ეპითალამუსში და ჰიპოთალამუსში).

§ 45. ტანის ტონის განვითარება. აგებულება
და ფეოლოგია

ნერვული ლულის ტანის განყოფილებაში ინტენსიურად ვითარდებიან და სქელდებიან გვერდითი კედლები, დორსალური და ვენტრალური კედლები კი თხელი რჩებიან და სახურავისა და ფსკერის ფირფიტებად იწოდებიან. გვერდითი კედლები ვითარდებიან არა მარტო განზე და შიგნითგან, არამედ ზემოთაც და ქვემოთაც ისე, რომ საბოლოოდ მარჯვენა და მარცხენა ნახევრის გვერდითი კედელი ერთმანეთს ეხება შუა ხაზზე. მათ შორის მხოლოდ ვიწრო და ღრმა გასწვრივი ღარებილა რჩება. ამ ღარებს ზედა შუა ღარი (fissura media superior) და ქვედა შუა ღარი (fissura media inferior) ჰქვია. მათ სიღრმეში ჩამალულია, შესაბამისად, სახურავის და ფსკერის ფირფიტები. ტვინის კედლების შეცვლასთან ერთად იცვლება ღრუც: იგი ჯერ ვერტიკალური ნაპრალის სახეს იძენს, შემდეგ კი ვიწრო ცენტრალურ არხად იქცევა (canalis centralis). ციკლოსტომების და, აგრეთვე, ქიმერების ტანის ტვინი ლენტისებრად დორსოვენტრალურად გაბრტყელებული. თევზებში



სურ. 164. ადამიანის ემბრიონის ტანის ტვინის კრილი

1. დორსალური რქების მიდამო,
2. ვენტრალური რქების მიდამო,
3. სინალური კვანძი, 4. დორსალური ფესვი, 5. ვენტრალური ფესვი.

რჩება ზედა შუა ღარი (fissura media superior) და ქვედა შუა ღარი (fissura media inferior) ჰქვია. მათ სიღრმეში ჩამალულია, შესაბამისად, სახურავის და ფსკერის ფირფიტები. ტვინის კედლების შეცვლასთან ერთად იცვლება ღრუც: იგი ჯერ ვერტიკალური ნაპრალის სახეს იძენს, შემდეგ კი ვიწრო ცენტრალურ არხად იქცევა (canalis centralis). ციკლოსტომების და, აგრეთვე, ქიმერების ტანის ტვინი ლენტისებრად დორსოვენტრალურად გაბრტყელებული. თევზებში

მას ფართო ვენტრალური ზედაპირი და შევიწროებული დორსალური ზედაპირი აქვს. ხმელეთის ხერხემლიანთა ტანის ტვინი თითქმის ცილინდრულია.

წყლის ხერხემლიანებში ტანის ტვინი მთელ სიგრძეზე თანაბარი სისქისაა. ხმელეთის ხერხემლიანებში კი იგი ქმნის ორ გამსხვილებას: კისრისას (intumescentia cervicalis) და წელისას (intumescentia lumbalis). ეს დაკავშირებულია კიდურების ახალ ფუნქციასთან. კიდურებს მთელი სხეულის სიმძიმე ეყრდნობა და ისინი მთავარ სალოკომოციო ორგანოდ იქცევიან. შესაბამისად პროგრესულად ვითარდება მათი მაინერვირებელი აპარატი: სინალური ნერვები (რომლებიც წნულებს ქმნიან) და ცენტრები ტანის ტვინში. იმ ცხოველებს, რომლებსაც კიდურები რედუცირებული აქვთ (გიმნოფიონები, უფეხო ხელიკები, გველები), ტანის ტვინის გამსხვილებებიც აღარ გააჩნიათ. მბტუნავ ფორმებს (კენგურუ, მიწის კურდღლები), რომელთაც უკანა ფეხები ბევრად უფრო ძლიერ აქვთ განვითარებული წინაზე, წელის გამსხვილებაც უფრო კარ-

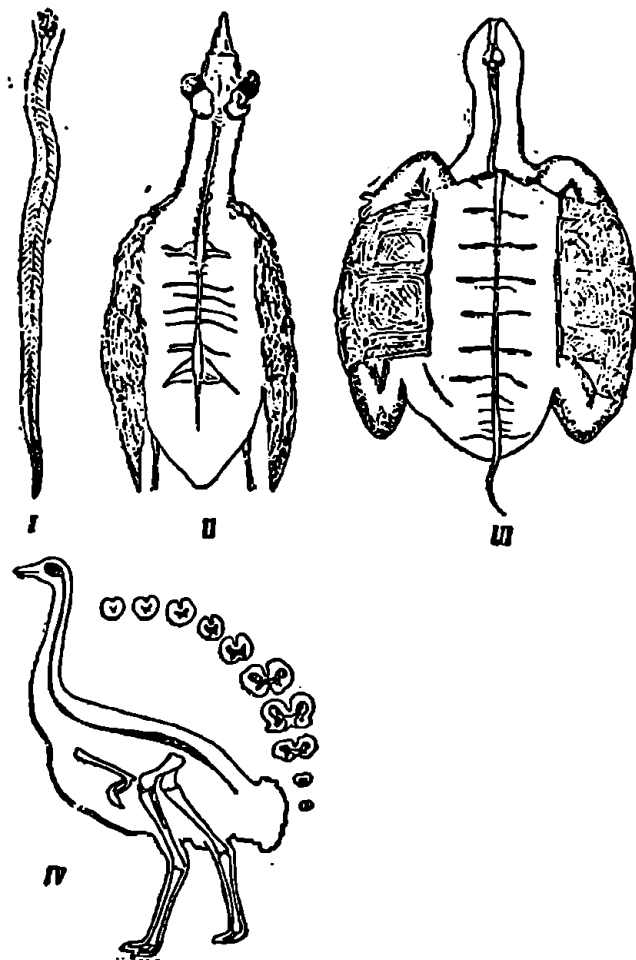
გად აქვთ გამოხატული, ვიდრე, კისრისა. ამასვე ვხედავთ მოსიარულე ფრინველებში, რომლებსაც წელის გამსხვილების მძლავრი განვითარების შესაბამისად ცენტრალური არხი ვრცელ სინუსად აქვთ განვითარებული (*sinus rhomboidalis*). კიდევ უფრო დიდი ჰქონდათ წელის გამსხვილება ორუბა დინოზავრებს: ზოგი მათგანის ტვინში ნისი განივი ქრილი ათჯნისაც კი სჭარბობდა თავის ტვინს. კარგად მუშენ ფრინველებს და ღამურებს, პირიქით, კისრის გამსხვილება უფრო ძლიერ აქვთ განვითარებული. პრიმატებს, რომელთაც წინა კიდური აქტიურ სატაც ორგანოდ ექცევათ და, განსაკუთრებით ადამიანს, ამ ორგანოს პროგრესულ განვითარებასთან ერთად, აგრეთვე, კისრის გამსხვილება აქვთ განსაკუთრებით კარგად გამოსახული. ძალიან საინტერესოა, რომ *Trigla* თევზის ტანის ტვინი რამდენსამე გამსხვილებას ქმნის იმ უბნებში, საიდანაც იწყება ნერვები, რომლებიც ინერვირებენ ამ თევზის მკერდის ფარფლის სამ გამოცალკეებულ, გადიდებულ და დამოუკიდებელი მოძრაობის უნარის მქონე სხვიეს. საერთოდ, ტანის ტვინი მით უფრო ძლიერაა განვითარებული, რაც უფრო მძლავრია მუსკულატურა და რაც უფრო მეტია კანის მგრძნობიარე ზედაპირი. მაგალითად, კუბებს, რომელთაც ტანის მუსკულატურა რედუცირებული აქვთ, კანი კი მასიური ბაქნით დაფარული, ტანის ტვინი უაღრესად წვრილი და სუსტი აქვთ.

ემბრიონალურ პერიოდში ტვინი წვდება ხერხემლის არხის უკანა ბოლომდე (კუდშიაც). ძუძუიწოვრებში ტვინის განვითარება თანდათან ჩამორჩება ხერხემლისას და იგი მხოლოდ წელის ან გავის მიდამომდე აღწევს. ხერხემლის არხის უკანა ნაწილში კი მხოლოდ წვრილი ეპითელური მილის სახით გრძელდება, რომელსაც ბოლო ძაფი (*film terminalis*) ჰქვია. ამ პროცესს ასცენსუსი (აზიდვა) ჰქვია.

რუხი ნივთიერება ტანის ტვინში ცენტრალური არხის ირგვლივ იმყოფება, თეთრი ნივთიერება კი—ზედაპირზე. რუხი ნივთიერების ცალკეული უბნები ძლიერაა განვითარებული და ქმნის თეთრ ნივთიერებაში შეჭრილ რუხ სვეტებს ანუ რქებს (განივ ქრილზე ისინი რქებს გვანან). მათი განვითარების გამო თეთრი ნივთიერებაც იყოფა თეთრ სვეტებად. ასეთი ზონალურობა არ ემჩნევა ციკლოსტომებს.

წყლის ხერხემლიანებს განვითარებული აქვთ მხოლოდ ვენტრალური რქები (*cornua ventrales*), რომლებიც მოტორულ უჯრედებს შეიცავენ (ამიტომაცაა თევზების ტანის ტვინის ფუძე ფართო!). ყველა ხმელეთის ხერხემლიანთ კი კარგად აქვთ განვითარებული მგრძნობიარე დორსალური რქებიც (*cornua dor-*

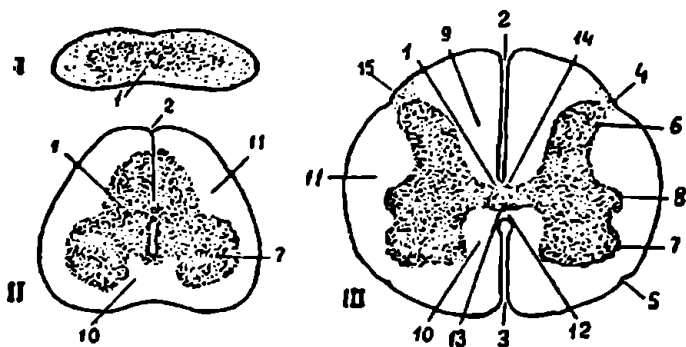
sales). ეს განპირობებულია იმით, რომ კანის რეცეპტორული ფუნქცია ხმელეთის პირობებში უზომოდ იზრდება. საყურადღებოა, რომ ღორსალური რქების წვერზე ვითარდება ფრიალ თავისებური



სურ. 165. ტანის ტვინის გამსხვილებები
 I. გელი, II. კარგად მფრენი ფრინველი, III. კუ,
 IV. სირაქლემა (აღნიშნულია განივი კრილები
 სხედასხვა დონეზე).

სტრუქტურის მქონე როლანდოს ლაბისებრი ანუ გელა-
 ტინოზური ნივთიერება (substantia gelatinosa Rolaudi).
 ნთელი რუბი ნივთიერების განივ კრილს პეპლის (ან ლათინური

ჩასოს ე მოხაზულობა აქვს. აღსანიშნავია, რომ დორსალური რქების განვითარების სუსტ ნიშნებს სელაქიებშიც ვხედავთ. ამასთან ერთად, ძუძუმწოვრებს ტანის ტვინის წინა ნაწილში, დორსალურ და ვენტრალურ რქებს შორის უვითარდებათ მომცრო გვერდითი რქები (cornua laterales). რუხი ნივთიერების დიფერენცირების შესაბამისად თეთრი ნივთიერებაც კმნის ვენტრალურ სვეტებს (columnae ventrales) ვენტრალურ რქასა და ქვედა შუა ღარს შორის, დორსალურ სვეტებს (columnae dorsales)—დორსალურ რქასა და ზედა შუა ღარს შორის და გვერდით სვეტებს (columnae laterales)—დორსალურ რქასა და ვენტრალურ რქას შორის. რუხი რქების განვითარებლობის გამო წყლის ხერხემლიანთ, ცხადია, არც დორსალური და ლატერალური



სურ. 166. ტანის ტვინის განვითარების კრილი I. ციკლოსტომი, II. თევზა, III. ხელეთვის ხერხემლიანი. 1. ცენტრალური არხი, 9. ზედა შუა ღარი, 3. ქვედა შუა ღარი, 4. ზედა გვერდითი ღარი, 5. ქვედა გვერდითი ღარი, 6. დორსალური რქა, 7. ვენტრალური რქა, 8. ლატერალური რქა, 9. დორსალური სვეტი, 10. ვენტრალური სვეტი, 11. ლატერალური სვეტი, 12. ქვედა თვითი კონისურა, 13. ქვედა რუხი კონისურა, 14. ზედა რუხი კონისურა, 15. როლანდოს ველატივობური ნივთიერება.

სვეტები აქვთ გამოყოფილი. ვენტრალური სვეტები უმთავრესად შეიცავენ თავის ტვინიდან იომეგალ ეფერენტული ბოჭკოების კონებს, დორსალური სვეტები — თავის ტვინისკენ მიმავალ აფერენტული ბოჭკოების კონებს, გვერდითი სვეტები კი — ერთსაც და მეორესაც და, ამავე დროს, მოკლე ნერვულ გზებს, რომლებიც თვით ტანის ტვინის ცალკეულ უბნებს ერთიმეორესთან აკავშირებენ.

ციკლოსტომებში და, აგრეთვე, კუდიანი ამფიბიების ლარვებში, დორსალური ფესვების მგრძობიარე უჯრედების ნაწილი (უქა-

ლოების მსგავსად) თვით ტვინშია (ე. წ. რ. ო. პ. ო. ნ. - ბ. ო. ა. რ. დ. ი. ს. უ. ჯ. რ. ე. დ. ე. ბ. ი). თუმცა ამას ყველა არ იზიარებს. დანარჩენ ხერხემლიანებში კი ისინი მიოლოდ სპინალურ კვანძში იმყოფებიან. თანაც, ციკლოსტომებში მოტორული და სენსორული ფესვი ერთი-მეორის პირისპირა კი არ იწყება, არამედ აღტენიერებულად (პორაგეობით). ამავე დროს, წყლის ხერხემლიანთა ვენტრალური ფესვები შესაბამისი უჯრედების აქსონებით კი არაა შექანილი, არამედ მათი კოლატერალებით, ხმელეთის ხერხემლიანებში კი ტვინიდან თვით აქსონები გამოდიან. მოტორული უჯრედების დენდრიტები გამსჭვალავენ ტვინის მთელ კედელს და მის ზედაპირზე ქმნიან წნულს. ეს წნული უკვე ამჟობიებს ძლიერ შესუსტებული აქვთ, ფრინველებსა და ძუძუმწოვრებში კი სულაც აღარაა განვითარებული.

ევოლუციის პროცესში ხდება ტანის ტვინის ნერვული აპარატის მნიშვნელოვანი გართულება, რაც ახალ-ახალი ნერვული კავშირების ჩამოყალიბებით გამოიხატება. ეს კავშირები ყველაზე სუსტი ციკლოსტომებს აქვთ. მათ გააჩნიათ ვენტრალური რკალისებრი ბოჭკოები (რომლებიც ფუნქციით ჰომოლოგიურნი არიან აკრანების გიგანტური ანუ კოლოსალური ბოჭკოებისა) და სვეტისეული უჯრედები. განსაკუთრებით საყურადღებოა ის, რომ ციკლოსტომებს უკვე გააჩნიათ სისტემა, რომელიც თავის ტვინსა და ტანის ტვინს ერთმანეთს აკავშირებს. იგი წარმოდგენილია უაღრესად მსხვილი, ცხრეთწოდებული მიულერიისეული ბოჭკოებით. ისინი იწყებიან მოგრძო ტვინსა და შუა ტვინში მყოფი გიგანტური უჯრედებიდან და მიიმართებიან კუდისკენ, რომელიც ციკლოსტომების ერთადერთი ლოკომოტორული ორგანოა. ტვინში, ჩვეულებრივ, 6-8 მიულერიისეული ბოჭკოა, ამრიგად, ციკლოსტომებს უკვე ახასიათებთ ცერებროსპინალური რეფლექსები, — თუმცა მიოლოდ ელემენტარული, რადგანაც მათი განმხორციელებელი სისტემა ერთობ პრიმიტიულია (ბოჭკოების კოლოსალური ზომა და მათი მცირე რიცხვი). ეს სისტემა აგროვებს თავის ტვინის სხვადასხვა ნაწილებიდან იმპულსებს და მისი მეშვეობით თავის ტვინი გავლენას ახდენს ტანის ტვინის მოქმედებაზე.

სელაქიებს ძლიერ აქვთ განვითარებული ნეორეული მგრძნობიარე ნევრონების სისტემა, რომლებიც რკალისებრი ბოჭკოების შემადგენლობაში მოპირისპირე მხრის ანტეროლატერალურ (წინა-გვერდით) სვეტში გადადიან და იქ მოგრძო ტვინამდე და შუა ტვინამდე აღიან. ბევრად უფრო კარგად, ვიდრე ციკლოსტომებს, მათ განვითარებული აქვთ დაღმავალი (ეფერენტული) ბოჭკოე-

ბის სისტემა, რომელიც ახორციელებს თავის ტვინის ზემოქმედებას ტანის ტვინზე. ეს ბოქკოები იწყებიან შუა ტვინის რეტრიკულარული ფორმაციიდან, მოგრძო ტვინში მყოფი ვესტიბულარული და ლატერალური ბირთვებიდან და ნათხემის უჯრედებიდან. შუა ტვინის ქერქიდან (tectum opticum) უშუალოდ ტანის ტვინში მიმავალი გამტარი სისტემები აქ არ არსებობენ, მაგრამ ტექტუმსა და ტანის ტვინს შორის კავშირი მაინც ხორციელდება შუა ტვინის რეტრიკულარული ფორმაციის მეშვეობით. ამ მხრივ აღსანიშნავია შუა გასწვრივი კონა (fasciculus longitudinalis medialis), რომელიც ვენტრალურ ანუ წინა სვეტებში ჩამოდის.

იგივე სისტემები აქვთ განვითარებული ძვლოვან თევზებსაც. ამასთან ერთად, თევზებში გვხვდებიან ისეთი სისტემებიც, რომლებიც სელაქიებს არ გააჩნიათ. სახელობრ, ასეთია დაღმავალი მეორეული საგემოვნო გზები, რომლებიც ტანის ტვინის კისრიკულ ნაწილამდე აღწევენ. თევზების ტანის ტვინის ვენტრალურ სვეტებში იმყოფება ძითო კოლოსალური ნაუტერასეული ბოქკო, რომელიც იწყება მოგრძო ტვინში მყოფი ორი უზარმაზარი უჯრედიდან და აღწევს ტანის ტვინის კაუდალურ ბოლოს. ისინი აწვდიან იმპულსებს თევზების მთავარ სალოკომოციო ორგანოს—კუდს—ობტიკური, ლატერალური, ტრიგემინალური, განსაკუთრებით კი, ვესტიბულარული რეცეპტორების გალიზიანების პასუხად. თევზების თავის ტვინშიც (სელაქიების მსგავსად) აღმავალი სისტემები მიიმართებიან როგორც თავისივე მხრის, ისე (უმთავრესად) მოპირისპირე მხრის ლატერალური სვეტების შემადგენლობაში და აღწევენ მოგრძო ტვინის, შუა ტვინისა და, აგრეთვე, ნათხემის ბირთვებს (ნათხემში მხოლოდ გადაუჯვარედინებელი ბოქკოები აღიან). ყველა ეს სისტემა ზოგადი და პროპრიოცეპტიული მგრძობიერების იმპულსების გატარებას ემსახურებიან.

ამფიბიების ტანის ტვინში აღმავალი გამტარი გზები წარმოდგენილია გადაჯვარედინებული სპინობულბარული და სპინომეზენცეფალური ბოქკოებით, რომლებიც კანისეულ იმპულსებს ატარებენ. სპინოცერებელარული ანუ ტანის ტვინიდან ნათხემში მომავალი გზები ამფიბიებსაც აქვთ, მაგრამ ისინი უფრო სუსტადაა განვითარებული. ვიდრე სელაქიებში და თევზებში, რაც შეესაბამება ამფიბიებში ნათხემის სუსტ განვითარებას. იმ დაღმავალი სისტემების გარდა, რომლებიც თევზებს გააჩნიათ, ამფიბიებში განვითარებულია სამწვერა ნერვის, სმენა-წონასწორობის ნერვისა და ცთომილი ნერვის ფესვისეული ბოქკოება, რომლებიც ტანის ტვინში ჩამოდებიან. ამ მხრივ განსაკუთრებით აღსა-

ნაწილი საშვერეა ნერვი, რომლის ბოჭკოები წელის გამსხვილებულ ემეებია.

რეტროლუმიის სპინალური სისტემის მთავარ განსხვავება სპინოთა სისტემისაგან ისაა, რომ აქ უმაღლესი კანისეული ცენტრობიერების გამტარი გზები ყალიბდებიან. ეს გზები ნაწილად გოლისეული კონისა (*fasciculus gracilis*) და სოლისებრი ანუ ბურდახისეული კონის (*fasciculus cuneatus*) საათ შეადგენენ თეთრი ნივთიერების დორსალურ სვეტებს. სენ ქვემოთ ვნახავთ, რომ ამის შესაბამისად, მოგრძო ტვინში ყალიბდებიან დორსალური სვეტების ბირთვები და ზოგადი მგრძობიერების მთავარი ტვინშივა გზა, რომელსაც მედიალური ლემნისკი ჰქვია. ამ გარემოებას სავსებით ეთანხმება ის ფაქტი, რომ რეტროლუმიის ფილოგენეზში პირველად უვითარდებათ რთული კანისეული რეტეპტორები (პანინის სხეულაკები).

ფრინველებში უკანა სვეტები (და, აგრეთვე, მოგრძო ტვინის შესაბამისი ბირთვები და მედიალური ყულფი) უფრო სუსტადაა განვითარებული, ვიდრე ქვეწარმავლებში. ამას მიაწერენ კანის ნატიფი მგრძობიერების დაქვეითებას ბუმბულის განვითარების შედეგად. სამაგიეროდ, ძველი, უფრო უხეში კანოვანი მგრძობიერების იმპულსების გამტარი სპინომეზენცეფალური სისტემები მათ ფრიად ძძლავრი აქვთ. უაღრესად კარგადაა განვითარებული ფრინველების სპინოცერებელარული გზები (რაც შეესაბამება ფრინველებში ნათების უაღრესად ძლიერ განვითარებას). ტანის ტვინის დაღმავალი გზები იწყებიან შუა ტვინიდან (ტექტუნიდან, წითელი ბირთვიდან), მოგრძო ტვინის ვესტიბულარული ბირთვებიდან და ნათხემიდან (*tractus tectospinalis tr. rubrospinalis, tr. vestibulospinalis, tr. cerebellospinalis*). ეს ტრაქტები უფრო ძლიერაა განვითარებული, ვიდრე ყველა აქამდე განხილულ ხერხეშილიანში და, ამრიგად, ფრინველებში ტანის ტვინი თავის ტვინის ცენტრების მეტ გავლენას განიცდის, ვიდრე უფრო დაბლა მდგომ ცხოველებში.

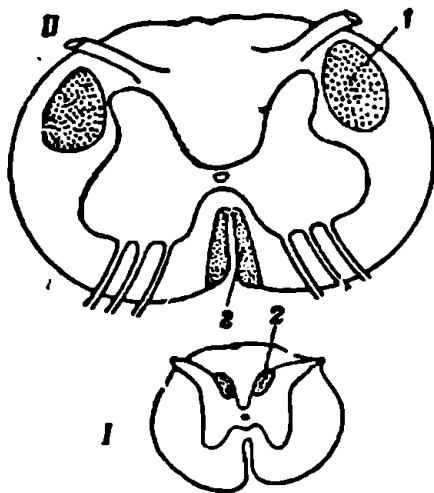
რეტროლუმიისა და ფრინველებში უკვე არსებული ძძლავალი სისტემები, რომლებიც დორსალური სვეტების ბირთვებისკენ მიიმართებიან (სოლისებრი ანუ ბურდახის კონა და ნაწილად ანუ გოლის კონა), და მედიალური ყულფის სისტემა ფრიად გაძლიერებულია ძუძუმწოვრებში. თანაც, ფილოგენეზური თვალსაზრისით რაც უფრო მაღლა დგას ძუძუმწოვარი, მით უფრო ძლიერაა განვითარებული ეს სისტემები. მაგალითად, ტანის ტვინის კისრის ნაწილში დორსალურ სვეტებზე მოდის მთელი განივკვეთის 22% არხაში, 26% მიიქნში და 33% ადამიანში. ისევე, როგორც

აქანდე განილულ ჯგუფებს, ძუძუნწოვრებსაც გააჩნიათ მოგრძო და წეა ტვინში აღმავალი უფრო ძველი გზები (tractus spinobulbares, tractus spinomesencephalici). ხათ, როგორც ჩანს, პირველად ძუძუნწოვრებში ემატებიან გამტარი გზები, რომლებიც უშუალოდ თალამუსში აღიან (tr. spinothalamicus). შესამე სისტემას შეადგენენ ნათხემში აღმავალი გზები (tractus spinocerebellares).

ძუძუნწოვრებს პროგრესულად აქეთ განვითარებული დაღმავალი სისტემებიც კერძოდ, გაძლიერებულია რუბროსპინალური ტრაქტი, რომელიც ზოგ ძუძუნწოვრებში ძალიან დიდ ზომას აღწევს. მაგრამ ყველაზე მნაშვნელოვანია ცერებროსპინალური ანუ პირამიდული ტრაქტის (tr. cerebrospinalis s. pyramidalis) გაჩენა, რომელიც მხოლოდ ამ ცხოველებს აქვთ. ამ ტრაქტით ხორციელდება ნაევეარსფეროების ქერქის ზემოქმედება ტანის ტვინის ფუნქციებზე. პირამიდული ტრაქტი იწყება ნახევეარსფეროების ქერქის მოტორული ზონის გიგანტური პირამიდული უჯრედებიდან, გაივლის თავის ტვინის ვენტრალურ ზედაპირზე და ეწეება ტანის ტვინში. მოგრძო ტვინისა და ტანის ტვინის საზღვარზე პირამიდული ტრაქტის ბოქკოების ნაწილი გადაჯვარედინდება, ნაწილი კი გადაუჯვარედინებლად განაგრძობს გზას. პირმატებსა და აღამიანში მისი გადაჯვარედინებული ნაწილი თეთრი ნივთიერების გვერდითი სვეტების დორსალურ უბანში გაივლის, პირდაპირი ნაწილი კი—ვენტრალურ სვეტებში. გადაჯვარედინებული პირამიდული კონა განსაკუთრებით მძლავრად, სწორედ, პირმატებსა და აღამიანს აქეთ განვითარებული: იგი შეადგენს მთელი თეთრი ნივთიერების მიმართ ძალღებში დაახლოებით 10%. მაიმუნებში 20% და აღამიანში 30%. კორტიკოსპინალური ტრაქტი მით უფროა განვითარებული, რაც უფრო აქტიურია ცხოველის მოტორიკა და, შესაბამისად, მძლავრია მისი მესკულატურა. მაგალითად, ამ ტრაქტის ბოქკოები თავის ემბრიონის კისრის მიდამოში შეადგენენ 1,14%, ბოცვერის ემბრიონისაში 5%, კატისაში 7% და აღამიანისაში 11%. თანაც, კორტიკოსპინალური ტრაქტები ტანის ტვინის იმ უბნებში არიან მაქსიმალურად განვითარებული, რომლებიც ფუნქციონალურად უკავშირდებიან ცალკეული სამოძრაო რეაქციებისა და მთლიანობითი აღმატიური რეაქციებისათვის მნიშვნელოვან მუსკულატურას. ამასთან, პირამიდული ბოქკოები სხედასხვა მანძილზე ვრცელდებიან: უმდაბლეს ძუძუნწოვრებსა და ჩლიქოსნებში ისინი წედებთან მხოლოდ ტანის ტვინის კისრის უბნამდე, მღრღნელებში, მტაცებლებში და პირმატებში კი—წელის უბნამდე.

ვეოლუციის პროცესში ხდება როგორც სამოძრაო აპარატის, ისე რეცეპტორული ორგანოების მნიშვნელოვანი გარდაქმნა. ეს განაპირობებს რაგვარობლივად ახალი დაღმავალი (ერეფენტული) და აღმავალი (აფერენტული) ტრაქტების გაჩენას, რომლებიც ამ მიმართულებით იქცევიან შემდგომი ფილოგენეზური გარდაქმნების დასაბამად.

ნერვული სისტემის ცეფალიზაციის მთავარ საფუძველს წარმოადგენენ აღმავალი რეცეპტორული გზები, რომლებიც



სურ. 167. პირამიდული ტრაქტის განვითარება

- I. ჩანთოსანი (*Pseudochirus peregrinus*),
- II. ადამიანი.
- 1. გადაჯვარედინებული პირამიდული კონა,
- 2. პირდაპირი პირამიდული კონა.

ტანის ტვინიდან თავის ტვინში აღიან. ციკლოსტომებში ეს გზები სრულიად დიფუზური არიან და შედგებიან მხოლოდ მოკლე მონაკვეთებისაგან, რომლებიც თავისკენ მიიმართებიან. გრძელი აღმავალი გზები ჯერ ლატერალურ სვეტებში ვითარდებიან, თევზებში ისინი უკვე აღწევენ მოგრძო ტვინს (სპინოზულბარული ტრაქტი) და ნათხემს (სპინოცერებელარული ტრაქტი), შემდეგ—აღწევენ შუა ტვინს (სპინოტექტალური ტრაქტი) და, ბოლოს, ძუძუმწოვრებში, — თალამუსს (სპინოთალამუსური ტრაქტი). ბევრად უფრო გვიან ყალიბდებიან დორსალური სვეტების აღმავალი გზები.

ციკლოსტომების, თევზების, ამფიბიების ტანის ტვინში ის კავშირები, რომლებიც შემდეგ შეადგენენ თვარი ნივთიერების დორსალური სვეტების სპეციალურ გამტარ ტრაქტებს, პრიმიტიულ აგებულებას ინარჩუნებენ. მხოლოდ რეპტილიების სტადიაში ტანის ტვინის კონებში ჩნდებიან დორსალური სვეტებით მოგრძო ტვინამდე აღმავალი გრძელი ბოქკოები. ამ ტიპური აღმავალი მგრძობიარე გზით ტანის ტვინი უკავშირდება თავის ტვინს. ფილოგენეზის შემდეგ საფეხურებზე, განსაკუთრებით, ძუძუმწოვრებში, გრძელი აღმავალი გზები უაღრესად ძლიერდებიან, უმთავრესად წინა ტვინის ნახევარსფეროების ფორმირებასთან დაკავშირებით.

პარალელურად ხდება დაღმავალი გზების ფორმირებაც. ციკლოსტომების დამახასიათებელი დაღმავალი სისტემები, შექმნილი გიგანტური უჯრედების აქსონებით (მიულერის ბოქკოები) შენარჩუნებულია თევზებშიც (მაუტნერის უჯრედები და ბოქკოები). ეს არადიფერენცირებული რეტიკულოსპინალური ტრაქტი შერჩენილია ხერხემლიანთა თითქმის მთელი ევოლუციის მანძილზე, თვით ადამიანამდეც კი, რომელსაც იგი რეტიკულოსპინალური ტრაქტის შემადგენლობაში გააჩნია. აქტიური მოტორიკისა და მძლავრი რეცეპტორიკის მქონე სელაქიებსა და ძვლოვან თევზებს უჩნდებათ უმნიშვნელოვანესი დაღმავალი გზები, რომლებიც ტანის ტვინს მოძრაობის ცენტრალური რეგულაციის აპარატებთან აკავშირებენ (ვესტიბულოსპინალური, ცერებელოსპინალური ტრაქტი). დაღმავალი სისტემის მნიშვნელოვანი გარდაქმნა ხდება ამფიბიებშიც, რეპტილიებშიც, ფრინველებსა და, განსაკუთრებით, ძუძუმწოვრებში. კერძოდ, ძუძუმწოვრებში ხდება არა მარტო სხვა ხერხემლიანებში უკვე არსებული დაღმავალი გზების (რეტიკულოსპინალური ტრაქტი, ცერებელოსპინალური ტრაქტი, ტექტოსპინალური ტრაქტი, ვესტიბულოსპინალური ტრაქტი და სხვა) განვრცობა, არამედ რავგარობლივად სრულიად ახალი გზების გაჩენა. ღთვარი ამ გზათაგან კორტიკოსპინალური ანუ პირამიდული ტრაქტია. როგორც ვხედავთ, ევოლუციის პროცესში ხდება ტანის ტვინის, როგორც მოძრაობათა რეფლექსური კოორდინაციის ორგანოს, თავის ტვინთან კავშირების განვითარება. თანაც, თავის ტვინში ხდება იმ ადგილის ფრონტალური მიმართულებით გადაადგილება, საიდანაც ტანის ტვინის დაღმავალი გზები იწყებიან. სახელობრ, ციკლოსტომებში და, ნაწილობრივ, თევზებსა და ამფიბიებში, ისინი მოდიან მოგრძო ტვინიდან, რეპტილიებში უკვე შუა ტვინიდანაც და ძუძუმწოვრებში შორისული და წინა ტვინიდანაც.

ტანის ტვინი ცენტრალური ნერვული სისტემის სეგმენტურად მოწყობილი ნაწილია, რაც ხერხემლიანთა ორგანიზაციის საერთო მეტამერიულობის კერძო გამოხატულებაა. პირველადი უნივერსალური ინერვაცია (ყოველი ნერვული სეგმენტის მიერ ყოველი მიომერის ინერვაცია) ბიოლოდ ფილოგენეზის უმდაბლეს სტადიებზე და ადრეულ ემბრიონალურ პერიოდში შეიმჩნევა. ევოლუციის პროცესში უნივერსალური ინერვაცია პლურისეგმენტური ინერვაციით იცვლება და ცხოველის ყოველი კუნთი რამდენიმე (2—3) ნერვული სეგმენტის მიერ ინერვირდება, რაც სხეულის რომელიმე უბნიდან რამდენიმე კუნთის რეფლექსური ამოქმედების საშუალებას იძლევა. ამავე დროს, ხდება ტანის

ტენის სევმენტებს შორის ინტერსევმენტალური კავშირების დამყარება და მათი წყალობით იმპულსის გავრცელება მთელ ტანის ტენში, რაც მოძრაობათა სპინალური კოორდინაციის საფუძველია.

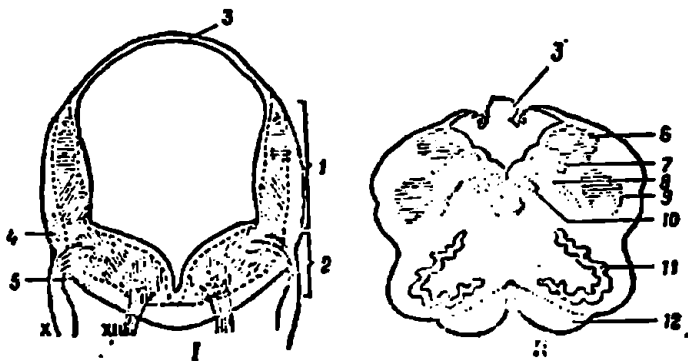
§ 46. მოგრძო ტენის მანვიჯარება, აგეზღება და ემოლუცია

ემბრიონალური თავის ტენის სულ უკანა განყოფილება (myelencephalon), რომელსაც ტანის ტენთან მკვეთრი საზღვარი არა აქვს, ვითარდება მოგრძო ტენად (medulla oblongata). მისი უკანა ნაწილი განვითარებითა და აგებულებით ძალიან მკირველ განსხვავდება ტანის ტენისაგან, წინა ნაწილი კი ინტენსიურად ვითარდება და ძლიერ ფართოვდება. მოგრძო ტენში დორსალური კედელი სრულიად თნელ ეპითელურ აქკად რჩება, შემდეგ შევირდება ტენის რბილ გარსს და ქმნის უკანა ძარღოვან წიშლს (plexus chorioideus posterior), რომელიც მეოთხე პარაკუვის სახურავია. ძლიერ სქელდება მოგრძო ტენის გვერდითი და ქვედა კედელი. მოგრძო ტენშიც ცენტრალურად რუსი ნივთიერებები წარმოქმნილი ბირთვები იმყოფებიან, შედაპირულად კი—თეთრი ნივთიერება.

მოგრძო ტენში შეცვლილი სახით თვალსაჩინოდ ჩანს ყველა ის ნაწილი, რომლებიც ტანის ტენში ვნახეთ. განსხვავება განიხილება, უმთავრესად, სენსორული ფირფიტის მძლავრი განვითარებით და მოტორული ფირფიტის დაკნინებით, რაც გამოწვეულია შესაბამისი ნერვების ცვლილებებით, ეს კი პერიფერიული ორგანოების (მუსკულატურის და რეცეპტორების) სათანადო გარდაქმნებთანაა დაკავშირებული. რეცეპტორული და მოტორული ფირფიტა გამიჯნულია სასაზღვრე ღარით (sulcus limitans). თვით სენსორული ფირფიტა ზედა შორისეული ღარით (sulcus intermedius superior) გაყოფილია სომატურ და ვისცერალურ ზონად. მოტორული ფირფიტაც, ასევე, ქვედა შორისეული ღარით (sulcus intermedius inferior) ვისცერალურ და სომატურ ზონადაა გაყოფილი. ასეთი დაყოფა, განსაკუთრებით, თვალსაჩინოდ სელაქიებსა და ხნელეთის ხერხემლიანებშია გამოხატული. ტენის ღრუ მოგრძო ტენის მიდამოში საკმაოდ ფართო რჩება და მეოთხე პარაკუქად (ventriculus quartus) იწოდება.

მოგრძო ტენის გვერდითი კედლის სულ ზედა ნაწილი, რომელიც, როგორც ქვემოთ ვნახავთ, სომატოსენსორულ ცენტრებს შეიცავს, წყლის ხერხემლიანთ ბევრად უფრო მძლავრად აქვთ განვითარებული. ეს მიდამო ციკლოსტომებში სხვა ნაწილზე უფროა განვითარებული. აქ უკვე ვხვდებით სტატოაკუსტიკური და

ლატერალური ნერვების ცენტრებს და დაღმავალ გზებს, რომელთა თანამიმართებანი ამ ცხოველებში ძალიან პრიმიტიულია. ვესტიბულარული და, განსაკუთრებით, ლატერალური სისტემის მძლავრ დიფერენცირებასთან ერთად, სელაქიებსა და ნამძღვოლ თევზებში ეს უზნაო უაღრესად პროგრესულად ვითარდება და ქანის მოგვრის შენაწინებს პარკუჭის ღრუში, რომელსაც ლატერალური წილა (lobus lateralis) ეწევა. სველეთის ხერხემლიანებში, ლატერალური სისტემის რედუქციის გამო; დიდი ლატერალური წილების ადგილას შეჩვენოლია მხოლოდ სტატოაკუსტიკური ბირთვების შემცველი უზანი (area statocustica). წვლის ხერხემლიანთაგან განსხვავებით, სტატოაკუსტიკური ნერვის ბირთვების მიღ-



სურ. 168. მოგრძო ტვინის განივი ქრილი

- I. ადამიანის ემბრიონი, II. სრულსაკონი ადამიანი.
 1. სენსორული მიდამო, 2. მოტორული მიდამო, 3. მოგრძო ტვინის დორსალური კედელი, 4. სოლიტარული კონა, 5. სამწვერა ნერვის სპინალური კონა, 6. ვესტიბულარული ნერვის ბირთვი, 7. ცთომილი ნერვის სენსორული ბირთვი, 8. ცთომილი ნერვის მოტორული ბირთვი, 9. სამწვერა ნერვის ბირთვი, 10. ენისკვეშა ნერვის ბირთვი, 11. ქვედა ოლივა, 12. პირამიდი.

მოში უკვე ამფიბიებს, ვესტიბულარულ ბოქვებთან ერთად, აღენიშნებათ საკუთრივ სმენითი (კოქლეარული) ბოქვები, რომლებიც მოდიან სმენითი რეცეპტორიდან და, ამასთან დაკავშირებით, აქ ხდება სპეციალური ბირთვის გამოკალკეება (nucleus ventralis). ქვეწარმავლებში ეს მიდამო თვალსაჩინო პროგრესს ამკლავებს, რაც გამოიხატება კოქლეარული ნერვის მეორე ბირთვის (n. dorsalis) დიფერენცირებითა და ვესტიბულარული ბირთვების ძლიერ განვითარებით. ამ ბირთვების ძლიერი განვითარება განპირობებულია ახალ, სახმელეთო (ქრონობიობტურ) პირობებში სმენისა და,

აგრეთვე, წონასწორობის ფუნქციის გაძლიერების აუცილებლობით.

კიდევ უფრო მეტადაა განვითარებული დორსალური (სომატოსენსორული) მიდამო ფრინველებში. კარგადაა განვითარებული კოქლეალური (სმენითი) ბირთვი და, განსაკუთრებით, მდიდრადაა წარმოდგენილი ვესტიბულარული ბირთვების სისტემა, რაც განპირობებულია ფრენისას წონასწორობის ფუნქციის დიდი მნიშვნელობით. ძუძუმწოვრებს მოგვრძო ტვინის ეს ნაწილი რამდენადმე უფრო სუსტად აქვთ განვითარებული, რაც დაკავშირებულია ვესტიბულარული ბირთვების ნაკლები დიფერენცირებით ფრინველებთან შედარებით. ვესტიბულარული ბირთვების შემცველი სტატიკური ველი (area statica) შეიცავს რამდენიმე ბირთვს. ესენია: ლატერალური ანუ დაიტერსის ბირთვი (n. lateralis), რომელიც უმდაბლეს ხერხემლიანებსაც გააჩნიათ, ზედა ანუ ბებეტერევის ბირთვი (n. superior), რომელიც ყველა ამნიონიანთ აქვთ, მედიალური ანუ შვალბეს ბირთვი (n. medialis), რომელიც ფრინველებს და ძუძუმწოვრებს გააჩნიათ და რომელსაც ვესტიბულარული ბოქვების უმრავლესობა აღწევს.

თვით სმენითი ანუ კოქლეალური ბირთვები კი უფრო მაღალ დიფერენცირებას აღწევენ და კოქლეალურ მიდამოში ძუძუმწოვრებს, ვენტრალურ ბირთვთან ერთად, გააჩნიათ სავსებით ჩანოყალიბებული დორსალური კოქლეალური ბირთვიც (n. dorsalis) ეს სავსებით შეესაბამება ძუძუმწოვრების კოქლეალური აპარატის ძლიერ გართულებას (კორტის ორგანოს წარმოქმნა) და უაღრესად გაძლიერებულ სმენითს ფუნქციას. კოქლეალური ბირთვები სმენითი ფუნქციის პირველადი ცენტრებია. მათგან ბოქვების კონები მიიმართებიან უმაღლესი განყოფილებებისაკენ (შუა ტვინი, მეტათალამუსი) ლატერალური ყულფის ანუ ლატერალური ლემნისკის სახით. ვესტიბულარული და ლატერალური ბირთვები, ასევე, წონასწორობის და სივრცეში მდებარეობის ფუნქციების პირველადი ცენტრებია. ამ ცენტრებიდან იმპულსები ვრცელდებიან ნათხემში, შუა ტვინის მოტორულ ცენტრში, თალამუსში. აქუსტიკურ-ლატერალურ ბირთვებს დიდი მნიშვნელობა აქვთ მოძრაობათა კოორდინაციის რთული რეაქციებისათვის და ტანის მუსკულატურის ტონუსის გადანაწილებისათვის. საყურადღებოა, რომ ნათხემი, რომელიც მოძრაობათა მაკოორდინირებელი სპეციალიზებული განყოფილებაა, უყბოების ფილოგენეზურ სტადიაში; სწორედ, ლატერალური და ვესტიბულარული ბირთვების შერწყმისა და პროგრესული განვითარების გზით ჩამოყალიბდა. ეს ემბრიონალური ფაქტებითაც დასტურდება. ვესტიბულარული ბირთ-

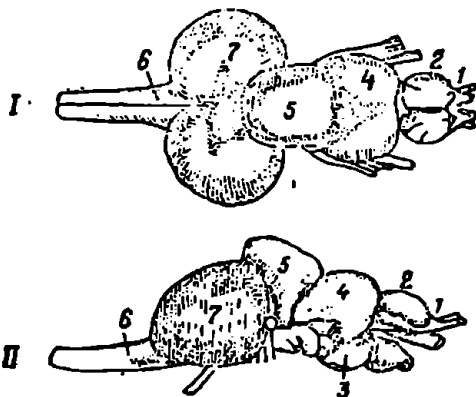
ვების კომპლექსი ლაბირინთული რეფლექსების ჩაკეტვის ადგილია. იგი მორფოლოგიურად და ფიზიოლოგიურად დაკავშირებულია ნათხემს და შუა ტვინის წითელ ბირთვს. ვესტიბულარული კომპლექსი, მოგრძო ტვინის სხვა შამოძრავებელი ბირთვებისაგან განსხვავებით, უკვე პირველადი სეგმენტზეა აპარატია ტანის ტვინის სეგმენტური აპარატის მიმართ. მისი გავლენა ტანის ტვინზე ხორციელდება ვესტიბულოსპინალური ტრაქტით.

ამავე განყოფილებას ეკუთვნის ეგრეთწოდებული დორსალური სექტების ბულბარული ბირთვები, რომლებსაც უკავშირდებიან ტანის ტვინის დორსალური სექტების ბოქკოები. დორსალური სექტების კონების შესაბამისად ამ ბირთვებს ნაზი კონის ბირთვი (*nucleus fasciculi gracilis*) და სოლისებრი კონის ბირთვი (*nucleus fasciculi cuneati*) ჰქვიათ. ორივე ბირთვიდან ბოქკოები მიიმართებიან ნათხემში, შუა ტვინსა და თალამუსში (მედიალური ყულფის ანუ მედიალური ლემნისკის შემადგენლობაში). დორსალური სექტების ბირთვებისა და მედიალური ლემნისკის სისტემა პირველად რეპტილიებში გვხვდება და მაქსიმალურ განვითარებას ძუძუმწოვრებში აღწევს.

ამ ნაწილის ვენტრომედიალურად იმყოფება ზონა, რომელიც ცერებრალური ნერვების ვისცერალურ-მგრძობიარე კომპონენტთანაა დაკავშირებული (იხ. ქვემოთ!), აქ აღსანიშნავია ცთომილი, ენახახის, სახისა და, აგრეთვე, სამწვერა ნერვების სენსორული ბირთვები და შესაბამისი ტრაქტები. ეს მიდამოც ბევრად უფრო კარგად აქვთ განვითარებული წყლის ხერხემლიანებს, კერძოდ, სრულძელოვან თევზებს (განსაკუთრებით, კობრისებრთ და ლოქოსებრთ). ეს განპირობებულია უმთავრესად იმით, რომ ამ თევზებს უადრესად ძლიერ აქვთ განვითარებული საგემოვნო აპარატი. საგემოვნო კვირტები აქ გავრცელებულია თითქმის მთელ პირის ღრუში და მთელი სხეულის. კანის ზედაპირზეც. საგემოვნო რეცეპტორებიდან მომავალი ბოქკოების ცენტრები ქმნიან მოგრძო ტვინის მარჯვენა და მარცხენა კედელში უზარმაზარ ვაგალურ ანუ ვისცერალურ წილებს (*lobi vagales s. viscerales*). ვაგალურ წილებს შორის იმყოფება უფრო პატარა ფაციალური წილი (*lobus facialis*), რომელშიც მიიმართებიან ბოქკოები ტანზე და კულზე გავრცელებული კანისეული საგემოვნო კვირტებიდან. საგემოვნო ცენტრებიდან დაღმავალი გზები მიდიან ტანის ტვინის წინა განყოფილებებისაკენ. ამასთან ერთად, ამ ცენტრიდან წინისკენ მიიმართებიან აღმავალი გზები, რომლებიც ორალურად მდებარე საკორელაციო ცენტრებს აღწევენ.

სმელეთის ხერხეწლიანებში მოგრძო ტვინის ეს ნაწილი საგრძნობლადაა დაკნინებული, გემოვნების ფუნქციის მნიშვნელობის შეცვლის შესაბამისად (იხილეთ ზენოთ!). ცხადია, პროგრესული დიდერენცირება მასში წინაუკედნება. კერძოდ, ქვეწარმავლებსა და ფრინველებში, უძიდაბლეს ხერხეწლიანებში უკვე არსებულ ჩვეულებრივ უჯრედოვან კოლონასთან ერთად, რომელიც თან ახლავს სამწვერა ნერვის დაღმავალ ანუ სპინალურ ფესვს (*radix spinalis nervi trigeminis*), ჩნდება სამწვერა ნერვის მთავარი სენსორული ბირთვი (*nucleus sensorius trigemini*). იგი ამავე ნერვის მოტორული ბირთვის დონეზე იმყოფება. თვით სამწვერა ნერვის დაღმავალი ფესვი ვაანდათ უკვე ციკლოსტომებს. მძლავრ განვითარებას აღწევს იგი ამფიბიებში, რომელთა ტანის ტვინში მისი ბოქვები ერთობ დიდ მანძილზე მიიშართებიან.

უშუალოდ სასაზღვრე ღარის ქვემოთ ძვეს ზონა, რომელიც შეიცავს ვისცერალურ-მოტორულ ბირთვებს. კერძოდ, მასში



სურ. 169. კობრის თავის ტვინი

I. ზემოდან, II. გვერდიდან.

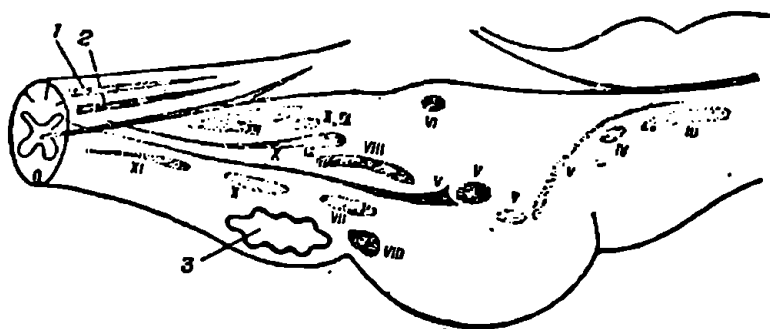
1. ყნოსვითი ტრაქტი, 2. წინა ტვინი, 3. შორისული ტვინი, 4. შუა ტვინი, 5. ნათხემი, 6. მოგრძო ტვინი, 7. ვაგალური წილი.

განლაგებულია V, VII, IX და X ცერებრალური ნერვების მამოძრავებელი ბირთვები.

მოგრძო ტვინის ეს განყოფილება ცულის ხერხეწლიანებს უკეთ აქვთ განვითარებული; ვისცერალური მუსკულატურის მძლავრი განვითარების გამო. ზოგჯერ (ელექტრულ სკაროსში, რომელსაც ვისცერალური მუსკულატურის ნაწილი მძლავრ ელექტრულ ორგანოდ აქვს ქცეული) ეს უბანი დიდ ელექტრულ წილებად

(lobi electrici) იტყევა. სამაგიეროდ, ხმელეთის სერხემლიანებში ამ ნაწილის პროგრესული განვითარება ახალი ბირთვის დიფერენცირებით გამოიხატება. სახელდობრ, ვაგალური სისტემის მიდამოში ცთომილი ნერვის მოტორული ბირთვი ნაწილი ფრინველებში უენტრალური მიმართულებით გადაინაცვლებს. ძუძუმწოვრებში იგი გამოცალკეებულ ორმაზ ბირთვად (n. ambiguus) არის ჩამოყალიბებული. ცთომილი ნერვისა და ენისქვეშა ნერვის ბირთვებს შორის ფრინველებს და ძუძუმწოვრებს წარმოექმნებათ ჩაროული ბირთვი (n. intercalatus). ძუძუმწოვრებშივე ვაგუსის ბირთვს ნაწილობრივ დანატებითი ნერვის ბირთვი გამოეყოფა (n. nervi accessorii).

მოგრძო ტვინის ვენტრალური კედლის მედიალური უბანი შეიცავს სომური მუსკულატურის შანერვირებული ნერვების ბირთვებს. თავის სომური მუსკულატურის სუსტად განვითარების



სურ. 170. ცერებრალური ნერვების ბირთვები (სქემა) III—XIII. ცერებრალური ნერვების ბირთვები, 1. ნახი კონის ბირთვი, 2. სოლისებრი კონის ბირთვი, 3. ოლივა. (მუქია სენსორული ბირთვები, ბაცია—მოტორული).

შესაბამისად, ეს უბანიც ძლიერაა რედუცირებული. პირველად სელაქიებში აქ ვხვდებით მკაფიოდ გამოკერძობული განმზიდველი ნერვის ბირთვს. ძუძუმწოვრებში, წინა სპინალური მოტორული ფესვებიდან ენისქვეშა ნერვის ჩამოყალიბებასთან ერთად, ამ ნერვის ბირთვიც (n. nervi hypoglossi) ჩნდება.

მოგრძო ტვინის მოტორული სისტემის უმნიშვნელოვანესი ნაწილია ოლივალური კომპლექსი, რომელიც ფილოგენეზში ძალიან ადრე იწყებს ფორმირებას. ოლივა უკვე საკმაოდ კარგად აქვთ განვითარებული სელაქიებს. უფრო სუსტად აქვთ გამოხატული იგი ძელოვან თევზებს, ამფიბიებს და რეპტილიებს. ყველა ამ ცხოველის ოლივას მომცრო ადგილი უჭირავს მოგრძო ტვინის

მედიალურ ნაწილში. ფრინველებში და ძუძუმწოვრებში ოლივა ვრცელდება დორსოლატერალური და ვენტროლატერალური მიმართულებით, ძლიერ ვითარდება და დიფერენცირდება რამდენიმე ბირთვად. კერძოდ, მათ გააჩნიათ: მთავარი ანუ ქვედა ოლივა (*oliva inferior*), ზედა დანართი ოლივა ანუ დორსალური პაროლივა (*paroliva dorsalis*) და შიგნითა დანართი ოლივა ანუ მედიალური პაროლივა (*paroliva medialis*). ამათგან მედიალური პაროლივა უმდაბლესი ხერხემლიანების ერთადერთი ოლივის ჰომოლოგია, ქვედა ოლივა კი მხოლოდ ფრინველებს და ძუძუმწოვრებს გააჩნიათ. თანაც, თვით ძუძუმწოვრების ევოლუციაში იგი აშკარა პროგრესს იჩენს და განსაკუთრებულ დიფერენცირებას უმაღლეს ძუძუმწოვრებაში აღწევს. ოლივარული კომპლექსი პირველი თანრიგის უმაღლესი ნერვული ცენტრია. იგი იმპულსებს თალამუსიდან, შუა ტვინიდან (ტრემენტუმიდან), ნათხემიდან, მოგრძო ტვინიდან (დორსალური სეგტების ბირთვებიდან) და ტანის ტვინიდან ღებულაობს, თვით კი ნათხემს და ტანის ტვინს აწვდის. ოლივა შორისული ცენტრია, ერთი მხრით, ქერქიდან მოგრძო ტვინსა და ნათხემში მომავალ გზებზე და, მეორე მხრივ, კისრის მიდამოს რეცეპტორების კისრის კუნთებთან შემაერთებელ გზაზე. იგი მნიშვნელოვან როლს ასრულებს ტონუსის რეგულაციაში. ოლივალური კომპლექსის დიფერენცირება ერთობ იცვლება მოტორიკის ხასიათის შესაბამისად. ზოგ აქტიურად მცურავ თევზებს ოლივის ბირთვი უკეთ აქვთ განვითარებული, რაც აიხსნება ამ ცხოველების კულისა და ტანის მუსკულატურის მძლავრი განვითარებით და რეფლექტორული მოქმედების გართულებით. ამ ბირთვის განვითარების დამოკიდებულება ცურვითი მოტორიკასგან დასტურდება იმითაც, რომ ვეშაპისებრთ, სწორედ, ამ ბირთვის ჰომოლოგიური პაროლივა აქვთ ძლიერ განვითარებული. ზოგი ცნობით იგი კარგად აქვთ განვითარებული მცურავ ფრინველებსაც. ფრინველებსა და ძუძუმწოვრებს განსაკუთრებით ქვედა ოლივა უვითარდებათ, რაც განპირობებულია ნათხემისა და (ძუძუმწოვრებში) წინა ტვინის ქერქის განვითარებით. თანაც, ამ ბირთვის სიდიდე და შრეებად დიფერენცირების ხასიათი ფრინველებში შეესაბამება ფრენის უნარის ხარისხს. ექსპერიმენტული და პათოლოგიური ცნობებით, ნათხემის ნახევარსფეროების (ახალი ნათხემის) დაზიანება სათანადო გავლენას ახდენს ქვედა ოლივაზე, ნათხემის ქიისა კი—დანართ ოლივეებზე. ქვედა ოლივის უკიდურესი დიფერენცირება პრიმატებში, მოწმობს, რომ ეს ბირთვი მონაწილეობს კიდურების მოძრაობათა ნატიფ რეგულაციაში.

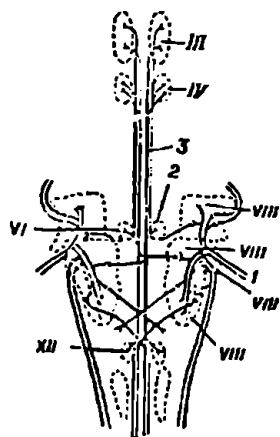
მოგრძო ტვინის ერთ-ერთი უმნიშვნელოვანესი სისტემაა რეტიკულარული ანუ ბადისებრი ფორმაცია (formatio reticularis). იგი წარმოადგენს განგლიოზური უჯრედების მიერ შექმნილ რთულ ბადეს, რომელშიც სხვადასხვა ბოქვების კონები გაივლიან. რეტიკულარული ფორმაცია იწყება ტანის ტვინში (მის ჰომოლოგად როლანდოს ელატინოზური ნივთიერებას ითვლიან) და წინ, შუა და შორისულ ტვინში გრძელდება. რეტიკულარული ფორმაცია გააჩნდათ ყველა ხერხემლიანთ. უმდაბლეს ხერხემლიანებში იგი უმნიშვნელოვანეს მამოძრავებელ აპარატს წარმოადგენს და სხვანაირად ტეგმენტუმის მოტორულ ბირთვად (nucleus motorius tegmenti) იწოდება. ამ ცხოველებში იგი იმპულსებს ღებულობს კანიდან (V ნერვის ბირთვებიდან), წონასწორობის ორგანოებიდან (VIII ნერვისა და ლატერალური ნერვების ბირთვებიდან), ვისცერალური რეცეპტორებიდან (IX და X ნერვების ბირთვებისა და სოლიტარული კონის მეშვეობით), ნათხემიდან და შუა ტვინიდან. თვით იგი გადასცემს იმპულსებს კაუდალური მიმართულებით ბულბარულ ბირთვებს (ე. ი. იმ უჯრედებს, რომლებიც ნევრიტებს ბულბოსპინალური გზებით ტანის ტვინს აწვდიან). ამრიგად, უმდაბლესი ხერხემლიანების რეტიკულარული ფორმაცია მეორეული მამოძრავებელი ცენტრია. უმაღლეს ხერხემლიანებში რეტიკულარული ფორმაცია, მასში ჩანართი ნევრონების სულ უფრო და უფრო მეტი რაოდენობით განვითარების შედეგად, უმთავრესად საკორელაციო ცენტრად იქცევა. ციკლოსტომებში რეტიკულარული ფორმაცია წარმოადგენს სიგრძლივ გაჭიმულ სვეტს; შექმნილს ფაშრად განლაგებული უჯრედებისაგან. იგი შეედგარია, უმთავრესად, ძალიან დიდი ზომის მიულერისეული უჯრედებისაგან (ბირთვში ჩვეულებრივ 6—8 ასეთი უჯრედი), რომელთა ნევრიტები ტანის ტვინით მიიმართებიან კუდისაკენ, ჩვენთვის უკვე ცნობილი მიულერისეული ბოქვების სახით. ამრიგად, ციკლოსტომების რეტიკულარული ფორმაცია ტანის ტვინის სპინოქიპოტიტალური ნაწილის დორსალური გაგრძელებაა. თევზების რეტიკულარული ფორმაციის თავისებურებაა მასში გიგანტური განგლიოზური უჯრედების დიფერენცირება, რომელთაც მაუტნერის უჯრედები ჰქვიათ. ეს უჯრედები მრავალი ამფიბიების რეტიკულარულ ფორმაციაშიცაა ნაპოვნი. მაუტნერის უჯრედები იმპულსებს ღებულობენ ვესტიბულარული, სწენითი, ლატერალური, ტრიგემინალური ბირთვებიდან, ნათხემიდან და შუა ტვინის ქერქიდან. მათი აქსონები კი ქმნიან გიგანტურ მაუტნერისეულ ბოქვებს, რომლებიც რეტიკულოსპინალური ტრაქტის შემადგენლობაში მიიმართებიან ზურგის ტვინისაკენ. საინტერესოა

რომ უკუღო ამჟიბიების მათუნერისეული უჯრედები და ბიკოები ინვოლუციას განიცდიან მეკამორფოზის დროს, როცა თევზური ლიკოპოცია იცვლება სახმელეთო ტიბის ლოკომოციით. მაუტნერის უჯრედები მოგრძო ტვინის იმ ცენტრალური კომპლექსის ხაწილია, რომელიც მარეკულირებელ გავლენას ახდენს ტანის ტვინზე. აქსოლოტლებზე ჩატარებული ცდებით გამოირკვა, რომ ეს ცხოველი, რომელსაც მაუტნერის უჯრედები დაუზიანეს, ნორმალურად მოძრაობდა, მაგრამ მისი მოძრაობითი აქტიურობა ძალიან ხანმოკლე იყო. რეტიკულარული ფორმაცია დიდ როლს ასრულებს ყველა ხერსემლანში. მისი უჯრედების აქსონები უკავშირდება მოგრძო ტვინისა და შუა ტვინის ყველა მოტორულ ცენტრს. მეორე მხრით, რეტიკულარული ფორმაციის განვლიონურ უჯრედებთან ბოლოვდებიან მრავალრიცხოვანი მგრძნობიარე ბოკოები, რომლებიც მოგრძო ტვინში შემოდიან. მთელი რეტიკულარული ფორმაციის გავლენა ტანის ტვინზე რეტიკულოსპინალური ტრაქტით ხორციელდება. მოგრძო ტვინის, შუა ტვინისა და შორისული ტვინის რეტიკულარული ფორმაცია ფუნქციონალურად ერთიანი სისტემაა. მას დიდი მნიშვნელობა აქვს ცენტრალური ნერვული სისტემის ფუნქციების რეგულაციისათვის. ბოლო დროს მიღებული ექსპერიმენტული ცნობებით ძუძუმწოვრებში რეტიკულარულ ფორმაცია დიფერენცირებულია ორ ნაწილად. ერთი მათგანი (დალმავალი) გავლენას ახდენს პოზის ტონუსურ მოწრაობით რეაქციებზე. მეორე კი (აღმავალი ანუ მააქტივებელი) თავის ტვინის სხვადასხვა ნაწილთა და კერძოდ ქერქის აქტიურობაზე. მოგრძო ტვინის სუნთქვითი ცენტრი, რომელიც რეტიკულარულ ფორმაციაში იმყოფება, მოქმედებს როგორც დაღმავალი, ისე აღმავალი რეტიკულარული ფორმაციის გზით და ზეგავლენას ახდენს ტვინის უფრო მაღალ ინსტანციებზეც და ცენტრალური და ვეგეტატიური ნერვული სისტემის უმდაბლეს განყოფილებებზეც.

მოგრძო ტვინის ნერვული ცენტრების პროგრესულ განვითარებასთან ერთად ხდება მისი ნერვული კავშირების გართულება და ახალი ტრაქტების ფორმირება. ამ ტრაქტთაგან ჩვენ მხოლოდ რამდენიმეს აღვნიშნავთ. მოგრძო ტვინის ერთ-ერთ მნიშვნელოვანი ტრაქტია უკანა ანუ მედიალური გასწვრივი კონა (*fasciculus longitudinalis medialis s. posterior s. dorsalis*). იგი ძალიან ძველი სისტემაა და უმდაბლეს ხერხემლიანთ უკეთაც კი აქვთ განვითარებული. მედიალური გასწვრივი კონა ონტოგენეზშიც ძალიან ადრე ვითარდება. იგი იწყება შუა ტვინის მოტორული ბირთვებიდან. გზადაგზა მას ემატებიან ვესტიბულა-

რული ბირთვიდან (განსაკუთრებით, დაიტერსის ბირთვიდან) და რეტაკულარული ფორმაციიდან მომავალი ბოქკოები. საბოლოოდ იგი ეწევა ტანის ტვინის მამოძრავებელ უბნებში. ამრიგად, ეს ტრაქტი ერთმანეთთან აკავშირებს თვალის ნუსკულატურის ცენტრებს, დამატებით და სასის ნერვის ბირთვებს, ვესტიბულარულ სისტემასა და ტანის ტვინს. მისი მეშვეობით თავისა და ტანის მუსკულატურა კონტროლირდება ვესტიბულარული იმპულსების მიერ.

მოგვძო ტვინის მეორე, ასევე ძალიან ცველი ტრაქტია სოლიტარული ანუ ეული კონა (*fasciculus solitarius*). იგი გააჩნიათ უკვე ციკლოსტომებს. სოლიტარული კონა შემდგარია, ერთი მხრით, სახის, ენახახისა და ცთომილი ნერვების სენსორული ბოქკოებით, რომლებიც ტვინში შედიან და შიშიმართებიან, როგორც კაუდალური, ისე ორალური მიმართულებით და, მეორე მხრით, ამავე ნერვების რეცეპტორული ბირთვების აქსონებით. თანაც, წყლის ხერხემლიანებში სოლიტარული კონას უშთავრესად VII ნერვი ქმნის. ამფიბიებში მის შექმნაში IX და X ნერვებიც იწყებენ მონაწილეობას და ძუძუმწოვრებში სწორედ ამ ნერვების ბოქკოებია სოლიტარული კონის მთავარი კომპონენტები. ამ კონაში ჩართული მრავალრიცხოვანი ნერვული უჯრედების ერთობლიობა ქმნის ელვტინოზურ ნეოთიერებას, რომელსაც სოლიტარული კონის ბირთვს (*n. fasciculi solitarii*) უწოდებენ ხოლმე. სოლიტარული კონის ბოქკოები იმპულსებს აწვდიან ენახახის ნერვის, ცთომილი ნერვის და,



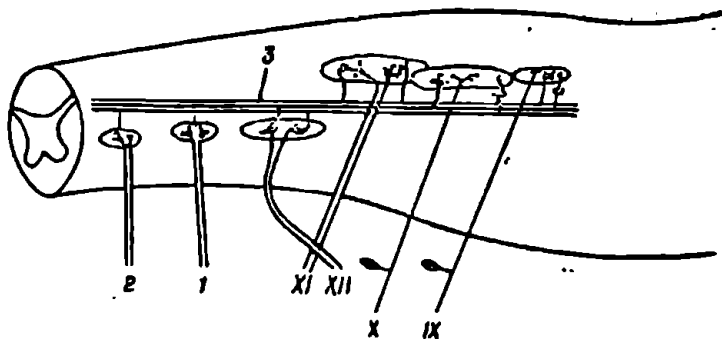
სურ. 17. მედიადური გაწვრთვი კონა

III—XII. ცერებრალური ნერვების ბირთვები, 1. ვესტიბულარული ნერვი, 2. ვესტიბულარული ტრაქტი, 3. მედიადური გაწვრთვი კონა.

უმალეს ხერხემლიანებში, დამატებითი ნერვისა და ენისქვეშა ნერვის მოტორულ ბირთვებს. ისინი ვრცელდებიან, აგრეთვე, პირველ-მეორე სპინალურ სეგმენტებამდე. წყლის ხერხემლიანებში სოლიტარული კონა გემოს იმპულსებს ატარებს იმ მოტორული ნერვებისაკენ, რომლებიც სუნთქვით პროცესში მონაწილეობენ. ამ ცხოველების გემოვნების რეცეპტორების მთავარი დანიშნულება წყლის სასუნთქავად ვარგისობის აპრობაციაა. ხმელეთზე, როდენ-

საც გემოს რეცეპცია სუნთქვასთან აღარაა დაკავშირებული, სოლიტარული კონა ფუნქციას იცვლის და იქცევა გამაერთიანებელ სისტემად, რომლის მეწევობითაც ცთომილი და ენახახის ნერვის რეცეპტორების გალიზიანების პასუხად გამოიწვევა ურთულესი რეაქციები ყველა იმ ორგანოთა მონაწილეობით, რომლებიც ინერვირდებიან ენახახის, ცთომილი, დამატებითი, ენისქვეშა ცერებრალური ნერვებით და წინა სპინალური ნერვებით. ასეთი რთული რეაქციებია, მაგალითად, სუნთქვითი და რწყევითი მოძრაობანი.

მოკრძო ტვინში იწყება ორი მნიშვნელოვანი ნერვეული ტრაქტი, რომელთა ბოქკოები ქმნიან ლემნისკებად ანუ ყულფებად (lemnisci) წოდებულ მძლავრ კონებს. ერთი მათგანი, კერძოდ,



სურ. 172. სოლიტარული კონის სქემა

IX—XII. ცერებრალური ნერვები თავისი ბირთვებითურთ;

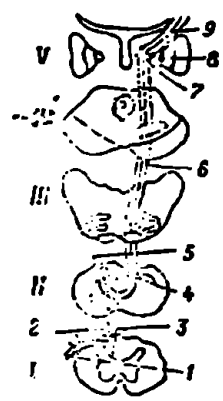
1, 2. სპინალური ნერვები, 3 სოლიტარული კონა.

მედიალური ლემნისკი (*lemniscus medialis*) ჩნდება პირველად რებტილიებში, დორსალური სვეტების ბირთვების გაჩენასთან ერთად. მას შეადგენენ დორსალური სვეტების ბირთვებიდან, ცერებრალური ნერვების (V, IX, X,) სენსორული ბირთვებიდან და უშუალოდ ტანის ტვინიდან თალამუსში მიმავალი მგრძნობიარე ბოქკოები. მედალური ლემნისკი ზოგადი რეცეპციის მთავარი ტვინშიგა ტრაქტია.

ბოქკოების მეორე მძლავრი კონა ძუძუმწოვრებში იწოდება ლატერალურ ლემნისკად (*lemniscus lateralis*). მისი ბოქკოები იწყებიან სტატოაკუსტიკური ველის კოქლეარული ბირთვებიდან და მიიზარებიან მედიალურ მუხლოვან სხეულამდე და შუა ტვინის უკანა ბორცვებამდე. ლატერალური ლემნისკი სპეციალური სმენითი ტრაქტია. ლატერალური ლემნისკის ფორმირების დასაწყისს ვხედავთ რებტილიებში, როდესაც სმენითი ბოქკოები ამოდიან შუა ტვინის ზოგიერთ ნაწილებში.

დასასრულ, მოგვძო ტვინის ვენტრალურ ზედაპირზე ძუძუმწოვრებს უფითარდება მძლავრი გასწვრივი კონები, რომელთაც პი-რამიდები ვქვითათ. პირამიდები შეიცავენ კორტიკოსპინალური ანუ პირამიდული ტრაქტის ბოქვებს, რომლებიც ქერქისმიერ ეფერენტულ იმპულსებს ტანის ტვინს აწვდიან.

ამრიგად, მოგვძო ტვინის აღნაგობა და კავშირები ევოლუციის პროცესში მნიშვნელოვნად იცვლებიან. უმდაბლეს ხერხემლიანებში იგი ტვინის ფრიად დიდი ნაწილია, შემდეგ კი მისი ფარდობითი ზომა თანდათან იკლებს. ამასთან ერთად, ხდება მისი სულ უფრო მეტად დაქვევდება ტვინის წინა განყოფილებებისადმი, სადაც უმაღლესი ცენტრები ხსდებიან, რომელთაც მოგვძო ტვინის ცენტრები უკავშირდებიან. მოგვძო ტვინის თავისებურება ისაა, რომ იგი შეიცავს სეგმენტურ აპარატებს, ტანის ტვინის მსუავსად, მაგრამ ეს სეგმენტურობა მასში საგრძნობლად დარღვეულია, თანაც, ტანის ტვინისაგან განსხვავებით, მასში უკვე სეგმენტულა აპარატს ვსვდებით. თქვენა მოგვძო ტვინის როლი ევოლუციის თანდათან მცირდება, მაგრამ ნაწილი სასიცოცხლოდ აუცილებელი ცენტრებს არსებობის გამო (სუნთქვის ცენტრი და სხვა), იგი ბოლომდე ტვინის უმნიშვნელოვანეს ნაწილად რჩება.



სურ. 173. მე ვი ა ლ უ რ ი ლ ე ნ ი ს კ ი

- I. ტანის ტვინი, II. მოგვძო ტვინის უკანა ნაწილი, III. მოგვძო ტვინის წინა ნაწილი, IV. შუა ტვინი, V. შორისული და წინა ტვინი.
 1. დოზალური სპინალური ფსკი, 2. ნაიი კონა, 3. სოლინები კონა, 4. ნაიი კონის ბირთვი, 5. სოლინები კონა ბირთვი, 6. მუცლიაღორა ლენიიკი, 7. თაღბუსი ვენკოალევი ბირთვი, 8. თაბიებრი ბირთვი, 9. ნეონი-თა კავსკლა.

§ 47. ნათხემის განვითარება, აგებულება და ევოლუცია

ემბრიონალური ტვინის მომდევნო ნაწილის ანუ უკანა ტვინის (metencephalon) დორსალური განყოფილება ვითარდება პატარა ტვინად ანუ ნათხემად (cerebellum). ნათხემის განვითარება იწყება მეოთხე პარკუტის წინა ნაწილის გვერდითი კედ-

ღების სულ ზედა კიდეების გასქელებით. ამ შემსხვილებულ უბნებს ნათხემის ქედებს (*cristae cerebelli*) უწოდებენ. ისინი შემდეგ უკრო ძლიერად წინა ნაწილში ვითარდებიან და იქვეყიან სანათხემე ნაოქებად. ეს ნაოქები სულ უფრო და უფრო მსხვილდებიან და ვათარდებიან სანათხემე შემალღებებად (*tori cerebellares*), რომლებიც ბოლოს და ბოლოს შუა ხაზზე ერთდებიან. ასეთნაირად წარმოიქმნება კენტი განივი სანათხემე ფირფიტა (*lamina cerebellaris*), რომელიც ზეაოდან ეფარება მეოთხე პარკუქის სულ წინა ღებანს. სანათხემე ფირფიტა შემდეგ დიფერენცირდება ნაწილებად. შუა ნაწილიდან ვითარდება ნათხემის სხეული (*corpus cerebelli*), გვერდითი ნაწილები კი იქცევიან ავრიკულარულ წილებად (*lobi auriculares*).

ტვინის რუხა ნეფთიერება ნათხემეში ზედაპირულად განეწყობა და კმნის ნათხემის ქერკს. თეთრი ნეფთიერება შიგნით რჩება და, ნათხემის ზედაპირის დანაოქებისას, გასწვრივ კრილზე იძლევა თავისებურ ფიგურას, რომელსაც „სიცოცხლის ხეს“ (*arbor vitae*) უწოდებენ. თეთრი ნეფთიერების სიღრმეში ჩართულია რუხი ნეფთიერების ცენტრალური ბირთვები. უკანა ტვინის ვენტრალური და გვერდითი კედლები, არსებითად, მოგრძო ტვინის ამავე ნაწილების გაგრძელებაა. განსხვავება ისაა, რომ აქ ჩვენ ვხედავთ მეტსაქლებად ძლიერ, ნათხემის განვითარების ხარისხის შესაბამისად განვითარებულ განივი ბოქკოების კონებს, რომლებიც ნათხემის ნარჯვენა და მარცხენა ნახევარს ერთმანეთს უკავშირებენ. ძუძუმწოვრებში ეს კონები იმდენად მძლავრია, რომ ტვინის აღნიშნული ღებანი ცალკე ნაწილებად განიხილება და ვაროლიოს ხიდად (*pons Verolii*) ეწოდება.

ნათხემის განვითარების ხარისხი სხვადასხვა ცხოველებში (სშირად საკმაოდ ახლოებელ ფორმებშიც კი) ერთობ განსხვავებულია, ეს განპირობებულია ცხოველის მოტორიკის ხასიათით, რამდენადაც ნათხემი სხეულის მოძრაობათა რეფლექტორული კოორდინაციის უმნიშვნელოვანესი ცენტრია. მთელი ნათხემის განვითარების შესაბამისად, ფრიად ვარიაბილურია მისი ნაწილების დიფერენცირების ხარისხიც.

ციკლოსტომების ნათხემი, ამ ცხოველების მოტორიკის პრამიტულიობის შესაბამისად, რაც თავის მხრით განპირობებულია ამ ცხოველების სპეციალიზებული ცხოვრებით (მაზონების პარაზიტურში და მიქსანების ნეკროფაგია), უაღრესად პრამიტულადაა აგებული. აგი წარმოადგენს ერთობ პატარა ზომის განივ ფირფიტას მოგრძო ტვინისა და შუა ტვინს შორის. უაღრესად აქტიური ლოკომოციის მქონე, ფრიად მოძრავ ნექტონურ ონავარ სელაქციებს

და ძვლოვან თევზებს ნათხემი ძალიან კარგად აქვთ განვითარებული: იგი ტვინის დიდი, დაღარული ნაწილია, რომელიც საგრძნობლად ეფარება ზემოდან შუა ტვინს და, აგრეთვე, მოგრძო ტვინს. ლატერალურად იგი უშუალოდ ეკვრის ვესტიბულურ-ლატერალური ბირთვების მიდამოს, რომელიც ქმნის სტატიკურ ველს (area statica). გაღალუნების ადგილას წარმოიქმნება ავრიკულარული წილი (lobus auricularis). ამ წილის მოლეკულური შრე ფარავს მთელ ვესტიბულურ-ლატერალურ მიდამოს (area vestibulo-lateralis s. area statica) და ქმნის ნათხემის ქედს (crista cerebelli). დიდი ზომის შუა ნაწილს ნათხემის სხეული (corpus cerebelli) ეწოდება. იმ თევზებს, რომლებიც ნაკლებად აქტიურნი არიან (უნთავრესად ბენტოსურ ფორმებს) ნათხემი შედარებით სუსტად აქვთ განვითარებული. აგებულების მხრივ თევზების ნათხემი სელაქიების ნათხემისაგან იმით განსხვავდება, რომ იგი ქმნის ფრიად თავისებურ შევრილს ორალური მიმართულებით, ეგრეთწოდებულ ნათხემის სარქველს (valvula cerebelli), რომელიც შეჩრილია შუა ტვინის პარაკუქის ღრუში.

ამ ფიბიებს ნათხემი ძალიან სუსტად აქვთ განვითარებული. განსაკუთრებით პატარა აქვთ იგი უკულო ამფიბიებს. ეს იმით აიხსნება, რომ თუმცა ეს ცხოველები ხშირად საკმაოდ სწრაფად მოძრაობენ (მაგალითად, ბაყაყები), მათი მოძრაობა უაღრესად ერთფეროვანია და მარტივი, ნათხემა კი რთული მოძრაობების კოორდინაციას ემსახურება. ამფიბიებშიც ნათხემი შეიცავს სხეულს (corpus cerebelli) და ავრიკულარულ წილებს (lobi auriculares). კუდიან ამფიბიებს ავრიკულარული წილები შედარებით კარგად აქვთ განვითარებული, რაც იმითაა განპირობებული, რომ მათ კარვადვე აქვთ განვითარებული ლატერალური სისტემა, რომელიც უკუდოებს მხოლოდ ლარვალურ პერიოდში გააჩნიათ. ნათხემის სხეული კი სწორედ კუდიან ამფიბიებს აქვთ განსაკუთრებით სუსტად განვითარებული: იგი მხოლოდ რამდენადღე გამსხვილებულ კომისურალურ ფირფიტას წარმოადგენს. უკუდოებში, ნათხემის სხეულის შედარებით უფრო კარგად განვითარება, როგორც ჩანს, უნდა აიხსნებოდეს იმით, რომ ამ ცხოველებს უფრო განვითარებული აქვთ ტანის ტვინიდან და, აგრეთვე, შუა ტვინიდან მომავალი გზები (სპინოცერებელარული და ტექტოცერებელარული გზები), რომლებიც ნათხემის სხეულში ბოლოვდებიან.

ქვეწარმავლების ნათხემი სიდიდითაც და ფორმითაც ერთობ განსხვავებულია. განსაკუთრებით რედუცირებული აქვთ იგი გველებს, რომელთა ნათხემიც ძალიან პატარა, გაბრტყელებული

განივი ფირფიტაა. ეს უთუოდ აიხსნება ამ ცსოველების გადასვლით ხოხვით ლოკომოციაზე და, ამრიგად, მოტორიკის მეორეული გამარტივებით. საგრძნობლად უკეთ აქეთ განვითარებული ნათხემი ოთხჯგება ფორმებს. კერძოდ, ხელიკებს და, განსაკუთრებით, ნიანგებს ნათხემის სხეულის სპეციალური ღარით (*sulcus parafloccularis*) მკაფიოდა აქეთ განცალკევებული ავრიკულარული წილები-სგან (*lobi auriculares*), რომელთაც აქ უკვე ფლოკულუსებს ანუ ნაფლეულებს (*flocculi*) უწოდებენ. ამავე დროს, თვით ნათხემის სხეული ორი განივი ღარით დაყოფილია სამ წილად, რომელთაც წინა წილი (*lobus anterior*) შუა წილი (*lobus medius*) და უკანა წილი (*lobus posterior*) ეწოდება. ყველა რეპტილიას ნათხემის სხეული უკეთესად აქვს განვითარებული, ვიდრე ავრიკულარული წილები.

ფ რ ი ნ ე ე ლ ე ბ ი ს ნათხემი ძალიან დიდია და ფრიად დიდერენცირებული, რაც შეესაბამება მათ უაღრესად რთულ მოტორიკას (ფრენას), რომელიც ცალკეულ მოძრაობათა სრულყოფილ კოორდინაციას მოითხოვს. იგი იმავე ნაწილებს შეიცავს, რომელთაც ნიანგების ნათხემი. ფლოკულუსი მკიდროდაა დაკავშირებული ვესტიბულარულ სისტემასთან. განსაკუთრებით თვალსაჩინოდ ფრინველების ნათხემი რეპტილების ნათხემისაგან თავისი სხეულის მძლავრი განვითარებით განსხვავდება. რეპტილებისაგან განსხვავებით ნათხემის სხეულის თითოეული წილის ზედააირი უფრო ნაკლებად ღრმად განივი ღარებით იყოფა რამდენიმე წილაკად ანუ ხვეულად.

ც უ ძ უ მ წ ო ვ რ ე ბ ს ნათხემი, საერთოდ, ძალიან მძლავრად აქვთ განვითარებული. იგი აშკარადაა გაყოფილი შუა კენტ ნაწილად, რომელსაც ქიას (*vermis*) უწოდებენ და ორ დიდ ნახევარსფეროდ (*hemispheria cerebelli*). ამასთან, ორი ღრმა განივი ღარი მთელ ნათხემს (ქიასაც და ნახევარსფეროებსაც) ჰყოფს სამ ნაწილად, რომელთაც წინა წილს (*lobus anterior*), შუა წილს (*l. medius*) და უკანა წილს (*l. posterior*) უწოდებენ ხოლმე (ისევე, როგორც ნაეროფისიდებში). თავისი მხრით, თითოეული წილი ნაკლებად ღრმად განივი ღარებითაა დაყოფილი განივ ხვეულე-ბად. ამრიგად, ნათხემის ყოველი ხვეული და, ცხადია, ყოველი წილი შეიცავს კენტ შუა უბანს, რომელიც ქიას ეკუთვნის და ლუწ გვერდით უბნებს, რომლებიც ნახევარსფეროებს ეკუთვნიან. თითოეულ უბანს ადამიანის ანატომიაში სპეციალური სახელი აქვს. თითოეულ ნახევარსფეროს უკან ძუძუმწოვრებსაც პატარა ფლოკულუსი (*flocculus*) გააჩნიათ.

ნათხემის გარეგანი მორფოლოგია ამ ორგანოს ევოლუციის კუთვნილ სურათს არ ასახავს. ფილოგენეზური და ონტოგენე-

ნეზური გამოკვლევების საფუძველზე ნათხემს, ევოლუციური თვალსაზრისით, არაერთგვაროვან ნაწილებად ყოფენ. კერძოდ, მასში ასხვავებენ ძველ ნაწილს, რომელსაც ძველ ნათხემს (palaeocerebellum) უწოდებენ და ახალ ნაწილს ანუ ახალ ნათხემს (neocerebellum). ძველი ნათხემი, რომელიც არაძუძუმწოვართა მთელი ნათხემის ჰომოლოგიურია, შეიცავს ქიას და ფლოკულუსს (ამრიგად, ქია ითვლება ნათხემის სხეულის ჰომოლოგად). ახალი ნათხემი კი ნახევარსფეროებს მოიცავს და მხოლოდ ძუძუმწოვრებს გააჩნიათ. ბოლო დროს საჭიროდ ცნობენ ნათხემის კიდევ უფრო დანაწევრებულად კლასიფიცირებას. კერძოდ, მასში სამ ფორმაციას ასხვავებენ. პირველი მათგანი, უძველეს ნათხემად წოდებული (palaeocerebellum), შეიცავს ფლოკულარულ უბანს (flocculi) და ქიის სულ უკანა უბანს (nifulus). ეს ნაწილი იქთიოფსიდების აერიკულარული წილებს და, ე. ი. ზევროფსიდების ფლოკულუსს შეესაბამება. მეორე ნაწილი, რომელსაც ძველ ნათხემს (archicerebellum) უწოდებენ, გაყოფილია ორ განყოფილებად: ერთი მათგანი მოიცავს ნათხემის წინა ნაწილის ქიისეულ და ნახევარსფეროსეულ წილაკებს (ქიის ენას, ცენტრალურ წილაკს, მწვერვალს და ნახევარსფეროების ლაგამს, ცენტრალური წილაკის ფრთებს), მეორე კი—ნათხემის უკანა ნაწილს (ქიის პირამიდს, ნაქს; ნახევარსფეროების ორმოცეულა ანუ სოლისებრ წილაკს და ნუშს). ძველი ნათხემი შეესაბამება იქთიოფსიდების და ზევროფსიდების ნათხემის სხეულს. ძველი ნათხემის წინა და უკანა განყოფილებას შორის ჩართულია ძუძუმწოვრების სფეციფიკური ახალი ნათხემი (neocerebellum), რომელიც მოიცავს ქიის მკირედ ნაწილს (ფერდობს, ფოთოლს და ბორცვს) და ნახევარსფეროების უმეტეს ნაწილს (ოთხკუთხა წილაკს, წინა და უკანა ნახევარმთვარისებრ წილაკს და ნაზ წილაკს). ამრიგად, ახალი ნათხემი განვითარების ხარისხით საგრძნობლად სპარბობს უძველეს და ძველ ნათხემს ერთად. როგორც ვხედავთ, ამ კლასიფიკაციით ნათხემის ევოლუციური ფორმაციების საზღვრები არ ემთხვევიან არც ქიად და ნახევარსფეროებად და არც საწილადად ნათხემის დაყოფას.

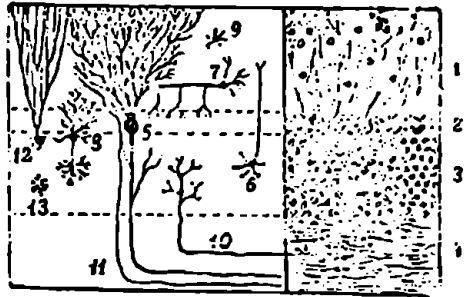
ნათხემის ევოლუციური ფორმაციები, რომლებიც ტვინის ამ ნაწილის ისტორიის სამ საფეხურს გამოხატავენ, ერთმანეთისაგან ფუნქციონალური კავშირებითაც განსხვავდება. უძველესი და ძველი ნათხემი მოგრძო ტვინთანაა დაკავშირებული. კერძოდ, პალეოცერებელარული ნაწილი იმპულსებს ვესტიბულარული ცენტრებიდან ღებულობს, არქიცერებელარული ნაწილი კი—მოგრძო ტვინის მეორეული რეცეპტორული (უმთავრესად პროარიოცეპტორული) ცენტრებიდან. ნეოცერებელარული ნაწილი წინატვინის

ნახევარსფეროების ახალ ქერქთან არის დაკავშირებული, საიდანაც იმპულსები მას აღწევენ ვაროლიოს ხედის (pors Varolii) განივი ბოქკოებით, რომლებიც, აგრეთვე, მხოლოდ ძუძუმწოვრებში ჩნდებიან. ამრიგად, ნათხემის ნეოცერებელარული ფორმაცია, რომელიც მხოლოდ ძუძუმწოვრებს გააჩნიათ, წარმოშობილია ახალი ქერქის (ნეოკორტექსის) ჩამოყალიბებასთან უშუალო კავშირში.

ნათხემის ქერქის აგებულება მკვეთრად გამოხატული სტრატეფიკაციით (შრეობრიობით) ხასიათდება და ფრიად სპეციფიკურ უჯრედოვან შედგენილობას იჩენს. მიუხედავად იმისა, რომ ციკლოსტომების ნათხემი უკიდურესად პრიმიტიულია, სტრატეფიკაცია მასაც ემჩნევა და იგი შეიცავს, ორ შრეს: მარცვლოვანს, რომელიც პატარა უჯრედებისაგან შედგება და მოლეკულურს — უჯრედებით ძალიან ღარიბს. ამ ორ შრეს შორის განლაგებულია ცალკეული დიდრონი პურკინიესეული უჯრედები, რომლებიც ერთიან შრეს ჯერ კიდევ არ ქმნიან. ამრიგად, ციკლოსტომების ნათხემი მაინც ხასიათდება ისეთი არქიტექტონიკით, როგორც ყველა ხერხემლიანის დამახასიათებელია. სერხემლიანთა ევოლუციის პროცესში პურკინიესეული უჯრედები განეწყობიან მთლიან წესიერ განგლიონარულ შრედ. ამრიგად, ნათხემის ქერქი სამ შრეს შეიცავს. ზედაპირულ შრეს, რომელიც ძალიან ღარიბია უჯრედებით მოლეკულური შრე (*stratum moleculare s. cinereum*) ჰქვია. მეორე (შუა) შრე, შემდგარი წესიერ წყებად განლაგებული დიდრონი პურკინიესეული უჯრედების სხეულებისაგან, რომელთა დენდრიტები მოლეკულურ შრეში იმყოფებიან, ნეურიტები კი, ცენტრალურ ბირთვებს აღწევენ, იწოდება განგლიონარულ შრედ (*str. ganglionare*). მესამე (შიგნითა) შრე შემდგარია მრავალრიცხოვანი მარცვლისებრი უჯრედებისაგან, რომელთა შორის თითო-ოროლა ვარსკვლავისებრი უჯრედი გვხვდება და მარცვლოვან შრედ (*str. granulare*) იწოდება. შრეების განვითარების ხარისხი და სიმკვეთრე ფრიად ცვალებადია.

როგორც ვიცით, ნათხემის თეთრ ნივთიერებაში ჩართულია რუსი ნივთიერების უბნები, რომლებიც ნათხემის ცენტრალურ ბირთვებად იწოდებიან. სელაქებს გააჩნიათ ეგრეთწოდებული ჩანართი ანუ გვერდითი ბირთვი (*nucleus lateralis*), რომელიც ჯერ კიდევ ნათხემის შემადგენლობაში არ შედის და მოგრძო ტვინის ვესტიბულარული ბირთვების მეზობლად იმყოფება. ხმელეთის ხერხემლიანებში ხდება უკვე რამდენიმე ბირთვის დიფერენცირება. თანაც, რეპტილიებში იწყება ცენტრალური ბირთვების გადაადგილება თვით ნათხემში. ფრინველებსა და ძუძუმწოვრებში ეს პროცესი უკვე დასრულებულია. ზავროფსიდებს გააჩნიათ

მედიალური ანუ მწვერვალის ბირთვები (*n. medialis s. fastigii*) და ლატერალური ანუ დაკბილული ბირთვები (*n. lateralis s. dentatus*). იგივე ბირთვები აქვთ უმდაბლეს ძუძუმწოვრებსაც. შემდეგ, უმაღლეს ძუძუმწოვრებში, ამ ორ ბირთვის გარდა, (დაკბილული ბირთვის მედიალურად) დიფერენცირდება კიდევ ორი წვეილი მომცრო ბირთვი: ბურთისებრი ბირთვი (*n. globosus*) და საცობისებრი ბირთვი (*n. emboliformis*). ნათხემის ცენტრალურ ბირთვებში ბოლოვდებიან ნათხემის ქერქის უჯრედთა ეფერენტული ბოქვები. თვით ამ ბირთვებიდან კი იმპულსები ტვინის სხვადასხვა ნაწილებს გადაეცემა.



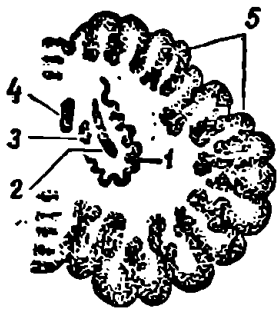
სურ. 174. ნათხემის ქერქის ციტოარქიტექტონიკა

ნათხემი ხასიათდება ძალიან რთული ნერვული კავშირებით, რომელნიც ევოლუციის პროცესში მნიშვნელოვნად იცვლებიან ტვინის საერთო დიფერენცირების შესაბამისად.

1. მოლველარული შრე, 2. განვლიონარული შრე, 3. მარკულოვანი შრე, 4. თვითი ნივთიერება, 5. კურკინიუს უჯრედები, 6. მარკულოვანი უჯრედები, 7. კალათისებრი უჯრედები, 8. გოლჯიის უჯრედები, 9. ვარსკვლავიანი უჯრედები, 10. ხაჯსისებრი ბოქვები, 11. ლიანაებრი ბოქვები, 12. ბერგმანისეული ბოქვები, 13. ასტროციტები.

ციკლოსტომების ნათხემის ნერვული კავშირები ჯერ კიდევ ძალიან მარტივია. აფერენტული ბოქვები მასში მოდიან უმთავრესად შუა ტვინიდან და მოგრძო ტვინის ვესტიბულურ-ლატერალური სისტემის ბირთვებიდან. თვით ნათხემიდან ეფერენტული ბოქვები მიიმართებიან, უმთავრესად, რეტიკულარულ ფორმაციაში. სელაქიების ნათხემის სხეულში მიიმართებიან ნერვული გზები ტანის ტვინიდან (სპინოცერებელარული გზები), შუა ტვინიდან (ტექტოცერებელარული გზები) და მოგრძო ტვინიდან (ბულბოცერებელარული გზები, ვესტიბულო-ლატერალური გზების გაშოკლებით). ავრიკულარული წილები კი ბოქვებს ღებულობს მოგრძო ტვინიდან, კერძოდ, ვესტიბულურ-ლატერალური მიდამოდან (ვესტიბულოლატერალური გზები). ავრიკულარული წილებიდან პირდაპირი ეფერენტული გზები მოდიან უშუალოდ რეტიკულარულ ფორმაციაში, ნათხემის სხეულიდან კი მხოლოდ

არაპირდაპირი ეფერენტული გზები მიიმართებიან გვერდითი ანუ ჩართული ბირთვისაკენ (*n. lateralis*), ამ ბირთვიდან ბოჭკოები პიიმართებიან წინისკენ შემაერთებელი მკლავების (*brachia conjunctiva*) შემადგენლობაში, გადაჯვარედინდებიან და აღწევენ რექტიკულარული ფორმაციის შუა ტვინის ნაწილს. ამრიგად, სელაქიებში უკვე ისახება ის თანამიმართებები ნათხემის და შუა ტვინის ნერვულ ბირთვებსა და ნერვულ კავშირებს შორის, რომლებიც უმაღლეს ხერხემლიანებს ახასიათებს (*nucleus dentatus—brachia conjunctiva—nucleus ruber*). ძვლოვანი თევზების ნათხემის აფერენტული (აღმავალი) და ეფერენტული (დაღმავალი) სისტემები სელაქიების სისტემების მსგავსია. უნდა აღინიშნოს მხოლოდ შუა ტვინიდან ნათხემში მომავალი გზა (*tractus mesencephaloc-erebellaris*), რომელიც შუა ტვინის ნახევარკალოვან შემალღებებს (*turi semicirculares*) აერთებს ნათხემის სარქველთან (*valvula cerebelli*). გარდა ამისა, როგორც ჩანს, არსებობს ნათხემის სხეულის უშუალო კავშირი შორისულ ტვინთან, კერძოდ, ჰიპოთალამუსის ქვედა წილებთან. ამ კავშირის მეშვეობით ნათხემზე მოქმედებენ იმპულსები ჰიპოთალამუსში მყოფი სისხლძარღოვანი პარკის (*saccus vasculosus*) რეცეპტორული უჯრედებიდან, რომელთაც თევზების მოტორიკის რეგულაციისათვის უდიდესი მნიშვნელობა აქვთ. ამ ფიზიების ნათხემის ეფერენტული სისტემები პრინციპულად არაფრით განსხვავდებიან წყლის

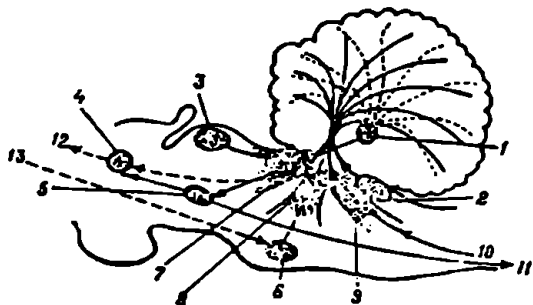


სურ. 175. ნათხემის ცენტრალური ბირთვები

1. დაქბილული ბირთვი, 2. საცობისებრი ბირთვი, 3. ბურთისებრი ბირთვი, 4. მწვერვალის ანუ სახურავის ბირთვი, 5. ნათხემის ქერქი.

ხერხემლიანთა ეფერენტული სისტემებისაგან. რექტილიებში ლატერალურ სისტემასთან დაკავშირებული გზები სრულიად გამჭრალია და ბევრად უფრო გაძლიერებულია სპინოცერებელარული (ტანის ტვინიდან მომავალი) გზები. სწორედ, ეს განაპირობებს ნათხემის აერიკულარული წილების დაკნინებას და მისი სხეულის პროგრესულ განვითარებას. სპინოცერებელარული გზების გაძლიერება გამოწვეულია კიდურების კარგად განვითარებული მუსკულატურიდან მომავალი პროპრიოცეპციული იმპულსების მნიშვნელობის გაზრდით სტატიკისათვის. ფრინველებში სპინოცერებელარული გზები კიდევ უფრო ძლიერდებიან. ისინი უკავშირდებიან მხოლოდ წინა და უკანა წილს. ნათხემის სხეულის შუა

წილი კი, რომელიც ონტოგენეზში სრულ განვითარებას სხვა წილებზე უფრო გვიან აღწევს და განვითარების ძლიერი სახეობრივი ცვალებადობით ხასიათდება, როგორც ჩანს, წმინდა საკორელაციო მიდამოა. უფრო წინ მყოფ ცენტრთაგან, ნათხემში ბოქკოები მსოლოდ ტექტუმიდან (*tectum opticum*) მოიმართებიან (*tractus tectocerebellaris*). ნათხემის მედიალური ბირთვიდან (*n. fastigii*) ეფერენტული ბოქკოები მიიმართებიან ჰოგრძო ტვინსა და ტანის ტვინში. ლატერალული ანუ დაკბილული ბირთვებიდან (*n. dentatus*) ეფერენტული ბოქკოები შემაერთებელი მკლავებით (*brachia conjunctiva*) მიდიან და აღწევენ შუა ტვინს. ძლიერ გართულებას



სურ. 176. ნათხემის მთავარი კავშირები.

1. ნათხემის ცენტრალური ბირთვები, 2. აკუსტიკო-ლატერალური მიდამო, 3. ტექტუმი, 4. თალამუსი, 5. ტემპორული (წითელი ბირთვი), 6. ვაროლიუს ხიდი, 7. წინა ფეხი, 8. გერდითი ფეხი, 9. უკანა ფეხი, 10. პროპრიოცეპტული ტრაქტი, 11. ცერებელოსპინალური ტრაქტი, 12. ნახევარსფეროებისაკენ მიმავალი გზა, 13. ნახევარსფეროებიდან მომავალი გზა (წყვეტილი ზახით აღნიშნულია ის გზები, რომლებიც მხოლოდ ძუძუნეწოვართ გააჩნიათ).

ნერვული კავშირები ძუძუნეწოვრების ნათხემში აღწევენ. სხვა ხერხემლიანთათვის დამახასიათებელი გზები უკავშირდებიან ნათხემის არქიტეკრებულარულ და პალეოცერებულარულ ნაწილებს. მისი ნახევარსფეროები კი ახალი ნერვული ტრაქტებით დაკავშირებულნი არიან დიდი ტვინის ნახევარსფეროების ქერქთან. სწორედ, ეს განაპირობებს ამ ცხოველების ნათხემის პროგრესულ გარდაქმნას. ამავდროს, ნათხემის ახალი ფორმაციები იმპულსებს ღებულობენ ტვინის სხვა, ფილოგენეზურად ახალი ნაწილებიდანაც, კერძოდ, ჰოგრძო ტვინის ქვედა ოლივის (*oliva inferior*) ახალი უბნებიდან.

ნათხემის ტვინის სხვა ნაწილებთან დაზავებული ბოქკოები ქმნიან სამ მძლავრ კონას, რომელთაც ნათხემის ფეხებს (*pedunculi cerebellorum*) უწოდებენ. უკანა ფეხი (*pedunculus posterior*), რომლის ზედაპირული ნაწილი თოკისებრ სხეულად (*corpus restiforme*) იწოდება, ნათხემს უკავშირებს მოგრძო ტვინსა და ტანის ტვინს. შუა ფეხი (*pedunculus medius*) ძუძუმწოვრებში ყველაზე მძლავრია და ვაროლიოს ხიდის მეშვეობით ნათხემს დიდი ტვინის ნახევარსფეროებს უკავშირებს. წინა ფეხის (*pedunculus anterior*) ანუ შემაერთებელი მკლავის (*brachia conjunctiva*) ბოქკოები კი ბოლოვდებიან შუა ტვინისა (ტემენტუმში) და შორისულ ტვინში (თალამუსში).

ნათხემის კავშირების დიდი სირთულის შესაბამისად, ტვინის ამ ნაწილს უადრესად რთული ფუნქცია აქვს. ნათხემის დანიშნულება საბოლოოდ დღესაც არაა გამორკვეული. ჩვენ უკვე ვიცით, რომ ზოგადად ნათხემი მოძრაობათა კოორდინაციას ემსახურება და რომ იგი იმ ცხოველებს აქვთ განსაკუთრებით ძლიერ განვითარებული, რომელნიც რთული და მრავალფეროვანი მოტორიკით სარგობდებიან. ნათხემის ვესტიბულარულ ცენტრებთან კავშირების არსებობის გამო, წინათ მას მარტოოდენ წონასწორობის დამცველ მაკოორდინირებელ ცენტრად თვლიდნენ. როგორც ჩანს, სერხემლიანთა ევოლუციის ადრეულ ეტაპებზე ნათხემის ფუნქცია, მართლაც, ასეთი იყო: ფილოგენეზური და ონტოგენეზური საბუთები მოწმობენ, რომ ნათხემი უკანა ტვინის ვესტიბულარული მიდამოს ბირთვების პროგრესული განვითარების შედეგად ჩამოყალიბდა. მაგრამ შემდგომი ევოლუციის პროცესში ნათხემის ფუნქცია მნიშვნელოვნად განვიწროვო და იგი იქცა აბარატად, რომელიც, ერთი მხრით, რეგულირებს ყოველი კუნთის მოქმედებას და ტონუსს, მეორე მხრით კი, კოორდინირებს და კომბინირებს ცალკეული კუნთების მოქმედებას რთულ მოტორულ აქტად. განსაკუთრებით დიდია ნათხემის მაკოორდინირებელი მნიშვნელობა სტატიკურ-ლოკომოტორულ აქტებში. ფიზიოლოგიური გამოკვლევებით დადგენილ იქნა, რომ ნათხემი რეგულირებს შიგნეულობის გლუვი ვისცერალური მუსკულატურის ტონუსსაც, რის გამოც იგი გავლენას ახდენს ნივთიერებათა ცვლის პროცესებზე, გულის მუშაობაზე, კუჭნაწლავის მოქმედებაზე და სხვა ვისცერალურ ფუნქციებზე. ყველა ეს ფუნქცია მეტად თუ ნაკლებად ყველა ხერხემლიანებშია დადასტურებული. ძუძუმწოვრებში ნათხემი უკვე ამ ფუნქციების დაქვემდებარებულ ინსტანციადაა ქცეული: თვით მისი მოქმედება რეგულირდება წინა ტვინის ქერქის მიერ, რომელიც აქ უკვე ყველა ფუნქციის უმაღლეს ინსტანციადაა ქცეული.

შუა სატვინე ბუშტუკი (mesencephalon) ყველაზე ნაკლებ გარდაქმნას განიცდის ტვინის სხვა ნაწილებთან შედარებით. მისი კედლები მეტნაკლებად თანაბრად და, თანაც, საკმაოდ ძლიერ სქელებიან. ისევე, როგორც მოგრძო ტვინში, რუხი ნივთიერება აქაც ცენტრალურ ნაწილში იმყოფება, ზედაპირულად კი თეთრი ნივთიერებაა. ფუძის ფირფიტად და გვერდით ფირფიტად, ემბრიონალური ნერვული ლულის დაყოფის შესაბამისად, შუა ტვინში ყალიბდება ორი მთავარი განყოფილება.

შუა ტვინის ფუძის ფირფიტა ძლიერ სქელებდა და დიფერენცირდება ეგრეთ წოდებულ ტეგმენტუალად ანუ ქერად (tegmen-tum). ტეგმენტუმი შეიცავს მნიშვნელოვან მოტორულ ბირთვებს, გამტარ გზებს და რეტიკულარული ფორმაციის გაგრძელებას, რომელიც ისე მკაფიოდ არაა გამოხატული, როგორც მოგრძო ტვინში. ფილოგენეზში ტეგმენტუმში მნიშვნელოვანი ცვლილებები ხდება. ციკლოსტომებს ტეგმენტუმში ძალიან მარტივად აქვთ მოწყობილი. ისევე, როგორც ყველა სხვა ხერხემლიანში, იგი შეიცავს თვალის მამოძრავებელი ნერვისა და, მის უკან, ქაღის ნერვის ბირთვს. ტეგმენტუმის კაუდალურ ნაწილში იკრება რეტიკულარული ფორმაცია. შუა ტვინის ფუძესთან მათ ღებთშორისი კვანძი (nucleus interpunctularis) აქვთ, რომლისკენაც მიმართება ბოქკოების კონა (ძაინერტისული fasciculus retroflexus) შორისული ტვინიდან. სახელდობრ, ქაბუნულარული კვანძიდან. ეს სისტემა, რომელიც ახორციელებს წინა ტვინის ზემოქმედებას კაუდალურ ნაწილებზე, საგრძნობლადაა განვითარებული სელაქიებში. გარდა ამ ნაწილებისა, სელაქიეც ახალი სისტემებიც გააჩნიათ. ასეთია, მაგალითად, სამწვევა ნერვის მეზენცეფალური ბირთვი (nucleus mesencephalicus trigemini). თევზებს შუა ტვინსა და უკანა ტვინს შორის არსებული სივიწროვის ანუ ყელის (isthmus) მახლობლად გააჩნიათ პარაკუპის მიმართ ლატერალურად მდებარე მეორეული ვისცერალური ბირთვი (nucleus visceralis secundarius). ეს ბირთვი მეორეულ საგემოვნო ნევრონების იმპულსებს ლებულობს მოგრძო ტვინის ვაგალური და ფაციალური წილებიდან (lobi vagales და lobus facialis) და კორელირებს მათ შორისული ტვინის ქიზოთალამუსური მიდამოდან მიღებულ ყნოსვითს რეცეპციებთან. იგი განსაკუთრებით ძლიერ გამოხატული აქვთ კობრისებრ და ლოქოსებრ თევზებს (რომელთაც, როგორც ვიცით, ვაგალური და ფაციალური წილები

განსაკუთრებით დიდი აქვთ). ამფიბიების ტეგმენტუმში მნიშვნელოვნად არაფრით განსხვავდება წყლის ხერხემლიანების ამ ნაწილისაგან. ქვეწარმავლების რეტიკულარულ ფორმაციაში, რომელიც მანამდე გაფანტული ელემენტებისაგან შედგებოდა, ისევე როგორც მოგრძო ტვინში, ახლა კონსოლიდაცია ხდება და იგი (ხვლიკებში, ნიანგებში და კუბებში) იქცევა დიდრონი უჯრედების კარგად გამოხატულ გროვად, რომელსაც წითელი ბირთვი (nucleus ruber) ჰქვია. ამ ბირთვისკენ მიიშართებიან შემაერთებელი მკლავების (brachia conjunctiva) ბოქვები, რომლებიც რეპტილიებამდისაც იყვნენ განვითარებულნი და ტეგმენტუმის რეტიკულარულ ფორმაციას უკავშირდებოდნენ. შუა ტვინისა და უკანა ტვინის საზღვართან ძლიერაა განვითარებული ყელის კვანძი (ganglion isthmi), რომელსაც მკიდრო ურთიერთობა აქვს სტატოკინეტიკური ნერვის მეორეულ გზებთან და რომელიც უშუალოდ დაკავშირებულია ნახეკარკალოვან შემალლებებთან (tori semicirculares). ფრინველების ტეგმენტუმის უკანა ნაწილში იმყოფებიან VIII ნერვის სისტემასთან დაკავშირებული ბირთვები (nucleus isthmi, nucleus mesencephali, nucleus semilunaris). წითელი ბირთვი (n. ruber) ფრინველებს ბევრად უფრო კარგად აქვთ განვითარებული. კარგადაა გამოსახული ჩანართი ბირთვიც (nucleus interstitialis), რომელიც მედიალური გასწვრივი კონის ბირთვია. პირიქით, ფილოგენეზურად ძალიან ძველი ფებთშორისი ბირთვი (nucleus interpeduncularis), რომელიც, როგორც ვიცით, პაბენულარულ სისტემასთანაა დაკავშირებული, ძლიერაა შემცირებული. ეს იმითაა განპირობებული, რომ ფრინველებს ყნოსვითი სისტემა, საერთოდ, ძალიან სუსტად აქვთ განვითარებული. ძუძუმწოვრების ტეგმენტუმში მნიშვნელოვან სტრუქტურულ და ფუნქციონალურ პროგრესს განიცდის. უაირველესად ამ მხრივ უნდა აღინიშნოს წითელი ბირთვის (n. ruber) მძლავრი განვითარება და გართულება. უმდაბლეს ძუძუმწოვრებში იგი, ისევე, როგორც რეპტილიებში და ფრინველებში, დიდი უჯრედებისგანაა შემდგარი, უმაღლეს ძუძუმწოვრებში კი მას, ამასთან ერთად, უვითარდება წინა წვრილ უჯრედოვანი ნაწილი, რომელიც საპროექციო გზებს დიდი ტვინის ქერქს აწვდის. მისი მსხვილუჯრედოვანი ნაწილი, როგორც რეპტილიებში და ფრინველებში, დასაბამს აძლევს რუბროსპინალურ ტრაქტს. წითელი ბირთვი, როგორც მთელი რეტიკულარული ფორმაცია საერთოდ, მნიშვნელოვანი უმაღლესი თანრიგის მამოძრავებელი ცენტრია. იგი კუნთოვანი ტონუსის მარეგულირებელი აპარატის ერთ-ერთი მთავარი კომპონენტია. წითელი ბირთვის ლატერალურად იმყოფება პარარუბრალური ანუ

ღრმა ლატერალური ბირთვი, რომელიც, როგორც ჩანს, იმპულსებს ნათესიდან ლებულობს, თვით კი მედიალურ გასწვრივ კონას, წითელ ბირთვს და შავ ნივთიერებას აწვდის. მისი ფუნქცია უცნობია. ძუძუმწოვრების სილვიუსის წყალსაღენის წინა ნაწილთან რამდენიმე მოტორული ბირთვია. მათ შორის აღსანიშნავია კახალის ინტერსტრიალური ბირთვი (n. interstitialis), რომელიც კქონდათ რეპტილიებსა და ფრინველებსაც და დარკშევიჩის ბირთვი (n. Darkschewitschi). ეს ბირთვი მედიალურ გასწვრივ კონასვე უკავშირდება.

თითოეული წითელი ბირთვის ვენტროლატერალურად იმყოფება შავი ნივთიერება (substantia nigra). უშუალოდ ძუძუმწოვრებში იგი ოდნავაა გამოსახული და უპაგმენტოა. უშუალოდ ფუძუმწოვრებსა და ადამიანში მის უჯრედებში გროვდება ნეონინი და იგი ნეკროზად მოსაძვრულ ბირთვად იქცევა. შავი ნივთიერება რეპტილიების და ფრინველების შუა ტვინის ვენტრალური ბირთვების პომოლოგია უნდა იყოს. იგი უკავშირდება წითელ ბირთვს, ოთხგორაკს, ნეღილურ და ლატერალურ ლემნისკებს, ალიდუმს და ქერტს. მისი ფუნქციის შესახებ ფრიად განსხვავებული შეხედულებები არსებობს. იგი დიდ როლს ასრულებს ყველა მოძრაობათა ინტეგრაციასა და მუსკულატურის პლასტიკური ტონუსის რეგულაციაში.

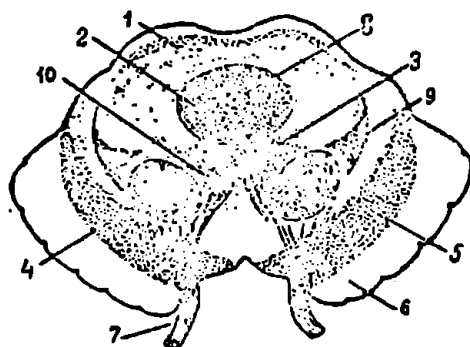
ქვეწარმავლების ყელის კვანძი (ganglion isthmi) ძუძუმწოვრებში ორალური მხარეთულებითაა გადაადგილებული და ქვევლია შიგნითა მუხლოვან სხეულად (corpus geniculatum mediale), რომელიც კვლავ სტანოაკუსტიკური სისტემიდან (VIII ნერვის სისტემა) ლებულობს იმპულსებს. თვით იგი კი იმპულსებს აწვდის უკვე არა მარტო ტექტუმს, არამედ წინა ტვინის ნაცევარსფეროების საეფექტის მიდამოს ქერტსაც. უნდა აღინიშნოს, რომ ისთმუსის კვანძისა და მედიალური მუხლოვანი სხეულების პომოლოგიას ამ ბოლო დროს უარყოფენ (ფორიკინი).

უშუალოდ სილვიუსას წყალსაღენის ირგვლივ იმყოფება დანარჩენი ნაწილებისაგან მევეთრად გამოკერძოებული ცენტრალური რუხი ნივთიერება (substantia grisea centralis). ცენტრალური რუხი ნივთიერების ფუნქცია ზუსტად ცნობილი არაა. დადგენილია, რომ იგი ძილის პროცესზე ახდენს დიდ გავლენას. არსებობს ცნობები, რომელთა თანახმად მას ვეგეტატიურ ფუნქციებში მონაწილეობა მიეწერება.

ტეგმენტუმში გაივლიან უმნიშვნელოვანესი ნერვული ტრაქტები: მედიალური და ლატერალური ლემნისკი, მედიალური

გასწორივი კონა, რომელიც აქ იწყება და სხვა. შუა ტვინის ვენტრალურ ზედაირზე გაივლიან დაღმავალი ნერვული ტრაქტები. ეს სისტემები, განსაკუთრებით, ძუძუმწოვრებს უვითარდებათ. კერძოდ, მათ აქ წარმოქმნებათ ნერვული ბოჭკოების უაღრესად მძლავრი კონები, რომელთაც დიდი ტვინის ფესები (*crura cerebri s. pedes pedunculi*) ეწოდება. სხვა ხერხემლიანებს ისინი სულაც არ გააჩნდათ. ტვინის ფესები შეიცავენ პირამიდულ გზებსა და კორტიკოპონტალურ (ქერქ-ხიდის) გზებს, ე. ი. სისტემებს, რომლებიც მარტო ძუძუმწოვრებსა აქვთ. განსაკუთრებით მძლავრ განვითარებას ისინი უმაღლეს ძუძუმწოვრებში აღწევენ.

გვერდითი (სენსორული) ფირფიტებიდან ვითარდება შუა ტვინის დორსალური ანუ ტექტალური განყოფილება, რომელიც



სურ. 177. ადამიანის შუა ტვინის კრილი

1. ოთხჯოჯის წინა ბორცვები (ტემტუზი), 2. ცენტრალური რუბი ნივთიერება, 3. თვალისპირაბორცვები ნერვის ბირთვი, 4. წითელი ბირთვი, 5. შავი ნივთიერება, 6. ტვინის ფეხი, 7. თვალისპირაბორცვები ნერვი, 8. სილვიუსის წყალსადენი, 9. მედიალური ლემნისკი, 10. რექტიკულური ფორმაცია.

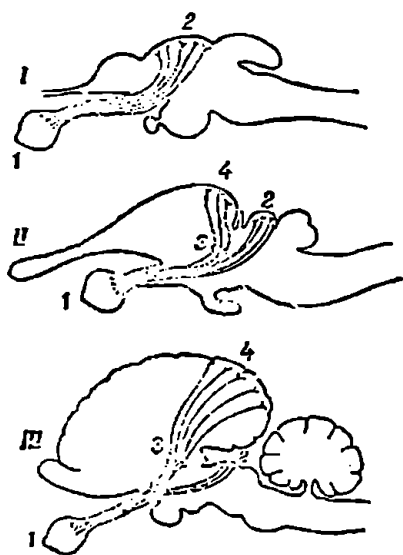
უაირველესად მხედველობით ფუნქციასთანაა დაკავშირებული. ციკლოსტომებს ნერვული ნივთიერება უვითარდებათ მხოლოდ შუა ტვინის სახურავის უკანა ნაწილში, წინა ნაწილი კი რჩება თხელ ეპითელურ ფირფიტად, რომელიც ტვინის რბილ გარსთან შეზრდიო ქმნის მხოლოდ ციკლოსტომების დამახასიათებელ შუა ძარღვიან წნულს (*plexus chorioideus medius*). ყველა დანარჩენ სერსენლიანთ შუა ტვინს მთელ სახურავინ ნერვული ნივთიერება კარგად აქვთ განვითარებული. მას გასწვრივი მედიანური ღარი უჩნდება და იგი მსხვილ წყვილ შემალლებას ქმნის,

რომელთაც მხედველობითი წილები (*lubi optici*) ანუ ორგორაკი (*corpora bigemina*) ჰქვია. მხედველობითი წილებს განვითარების ხარისხი სხვადასხვა ცხოველებში ერთობ განსხვავებულია.

მხედველობითი წილების კედელი შეტნაკლებად სქელდება (ციკლოსტომებში, მხოლოდ უკანა უბანზე და ისიც სუსტად) და ქმნის მხედველობითს სახურავს ანუ ოპტიკურ ტექტუმს

(tecum opticum). ტექტუმი ოპტიკური ცენტრია, რომელიც სერხემლიანებს ლუწი ინვერტირებული თვალების განვითარებასთან დაკავშირებით ჩამოუყალიბდათ. უმდაბლეს ხერხემლიანებში მხედველობითი ნერვის ყველა ბოჭკო ტექტუმში ბოლოვდება. და მსოლოდ მათი კოლატერალები მიიზარებებიან იმ ნაწილში, სადაც შემდეგ გარეთა მუხლოვანი სხეული ფორმირდება. ტექტუმი, ისევე როგორც თვალის რეტინა, სტრატოფიციარებულია, ოღონდ შრეების რიცხვი მასში მეტია. ტექტუმის დიფერენცირების ხარისხი ძლიერ ვარიაბილურია მხედველობითი ფუნქციის განვითარების ხარისხის შესაბამისად. ძალიან პრიმიტიულია ციკლოსტომების ტექტუმის სტრუქტურა, რაც ალბათ მეორეული გამარტივების შედეგია, განაირობებული თვალების რედუქციით. ტექტუმის სტრატოფიციაცია ძალიან მძლავრია სელაქიებსა და ძვლოვან თევზებში. იგი მკაფიოდ გამოასახულ 10 შრეს შეიცავს, რომელთაგანაც მთავარი სამია (I, VI, VIII), შავრამ ამ ცხოველების ტექტუმი (ისევე როგორც მათი რეტინა) ერთობ უხეშია: მასში ნევრონები შედარებით ცოტაა და ნაკლებად მრავალფეროვანი. თანაც, თვით ძვლოვან თევზებში ტექტუმის დიფერენცირება საგრძნობლად ვარიირობს იმის მიხედვით, თუ რამდენად დადი მნიშვნელობა აქვს მხედველობის ფუნქციას თევზის ცხოვრებისათვის. კერძოდ, იმ თევზებს, რომელთაც მხედველობა ძლიერი აქვთ, ტექტუმში კარგად აქვთ განვითარებული. იმ თევზებს კი (მაგალითად, კობრს და სხვა, მღვრიე ან წამბნარჩან წყალში მცხოვრებ ფორმებს), რომელთაც შედარებით სუსტი მხედველობა აქვთ, მხედველობითი სახურავი მსოლოდ შუა ტვინის დონისალური კედლას ნაწილში აქვთ განვითარებული. ტექტუმის დიფერენცირების ხარისხი იმატებს ამფიბიებში. შრეების რიცხვა აქ 15-მდე აღწევს. თანაც, ნევრონების კავშირების გარდაქმნას ვაშო, ამფიბიების ტექტუმში ფუნქციონალური განშრეებაც უჭრო მეტი ხდება. ამასთან, ტექტუმის სტრუქტურა ამფიბიებში ბევრად უფრო ნატიფია, ვიდრე თევზებში. რეტინების ტექტუმის აღნაგობა ჰვავს ამფიბიებისას, მაგრამ-ნერეული კავშირები აქ საგრძნობლადაა გართლებული. მაქსიმალურ განვითარებას ტექტუმა ფრინველებში აღწევს, რაც სავსებით შეესაბამება ამ ცხოველების მხედველობის უაღრეს განვითარებას. უმთავრესად ეს ნევრონულ დიფერენცირებას ეხება, შრეების რაოდენობა კი ფრინველებს იგივე აქვთ, რაც ამფიბიებს და რეტინილებს. უკვე ამფიბიებში, ოპტიკური ბოჭკოების ვარდა, ტექტუმს აღწევენ ვესტიბულარული და ზოგადი რეცეპტის ბოჭკოებიც, რომლებიც მიემართებიან მოგრძო ტვინიდან (უმთავრე-

სად ტრიგემინალური ბირთვებიდან) ბულბოტექტალური ტრაქტით და ტანის ტვინიდან — სპინოტექტალური ტრაქტით. ამრიგად, ტექტუმი ზოგადი საკოორდინაციო ცენტრის ფუნქციასაც იძენს. სულ სავა სურათს ვხედავთ ძუძუნწოვრებში. ამ ცხოველების ძთელი მხედველობითი წილები ძლიერ დაკნინებულია და პატარა ბორცვებადაა ქცეული. ამ ბორცვებს წინა ბორცვები ანუ წინა ორგორაკი ჰქვია (colliculi anteriores s. corpora bigemina anteriora). შესაბამისად გამარტივებულია ტექტუმის არქიტექტონიკაც. მისი სტრუქტურული იალიან სუსტადაა გამოხატული. მასში ასხვავებენ არანაკვეთრად განცალკევებულ რამდენიმე შრეს. ზედაპირულ თეთრ შრეს, ზონარული შრე ანუ გარეთა



სურ. 178. ოპტიკური ტრაქტის ბოქვების განაწილება ტვინში.

I. თევზი, II. რუკტილია, III. ძუძუნწოვარი.

1. თვალი, 2. ტექტუმი, 3. მიტათალები, 4. წინა ტვინის ჰერჯი.

თეთრი შრე (stratum zonale s. str. album superficiale) ჰქვია. მას მოსდევს: ზედაპირული რუხი შრე (str. griseum superficiale), ოპტიკური შრე (str. opticum), შუა რუხი შრე (str. griseum medium), შუა თეთრი შრე (str. album medium), ღრმა რუხი შრე (str. griseum profundum) და ღრმა თეთრი შრე (str. album profundum). ტექტუმის ასეთი გამარტივება ფუნქციონირებში იმის შედეგია, რომ, წინა ტვინის ქერქში უმაღლესი ოპტიკური ცენტრების განვითარების გამო, მას დაუპარგავს უმაღლესი ოპტიკური ცენტრის (და, აგრეთვე, საერთო საკოორდინაციო უმაღლესი ცენტრის) ფუნქცია და დაქვემდებარებულ ცენტრად ქცეულა. აქ ტექტუმში მხედველობითი ტრაქტის ბოქვების მიოლოდ შედარებით უმნიშვნელო ნაწილს იღებულობს. ამ ბოქვო-

ების უმეტესი ნაწილი ახლა მიიმართება გარეთა მუხლოვანი სხეულისაკენ (corpus geniculatum laterale), რომელიც შუალედურ ინსტანციას წარმოადგენს მხედველობითი რეცეპციების წინა ტვინისკენ გადაცემაში და, შესაბამისად, ძლიერაა გადიდებული. ამრიგად, ძუძუნწოვრების შუა ტვინში ცვლილებები, ძირითადად,

მისი წინა ტვინის ქერქისადმი სულ უფრო და უფრო მეტი და-
ქვემდებარებით გამოიხატება.

ტეგმენტუმის კაუდალურ ნაწილში სელაქიებს და ძვლოვან
თევზებს გააჩნიათ ნახევარკალოვანი შემალღებები
(*tori semicirculares*), რომლებიც შუა ტვინის ღრუშია შეჩრილი.
ისინი შეიცავენ შუა ტვინის ლატერალურ ბირთვებს (*nuclei late-
rales mesencephali*), რომლებიც ვესტიბულო-ლატერალური სის-
ტემიდან ბოქვების მიმღებ სპეციალურ ცენტრებს წარმოადგე-
ნენ. ნახევარკალოვანი შემალღებები ძალიან კარგად აქვთ გან-
ვითარებული ანტიბიფსაც. თანაც, მათ მარჯვენა და მარცხენა
ნახევარკალოვანი შემალღება ერთიმეორესთან შუა ხაზზე შეერ-
თებული აქვთ. სელაქიებსაც. თევზებსაც და ამფიბიებსაც ეს
შემალღებები ზემოდან ტექტუმით აქვთ გადახურული. ასევე და-
ფარულია ტექტუმით ნახევარკალოვანი შემალღებები რეპტი-
ლიების უნრაფლესობის ტვინშიც. ზოგ ხელიკებში და, განსაკუთ-
რებით, გველებში კი ისინი ამოწეულია და ქნიან უკანა ბორ-
ცვებს ანუ უკანა ბორცვებს (*colliculi posteriores s. cor-
pora bigemina posteriora*). ეს განპირობებულია, ერთი მხრით,
საერთოდ რეპტილიებში სასმენი აპარატის მიწაური განვითა-
რებით და, მეორე მხრით, გველებში მხედველობის და, შესაბამისად,
ტექტუმის რამდენადმე შესუსტებით. ამრიგად, ქვეწარმე-
ლებში პირველად ვხვდებით ოთხგორაკის (*corpora quadrigemina*)
ჩამოყალიბებას. ფონიველეს უკანა ბორცვები გამოცალკევებული
არა აქვთ (ალბათ, წინა ბორცვების, ესე იგი მხედველობითი
წილების, უაღრესი განვითარების გამო) და VIII ნერვის სისტე-
მასთან დაკავშირებული ბირთვები (*nucleus isthmi, nucleus semi-
lunaris*) ჩაძირული აქვთ ტეგმენტუმის სილრმეში. ძუძუმწოვრებში
უკანა ბორცვები კარგადაა განვითარებული და ტექტუმით დაფა-
რული აღარაა. თანაც, წინა ბორცვების მნიშვნელოვანი დაკნინ-
ების გამო, უკანა ბორცვები ზოხით გათანაბრებულია წინა ბორ-
ცვებს. ამის შედეგად შუა ტვინის მთელი დორსალური კედელი
ქცეულია ნამდვილ ოთხგორაკად (*corpora quadrigemina*), რომე-
ლიც ერთობ პატარაა და ზემოდან მთლიანად დაფარულია წინა
ტვინის ნახევარსფეროებით.

უმდაბლესი ხერხემლიანების შუა ტვინის ღრუ საკმაოდ
ვრცელია და მიედველობით პარაკუჭად (*ventriculus opticus s.
ventriculus tecti optici*) იწოდება. ამფიბიებში, ნახევარკალო-
ვანი შემალღებების (*tori semicirculares*) ერთმანეთთან შერწყმის
გამო, ამ ღრუს უკანა ნაწილი ძლიერ ვიწროვდება და სილვიუსის
წყალსადენად (*aquaeductus Sylvii*) იქცევა. მისი წინა ნაწილი

კი ისევ პარკუჭად რჩება. რეპტილიებს, ფრინველებს და ძუძუ-
ქნობრებს შუა ტვინის კედლების საერთო მძლავრი გასქელების
შედეგად, სილვიუსის წყალსადენად შუა ტვინის მთელი ღრუ
აქვთ ქცეული.

ამრიგად, ხერხემლიანებს შუა ტვინის დორსალურ კედელში
ჩანოუყალიბდათ მხედველობის უმაღლესი ცენტრი (ტექტუმი),
ალტურვილი ეკრანული (შრეობრივი) სტრუქტურით. ამ ცენტრის
ეფერენტული სისტემა თევზებიდან ადამიანამდე, არსებითად,
ერთი და იგივეა (ტექტუმიდან ეფერენტული იმპულსები რეტი-
კულარული ფორმაციის სხვადასხვა ნაწილებს გადაეცემა). ევო-
ლუციის პროცესში წყლის ხერხემლიანებიდან რეპტილიებამდე
და ფრინველებამდე ტექტუმის ფუნქციონალური და სტრუქტუ-
რული გართულება ხდებოდა. რახან დისტანტური მხედველობითი
რეცეპტორი ჩამოყალიბდა, როცა უკვე მოქმედებდნენ ოქტავო-
ლატერალური სისტემის დისტანტური რეცეპტორები, აუცილე-
ბელი გახდა მათი ერთმანეთთან დაკავშირება. ეს გაერთიანება
განხორციელდა იმით, რომ ოქტავოლატერალური ბულბარული
ბირთვებიდან აქსონები წარიმართნენ შუა ტვინში, სადაც (ტექ-
ტუმის უკანა ნაწილის ქვეშ) გაჩნდნენ მეორეული ოქტავოლატე-
რალური ბირთვები — ნახევარკალოვანი შემალღებები. ეფექტო-
რული კავშირები საპირისპირო მიმართულებით ჩამოყალიბდნენ
ტექტუმიდან — მოგრძო ტვინის რეტიკულარული ფორმაციისკენ.
ტექტუმისკენ აქსონები ძალიან ადრევე წარიმართნენ ტანის ტვი-
ნიდან (სპინოტექტალური ტრაქტი). ეს კავშირები ძლიერდე-
ბოდნენ და რეპტილიების საფეხურზე ტექტუმი იქცა რთულ
რეფლექტორულ აპარატად, რომელშიც რეაქციები ხორციელდე-
ბიან არა გარემოს ერთი რომელიმე ფაქტორის ზემოქმედების,
არამედ რალაც განსაზღვრული მთელი სიტუაციის პასუხად, რე-
ცეპტორების სიგნალების შესაბამისად. რეპტილიებში, სმენის
მნაშენლოვან განვითარებასთან ერთად, ნახევარკალოვანი შე-
მალღებები ამოიზიდნენ ტექტუმის ქვემოდან და წარმოქმნა
იწყეს ოთხგორაკის უკანა ბორცვებმა. ასე ჩამოყალიბდა რთული
რეფლექტორული აპარატი, რომელიც მთელს რეცეპტორიკას
ითავსებდა და, ამიტომაც, დიდ როლს ასრულებდა ცხოველის
მთელს ქცევაში. როდესაც ხმელეთზე რეპტილიების ბატონობა
დამთავრდა და ისინი ძუძუმწოვრებმა შესცვალეს, ცენტრალური
ნერვული სისტემის ორგანიზაციაში უდიდესი ცვლილებები მოხდა.
ეს ბატონობა ძუძუმწოვრებმა მოიპოვეს, უპირველეს ყოვლისა,
წინა ტვინის ქეჭვის განვითარების წყალობით. ქცევის წარმმარ-
თველი როლით ქერკი აღიჭურვა: შუა ტვინის კარგად ორგანი-

ზებული აპარატი კი დაექვემდებარა ქერქს და ერთ-ერთ უმნიშვნელოვანეს მარჯვლად ჩაერთო ეგრეთ წოდებულ ექსტრაპირამიდულ სისტემაში, რომელიც ქერქსა და ქერქქვეშა ცენტრებს (სტრიოპალიდარულ სისტემას) მოგრძო ტვინისა და ტანის ტვინის მოტორულ ნერვებთან აკავშირებს.

§ 49. შორისული ტვინის განვითარება, აგებულება და ევოლუცია

შუა ტვინის წინ მყოფი სატვინე ბუშტიდან ვითარდება შორისული ტვინი (diencephalon). მედულარული ლულის გვერდითი კედლები აქ ძლიერ მალღებიან და სქელღებიან, რის გამოც შორისული ტვინი გვერღებიდან ფრიაღ შებრტყეღებული ზღება და მისი ღრუ, რომელსაც მესამე პარკუქს (ventriculus tertius) უწოდებენ, ვიწრო გასწერიღ-ვერტიკალური ნაპრალის სახეს იღებს. ნერვული ლულის ფუძის ფირფიტა იღღევა შორისული ტვინის ფუძეს და გვერდითი კედლის მკირე ნაწილს, გვერდითი ფირფიტა კი—მისი გვერდითი კედლის უმეტეს ნაწილს და სახურავს. გვერდით კედელს ძალიან აღრე უჩნღება გამობერიღობა, რომელიც შემღღეგ თვალად ვითარღება. შორისული ტვინის წინა კედელი, რომელიც, არსებითად, მთელი ტვინის წინა კედელია (მის მარჯვნივ და მარცხნივ ნახევარსფეროები გამოიზრღებიან), ბოლომღღე თხელი რჩება და ტერმინალურ ფირფიტად (lamina terminalis) იწოდება.

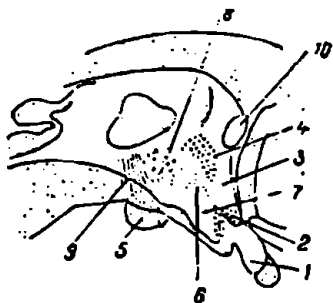
შორისული ტვინის ვენტრალური ნაწილი (ფსკერი და გვერდითი კედლის ქვედა უბანი) იწოდება ჰიპოთალამუსად (hypothalamus). მისი კედელი შეღარებით თხელი რჩება და გამობერიღლია რუხ ბორცვად (tuber cinereum), რომელიც გრძელღება ტვინის ძაბრად (infundibulum). ძაბრის ბოლო დიფერენცირღება ნევროჰიპოფიზად, რომელიც არანერვულ ნაწიღებთან ერთად ჰიპოფიზის (hypophysis) შემადგენღობაში შეღდის. რუხი ბორცვის უკან სხვადასავა ხერხემლიანთ კიღღევ რამღენიმე გამობერიღლობა წარმოექმნებათ. რუხი ბორცვის წინ იმყოფება კიასმა, რომელიც, არსებითად, შორისულ ტვინს არ ეკუთვნის და თვალღდან შუა ტვინში მიმავალი ოპტიკური ბოქკოების გადაჯვარღღინებას წარმოადღგენს. შორისულ ტვინის ფუძის ფირფიტიღდან ვითარღება ზოლოვანი სხეულის მკრთალი ბირთვის ნაწილიც, რომელიც დიფერენცირების პროცესში ნახევარსფეროების ფუძეში გადაინაცვლებს.

მთელი ჰიპოთალამუსი, საერთოდ, წყლის ხერხემლიანთ ხმელეთის ხერხემლიანებზე ბევრად უფრო რთულად აქვთ დიფერენცირებული. ციკლოსტომებში ჰიპოთალამუსი შორისული ტვინის ყველაზე უფრო მეტად განვითარებული ნაწილია. იგი წარმოადგენს როგორც წინა ტვინიდან მომავალი გზების, ისე ბულბარული (მოგვრძო ტვინის ბირთვებიდან მოსული) ბოქკოების მიმღებ ინსტანციას. ამავე დროს, იგი ტვინის წინა განყოფილების ის ცენტრია, რომელიც ეფერენტულ ბოქკოებს აწვდის მოგვრძო ტვინის ვისცერომოტორულ ცენტრებს (მამილოპედუნკულარული ტრაქტით). მაგრამ განსაკუთრებით ძლიერ განვითარებული და რთულად დიფერენცირებული ჰიპოთალამუსი აქვთ სელაქიებს და ძვლოვან თევზებს. თვით ჰიპოთალამუსში განსაკუთრებით ძლიერ განვითარებას აღწევს მისი ინფუნდიბულარული მიდამო. იგი დიფერენცირებულია ლუწ გვერდით გამობერილობად, რომელთაც გვერდითი ჯიბეები ანუ ქვედა წილები (recessus laterales s. lobi inferiores) ჰქვიათ და მედიალურ კენტ წილად, რომელიც უკანისკენ გადადის — ძარლოვან პარკად (saccus vasculosus). ძარლოვანი პარკი გააჩნიათ ციკლოსტომებსაც. მისი კედლები ამოფენილია რეცეპტორული ნერვული უჯრედებით, რომელნიც აღკუთვნილი არიან ლილისებრ გამსხვილებული ბოლოებით და უხვად არიან ფასკულარიზებული. ამ უჯრედების ნევრიტები მიიშრთებიან ჰიპოთალამუსის სხვა ნაწილებში, რომელთაგან ბოქკოები მიდიან უკვე შუა ტვინში, კერძოდ, ტეგმენტუმის მოტორული ბირთვებისკენ და, ამრიგად, მთელი სხეულის მოტორიკაზე მოქმედებენ. ფიქრობენ, რომ ძარლოვანი პარკის რეცეპტორებით ცხოველი წყალში წინსვლითს მოძრაობას აღიქვამს. წყლის ხერხემლიანთა ჰიპოთალამუსი, საერთოდ, მძლავრი საკოორდინაციო ცენტრია, რომელიც კორელირებს წინა ტვინიდან მოსულ ყნოსვითს იმპულსებს იმ იმპულსებთან, რომლებიც ბულბარული მიდამოდან მოდიან (მათ შორის გემოვნების იმპულსებთან) და, აგრეთვე, ამ ცხოველთათვის დიდად ძნიშვნელოვან იმპულსებთან, რომელიც ძარლოვანი პარკიდან მოემართებიან. საყურადღებოა, რომ ყნოსვითს ფუნქციასთან დაკავშირებული ცენტრები და კავშირები იმ თევზებს, რომელთაც ყნოსვა შესუსტებული აქვთ, უფრო ნაკლებად აქვთ განვითარებული. სელაქიების ჰიპოთალამუსის კედელში უკვე შეიმჩნევა ბირთვების კონსოლიდაცია: მათ აქ ორი ბირთვი გააჩნიათ, რომელთაგანაც წინა ითვლება უმაღლესი ხერხემლიანების პრეოპტიკური ბირთვის (nucleus preopticus) პომოლოგად. თევზებში აღწერილია, აგრეთვე, სუპრაოპტიკული ბირთვი (n. supraopticus) და პარავენტრიკულარული ბირთვი.

(n. paraventricularis). ეს ბირთვები იმპულსებს ღებულობენ სტრიატუმიდან, ნათხემიდან, მოგრო ტვინიდან, გემოვნების და ყნოსვის ცენტრებიდან. თელიან, რომ შათი დიფერენცირება ძუძუსებრი სხეულების გაჩენას მოასწავებს. ამ ფიბრებს ჰიპოთალამუსი უფრო სუსტად აქვთ განვითარებული, ვიდრე თევზებს. ეს განპირობებულია ძარლოვანი პარკის და ქვედა წილების სრული რედუქციით და საგემოვნო სისტემის მნიშვნელოვანი შესუსტებით. ბევრად უფრო მეტადაა განვითარებული ქვეწარმავალთა ჰიპოთალამუსი, სადაც ბირთვებად დიფერენცირება მაღალ ხარისხს აღწევს. ამ ბირთვების ნაწილი, როგორც ჩანს, ძუძუსებრი სხეულის ჰომოლოგიურია. ჰიპოთალამუსის ბირთვების კავშირი ნათხემთან და საგემოვნო ცენტრებთან ნაპოვნი არაა. ფრინველებში ოლფაქტორული სისტემები ძლიერაა დაკნინებული, არაოლფაქტორული სისტემები კი საკმაოდ მაღალ დიფერენცირებას აღწევენ. კერძოდ, აქ, ინფუნდიბულუმის რუხ ნივთიერებასთან ერთად, აღინიშნება: ფუძის კვანძი (ganglion basale opticum), რომელიც ოპტიკური ნერვის (ტრაქტის) ბაზალურ ბოქვებთანაა დაკავშირებული, პერივენტრიკულარული კვანძი (nucleus paraventricularis) და დიდი მოცულობის ენტოპედუნკულარული ბირთვები (nuclei entopedunculares). როგორც ჩანს, ფრინველების ჰიპოთალამუსის დიფერენცირების წაღალი ხარისხი განპირობებულია მისი კავშირით სტრიატუმთან. შესაძლებელია, იგი ოპტიკურ იმპულსებსაც ღებულობდეს. ძუძუმწოვრებს ჰიპოთალამუსი ბევრად უფრო მძლავრად აქვთ განვითარებული. ეს, უპირველესად, ყნოსვით სისტემებს ეხება. ძუძუმწოვრებში უკვე სავსებით ჩამოყალიბებულია ძუძუსებრი სხეულები (corpora mammillaria). ძუძუსებრი სხეულები ღებულობენ წინა ტვინის თალის (fornix) ბოქვების უმეტეს ნაწილს და წარმოადგენენ არქიკორტექსის საპროექციო სისტემას. თვითონ ისინი კი იმპულსებს ვიკ დაზიარის ტრაქტით აწვდიან დორსალური თალამუსის წინა ბირთვს. ანავე დროს პროგრესულადაა განვითარებული არაოლფაქტორული სისტემებიც. ჰიპოთალამუსის კედელში მრავალრიცხოვანი ბირთვები იმყოფებიან (n. paraventricularis, n. praeopticus, n. supraopticus, n. mammillaris, n. tuberis, n. paramedianus, n. reuniens, n. interfornicatus და სხვა). ისინი ღებულობენ ყნოსვით იმპულსებს (პირველი, მეორე და მესამე კატეგორიის ყნოსვით ცენტრებიდან) და სხვა რეცეპტორულ იმპულსებს (თალამუსიდან). უშუალოდ პარაკუტის ირგვლივ ჰიპოთალამუსის კედელი 'შეიცავს ცენტრალურ რუხ ნივთიერებას (substantia grisea cen-

tralis), რომელშიც უჯრედები მხოლოდ სუსტად გამოხატულ გროვებს ქმნიან.

ჰიპოთალამუსის მრავალრიცხოვანი სისტემები ემსახურებოდა, უმთავრესად, იმ ვეგეტატიური ფუნქციების რეგულაციას,



სურ. 179. ადამიანის ჰიპოთალამუსის ბირთვები

1. ძაბრი, 2. სუპრათატიკური ბირთვი, 3. პარავენტრიკულარული ბირთვი, 4. პარავენტრიკულარული ბირთვი, 5. მედიალური მამილარული ბირთვი, 6. დორსომედიალური ჰიპოთალამუსური ბირთვი, 7. ვენტრომედიალური ჰიპოთალამუსური ბირთვი, 8. უკანა ჰიპოთალამუსური ბირთვი, 9. მამილოთალამუსური ტრაქტი, 10. წინა კომისურა.

რომლებიც ორგანიზმის შინაგანი გარემოს სტაბილურობას განაპირობებენ. სახელდობრ, ჰიპოთალამუსის ზემოქმედება ვლინდება კეებიითი მნიშვნელობის რეაქციებზე, სუნთქვით პროცესებზე, სისხლის წნევაზე, წყლის, ნახშირწყლებისა და ცხიმების ცვლაზე, მიმწელებელი ტრაქტატის მოტორიკზე, თერმორეგულაციაზე, ძილზე, ოსმორეგულაციაზე, თავდაცვითს რეაქციებზე და სხვა. ეს ფუნქციები ხორციელდებიან როგორც ნერვული (ზემოთ განხილული კავშირებით), ისე ჰორმონალური გზით, ჰიპოფიზის მეშვეობით, რომელთანაც ჰიპოთალამუსი უმჭიდროესადაა დაკავშირებული. ზოგადად ჰიპოთალამუსური მიდამო უმნიშვნელოვანესი სადაბტაციო ცენტრია, რომელიც

შინაგანი ორგანოების მოქმედებას ადაპტირებს ცხოველის ქცევის მოთხოვნებს და, პირუკუ, განაპირობებს ქცევის ისეთ ხასიათს, რომელიც ნორმალურ შინაგან გარემოს უზრუნველყოფს.

შორისული ტვინის დორსალურ კედელს საერთო სახელად ეპითალამუსს (epithalamus) უწოდებენ. ამ კედლის უმეტესი ნაწილი ბოლომდე თხელი რჩება, ტვინის ნაწილთა ტოპოგრაფიის შეცვლისას იკეცება, შეეზრდება ტვინის რბილ გარსს და ქმნის წინა ძარლოვან წნულს (plexus chorioideus anterior). ეპითალამუსის მიდამოში ტვინის კედელი ქმნის რამდენსამე კენტ ღრუ გამონაზარდს. ერთი მათგანი, ძარლოვანი წნულის წინ მყოფი, პარაფიზად (paraphysis) იწოდება. უმდაბლეს ხერხემლიანებში იგი საკმაოდ კარგად გამოსახული, უცნობი ფუნქციის ორგანოა, ფრინველებში მხოლოდ რუდიმენტულია, ძუძუმწოვრებში კი მხოლოდ ემბრიონალურ პერიოდში არსებობს

და მერე ატროფირდება. ძარლოვანი წნულის უკან ვითარდება ორი ასეთივე გამონაზარდი. წინა მათგანი პარიეტალურ ანუ თხემის ორგანოდ იწოდება (*organon parietale*), უკანა კი — პინეალურ ანუ გირჩესებრ სხეულად (*corpus pineale*) ანუ ეპიფიზად (*epiphysis*). ეს გამონაზარდები ზოგჯერ ფორტორეცეპტორულ ორგანოებად იქცევიან. კერძოდ, სუსტად განვითარებული პარიეტალური ორგანო და კარგად განვითარებული ეპიფიზი აქვთ ციკლოსტომებს. რუდიმენტული ეპიფიზარული თვალთა უკუდო ამფიბიების ფრონტალური ორგანოც. ძალიან კარგად დიფერენცირებულ ბუშტისებრ თვალად უვითარდება პარიეტალური ორგანო პატერიასა და ზოგ ხელიც. კენტი „თვალები“ გააჩნდათ ბევრ ოსტრაკოდერმებს, კროსოპტერიგიებს, სტეგოცეფალებს. სხვა ცხოველებს თხემის ორგანოსრულიად რედუცირებული აქვთ, ეპიფიზი კი ქცეულია ინკრეტორულ გირკვლად, რომლის ფუნქცია მთლად გარკვეული არაა. ეპითალამუსში ნერვული ნივთიერება ძალიან ცოტაა. კერძოდ, მის სულ უკანა ნაწილში იმყოფება ეგრეთწოდებული ლაგამი ანუ სადავე (*habenula*), რომელიც წარმოადგენს არასიმეტრიული კვანძების (*ganglia habenulae*) ერთ წყვილს, შეერთებულს სპეციალური კონისურით (*commissura habenulae*). ჰაბენულა ტვინის ძალიან ძველი ნაწილია. იგი ყველა ხერხემლიანს გააჩნია. იგი სპეციალური ნერვული კონით დაკავშირებულია პარიეტალურ და პინეალურ გამონაზარდებთან. მასში ასხვავებენ შიგნითა და გარეთა ბირთვის. ჰაბენულარული კვანძები ფუნქციონალურად, უმთავრესად, დაკავშირებულია წინა ტვინის ყნოსვით ცენტრებთან, რომელთაგანაც ისინი იმპულსებს ღებულობენ და თალამუსურ განყოფილებასთან, რომელსაც იმპულსებს აწვდიან. ამრიგად, ეს კვანძები წარმოადგენენ ცენტრებს, რომლებიც ყნოსვითს იმპულსებს კორელირებენ სხვა რეცეპტორულ იმპულსებთან (უმთავრესად ოპტიკურ და ტაქტილურ იმპულსებთან). ამიტომაც, ჰაბენულარული კვანძების განვითარების ხარისხი დამოკიდებულია ყნოსვითი ფუნქციის განვითარების ხარისხზე. ციკლოსტომებსა და სელაქიებში, რომელთაც ყნოსვა ძლიერი აქვთ, ჰაბენულარული კვანძებიც კარგადაა განვითარებული. ძვლოვან თევზებს, ცხოვრების პირობების მრავალფეროვნების შესატყვისად, ყნოსვითი ფუნქციაც და, შესაბამისად, ჰაბენულარული სტრუქტურებიც ერთობ განსხვავებული ხარისხითა აქვთ გამოხატული. ხმელეთის ხერხემლიანებში საერთოდ და, კერძოდ, ამფიბიებსა და რეპტილიებში ჰაბენულარული კვანძები შედარებით

სუქადაა განვითარებული. თანაც, აღინიშნება მათი განვითარების ხარისხის ერთგვარი ცვალებადობა, ისევე ყნოსვითი ფუნქციის ცხოველის ცხოვრებაში მნიშვნელობის შესაბამისად. მაგრამ ყველაზე უფრო დაკნინებული ჰაბენულარული კვანძები, ისევე, როგორც საერთოდ ყველა ოლფაქტორული სისტემა, ფრინველებს გააჩნიათ. ბევრად უფრო ძლიერაა განვითარებული ეს კვანძები ძუძუმწოვრებში, თუმცა აქაც საგრძნობ ვარიაციას ვხედავთ. კარგი ყნოსვის მქონე ფორმებს ანუ მაკროსმატიკოსებს (მაკალითად მტაცებლებს, მცოხნელებს) ჰაბენულარული კვანძები მეტად აქვთ განვითარებული, ვიდრე სუსტი ყნოსვის მქონე ფორმებს ანუ მიკროსმატიკოსებს (მაგალითად მაიმუნებს, ადამიანს). უნდა აღინიშნოს, რომ ჰაბენულარული კვანძები, როგორც ჩანს, მარტოოდენ ყნოსვითს ფუნქციასთან არაა დაკავშირებული, რადგან ისინი გააჩნიათ იმ ფორმებსაც კი, რომელთაც ყნოსვა სულაც დაკარგვიათ ანუ ანოსმატიკოსებს (მაგალითად, მრავალ ვეშაპისებრს).

შორისული ტვინის გვერდითი კედელი მეტნაკლებად ძლიერ სქელდება და შეიზნიკება პარაკუქებში. ამ ნაწილს თალამუსი (thalamus) ჰქვია¹. ევოლუციის პროცესში თალამუსური განყოფილება უმნიშვნელოვანეს პროგრესულ დიფერენცირებას განიცდის. ეს განყოფილება წყლის ხერხემლიანებში საერთოდ ძალიან პატარაა და მარტივად აგებული. უკვე ციკლოსტომებს ეჩინევათ თალამუსის გაყოფა ორ ნაწილად, რომელთა შორის გაივლის ჰორიზონტალური ლარი (sulcus medius). ხერხემლიანთა სხვა ჯგუფებში თალამუსის ეს დაყოფა სულ უფრო თვალსაჩინო ხდება. წყლის ხერხემლიანთ თალამუსის ვენტრალური ნაწილი (thalamus ventralis) ანუ სუბთალამუსი (subthalamus), რომელიც ყნოსვითს ფუნქციასთანაა დაკავშირებული, შედარებით კარგად აქვთ განვითარებული. მათი თალამუსის დორსალური ნაწილი კი (thalamus dorsalis) ანუ საკუთრივ თალამუსი, დაკავშირებული სხვა რეცეპტორულ ფუნქციებთან, ოდნავაა გამოსახული და მისი პროგრესული ევოლუცია არსებითად მხოლოდ ხმელეთის ხერხემლიანებში იწყება. ამ ფიზიკებში თალამუსის ზომა საერთოდ ძლიერ იმატებს. თვით

¹ სიტყვა „თალამუსი“ ოთახს ნიშნავს. თალამუსის სრული სახელია ოპტიკური თალამუსი (thalamus opticus), რასაც ანატომები „მხედველობით ბორცვებად“ თარგმნიან. არც ლათინური სახელი და არც მისი თარგმანი სწორი არაა: თალამუსი ოპტიკურ ფუნქციასთან ერთად ბევრ სხვა ფუნქციასაც ემსახურება.

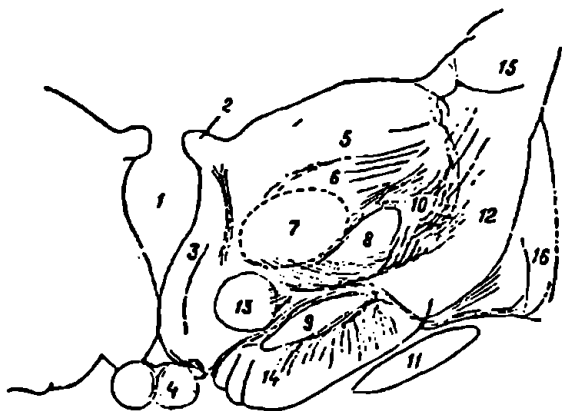
თალამუსში მნიშვნელოვან ოდენობას აღწევს თალამუსის დორსალური განყოფილება. მასში ვითარდება უჯრედების გროვა, რომელიც ლებულობს ზოგადი რეცეპტორული სისტემის (განსაკუთრებით ტრიგემინალური სისტემის) ბოქკოებს. ამრიგად, ამფიბიებში ეს ნაწილი უკვე ნამდვილ ახალ თალამუსს ანუ ნეოთალამუსს (*neothalamus*) წარმოადგენს. მისი ეფერენტული ბოქკოები მიიმართებიან საბოლოო ტვინის დორსოლატერალური კედლისკენ. ეს ბოქკოები წარმოადგენენ, თუმცა ძალიან სუსტს, მაგრამ მაინც პირველ ნამდვილ სისტემას თალამოპალიალური პროექციისას, რომელსაც ესოდენი მნიშვნელობა აქვს უმაღლეს ხერხემლიანებში. თალამუსის ვენტრალური ნაწილი (*thalamus ventralis*), რომელიც დორსალური ნაწილის საპირისპიროდ ძველ თალამუსად (*palaeothalamus*) შეიძლება იწოდოს, ამფიბიებს თევზებზე უფრო სუსტადა აქვთ განვითარებული.

ნეოთალამუსის (დორსალური თალამუსის) პროგრესული ევოლუცია ბევრად უფრო შორსაა წასული ქვეწარმავლებში. მასში ნერვული ნივთიერება თეთრი ნივთიერების ჩანაფენებით უკვე დაყოფილია ბირთვებად: შუა ბირთვად (*nucleus medialis*), წინა ბირთვად (*n. anterior*), ვენტრალურ ბირთვად (*n. ventralis*) და ლატერალურ ბირთვად (*n. lateralis*). ამ ბირთვებიდან ბოქკოების ნაწილი მიიმართება წინა ტვინის ქერქში. ეს ბოქკოები შეადგენენ ახალ სისტემას, დორსალურ ფეხებს (*pedunculi dorsales*), რომელიც წყლის ხერხემლიანთ სრულად არ გააჩნიათ. ამ ახალი სისტემის საპირისპიროდ, ბოქკოები, რომლებიც ვენტრალურ თალამუსს (*thalamus ventralis*), ჰიპოთალამუსს და შუა ტვინის ფუძეს (*basis*) აკავშირებენ ბაზალურ ქერქთან, ეკუთვნიან ძველ სისტემებს და შეადგენენ ვენტრალურ ფეხებს (*pedunculi ventrales*). ნეოთალამუსური ბირთვები კიდევ უფრო მეტადაა დიფერენცირებული და მკვეთრად გამოყოფილი ერთიმეორისაგან ფრინველებში. როგორც ყველა ნაწილი, დაკავშირებული ყნოსვითს ფუნქციებთან, ფრინველებში სუსტადაა განვითარებული თალამუსის ძველი ვენტრალური განყოფილება. მაქსიმალურ განვითარებას და დიფერენცირებას თალამუსი აღწევს ძუძუმწოვრებში. მასში განსაკუთრებით ზედა განყოფილებაა (ნეოთალამუსი) განვითარებული, რაც შეესაბამება შორისული ტვინის წინა ტვინთან, კერძოდ, როგორც ქერქთან, ისე ახალ სტრიატუმთან (*neostriatum*) კავშირების გაძლიერებას და გამრავლებას. ძლიერაა გადიდებული თალამუსის წინა ბირთვი (*n. anterior*). ეს ბირთვი იმპულსებს ლებულობს ძუძუსებრი სხეულებიდან (*corpora mammillaria*) ვიკ დაზირის კონით და თვით კი აწვდის

იმპულსებს წინა ტვინის სტრიატალურ განყოფილებას, კერძოდ კულიან ბირთვს (*n. caudatus*) და, შესაძლოა, ქერქსაც (ვენტროფრონტალურ მიდამოს). თალამუსის მედიალური ბირთვი (*n. medialis*) ძუძუმწოვრებში რამდენიმე ბირთვადაა გაყოფილი და დაკავშირებულია უმთავრესად ტრიგემინალურ (სამწვერა ნერვის) სისტემასთან, მაგრამ ნაწილობრივ მედიალურ ყულფთანაც (*lemniscus medialis*). თვითონ კი იმპულსებს უმთავრესად ისევ ნეოსტრიატუმს გადასცემს. თალამუსის ვენტრალური ბირთვი (*n. ventralis*) და ლატერალური ბირთვი (*n. lateralis*) ის მთავარი ინსტანციებია, რომლებშიც შედიან სპინო-თალამიკური ბოქკოები და მედიალური ყულფის ბოქკოების უმრავლესობა. თანაც ვენტრალურ ბირთვში მედიალური ლემნისკის ბოქკოების ის ნაწილი მიდის, რომელიც შეესაბამება წინა კიდურს, სახელდობრ, სოლისებრი ანუ ბურღახისეული კონის (*fasciculus cuneatus*) ბირთვიდან მომავალი ბოქკოები. ლატერალურ ბირთვში კი მოდის მედიალური ლემნისკის ბოქკოების ის ნაწილი, რომელიც უკანა კიდურს შეესაბამება, სახელდობრ, ნაზი ანუ გოლისეული კონის (*fasciculus gracilis*) ბირთვიდან მომავალი ბოქკოები. თვით თალამუსის ვენტრალური და ლატერალური ბირთვებიდან იმპულსები მხოლოდ ქერქში, კერძოდ, წინა და უკანა ცენტრალურ ხეულებში მიდიან; თალამუსის უკანა ნაწილში ჩამოყალიბებულია დიდი ბირთვი, რომელსაც ბალიში (*pulvinar*) ჰქვია. სხვა იმპულსებთან ერთად იგი ოპტიკურ იმპულსებსაც ლებულობს და თვითონ კი ბოქკოებს აწვდის ნახევარსფეროების ქერქს. უმთავრესად კუთხური ხეულის (*gyrus angularis*) მიდამოს. ძუძუმწოვრებში პროგრესულადაა განვითარებული თალამუსის ვენტრალური განყოფილება, ანუ სუბთალამუსი. იგი დიფერენცირებულია ცვალებად ზონად (*zona incerta*) და სუბთალამუსურ ანუ ლუისისეულ სხეულად (*corpus subthalamicus s. Luisi*). ეს ძუძუმწოვრების ყნოსვის ძლიერი განვითარებითაა განპირობებული.

ჩვენ ვიცით, რომ უმდაბლეს ხერხემლიანებში ოპტიკური ბოქკოების კოლატერალები მიიმართებიან შორისული ტვინისკენ და ბოლოვდებიან უშუალოდ დორსალური თალამუსის უკანა ნაწილის ქვემოთ. რეპტილიებში (ზოგი ცნობით, ამფიბიებშიც) ამ მიდამოსაკენ უკვე თვით ოპტიკური ბოქკოების ნაწილიც მიდის. ამის გამო შესაბამისი უბანი ვითარდება მნიშვნელოვან ბირთვად, რომელსაც გარეთა მუხლოვანი სხეული (*corpus geniculatum laterale*) ჰქვია. განსაკუთრებით მძლავრად აქვთ განვითარებული ეს ბირთვი ძუძუმწოვრებს, რომლებშიც

იგი უკვე ოპტიკური ბოჭკოების დაბოლოების მთავარ ადგილადაა
 კცეული. უნდა ითქვას კი, რომ ზოგ თევზებში (რომელთაც ძლი-
 ერი მხედველობა აქვთ) შესაბამისი უბანი კარგადაა გამოსახული



სურ. 180. ძუძუმწოვრის შორისული ტვინის
 განივი კრილი.

1. პარკეცი, 2. ჰაბუნულა, 3. ცენტრალური რუხი ნივთიერება, 4. ძუძუსებრი სხეული, 5—8. თალამუსის ბირთვები; 9. სუბთალამუსური (ლემისა) ბირთვი, 10. რეტიკულარული ფორმატა, 11. ოპტიკური ტრაქტი, 12. შიკნითა კაფსულა, 13. წითელი ბირთვი, 14. ტვინია ფეხები, 15. კუდიანი ბირთვი, 16. ოსპისებრი ბირთვი.

და, უმაღლესი ხერხემლიანების მსგავსად, თეთრი ნივთიერების ჩანაფენებით დაყოფილია ფირფიტებად (ლამელებად). გარეთა მუხლოვანი სხეული ოპტიკურ იმპულსებს დორსალურ თალამუსს აწვდის. გარეთა მუხლოვან სხეულს ტრადიციულად შორისულ ტვინს აკუთვნებენ, მაგრამ ფუნქციონალურად იგი შუა ტვინს ეკუთვნის. ამას ისიც მოწმობს, რომ ზოგი ცნობით, ემბრიონალური განვითარების დროს იგი შუა ტვინის ტექტალურ ნაწილს გამოეყოფა.

გარეთა მუხლოვანი სხეულის მედიალურად ძუძუმწოვრებს მეორე უმნიშვნელოვანესი ბირთვი აქვთ, რომელსაც შიგნითა მუხლოვანი სხეული (corpus geniculatum mediale) ეწოდება. ჩვენ უკვე ვიცით, რომ მას რეპტილიების ტეგმენტუმის ყელის კვანძის (nucleus isthmi) ჰომოლოგად თვლიან. შიგნითა მუხლოვან სხეულში ბოლოვდებიან ლატერალური ლემინსკის ბოჭკოები. მისი უჯრედების აქსონები კი თალამუსში ბოლოვდებიან. ამრიგად, გარეთა მუხლოვანი სხეული მხედველო-

ბითი იმპულსების გადამრთველი ცენტრია, შიგნითა მუხლოვანი სხეული კი — სმენითი იმპულსებისა. გენეზისურად ერთიცა და მეორეც, როგორც ჩანს, შუა ტვინის ნაწილებია, მაგრამ, თავისი ტოპოგრაფიის გამო, ისინი ტრადიციულად შორისულ ტვინს მიეკუთვნებიან და განიხილებიან მის ცალკე განყოფილებად, რომელსაც მეტათალამუსს (metathalamus) უწოდებენ. ხშირად მეტათალამუსს თალამუსის უკანა ბირთვის ანუ პულვინარსაც აკუთვნებენ.

შორისულ ტვინში გრძელდება რეტრიკულარული ფორმაცია, თუმცა იგი აქ მკვეთრად არაა გამოხატული. იგი კომპონენტია, სახელდობრ, რეტრიკულარული ფორმაციის იმ ნაწილისა, რომელსაც თავის ტვინის აღმაველ მაქტივებელ სისტემას უწოდებენ. შორისული ტვინის რეტრიკულარული ფორმაცია ქერქს აწვდის იმპულსებს, რომლებიც ქერქის ყველა უბნებს ააქტივებენ. ამრიგად, იგი ქერქის არასპეციფიკურ იმპულსაციას ახდენს.

ამრიგად, შორისული ტვინის ცალკეული განყოფილებები სხვადასხვა ხერხემლიანებს ერთნაირად არა აქვთ განვითარებული. მათი ევოლუციის რთულ პროცესში რამდენიმე მთავარი მომენტი შეიძლება აღინიშნოს. წყლის ხერხემლიანებს შორისულ ტვინში უკეთ ის ნაწილები აქვთ განვითარებული, რომლებიც ყნოსვითს ფუნქციასთანაა დაკავშირებული. ასეთია სახელდობრ, ეპითალამუსი და ჰიპოთალამუსი. თვით თალამუსში მათ ისევ ყნოსვითი ფუნქციის მქონე ვენტრალური თალამუსი უფრო კარგად აქვთ გამოსახული. თანაც, სხვადასხვა პირობებში მცხოვრებ თევზებს ყნოსვითი ფუნქციაც და, შესაბამისად, ტვინის ამ ნაწილების განვითარების ხარისხიც ერთნაირი არა აქვთ.

შორისული ტვინის სტრუქტურის შეცვლა, ნამდვილ წყლის ხერხემლიანებთან შედარებით, უკვე ამფიბიებში ვლინდება. ეს განსხვავებები უთუოდ სრულიად ახალ, სახმელეთო პირობებში ცხოვრების დაწყებასთანაა დაკავშირებული. ცვლილებები შორისულ ტვინში, დაკავშირებული სახმელეთო ცხოვრებაზე გადასვლასთან, უპირველესად გამოიხატება მისი თალამუსური განყოფილების, კერძოდ, დორსალური თალამუსის პროგრესული განვითარებით, რომელიც, როგორც ვნახეთ, ამფიბიებში უკვე ნეოთალამუსად იქცევა.

ჰიპოთალამუსის სუსტი განვითარება და თალამუსის ძლიერი განვითარება იმას მოწმობს, რომ ამფიბიების ცხოვრებაში, თევზების ცხოვრებასთან შედარებით, კანისეული რეცეპციები წაერთოდ უკვე მეტ მნიშვნელობას იძენენ, ვიდრე ყნოსვითი და ჯემოვნებითი რეცეპციები. ამავე დროს, ეს ფაქტი და ისიც, რომ

ამფიბიებს ეპითელამუსი სუსტად აქვთ განვითარებული, მოწმობს იმ უმნიშვნელოვანეს გარემოებას, რომ ამფიბიებიდან წინა ტვინის სულ უფრო და უფრო მეტად კარგავს წმინდა ყნოსვითი ტვინის მნიშვნელობას და სულ უფრო მეტად იქცევა ზოგად საკორელაციო ცენტრად.

ის ცვლილებები, რომლებიც შორისულ ტვინში ამფიბიებს დაეწყოთ ხმელეთზე ცხოვრების დაწყებასთან დაკავშირებით, საგრძნობლად უფრო შორსაა წასული რეპტილიებში, რომელნიც უკვე ჰემარტი ხმელეთის ხერხემლიანებია. ფრინველების შორისული ტვინი აგებულების მხრივ დიდ მსგავსებას იჩენს რეპტილიების შორისულ ტვინთან, მაგრამ მათ შორის საკმაოდ მნიშვნელოვანი განსხვავებებიც არსებობს. ეს განსხვავებები გამოიხატება იმით, რომ ფრინველების შორისულ ტვინში ყნოსვითი კავშირები ძლიერ რედუცირებულია, რაც ამ ცხოველების ყნოსვითი ფუნქციის სისუსტითაა განპირობებული (ფრინველები მიკროსმატიკოსები არიან). ამიტომაცაა, რომ მათ ჰაბენულარული კვანძი. ჰიპოთალამუსის ყნოსვითი ბირთვები და სხვა ეთმოიდალური სტრუქტურები ძლიერ დაკნინებული აქვთ.

ძუძუმწოვრებში შორისული ტვინის პროგრესულად განვითარება, ძირითადად, თვით თალამუსის ხარჯზე ხდება, თუმცა ფრინველებთან შედარებით, ძუძუმწოვრების უმრავლესობას ეპითელამუსი, კერძოდ, ჰაბენულარული კვანძები, გადიდებული აქვთ. ეპითელამუსური კვანძების გადიდება და, საერთოდ, ყნოსვითს ფუნქციასთან დაკავშირებული სტრუქტურების პროგრესი აიხსნება იმით, რომ ძუძუმწოვრების უმრავლესობას ძლიერი ყნოსვა აქვთ.

მთლიანად შორისული ტვინის ძლიერი განვითარება ძუძუმწოვრებში განპირობებულია ამ ცხოველებში წინა ტვინის მძლავრი განვითარებით. უმდაბლეს ხერხემლიანებში უმრავლესი მნიშვნელობა შორისული ტვინის იმ ნაწილებს აქვთ, რომლებიც უშუალოდ დაკავშირებულია ყნოსვითს ფუნქციასთან და ემსახურებიან ყნოსვით იმპულსებს კორელაციის სხვა რეცეპციებთან. უმაღლეს ხერხემლიანებში კი, განსაკუთრებით, ძუძუმწოვრებში, სრულიად განსაკუთრებულ მნიშვნელობას იძენენ დორსალური თალამუსის ბირთვები, რომლებიც რეცეპციებს, განსაკუთრებით, უმაღლესი კატეგორიის რეცეპციებს, პროციირებენ დიდი ტვინის ქერქზე. თალამუსი რეცეპტორულ იმპულსებს ღებულობს სხვადასხვა რეცეპტორული ცენტრებიდან. თავისი ევოლუციის ადრინდელ ეტაპზე იგი დაკავშირებულია ყნოსვიოსა და, ნაწილობრივ, გემოვნების ცენტრებთან. შემდეგ კი მას უკვე ყველა

რეცეპტორული იმპულსი აღწევს. თანაც, აქ ხდება აფერენ-ტული სიგნალების დიფერენცირება და სინთეზირება და მხოლოდ შემდეგ წინა ტვინის უმაღლესი ცენტრებისკენ გადაცემა. ამრიგად, თალამუსი აფერენტული სიგნალიზაციის პირველადი მაინტეგრირებელი აპარატია, რომელიც ორგანიზმის მთელს მგრძნობიერებას რეგულირებს. ამავე დროს, იგი მნიშვნელოვან როლს ასრულებს მოძრაობითი რეაქციების კოორდინაციაშიც, განსაკუთრებით, უმდაბლეს ფორმებში (ნაწილობრივ, უმდაბლეს ძუძუმწოვრებშიც კი).

შორისულ ტვინთან შედარებით, შუა ტვინი, რომელიც წინათ მგრძნობიერების მთავარი ცენტრი იყო და დიდ როლს უმდაბლეს ხერხემლიანებში ასრულებდა, სრულიად აშკარად იწყებს უკანა პლანზე დახვეას. თუკი ძუძუმწოვრებში იგი მაინც განიცდის პროგრესულ ცვლილებებს, ეს ცვლილებები დამოკიდებულია ისეთი ახალი აპარატების განვითარებასთან, რომლებიც მკიდროდ არიან დაკავშირებული ისევ დიდ ტვინთან.

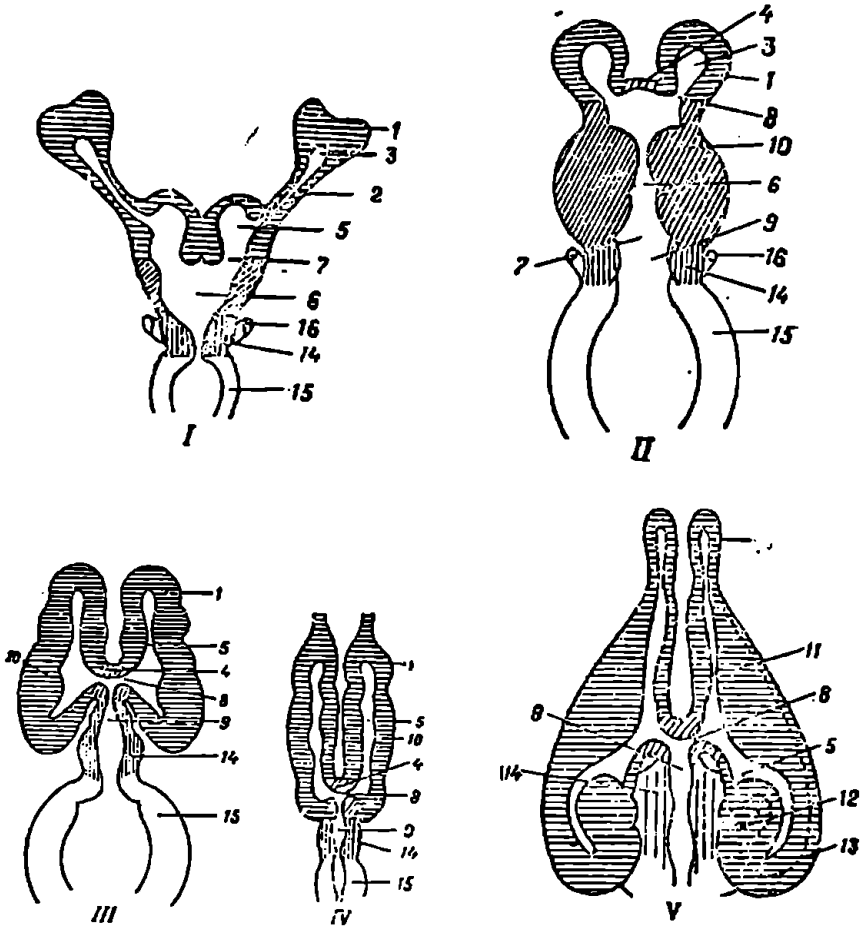
§ 50. წინა ტვინის განვითარება, ამგზულეზა და ეპოლუპცია

წინა სატვინე ბუშტი დიფერენცირდება საკუთრივ წინა ტვინად ანუ ბოლო ტვინად (telencephalon). ტვინის ამ ნაწილის დამახასიათებელი პროცესი მისი ევაგინაციაა, რაც ერთიანი სატვინე ბუშტის წინა-ლატერალური უბნების გამოზნექვით გამოიხატება. ევაგინაციის შედეგად წარმოიქმნება ორი ნახევარსფერო (hemispheria cerebri). ევაგინაციის ხარისხი სხვადასხვა ხერხემლიანთ ფრიად განსხვავებული აქვთ. ციკლოსტომების წინა ტვინი სრულიად არაა ევაგინირებული და, საერთოდ, უკიდურესად პრიმიტიულია. წინა ტვინის ევაგინაციის სისუსტითა და, საერთოდ, აგებულების პრიმიტიულობით, ციკლოსტომებს სხივფარფლიანი თევზები (აქტინოპტერიგონები) მოსდევენ. მათი წინა ტვინი ზომით ფრიად განსხვავებულია ხოლმე. მის ერთადერთ ევაგინირებულ ნაწილს უნოსვიითი ბოლქვები წარმოადგენენ. თვით წინა ტვინი კი მთლიანია და ნახევარსფეროებად გაყოფის ნიშნებსაც კი არ იჩენს (ის, რომ იგი ზემოდან დახედვისას ორი წილისგან შემდგარი გვერვენება, აიხსნება მისი ენტრალური კედლის მარჯვენა და მარცხენა ნახევარზე შემადლებების არსებობით). თევზების წინა ტვინის დორსალური კედელი ძალიან თხელია, და ნერვულ ნივთიერებას არ შეიცავს. ნერვული ნივთიერების მთელი მასა კონცენტრირებულია

კომპაქტურ და მასიურ გვერდითს კედლებში, ამის შედეგად მთელი ტვინი თითქოსდა გადაშლილია ანუ ევერტირებული, რითაც იგი ყველა დანარჩენი ხერხემლიანის ტვინისაგან განსხვავდება. სელაქიების წინა ტვინი ბევრად უფრო დიდია და ბევრად უფრო რთულად აგებული. იგი მხოლოდ ნაწილობრივაა გაყოფილი ნახევარსფეროებად და მისი უკანა განყოფილება ერთიანია (telencephalon medium). ამ ფიბიებში და, აგრეთვე, დიპნოებში (ალბათ, კროსოპტერიგებშიც) ისევე, როგორც უმაღლეს ხერხემლიანებში (ქვეწარმავლები, ფრინველები, ძუძუმწოვრები) წინა ტვინი თითქმის მთლიანადაა გაყოფილი ნახევარსფეროებად. ამრიგად, ამფიბიებში ხდება უკვე თითქმის სრული ევაგინაცია და ნახევარსფეროების წარმოქმნა, რომელთა შემდგომ განვითარებას წინ აღარაფერი ელოდება და რომლებიც ევოლუციის პროცესში პროგრესულად დიდდებიან არა მარტო ორალური, არამედ კაუდალური მიმართულებითაც და საბოლოოდ თითქმის ყოველმხრივ ეფარებიან ტვინის ყველა სხვა ნაწილს (უმაღლესი ძუძუმწოვრები). იმ ცხოველებს, რომელთა წინა ტვინი ევაგინაციას არ განიცდის (ციკლოსტომები, სრულძვლოვანი თევზები), ტვინის ამ ნაწილის ღრუც გაყოფილი აქვთ. ნაწილობრივი ევაგინაციისას (სელაქიები) ამ ღრუს წინა ნაწილი შუახედა გაყოფილი, უკანა ნაწილი კი ერთიანად რჩება და საერთო პარკუჭად (ventriculus communis) იწოდება. სრული ევაგინაციისას კი (ხმელეთის ხერხემლიანები, და აგრეთვე, დიპნოები) წინა ტვინის ღრუ იყოფა ორ გვერდით პარკუჭად (ventriculi laterales). როცა წინა ტვინის ღრუ ერთიანია, იგი შორისული ტვინის ღრუს (მესამე პარკუჭს) უკავშირდება ფართო ხერელით, რომელსაც მონროს პირველადი ხერელი (foramen Monroi primum) ჰქვია. სრული ევაგინაციისას ეს ხერელი იყოფა ორ პატარა ხერელად, რომელთაც მონროს მეორეული ხერელები (foramina Monroi secundaria) ეწოდება. თითოეული მათგანით გვერდითი პარკუჭები უშუალოდ მესამე პარკუჭში იხსნებიან.

ციკლოსტომების წინა ტვინი ოდნავ შესამჩნევადაა გაყოფილი უფრო პატარა ბულბარულ ნაწილად (pars bulbaris) და მთავარ ლობარულ ნაწილად (pars lobaris). ყველა დანარჩენი ხერხემლიანის წინა ტვინის სულ წინა უბანი მკვეთრადაა გამოკერძოებული ყნოსვით ბოლქვებად (bulbi olfactorii), რომელთა ზომა ფრთხილად ვარიირობს ყნოსვითი ფუნქციის განვითარების ხარისხისაგან დამოკიდებით, რადგანაც ყნოსვითი ბოლქვები პირველადს ყნოსვით ცენტრებს შეიცავენ. მათ-

გან წინა ტვინში ყნოსვითი ტრაქტები (tractus olfactorii) შიიმართება. სელაქიებს ძალიან დიდი, უფრო ხშირად, მჯდომარე ყნოსვითი წილები აქვთ. ზომით დიდ ნაირფეროვნებას



სურ. 181. თავის ტვინის ფრონტალური კრილები.

I. სელაქია, II. სხივფარფლიანი თევზი, III. ორგვარადმსუნთქვეი თევზი, IV. ამფიბია, V. ძუძუმწოვარი.

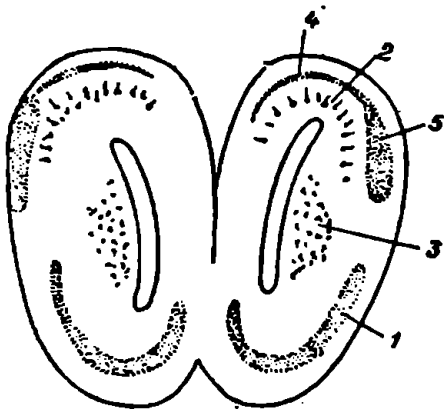
1. ყნოსვითი ბოლქვი, 2. ყნოსვითი ტრაქტი, 3. ყნოსვითი ბოლქვისა და ტრაქტის ღრუ, 4. ტერმინალური ფირფიტა, 5. გვერდითი პარაკუტი, 6. საერთო პარაკუტი, 7. ზონროს პირველადი ხვრელი, 8. მონროს მეორეული ხვრელი, 9. მესამე პარაკუტი, 10. წინა ტვინი, 11. ზოლოვანი სხეული, 12. ამონის რქა, 13. კერტი, 14. შორისული ტვინი, 15. შუა ტვინი, 16. მხედველობის ნერვი.

იჩენენ ძვლოვანი თევზების ყნოსვითი ბოლქვები. ბევრ თევზში ცხვირის ღრუ ძლიერაა დაშორებული ტვინისგან. ამის გამო მათ ძლიერ დაგრძელებული აქვთ ყნოსვითი ტრაქტები და ყნოსვითი ბოლქვები ტვინის ძლიერ დაცილებული აქვთ. ზოგ თევზს კი ყნოსვითი ბოლქვები ტვინთანვე აქვს დარჩენილი და, სამაგიეროდ, ყნოსვითი ჩერებები აქვს დაგრძელებული. თევზების ყნოსვიძს ტრაქტებსა და ბოლქვებში ტვინის ღრუ გრძელდება. ანთიმბიების ყნოსვითი ბოლქვები კარგადაა განვითარებული და მკიდროდაა დაკავშირებული თვით ტვინთან, რომლისგანაც ისინი გამოყოფილია მარტოოდენ ზერელე ირგვლივი ღარით (sulcus circumscriptus). რეპტილიების მკვეთრად გამოკერძობული ყნოსვითი წილები ნახევარსფეროებთან დაკავშირებულია ყნოსვითი ტრაქტით, რომელსაც სხვადასხვა ქვეწარმავლებში სხვადასხვა სიგრძე და სიმსხო აქვს. ფრინველების ყნოსვითი ბოლქვები ძალიან პატარაა და მკიდროდ მიკრული ნახევარსფეროებზე. ძუძუმწოვრებში ყნოსვითი ბოლქვების ზომა ერთობ ვარიირობს: მაკროსმატიკოსებს ისინი ძალიან დიდი აქვთ, მიკროსმატიკოსებს პატარა, ანოსმატიკოსებს კი — სრულიად რედუცირებულიც.

წინა ტვინის დანარჩენი მთავარი ნაწილი ვითარდება საკუთარივე წინა ტვინად, რომლის კედელში თავდაპირველად რუხი ნივთიერების ერთიანი პერიენტრიკულარული მასა ჩნდება. ევოლუციის პროცესში პერიენტრიკულარული მასა დიფერენცირდება, ერთი მხრით, სუბკორტიკალური (ქერქქვეშა) ბირთვების კომპლექსად ანუ სტრიოპალიდარულ სისტემად, რომელიც უფრო ცნობილია ზოლოვანი სხეულის (corpus striatum) სახელით და, მეორე მხრით, ქერქად (cortex), რომელიც ტვინის ზედაპირზე განლაგდება და შრეობრივ აგებულებას იძენს. წინა ტვინის აფერენტული და ეფერენტული კავშირების შეცვლისას, ევოლუციის მთელ მანძილზე, ამ ორი განყოფილების გარდაქმნა პარალელურად ხდება.

ციკლოსტომებს წინა ტვინში მხოლოდ პერიენტრიკულარული რუხი მასები აქვთ. ბულბარულ ნაწილში ისინი წარმოადგენენ პირველადს ყნოსვითს ცენტრებს, ლობარულ ნაწილში კი — მეორეულ ყნოსვითს ცენტრებს, რომლებიც ბოქკოებს ბულბარული ნაწილიდან ღებულობენ. ამრიგად, მთელ წინა ტვინს აქ ყნოსვითი ფუნქცია აქვს: იმპულსები ყნოსვის ორგანოდან მოდიან ბულბარულ ნაწილში, აქედან კი — ლობარულ ნაწილში. ეფექტორული გზები ლობარული ნაწილიდან მიიმართებიან ჰიპოთალამუსში (tractus olfactohypothalamici) და

ჭაბუნელარულ კვანძში (tractus olfactohabenulares). ბევრად უფრო სუსტი გზები მიიმართებიან ბულბარული ნაწილიდან უშუალოდ შორისულ ტვინში. სელაქიებში პერივენტრიკულარული მასიდან უკვე გამოკერძობულია ბირთვები, რომლებიც სუბკორტიკალურ ანუ სტრიოპალიდალურ სისტემას ეკუთვნიან. კერძოდ, მათი თითოეული ნახევარსფეროს ვენტრალურ კედელში იმყოფება ბაზალური ბირთვი (nucleus basalis), მის დორსოლატერალურად კი — ეპიბაზალური ბირთვი (n. epibasalis), რომელსაც სხვანაირად ეპისტრიატუმს (epistriatum) უწოდებენ. პირველი მათგანი უძველესი სტრიატალური ფორმაციაა (პალეოსტრიატუმი), მეორე კი — ძველი სტრიატალური ფორმაცია (არქისტრიატუმი). ეს ბირთვებივე აქვთ ძველგან თევზებსაც (რომელთა დამახასიათებელი ევერსინის გამო ბირთვების ტოპოგრაფია ძლიერაა შეცვლილი). იგივე პალეოსტრიატალური და არქისტრიატალური ფორმაციები გააჩნიათ ამფიბიებსაც, ოღონდ აქ ისინი რამდენადმე უფრო მეტადაა დიფერენცირებული. უამნიონოების სუბკორტიკალური ბირთვები წარმოადგენენ ეფექტორულ აპარატს, რომელიც მოქმედებს, უმთავრესად, ყნოსვითი იმპულსების საპასუხოდ. ამფიბიებში, ყნოსვითი რეცეპტორის დისტანტური ფუნქციის გაძლიერების გამო, რაც ხმელეთზე გამოსვლითაა განპირობებული, ქერქვეშა ბირთვების როლი გაიზარდა. კერძოდ, უფრო კაუდალური ნაწილებისკენ მისგან წარიმართა მოტორული ტრაქტი, რომელიც ყველა უფრო მაღლა მდგომ ხერხემლიანთაც გააჩნიათ.



სურ. 182. სელაქიის წინა ტვინის განივი კრილი
 1. ყნოსვითი ქერქი, 2. ჰიპოკამპუსის პრიმორდიუმი, 3. სტრიატუმი, 4 და 5. გამტარი გზები.

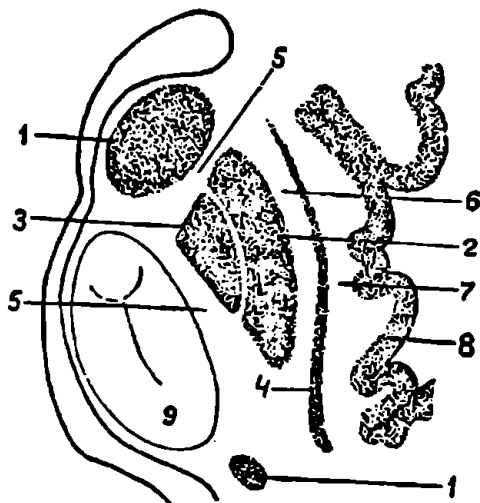
არსებით ცვლილებას სუბკორტიკალური ბირთვების სისტემა რექტილიებში განიცდის. უამნიონოთა პალეოსტრიატალური და არქისტრიატალური ფორმაციები მათაც გააჩნიათ. თანაც, ეს ფორმაციები ბევრად უფრო რთულია სტრუქტურითაც და კავშირებითაც. მაგრამ არსებითი სიახლე აქ ისაა, რომ მათ გან-

ვითარებული აქვთ მათთვის ძალიან ტიპური შეზღუდვა პარკუქის ღრუში, რომელსაც ჰიპოპალიალური ბორცვი (tuber hypopaliale) ეწოდება. ამ ბორცვის პერიფერიული ნაწილი დაფარულია შემქმნირებული უჯრედოვანი ფირფიტით, რომელსაც ანულარულ ბირთვის (nucleus annularis) უწოდებენ. მისი ცენტრალური ნაწილი კი უჭირავს უჯრედოვან მასას, რომელსაც ცენტრალური ბირთვი (nucleus centralis) ეწოდება. ეს ახალი სისტემა დასაწყისია ახალი სტრიატალური ფორმაციის განვითარებისა, რომელიც ნეოსტრიატუმად იწოდება. ნეოსტრიატუმის აფერენტულ სისტემას შეადგენს თალამუსის მედიალური ბირთვიდან მომავალი მძლავრი კონა (tractus thalamostriatus), ეფერენტულ სისტემას კი — ბოჭკოები, რომლებიც პალეოსტრიატუმში ბოლოვდებიან. თალამოსტრიატალური ტრაქტის პარალელურად ხდება თალამუსიდან ახალ ქერქში მიმავალი გზის (tr. thalamoneocorticalis) ფორმირება. ნეოსტრიატუმის ჩამოყალიბების მიზეზი ისაა, რომ რეპტილიების წინა ტვინში აღწევენ არა მარტო ყნოსვითი იმპულსები, არამედ ზოგადი რეცეპციების იმპულსებიც (თალამუსის მედიალური ბირთვიდან). ამის გამო, სუბკორტიკალური ბირთვების სისტემა, რომელიც მანამდე ყნოსვითი ტვინის ეფექტორული აპარატი იყო, მოქმედებებს კორელირებს უკვე სხვა რეცეპციების საფუძველზეც და იქცევა ინსტინქტური ქცევის მათგან განსხვავებულ ცენტრად.

სუბკორტიკალური (სტრიატალური) ფორმაციები მაქსიმალურ დიფერენცირებას ფრინველებში აღწევენ, რის გამოც ამ ცხოველებს უზომოდ დიდი, მთელი პარკუქის ამომავალი ზოლოვანი სხეული გააჩნიათ (სწორედ ეს განაპირობებს ფრინველების წინა ტვინის დიდ ზომას, რადგანაც ქერქი, როგორც ქვემოთ ვნახავთ, მათ უკიდურესად სუსტი აქვთ). კარგადაა განვითარებული სტრიატუმის ძველი ნაწილებიც, სახელდობრ, პალეოსტრიატუმში და არქისტრიატუმში (ეპისტრიატუმში), მაგრამ სუბკორტიკალური კომპლექსის პროგრესული დიფერენცირების მთავარი გამომხატველი ნეოსტრიატუმია. იგი ფრინველებს დიფერენცირებული აქვთ სამ ფორმაციად, რომელთაც ჰიპერსტრიატუმში, მეზოსტრიატუმში და ექტოსტრიატუმში ეწოდებათ.

ძუძუმწოვრებს სტრიატალურ კომპლექსში ფილოგენეზურად განსხვავებული სამივე ფორმაცია გააჩნიათ. პალეოსტრიატუმში წარმოდგენილია პალიდუმით ანუ მკრთალი ბურთით (pallidum s. globus pallidus). ეს ბირთვი პრიმატებსა და ადამიანში გენეზისურად ერთგვაროვანი არაა, რად-

განაც მას შორისული ტვინის ენტოპედუნკულარული ბირთვი (n. entopeduncularis) უერთდება და მის შიგნითა წილაკს კმნის. არქისტრიატუმად მიჩნეულია ამიგდალა ანუ ნუში-სებრი სხეული (amygdala s. corpus amygdaloideum), რომელიც საგრძნობლადაა ვენტრალური მიმართულებით გადაადგილებული და, თავისი მხრით, რამდენიმე ბირთვადაა დიფერენცირებული. ნეოსტრიატუმი წარმოდგენილია საკუთრივ სტრიატუმით (striatum), რომელიც შეიცავს მედიალურად მდებარე კუდიან ბირთვს (nucleus caudatus) და ჩენჩოს (putamen), რომელიც გარედან ეკვრის პალიდუმს¹. ყველა ეს ბირთვები რეპტილიების სუბკორტიკალური ბირთვების ჰომოლო-



სურ. 183. ადამიანის სტრიოპალიდალური ბირთვები

1. კუდიანი ბირთვი, 2. ჩენჩო, 3. მკრთალი ბურთი,
4. ზღუდე, 5. შიგნითა კაფსულა, 6. გარეთა კაფსულა,
7. განაპირა კაფსულა, 8. ქერქი, 9. თალამუსი.

გებია. ჩენჩოს გარედან ესაზღვრება რუხი ნივთიერების თხელი ფირფიტა, წოდებული ზღუდე (claustrum), რომელიც ზოგს სტრიატალურ ფორმაციად მიაჩნია, ზოგს ქერქის გამოცალკეებულ ფენად, ზოგს კი შერეულ სტრუქტურად. სტრიოპალიდალური სუბკორტიკალური ბირთვები ჩაფლულია ქერქქვეშა თეთრ-

¹ ანატომიაში ფრიად გავრცელებული გაერთიანება მკრთალი ბურთისა და ჩენჩოს ოსპისებრ ანუ ლინჩისებრ ბირთვად (nucleus lenticularis) გენეზისური თვალსაზრისით სრულიად უმართებულა.

ნივთიერებაში და ერთიმეორისგან განსხვავებულნი არიან ბოქ-
კოების ფენებით, რომელთაც კაფსულებს და ფირფიტებს
უწოდებენ.

ძუძუმწოვრებში, რომელთაც უალრესად განვითარებული ქერქი
აქვთ, ქერქვეშა ბირთვების ფუნქციების დამოუკიდებლობა
ერთობ შეზღუდულია, ვინაიდან ინსტინქტური მოქმედება დაქვემ-
დებარებულია გაბატონებული, ინდივიდუალურად შენაძენი ქცე-
ვისადმი, მაგრამ, ამავე დროს, ქერქვეშა ბირთვების ფუნქციები,
ქერქის მოქმედებისადმი ადაპტირებულობის გამო, ძუძუმწოვრებ-
ში, განსაკუთრებით კი ადამიანში, ბევრად უფრო გართულებულია.

წინა ტვინის ქერქული ფორმაციების წარმოქმნა სელაქი-
ებში იწყება. ციკლოსტომებს, როგორც ვიცით, მათი გამო-
ცალკეება არ ახასიათებს. სელაქიებს ტვინის კედლის ზედა-
პირულ ფენებში უკვე ესახებათ უჯრედოვანი ქერქული მასები.
კერძოდ, პერივენტრიკულარულ ბაზალურ ბირთვს (nucleus
basalis) უკვე გამოეყო უჯრედოვანი მასა, რომელიც გადაადგილ-
და ტვინის ფუძისაკენ და შექმნა ეგრეთ წოდებული ყნოსვითი
ქერქი (cortex olfactoria). იგი შეესაბამება უმაღლესი ხერხემ-
ლიანების უძველეს ქერქს (პალეოკორტექსს). უფრო ნაკლე-
ბი სიმკვეთრითაა გამოყოფილი პერივენტრიკალური მასისაგან
უჯრედების ჯგუფი, რომელსაც ეწოდება ჰიპოკამპუსის
პრიმორდიუმი (primordium hippocampi) და რომელიც ძვე-
ლი ქერქის (არქიკორტექსის) ჩანასახია. ძვლოვან თევ-
ზებს, რომელთა წინა ტვინის დორსალური კედელი ძალიან
თხელია და ნერვულ ნივთიერებას მოკლებული, სულაც არა აქვთ
არც ყნოსვითი ქერქი და არც ჰიპოკამპუსის პრიმორდიუმი.

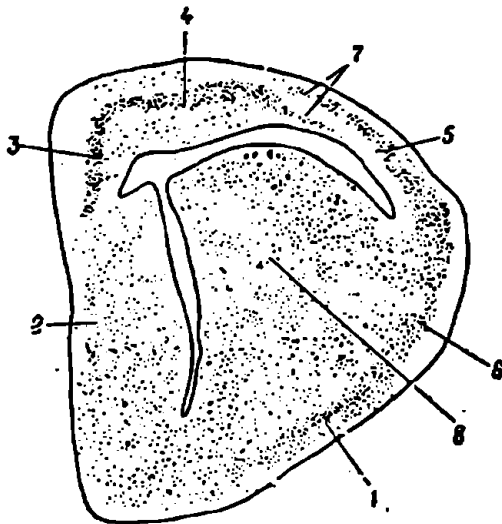
სელაქიების წინა ტვინში გამტარი გზები, ზოგადად,
იმავე ტიპისაა, როგორისაც ციკლოსტომების ტვინში. ყნოსვითი
ქერქიდან (cortex olfactoria) ბოქკოები მიიმართებიან ჰაპენულა-
რულ კვანძში და ჰიპოთალამუსში. მათგან დამოუკიდებლად იმავე
ჰაპენულარულ კვანძში და ჰიპოთალამუსში მიდიან ბოქკოები
ჰიპოკამპუსის პრიმორდიუმიდანაც (primordium hippocampi).
ჰაპენულარული კვანძიდან ახალი ბოქკოები, რომლებიც ქმნიან
რეტროფლექსურ კონას (fasciculus retroflexus), მიიმართებიან
შუა ტვინის ფეხთშორის კვანძში (nucleus interpeduncularis), იქი-
დან კი ახალი ბოქკოები მიდიან რეტრიკულარულ ფორმაციაში,
რომელიც უმდაბლესი ხერხემლიანების თავის ტვინის მთავარი
მოტორული ცენტრია. ჰიპოთალამუსიდან ახალი ნერვული ბოქ-
კოები უშუალოდ, ყოველგვარი შუალედი ინსტანციების გარეშე,
ისევე რეტრიკულარულ ფორმაციას აღწევს.

ამ ფიზიოლოგიის წინა ტენიის ნახევარსფეროს მედიალურ კედელში იმყოფება ჰიპოკამპუსის პრიმორდიუმი, რომელიც სხეულის ნახევარსფეროს მედიალურ ელად (*area medialis pallii*) იწოდება. თუმცა პერივენტრიკულარულ ბირთვებს ემჩნევა დიფერენცირება უფრო მკიდრო ცენტრალურ ნაწილად და უფრო ფაშარ პერიფერიულ ფენად, მაგრამ ეს დიფერენცირება იმდენად სუსტია, რომ იგი კორტიკალური ფორმაციის წარმოქმნად ვერ ჩაითვლება. მხოლოდ უფრო ამაფიზიოლოგიაში, სელაქიების მსგავსად, ყნოსვითი ქერქის ჩანასახი. ნამდვილადაა გამოყოფილი პერივენტრიკულარული ბირთვებისაგან. ამრიგად, პალეოკორტიკალური ფორმაცია ამფიზიოლოგიაში შორის მხოლოდ უფროებს აქვს, არქიკორტიკალური ფორმაციის ჩანასახი კი ყველა ამფიზიოლოგიაში გააჩნიათ. ქერქული ფორმაციები ყველა უამნიონოზი ყნოსვით ფუნქციებს ემსახურება. პალეოკორტიქსი მეორეულ ყნოსვით ცენტრებს შეიცავს, არქიკორტიქსი კი — მეორეულსა და მესამეულს. ამ ფუნქციას პალეოკორტიქსი და არქიკორტიქსი ინარჩუნებენ ევოლუციის მთელ მანძილზე, თვით ადამიანამდე.

სულ სხვა სურათს ვხედავთ ქვეწარმავლებში. ამ ცხოველებში ქერქი უმნიშვნელოვანეს პროგრესს განიცდის, რაც გამოიხატება რეპტილიებამდე უკვე არსებული კორტიკალური ფორმაციების მძლავრი განვითარებითაც და სრულიად ახალი ფორმაციების გაჩენითაც. ყველაზე ძველი კორტიკალური ფორმაცია, კერძოდ, ყნოსვითი ქერქი (პალეოკორტიქსი), რეპტილიებს შედარებით სუსტად აქვთ განვითარებული. იგი იმყოფება ნახევარსფეროს ფუძეში და ნაწილობრივ ვრცელდება ბაზიმედიალურ ზედაპირზეც, რის გამოც მას ვენტრალურ ქერქსაც (*cortex ventrale*) უწოდებენ. ეს ფორმაცია ხასიათდება პერივენტრიკულარული მასებიდან ქერქული ფირფიტის ოდნავ დასახული გამოცალკევებით. იგი მოიცავს ყნოსვითს ბორცვს (*tuberculum olfactorium*), ძვიდის ბირთვს (*nucleus septi*), რომელიც გამჭვირვალე ძვიდეში (*septum pellucidum*) ძვეს და—პერიამიგდალარულ მიდამოს (*regio periamygdalare*). რეპტილიების ნახევარსფეროში ჩვენ პირველად ვხედავთ კარგად გამოსახულ ძველ ქერქს ანუ არქიკორტიქსს. რომელიც უმდაბლეს ხერხემლიანებში მხოლოდ ჩასახული იყო ჰიპოკამპუსის პრიმორდიუმის (*primordium hippocampi*) სახით. არქიკორტიქსი, რომელიც აგრეთვე ყნოსვითს ფუნქციებთანაა დაკავშირებული, ქვეწარმავლებში დიდი ზომისაა და მოიცავს ნახევარსფეროს მედიალურ და დორსალურ ზედაპირს. მედიალურ კედლებში მყოფი არქიკორტიკალური ფორმაცია წვრილუჯრედოვანია და იწოდება მედიალურ ქერ-

ქად (cortex mediale), დორსალურ კედელში მყოფი მსხვილ-უჯრედოვანი ფორმაცია კი — დორსალურ ქერქად (cortex dorsale). უამნიონოთა ჰიპოკამპუსის პრინორდიუმს უმთავრესად მედიალური ქერქი შეესაბამება, დორსალური ქერქი კი ახალია და რეპტილიებში არქიკორტექსის პროგრესის მაჩვენებელი სწორედ მისი წარმოქმნაა.

მაგრამ მთავარი რამ, რაც პრინციპულად განასხვავებს რეპტილების ტვინს უნდაბლესი ხერხემლიანების ტვინისგან, არის ნახევარსფეროებში ნეოკორტიკალური ფორმაციის არსებობა. ნეოკორტიკალური ფორმაცია შედარებით მცირე მანძილზე ფარავს ნახევარსფეროს ლატერალურ ზედაპირს და იწოდება



სურ. 184. ხელიკის ნახევარსფეროს განივი კრილი.

1. ყნოსვითი მიდამო (პალეოკორტექსი), 2. სეპტა (პალეოკორტექსი), 3. მედიალური ქერქი (არქიკორტექსი), 4. დორსალური ქერქი (არქიკორტექსი), 5. ლატერალური ქერქი (ნეოკორტექსი), 6. პერიპალეორტიკალური ზონა, 7. პერიარქიკორტიკალური ზონა, 8. სტრიატუმი.

ლატერალურ ქერქად (cortex laterale). იგი არაა ყნოსვითი ფუნქციის მქონე, არქიკორტიკალური და პალეოკორტიკალური ფორმაციებისგან განსხვავებით (მას როგორც ჩანს, უმთავრესად ოპტიკური იმპულსები აღწევს). იგი ტუქუნწოვ-

რების ახალი ქერქის ანუ ნეოკორტექსის კომოლოგია, თუმცა მისგან ძლიერ განსხვავდება შედარებით ძალიან მცირე ზომით და ბევრად უფრო მარტივი აღნაგობით. განსაკუთრებით საინტერესო ისიცაა, რომ ისევე, როგორც ძუძუმწოვრებში, არქიკორტიკალური და ნეოკორტიკალური ფორმაციის საზღვარზე, ნეოკორტექსი ზემოდან გადაეფარება არქიკორტექსს და, ამის გამო. აქ იქმნება შორისული ტიპის ფორმაცია, რომელიც ძუძუმწოვრების პერიარქიკორტექსს შეესაბამება.

აწრივად, რეპტილიების წინა ტვინში ქერქი უმნიშვნელოვანეს გარდაქმნას განიცდის: ეს გარდაქმნები ხდება იმის გამო, რომ მასში აღწევენ ახალი გზები, რომლებიც არაყნოსვითს აფერენტულ იმპულსებს, ატარებენ. წინა ტვინში ამ ახალი რეცეპციების შეღწევის შედეგად ქერქი უკვე კარგავს მარტო ყნოსვითი ცენტრის ფუნქციას და მასში ნეოკორტექსის ჩანასახი ჩნდება. როგორც ვხედავთ, რეპტილიების წინა ტვინში პირველად ჩნდება ნეოკორტიკალური ფორმაცია, რომელიც ესოდენ პროგრესულად განუვითარდათ ძუძუმწოვრებს, რამაც ამ ცხოველებს დედამიწაზე გაბატონების საშუალება მისცათ.

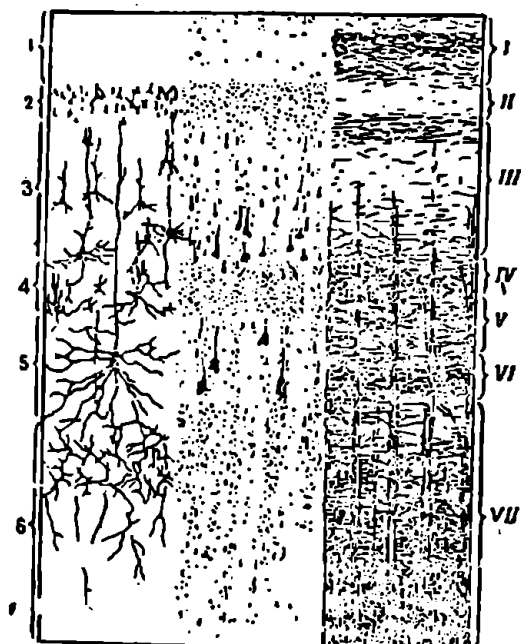
რეპტილიებისგან განსხვავებით, ფრინველების კორტიკალური ფორმაციები ძალიან მარტივია. პალეოკორტექსი (სააელდობრ, cortex olfactoria) მოიცავს ძალიან მცირე უბანს, რომელიც უშუალოდ ეკვრის ყნოსვითს ბოლქვს. არქიკორტექსი, ისევე როგორც უმდაბლეს ხერხემლიანებში, წარმოდგენილია მხოლოდ ჰიპოკამპუსის პრიმორდიუმით (primordium hippocampi), ოღონდ იგი აქ მკაფიოდაა გამოსახული. არც არქიკორტექსის დორსალური ნაწილი (cortex dorsale) და, მით უფრო, ნეოკორტიკალური ლატერალური ქერქი (cortex laterale) ფრინველებს არ გააჩნიათ. ამრიგად, ფრინველების ქერქი დიფერენცირების ხარისხის მხრივ თითქმის არაფრით განსხვავდება უამნიონოთა ქერქისაგან.

ძუძუმწოვრების წინა ტვინის ნახევარსფეროების კოლონალური განვითარება სწორედ ქერქის პროგრესული დიფერენცირებითაა განპირობებული. ძუძუმწოვრების ნახევარსფეროების მნიშვნელოვანი თავისებურებაა მის ზედაპირზე ლარების (sulci) წარმოქმნა. მათი განვითარების გამო, ნახევარსფეროების ზედაპირი იყოფა უბნებად, რომელთაც ხეულები (gyri) ეწოდება. ეგრეთ წოდებული პირველადი ლარები შეიმჩნევა უკვე რეპტილიებშიც, მაგრამ მათი რიცხვი იქ ჯერ კიდევ უმნიშვნელოა და, თანაც, ისინი მხოლოდ პალეოკორტექსულ და არქიკორტექსულ მიდამოებში იმყოფებიან. ძუძუმწოვრებს ლარები

უჩნდებათ ნეოკორტექსის ზედაპირზეც და მათი. რიცხვი ევოლუციის პროცესში თანდათან იმატებს. ლარების წარმოქმნის მექანიზმი ჯერ კიდევ არაა გამორკვეული, მათი განვითარების მნიშვნელობა კი ცხადია: ტვინის ზედაპირი დანაოქმებით უალრესად დიდდება: მაგ., ადამიანის ნახევარსფეროს მთელი ზედაპირის $\frac{2}{3}$ ლარების სიღრმეში იმყოფება. ევოლუციის პროცესში ლარების რაოდენობა იზრდება. უმდაბლესი ძუძუმწოვრები, ისევე, როგორც ყველა სხვა ხერხემლიანი, ლისენცეფალური ცხოველებია, ესე იგი ისეთი ცხოველები, რომელთაც ნახევარსფეროების ზედაპირი ულარო აქვთ; უფრო მაღლა მდგომი ძუძუმწოვრები კი გირენცეფალურ ცხოველებად იწოდებიან, მათი ნახევარსფეროების ზედაპირის დაღარულობის გამო. უმაღლესი ფორმების (მაგალითად, პრიმატების) ლარების გარკვეული სისტემები ჰომოლიგიზებული შეიძლება იქნან სხვა ჯგუფების ტვინის (მაგალითად, მტაცებლების, ჩლიქოსნებისა და სხვათა) ლარების გარკვეულ სისტემებთან. თანაც, ერთისა და იმავე ჯგუფის ფარგალში დიდი წარმომადგენლების ტვინი უხვადაა ხოლმე დალარული, პატარა წარმომადგენლების ტვინი კი ლარიბია ლარებით ან სულაც დაულარავია. მაგალითად, თვით პრიმატებშიც კი არსებობენ ისეთი ფორმები, რომელთაც დაულარავი ტვინი აქვთ.

ძუძუმწოვრების ქერქი მკათიოდაა დიფერენცირებული პალეოკორტექსად. არქიკორტექსად და ნეოკორტექსად. ამ ფორმაციათაგან ყველაზე კარგად ძუძუმწოვრებს ნეოკორტექსი აქვთ განვითარებული (მას იზოკორტექსისაც უწოდებენ). მისი ფორმირება ხდება ნახევარსფეროს კედლის კარგად გამოსახული კორტიკალური ანუ საქერქე ფირფიტიდან (*lamina corticalis*), რომელიც განვითარების პროცესში სტრატოფიკაციას განიცდის და იძლევა უჯრედების და ბოქვების ტიპითა და განლაგებით განსხვავებულ ექვს შრეს. ეს შრეებია: (ზედაპირიდან სიღრმისკენ): მოლეკულარული შრე (*stratum moleculare*), გარეთა მარცვლოვანი შრე (*str. granulosum externum*), პირამიდული შრე (*str. pyramidale*), შიგნითა მარცვლოვანი შრე, (*str. granulosum internum*), განგლიონარული შრე (*str. ganglionare*) და პოლიმორფული შრე (*str. multiforme*). ნეოკორტექსს უჭირავს ნახევარსფეროს ზედაპირის უმეტესი ნაწილი: იგი, მოიცავს მთელ ლატერალურ და დორსალურ ზედაპირს და ვრცელდება მედიალურ და ვენტრალურ ზედაპირზეც.

ქერქის დანარჩენი ნაწილი, ნეოკორტექსისგან განსხვავებით, ვითარდება ნაკლებად მკვეთრად გამოკერძობული საქერქე ფირფიტიდან. მასში სტრატოფიკაციის ხარისხი უფრო სუსტია, შრეების რაოდენობა და უჯრედების მრავალფეროვნება — ნაკლები.



სურ. 185. ნახევარსფეროს ქერქის ციტოარქიტექტონიკა (მარცხნივ) და შიელთარქიტექტონიკა (მარჯვნივ)
 I. მოლეკულარულ შრე, II. გარეთა მარცვლოვანი შრე, III. შცირე და საშუალო პირამიდების შრე, IV. შიგნითა მარცვლოვანი შრე, V. დიდი პირამიდების (განგლიონარული) შრე, VI. პოლიმორფული შრე, 1. ტანგენციალური ბოკოების შრე, 2. დისფიბროზული შრე, 3. ზოლზედა შრე, 4. გარეთა ზოლი, 5. ზოლთშორისი შრე, 6. შიგნითა ზოლი, 7. ზოლქვეშა შრე.

ასეთ ქერქს საერთო სახელად ალოკორტექსს უწოდებენ. ალოკორტექსი მოიცავს პალეოკორტექსს, არქიკორტექსს და, აგრეთვე, შორისულ ქერქსაც, რომლითაც ნეოკორტექსი პალეოკორტექსისა და არქიკორტექსისაგანაა გამიჯნული (იხილეთ ქვემოთ!).

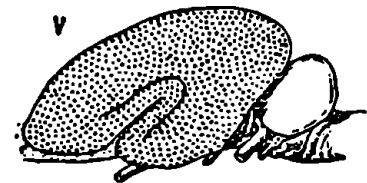
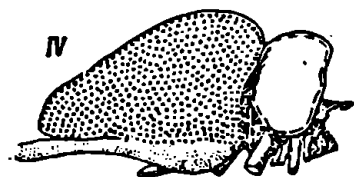
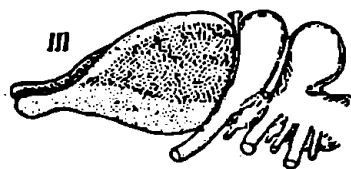
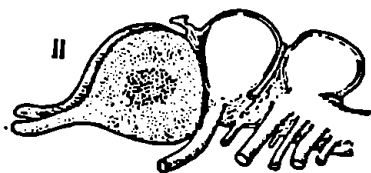
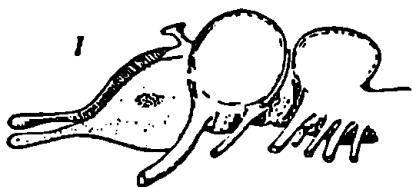
პალეოკორტექსი, მთელი ქერქის პროგრესული ევოლუციის ფონზე, აშკარა რეგრესს განიცდის. იგი ნახევარსფეროს ვენტრალურ ზედაპირზე შეადგენს ერთობ დაკნინებულ პერიამიგდალარულ მიდამოს, რომელიც ნუშის ბირთვს (nucleus amygdalae) ჰფარავს და ნახევარმთვაროვან ხეულს შოიციავს (gyrus semilunaris). მასვე ეკუთვნის პრეპირიფორული მიდამო (უმთავრესად, gyrus olfactorius lateralis), ყნოსვითი ბორცვი (tuberculum olfactorium) და დიაგონალური მიდამო, რომელიც უშუალოდაა დაკავშირებული უსახელო ნივთიერებასთან (substantia innominata). ყნოსვითი ბორცვი და დიაგონალური მიდამო შეადგენენ წინა დაცბრილულ ნივთიერებას (substantia perforata anterior). პალეოკორტექსსვე ეკუთვნის განწყვირვალე ძგიდე (septum pellucidum), რომელიც ქერქის ნივთიერებას თითქმის არ შეიცავს.

ძველი ქერქი ანუ არქიკორტექსი, ნეოკორტექსის მძლავრი განვითარების შედეგად, ძუძუნეობაში გაძევებულია მთლიანად მედიალურ ზედაპირზე (რეტულიუმში, როგორც ვიცით, მას დორსალური ზედაპირიც ეჭირა) და იქ თითქოსდა ჩაკეცილია მთელ თავის სიგრძეზე ეგრეთ წოდებულ ჰიპოკამპუსის ღარად (fissura hippocampi). ამ ღარის მიდამოში არქიკორტექსი დიფერენცირებულია ამონის ფორმაციად, ანუ ამონის რქად, ანუ ჰიპოკამპუსად (cornu Ammonis s. hippocampus), რომელიც დიდი პირამიდული უჯრედებისგანაა შენდგარი და დაკბილულ ფასციად (fascia dentata), რომელიც ძალიან მჭიდროდ განლაგებული პატარა უჯრედებისგან შედგება. არქიკორტექსის ასეთი დიფერენცირება უკვე რეტულიუმში დაიწყო: ამონის რქა, როგორც ჩანს, მათი დორსალური ქერქის ჰომოლოგია, დაკბილული ფასცია კი — მედიალური ქერქისა.

ნეოკორტექსი არასოდეს უშუალოდ არ ესაზღვრება პალეოკორტექსსა და არქიკორტექსს. მათ შორის ყოველთვისაა უბნები, რომელთაც შორისულ ქერქულ ფორმაციებს ან შორისულ ქერქს უწოდებენ. შორისულ ქერქს აქვს როგორც ნეოკორტექსის, ისე პალეოკორტექსის ან არქიკორტექსის თვისებები. ნეოკორტექსსა და პალეოკორტექსს შორის მყოფ ფორმაციას პერიპალეოკორტექსი ჰქვია, ნეოკორტექსსა და არქიკორტექსს შორის მყოფს კი — პერიარქიკორტექსი.

ამრიგად, ძუძუნეობების წინა ტინის ევოლუციის მთავარი ნიშანი ნეოკორტექსის მძლავრი პროგრესული განვითარება და სტრუქტურული გართულებაა. ეს პროცესი გრძელდება თვით

ძუძუმწოვრების ევოლუციის მანძილზეც და პრიმატებში, კერძოდ, ადამიანში კულმინირებს. სახელდობრ, ზღარბის ტვინში ნახევარსფეროს გარეთა ზედაპირი უკავია უმთავრესად პალეოკორტექსს და გარდამავალ (შორისულ) ფორმაციებს, ნეოკორტექსს კი — შედარებით ძალიან მცირე ტერიტორია. ბოცვერის ტვინში ნეოკორტექსის მიერ დაკავებული ტერიტორიის ფარდობითი სიდიდე საგრძნობლად იზრდება. ძალის ტვინში ნეოკორტიკალური მიდამო მნიშვნელოვნად ჰარბობს იმ მიდამოებს, რომლებიც მის შემადგენლობაში არ შედიან. ადამიანის ტვინში კი, ისევე, როგორც საერთოდ პრიმატების ტვინში, ნახევარსფეროს მთელი გარეთა ზედაპირი წარმოადგენილია მხოლოდ ნეოკორტექსით. ხოლო პალეოკორტექსი და არქიკორტექსი, და, აგრეთვე შორი-



სურ. 126. ნეოკორტექსის პროგრესული განვითარება
I, II. რეპტილიები, III. უმდაბლესი ძუძუმწოვრები,
IV. ძუძუმწოვრების უმრავლესობა, V. უმაღლესი ძუძუმწოვარი

(წვრილად დაწინწკლულია უძველესი და ძველი ქერკი, მსხვილად—ახალი ქერკი).

სული ქერკი (პერიპალეოკორტექსი და პერიარქიკორტექსი) მთლიანად მედიალურ და ბაზალურ ზედაპირზეა გაძევებული, ყადაც მათ ერთობ მცირე ტერიტორია უჭირავთ. ზღარბში ნეოკორტექსზე ნახევარსფეროს მთელი ქერკის 32,4% მოდის, უფრო

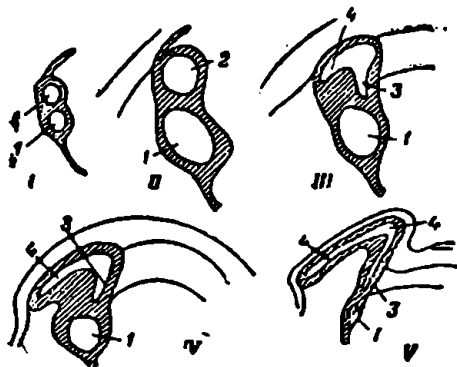
მაღალი ორგანიზაციის ძუძუმწოვრებში იგი ბევრად უფრო მეტო: ბოცერში—50%, ძალში—84,2%, ადამიანში კი—95,9%.

ნეოკორტექსის ზომით გადიდებასთან ერთად, ხდება მისი რაგვარობლივი დიფერენცირების გაძლიერებაც. ქერქის შრეებისა და მათი შემადგენელი უჯრედების სტრუქტურა იძლევა ძუძუმწოვრების ქერქის მრავალ არქიტექტონიკულ ველებად დაყოფის საშუალებას (ამ ველებს სპეციალური ნომრებით აღნიშნავენ ხოლმე). ევოლუციის პროცესში ნეოკორტექსის დიფერენცირება სულ უფრო მეტად წვრილმანდება, ველების რიცხვის უფრო და უფრო იმატებს, წარმოიქმნებიან ახალი მიდამოები, რომელთა ხვედრითი წონა სულ უფრო დიდი ხდება ძველი ფორმაციების ხვედრითი წონის დაქვეითების ხარჯზე.

საერთოდ ნეოკორტექსის ზრდა და მისი აღნაგობის გართულება ძუძუმწოვრებში პროგრესული ევოლუციის უმთავრესი მაჩვენებელია. ნეოკორტექსთან ერთად, თუმცა ბევრად უფრო ნაკლებ ინტენსიურად, პროგრესულად ევოლუციონირებს შორისული ქერქი (პერიარქიკორტექსი და პერიპალეოკორტექსი). შორისული ქერქის ევოლუცია დამოკიდებულია ნეოკორტექსის ცვლილებებზე, რაც დასტურდება იმით, რომ იგი მდიდრად დიფერენცირებულ ველებად სწორედ იქაა, სადაც ნეოკორტექსია განსაკუთრებით დიფერენცირებული, სახელდობრ, პრიმატებში. ამრიგად, დიდი ტვინის პროგრესული ევოლუცია ძუძუმწოვრებში გამოიხატება ახალი და შორისული ქერქის ძლიერი განვითარებით და, მეორე მხრით, უძველესი ქერქის დაკნინებით. ასეთი თანაფარდობა სავსებით შეესაბამება ევოლუციური პროგრესის ზოგად კანონზომიერებებს: პროგრესული ევოლუციის პროცესში ორგანოების ან მათი ნაწილების გაძლიერებულ განვითარებას ყოველთვის თან ახლავს ზოგიერთი სხვა ორგანოებისა თუ ნაწილების უკუგანვითარება.

ქერქელი ფორმაციების ევოლუციასთან ერთად ხდება კომისურალური სისტემების თვალსაჩინო გარდაქმნა. არაძუძუმწოვარ ხერხემლიანებს გააჩნიათ ორი კომისურა ნახევარსფეროებს შორის. ერთი მათგანი, წინა კომისურა (commissura anterior), აკავშირებს მარჯვენა და მარცხენა ნახევარსფეროების ვენტრალურ ქერქს, რომელიც, როგორც ვიცით, პალეოკორტიკალური ფორმაციაა. მეორე მათგანი კი აკავშირებს ნახევარსფეროების მედიალურ ნაწილებს, სადაც არქიკორტიკალური ფორმაციები იმყოფებიან და ჰიპოკამპუსის კომისურად იწოდება (commissura hippocampi). ამრიგად, არაძუძუმწოვარ ხერხემლიანებს მხოლოდ პალეოკორტექსის და არქიკორტექსის

შესართავები აქვთ. იგივე ითქმის მონორტრემების და ჩანთოსნების შესახებაც, ოღონდ ჩანთოსნებს პიპოკამპალური კომისურის ზედა ნაწილი რამდენადმე უფრო ძლიერი და გაუართობელი აქვთ, რაც კორძოვანი სხეულის გაჩენას უნდა მოასწავებდეს. პალეოკორტიკალური და არქიკორტიკალური კომისურები გააზნიათ უმაღლეს (პლაცენტთან) ძუძუმწოვრებსაც. პირველი მათგანი (წინა კომისურა) პატარა განივი კონაა, ხოლო მეორე მათგანი (პიპოკამპუსის კომისურა) წარმოდგენილია თაღით (fornix).



სურ. 187. წინა ტვინის კომისურალური სისტემის ევოლუცია I. ქვეწარმავალი, II. კლაკიანი ძუძუმწოვარი, III. ჩანთოსანი ძუძუმწოვარი, IV. ღამფერა, V. უმაღლესი ძუძუმწოვარი. (გასწვრივი კრილები)
1. წინა კომისურა, 2. პიპოკამპუსის კომისურა, 3. თაღი, 4. კორძოვანი სხეული.

ლიტვინის უფრო ძველ ნაწილებთან. აფერენტულ იმპულსებს იგი ღებულობს თალამუსიდან სხვადასხვა თალამოკორტიკალური ბოკოებით. ამასთან, როგორც ბოლო დროს ირკვევა, თალამუსურ სპეციფიკურ იმპულსაციასთან ერთად, როდესაც გარკვეული რეცეპტორული იმპულსები ქერქის გარკვეულ სპაროქციო ცენტრებს მიეწოდება, შორისული ტვინი ახდენს ქერქის არასპეციფიკურ იმპულსაციასაც, რომელიც მთელ ქერქზე მაქტივებლად მოქმედებს. ქერქის რეცეპტორული ცენტრებიდან იმპულსები მრავალრიცხოვანი საასოციაციო გზებით გადაეცემათ ასოციაციურ და ეფექტორულ ცენტრებს, საიდანაც შესაბამისი იმპულსები ეფერენტული გზებით ტვინის დაქვე-

ქერქის ძირითადი, ნეოკორტიკალური მასა კი ერთდება ახალი კოლოსალური კომისურით, რომელიც კორძოვან სხეულს (corpus callosum) ქმნის. ამრიგად, აქ პალეოკორტიკალური და ნეოკორტიკალური კომისურები განვითარების ხარისხითაც და მნიშვნელობითაც ადგილს უთმობენ ნეოკორტიკალურ კომისურას (კორძოვან სხეულს), ისევე როგორც თვით. პალეოკორტიქსი და არქიკორტიქსი უთმობენ ადგილს ნეოკორტიქსს.

იუძუმწოვრების ახალი ქერქი რთული ნერვული გზებითაა დაკავშირებული

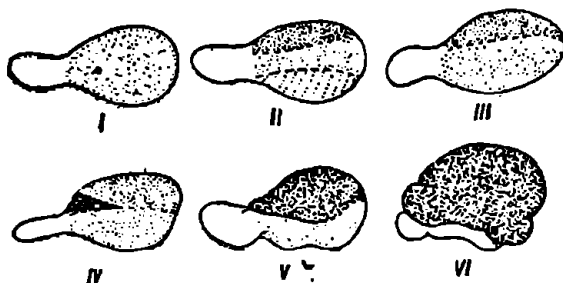
მდებარებულ განყოფილებებში იგზავნებიან. ამ ეფერენტულ სის-ტემათაგან მთავარი ჩვენთვის უკვე ცნობილი კორტიკოსპი-ნალური ანუ პირამიდული ტრაქტია, რომელიც ტანის ტვინში მიიმართება. მასთან ერთად ქერქიდან ეშვებიან კორტი-კორუბრალური (შუა ტვინში), კორტიკოპონტალური (ვაროლიოს ხიდში), კორტიკოცერებელარული (ნათხემში), კორტიკობუბა-რული (მოგრძო ტვინში) ტრაქტები.

ამრიგად, წინა ტვინი ხერხემლიანთა ევოლუციაში აშკა-რად დომინანტურ როლს იძენს. უმდაბლეს ხერხემლიანებში იგი უმნიშვნელო ზომისაა, უმაღლეს ფორმებში კი ზომით ქარ-ბობს ტვინის ყველა დანარჩენ ნაწილს. თვით წინა ტვინში სულ უფრო და უფრო ვითარდება ქერქული რუხი ნიუთიერება, რო-მელიც განსაკუთრებით მაღალი ფუნქციების შესრულებას ემსა-ხურება. სულ უფრო და უფრო და მეტად ვითარდება ნახევარ-სფეროების ლარები, რაც ძლიერ აღიღებს ქერქის ზედაპირს. ამასთან ერთად, წინა ტვინის და კერძოდ, მისი ქერქის გაბატო-ნებას მოყვება შესაბამისი ცვლილებები ცენტრალური ნერვული სისტემის სხვა ნაწილებშიც.

წინა ტვინის აღნაგობის შეცვლასა და გართულებასთან ერთად იცვლებიან და რთულდებიან მისი ფუნქციებიც. წყლის ხერ-ხემლიანებში იგი თითქმის მხოლოდ უმაღლეს ყნოსვითს ცენტ-რებს შეიცავს. ხმელეთზე გამოსვლისას (აფთბიები) წინა ტვინში უკვე ჩნდებიან არაყნოსვითი ფორმაციებიც, რომელთა რიცხვი სულ უფრო იზრდება რეპტილიებში, რაც ახალი ქერქის წარ-მოქმნას მოასწავებს. არაყნოსვითი ცენტრების ფორმირება იღება პარალელურად ბაზალური (სტრიოპალადარული) ბირთვების სის-ტემაშიც და ქერქშიც. საერთოდ ამ ორივე ნაწილის გარდაქმნის პარალელიზმი აღინიშნება წინა ტვინის მთელი ევოლუციის მან-ძილზე, აფერენტული და ეფერენტული კავშირების შეცვლისას. რეპტილიებიდან წინა ტვინი უკვე შეიცავს ორ საკოორდინაციო სისტემას. ერთი მხრით, სუბკორტიკალური ბირთვების კომპ-ლექსს (სტრიოპალადარულ სისტემას), რომელსაც თანდაყოლილი ინსტინქტური რეაქციების კოორდინაციის ფუნქცია აქვს და, მეორე მხრით, ქეოქს, რომელიც ინდივიდუალური გამოცდილე-ბით შენაძენი (აირობითრეფლექტორული) რეაქციების კორელა-ციას ემსახურება. რეპტილიებში წინა ტვინის ორივე ნაწილის გარდაქმნამ დასაბამი მისცა ტვინის ამ ნაწილის ევოლუციის ორ მთავარ მიმართულებას. კერაოდ, ერთი გზა, რომელიც სტრია-ტუმის პროგრესული განვითარებით ხასიათდება, კულმინაციას ფორინველებში აღწევს, მეორე კი, რომელიც კორტექსის პროგრე-

სული განვითარებით ხასიათდება, ძუძუმწოვრებში კულმინირებს. ამრიგად, რეპტილიების წინა ტვინიდან წარმოიქმნება წინა ტვინის ორი ტიპი: სტრიატალური (ფრენველები) და კორტიკალური (ძუძუმწოვრები).

ძუძუმწოვრების სტადიაში წინა ტვინის აღნაგობაში ხდება რაგვარობლივად ახალი ცვლილება, რაც ნეოკორტექსის ფორმირებით გამოიხატება. თავისი სტრუქტურის გართულებისა და ყოველმხრივი (აფერენტული და ეფერენტული) კავშირების მაქსიმალურად განვითარების გამო, ნეოკორტექსი



სურ. 188. ქერქის ევოლუცია.

I. პირველადი სტადია, II. აშფიბია, III. პრიმიტიული რეპტილია, IV. უმაღლესი რეპტილია, V. პრიმიტიული ძუძუმწოვარი, VI. უმაღლესი ძუძუმწოვარი (ნათლად დაწინწკლულია პალეოკორტექსი, უფრო მეტად არქიკორტექსი, ძალიან მეტად—ნეოკორტექსი, ირიბი პუნქტირით სტრიატუმია აღნიშნული).

იძენს თავის ტვინის და, შესაბამისად, მთელი ნერვული სისტემის მთავარი მაკოორდინირებელი განყოფილების როლს.

ძუძუმწოვრების ევოლუციის პროცესში ქერქში სულ უფრო მეტი და მეტი გზების ჩართვა ხდება და იგი ყველა რეცეპტორული და ეფექტორული ფუნქციის უმაღლესი ცენტრების შემცველ ფორმაციად იქცევა. ქერქის ფუნქციები სულ უფრო მეტად დიფერენცირდებიან და სულ უფრო მეტად იძენენ ინდივიდუალურ ხასიათს, რაც განაპირობებს უფრო მეტად მოძრავს, სწრაფსა და სრულყოფილ ადაპტაციას გარემო პირობებისადმი (ქერქის პირობით რეფლექტორული მოქმედება). ამ უმაღლესი ფუნქციების ბაზას წარმოადგენენ უფრო ელემენტარული ფუნქციები, რომელნიც უფრო დაბლა მდგომ ხერხემლიანებსაც ახასიათებს. ქერქული მიდამოები ევოლუციის პროცესში ჩნდებიან თანამიმდევრობით, რომელიც ესაბამება გრძობათა ორგანოების დიფერენცირებისა და გასრულყოფილების თანამიმდევრობას, რეცეპტორებისა და მო-

ძრაობათა ფორმების პროგრესულ გასრულყოფილებას. მათი განვითარება ხასიათდება აშკარად გამოხატული ტენდენციით ინტეგრაციის აღმზი, ანუ ოდესღაც დომინანტური მნიშვნელობის მქონე სუბკორტიკალური სისტემების მოქმედების რეგულირებისადმი და გავრთიანებისადმი. ეს სისტემები სულ უფრო და უფრო დაქვემდებარებულნი ხდებიან. მაგალითად, შუა ტვინის ოპტიკური წილიდან (ტექტუმიდან) მიედველობის ფუნქციების ყველაზე უფრო მნიშვნელოვანი და უფრო დიფერენცირებული ნაწილი გადაადგილდა გარეთა მუხლოვან სიეულში და ნაიევიარსფეროს კეფისეულ წილში. ასევე, მოგრძო ტვინის სმენითი ბოლცივიდან და შუა ტვინის უკანა ბორცვიბიდან სმენითი ფუნქციის უმალღესი ცენტრები გადაადგილდნენ შიგნითა მუხლოვან სიეულში და ნაიევიარსფეროს საფეთქლისეულ წილში. ამის შედეგად, ამ ფუნქციების ყოფილ უმალღეს ცენტრებს (ტექტუმს, სმენითს ბორცვს, უკანა ორგორაკს) ეღემენტარული რეფღექსების ცენტრების როლი და გადამცემი ინსტანციების დანიმნუღებაღა რჩება. რეცეპტორული აპარატების ასეღანაიორ გადანაცვლებას თან სღევს იმ მოძრაობითი ფუნქციების ცენტრების გადანაცვლებაც, რომელთაც ეს რეცეპტორული აპარატები რეგულირებენ.

ძუღუნწოვრებში კორტიკალური ზონების, მიდამოების და ვღლების თავისებურებები უკიდურესად მრავალფეროვანია. ეს კი იმას მოწმობს, რომ ნახევიარსფეროების ქერქის ევოლუციასი უღიდღესი მნიშვნეღობა ჰქონიათ კონკრეტული საცხოვრებელი გარემოსადმი მრავალნაიორ ადაატაციებს. ქერქული ფორმაციები, თავიანთი უმალღესი პლასტიკურობის გზო, განსაკუთრებით მგრძნობიარედ რეაგირებენ სტრუქტურული ცვლილებებით უშუაღოდ გარემოსთან დაკავშირებული ორგანოების შესაბამის ცვლილებებზე. ამრიგად, ქერქული ფორმაციების ცვლილებებიც გარემო პირობებითაა განპირობებული, ოღონდ მათი შეცვღა არაა უშუაღო. თანაც, ქერქული ფორმაციების რეაგირებას დიფერენცირებული ხასიათი აქვს: იგი მოიცავს არა მთელ ქერქს, არამედ მიღლოდ მის სპეციღლურ სტრუქტურებს. ქერქის პროგრესული ევოლუციის შედეგად, ორგანიზმმა შეიძინა უნარი გარემოს მრავალრიცხოვანი ცვლილებების საპასუღოდ უფრო აღვიღად და სწრაფად რეაგირებისა და, ამის გამო, გარემოზე უფრო სრულყოფიღად ზემოქმედებისა, შესაბამისი რეაქციების დიპაზონის გაფართოებისა და, ამის შედეგად, გარემოს დაუფლებისა. ქერქის განვითარების წყაღობით, ძუღუნწოვრები გარემოში მომხღარ სწრაფ ცვლილებებზე (ახალი მტრები, ახალი მსხვერპლი და სხეა) უმთავრესად რეაგირებენ არა ორგანოთა

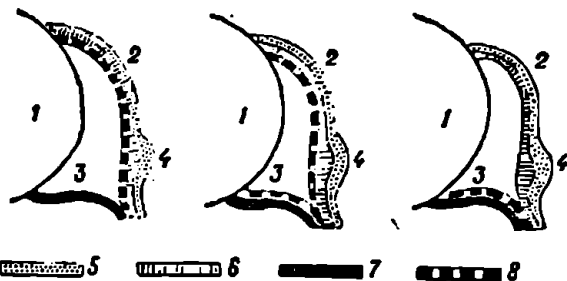
ავებულებისა და ფუნქციების ნელი ცვლილებებით, არამედ თავი-
ანთი ჩვევებისა და მოქმედებების სწრაფი შეცვლით.
ყველაფერი ეს მოწმობს, რომ ქერქის, კერძოდ, ნეოკორტექსის
განვითარება ხერხემლიანთა ევოლუციაში უმნიშვნელოვანეს არ-
ნორფოზს წარმოადგენდა. ბოლოს, ძუძუმწოვრების ევოლუ-
ციის უმაღლეს ეტაპზე შრომითი პროცესების და, შემდეგ, და-
ნაწევრებული ნეტყველების გავლენით, პრიმატების, კერძოდ,
ანთროპომორფული მაიმუნების ტვინი, შემდგომი გასრულყოფი-
ლებისა და დიფერენცირების გზით, გადაიქცა ადამიანის ტვინად,
რომლის მოქმედება ადამიანს საშუალებას აძლევს თვითონ შეი-
გუოს და დაიმორჩილოს გარემო, განსხვავებით თვით უმაღლესი
მაიმუნებისგანაც კი, რომლებიც ეგუებიან გარემოს და მისი შეც-
ვლისგან დამოკიდებით იცვლებიან.

§ 51. ნერვული სისტემის ფუნქციონალური დიფერენცირება

ნერვული ბოქკოები ფუნქციონალური თვალსაზრისით აფე-
რენტული (მგრძნობიარე ანუ სენსორული) და ეფერენტულ-
ი (მამოძრავებელი ანუ მოტორული და სეკრეტორული) შეიძ-
ლება იყვნენ. თითოეული ამ კატეგორიათაგანი იყოფა კიდევ
ორ ჯგუფად. აფერენტული ბოქკოები შეიძლება იყვნენ
სომატოსენსორული (კანის რეცეპტორებიდან, ყურიდან,
ლატერალური სისტემიდან, თვალიდან, პროპრიოცეპტორებიდან
ნოზაგალი ბოქკოები). ან ვისცეროსენსორული (გემოს
რეცეპტორებიდან, ინტეროცეპტორებიდან და ყნოსვის ორგანო-
დან მონაგალი ბოქკოები). ეფერენტული ბოქკოებიც შე-
იძლება იყვნენ: სომატომოტორული (სომური კუნთების
მაინერვირებელი), ან ვისცერომოტორული (ვისცერალური
კუნთების მაინერვირებელი).

ჩვენ გავეცანით პერიფერიული ნერვული სისტემის ამ ოთხი
ფუნქციონალური კომპონენტის განაწილებასაც პერიფერიულ
ნერვებში და მათ ფესვებში. სახელდობრ, ჩვენ ვიცით, რომ
უმაღლეს ხერხემლიანებში სპინალური ნერვების ვენ-
ტრალური ფესვები მარტო სომატომოტორულ ბოქკოებს შეი-
ცავენ, დორსალური ფესვები კი—ბოქკოების სამ დანარჩენ ტიპს.
რეპტილიებსა და ფრინველებში ვისცერომოტორული ბოქკოები
ჯკვე ორივე ფესვით გამოდიან, ძუძუმწოვრებში კი — მთლიანად
ვენტრალური ფესვით, რის გამოც, დორსალურ ფესვში აქ მხო-
ლოდ სენსორული კომპონენტები რჩებიან. ცერებრალურ

ნერვებში, საერთოდ, სენსორული კომპონენტები ქარბობენ, თანაც ამ ნერვებში ყველა კომპონენტს ერთად არასოდეს არ ვხვდებით. თვალისმამოძრავებელი, ქალისა, განმზიდეელი და ენის-ქვეშა ნერვი თითქმის ყოველთვის წმინდა სომატომოტორული ნერვებია. დამატებითი ნერვი წმინდა ვისცერომოტორულია. სმენა-წონასწორობის ნერვი ასევე წმინდა სომატოსენსორული ნერვია. სამ კომპონენტს (სომატოსენსორულს, ვისცეროსენსორულს და ვისცერომოტორულს) შეიცავენ მხოლოდ სამწვერა, სახის, ენახახისა და ცთომილი ნერვი. თანაც პირველი მათგანი



სურ. 189. სპინალური ნერვის ფესვები

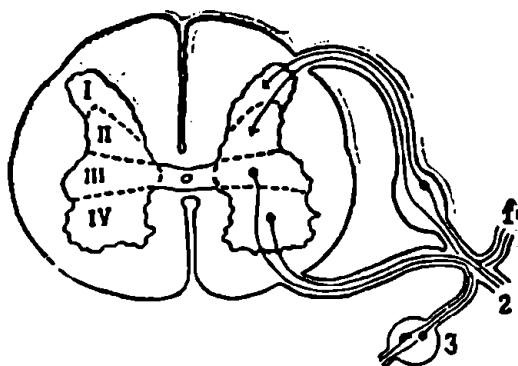
I. წელის ხერხეღიანი, II. ქვეწარმავალი, III. ძუძუმწოვარი .

1. ტვინი, 2. დორსალური ფესვი, 3. ვენტრალური ფესვი, 4. სპინალური კუანძი, 5. სომატურ-სენსორული ბოქკოები, 6. ვისცერალურ-სენსორული ბოქკოები, 7. სომატურ-მოტორული ბოქკოები, 8. ვისცერალურ-მოტორული ბოქკოები.

ვეოლუციის პროცესში კარგავს ვისცეროსენსორულ კომპონენტს, დანარჩენებს კი ხმელეთის ხერხეღიანებში სომატოსენსორული კომპონენტი გამოაკლდებათ. წმინდა სენსორული ნერვებია, აგრეთვე, ყნოსვისა (ვისცეროსენსორული) და მხედველობის (სომატოსენსორული) ნერვი (თუკი მათ, ტრადიციულად, ნერვებად ჩავთვლით). ცერებრალური ნერვების ასეთი თავისებურებების მიზეზები დაწვრილებით ზემოთ იყო განხილული.

პერიფერიული ნერვული სისტემის ფუნქციონალურ დიფერენცირებას ტვინის ფუნქციონალური დიფერენცირება შეესაბამება. კერძოდ, სპინალური ნერვების სომატომოტორული ბოქკოები ტანის ტვინის რუხი ნივთიერების ვენტრალური რქების მოტორული უჯრედების აქსონებია. ვისცერომოტორული ბოქკოები წარმოადგენენ აქსონებს იმ უჯრედებისას, რომლებიც იმყოფებიან ტანის ტვინის რუხი ნივთიერების შუა ზონაში (ვენტრა-

ლური რქების ფუძესთან). სადაც ძუძუმწოვრებს რუხი ნივთიერების ლატერალური (გვერდითი) რქები უვითარდება. სომატოსენსორული ბოჭკოები შედიან ტანის ტვინში და თავისი ტერმინალური განტოტვებით უკავშირდებიან დორსალური რქების უჯრედებს. ვისცეროსენსორული ბოჭკოები ტანის ტვინში უკავშირდებიან უკანა რქების ფუძესთან მყოფ უჯრედებს. ამრიგად, ტანის ტვინში ერთმანეთისაგან შეიძლება განსხვავებულ იქნას ოთხი ფუნქციონალური უბანი: ცენტრალური რქების სომატო-მოტორული უბანი, ვისცერომოტორული შუა უბანი, დორსალური რქების ფუძის ვისცეროსენსორული უბანი და თვით დორსალური რქების სომატოსენსორული უბანი.



სურ. 193. ტანის ტვინის ფუნქციონალური დიფერენცირება

I. სომატოსენსორული უბანი, II. ვისცეროსენსორული უბანი, III. ვისცერომოტორული უბანი, IV. სომატომოტორული უბანი.

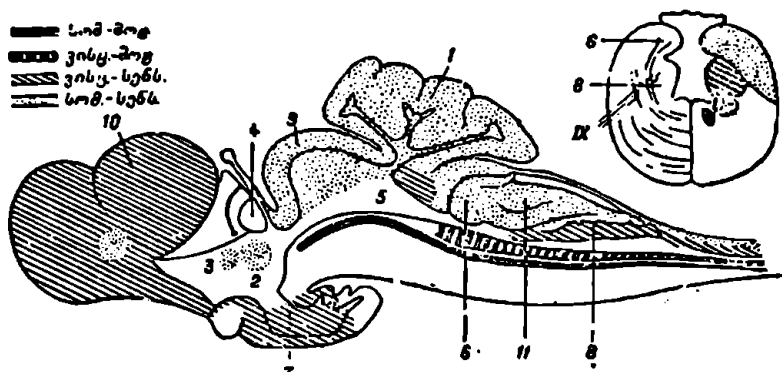
1. დორსალური ტოტი, 2. ვენტრალური ტოტი, 3. სიმპათიკური კვანძი.

ასეთივე ცენტრალური კავშირებით ხასიათდებიან ცერებრალური ნერვები, რის გამოც თავის ტვინშიც იგივე ოთხი ფუნქციონალური მიდამო შეიძლება გამოირჩეს, რაც ტანის ტვინში. განსხვავება ისაა, რომ ცერებრალური ნერვების შემადგენელი ფუნქციონალური კომპონენტების უთანაბრო განვითარების შესაბამისად თავის ტვინის ფუნქციონალური დიფერენცირებაც ფრიად უთანაბროა. თანაც, ეს უთანაბრობა სულ უფრო იზრდება ორალური შიმართულებით. რაც პირველყოფლისა გამობიბატება იმით, რომ სენსორული უბნები თავის ტვინის წინა განყოფილებებისკენ სულ უფრო ძლიერდებიან, მოტორულნი კი — კნინდებიან.

სომატოტორულ მიდამოს მოგრძო ტვინში ვენტრომედიალური უბანი უჭირავს. აქ იმყოფებიან პირველადი ცენტრები განმზიდველი ნერვისა და ენისქვეშა ნერვის ბირთვების სახით. უმაღლეს ხერხემლიანებში მათ ემატებიან მეორეული ცენტრებიც, რომელთა შორის ოლიგებია აღსანიშნავი. ამ მიდამოს დორსალურად ძვეს ვისცეროტორული მიდამო, რომელშიც პირველადს ცენტრებს სამწეორა ნერვის, სახის ნერვის, ენახახის ნერვის, ცთომილი ნერვისა და დამატებითი ნერვის მოტორული ბირთვები შეადგენენ. ეს მიდამო შედარებით უკეთაა განვითარებული თავის ვისცერალური მუსკულატურის განვითარების შესაბამისად. ზოგჯერ იგი ძლიერაა გადიდებული (ელექტრული სკაროსის „ელექტრული წილები“). საგრძნობლად შესუსტებულია იგი ხმელეთის ხერხემლიანებში (სალაყუჩე აპარატის რედუქციის გამო). კიდევ უფრო დორსალურად იმყოფება ვისცეროსენსორული მიდამო, რომელიც აგრეთვე უფრო მეტად წყლის ხერხემლიანთ აქვთ განვითარებული (გაიხსენეთ ზოგი თევზის *lubi vagales* და *lubus facialis*). იგი ძირითადად სახის ნერვის, ენახახის ნერვისა და ცთომილი ნერვის სენსორულ ბირთვებს შეიცავს, რომლებიც უმთავრესად გემოს და, აგრეთვე, ინტეროცეპციის პირველადი ცენტრებია. მოგრძო ტვინის სომატოსენსორულ მიდამოს უკავია მისი გვერდითი კედლის სულ ზედა ნაწილი. იგი შეიცავს ლატერალური სისტემის, ვესტიბულარულ და კოქლეარულ აირველადს ცენტრებს (რომლებიც, შესაბამისად სახის ნერვისა, ცთომილი ნერვისა, ენახახის ნერვისა და სმენა-წონასწორობის ნერვების სომატოსენსორულ ბირთვებს წარმოადგენენ) და, აგრეთვე, სამწეორა ნერვის სომატოსენსორულ ბირთვს. ეს მიდამოც, უფრო მძლავრად, წყლის ხერხემლიანებს აქვთ განვითარებული (*lubi laterales*). ამ პირველადი სომატოსენსორული ბირთვების გარდა, უმაღლეს ხერხემლიანთ (რეპტილიებიდან) მოგრძო ტვინის სომატოსენსორულ მიდამოში უჩნდებათ მეორეული ცენტრები, კერძოდ, მოგრძო ტვინის ზედა სექტების ბულბარული ბირთვები (ნაზი კონისა და სოლისებრი კონის ბირთვები). მეორეული ცენტრების ჩამოყალიბების მიუხედავად, როგორც ვხედავთ, მოგრძო ტვინი ფუნქციონალური დიფერენცირების მხრივ ძალიან ჰგავს ტანის ტვინს და მისგან მხოლოდ ცალკეული ფუნქციონალური მიდამოების განვითარების ხარისხით განსხვავდება.

ნათხეში უკანა ტვინის სისტემის სენსორული მიდამოს უკიდურესად მძლავრად განვითარებული უბანია და მასში ფუნქციონალური უბნების ტიპური განაწილება არ აღინიშნება.

შუა ტვინში სომატომოტორული მიდამო, ისევე, როგორც მოგრძო ტვინში, წარმოდგენილია ტეგმენტუმის ვენტრომედიალური უბნით, სადაც თვალისმამოძრავებელი ნერვისა და ქალის ნერვის ბირთვები იმყოფებიან. ამ პირველად ცენტრებთან ერთად

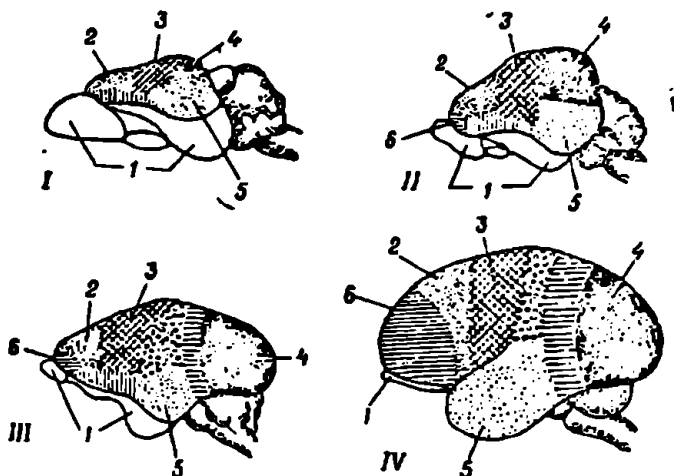


სურ. 191. თავის ტვინის ფუნქციონალური დიფერენცირება

- I. სელაქიის ტვინის მედიალური კრილი, II. მოგრძო ტვინის განივი კრილი.
 1. ნათხემი, 2—3. მუხლოვანი სხეულები, 4. ჰაბენულარული კვანძი, 5. მეორეული საგემოვნო ცენტრი, 6. ლატერალური წილი, 7. ქვედა წილი, 8. ვისცერალური (ვაგალური) წილი, 9. შუა ტვინი, 10. წინა ტვინი, 11. სმენითი არე, 12. განივი აფრა, IX. ენახახის ნერვი.

ტეგმენტუმი უმაღლეს ხერხემლიანებში შეიცავს უმაღლეს სომატომოტორულ ცენტრებსაც (წითელი ბირთვი, შავი ნივთიერება). ტეგმენტუმშივე იმყოფებიან ვისცერომოტორული ცენტრებიც (სამწვერა ნერვის შუატვინისეული ბირთვი, ძუძუმწოვრების თვალისმამოძრავებელი და ქალის ნერვის ვეგეტატიური ბოქკოების ცენტრები). დორსალური ნაწილი მთლიანად სომატოსენსორულია. უმაღლეს ხერხემლიანთა მხედველობითი წილები და უმაღლესთა წინა ბორცვები ოპტიკურ ფუნქციას ემსახურებიან. ტვინის ეს ნაწილი პირველადს ოპტიკურ ცენტრად ითვლება, მაგრამ თუ ასეთად თვით რეტინას მიეიჩნევთ (რაც უფრო სწორია), მხედველობითი წილების სახურავი (ტექტუმი) უმაღლესი კატეგორიის ნერვულ ცენტრად უნდა ჩავთვალოთ. ზოგადი მგრძნობიერების და სმენითი ფუნქციის უმაღლესი ცენტრები უამნიონოების ნახევარკალოვან შემალლებებსა და მათ ჰომოლოგიურ უკანა ბორცვებშია. ამრიგად, შუა ტვინის მთელი სომატოსენსორული ნაწილი უმაღლესი ცენტრების შემცველია.

შორისულ ტვინში ფუნქციონალური დიფერენცირება ერთობ რთულ სურათს იძლევა. პირველად ცენტრებს აქ სულაც აღარ ვხვდებით. ეპითალამუსი (ჰაბენულა) უმაღლესი ყნოსვითი ცენტრია და, ამრიგად, ვისცეროსენსორულ მიდამოს მიეკუთვნება. მთელი ჰიპოთალამუსი და ვენტრალური თალამუსიც, რომლებიც ყნოსვითს, გემოს და სხვა ვეგეტატიურ ფუნქციებთანაა დაკავშირებული, ვისცერალურ მიდამოს შეადგენენ: ისინი ვისცეროსენსორულ და, აგრეთვე, ვისცერომოტორულ ცენტრებს შეეკავებიან. მაგრამ დადგენილია ჰიპოთალამუსის გავლენა იმ სომურ მექანიზმებზე, რომლებიც ვისცერალურ პროცესებთან არიან დაკავშირებულნი. თვით თალამუსი (ნეოთალამუსი) ძირითადად



სურ. 192. ფუნქციონალური უბნების თანაფარდობა ძუძუმწოვრების ქერქში

I. ბტუნია (Macroselkidae), II. ტუპაია (Tupaiaidae). III. ტარსუსი (Tarsiidae), IV. კალიტრიჩი (Callitrichidae).

1. ყნოსვითი უბანი, 2. მოუტორული უბანი, 3. ტაქტილური უბანი. 4. ნებდვლობითი უბანი, 5. სმენითი უბანი, 6. შებლის წინა უბანი.

სომატოსენსორული ფორმაციაა, მაგრამ იგი იმპულსებს ვისცეროსენსორული ცენტრებიდანაც ღებულობს. მეტათალამუსი სომატოსენსორულ ცენტრებს (მუხლოვან სხეულებს) შეიცავს.

კიდევ უფრო მეტადაა შეცვლილი წინა ტვინი. მისი ყნოსვითი წილები შეიცავენ ვისცეროსენსორულ (ყნოსვითს) პირველადს ცენტრებს. ნახევარსფეროების ქერქი უმდაბლეს ხერხემლიანებში აგრეთვე მთლიანად ვისცეროსენსორულია და უმაღლეს ოლფაქტორულ ცენტრებს შეიცავს. უკვე რეპტილიების ქერქში

ჩნდებიან სომატოსენსორული (უპირველესად ოპტიკური) ცენტრებიც. შემდეგ (ძუძუმწოვრებში) მასში ჩნდებიან ყველა სენსორული და მოტორული (სომურიც და ვისცერალურიც) ფუნქციების უმაღლესი ცენტრებიც. ისინი სულ უფრო და უფრო ვითარდებიან და ყნოსვითი ცენტრების ლოკალიზაცია თანდათან მცირდება: ისინი შემოიზღუდებიან პალეოკორტიკალური და არქიკორტიკალური ფორმაციებით (ორბიტალური და ლიმბალური მიდამო). თვით ძუძუმწოვრების ევოლუციის პროცესში აშკარად ჩანს ქერქის, როგორც უმაღლესი ყნოსვითი ფორმაციის, დაკნინება. ნახევარსფეროების ქერქქვეშა ბირთვები (სტრიატუმი) უმაღლეს მამოძრავებელ ცენტრებს შეიცავენ, რომელთაც ძირითადად სომატომოტორული ხასიათი აქვთ, მაგრამ ვისცერალურ ფუნქციებზე ისინიც ახდენენ გავლენას.

ამრიგად, თავის ტვინის როლი არ შემოიფარგლება აგზნების უბრალო გადაცემით მგრძნობიარე ცენტრებიდან მამოძრავებელ ცენტრებში. მართალია, ასეთი მარტივი რეფლექსური რკალები, რომლებიც ტანის ტვინის დამახასიათებელია, თავის ტვინშიც გვხვდებიან, მაგრამ თავის ტვინის მთავარი დამახასიათებელი თავისებურებაა მასში უმაღლესი ნერვული ცენტრების არსებობა. ამ უმაღლეს ცენტრებში იმპულსები უშუალოდ რეცეპტორებიდან კი არ აღწევენ, არამედ პირველადი სენსორული ცენტრებიდან.

ტანის ტვინის სომატოსენსორული მიდამოს უჯრედებიდან (ე. ი. რუხი ნივთიერების დორსალური რქების უჯრედებიდან) ბოკკოები დორსალური სვეტების გამტარი გზებით მიდიან მოგრძო ტვინში, დორსალური სვეტების ბირთვებამდე. ამ ბირთვებიდან და მოგრძო ტვინის მთელი სომატოსენსორული მიდამოდან (ლატერალური წილი, სმენითი ველი) იწყებიან ბოკკოები, რომლებიც ბოლოვდებიან ნათხემში, შუა ტვინის სახურავში, შორისულ ტვინში (თალამუსი, მეტათალამუსი), წინა ტვინის ქერქში. მხედველობითი ბოკკოები აღიან შუა ტვინის სახურავში, რომელიც უმდაბლესი ხერხემლიანების უმაღლესი ოპტიკური ცენტრია, თუმცა ოპტიკური გზების კოლატერალები აქაც აღწევენ თალამუსში. უმაღლეს ხერხემლიანებში მთავარი ოპტიკური გზა აღის ქერქის კეფის წილამდე (გარეთა მუხლოვან სხეულზე და თალამუსზე გავლით). ტანის ტვინის ვისცეროსენსორული მიდამოს (შუა ზონა) უჯრედებიდან ბოკკოები მიიმართებიან თეთრი ნივთიერების ლატერალური სვეტებით, მოგრძო ტვინზე გავლით, უკანა ტვინამდე, სადაც უმაღლესი ვისცეროსენსორული ცენტრებია (ინტეროცეპტორული ცენტრები). უკანა ტვინის ამ მიდამოშივე შედიან ბოკკოები

შოგრო ტვინის ვისცერალური წილიდანაც, ვისცეროსენსორული ცენტრები, კერძოდ გემოვნების ცენტრები, იმყოფებიან უკანა ტვინის გვერდითს კედლებში და ნათხემის საარქველში (valvula cerebelli), რომელიც ძლიერ არის განვითარებული სრულძველვან თევზებში. უკანა ტვინიდან მესამეული ვისცერალური გზები აღიან შორისულ ტვინშიც, სადაც ისინი უმთავრესად ჰიპოთალამუსში (სახელდობრ, ქვედა წილებში და ძუძუსებრ სხეულებში) ბოლოვდებიან. აქედან ისინი აღიან წინა ტვინის ქერქამდისაც (ძუძუმწოვრებში). ყნოსვითი წილის პირველადი ცენტრებიდან ბოქოები აღწევენ ზოლოვან სხეულებს, წინა ტვინის პალეოკორტექსა და არქიკორტექსს და აგრეთვე უკავშირდებიან შორისული ტვინის ცენტრებს, კერძოდ, ჰიპოთალამუსს და ეპითალამუსის ნაწილებს (ჰაბენულარულ კვანძს). ამრიგად, ვისცეროსენსორული მიდამო, რომელიც უმაღლეს სენსორულ ცენტრებს შეიცავს, თავის ტვინში წარმოდგენილია ნათხემის გარკვეული ნაწილებით, ჰიპოთალამუსით, ეპითალამუსით, ზოლოვან სხეულებითა და წინა ტვინით. გარდა ამისა, ძუძუმწოვრებს უმაღლესი ვისცეროსენსორული ცენტრები ახალ ქერქშიც (ნეოკორტექსში) აქვთ. ამ სენსორული ცენტრების გარდა ნეოკორტექსი შეიცავს უმაღლეს მოტორულ ცენტრებსაც (როგორც სომურს, ისე ვისცერალურსაც), რომლებიც ქერქის სხედასხვა ველებშია ლოკალიზებული.

ამრიგად, უმაღლესი თანრიგის ცენტრების წარმოქმნისას სულ უფრო და უფრო ძნელდება ტვინის ფორმაციების დიფერენცირება სომურ და ვისცერალურ მიდამოებად. ნათხემის, შორისული ტვინის ნაწილები და, განსაკუთრებით, წინა ტვინის ქერქის არეები (ველები) თუშცა კი ასრულებენ უმთავრესად ერთი რომელიმე ტიპის ფუნქციას (სომურს თუ ვისცერალურს), მაგრამ მათი მოქმედება გარკვეულ გავლენას ახდენს მეორე ტიპის ფუნქციებზეც. თუკი ჩვენ მაინც ვასხვავებთ სომურ და ვისცერალურ ცენტრებსა და აპარატებს, ეს მხოლოდ იმის მიხედვით, თუ რომელი ტიპის ფუნქციაა მათთვის მთავარი.

ამრიგად, თავის ტვინის შესწავლას იმავე დასკვნამდე მივყავართ, რომელსაც პერიფერიული ნერვული სისტემის, მუსკულატურის, ქალასა და თავის სხვა ორგანოების შესწავლა იძლევა. თავის უკანა, ქორდალური ნაწილი ტანის წინა ნაწილის გარდაქმნის რეზულტატია. წინა, პრექორდალური ნაწილი კი აბლადაა წარმოქმნილი. პირველადი წინა ტვინი სრულიად თავისებური ფორმაციაა, რომელიც, როგორც ჩანს, განვითარდა ტვინის წინა ბოლოს მგრძნობიარე მიდამოს გარკვეული უბნის გადიდების შედეგად, ყნოსვის რეცეპტორის განვითარებასთან დაკავშირებით.

მართლაც, ყველა უმდაბლესი ხერხემლიანის საკუთრივ წინა ტვინი მარტოოდენ ყნოსვითი ცენტრების კომპლექსია. ამ განყოფილებასა და დანარჩენ ტვინს შორის, ცხადია, უნდა გაჩენილიყო პირველი, უძველესი საკოორდინაციო აპარატი, როგორცაა შორისული ტვინი. უფრო გვიან ტვინის მომდევნო განყოფილებების (შუა და უკანა ტვინის) სახურავშიც იწყო საკოორდინაციო ცენტრების ჩამოყალიბება. ხერხემლიანთა წყლის გარემოდან ხმელეთზე ამოსვლისას უდიდესი მნიშვნელობა შეიძინეს მხედველობის, სმენის და შეხების რეცეპტორებმა. შესაბამისად, ხმელეთის ხერხემლიანებში მოხდა უმაღლესი სომური ცენტრების, კერძოდ, მხედველობის, ძლიერი განვითარება. უმაღლესი საკოორდინაციო აპარატის როლი გადაეცა დიდ ტვინს, მისი ქერქის სომატურ მიდამოს, რომელიც სწორედ კოლოსალურად უვითარდება ძუძუმწოვრებს. ქერქის ვისცერალური (ყნოსვითი) მიდამო (პალეოკორტექსი და არქიკორტექსი) უკანა პლანზე იხვევს და ძირითადად შენარჩუნებულია ქერქის ვენტრალურ უბნებსა და ჰიპოკამპუსში.

§ 52. უშნძციათა ლოკალიზაცია ნახვამაკსვირომბის ძირძში

ევოლუციის პროცესში ქერქის უბნებმა შეიძინეს ერთმანეთისაგან განსხვავებული სტრუქტურა და დასპეციალდნენ სხვადასხვა ფუნქციის შესრულებაზე. ნეოკორტექსის სტრუქტურათა სპეციალიზაციის მიმართულება განპირობებული იყო ცხოველის არსებობის პირობებით. კერძოდ, ყველაზე მეტად, იგი დამოკიდებული იყო იმისაგან, თუ რა სახის რეცეპცია განსაზღვრავდა ცხოველის ქცევას.

უძველეს, ძველ და ახალ ქერქად დიფერენცირება უკვე რეპტილიების ქერქშიცაა გამოხატული. ქერქული ფორმაციები ერთმანეთისაგან განსხვავდებიან არქიტექტონიკითაც და სხვა ნაწილებთან კავშირებითაც. მაგრამ რეპტილიების ქერქის უბნების ფუნქციონალური განსხვავებების არსებობა დადასტურებული არაა. როგორც ჩანს, ამ ცხოველებს ქერქში ფუნქციათა ლოკალიზაცია არ ახასიათებთ. ფრინველების ქერქი ევოლუციურ ფორმაციებად (პალეოკორტექსად, არქიკორტექსად და ნეოკორტექსად) დიფერენცირებული სულაც არ არის. ქერქის სუსტი განვითარების მიუხედავად, მასში თითქოს მაინც ხერხდება ფუნქციონალური დიფერენცირების დადგენა. კერძოდ, ქერქის უკანა ნაწილი ოპტიკურ ზონად იქნა მიჩნეული (ამ ნაწილის გაღიზიანება თვალების მოძრაობას იწვევდა, მისი დაზიანება კი

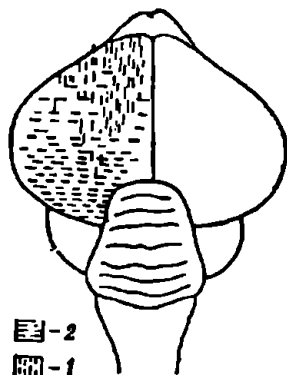
—მხედველობის ფუნქციის მოშლას). ქერქის წინა ნაწილი მოტორულ ზონად ითვლება (მისი ცალკეული უბნების გალიზიანება იწვევს ფრთების, ფეხების, თითების, ნისკარტის, ენის იზოლირებულ მოძრაობას). მაგრამ ახლა თვლიან, რომ ყველა ეს რეაქცია ქერქის თხელი ფენის ქვეშ მყოფი სტრიატუმის ამა თუ იმ უბნის გალიზიანების შედეგადაა მიღებული. ამრიგად, ფუნქციითა ლოკალიზაცია ქერქში არც ფრინველებს უნდა ახასიათებდეთ.

როგორც ვხედავთ, ძუძუმწოვრებამდე თავის ტვინის ნახევარსფეროების ქერქი ფუნქციონალურად არ არის დიფერენცირებული. ის მაინც ცხადია, რომ ქვეწარმავლებისა და ფრინველების ქერქის უბნებს (თუნდაც ისინი რაიმე ფუნქციონალურ განსხვავებებს ამტკიცებდნენ) შეუძლიათ ერთმანეთს შეენაცვლონ ამა თუ იმ ფუნქციის შესრულებისას.

ძუძუმწოვრების ქერქული სტრუქტურების ევოლუცია, როგორც ვიცით, გამოიხატა ნეოკორტექსის უალრესი გართულებითა და მისი მოცულობის უკიდურესი გადიდებით. ნეოკორტექსის პროგრესული გადიდების ტენდენცია აშკარადაა გამოსახული თვით ძუძუმწოვართა კლასის ფარგალშიც: ზღარბის ქერქში ნეოკორტექსი შეადგენს მხოლოდ 32,4%, ბოცერისაში — 56%, ძალღისაში — 84,2%, ადამიანისაში კი — 95,9%.

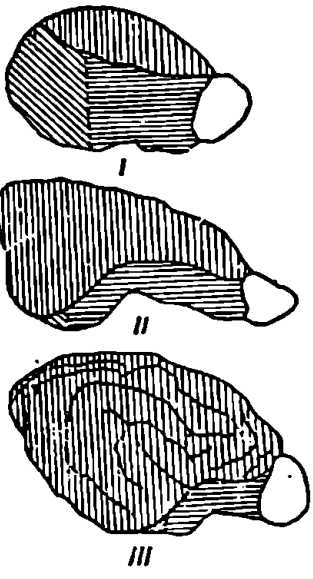
უკვე უმდაბლესი ძუძუმწოვრების ნეოკორტექსში შედგენდება თვალსაჩინო ციტოარქიტექტონიკული ჰეტეროგენულობა და ცალკეული არეების (ველების) განსხვავებულობა შრეების განვითარების ხარისხითა და ციტოლოგიური შედგენილობით. ამ სტრუქტურულ დიფერენციაციასთან ერთად ჩნდება ქერქის ფუნქციონალური სპეციალიზაციაც.

ფუნქციონალური სპეციალიზაციის პირველი წინაშენები მდრღნელების ქერქშია აღნიშნული. ეს იმას არწინავს, რომ უფრო პრიმიტიულ ძუძუმწოვრებს ფუნქციონალური დიფერენცირება სულაც არ ახასიათებთ: ბევრი მათგანი ამ მხრივ



სურ. 193. ფრინველების ნახევარსფეროების ანალიზატორული არეები
1. მოძრაობითი ანალიზატორის არე, 2. მხედველობითი ანალიზატორის არე.

არცაა შესწავლილი. ჩლიქოსნებისა და მტაცებლების ქერქში ყოველი ანალიზატორისათვის სპეციალური საპროექციო არეა დიფერენცირებული. მაგალითად, ძალს მოძრაობითი ანალიზატორის ზონა ლოკალიზებული აქვს ჯვრის-



სურ. 154. ძუძუ მწოვრების ნეოკორტექსის განვითარების ხარისხი
 I. ზღარბი, II. ბოცვერი, III. ძაღლი (ჰორიზონტალურად არქიკორტექსია დაშტრინული, ვერტიკალურად — ნეოკორტექსი. ირიბად — შორისული ფორმაციები).

ებრი ხვეულის ქერქში, მხედველობითი ანალიზატორისა კი — ნახევარსფეროს კეფის ნაწილისაში. მხედველობითი მიდამოს ქერქის ამოცლის შემდეგაც ძალს მარტივი პირობითი მხედველობითი რეფლექსები წარმოექმნება. ამის მიზეზი ისაა, რომ ყოველი ანალიზატორის ქერქული ბირთვი გარემოცულია ამავე ფუნქციის მქონე გაფანტული ელემენტებით. მათი რიცხვი მით უფრო ნაკლებია, რაც უფრო ეშორდებით ბირთვის. ასეთი დიფუზური სარტყელი ანალიზატორის ბირთვის ირგვლივ, უმდაბლესი ძუძუმწოვრების დიფუზური ქერქის ნაშთია. საყურადღებოა, რომ ახალშობილ ლეკვებს ფუნქციონალური ლოკალიზაცია ძალიან სუსტი აქვთ: მხედველობითი ქერქის ექსტერპაციის შემდეგ, მეზობელი უბნების ქერქის უჯრედები იწყებენ ოპტიკური ცენტრების ფუნქციის შესრულებას. ამრიგად, მტაცებ-

ლებსა და, აგრეთვე, ჩლიქოსნებს ქერქის ფუნქციონალური ზონები ლოკალიზებული აქვთ, მაგრამ მკვეთრად მოსაზღვრული კი არაა. ანალიზატორების ქერქული ნაწილები უმაღლესი ძუძუმწოვრების ქერქში ასეა განაწილებული: მხედველობითი ზონა კეფის მიდამოშია; სმენითი — საფეთქლისაში, ყნოსვითი — ვენტრალურ ზედაპირზე, შეხებითი — შუბლისა და თხემის წილის საზღვარზე, მოძრაობითი — შუბლის წილში, ინტეროცეპციული ცენტრები გაბნეულია სხვა რეცეპციების საპროექციო ზონებში, უპირატესად ნახევარსფეროს წინა ნაწილში. საინტერესოა, რომ ანალიზატორების კორტიკალური ზონე-

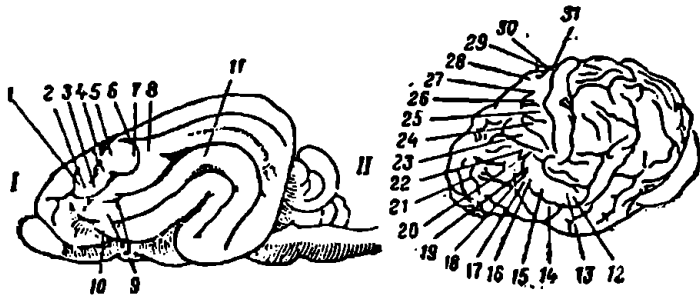
ბის განვითარების ხარისხი განპირობებულია ამა თუ იმ რეცეპციის ეკოლოგიური მნიშვნელობით. მაგალითად, კატისათვის წამყვანი მნიშვნელობა მხედველობასა და სმენასა აქვს, რის გამოც მის ქერქში მხედველობითი და სმენითი ზონაა ფრიად ძლიერ განვითარებული. ძაღლის ცხოვრებაში განსაკუთრებულ როლს ეწოდება და სმენა ასრულებს, რასაც ამ ფუნქციების კორტიკალური ზონების ძლიერი განვითარება შეესაბამება. ძალიან კარგი ყნოსვა აქვთ ციყვს, კურდღელსა და ბოცვერს, მაგრამ ციყვისა და კურდღლის ყნოსვითი კორტიკალური ზონა უფრო ვრცელია, რაც აიხსნება, როგორც ჩანს იმით, რომ ისინი ბოცვერზე უფრო მოძრავნი არიან.

ნააღვარსფეროების ქერქის ევოლუციამ უაღრესად მაღალ ხარისხს პრინციპებში მიაღწია. ხეებზე ცხოვრებისათვის აუცილებელი იყო კიდურების (განსაკუთრებით, წინა კიდურის) ინტენსიფიკაცია. ტერის დაპირისპირებას სხვა თითებისადმი მოჰყვა მრავალნაირი რთული სატაციო მოძრაობების უნარის შექმნა. ყველაფერმა ამან განაპირობა მაიმუნებში მოძრაობითი და მხედველობითი ანალიზატორის უპირატესი განვითარება. ამ ცხოველებს განსაკუთრებით ძლიერა აქვთ დიფერენცირებული მოძრაობითი ანალიზატორის ქერქული ზონა: იგი ყველა დანარჩენ ზონებს სჭარბობს. თანაც, ამ ზონას ფრიად ზუსტი, დაკონკრეტებული ლოკალიზაცია ახასიათებს: თუ, მაგალითად, ძაღლს ამ ზონაში მთელი კიდურის საპროექციო უბანი აქვს, მაიმუნს კიდურის თვითეული ნაწილის სპეციალური საპროექციო უბნები გააჩნია (მხრის, მაჯის, თითებისა და სხვა ნაწილების კუნთებისათვის). მოძრაობითი ანალიზატორას ზონა უკიდურესად რთულია ანთროპომორფული მაიმუნების ქერქში. მისი დეტალური სპეციალიზაცია შეესაბამება ამ ცხოველების რთულ იორტორიკას და მრავალგვარი მანიპულაციების შესრულების უნარს.

ის რაგვარობითი სპეციფიკა, რომელიც ადამიანს ყველა ცხოველისაგან განასხვავებს, არეკლილია მისი ტვინის და, კერძოდ, ქერქის ფუნქციებსა და აღნაგობაში. შეუდარებლად მაღლა დგას ადამიანი ცხოველებზე ფუნქციათა ლოკალიზაციის მხრივაც. ადამიანის ქერქში კონკრეტული სიგნალების ანალიზატორების ცენტრალური განყოფილებები მაქსიმალურ სპეციალიზაციას აღწევენ. თვითეული ანალიზატორის საპროექციო არეები ზუსტადაა ლოკალიზებული.

უაღრესად რთულადაა დიფერენცირებული მოძრაობითი ანალიზატორის კორტიკალური ზონა. იგი მოიცავს ნახევარსფეროს წინა ცენტრალურ ხვეულს (*gyrus centralis*

anterior) და მის გაგრძელებას მედიალურ ზედაპირზე, ე. ი. პარაცენტრალური წილაკის (lobulus paracentralis) წინა ნახევარს. არქიტექტონიკულად იგი ხასიათდება მე-5



სურ. 195. შორაობითი ანალიზატორის საპროექციო ზონის დიფერენცირება

I. ძალი, II. შიმპანზე

1. კეფას კუნთები, 2-3. წინა თათის გამშლულები, 4-5. უკანა თათის მომხრელები, 6. კედის კუნთები, 7. წინა თათის მოზიდეველები, 8. სახის კუნთები, 9-10. პირის კუნთები, 11. ქუთუთების კუნთები, 12. საღეჭი კუნთები, 13. საბგერო კუნთები, 14. ყბის აწვევი კუნთები, 15. ენის კუნთები, 16. ყბის ჩამომწევი კუნთები, 17. ნესტოების კუნთები, 18. სახის კუნთები, 19. ქუთუთოების კუნთები, 20. ყურის კუნთები, 21. თვალის მამოძრავებელი კუნთები, 22. კისრის კუნთები, 23. თითების კუნთები, 24. მუჯის კუნთები, 25. მკლავის კუნთები, 26. მხრის კუნთები, 27. ტანის კუნთები, 28. ბარძაყის კუნთები, 29. წვივის კუნთები, 30. კოკის კუნთები, 31. ფეხის თითების კუნთები.

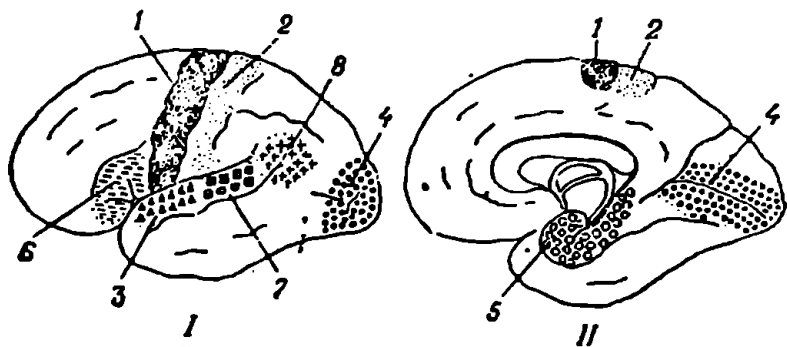
შრეში გიგანტური პირამიდული უჯრედების არსებობით, რომელთა აქსონები პირამიდულ ტრაქტს ქმნიან. მოტორული ზონა კონტრალატერალურია (ე. ი. ყოველ ნახევარსფეროში სხეულის მოპირისპირე ნახევარის კუნთების საპროექციო უბნებია). თანაც, ამ ზონაში, ზემოდან ქვემოთ თანმიმდევრობით განლაგებულია სხეულის ყველა კუნთოვანი ჯგუფების საპროექციო უბნები ფეხის თითებიდან თავამდე (ამრიგად, აქ აღმნიშნის სხეული თავდაყირა პროციირდება). საინტერესოა, რომ ხელისა და სამეტყველო აპარატის ფუნქციის ურთულესი მოტორიკის შესაბამისად, სწორედ ამ ორგანოების საპროექციო უბნებია განსაკუთრებით დიდი და რთულად დიფერენცირებული. კანისებული ანალიზატორის კორტიკალური ზონა მოიცავს უკანა ცენტრალურ ხვეულს (gyrus centralis posterior) და მის გაგრძელებას, პარაცენტრალური წილაკის უკანა ნახევარს. ეს

ზონაც კონტრალატერალურია და სპეციალიზებული. საპროექციო უბნების განწყობაც მასში ისეთივეა, როგორც მოტორულ ზონაში. მხედველობითი ანალიზატორის საპროექციო ზონა მოიცავს ნახევარსფეროს კეფის წილის მედიალურ ზედაპირზე მყოფი სოლისა (cuneus) და ენისებრი ხვეულის (gyrus lingualis) ნაწილებს, რომლებიც იმყოფებიან დეზის ნაპრალის (fissura calcarina) ორსავე მხარეზე. თვით ამ ზონაში ლოკალიზებულია კონკრეტული უბნები, რომლებიც რეტინის ცალკეულ უბნებს შეესაბამებიან. სმენითი ანალიზატორის საპროექციო ზონა იმყოფება საფეთქლის ზედა ხვეულის (gyrus temporalis superior) შიგნითა ზედაპირზე. მასშიაცაა დადგენილი სხვადასხვა სიმალის ტონის ბგერების საანალიზო უბნების ლოკალიზაცია. ნახევარსფეროს მედიალური ზედაპირის ფუძესთან, ჰიპოკამპუსის ხვეულის (gyrus hippocampi) კაუქის (uncus) ქერქი შეადგენს ყნობვითი ანალიზატორის საპროექციო ზონას, რომელიც დაკნინებულია, ადამიანის ყნოსვის სისუსტის შესაბამისად. ითვლება, რომ მის მახლობლად, ლიმბური ხვეულის (gyrus limbicus) ნაწილში გენოზ ანალიზატორის საპროექციო ზონა იმყოფება. ინტეროქეპციული საპროექციო უბნები განაწილებული უნდა იყოს ნახევარსფეროს სხვადასხვა ნაწილში.

ამრიგად, ადამიანის ნახევარსფეროების ქერქში დაზუსტებულია და მტკიცედ ლოკალიზებული გარემოს კონკრეტული სიგნალების ანალიზატორთა ის ცენტრალური ზონები, რომლებიც უკვე ცხოველებს გააჩნიათ. ანალიზატორების ფუნქციონალურ არეებს ნახევარსფეროს ზედაპირის მხოლოდ მცირე ნაწილი უჭირავთ. ქერქის უმეტეს ნაწილს მოიცავენ საასოციაციო არეები, რომელთა უჯრედები ახორციელებენ ურთულეს კავშირს კონკრეტულ ანალიზატორულ ცენტრებს შორის. ადამიანის ქერქის სპეციფიკა ისაა, რომ მის საასოციაციო არეებში წარმოიქმნებიან ის კომბინაციებიც, რომლებიც მეტყველებასთანაა დაკავშირებული (მეორე სასიგნალო სისტემა). უჯრედები, რომლებიც სიტყვიერი სიგნალების გაანალიზებაში მონაწილეობენ, არაა მყარად ლოკალიზებული და მათ შემცველ უბნებს ერთიმეორის ფუნქციონალური შენაცვლება ძალუძთ (ამიტომაცაა, რომ ქერქის საკმაოდ ვრცელი დაზიანებისას ადამიანს მეტყველება უნარჩუნდება ხოლმე). ეს მოგვაგონებს კონკრეტული სიგნალების ანალიზატორების კორტიკალური ზონების ევოლუციის ადრეულ ეტაპებს (მღრღნელებისა და სხვათა ქერქი).

მაგრამ სიტყვიერი სიგნალების ანალიზის სისტემაში ადამიანს მინც ეტყობა ფუნქციონალური ლოკალიზაციის ნიშნები, რაც გამოიხატება ევრეთ წოდებული „ქერქის მეტყველებითი ცენტრების“ არსებობით. ეს უბნები იმყოფებიან კონკრეტული ანალიზატორების ზონების მახლობლად, რაც მიუთითებს უპირობო კავშირს პირველსა და მეორე სასიგნალური სისტემას შორის. მოძრაობითი ანალიზატორის საპროექციო ზონის მახლობლად, სახელდობრ, იმ უბნების ახლოს, რომლებიც ხორხის, ტუჩების, ენასა და ლოყების კუნთებს შეესაბამებიან, შუბლის ქვედა ხვეულში (*gyrus frontalis inferior*) მდებარეობს „მეტყველების მოძრაობითი ცენტრი“ (ანუ „ბოლქასეული ცენტრი“). ამ უბნის დაზიანებისას ადამიანს მოშლილი აქვს მეტყველებითი მოძრაობების კოორდინაციის ფუნქცია: იგი ვერ ამბობს სიტყვებს, თუმცა სამეტყველო შესკულატურა მას პარალიზებული არა აქვს და სხვისა ნათქვამიც ესმის. სწრაფი ანალიზატორის ზონის ახლოს, საფეთქლის ზედა ხვეულის უკანა ნაწილში იმყოფება „მეტყველების სმენითი ცენტრი“ (ანუ „ვერნიკესეული ცენტრი“), რომლის დაზიანებისას ადამიანი ვერ იგებს მოსმენილი სიტყვის შინაარსს, თუმცა სმენაც აქვს და თვითონაც შეუძლია ლაპარაკი. მხედველობითი ქერქის მახლობლად, თხემის ქვედა წილის (*lobus parietalis inferior*) კუთხის ხვეულში (*gyrus angularis*) ლოკალიზებულია „მეტყველების მიედველობითი ცენტრი“, რომლის დაზიანებისას ადამიანს არ შეუძლია დაწერილი სიტყვების შინაარსის გაგება, თუმცა იგი ხედავს და კითხულობს მათ, ნათქვამიც ესმის და თქმაც ძალუძს. ამ მიდამოების გარდა, სიტყვიერი სიგნალების გაანალიზებაში მონაწილეობენ ქერქის უბნები, რომელთა მეშვეობითაც ხორციელდება ხშიანი კითხვა, წერილი მოძრაობანი და სხვა. ეს ფუნქციები ჩნდებიან მხოლოდ სწავლის პროცესში. აღნიშნული „მეტყველებითი ცენტრები“ ნამდვილ ნერვულ ცენტრებს არ წარმოადგენენ და არც ნყარად არიან ლოკალიზებული ქერქში. ზოგჯერ მათ დაზიანებას არ მოსდევს მეტყველების მოშლა და, პირუკუ, მეტყველების ესა თუ ის ფუნქცია ამ უბნების დაზიანებულადაც შეიძლება დაირღვეს. ეს „ცენტრები“ მეტყველების ურთულესი ცენტრალური მექანიზმის უმნიშვნელოვანესი კომპონენტებია, რომლებიც დიდ როლს ასრულებენ სიტყვიერი სიგნალების ანალიზისათვის საჭირო ასოციაციური კავშირების დამყარებაში. საინტერესოა, რომ ერთი რომელიმე მეტყველებითი ზონის დაზიანებისას აღინიშნება ხოლმე მეტყველებასთან დაკავშირებული სხვა

ფუნქციების ნაწილობრივი დაქვეითებაც. ცხადია, მეტყველებ-
ის ფუნქცია მთლიანობას წარმოადგენს და ერთ-ერთი კომპო-
ნენტის დარღვევას ამ მთლიანობის ორგანიზაციის დარღვევა მოჰ-
ყვება.



სურ. 196. ფუნქციათა ლოკალიზაცია ადამიანის
ნახევარსფეროს ქერქში

I. გარეთა ზედაპირი, II. ზედალურ ზედაპირი.

1. მოძრაობითი ანალიზატორის ზონა, 2. კანისეული და პროპრიოცეპციული ანალიზატორის ზონა, 3. სმენითი ანალიზატორის ზონა, 4. მხედველობითი ანალიზატორის ზონა, 5. ყნოსვითი ანალიზატორის ზონა, 6. მეტყველების მოძრაობითი ზონა, 7. მეტყველების სმენითი ზონა, 8. მეტყველების მხედველობითი ზონა.

ამრიგად, ევოლუციის პროცესში ნახევარსფეროს ქერქში ხდება ფუნქციონალური ზონების პროგრესული ლოკალიზაცია. ფუნქციათა ლოკალიზაციას ყოველთვის დინამიკური ხასიათი აქვს: ანალიზატორების ქერქულ ნაწილებს შორის არსებული კავშირები ყოველ მომენტში შეიძლება შეიცვალოს, ნერვული იმპულსები სულ სხვადასხვა მიმართულებით შეიძლება წარემართონ. ქერქის ფუნქციონალური არეები, თავიანთი ურთულესი კავშირებითურთ, ქმნიან უკიდურესად მოძრავსა და ცვალებად სისტემას, რომელიც უმაღლეს ნერვულ მოქმედებას წარმართავს.

§ 53. ნერვული სისტემის ცვალებადობა

ცხოველთა ევოლუციის პროცესში ნერვული სისტემის გარდაქმნის ორ უმთავრეს ზოგად კანონზომიერებას მისი ცენტრალიზაცია და ცეფალიზაცია წარმოადგენს. ცენტრალიზაცია გამოიხატება ნერვული უჯრედების კონცენტრაციით ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში. ეს პროცესი, რომელიც ევოლუციაში ძალიან ადრე დაიწყო და რომელსაც შედეგად თვით-

ცენტრალური ნერვული სისტემის ჩამოყალიბება მოჰყვა, ხერხემლიანებში მაქსიმუმსაა მიღწეული: პერიფერიულ კვანძებსა და ზოგიერთ წნულეებში (მომწელებელი ორგანოების ინტრამურალური წნულეები) ნერვული უჯრედების არსებობა მეორეული დიფერენციაციის რეზულტატია.

ცეფალიზაცია არის ცენტრალური ნერვული სისტემის თავის ბოლოზე თავის ტვინის წარმოქმნა, ესე იგი ისეთი განყოფილების განვითარება, რომელიც აერთიანებს და მეთაურობს (ცეფალიზირებს) მთელი ნერვული სისტემის მოქმედებას. ცეფალიზაციის პროცესში ხდება ტანის ტვინის ფუნქციების უმაღლესი ცენტრების ჩამოყალიბება თავის ტვინში და შესაბამისად ძველი ცენტრების დაქვემდებარებულ ინსტანციებად ქცევა. ცეფალიზაცია დამახასიათებელია ბილატერალური სიმეტრიის მქონე ყველა ცხოველისათვის, თუმცა, სხვადასხვა ცხოველებს იგი სხვადასხვა ხარისხითა აქვთ გამოხატული.

როგორც ვიცით, ხერხემლიანების (და საერთოდ ყველა ბილატერალური ცხოველების) თავის ტვინის ევოლუცია განპირობებულია თავზე მთავარი რეცეპტორების არსებობით და, აგრეთვე, პირისა და ბრანქიალური აპარატის ყოფნით. ეს რეცეპტორები განსაზღვრავენ, კერძოდ, ცეფალიზაციის პროცესსაც. ცეფალიზაციისათვის განსაკუთრებით დიდი მნიშვნელობა ენიჭება რეცეპტორებს, ცხოველის ქცევის განმსაზღვრელ ორგანოებს. მაგრამ ნერვული სისტემის ცეფალიზაციისათვის ყველა რეცეპტორულ სისტემას ერთნაირი მნიშვნელობა არა აქვს. ამ მხრივ რეცეპტორები ორ ჯგუფად შეიძლება გაიყოს.

პირველ ჯგუფს შეადგენს სპინალური ტიპის რეცეპტორები, რომლებიც დაკავშირებულნი არიან ტანის ტვინის აპარატთან. ცხოველთა სამყაროს სხვადასხვა ჯგუფებში ამ ტიპის რეცეპტორები აუცილებელნი არ არიან და მათ მუდმივი ადგილი არ გააჩნიათ. მათი ნერვული აპარატი მარტივია: მაქსიმალური სირთულით იგი წარმოადგენს სპეციალიზებულ არანერვულ უჯრედს, გარშემოვლებულს საბოლოო ნერვული გრძნობიარე დაბოლოებით, რომლის უჯრედი ტანის ტვინის სისტემაში იმყოფება. თანაც, მათი ნერვული ცენტრები და ცენტრალური აპარატები სპეციფიკურნი არ არიან და ერთნაირი ტიპით არიან აგებულნი. ამ ტიპის რეცეპტორული სისტემების გართულება ხორციელდება მათი არანერვული დანართი ნაწილების გართულებითა და გასრულყოფილებით. სპინალური ტიპის რეცეპტორების მნიშვნელობა ცეფალიზაციის პროცესში უმნიშვნელოა. ამ პირველ ჯგუფს უკუთვნიან ყველა კანისეული ექსტრორეცეპტორები,

ინტეროცეპტორები და პროპრიოცეპტორები. ამავე ჯგუფს უნდა მიეკუთვნოს გემოვნების რეცეპტორიც და მთელი ოქტავოლატერალური სისტემა, წონასწორობისა და სმენის რეცეპტორების ჩათვლით. ჩვენ ვიცი, რომ ხერხემლიანების თავის ტვინის, კერძოდ, უკანა ტვინის ჩამოყალიბებასა და პროგრესულ ევოლუციაში ოქტავოლატერალური სისტემის რეცეპტორებმა უაღრესად დიდი როლი შეასრულეს. საკმაოდ დიდი მნიშვნელობა ჰქონდა ამ პროცესისთვის გემოვნების რეცეპტორსაც. მაგრამ ეს არ ეწინააღმდეგება აქ თქმულს: უკანა ტვინი და კერძოდ მისი ის ნაწილი, რომელიც მოგრობო ტვინს შეადგენს, მარტოოდენ ტანის ტვინის გართულებული და გარდაქმნილი ნაწილია, რომლის ნერვული ცენტრები და ნერვული კავშირები სპინალური ტიპის საზღვრებს არ სცილდებიან. ამ დებულებას არ ეწინააღმდეგება სმენითი ანალიზატორის უაღრესად დიდი სირთულეც: კორტის ორგანოში ძალიან რთულად აგებული მისი არანერვული აპარატია, ნერვული აპარატი კი ისეთივეა, როგორიც სხვა სპინალურ რეცეპტორებში; სმენითი ანალიზატორის ტვინშიც კავშირების სირთულე კი მეორეულია და ევოლუციის უფრო გვიან საფეხურზე შექმნილი. ამრიგად, რეცეპტორების ოქტავოლატერალურმა სისტემამ (გემოვნების რეცეპტორთან და პირის შექუჩვილობასთან ერთად) განაპირობა ტანის ტვინის სულ წინა ნაწილის პროგრესული გარდაქმნა უკანა ტვინად, მაგრამ პრინციპულად ახალი სტრუქტურების განვითარება მასაც არ გამოუწვევია და არც ცეფალიზაციაში შეუსრულებია დიდი როლი.

რეცეპტორების მეორე ჯგუფს ცერებრალური ტიპის რეცეპტორები შეადგენენ, რომლებიც ორგანულად არიან დაკავშირებული თავის ტვინის წინა განყოფილებებთან, რომელთა დიფერენცირებულ და პერიფერიაზე გამოტანილ ნაწილებსაც ისინი წარმოადგენენ. ამ ტიპის რეცეპტორები ყოველთვის თავზე იმყოფებიან და აუცილებელნი არიან ცხოველისათვის (თუმცა მეორეულად, გარკვეული პირობებისაღმე სპეციალიზაციისას, შეიძლება მათი რედუქცია მოხდეს). ცერებრალური რეცეპტორების ნერვული აპარატი ყოველთვის უაღრესად რთულია და თვით თავის ტვინის შემადგენლობაში შემავალი. ამავე დროს მათი ნერვული ცენტრები და კავშირები სპეციფიკურია, ესე იგი მხოლოდ თვითეული მათგანის დამახასიათებელი და სრულიად განსხვავებული ტანის ტვინის ცენტრებისა და კავშირებისგან. ამასთან, თვით ეს რეცეპტორები ვითარდებიან ტვინის სპეციალური გამონაზარდებიდან. ამ ჯგუფის რეცეპტორების ცენტრალურ

ინსტანციებთან დამაკავშირებელი გზები სრულიად განსხვავდებიან სხვა რეცეპტორებთან დაკავშირებულ ნერვთაგან და, არსებითად, ტვინშივა ტრაქტებს წარმოადგენენ. ცერებრალური ტიპის რეცეპტორებს წამყვანი და გადამწყვეტი მნიშვნელობა აქვთ ციფალიზაციისათვის. რეცეპტორების ამ ჯგუფებს მხოლოდ ორი რეცეპტორი ეკუთვნის: მხედველობისა და ყნოსვის. მართლაც, ამ ორი რეცეპტორული სისტემის განვითარებამ განაპირობა შუა ტვინისა და წინა ტვინის ჩამოყალიბება და მათი პროგრესული განვითარება.

ამრიგად, ისევე, როგორც თავის სხვა ნაწილები (ჩონჩხი, მუსკულატურა) თავის ტვინიც ამ ორ, წარმოშობით და განვითარებით განსხვავებულ განყოფილებას შეიცავს: ერთი მათგანი (ქორდალური) მოიცავს უკანა ტვინის სისტემას (მოგრძო ტვინს და ნათხემს), მეორე კი (პრექორდალური) შუა ტვინისა და წინა ტვინის სისტემას (შუა ტვინს, შორისულ ტვინს, ბოლო ტვინს). პირველი მათგანის წარმოქმნის წყარო ტანის ტვინის წინა განყოფილებაა, რომელშიც საკუთარი ნერვული აპარატების გარდაქმნა მოხდა ბრანქიალური აპარატის (მასთან ერთად საგემოვნო რეცეპტორების) პროგრესულ განვითარებასთან, საყბე აპარატის წარმოქმნასთან და ოქტავოლატერალური სისტემის რეცეპტორების განვითარებასთან დაკავშირებით. ამავე ნაწილში წარმოიქმნა დაბალი რანგის ზოგადი სასიცოცხლო აპარატი, დაკავშირებული სხეულის მოძრაობასთან. თავის ტვინის ეს ნაწილი შეიცავს იმ მოწყობილობებსაც, რომლებიც აერთიანებენ ტანის ტვინის საკუთარ ავტომატურ აპარატსაც. თავის ტვინის მეორე, პრექორდალური ნაწილი არ ეკუთვნის ტანის ტვინის სისტემას და, თავისი პირველადი სახით, აგებულია მიედველობითი (შუა ტვინის სისტემა) და ყნოსვითი (წინა ტვინის სისტემა) რეცეპტორების ნერვული აპარატების საფუძველზე. თავის ტვინის ასეთ დაყოფას ადასტურებს მისი ემბრიონალური განვითარებაც: ციკლოსტომების და თევზების ადრეულ ემბრიონალურ განვითარებაში აღნიშნულია ნერვული სისტემის წარმოქმნელი მასალის გადაადგილების ორი ცენტრი (ერთი იძლევა მხოლოდ ტვინის პრექორდალურ ნაწილს, მეორე კი უკანა ტვინსა და ტანის ტვინს). ამ განსხვავებას მოწმობს ისიც, რომ მხედველობისა და ყნოსვის ნერვები განვითარებითაც და აგებულებითაც არსებითად განსხვავდებიან დანარჩენი ნერვებისაგან. თავის ტვინის ორივე ეს განყოფილება შეიცავს ნერვულ აპარატებს, რომლებიც ინტეგრირებენ მთელი ნერვული სისტემის მოქმედებას. მაგრამ უკანა ნაწილში, ესე იგი უკანა ტვი-

სისტემაში, იმყოფებიან უფრო პრიმიტიული და უფრო ძველი მაინტეგრირებული აპარატები, წინა ნაწილში კი, ესე იგი შუა ტვინის სისტემაში და განსაკუთრებით წინა ტვინის სისტემაში, — უფრო დიფერენცირებული და უფრო ახალი.

ზემოთ განხილული პროცესები წარმოვადგენენ ნერვული სისტემის ცეფალიზაციის პირველ საფეხურებს, რომელთაც განაპირობებს ხერხემლიანთა თავის ტვინის ნაწილთა ჩამოყალიბება, რაც, როგორც ჩანს, მოხდა თვით პირველი ხერხემლიანების გაჩენის პროცესში, რაბან პირველ ცნობილ ხერხემლიანებს, როგორც ვთქვით, თავის ტვინის ყველა ნაწილი უკვე განვითარებული ჰქონდათ. მაგრამ ეს როდი ნიშნავს იმას, რომ ცეფალიზაციის პროცესი ხერხემლიანების ევოლუციის მანძილზე არ გრძელდებოდა. ზემოთ უკვე აღნიშნული იყო, რომ ცეფალიზაციის დამახასიათებელია უმნიშვნელოვანესი ფუნქციების ახალ-ახალი უმაღლესი ცენტრების განვითარება კაუდოორალური მიმართულებით და შესაბამისი ძველი ცენტრების ამ ახალი ცენტრებისადმი დაქვემდებარება. ეს პროცესი ვლინდება ხერხემლიანთა ფილოგენეზის მთელ მანძილზე, როგორც ამ ცხოველების ევოლუციის ერთი მთავარი პროცესთაგანი, რომელიც, შეიძლება ითქვას, მთელ მათს ევოლუციას წარმართავს და კულმინაციას ძუძუმწოვრებში აღწევს.

იმის მიუხედავად, რომ ნერვული სისტემის სამ განხილულ ეტაპთაგან პირველი (უკანა ტვინის ჩამოყალიბება) და ორი დანარჩენი (შუა და წინა ტვინის ჩამოყალიბება) ტოლფასოვნად ვერ ჩაითვლება ახალი სტრუქტურების წარმოქმნის თვალსაზრისით, ცეფალიზაცია, როგორც თავის ტვინის ევოლუციის ერთ-ერთი კომპონენტი, მაინც სამ მთავარ ეტაპად უნდა განვიხილოთ. ყოველი ამ ეტაპთაგანი გამოიხატება თავის ტვინის მთავარი განყოფილებების წარმოქმნით: ტანის ტვინის წინა განყოფილების გარდაქმნით უკანა ტვინად და ახლად ჩამოყალიბებული შუა ტვინისა და წინა ტვინის განვითარებით. ამასთან, თავის ტვინის ყოველი ახალი განყოფილების პროგრესული განვითარება, განპირობებული იმით, რომ ეს განყოფილება წამყვან მნიშვნელობას იძენს ცხოველის ქცევაში, გამოიხატება ახალ ფორმაციასა და ძველ ფორმაციას შორის ორ მხრივი კავშირის დამყარებით. ამ კავშირების დამყარება ყოველთვის ერთნაირი სქემით ხდება. სახელდობრ, ყველა ძველი ფორმაციიდან ყველა ახლისკენ მიმართებიან აფერენტული ნერვული გზები, ყველა ახალი ფორმაციიდან კი ყველა ძველი ფორმაციებისაკენ ეფერენტული გზები მიმართებიან. ყველაფერი ეს განაპირობებს ცენტრალური

ნერვული სისტემის ყველა ნაწილის გარდაქმნას და მათი ნერვული კავშირების გართულებას.

ამ თვალსაზრისით ხერხემლიანების ნერვული სისტემის ცეფალიზაცია, მისი მთავარი განყოფილებების განვითარებისა და ცხოველთა ქცევაში წამყვანი როლის მათ მიერ შექმნის თანამიმდევრობის გათვალისწინებით, შემდგნაირად წარმოგვიდგება:

უეჭველია, რომ ტანის ტვინი მთელი თავისი ნერვული აპარატით მნიშვნელოვნად იყო განვითარებული, როდესაც მის ორალურ ნაწილში (ოქტავოლატერალური სისტემისა, ვაგალური სისტემის და, აგრეთვე, ტრიგემინალური და ფაციალური სისტემის ორგანოების განვითარებასთან დაკავშირებით) უკანა ტვინის ჩამოყალიბება მოხდა. ამ ახალი, უმაღლესი ინსტანციის განვითარება ტანის ტვინში აირეკლა უკანა ტვინსა და ტანის ტვინს შორის ორმხრივი ფუნქციონალური კავშირების დამყარებით. სახელდობრ, ტანის ტვინიდან უკანა ტვინში წარიმართნენ აღმავალი რეცეპტორული გზები: მოგრძო ტვინის ეფექტორულ ბადისებრ ფორმაციაში (*tractus spinoreticulares*) და ნათხემში (*tractus spinocerebellares*). უკანა ტვინის ეფექტორული ცენტრიდან ტანის ტვინში დაეშენნენ ეფექტორული გზები (*tractus reticulospinales*, *tractus vestibulospinales*). ევოლუციის შემდეგ ეტაპზე, მხედველობის ორგანოების განვითარებასთან დაკავშირებით, ჩამოყალიბდა შუა ტვინი. ამ ახალი, კიდევ უფრო მაღალი ინსტანციის განვითარებას მოჰყვა ახალი ფუნქციონალური კავშირების დამყარება მანამდის არსებულ განყოფილებებთან: უკანა ტვინთან და ტანის ტვინთან. კერძოდ, შუა ტვინისკენ წარიმართნენ რეცეპტორული გზები: ტანის ტვინიდან (*tractus spinotectales*) და მოგრძო ტვინიდან (*tractus vestibulotectales*). შუა ტვინიდან კი წამოვიდნენ ეფექტორული გზები: ტანის ტვინში (*tractus rubrospinales*) და მოგრძო ტვინში (*tractus tectoreticulares*). ბოლოს, ყნოსვითი რეცეპტორის განვითარებასთან დაკავშირებით, წინა ტვინის ფორმირებისას, სტრუქტურული და ფუნქციონალური კავშირები დამყარდნენ ამ ახალ უმაღლეს განყოფილებასა და ყველა დანარჩენ ნაწილებს შორის. თანაც, მოხდა ტვინის სპეციალური ნაწილის ჩამოყალიბება, რომელშიც ყველა რეცეპტორული იმპულსი გაივლიდა და ტრანსფორმაციას განიცდიდა. ასეთი ნაწილი თალამუსია. ამრიგად, წინა ტვინისაკენ, თალამუსში გადაართვით, წარიმართნენ რეცეპტორული გზები: ტანის ტვინიდან—ზედა სვეტების გზები (დორსალური სვეტების ბირთვებზე გადართვით, რომლებიც მოგრძო ტვინშია) და *tractus spinothalamicus*; უკანა ტვინი-

დან — *lemniscus lateralis*; შუა ტვინიდან — *tractus opticus centralis*. მეორე მხრივ, წინა ტვინის ეფექტორული ცენტრებიდან დაეშენენ ეფექტორული გზები: ტანის ტვინში *tractus corticospinalis* (*pyramidalis*), უკანა ტვინის და შუა ტვინის ნერვების ბირთვებში — *tractus corticonucleares* და შუა ტვინის სახურავში — *tractus corticotectalis*. ევოლუციის პროცესში ამ მთავარი გზების გარდა ხდებოდა სხვა მრავალრიცხოვანი ნერვული კავშირების დამყარებაც.

ამრიგად, ყოველი ახალი ფორმაციის ჩამოყალიბებისას ხდება კავშირების დამყარება არა მარტო ერთ-ერთ ძველ ფორმაციასთან, არამედ მანამდის არსებულ ყველა ფორმაციებთან. ამას, ცხადია, ნერვული კავშირების საერთო გართულება მოსდევს. ამავე დროს, ყველა ეს ახალი კავშირი თვით ძველი ფორმაციების სულ უფრო და უფრო მეტ გართულებას იწვევს (განსაკუთრებით, მათი ეფექტორული ნაწილებისას). კერძოდ, თავის ტვინის ფორმირების გავლენით ტანის ტვინის საკუთარი ნერვული აპარატი მრავალნაირ გარდაქმნებს განიცდის. იგივე ხდება უკანა ტვინში შუა და წინა ტვინის განვითარებისას. ცხადია, ტანის ტვინის ეფექტორული აპარატი და მისი ავტომატური მოქმედება კონტროლირდება ტვინის უმაღლესი განყოფილებების მიერ.

ს ა რ რ ე ე ი

წინასიტყვა	3
შესავალი	7

ნ ა წ ი ლ ი პ ა რ ე ე ლ ი

§ 1. კანის განვითარება და აგებულება	13
§ 2. კანის ფუნქციები და მათი ევოლუცია	20
§ 3. კანისეული ჯირკვლების განვითარება, აგებულება და ევოლუცია	27
§ 4. სარძევე ჯირკვლების განვითარება, აგებულება და წარმოშობა	35
§ 5. კანისეული რქოვანი ორგანოების განვითარება, აგებულება და ევოლუცია	41
§ 6. კანისეული ჩონჩხის განვითარება, აგებულება და ევოლუცია	53
§ 7. კბილების განვითარება, აგებულება და დიფერენცირება	63
§ 8. კბილების წარმოშობა და ევოლუცია	70
§ 9. საღერძე ჩონჩხის განვითარება, აგებულება და ევოლუცია	79
§ 10. ნეკნების განვითარება, აგებულება და ევოლუცია	95
§ 11. მებოდერმის დიფერენცირება თავში	100
§ 12. ნევროკრანიუმის განვითარება, აგებულება და ევოლუცია	106
§ 13. ეისცრალური ჩონჩხის განვითარება, აგებულება და ევოლუცია	121
§ 14. ყბის სახსრისა და შუა ყურის ძვლების ევოლუცია	133
§ 15. ქალას წარმოშობის პრობლემა	142
§ 16. კიდურებისა და მათი სარტყლების განვითარება, აგებულება და ევოლუცია	151
§ 17. კიდურების წარმოშობის პრობლემა	170
§ 18. სომური მუსკულატურის განვითარება, აგებულება და ევოლუცია	185
§ 19. ვისცრალური მუსკულატურის განვითარება, აგებულება და ევოლუცია	198

ნ ა წ ი ლ ი მ ე ო რ ე

§ 20. მოშნელებელი ტრაქტის განვითარება და დიფერენცირება	205
§ 21. კუკის განვითარება, აგებულება და ევოლუცია	212
§ 22. ლეიძლის განვითარება, აგებულება და ფუნქციები	220
§ 23. ალანტოისის განვითარება, ფუნქციები და წარმოშობა	227
§ 24. ლაყუნების განვითარება, აგებულება და ევოლუცია	232
§ 25. ფილტვების განვითარება, აგებულება და ევოლუცია	243
§ 26. ფილტვების წარმოშობის პრობლემა	254
§ 27. სუნთქვის მექანიზმის ევოლუცია	259

§ 28. გულის განვითარება. აგებულება და ევოლუცია	273
§ 29. გულის კუნთის განვითარება და აგებულება	285
§ 30. არტერიული სისტემის განვითარება, აგებულება და ევოლუცია	290
§ 31. ვენური სისტემის განვითარება, აგებულება და ევოლუცია	296
§ 32. სისხლის მიმოქცევის წრეების ევოლუცია	304
§ 33. თირკმლების განვითარება და აგებულება	313
§ 34. თირკმლების ფუნქციონალური დიფერენცირება	319
§ 35. თირკმლების წარმოშობა და ევოლუცია	324
§ 36. გონადების განვითარება, აგებულება და ევოლუცია	329
§ 37. უროგენიტალური გზების განვითარება, აგებულება და ევოლუცია	338
§ 38. საშვილოსნოს დიფერენცირება და პლაცენტაციის ევოლუცია	343

ნ ა წ ი ლ ი მ ე ხ ა მ ე

§ 39. ცენტრალური ნერვული სისტემის განვითარება	353
§ 40. პერიფერიული ნერვული სისტემის განვითარება და აგებულება	362
§ 41. პერიფერიული ნერვული სისტემის ევოლუცია	371
§ 42. ოქტავოლატერალური სისტემის ანალიზატორების განვითარება, აგებულება და ევოლუცია	381
§ 43. მხედველობითი ანალიზატორის განვითარება, აგებულება და ევოლუცია	394
§ 44. ყნოსვითი ანალიზატორის განვითარება, აგებულება და ევოლუცია	406
§ 45. ტანის ტვინის განვითარება, აგებულება და ევოლუცია	412
§ 46. მოგრძო ტვინის განვითარება, აგებულება და ევოლუცია	422
§ 47. ნათემის განვითარება, აგებულება და ევოლუცია	433
§ 48. შუა ტვინის განვითარება, აგებულება და ევოლუცია	443
§ 49. შორისული ტვინის განვითარება, აგებულება და ევოლუცია	451
§ 50. წინა ტვინის განვითარება, აგებულება და ევოლუცია	462
§ 51. ნერვული სისტემის ფუნქციონალური დიფერენცირება	482
§ 52. ფუნქციონალური ლოკალიზაცია ნახევარსფერების ქერქში	490
§ 53. ნერვული სისტემის ცეკალიზაცია	497



რედაქტორი არჩ. ჯანაშვილი

*

გამომცემლობის რედაქტორი ს. ჩოხელი

ტექნორედაქტორი ნ. ბერიძე
კორექტორები: ა. სტურუა
მ. ჩხაიძე

გადაეცა წარმოებას 28/II-62 წ.
ხელმოწერილია დასაბეჭდად 22/X-62 წ.
ანაწყოების ზომა 6×10
ქალაქის ზომა 60×92
ნაბეჭდ თაბახთა რაოდენობა 31,75
სააღრიცხველ-საგამომცემლო თაბახთა რაოდენობა 38,6
სააქტორო თაბახთა რაოდენობა 27,58

შეკვეთის № 267

№ 09252

ტირაჟი 1000

ფასი 1 მან. ლა 15 კაპ.

თბილისის უნივერსიტეტის გამომცემლობის სტამბა,
თბილისი, ი. ჭავჭავაძის პროსპექტი, 1.

Типография Издательства Тбилисского университета,
Тбилиси, проспект И. Чавчавадзе, 1.