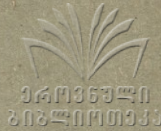


34
1963

თბილისის სახ.
ყვინყვარსების
მუზეუმი
ტ. 88

1963

თბილისის სახელმწიფო უნივერსიტეტი



16-88 = 10

შ რ ო მ ე ბ ი

Т Р У Д Ы

Тбилисского государственного
университета

88

ბიოლოგიური სერია (ჰისტოლოგია)
Серия биологическая (гистология)

შ რ ო მ ე ბ ი

Т Р У Д Ы

Тбилисского государственного
университета

88

ბიოლოგიური სერია (ჰისტოლოგია)
Серия биологическая (гистология)

დაიბეჭდა

თბილისის სახელმწიფო უნივერსიტეტის ბიოლოგიის ფაკულტეტის
საბჭოს დადგენილებით

საკრედიტო კოლეგია:

ა. ლეჟავა (რედაქტორი),

ლ. ნათაძე,

ე. არზიანი (მდივანი),

ლ. კუტუბიძე,

მ. სინარულიძე.

შინაარსი

1. ა. ლეჟავა. ცხოველთა ორგანიზმების სტრუქტურული განვითარების ზოგიერთი საკითხი	5—24
2. გ. კვინიხიძე. ზოგიერთი მონაცემები ფრინველების ჩანასახის ობტიკური არის მეზენქიმის შესახებ	43—52
3. ა. ლეჟავა და ე. ტოროტაძე. ეპითელიუმის წამწამოვანი უჯრედების ფილისებრ ელემენტებად გარდაქმნის შესახებ	53—60
4. გ. გორგილაძე. ბაყაყის ტონური და ტეტანური კუნთების ვასკულარიზაციისა და ინერვაციის შესახებ	61—70
5. მ. სინარულიძე და ა. ლეჟავა. ზოგიერთი ამფიბიის, რეპტილიის და შინაური ქათმის ეპითელიუმებსშორისი შესაყარი კლოაკაში	71—88
6. მ. კორძაია. ხერხემლიან ცხოველთა საყლაპავი მილისა და კუჭის მოსაზღვრე მიდამოს ჰისტოლოგიისათვის	89—98
7. ა. ლეჟავა და მ. კოლოჯვარი-მარკინა. ეპითელიუმებსშორისი შესაყარის მიდამოს განვითარება შინაური ქათმის კლოაკაში	99—106
8. ე. არზიანი. ჰისტოლოგიური ცვლილებები ეპითელიუმების შესაყარის მიდამოში ზოგიერთი ფრინველის კლოაკაში (ბატისნაირი Anseriformes)	107—115

СОДЕРЖАНИЕ

1. А. С. Лежава. Некоторые вопросы структурного развития животных организмов 25—42
2. Г. С. Квинихидзе. Некоторые данные о мезенхиме оптической области эмбрионов птиц 43—52
3. А. С. Лежава и Э. Э. Торотадзе. К превращению мерцательных клеток эпителия в бокаловидные 53—60
4. Г. И. Горгиладзе. К васкуляризации и иннервации тонических и тетанических мышц лягушки 61—70
5. М. М. Сихарулидзе и А. С. Лежава. Межэпителиальный стык в клоаке некоторых амфибий, рептилий и домашней курицы 71—88
6. М. А. Кордзаиа. К гистологии пограничного участка пищевода и желудка у позвоночных животных (черепаха—*Testudo greca*). 89—98
7. А. С. Лежава и М. Л. Коложвари-Маркина. Развитие области межэпителиального стыка в клоаке домашней курицы 99—106
8. Е. К. Арзиани. Гистологические изменения эпителиев в области стыка в клоаке некоторых птиц (гусеобразные—*Anseriformes*) 107—115

ა. ლეჟავა

ცნოველთა ორგანიზაციის სტრუქტურული განვითარების ზოგადი საკითხი

როგორც ისტორიულ წარსულში არსებულ, ისე ჩვენს დროში მცხოვრებ ორგანიზმთა სტრუქტურების განზოგადებული დახასიათება მეტად ძნელია. ეს სიძნელე გაპირობებულია ცნოველთა მორფოლოგიურ თავისებურებათა არასაკმარისი ცოდნით, აგრეთვე მრავალი მილიონი წლის განმავლობაში მიმდინარე ცნოველთა სამყაროს თანამიმდევრობით ცვალებადი ფორმების და სტრუქტურების და მათი განვითარების პროცესების ცოტად თუ ბევრად სრული სახით აღდგენის შეუძლებლობით. მაგ., რბილი ქსოვილების ევოლუციური განვითარება ჩვენთვის სრულიად უცნობია და არსებითად ამა თუ იმ ცნოველის ფილოგენეზს ვცვლით შედარებითი მორფოლოგიური მონაცემებით. ამიტომ მეცნიერების თანამედროვე მონაცემების მიხედვით ორგანიზმთა სტრუქტურული განვითარების ცალკე ეტაპების წარმოსადგენად იძულებულნი ვართ შევქმნათ სამუშაო სქემები, ჰიპოთეზები და შევავსოთ ისინი ჩვენი შეხედულებით ყველაზე უფრო სავარაუდო წარმოდგენებით.

ორგანიზმთა სტრუქტურული განვითარების პრობლემა ყველაზე განზოგადებული სახით გულისხმობს რიგი საკითხების განხილვას:

1. სიცოცხლის საწყისი ფორმების განვითარებას, ე. ი. დედამიწაზე სიცოცხლის ჩასახვის პირველ მომენტებს;
2. სიცოცხლის უჯრედამდელი ფორმების განვითარებას;
3. უჯრედოვნების განვითარებას და
4. ე. წ. მრავალუჯრედოვანი ორგანიზმების განვითარების ცალკეულ ეტაპებს.

აქ ჩვენ შევვებით ამ დიდი პრობლემის მხოლოდ ზოგიერთ ასპექტს.

დედამიწაზე სიცოცხლის ჩასახვის პირველი მომენტების შესახებ ჩვენ გაგვაჩნია ისეთი არაპირდაპირი მონაცემები, რომლებიც ეყრდნობიან სამყაროს მისაწვდომი ნაწილის გამოკვლევებს ფიზიკური და ქიმიური ანალიზის უწყრილესი მეთოდების გამოყენებით, აგრეთვე მათ შემესებ მოდეულურ ცდებს. ამ მონაცემების საფუძველზე უკვე შეიძლება წარმოდგენების დასახვა მატერიის შესაძლებელი ევოლუციის გზების შესახებ არაორგანული ნაერთებიდან ისეთ ორგანულ ნივთიერებათა გაჩენამდე, როგორცაა ამინომჟავები, პოლიპეტიდები და სხვა. ამავე დროს, სიცოცხლის გაჩენის გზაზე მატერიის განვითარების ყველაზე მცირედ შესწავლილ ეტაპს წარმოადგენს შედარებით მარტივი ცილისმაგვარი ნივთიერებათა, ჯერ მზარდი სირთულის ბიოქიმიურ სისტემებში, ხოლო შემდეგ უკვე ნივთიერებათა ცვლის უნარის მქონე ცილოვან სხეულებში გადასვლის საფეხური (გ. დებორინი, 1957).

განვიხილოთ მოკლედ ის პირობები, რომლებშიც შესაძლებელი იყო ჩვენს პლანეტაზე გაჩენილიყვნენ ცოცხალი არსებები.



თანამედროვე მეცნიერული მონაცემების თანახმად, დედამიწაზე სიცოცხლე ჩაისახა მისი გაცივების პროცესში*. აირ-მტვრისებრი ღრუბლის სახით მყოფი დედამიწა (გ. სოკოლოვი, 1957), ჯ. ე. ფრეისის** თეორიის თანახმად, დაახლოებით 5000 წლის განმავლობაში გადავიდა თხევად მდგომარეობაში. შემდგომში დედამიწის გაცივების და მყარ მდგომარეობაში გადასვლის პერიოდი ძლიერ გაგრძელდა. გაცივების პერიოდში, დედამიწის წიაღიდან ვულკანური ამოფრქვევების დროს, სხვა არაორგანულ ნაერთებთან ერთად უნდა ორთქლის სახით ამოსულიყო წყალიც და შეექმნა ოკეანები. ე. ი. ჰიდროსფერო, რომელიც წარმოადგენდა დედამიწაზე სიცოცხლის გაჩენის აუცილებელ პირობას (გ. ფრესნეკოვი, 1957). მატერიის აფეთქებების, ე. ი. ბირთვული ევოლუციის შედეგად, დედამიწის წარმოშობის შემდეგ, მის ზედაპირზე ცოცხალ არსებათა წარმოშობამდე, 1—2,5 მილიონი წლის განმავლობაში მიმდინარეობდა ქიმიური ევოლუცია (მ. კალვინი, 1957), დროის ასეთი დიდი მონაკვეთის მანძილზე დედამიწის ზედაპირზე ფიზიკური აგენტების გავლენით არაორგანული შენაერთებიდან განუწყვეტლივ იქმნებოდა და გროვდებოდა ორგანული შენაერთები: ამინომჟავების, ჰეტეროციკლური შენაერთების, აცეტილენის და სხვათა სახით. მათი წარმოშობა მ. კალვინის თანახმად, შესაძლებელი იყო ოთხი გზით, რაც დასტურდება სათანადო ექსპერიმენტებში. ერთი მხრივ, მზის ულტრაიისფერი გამოსხივების გავლენით; მეორე მხრივ, მეტალური კარბიდების წყალთან რეაქციის შედეგად აცეტილენის წარმოშობისა და მისი მომდევნო პოლიმერიზაციით (ამ თვალსაზრისს ავითარებს ა. ოპარინი, 1957); მესამე მხრივ, რადიოაქტიური შენაერთების მიერ მაღალი ენერგეტიკული რადიაციის გამოხსივებით; მეოთხე მხრივ, ელექტრული განმუხტვის მოქმედებით ელვის წარმოშობის მსგავსად. უკანასკნელ შემთხვევაში მეთანის, წყალბადის, ამონიაკის და წყლის ურთიერთმოქმედებით წარმოიშობა ამინომჟავების ტიპის ერთიმეორესთან დაკავშირებული ნახშირბადოვანი შენაერთები, რომლებიც, როგორც ცნობილია, წარმოადგენენ ცილების აშენების ძირითად მწყობრებს. მიკროორგანიზმების არარსებობის პირობებში ეს ორგანული შენაერთები დედამიწის ზედაპირზე დიდი რაოდენობით უნდა დაგროვილიყო. ერთიმეორეში არეული ორგანული, ნახშირწყალბადოვანი და არაორგანული შენაერთების განუწყვეტლივ რეაქციაში მყოფ ამ მასას, ქიმიური ევოლუციის ხანგრძლივი პერიოდის განმავლობაში, როგორც პ. მიტჩელი (1957) ამბობს, უნდა შეექმნა ზელსაყრელი პირობები პირველი ცოცხალი არსების გაჩენისათვის.

ორგანულ ნივთიერებათა ევოლუციური განვითარების მწყობრი ჰიპოთეზი დაწვრილებით აქვს წარმოდგენილი ა. ოპარინს თავის მონოგრაფიაში. სრულიად დასაშვებია, რომ გარე გარემოსთან ნივთიერებათა განუწყვეტლივი ცვლის თვისებების მქონე ცილოვანი სისტემები დასაწყისში არსებობდნენ ერთიმეორეში არეულ, ორგანულ-ნახშირწყალბადოვან ნაერთების სისტემაში კოლოიდური მასით წარმოდგენილი კუნძულების სახით და მათთან განუწყვეტლივ იყვნენ შერწყმულნი. ამ ცილოვან სისტემებს, პირველ ხანებში, ალბათ, მცირე გამძლეობის—არამყარი კომპლექსების, შლადი და კვლავ სინთეზირებადი ნაერთების ხასიათი ჰქონდათ.

არსებობის არახელსაყრელ პირობებში, ე. ი. გარე გარემოში ცვალებადობის გავლენით, შერჩევის შედეგად ასეთი „ცოცხალი“ სისტემების განვითარების მნიშვნელოვან ეტაპად მიჩნეული უნდა იქნეს მათ მიერ თანდათანობით მდგრადობის შეძენა და მეტ-ნაკლებად გარე გარემოსაგან გაძოყოფა, ე. ი. მათ ირგვლივ გარსების განვითარება. ამგვარად, პირველ, ყველაზე მარტივ „ცოცხალ“ სისტემებს უნდა ჰქონოდათ ერთგვარი ინდივიდუალიზირება და შეგუებისა და თვითშენახვის უნარი. მაგრამ, უნდა დავუშვათ, რომ ეს სხვადასხვა სირთულის ცილოვანი ნაერთები მასობრივად იშლებოდნენ და კვლავ ისახებოდნენ.

* არსებობს საწინააღმდეგო აზრიც.

** ციტირებულია გ. სოკოლოვი (1957).

ჯ. ბერნალის (1957) მოსაზრებაზე დაყრდნობით პრიმიტიულ ცოცხალ არსებათა განვითარების გზაზე მეორე მნიშვნელოვან ეტაპად უნდა ჩავთვალოთ ნუკლეინის მჟავის და ცილის კომპლექსის წარმოქმნა, ე. ი. ისეთი რთული ქიმიური ნაერთებისა, რომლებსაც, როგორც ეს ახალი გამოკვლევების საფუძველზე ამჟამად კარგად არის ცნობილი, გააჩნიათ ცოცხალი ერთეულისათვის მეტად მნიშვნელოვანი და დამახასიათებელი თვისება—თვითკვლავწარმოქმნის უნარი.

ასეთ ნაერთებს, ე. ი. ნუკლეინის მჟავასთან დაკავშირებულ ცილებს, სხვა კომპონენტებთან კომპლექსში უნდა შეექმნათ ახალი ეტაპი ცოცხალ არსებათა განვითარებაში. მათ უნდა შეეძინათ სხეულის დაზიანებული და დაკარგული ნაწილების აღდგენის ანუ, რეგენერაციის უნარი. რეგენერაციის უნარის შეძენას ცოცხალი არსებისათვის უნდა მიენიჭებინა უფრო მდგრადი ხასიათი. პრიმიტიული ცოცხალი არსების სხეულის ნაწილების რეგენერაცია ჩვენ წარმოდგენილი გვაქვს როგორც დაკარგულის თანაბარი ან მეტი, ან ნაკლები მასის ახლად შექმნა. ჩვენ ვფიქრობთ, რომ სწორედ ცოცხალი სისტემის განვითარების ამ საწყის ეტაპზე უნდა ჩასახულიყო ცხოველთა ორგანიზმების ესოდენ დამახასიათებელი თვისებები—რეაქტიულობა და პლასტიურობა.

რეგენერაციის უნარი, ბუნებრივია, უნდა გადაზრდილიყო ზრდის უნარში, რომელიც გამოიწვევდა სხეულის მოცულობის მაქსიმალურ გადიდებას. ამგვარად, გარკვეულ ეტაპზე გარე გარემოსაგან მეტი თუ ნაკლები ხარისხით გამოყოფილ პრიმიტიულ ცოცხალ არსებებს უნდა გამომუშაებოდა გადამეტებული ზრდის მექანიზმი. მაგრამ სხეულის მასის ზრდას გააჩნია თავისი საზღვრები. როგორც ცნობილია, ყოველი მოზარდი ცოცხალი მასა, მათ შორის უჯრედიც, თავის განვითარებაში აღწევს გარკვეულ მოცულობას და შემდეგ წყვეტს ზრდას. ზრდის შენელების და შეწყვეტის მოვლენები კარგად აიხსნება ნივთიერების მასისა და მისი თავისუფალი ზედაპირის შეფარდებით, რომელიც უშუალო ურთიერთობაშია გარე გარემოსთან. ცნობილია, რომ 1 სმ³ მოცულობის სხეულს გააჩნია 6 სმ² თავისუფალი ზედაპირი. მოცულობის ორჯერ გადიდების შემდეგ, ე. ი. 2 სმ³ სხეულს უკვე აქვს თავისუფალი ზედაპირის არა 12, არამედ 10 სმ², ხოლო მოცულობის ოთხჯერადი გადიდებისას, ე. ი. 4 სმ³ სხეულის თავისუფალი ზედაპირი უდრის არა 24 სმ², არამედ 18 სმ².

ამგვარად, სხეულის მოცულობის გადიდებასთან ერთად მისი თავისუფალი ზედაპირი პროგრესულად კლებულობს. ზედაპირის შეფარდება სხეულის მოცულობასთან პრიმიტიულ ცოცხალ არსებებში, ისევე როგორც უჯრედში, კ. ვერკმანის და პ. ვილსონის (1954) მიხედვით, სხვა თანაბარ პირობებში, გავლენას ახდენს ნივთიერებათა ცვლის ინტენსივობაზე, ე. ი. არგულებს საკვებ ნივთიერებათა დიფუზიის სისწრაფეს შიგნითა მიმართულებით და დაშლის პროდუქტების გარეთ გამოყოფას.

ცოცხალი არსების თავისუფალი ზედაპირის შემცირებასთან დაკავშირებით ნივთიერებათა ცვლა თანდათან იკლებს და, ბოლოს, სავსებით წყდება. ამ მომენტისათვის ცოცხალი მასის ახლად წარმოქმნა და მისი დაშლა ერთმეორის ტოლია და ნივთიერებათა ცვლა რომელიმე გარკვეულ დონეზე სტაბილური ხდება. ცოცხალი სხეულის საერთო მასის გადიდება შემდგომში კრიზისს განიცდის, რომელიც ჩვეულებრივ დაიძლევა მისი ორ ნაწილად გაყოფის გზით. ამასთანავე, სხეულის მასის გაყოფა აღადგენს ცოცხალ

სისტემასა და მის თავისუფალ ზედაპირს შორის აღრინდელ შეფარდებას და, ამგვარად, კვლავ უზრუნველყოფს დროებით შეწყვეტილ ნივთიერებათა ცვლის ინტენსივობის უფრო მაღალ ტემპს.

ამგვარად, ისევე როგორც ერთუჯრედოვან ორგანიზმთა გაყოფა, თანამედროვე უჯრედამდელ არსებათა გაყოფაც განხილული უნდა იქნეს, როგორც ცოცხალი სისტემის შორეულ წარსულში შექმნილი ისეთი თვისება, რომელიც იწვევს მისი მასის გადიდებას. რამდენადაც ამ შემთხვევაში საქმე ეხება მთლიანი ორგანიზმების გაყოფას, იგი ამავე დროს წარმოადგენს ცოცხალ არსებათა კვლავწარმოქმნის მექანიზმს.

როგორც ჩანს, თვით ცოცხალ არსებათა და აგრეთვე უმთავრესად მათ ირგვლივ არსებულ გარემოს ქიმიურ შედგენილობას უნდა განესაზღვრა დედამიწის პირველ ცოცხალ არსებათა მოცულობა. ეს ოდენობები მოცემული უმარტივესი ცოცხალი არსების განვითარების მიმართულებასთან დაკავშირებით, ყოველ ცალკე შემთხვევაში, თანდათანობით კონსტანტური უნდა გამხდარიყო. ჩვენ ვიცნობთ მრავალ თანამედროვე მიკროორგანიზმს და უმარტივეს არსებებს და ყველა მათგანს ახასიათებს განსხვავებული, მაგრამ სხეულის განსაზღვრული კონსტანტური მოცულობა, რომელიც გაპირობებულია მათში ნივთიერებათა ცვლის განსხვავებული ხასიათით.

ეს დებულება გამოსადეგია როგორც ერთუჯრედოვან, ისე მრავალუჯრედოვან ორგანიზმთა მიმართაც. სხეულის განსხვავებული კონსტანტური ოდენობები, აგრეთვე სხვადასხვა ფორმა, რომლითაც ხასიათდება ერთუჯრედოვან და მრავალუჯრედოვან ორგანიზმთა უჯრედები, ყოველგვარი სხვა მომენტის გარეშე, აგრეთვე გაპირობებულია მათში მიმდინარე ნივთიერებათა ცვლის არათანაბარი ინტენსივობით.

მესამე ეტაპად უნდა ჩაითვალოს თვითაღდგენის უნარის მქონე ცოცხალ სისტემებზე უფრო რთული, ე. წ. უჯრედწინა სტრუქტურების განვითარება, ე. ი. ისეთი ცოცხალი პროტოპლაზმისა, რომელიც ჯერ კიდევ არ არის დაყოფილი ბირთვისა და ციტოპლაზმის ნაწილებად.

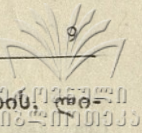
ბოლოს, უჯრედწინა არსებათა განვითარება, რაც მიმდინარეობდა ხანგრძლივი ისტორიული პერიოდის მანძილზე, თანდათან რთულდებოდა და, საყოველთაო შეხედულების თანახმად, დასრულდა უჯრედული სტრუქტურის ორგანიზაციით, ე. ი. მისი დიფერენცირებით ბირთვულ და ციტოპლაზმურ ნაწილებად.

ამგვარად, ორგანულ ნივთიერებათა განვითარების თვალუწვდენელი დროის მანძილზე, რომელიც დასრულდა ერთუჯრედოვანი ორგანიზმების ჩამოყალიბებით, ჩვენ ვფიქრობთ, რომ პირობით შეიძლება ოთხი პერიოდის გამოყოფა:

1. ცოცხალი, თვითშემნახველი სისტემის წარმოშობა. ეს არის გარე გარემოდან მეტ-ნაკლები ხარისხით გამოცალკეებული ნივთიერებათა ცვლის უნარის მქონე შედარებით მარტივი ცილოვანი შენაერთები („ცოცხალი ცილა“).

2. თვითაღმდგენელი ინდივიდუალიზირებული ცოცხალი სისტემის წარმოშობა — ე. ი. უფრო რთული კომპლექსებისა, რომლებიც შეიცავენ ცილასთან დაკავშირებულ ნუკლეინის მჟავას.

3. უჯრედწინა სტრუქტურების წარმოქმნა, ე. ი. — ბირთვულ და ციტოპლაზმურ ნაწილებად ჯერ კიდევ დაუყოფელი ცოცხალი პროტო-



პლაზმისა. ეს არის ცილისა და ნუკლეინის მჟავის რთული შენაერთების კომპლექსების, პოლინახარიდების და სხვათა კომპლექსები და ბოლოს

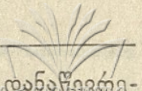
4. უჯრედის წარმოქმნა, მისთვის დამახასიათებელი სრული ორგანიზაციით.

ჩვენ ვიცით, რომ შემდგომი განვითარებისას ცხოველთა ორგანიზმების სხეულის მოცულობის გადიდება წინ წავიდა და უჯრედული ოდენობებით არ განსაზღვრულა.

განვითარების ისტორია ადასტურებს, რომ ცხოველთა სამყაროს ევოლუცია წარიმართა პროგრესული მიმართულებით და თავის განვითარებაში უმაღლეს დონეს მიაღწია დიდი ზომის ორგანიზმებში. მაშასადამე, ორგანიზმთა ევოლუციურ პროცესს თან ახლდა მათი სხეულის საერთო მოცულობის გადიდება. უფრო მეტიც, შეიძლება იმის მტკიცება, რომ სხეულის მოცულობის გადიდება ცხოველთა სამყაროს ევოლუციური პროგრესისათვის და, კერძოდ, ადამიანის წარმოშობისათვის ერთერთ გადამწყვეტ პირობას წარმოადგენდა.

როგორც წესი, ერთუჯრედოვანი ორგანიზმი მიკროსკოპული ოდენობისაა. ამიტომ იზადება კითხვა: როგორ მოხდა, რომ მიკრონული სიდიდის ცოცხალმა არსებამ, როგორიცაა უჯრედი, მიაღწია ასეთ დიდ ზომას. უნდა ვიფიქროთ, რომ ერთუჯრედოვანი ორგანიზმების მეტად თუ ნაკლებად მნიშვნელოვანი ზრდა ერთი უჯრედული სისტემის ფარგლებში ნივთიერებათა ცვლის ინტენსივობის იმავდროული შემცირების გამო პრაქტიკულად შეუძლებელი იყო. ცოცხალ არსებათა პროგრესულ განვითარებაში ეს მოვლენა აგრეთვე განხილული უნდა იქნეს როგორც კრიზისული მომენტი. სხეულის ფორმის ცვალებადობა, როგორიცაა დაგრძელება, განშტოება, პირის ნაპრალის განვითარება და ერთუჯრედოვანი ორგანიზმების ფუნქციათა ინტენსიფიკაციასთან დაკავშირებული სხვა ამგვარი მოვლენები არ შეადგენდა საკითხის რადიკალურ გადაწყვეტას. სხეულის თავისუფალი ზედაპირის გადიდებას, რომელიც ამ დროს ხდება, და, მაშასადამე, გარედან საკვებ ნივთიერებათა შეღწევის გაძლიერებას, მართალია, შეეძლო რამდენადმე ხელი შეეწყო ერთუჯრედოვანი ორგანიზმების გადიდებისათვის, ვინაიდან სხეულის ფორმის ამგვარი ცვალებადობა გარკვეულ ფარგლებში აღიღებს შედარებით თავისუფალ ზედაპირს, მაგრამ ისევ შეზღუდულ ფარგლებში და არ აძლევს დასახლებულ ორგანიზმის ზრდას ფართო გასაქანს*. ასეთი შესაძლებლობა ისტორიულ წარსულში უნდა განხორციელებულიყო ცოცხალ არსებათა შინაგანი დანაწევრების საშუალებით უჯრედულ ტერიტორიებად, ე. ი. უჯრედის გაყოფით მათი ერთიმეორისაგან გათიშვის გარეშე. სხვა სიტყვებით რომ ვთქვათ, ნივთიერებათა ცვლის ინტენსიფიკაცია და მასთან დაკავშირებული ორგანიზმის მნიშვნელოვანი ზრდა მიღწეული იყო მისი დანაწევრებით უჯრედულ ტერიტორიებად, მათი ერთიმეორისაგან გათიშვის გარეშე. ამგვარად, მეტაზოების უჯრედოვანება წარმოგვიდგება როგორც ნივთიერებათა ცვლის ფუნქცია.

* ფუნქციების ინტენსიფიკაციასთან ერთად, გარე გარემოს პირობებთან თანდათანობითმა შეგუებამ პრიმიტულ ცოცხალ არსებათა (როგორც ჩანს, მცენარულ ორგანიზმებშიაც) შორის უთუოდ გამოიწვია ადგილიდან ადგილზე გადანაცვლების უნარის განვითარება, მაგრამ ჩვენ ამ საკითხს აქ არ შევეხებით.



მაშასადამე, ორგანიზმის ზრდა განხორციელდა მისი შინაგანი დაწვევებით ცალკე უჯრედულ ერთეულებად, სადაც ეს ნაწილები ერთი მთლიანი ორგანიზმის სახით ერთიმეორესთან იყვნენ დაკავშირებულნი. მრავალუჯრედოვანი ორგანიზმების გაჩენა და ინტეგრაციის დაწყებითი საფეხურის განვითარება კიდევ ერთი მნიშვნელოვანი ბიოლოგიური მოვლენა იყო ორგანიზმების პროგრესული განვითარების გზაზე.

ჩვენ აქ არ შევხებით მრავალუჯრედოვანი ორგანიზმების წარმოშობის თეორიებს, ვინაიდან ასეთი განზოგადებული და ამავე დროს მოკლე მიმოხილვის ფარგლებში, როგორც ეს სტატიაა, საკითხს იმის შესახებ, თუ როგორ განხორციელდა კონკრეტულად ორგანიზმის დანაწევრება უჯრედულ ტერიტორიებად, პრინციპული მნიშვნელობა არა აქვს*.

პირველ ხანებში, როგორც ჩანს, უჯრედული კომპლექსები წარმოადგენდნენ დროებით ერთიმეორესთან დაკავშირებულ და ადვილად განშორებად უჯრედების კოლონას, რომლებიც სიცოცხლის მეორე ნახევარში დამოუკიდებელ ცხოვრებას ეწეოდნენ. შემდგომში ორგანიზმის ინტეგრაციული ფუნქციების განვითარებასთან და გაძლიერებასთან დაკავშირებით, უნდა ვიფიქროთ, უჯრედებმა თანდათან დაკარგეს დამოუკიდებლად ცხოვრების უნარი და უფრო მეტად იქცნენ მთლიანი ორგანიზმისაგან დამოკიდებულ ნაწილებად.

მრავალუჯრედოვნების წარმოშობასთან დაკავშირებით ორგანიზმების სტრუქტურული განვითარება გადადის ახალ ფაზაში, რომელსაც ახასიათებს მისი შემადგენელი ორგანოების ფუნქციების და სტრუქტურების თანდათანობითი გართულება.

პირველ ხანებში ორგანოები ერთუჯრედოვანია, ხოლო შემდეგ, სხეულის მასის მომატებასთან და ფუნქციების ინტენსიფიკაციასთან დაკავშირებით—ისინი მრავალუჯრედოვანი ხდებიან. მრავალუჯრედოვანი ორგანიზმების განვითარება დაკავშირებული უნდა იქნეს ორგანოებში ქსოვილური სტრუქტურების ჩასახვასთან. ორგანიზმების თანდათანობითი გართულება და ამასთან დაკავშირებით ორგანოების მულტიფუნქციონალურობა სათანადოდ ართულებს მათი შემადგენელი ქსოვილების და უჯრედების ფუნქციებსა და სტრუქტურებს—უკანასკნელნი მრავალგვაროვანი ხდებიან.

უჯრედშორისი ნივთიერებათა წარმოქმნა და განვითარება, თავის მხრივ, აიხსნება განვითარების პროცესში გართულების გზაზე მდგომი მრავალუჯრედოვანი ორგანიზმის ორგანოებში ნივთიერებათა ცვლის სხვადასხვა ხასიათით და არათანაბარი ინტენსივობით.

უჯრედშორისი ნივთიერებები, ისე როგორც ორგანიზმების ყოველგვარი სტრუქტურა, ასახავს მათში მიმდინარე სხვადასხვა ხასიათის ნივთიერებათა ცვლის პროცესს.

ამგვარად, განუწყვეტლივ გართულების გზაზე მდგომ ორგანოებში თანდათანობით განვითარდა და გართულდა უჯრედების და უჯრედშორისი ნივთიერებების აგებულება—წარმოიშვა და გართულდა ქსოვილები.

* თანახმად ზლოზინის (1959) შეხედულებისა, ამჟამად ბევრი დამაჯერებელი მონაცემი ადასტურებს მრავალუჯრედოვანი ორგანიზმების კოლონიური წარმოშობის თეორიას და ცელულარობის თეორიის წინააღმდეგ მტკიცებებს.

უჯრედის ჩამოყალიბების შემდეგ უჯრედშორისი ნივთიერებების წარმოქმნა და განვითარება, აგრეთვე ქსოვილოვანი სტრუქტურების წარმოქმნა და განვითარება წარმოადგენს შემდგომ ახალ ეტაპებს ნივთიერებათა ცვლისა და ორგანოთა ფუნქციების გართულების გზაზე.

ახლა შევეხებით უჯრედის, ორგანოს და ქსოვილის მნიშვნელობისა და ურთიერთობის ზოგიერთ მხარეს.

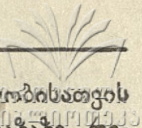
ცნობილია, რომ უჯრედები ცხოველთა სამყაროში მეტად მრავალგვარ ფუნქციებს ასრულებენ, მაგრამ მათი შედარება სავესებით მართებულია. უდავოდ ბუნებრივია, რომ უჯრედთა სტრუქტურების და ფუნქციების დასახასიათებლად უნდა მოტანილ იქნეს ფაქტები როგორც ერთუჯრედოვანი, ისე მრავალუჯრედოვანი ორგანიზმების სფეროდან. ამავდროს, ცალკე უჯრედებს შორის ზოგჯერ ისეთ დიდ განსხვავებას პოულობენ, რომ ერთ მათგანს თავისი ბიოლოგიური მნიშვნელობით უპირისპირებენ მეორეს. ამ მხრივ, უფრო ხშირად, დაპირისპირების მაგალითს წარმოადგენს ერთუჯრედოვანი ორგანიზმის უჯრედი მრავალუჯრედოვანი ორგანიზმის უჯრედის მიმართ. ასეთი დაპირისპირების არგუმენტად, ჩვეულებრივ, ხაზს უსვამენ იმ გარემოებას, რომ პირველი წარმოადგენს დამოუკიდებელ ორგანიზმს, მეორე კი მხოლოდ ორგანიზმის ნაწილს. მიუთითებენ აგრეთვე ერთუჯრედოვანი ორგანიზმის უჯრედის სირთულეზე მრავალუჯრედოვან ორგანიზმის უჯრედებთან შედარებით.

ასეთი თვალსაზრისი გამოითქვა, მაგ., რამდენიმე წლის წინათ უჯრედული თეორიის თანამედროვე გაგებისადმი მიძღვნილ კონფერენციაზე (ვ. ელ ი-სეევი, 1955). ჩვენ კი ვფიქრობთ, რომ ფართო განზოგადების თვალსაზრისით ხაზი უნდა გაესვას არამარტო განსხვავებას პროტოზოათა და მეტაზოათა უჯრედებს შორის, როგორც ამას ჩვეულებრივ ჩაღიან, არამედ მათ შორის სტრუქტურებისა და ფუნქციების მსგავსებასაც.

მართლაც, რაში გამოიხატება მსგავსება და განსხვავება, ერთი მხრივ, პროტოზოათა და მეტაზოათა უჯრედებს შორის და, მეორე მხრივ, მრავალუჯრედოვანი ორგანიზმების უჯრედებს შორის. მსგავსება, უპირველეს ყოვლისა, გამოიხატება მათ უჯრედოვნებაში, ე. ი. არსებობის უჯრედულ ფორმაში და კონსტანტურ მიკრონულ მოცულობაში. როგორც ცნობილია, ორგანიზმთა უჯრედული აგებულება წარმოადგენს ერთ-ერთ ყველაზე მნიშვნელოვან განზოგადებას ბიოლოგიაში.

გარდა ამისა, პროტოზოათა და მეტაზოათა უჯრედების მსგავსება გამოიხატება მათი შინაგანი ორგანიზაციის შესაბამისობაში, ე. ი. ორივე მათგანში ერთი და იმავე სავალდებულო ორგანოიდების კომპლექსის (ციტოპლაზმისა, ბირთვისა, ქონდრიოზომებისა, ცენტრალური სხეულაკისა და გოლჯის აპარატის) არსებობაში. ცხოველთა სამყაროს ყველა უჯრედის სტრუქტურათა ასეთი ცოტად თუ ბევრად უნივერსალური ხასიათი უშეველად გულისხმობს მათში მიმდინარე აგრეთვე ზოგადი—უნივერსალური ფუნქციების მიმდინარეობას. სხვანაირად რომ ვთქვათ, ზოგადუჯრედული ორგანოიდები უნდა ასრულებდნენ ზოგადუჯრედულ ფუნქციებს.

რა ფუნქციებს უნდა ასრულებდნენ ზოგადუჯრედული ორგანოიდები? ასეთ ზოგად ფუნქციას, რომელიც დამახასიათებელი იქნებოდა, გამონაკლისის გარეშე, როგორც პროტოზოათა, ისე მეტაზოათა ყველა უჯრედისათვის, ეჭვს-გარეშე, წარმოადგენს ნივთიერებათა ცვლა, რომლის მეოხებითაც მიმდინა-



როგორც უჯრედის როგორც ცოცხალი ერთეულის ცხოველმყოფელობისათვის აუცილებელი პროცესები—ოსიმილაცია და დისიმილაცია და, მათ ბაზაზე, რეგენერაცია და გამრავლება გაყოფის საშუალებით. ჩვენ მივანიხსნით, რომ ნივთიერებათა ცვლის ეს სახე წარმოადგენს ზოგადუჯრედულ ფუნქციას,—ფუნქციას, რომელიც დამახასიათებელია ყველა უჯრედისათვის პირველ რიგში. ამიტომ მას შეიძლება ვუწოდოთ უჯრედის ძირითადი ანუ ბაზისური ნივთიერებათა ცვლა.

ზოგადუჯრედული ფუნქციების გარდა, უჯრედები, როგორც ცნობილია, ასრულებენ აგრეთვე რიგ კერძო ხასიათის ფუნქციებს (როგორცაა, მაგ., აგნენბადობის ფუნქცია, კუმშვადობის ფუნქცია, სეკრეტორული, მექანიკური და სხვა), რომლებიც აპირობებენ სხვადასხვა სახის უჯრედებს შორის არსებულ განსხვავებებს. როგორც ცნობილია, ორგანიზმთა განვითარების სხვადასხვა ეტაპზე უჯრედული სტრუქტურა გამოყენებულია სხვადასხვაგვარად. ორგანიზმის მცირე ოდენობის დროს უჯრედით წარმოდგენილია ორგანიზმი მთლიანად, ხოლო ორგანიზმის ზრდასთან და გართულებასთან დაკავშირებით უჯრედი წარმოადგენს ან ორგანოს, ან ორგანოს ნაწილს, ან—ბოლოს—ქსოვილის ნაწილს ორგანოს შემადგენლობაში. ასეთი მრავალფეროვნების შესაბამისად სხვადასხვა ფუნქციის მატარებელ უჯრედთა გარეგანი ფორმა და შინაგანი ორგანიზაციაც არ არის ერთგვარი. უკვე არსებული სავალდებულო სტრუქტურების (ციტოპლაზმის, ბირთვის, ორგანოიდების) გარდა, მასში დამატებით უნდა განვითარდნენ და არსებობდნენ სხვადასხვაგვარი ფუნქციების შესასრულებლად ადეკვატური—სპეციალური სტრუქტურები—ფიბრილები, ვაკუოლები, სხვადასხვაგვარი ჩანართი ნივთიერება, შოლტები, წამწამები და სხვა. ერთი სიტყვით, უჯრედის დასახელებული განსხვავებული სტრუქტურები სავსებით უნდა ასახავდეს ამა თუ იმ სახის უჯრედების ფუნქციურ თავისებურებებს.

ამის შესაბამისად, ნივთიერებათა ცვლაც, რომელიც უზრუნველყოფს ამ კერძო ხასიათის ანუ სპეციალურ ფუნქციებს, უნდა აღინიშნოს როგორც უჯრედის სპეციალური ნივთიერებათა ცვლა.

უჯრედთა სპეციალური ფუნქციები, უნდა ვიფიქროთ, ვითარდება ყველა უჯრედისათვის საერთო ბაზაზე—მისი მუდმივი ორგანოების და ორგანოიდების მიერ თანდათანობითი შეგუებით ახალი დამატებითი ფუნქციების შესრულებისადმი. ამ გზით, კერძოდ, ემბრიონული განვითარების დაწყებისას სტრუქტურულად ერთგვაროვანი უჯრედული მასალის დეტერმინაციამდე სტრუქტურულად ერთგვაროვანი უჯრედული მასალაში უჯრედის მუდმივი კომპონენტების ხარჯზე უნდა ხორციელდებოდეს ზოგადუჯრედული ფუნქციები. ჩანასახში ფუნქციების ლოკალიზაციის შემდეგ კი, ე. ი. ორგანოების დიფერენცირების შემდეგ სათანადო ნერგების უჯრედებში დამატებით უნდა წარმოიშვას სპეციალური ფუნქციები სპეციალური—დამახასიათებელი სტრუქტურებით.

ზოგადი და სპეციალური ფუნქციები ერთნაირად დამახასიათებელია როგორც პროტოზოათა, ისე მეტაზოათა უჯრედებისათვის. ამ ფუნქციების ორივე სახეს უზრუნველყოფს უჯრედის ერთი და იგივე აპარატი.

მაშასადამე, ყოველ დიფერენცირებულ უჯრედში, იქნება იგი ერთუჯრედოვანი თუ მრავალუჯრედოვანი ორგანიზმის უჯრედი, არსებობს ორმაგი

(და არა განცალკევებული) ფუნქციის მატარებელი აპარატი, რომელიც უზრუნველყოფს როგორც ზოგად, ისე სპეციალურ ნივთიერებათა ცვლას*.

თუ გამოთქმულ თვალსაზრისს შევაჯამებთ, უნდა დავასკვნათ, რომ დასახელებული ორი კატეგორიის—პროტოზოათა და მეტაზოათა უჯრედებს შორის არსებობს როგორც მსგავსება, ისე განსხვავება. მსგავსება გამოიხატება მათ აგებულებაში, ე. ი. არსებობის უჯრედულ ფორმაში დამახასიათებელი შინაგანი ორგანიზაციით, რაც დაკავშირებულია უჯრედის ადეკვატურ ფუნქციასთან—ზოგად ნივთიერებათა ცვლასთან. განსხვავება კი გამოიხატება უჯრედში დამატებით აღმოცენებული კერძო ხასიათის სპეციალური ფუნქციების და მათთან ადეკვატურად დაკავშირებული სპეციალური სტრუქტურების არსებობაში. კერძოდ, სპეციალური ფუნქციებით ერთიმეორისაგან განსხვავდება არა მარტო სხვადასხვა პროტოზოას უჯრედი მეტაზოას უჯრედებისაგან, არამედ ცალკე ორგანოების ქსოვილოვანი უჯრედებიც, რომელნიც მრავალუჯრედოვან ორგანიზმებში განსხვავებულ ფუნქციებს ასრულებენ. ეს დებულება ვრცელდება სასქესო უჯრედებზედაც, რომლებიც ორგანიზმებში რეპროდუქციის ფუნქციას ასრულებენ.

ამგვარად, უჯრედის ზოგადი და სპეციალური ფუნქციების წინასწარი მიმოხილვის შემდეგ შეიძლება წარმოდგენილ იქნეს მისი სათანადო განსაზღვრაც. უჯრედი არის თავისებურად დიფერენცირებული (ციტოპლაზმა, ბირთვი, ორგანოიდები), რეპროდუქციის უნარის მქონე მიკროსკოპული ოდენობის ცოცხალი სისტემა, რომელსაც გააჩნია რეაქტიულობის, თავისი სხეულის ნაწილების რეგენერაციისა და სპეციალური დიფერენცირების უნარი.

მოდვრებას ორგანოებზე ჰისტოლოგიაში შედარებით მცირე ყურადღებას უთმობენ. ასე მაგალითად, აკადემიკოს ა. ზავარზინის ცნობილ სახელმძღვანელოში (ჰისტოლოგიის კურსი, 1933) მიკროსკოპული ანატომია განხილულია როგორც ორგანოების მიკროსკოპული აგებულების შესწავლისათვის ზოგადი ჰისტოლოგიის მონაცემების გამოყენების კერძო შემთხვევა. ასეთი თვალსაზრისი ა. ზავარზინს მოჰყავს იმ მიზნით, რათა დაასაბუთოს შეხედულება იმის შესახებ, რომ ზოგადი ჰისტოლოგია არის დამოუკიდებელი დისციპლინა ბიოლოგიურ მეცნიერებათა შორის. ორგანოთა სტრუქტურას (მხედველობაშია უმალლეს მეტაზოათა ორგანოები) ზოგი ჰისტოლოგი განიხილავს როგორც მისი შემადგენელი ქსოვილების მექანიკურ ჯამს (მაგ., ლ. შიმონოვიჩი, 1930). მაგრამ ორგანო არ არის მისი შემადგენელი ქსოვილების უბრალო ჯამი. ცხოველთა სამყაროს უმალლეს წარმომადგენელთა ორგანო შედგება სხვადასხვა მიმართულებით დეტერმინირებული, ე. ი. სხვადასხვაგვარი ბუნების მქონე, ქსოვილებისაგან, რომლებიც მჭიდრო ერთიერთობაში არიან ერთიმეორესთან და ყველანი ერთად ქმნიან ახალ ფუნქციურ ერთობლიობას.

* სპეციალური ორგანოიდების, კერძოდ, სასულეს ებითელიური უჯრედების წამწამების შესახებ წერდა დ. ნასონოვი (1924), მაგრამ რამდენადმე სხვაგვარი თვალსაზრისით.

მაშასადამე, ამ შემთხვევაში ორგანო არის თვისობრივად არაერთგვაროვანი უჯრედოვანი ჯგუფების და მათი სტრუქტურების ურთიერთმოქმედების ფორმა.

ჩვენ მიგვაჩნია, რომ უჯრედული და ქსოვილური ზოგადბიოლოგიური დებულებებისა და კანონზომიერებების შეცნობა შესაძლებელია მხოლოდ იმ შემთხვევაში, თუ ისინი განხილული იქნებიან ორგანოს ფუნქციის თვალსაზრისით. სხვანაირად რომ ვთქვათ, ორგანიზმის შემადგენელ ნაწილებს შორის წამყვან ერთეულად უნდა განხილული იყოს ორგანო და არა სხვა რომელიმე სტრუქტურა.

ორგანიზმის მორფოლოგიური დიხასიათების დროს ჩვეულებრივ ასახელებენ თანამიმდევრობით მწკრივს—ორგანოებს, ქსოვილებს და უჯრედებს. ამავე დროს აღნიშნავენ, რომ ორგანიზმი შედგება ორგანოთა სისტემებისაგან, ორგანოები, თავის მხრივ,—ქსოვილებისაგან და, ბოლოს, ქსოვილები—უჯრედებისა და მათი დერეფატებისაგან. ასეთი გაგების დაფუძნება წარმოადგენს მორფოლოგიურ მეცნიერებებში გამოკვლევის ანალიზური მეთოდის გამოყენების შედეგს და, რაც მთავარია, ობიექტად ჩვეულებრივ მიჩნეულია ადამიანის ან მასთან ასე თუ ისე ახლო მდგომი ორგანიზმები. სავსებით ნათელია, რომ ასეთი მსჯელობა გამოთიშავს დაბალი ორგანიზმების დიდ რიცხვს და, მაშასადამე, არ ასახვს აღნიშნული სტრუქტურების ზოგადბიოლოგიურ მნიშვნელობას. არ შეიძლება იმ აზრის შეცილება, რომლის თანახმად, ისეთი ფუნდამენტალური ცნებების განსაზღვრისათვის, როგორცაა უჯრედი, ორგანო და ქსოვილი, საჭიროა ფაქტების მოტანა მთელი ცხოველთა სამყაროდან (გ. შმიდტი, 1929). გარდა ამისა, უჯრედების, ქსოვილების და ორგანოების ურთიერთობის და როლის შესაფასებლად საჭიროა მათი განხილვა ისტორიული თვალთახედვით, ე. ი. ორგანიზმების განვითარების ევოლუციურ პროცესში. პირდაპირ შეიძლება ითქვას, რომ ცოდნის არც ერთ დარგში ისტორიის შესწავლის მნიშვნელობა არ ვლინდება ისეთი სიცხადით, როგორც ბიოლოგიაში (ი. შმალჰაუზენი, 1938).

თუ ორგანოს, ქსოვილს და უჯრედს განვიხილავთ ზოგადბიოლოგიური თვალსაზრისით, აღმოჩნდება, რომ მათი დანიშნულება ორგანიზმისათვის ერთგვარი არ არის.

სხვადასხვა აგებულებისა და დანიშნულების ორგანოებით აღჭურვილი ყველა ორგანიზმი უმარტივესიდან ურთულესამდე. საყოველთაოდ მიღებული და, ჩვენი შეხედულებით, სავსებით მართებული განმარტების თანახმად, ორგანო არის მეტ-ნაკლებად მოსაზღვრული და გარკვეული ფუნქციების შესრულებისათვის სპეციალიზებული ორგანიზმის ნაწილი. ეს განსაზღვრა, ჩვენი აზრით, გულისხმობს ან უნდა გულისხმობდეს, რომ ორგანო წარმოადგენს ყოველი ორგანიზმის დამახასიათებელ და სავალდებულო ნაწილს, რაც არ უნდა პატარა ან დიდი იყოს იგი. ამავე დროს, ორგანოები თავისი აგებულებით მეტად მრავალგვარია და ყოველთვის როდი შედგებიან უჯრედებისა და ქსოვილებისაგან. დებულება იმის შესახებ, რომ უჯრედული აგებულება და ქსოვილოვანი შედგენილობა ორგანოსათვის სავალდებულო არ არის, გამომდინარეობს თუნდაც ერთუჯრედოვანი ორგანიზმების ან მათზე უფრო პატარა ორგანიზმების განხილვიდან, რომლებსაც არ გააჩნიათ უჯრედული აგებულება. სტრუქტურულად ერთგვაროვანი ორგანიზმები, რაც არ უნდა მცირე იყვნენ ისინი, არ არსებობენ.

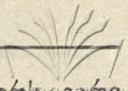
ყველაზე უმარტივეს ორგანიზმებშიაც ბატონობს ფუნქციების ლოკალიზაცია. პრინციპი და ეს მიდამოები განხილული უნდა იქნან, როგორც მოგვიანებით, მაღალ საფეხურზე მდგომ ორგანიზმებში განვითარებული ორგანოების პროტოტიპები. მიკროორგანიზმების მაგალითისამებრ, რომლებიც გარშემოვლებულნი არიან თავისებური კაფსულით ან სხეულის თავისუფალ ზედაპირზე გააჩნიათ რაიმე სპეციალური წარმოქმნები: შოლტები, წამწამები და სხვა, ასევე თეორიულად წარმოსადგენი, ყველაზე პატარა არსების ცენტრალური და პერიფერიული მიდამოები უკვე გარე გარემოს პირობების არაერთნაირი გავლენის გამო უნდა განსხვავდებოდეს ერთიმეორისაგან როგორც სტრუქტურულად, ისე ფიზიოლოგიურად. შემდეგ, უნდა აღინიშნოს, რომ უმაღლეს მეტაზოებთან შედარებით დაბალ მეტაზოათა ორგანოები შედგება ან ცალკე უჯრედებისაგან, ან მათი ჯგუფებისაგან. უმაღლეს მეტაზოების ორგანოები კი, როგორც წესი, შედგება ქსოვილებისაგან, ამასთანავე, მათს უმაღლეს წარმომადგენლებში, თუ საქმე ეხება ძირითად ქსოვილებს, უკანასკნელთა რიცხვი აღწევს სამს ან ოთხს.

მაშასადამე, ორგანიზმების განვითარების მიხედვით, ორგანოები, რომლებიც დასაწყისში უჯრედებს არ შეიცავდნენ, შემდეგში, უფრო მაღალ საფეხურზე, უკვე უჯრედებისაგან შედგებიან, ხოლო უკანასკნელ რიგში იძენენ უჯრედოვან-ქსოვილოვან სტრუქტურას.

ამგვარად, თუ ერთიმეორეს შევადარებთ ორგანოს, ქსოვილს და უჯრედს, გამოდის, რომ ყველაზე უნივერსალურ და სავალდებულო წარმონაქმნს ყოველი ორგანიზმისათვის წარმოადგენს ორგანო, შემდეგ, ისტორიულად მომდევნო და შედარებით უფრო ნაკლებ გავრცელებულს—უჯრედი, ხოლო ყველაზე ახალს—ქსოვილი. უკანასკნელი, ე. ი. ქსოვილი, წარმოიშვა ორგანიზმის ევოლუციის პროცესში, როგორც მისი ორგანოების უმაღლესი განვითარების და გართულების შედეგი.

ქსოვილს ორგანოების შემადგენლობაში სხვადასხვა სირთულის ორგანიზაცია ახასიათებს. თავის ტვინის ქერქის უჯრედების შრეობრივი და შესაძლოა ტოპოგრაფიული განლაგება განხილული უნდა იქნეს როგორც ქსოვილის (ნეირონული ქსოვილის) აგებულების ყველაზე მაღალი ეტაპი ორგანოს ფუნქციის ინტენსიფიკაციასთან დაკავშირებით.

ორგანიზმის ევოლუციურ განვითარებაში ამა თუ იმ სტრუქტურის შეფასებისა და გააზრებისათვის არსებობს ერთადერთი საზომი—მისი ფიზიოლოგიური არსის ანუ ფუნქციური ეკვივალენტის განსაზღვრა. ამასთანავე, სხეულის ნაწილის ყოველგვარი ფუნქცია უნდა შეფასებულ იქნეს მთლიანი ორგანიზმის თვალსაზრისით. უკანასკნელ შემთხვევაში სხეულის ერთადერთ ფუნქციის მატარებელ მთლიან ნაწილს, რომელიც უშუალოდ დაკავშირებულია ორგანიზმთან, წარმოადგენენ ორგანოები და არა უჯრედები ან ქსოვილები. უკანასკნელნი, ე. ი. ქსოვილები, წარმოიშობიან ორგანოების შემადგენლობაში ორგანიზმის განვითარების ცოტად თუ ბევრად მაღალ საფეხურებზე და ასრულებენ ორგანოს ფუნქციას. ორგანოს შემადგენლობიდან ამა თუ იმ ქსოვილის ხელოვნურად გამოცალკევების შემთხვევაშიაც კი, მაგ., ორგანოს ნაწილაკების სათანადო პირობებში ორგანიზმის გარეშე კულტივირების დროს, ქსოვილები არაიშვიათად ამჟღავნებენ მათში მემკვიდრეობის განმტკიცებულ ორგანულ თვისებებს. ორგანოების, ე. ი. იარაღების (როგორც ცნობილია ორგანო ბერძნულად ნიშნავს იარაღს და სავსებით მართებული ტერმინია),



საშუალებით ორგანიზმი ახორციელებს ურთიერთობას და კავშირს გარემოსთან. ორგანიზმის ფუნქციები ხორციელდება მხოლოდ და მხოლოდ ორგანოების და არა ცალკე ქსოვილების ან უჯრედების საშუალებით. ამასთანავე, ყოველგვარი ფუნქციის შესრულებაში მონაწილეობს მოცემული ორგანოს ყველა ქსოვილი და უჯრედი თავისი დერევატებთან ერთად. იქ, სადაც არ მოიპოვება ცალკე უჯრედები, არის მათი ნაწარმოებნი, მაგალითად, სინციტიუმი გულის კუნთში, პლაზმოდუმი ჩონჩხის კუნთში. ამ ნაწარმოებთა სტრუქტურებს აგრეთვე განსაზღვრავს ორგანოს ფუნქცია.

ორგანოს შემადგენლობაში ქსოვილოვანი სტრუქტურების სახით გაერთიანებული უჯრედები გარკვეული თვალსაზრისით წარმოადგენენ კონსტრუქციულ ერთეულებს. ამიტომ, მაგ., არ არის აუცილებელი გასინჯულ იქნეს ამა თუ იმ ორგანოში შემავალი მოცემული ქსოვილის ყველა უჯრედი, საკმარისია წარმოდგენილი იყოს ერთი სრულფასოვანი უჯრედი ან მისგან განვითარებული სხვადასხვა ხარისხით დიფერენცირებული რამდენიმე ელემენტი, რომ მთლიანად შევიცნოთ ამ ქსოვილის სტრუქტურა მოცემულ ორგანოში.

ბოლოს, ორგანოს უჯრედული აგებულება უზრუნველყოფს არა მარტო ნივთიერებათა ცვლის პროცესების ინტენსივობის შენარჩუნებას გარკვეულ დონეზე, როგორც ამას სამართლიანად აღნიშნავს ვ. ელისევი, არამედ ორგანიზმის შეგუებასაც გარე გარემოსადმი. ამა თუ იმ ორგანოს დაზიანებული ან დაკარგული ნაწილის აღდგენის გზით ხორციელდება შედეგად ბრძოლა მავნე ფაქტორების წინააღმდეგ.

ამგვარადვე, ორგანოს ასპექტში განხილული უნდა იქნეს ბევრი ბიოლოგიური მოვლენა. ისეთი, მაგ., როგორიცაა ქსოვილებისა და მათი შემადგენელი უჯრედების ევოლუციური ცვლილებები, მიტოზური აქტივობა, რეგენერაციის პროცესი და რიგი სხვა. სწორეთ მეტაზოებში რეგენერირდებიან ორგანოები როგორც მთლიანობითი წარმონაქმნები და არა ცალკე ქსოვილები და მით უმეტეს უჯრედები.

პროგრესული ევოლუციის პროცესში ორგანიზმების აგებულებისა და ფუნქციის გართულებასთან პარალელურად შესაბამისად გართულდა მათი ორგანოებიც, უფრო ზუსტად, ორგანოების სტრუქტურებისა და ფუნქციების გართულება აღმავალი გზით წარმოადგენს ორგანიზმების გართულების საფუძველს. ცნობილია, რომ ორგანიზმების შეგუებითი, ევოლუციური ცვლილებების დახასიათებისას მეცნიერები (ა. სევერცოვი, 1949; ა. დორნი, 1937; ლ. პლატე, 1924*; ნ. კლაინენბერგი, 1886 და სხვები) დადებით შედეგებს აღწევდნენ მხოლოდ ორგანოების ფუნქციური და სტრუქტურული გარდაქმნების აღრიცხვის საშუალებით.

ამგვარად, ორგანო არის ყველაზე დამახასიათებელი სტრუქტურულ-ფუნქციური წარმონაქმნი, რომელიც ჩაისახა ორგანიზმთან ერთად — მისი მუდმივი და განუყოფელი ატრიბუტი.

წარმოდგენილი თვალსაზრისით, საყოველთაოდ მიღებული იერარქიული რიგი — უჯრედი, ქსოვილი, ორგანო არ ასახავს ამ წარმონაქმნების არც ევო-

* ციტირ. ა. სევერცოვი (1949).

ლუციური განვითარების პროცესის თანამიმდევრობას, არც მათ შედარების მნიშვნელობას ორგანიზმისათვის.

ჰისტოლოგიური მონაცემების ყოველგვარი გადმოცემა მოითხოვს აგრეთვე ცნება „ქსოვილის“ ზუსტ და მკაფიო განსაზღვრას. სამუშაოდ, ამ მხრივ, როგორც სახელმძღვანელოებში, ისე სპეციალურ ლიტერატურაში ბევრ შეუსაბამობას აქვს ადგილი (ა. ზავარზინი—1924, 1925; ა. კონი—1935; ა. ლეჟავა—1940, 1940^a, 1941; ე. დანიანი—1934; ა. ნემილოვი—1924, 1931; კ. პეტერი—1930). ავტორები ზოგჯერ ნებისმიერ ერთ ჯგუფში აერთიანებენ არაერთგვაროვან ქსოვილებს ან, პირიქით, ერთგვაროვან ქსოვილებს ათავსებენ სხვადასხვა ჯგუფში. ამ საკითხის ირგვლივ ჩვენს კავშირში ორმოციან წლებამდე გაცხოველებული დისკუსიები იმართებოდა და, თუმცა საკითხი გაღაუწყებელი დარჩა, ეს დისკუსიები მას შემდეგ სავსებით შეწყვეტილია. ქსოვილის ფართოდ გავრცელებული განსაზღვრა, რომელიც მოცემულია ა. ზავარზინის და ა. რუმინაძის (1946) სახელმძღვანელოში, სახელდობრ, რომ „ქსოვილი არის ჰისტოლოგიური ელემენტების (უჯრედებისა და შუამდებარე ნივთიერების) ფილოგენეზურად განპირობებული სისტემა, რომლებიც გაერთიანებული არიან საერთო ფუნქციით, სტრუქტურით და წარმოშობით“, კრტიკას ვერ უძლებს, ვინაიდან იგი მეტად ზოგადია და სპეციფიკური არ არის ქსოვილისათვის. იგი ერთნაირად შეიძლება გამოყენებულ იქნეს არა მარტო ქსოვილის, არამედ ორგანოს და ორგანიზმის მიმართაც.

მაღალ და დაბალ მეტაზოათა ქსოვილები ერთიმეორისაგან განსხვავდებიან. თუ მათ შეჯამებით დავახასიათებთ, პირველნი შეესატყვისებიან უმაღლესი მეტაზოების ორგანოების უფრო რთულ ფუნქციებს და შესაბამისად უფრო რთულად არიან დიფერენცირებულნი, ვიდრე მეორენი. დაბალი მეტაზოების ქსოვილები უფრო ემსგავსებიან ხერხემლიან ცხოველების ქსოვილთა სისტემების (ქსოვილთა სისტემა იხ. ქვემოთ) მცირედ დიფერენცირებულ ნერვებს.

შესწავლის სიმცირისა და სათანადო მონაცემების არასაკმარისობის გამო ჩვენ აქ არ შევჩერდებით დაბალი მეტაზოების ქსოვილების დახასიათებაზე. ამ მიმართულებით სერიოზული ყურადღების ღირსია ამას წინათ გამოსული ბ. ტოკინის (1959) წიგნი „Регенерация и соматический эмбриогенез“. ჩვენ მიგვაჩნია, რომ ამ შრომაში ავტორმა მონახა მეტად პერსპექტიული გზა ამ მეტად რთული და ბუნდოვანი საკითხის გადასაწყვეტად.

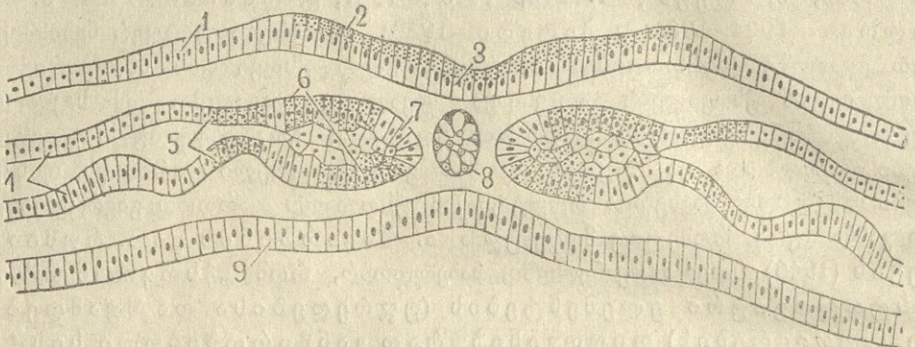
უმაღლესი მეტაზოების ქსოვილები გაერთიანებულია ქსოვილთა სისტემებში, ამიტომ ქსოვილის ცნების განსაზღვრისათვის საჭიროა წინასწარ ვიქონიოთ წარმოდგენა ცნება „ქსოვილის სისტემა“-ს შესახებ.

ქსოვილთა სისტემების ნერვები განვითარების პროცესში მყოფ ორგანიზმში ძალიან ადრე წარმოიშობა. ზოგ ხერხემლიან ცხოველში, მავალითად ამფიბიებში, ექსპერიმენტული ემბრიოლოგიის მონაცემების თანახმად, ქსოვილთა სისტემების პრეზუმპტიული ნერვები უკვე არსებობს ბლასტულის სტადიაში (ვ. ფოგტი, 1929). იგივე ნერვები, მაგრამ უკვე დეტერმინირებული სახით, წარმოდგენილია ჩანასახოვან ფურცლებში და მათ გარკვეული ტოპოგრაფიული ვანლაგება ახასიათებთ. ადამიანის ჩანასახოვანი ფურცლების წარ-



მოდგენილ სქემაზე (სურ. 1) სხვადასხვანაირადაა აღნიშნული გვერდით მდებარე ცხრა ქსოვილოვანი სისტემის ნერვი.

გარეთა ფურცელში მდებარეობს სამი ნერვი: ეპიდერმული (1), ნეირონული (3) და გლიური (2); შუა ფურცელში—ხუთი ნერვი: ქორდის (8), მეზენქიმის (6), მიოტომური (7), ნეფროდერმული (5), ცელოდერმული (4) და ბოლოს, შიგნითა ფურცელში—ენტეროდერმული (9). ორგანიზმის განვითარებას-



სურ. 1. Рис. 1.

თან დაკავშირებით ქსოვილოვან სისტემათა ნერვები ზრდისა და თანდათანობითი დიფერენცირების შედეგად გარდაიქმნებიან ქსოვილოვან სისტემებად*.

სურ. 2 ქსოვილოვან სისტემათა ნერვებში ორგანოების ჩასახვის და ქსოვილების წარმოშობის სქემა.

სქემაზე წარმოდგენილია სამი ზოგადი ხასიათის ქსოვილოთა სისტემის (ნეირონული—ლურჯ ფერში, გლიური—ყვითელ ფერში, მეზენქიმური—წითელ ფერში) და ექვსი სპეციალური ქსოვილის სისტემის (ეპიდერმულის, ენტეროდერმულის, ცელოდერმულის, ნეფროდერმულის, მიოტომურის და ქორდულის—ყველა შავ ფერში) ნერვი.

ყველა ცხრა ქსოვილოვანი სისტემის ნერვი დაყოფილია № რიცხვ კვადრატზე. ყოველი კვადრატი პირობით შეესაბამება ერთი რომელიმე ორგანოს მომავალ ნერვს.

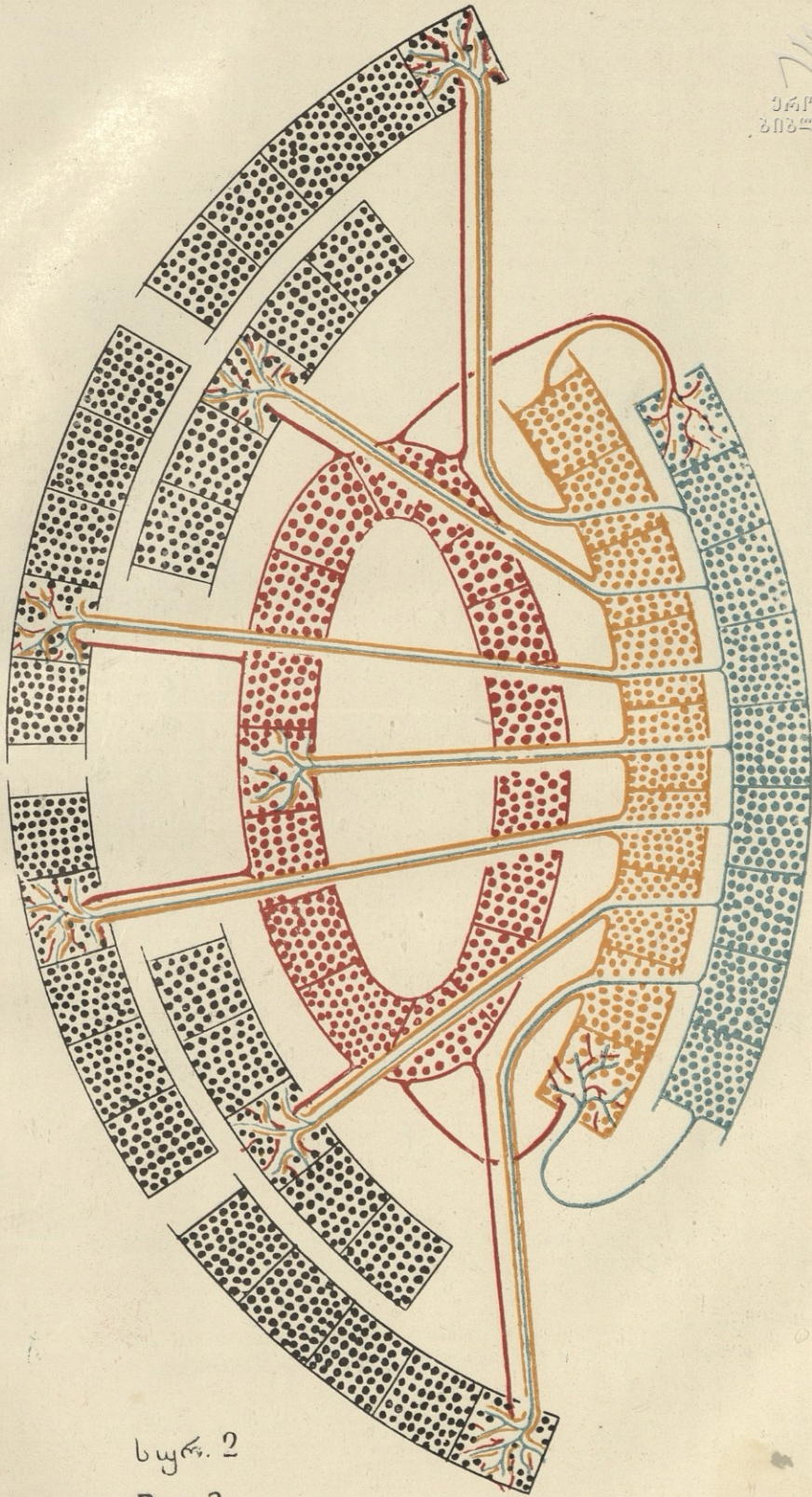
სპეციალურ ქსოვილოვან სისტემათა ნერვების ამა თუ იმ მიდამოში (კვადრატებში) ჩანასახის განვითარების პროცესში ჩაიზრდებიან ნეირონული, გლიური და მეზენქიმური ქსოვილოვან სისტემათა ნერვების ელემენტები და ამრიგად დასაბამი ეძლევა შესაბამის ორგანოთა განვითარებას. სქემაზე მოცემულია ამ ნერვების მიდამოში თითო ოთხფეროვანი კვადრატი, რაც შეესაბამება ყოველ სისტემაში თითო ორგანოს ჩასახვის მაგალითს, ვინაიდან ყოველი ასეთი ორგანოს ნერვი ყალიბდება ოთხი ქსოვილის გაერთიანების ხარჯზე.

მხოლოდ საკვერცხის და სათესლე ჯირკვლის ჩასახვაში, გარდა ოთხი ნერვისა (ცელოდერმული, ნეირონული, გლიური და მეზენქიმური), მონაწილეობენ სასქესო ელემენტები.

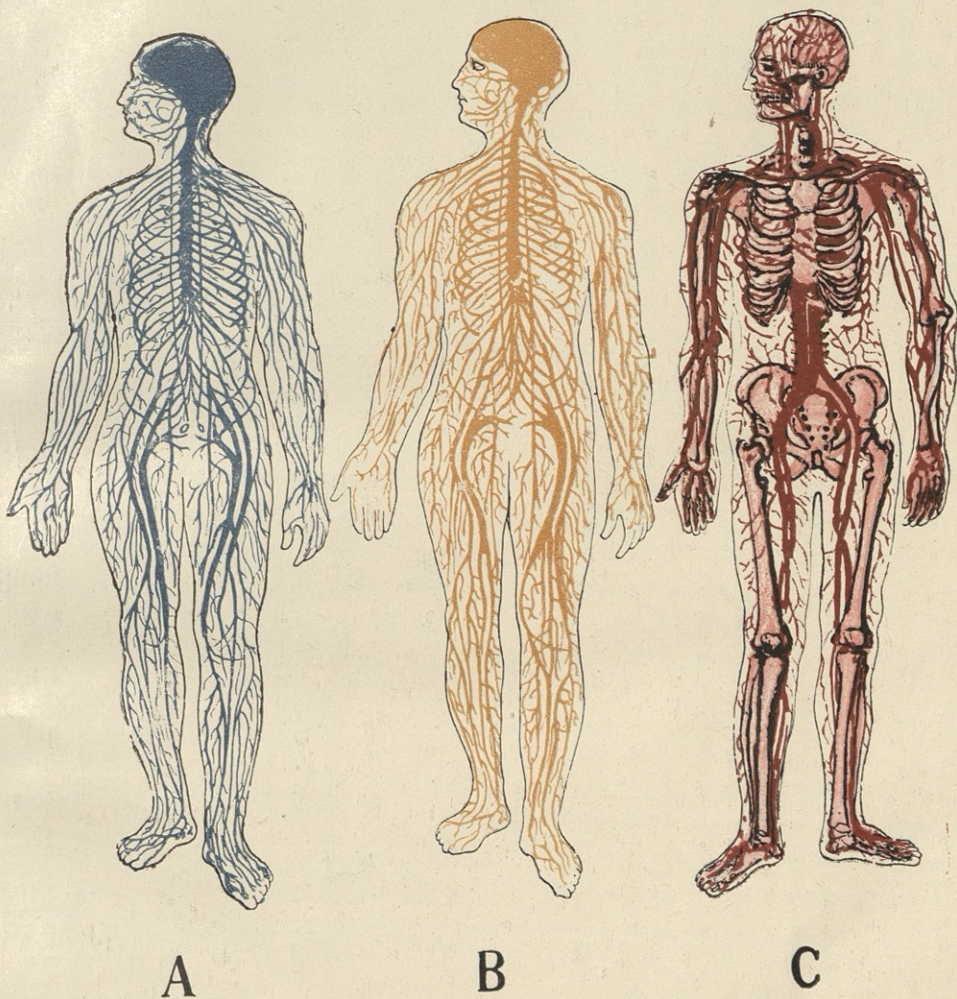
ნეირონული, გლიური და მეზენქიმური ქსოვილოვან სისტემათა ნერვების საფუძველზე ორგანოთა ჩასახვა წარმოებს მხოლოდ ამ სისტემების რომელიმე ორი კომპონენტის შესამეშვი ჩაზრდის შედეგად, ე. ი. თითოეულ ორგანოს დასაბამი ეძლევა სამი ქსოვილის მონაწილეობით. შესაბამისად, სქემაზე მოცემულია ამ ქსოვილოვან სისტემათა ნერვების მიდამოში თითო სამფეროვანი კვადრატი ანუ თითო ორგანოს ჩასახვის მაგალითი.

ნერვებს შორის განლაგებული ლურჯი, ყვითელი და წითელი პარალელური ხაზებით სქემაზე ნაჩვენებია ჩაზრდის პროცესში მონაწილე ნეირონული, გლიური და მეზენქიმური ქსოვილოვანი ნერვების ნაწილები.

* ცხადია, რომ ნერვების ეს სქემა არ ამოწურავს ჩვენს წარმოდგენებს ამ საკითხის ირგვლივ (დაწვრილებით იხ. ნ. ხლოპინი, 1946). გარდა ამისა, ორგანიზმში არსებობს ცალკე ქსოვილები, რომელთა კუთვნილება ამა თუ იმ სისტემისადმი ჯერჯერობით საბოლოოდ დადგენილი არ არის. მაგრამ ამ შემთხვევაში ამას არსებითი მნიშვნელობა არა აქვს. მნიშვნელობა აქვს საკითხის პრინციპულ მხარეს.

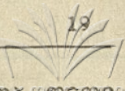


вуч. 2
Рис. 2.



სურ. 3. ზოგადი ხასიათის ქსოვილოვან სისტემათა გავრცელების სქემა.
 A—ნეირონული, B—გლიურტი და C—მეზენქიმური.

Рис. 3. Схема распространения общих тканевых систем в человеческом организме. А—нейронной, В—глиальной и С—мезенхимной.



ნ. ხლოპინის და მისი ხელმძღვანელობით მეცნიერ მუშაკთა კოლექტივის მიერ შესრულებულ მრავალ შრომაში (იხ. ნ. ხლოპინი, 1945) დადგენილი იყო ქსოვილოვანი სისტემების სპეციფიურობა. მოცემული იყო ამ სისტემათა შემადგენელი ქსოვილების რიგი ნიშნების სათანადო დახასიათება.

აღნიშნული ცხრა ქსოვილოვანი ნერვიდან (სურ. 2) სამი—ნერვონული, გლიური და მეზენქიმური—წარმოადგენს ზოგად ნერვებს, ვინაიდან თვით-ეული მათგანი ძლიერი ზრდისა და აქტიური გადანაცვლების შედეგად ჩაიზრდება ყველა დანარჩენი ექვსი ქსოვილოვანი სისტემის ნერვების სისქეში*. ამიტომ ამ სამი ქსოვილური სისტემის ელემენტები გვხვდება ორგანიზმის ყველა ორგანოში (სურ. 3).

დასახელებული სამი სისტემის ხარჯზე უმთავრესად ხორციელდება ორგანიზმის ნაწილების კოორდინაციული მოქმედება. სწორედ ეს ქსოვილოვანი სისტემები აკავშირებენ ორგანიზმის ნაწილებს ერთ მთლიან განუყოფელ სხეულად. ამიტომ თვითთველ მათგანს უნდა ეწოდოს ზოგადქსოვილოვანი სისტემა.

დანარჩენი ექვსი ქსოვილოვანი სისტემა წარმოადგენს ლოკალურ წარმონაქმნებს. ისინი აგრეთვე იზრდებიან, იცვლიან მეტ-ნაკლებად თავის ფორმას, მაგრამ ორგანიზმში მათ საზღვარდებულო ადგილი უჭირავთ (სურ. 4, 5).

როგორც ზოგადი, ისე კერძო ანუ სპეციალურ სისტემათა ნერვები ემბრიონულ პერიოდში მთლიანად იხარჯებიან ორგანოების შექმნაზე. უკანასკნელთა ჩასახვის შემდეგ ორგანიზმში ორგანოების გარეშე ქსოვილოვანი სისტემა ან ქსოვილი არ რჩება**. ამასთანავე, ყოველი ქსოვილოვანი სისტემის ნერვი ორგანოების შესაბამისად სხვადასხვა მიდამოში არაერთგვარად დიდფერენცირდება. ეს პროცესი გაპირობებულია იმ ორგანოების განსხვავებული ფუნქციით, რომელთა შემადგენლობაშიაც შედის მოცემული ქსოვილოვანი სისტემის ესა თუ ის ნაწილი***.

აღნიშნულის საფუძველზე შეიძლება მოცემულ იქნეს ქსოვილოვანი სისტემის განსაზღვრა.

ქსოვილოვანი სისტემა არის შესაბამისი ნერვისაგან განვითარებული ორგანიზმის დეტერმინირებული ნაწილი, რომელიც შედგება სხვადასხვა ხარისხით და არაერთნაირად დიდფერენცირებული მიდამოებისაგან ანუ ქსოვილებისაგან მისი წარმომადგენლობის მიხედვით ორგანიზმის ორგანოებში.

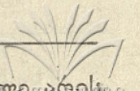
ახლა განვსაზღვროთ ცნება „ქსოვილი“. ყოველგვარ ქსოვილს სულ მცირედ ახასიათებს ხუთი ნიშანი. იმისათვის, რომ ცნება „ქსოვილი“ შედარებით ადვილად იქნეს გაგებელი და ათვისებული, საჭიროა წინასწარ ამ ნიშნების გარჩევა.

1. ყოველი ქსოვილის ერთ-ერთი დამახასიათებელი ნიშანია მისი შედგენილობა უჯრედებისაგან ან უჯრედებისა და მათი დერვიატებისაგან.

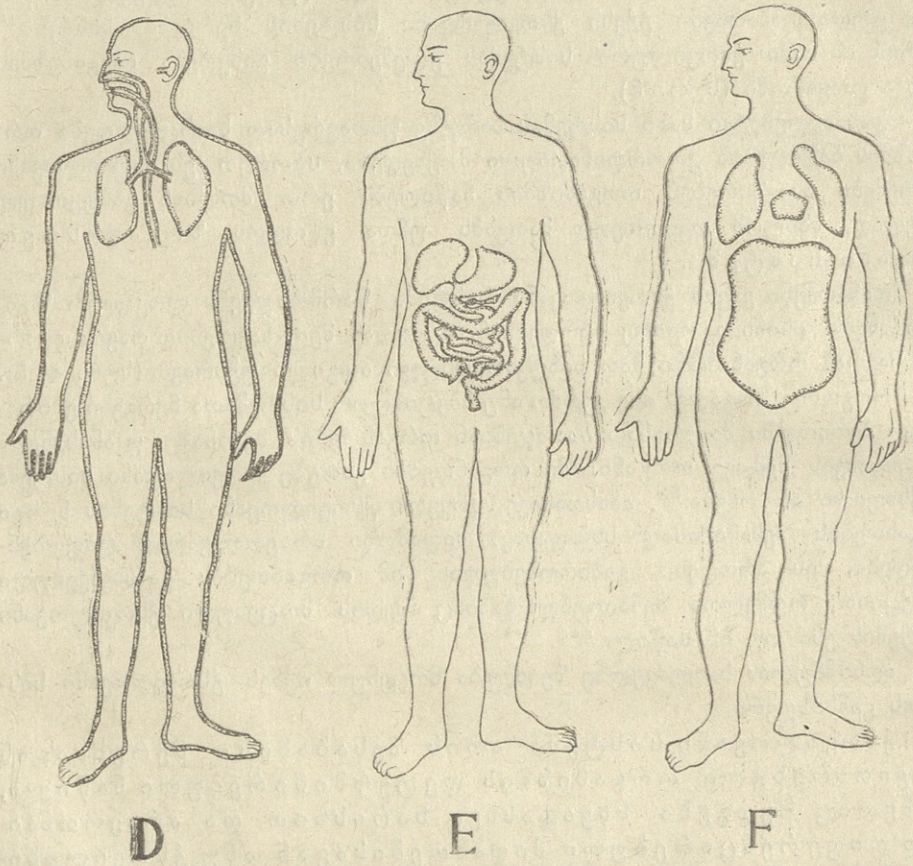
* ზოგადქსოვილოვანი სისტემის ფუნქციას ასრულებს მეზენქიმური სისტემის ნაწილი, რომელიც წარმოადგენილია სისხლის ძარღვებით და მათ ირგვლივ მყოფი შემაერთებელი ქსოვილით.

** მხოლოდ ქსოვილთა კულტურის პირობებშია შესაძლებელი დათესილი ორგანოს ნაწილაკებიდან გამოიყოს ესა თუ ის ქსოვილი.

*** აგებულების მიხედვით ორგანოები სხვადასხვა სირთულისაა. აქ ლაბარაკია მარტივი ანუ პირველადი ორგანოების შესახებ.



2. მეორე დამახასიათებელი ნიშანი ისაა, რომ ყოველი ქსოვილი ორგანოს ნაწილი. როგორც აღნიშნული იყო, ორგანოების გარეშე ერთი ქსოვილი არ მოიპოვება. ემბრიონული განვითარების ადრეულ სტადიაში ორგანოების ჩასახვის მომენტისათვის ქსოვილთა სისტემების შესაბამის ნაწილებში ჩაიზრდება მეზენქიმური, ნევრონული და გლიური ქსოვილოვანი სისტემების ნაწილები და ერთიმეორეზე ზეგავლენის შედეგად საწყისს აძლე-



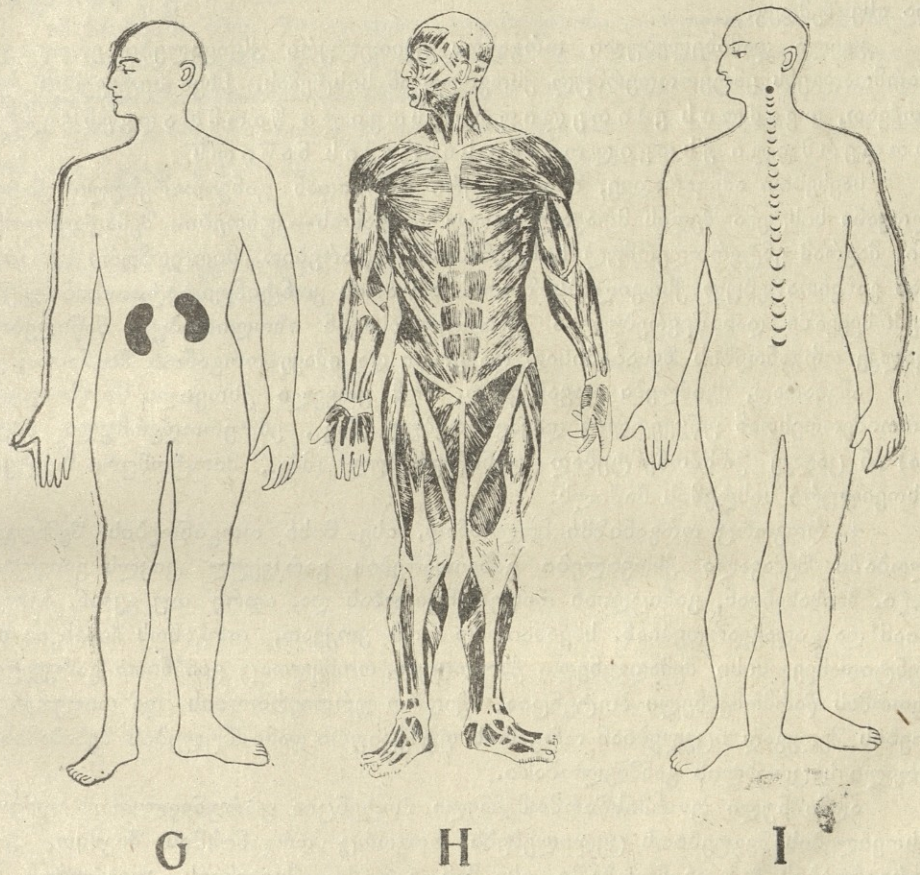
სურ. 4. D—ებიდერმული, E—ენტეროდერმული, F—ცელოდერმული ქსოვილოვანი სისტემები.

ვენ ამა თუ იმ ორგანოს განვითარებას, ამიტომ ყოველი ორგანოს შემადგენლობაში გვხვდება მეზენქიმის დერივატები, კერძოდ, სისხლის ძარღვების და მათ გარშემო მდებარე ფაშარი. შემეერთებული ქსოვილის სახით, აგრეთვე ნეირონული და გლიური ქსოვილოვანი სისტემების ნაწილები.

მაგალითად, ღვიძლი როგორც ორგანო შედგება ოთხი ქსოვილისაგან. ერთი მათგანია ღვიძლის უჯრედების და ნაღვლის სადინარების ამომფენი ეპითელიური ქსოვილი, მეორე—წილაკაშორისი და წილაკშია შემეერთებული ქსოვილი სისხლის ძარღვებთან ერთად, მესამე—ნეირონული ქსოვილი და მეოთხე— გლიის ქსოვილი. ნეირონული და გლიური ქსოვილები გაერთიანებულია ნერვული ბოჭკოებისა და ნერვული დაბოლოებების სახით.

ორგანოს ჩასახვიდანვე ოთხივე დასახელებული ქსოვილი მჭიდროდ ერთმანეთს ახდენს ერთიმეორეზე და ორგანოს ფუნქციის შესაბამის დიფერენცირებას განიცდის.

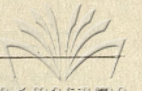
საესებით ამგვარადვე, ყოველი კუნთი შედგება მრავალი კუნთოვანი ბოჭკოსაგან, რომელნიც განვითარდნენ მიოტომური ნერვის შესაბამის მილამობებში—მეზენქიმური (სისხლის ძარღვები და მათ ირგვლივ მდებარე ფაშარი შემაერთებელი ქსოვილი), აგრეთვე ნეირონული და გლიური ქსოვილოვანი



სურ. 5. G—ნეფროდერმული, H—მიოტომური, I—ქორდული ქსოვილოვანი სისტემები.

სისტემების ნერგების კომპონენტების ჩაზრდის შედეგად. უკანასკნელი ორი კომპონენტი გაერთიანებულია ნერვული ბოჭკოების და ნერვული დაბოლოებების სახით. ამგვარად, მიოტომური ნერვისაგან ვითარდება ცალკე ორგანოები—კუნთები.

ორგანოს შემადგენლობიდან ერთი რომელიმე ქსოვილოვანი კომპონენტის გამოთიშვა იწვევს ორგანოს ფუნქციისა და სტრუქტურის დარღვევას (ციროზი, იშემია და სხვა). ტ. გრიგორიევას (1957) ექსპერიმენტული მონაცემების თანახმად, ორგანოს დეაფერენტაცია იწვევს უკანასკნელის მიერ დამახასიათებელი სტრუქტურის დაკარგვას.



3. ქსოვილის მესამე ნიშანია ის, რომ ქსოვილი არის ქსოვილოვანი სისტემის ნაწილი. განვმარტოთ მაგალითით. იმავე ღვიძლის ეპითელიური ქსოვილი, რომელიც ღვიძლის უჯრედებისაგან შედგება, უშუალოდ გრძელდება ღვიძლის სადინარების, ნაღვლის ბუშტისა და მისი სადინარების ეპითელიუმში, ხოლო შემდეგ უწყვეტლევ ნაწლავის ეპითელიუმში, რომელიც რიგი საკმლის მომწველებელი ორგანოს შემადგენლობაში შედის და თავის მხრივ გრძელდება პანკრეასის სადინარებისა და აცინუსების ეპითელიუმში და ასე შემდეგ.

ყველა დასახელებული ორგანოს ეპითელიური ქსოვილები ერთობლივ წარმოადგენს ენტეროდერმულ ქსოვილოვან სისტემას. სხვა სიტყვებით რომ ვთქვათ, ღვიძლის ეპითელიური ქსოვილი წარმოადგენს ენტეროდერმულ ქსოვილოვან სისტემის ნაწილს.

საესებით ამგვარადვე, მიოტომური ნერვიდან განვითარებული ქსოვილოვანი სისტემა შედის მრავალ ცალკე ორგანოს—კუნთების შემადგენლობაში, მაგრამ ენტეროდერმულ სისტემასთან შედარებით მიოტომური ნერვისაგან განვითარებულ ქსოვილებს შორის არ არის კონტინუიტეტი. ისინი ყველა შემთხვევაში დანაწევრებულია ერთიმეორისაგან იზოლირებულ ნაწილებად, ცალკე ორგანოების შესაბამისად და ერთი და იმავე ორგანოს შიგნითაც კი.

ანგვარად, შეიძლება დავასკვნათ, რომ ყოველი ქსოვილი წარმოადგენს ერთიმეორესთან უწყვეტლევ დაკავშირებულ (მაგ., ენტეროდერმული სისტემა) ან ცალკე კომპონენტებად დანაწევრებულ (მაგ., მიოტომური სისტემა) ქსოვილური სისტემის ნაწილს.

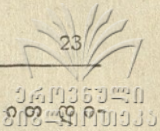
4. როგორც ორგანიზმი მთლიანად, ისე მისი ორგანოების შემადგენლობაში შემავალი ქსოვილები განვითარების გარკვეულ ციკლს გაივლიან, ე. ი. ჩისახებიან, განიცდიან დიფერენცირებას და, ადრე თუ გვიან, ბერდებიან და გადაგვარდებიან. სხვანაირად რომ ვთქვათ, ორგანოს ჩისახვის მომენტიდანვე მისი შემადგენელი ქსოვილები, რომელთაც გააჩნიათ გარკვეული ფორმის წარმომქმნელი პოტენცია, მჭიდრო ურთიერთობის და დიფერენცირების შედეგად იცვლებიან ორგანოს ფუნქციური დანიშნულების შესაბამისად მთელი სიცოცხლის განმავლობაში.

აღნიშნული ფორმისწარმომქმნელი პოტენცია უზრუნველყოფს აგრეთვე ქსოვილების შეგუებითს ცვლილებებს როგორც ორგანიზმის შიგნით, ე. ი. ორგანოების შემადგენლობაში, ისე მის გარეშე—ქსოვილის კულტურის პირობებში.

აქედან გამომდინარეობს ქსოვილის მეოთხე დამახასიათებელი ნიშანი, რომელიც შეიძლება ფორმულირებული იყოს შემდეგნაირად: ყოველ ქსოვილს გააჩნია გარკვეული ფორმისწარმომქმნელი პოტენცია და იგი იმყოფება განუწყვეტლივი სტრუქტურული ცვლილებების პროცესში.

5. მეხუთე ნიშანი შეეხება ქსოვილის ფუნქციურ დახასიათებას. როგორც აღნიშნული იყო, ორგანოების გარეშე მდებარე, ასე ვთქვათ, „თავისუფალი“ ქსოვილები არ არსებობს, ამიტომ მათ არა აქვთ დამოუკიდებელი ფუნქცია. ყოველი ქსოვილი ასრულებს იმ ორგანოს ფუნქციას, რომლის შემადგენლობაშიც იგი იმყოფება.

ამგვარად, ადამიანისა და ცხოველთა სამყაროს უმაღლეს წარმომადგენელთა ქსოვილების მიმართ შეიძლება ცნება „ქსოვილის“ შემდეგი განსა-



ზღვრის მოცემა: ქსოვილი არის (ერთგვარი მიმართულებების ფერენცირებული უჯრედების ან უჯრედების და უჯრედობის ნივთიერების კომპლექსი) ორგანოს კომპონენტი, სადაცივი წარმოდგენილია როგორც გარკვეული ფორმის წარმომქმნელი პოტენციის მქონე ნაწილი ქსოვილური სისტემისა, რომელიც იმყოფება სტრუქტურის განუწყვეტელი ცვალებადობის პროცესში და რომელსაც განსაზღვრავს ორგანოს ფუნქცია.

ამ შრომაში ჩვენ შევეცადეთ გაგვეშუქებინა ცხოველთა ორგანიზმების სტრუქტურათა ისტორიული განვითარებისა და ძირითად მორფოლოგიურ ცნებათა განსაზღვრასთან დაკავშირებული ზოგიერთი საკითხი, როგორც ისინი წარმოგვიდგება თანამედროვე მონაცემებისა და აგრეთვე ჩვენი ხანგრძლივი პედაგოგიური და კვლევითი გამოცდილების საფუძველზე.

თბილისის უნივერსიტეტის
ჰისტოლოგიის კათედრა

(შემოვიდა რედაქციაში 7. XII. 1960 წ.)

ЛЕЖАВА А. С.

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ СТРУКТУРНОГО РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ ОРГАНИЗМОВ*

Обобщенная характеристика структур организмов, находящихся на разных уровнях развития в историческом прошлом и в настоящее время, — задача весьма трудная. Трудность эта обуславливается нашей неполной осведомленностью о морфологических особенностях животных, населяющих землю, а также невозможностью воспроизведения последовательного ряда сменяющихся форм и структур животного мира и процессов их развития, длившегося много миллионов лет. Так, в отношении развития мягких тканей в прошлом мы оказываемся совершенно несведущими и филогенез того или иного животного, по существу, подменяем сравнительно-морфологическими данными. Поэтому, учитывая современное состояние науки, для представления отдельных этапов структурного развития организмов мы вынуждены строить рабочие схемы и гипотезы, а также дополнять их, на наш взгляд, наиболее вероятными предположениями.

Проблема структурного развития организмов в самой обобщенной форме подразумевает рассмотрение ряда вопросов: 1. вопроса о начальных формах развития животного, т. е. первых моментов зарождения жизни на земле, 2. развития доклеточных форм жизни, 3. развития клеточности и 4. развития так наз. многоклеточных организмов, его отдельных этапов. В нашем сообщении мы коснемся только некоторых аспектов этой большой проблемы.

О первых моментах зарождения жизни на земле мы располагаем рядом косвенных данных, основывающихся на исследованиях строения доступной части вселенной путем использования тонких методов современного физического и химического анализа, а также дополняющих их модельных опытов. На основе этих данных уже можно строить представления о возможных путях эволюции материи от неорганических соединений до появления органических веществ, таких, как аминокислоты, полипептиды и т. д. Однако наименее изученным этапом развития материи на пути возникновения жизни является процесс перехода от сравнительно простых белковоподобных веществ к биохимическим системам все возрастающей сложности, а затем — к белковым телам, наделенным обменом веществ (Г. А. Деборн, 1957).

Рассмотрим сначала вкратце те условия, при которых могли появиться на нашей планете живые тела.

* Доклад, сделанный на расширенной гистологической конференции Тбилисского государственного университета 12. 10. 1959 г.



Согласно современным научным данным, жизнь зародилась в процессе охлаждения земли*. Находящаяся в виде газо-пылевого облака земля (В. А. Соколов, 1957), согласно теории Джефрейса**, примерно за 5000 лет могла прийти в жидкое состояние. В дальнейшем, время охлаждения земли и переход ее в твердое состояние значительно удлинились. В процессе остывания из недр земли при извержении вулканов вместе с другими неорганическими соединениями должна была выделяться вода в виде водяного пара и образовывать океаны т. е. гидросферу, которая представляла необходимое условие развития жизни на земле (В. Г. Фесенков, 1957). По М. Кальвину (1957), после образования земли, вследствие взрыва материи, т. е. ядерной эволюции, следует химическая эволюция, предшествующая появлению живых существ на поверхности земли, и длившаяся 1—2,5 миллиардов лет. За такой огромный промежуток времени под влиянием физических агентов на поверхности земли из неорганических соединений непрерывно накапливались сложные органические вещества типа аминокислот, гетероциклических соединений, ацетилена и т. п. Их образование, согласно М. Кальвину, было возможно четырьмя путями, что подтверждается и соответствующими экспериментами. во-первых, под влиянием ультрафиолетового излучения солнца; во-вторых, в результате реакции металлических карбидов с водой и образования ацетилена с его последующей полимеризацией—эту точку зрения развивает А. И. Опарин (1957); в-третьих, под воздействием высокоэнергетической радиации, излучаемыми радиоактивными соединениями; в-четвертых, в результате действия электрических разрядов, подобных молниям. В последнем случае в присутствии метана, водорода, аммиака, и воды получаются комплексы связанных между собой углеродных соединений типа аминокислот, являющихся, как известно, главными звеньями при построении белков. При отсутствии микроорганизмов эти органические соединения должны были накапливаться на поверхности земли в огромном количестве. Эта масса перемешанных и непрерывно реагирующих между собой органических углеводородных и неорганических соединений в течение длительного периода химической эволюции, как говорит Д. Митчелл (1957), должна была благоприятствовать появлению первых живых систем.

Стройную гипотезу развития органических веществ в гидросфере представил А. И. Опарин, согласно которому в водах первородного океана из высокомолекулярных растворов белковых веществ выделялись так называемые коацерватные капли, которые в дальнейшем продолжали развиваться. Вполне вероятно, что белковые системы, наделенные свойством постоянного обмена веществ с окружающей средой, вначале представлялись в виде островков коллоидной массы в толще перемешанных между собой органических углеводородных соединений и были слиты с этими последними. Эта белковая система в первое время, очевидно, имела характер мало устойчивого, недолговечного комплекса распадающихся и вновь синтезирующих соединений.

Важным этапом в развитии таких „живых“ систем следует признать постепенное приобретение ими в результате отбора при неблагоприятных условиях существования и перемен в окружающей среде большей устойчивости и отграничения в большей или меньшей степени от окружающей среды, т. е. развития оболочек. Таким образом, первые, самые простые живые системы должны были характеризоваться некоторой индивидуализацией и способностью к приспособлению и само-

* Существует и противоположное мнение.

** Цитир. по В. Г. Соколову (1957).

сохранению. Однако, нужно полагать, что эти белковые системы высокой сложности распадались в массовом порядке и вновь зарождались.

Исходя из соображений Дж. Бернала (1957), вторым важным этапом в развитии примитивных живых существ нужно считать возникновение комплекса нуклеиновой кислоты с белком, т. е. сложных химических соединений, которые, как теперь известно, обладают весьма важной и характерной для живой единицы способностью к самовоспроизведению.

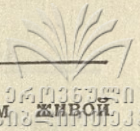
Эти же соединения, т. е. белки, связанные с нуклеиновой кислотой в комплексе с другими компонентами, должны были обеспечить новый этап в развитии живых существ—возникновение свойства восстанавливать поврежденные и утраченные части своего тела, иначе говоря, способность к регенерации. Регенеративная способность должна была придать живой системе еще более устойчивый характер.

Нам представляется, что именно на этих первых этапах развития жизни зародились также столь характерные для животных организмов свойства—реактивность и пластичность.

Способность к регенерации, естественным образом, должна была перерасти в способность к росту, ведущему к максимальному увеличению объема тела. Таким образом, на определенном этапе у ограниченных в большей или меньшей степени от окружающей среды примитивных живых существ должен был развиваться механизм избыточного роста. Однако, увеличение массы тела имеет свои пределы. Как известно, всякая растущая живая масса, в том числе и клетка в своем развитии достигает определенного объема и перестает расти. Явления замедления и прекращения роста хорошо объясняются отношением массы вещества к ее свободной поверхности, которая непосредственно взаимодействует с окружающей средой. Известно, что тело объемом в 1 см^3 обладает свободной поверхностью в 6 см^2 . Увеличившись вдвое по объему, т. е. тело в 2 см^3 имеет не 12 , а 10 см^2 свободной поверхности, а при четырехкратном увеличении объема, т. е. у тела в 4 см^3 свободная поверхность равна не 24 см^2 , а 18 см^2 .

Следовательно, с увеличением объема тела прогрессивно уменьшается его свободная поверхность. Отношение поверхности к объему тела у примитивных живых существ, равно, как и у клетки, при прочих равных условиях, по К. Веркману и П. Вильсону (1954), влияет на интенсивность обмена веществ, т. е. регулирует скорость диффузии питательных веществ во внутрь и выделение продуктов распада наружу.

С уменьшением свободной поверхности живого тела обмен веществ постепенно замедляется и, наконец, рост полностью прекращается. К этому моменту новообразование живой массы и ее распад становятся равными друг другу, и обмен веществ стабилизируется на каком-нибудь определенном уровне. Для дальнейшего роста, т. е. увеличения общей массы живого тела наступает кризис, который обычно разрешается его делением на две части. Деление массы тела при этом



восстанавливает нарушенное соотношение между объемом системы и ее свободной поверхностью и тем самым вновь восстанавливает утерянный на время более высокий темп интенсивности обмена веществ.

Таким образом, деление современных доклеточных существ, а также и деление одноклеточных организмов следует рассматривать как приобретенное в далекой древности свойство живой системы, ведущее к увеличению его массы. Поскольку в данном случае дело касается деления целых организмов, то оно в то же время является и механизмом воспроизведения живых существ.

Очевидно, характерный состав самого живого существа, а также, главным образом, окружающей его среды должны были определить объемные величины первых обитателей земли. Эти величины в каждом отдельном случае в зависимости от направления развития данного простейшего живого существа постепенно должны были стать константными. Нам известно много современных микроорганизмов и простейших существ, и всех их характеризует разный, но определенный константный объем тела, обусловленный неодинаковым характером протекающего в них обмена веществ.

Это положение применимо и в отношении клеточных величин как одноклеточных, так и многоклеточных организмов. Неодинаковые константные размеры тела, а также разная форма, которыми характеризуются клетки одноклеточных и многоклеточных организмов, кроме всего прочего, также обусловлены неодинаковой интенсивностью протекающего в них обмена веществ.

Третьим этапом следует признать развитие из простых самовоспроизводящих живых систем более сложных, так называемых предклеточных структур, т. е. живой протоплазмы, еще не разграниченной на ядерную и цитоплазматическую части.

Наконец, развитие предклеточных существ, имеющее место в течение длительного исторического периода, постепенно усложнялось и, согласно общепринятому взгляду, завершилось организацией клеточной структуры, т. е. ее дифференциацией на ядерное и цитоплазматическое вещества.

Таким образом, во всем, необозримом во времени, периоде развития органических веществ, завершившемся образованием одноклеточных организмов, как нам представляется, условно можно усмотреть четыре периода:

1. Образование самосохраняющейся живой системы. Это ограниченные в большей или меньшей степени от окружающей среды относительно простые белковые соединения („живой белок“), обладающие способностью обмена веществ.

2. Образование индивидуализированной, самовоспроизводящейся живой системы, т. е. более сложных комплексов, содержащих в своем составе связанный с нуклеиновой кислотой белок.

3. Образование предклеточных структур, т. е. живой протоплазмы, еще не разграниченной на ядерную и цитоплазматическую части. Это комплекс сложных соединений белка с нуклеиновой кислотой, липоидов, полисахаридов и т. д. и, наконец,

4. Образование клетки со всей присущей ей организацией.

Мы знаем, что в дальнейшем развитии укрупнение объема тела животных организмов не ограничилось клеточными размерами, а пошло дальше. История развития подтверждает, что эволюция животного мира происходила в прогрессивном направлении и наибольшего совершенства в своем развитии достигли крупные организмы. Следовательно, эволюционному прогрессу организмов сопутствовало увеличение общих объемов тела. Более того, можно утверждать, что увеличение объемов тела явилось одним из решающих условий для достижения эволюционного прогресса животным миром и, в частности, появления человека.

Одноклеточный организм, как правило, представляет собой образование микронных размеров. Возникает вопрос, как могло живое существо микронных размеров, каковым является клетка, приобрести столь крупные размеры? Надо полагать, что более или менее значительный рост одноклеточных организмов в пределах одной клеточной системы, вследствие сопутствующего понижения интенсивности обмена веществ, практически был невозможен. Этот момент в прогрессивном развитии живых существ следует также рассматривать как кризисное явление. Изменения формы тела, как удлинение, разветвление, развитие ротового отверстия и т. п. явления, связанные с интенсификацией функции одноклеточных организмов, не представляли радикального решения вопроса, так как увеличение свободной поверхности тела, достигаемое при этом, и, следовательно, усиление поступления питательных веществ извне могли несколько способствовать укрупнению одноклеточного организма, ибо такое изменение формы тела несколько увеличивает относительную свободную поверхность, однако опять-таки в ограниченном размере, и не дает широкого простора его росту*. Такая возможность в историческом прошлом должна была осуществиться путем внутреннего расчленения живого существа на клеточные территории, т. е. деления клеток без последующего их разъединения. Иначе говоря, интенсификация обмена веществ и связанный с ним значительный рост организма были достигнуты путем расчленения последнего на клеточные территории без последующего разъединения. Следовательно, клеточность метазоа выступает как функция обмена веществ.

* Наряду с интенсификацией функций, постепенное приспособление к условиям окружающей среды вызвало у примитивных живых существ (очевидно, и у растительных организмов) развитие способности к передвижению, однако этого вопроса мы здесь касаться не будем.

Таким образом, рост организма путем внутреннего расчленения на обособленные клеточные единицы и вместе с тем связанные между собой части единого организма, т. е. возникновение многоклеточного организма и начало процесса интеграции представляло собой еще одно крупное биологическое явление на пути прогрессивного развития организмов.

Мы тут не касаемся существующих теорий происхождения многоклеточных организмов, так как для нашего обобщенного и вместе с тем краткого обсуждения вопрос о том, как конкретно осуществлялось расчленение организма на клеточные территории, не имеет принципиального значения*.

В первое время клеточные комплексы, очевидно, представляли собой колонии временно связанных между собой и легко разъединяющихся клеток, ведущих во второй половине своего существования самостоятельный образ жизни. В дальнейшем, нужно полагать, с развитием и усилением интегрирующей функции организма способность к самостоятельной жизни постепенно утратилась, и клетки становились все более зависимыми частями единого организма.

С развитием многоклеточности структурное развитие организмов вступает в новую фазу, характеризующуюся постепенным усложнением функций и структур составляющих его органов.

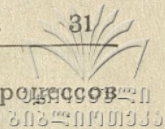
В начале органы приобретают одноклеточный характер, а затем, с увеличением массы тела и интенсификации функций,—многоклеточный. Развитие многоклеточных органов необходимо поставить в связь с зарождением тканевой структуры в составе органов. Продолжающееся усложнение организмов и развитие в связи с этим мультифункциональности органов соответственно усложняют функции и структуру составляющих его тканей и клеток—последние становятся разнохарактерными.

Появление и развитие межклеточных веществ, в свою очередь, объясняется разным характером и неодинаковой интенсивностью обмена веществ в органах усложняющегося в своем развитии многоклеточного организма. Межклеточные вещества, как и все структуры любого организма, представляют собой отражение разнохарактерности протекающего в них обмена веществ.

Таким образом, в усложняющихся органах метазоа постепенно развилось и усложнилось строение клеток и межклеточных веществ—появились и усложнились ткани.

После зарождения клетки образование и развитие межклеточных веществ, а также появление и усложнение тканевых структур представ-

* Согласно воззрению Н. Г. Хлопина (1959), много убедительных данных говорит в настоящее время в пользу теории колониального происхождения многоклеточных животных и против теории целлюляризации.



ляют собой дальнейшие новые этапы в развитии обменных процессов и функции органов.

Теперь коснемся некоторых сторон значения и взаимоотношения клетки, органа и ткани.

Известно, что в животном мире клетки несут весьма неодинаковые функции и структуру, однако они вполне сравнимы. Для характеристики клеточных структур и функций, совершенно естественно, в одинаковой мере следует учесть факты как из области одноклеточных, так и многоклеточных организмов. Между тем, среди отдельных клеток иногда усматривают столь большую разницу, что одни из них по своей биологической значимости противопоставляются другим. В этом отношении наиболее часто примером противопоставления служит клетка одноклеточного организма с клеткой многоклеточного. В виде аргумента такого противопоставления обычно подчеркивается, что первая представляет собой самостоятельный организм, а вторая—часть организма. Указывают также на сложность клеток одноклеточного организма по сравнению с клетками многоклеточного. Такая точка зрения высказывалась, например, на московской конференции, посвященной вопросам современной трактовки клеточной теории несколько лет тому назад (В. Г. Елисеев, 1955). Однако, нам представляется, что с точки зрения широкого обобщения следует подчеркнуть не только различие между клетками протозоа и метазоа, как это обычно делается, но и имеющееся между ними сходство структур и функций.

В самом деле, что общего и в чем разница между клетками протозоа и метазоа, с одной стороны, и между клетками многоклеточных организмов, с другой? Прежде всего общим для всех является клеточность, т. е. клеточная форма существования и константные микронные объемы. Как известно, клеточное строение организмов является одним из самых важных обобщений в биологии.

Кроме того, клетки протозоа и метазоа сопоставимы своей внутренней организацией, т. е. наличием у них обязательного комплекса органов и органоидов: цитоплазмы, ядра, хондриозом, клеточного центра и аппарата Гольджи. Такой более или менее универсальный характер структур всех клеток животного мира подразумевает наличие в них общих универсальных функций. Иначе говоря, обще клеточные органоиды должны выполнять обще клеточные функции.

Какие функции могут осуществляться обще клеточными органоидами? Такой общей функцией, которая характеризовала бы все без исключения клетки как протозоа, так и метазоа, безусловно является обмен веществ, с помощью которого поддерживаются процессы, необходимые для жизнедеятельности клетки, как живой единицы, т. е. ассимиляция и диссимиляция и на их базе регенерация и размножение путем деления. Нам представляется, что этот вид обмена веществ является обще клеточной функцией—функцией, характеризующей всякую клетку в первую очередь. Поэтому его можно назвать основным или базисным обменом веществ клетки.



Кроме общеклеточных функций, как известно, клетки несут еще ряд частных функций (например, функцию возбудимости, сократимости, секреторную, механическую и т. д.), обуславливающих характерные отличия, существующие между разными видами клеток. Как известно, на разных этапах развития организмов клеточная структура используется неодинаково. При малых размерах организмов клетка воплощает в себе весь организм, по мере же роста и усложнения организма она представляет собой либо орган, либо часть органа, либо, наконец, часть ткани в составе органа. Соответственно такому разнообразию и внешняя форма и внутренняя организация различным образом функционирующих клеток также неодинаковы. К уже имеющимся обязательным структурам (цитоплазма, ядро, органоиды) в них дополнительно должны развиваться и существовать адекватные выполняемым разного рода функциям специальные структуры: фибриллы, вакуоли, различные включения, жгутики, реснички и т. д. Словом, названные неодинаковые структуры клеток должны полностью отражать функциональные особенности отдельных видов клеток. Соответственно этому и обмен веществ, обеспечивающий эти частные или специальные функции, должен быть обозначен как специальный обмен веществ клетки.

Специальные функции клеток, надо думать, развиваются на общей для всех клеток базе ее постоянными органами и органоидами, путем их постепенного приспособления к выполнению новых дополнительных функций. В частности, таким образом, на начальных стадиях эмбрионального развития, примерно до детерминации клеточного материала различных зачатков, в структурно однородном клеточном материале, за счет постоянных компонентов клетки должны осуществляться общеклеточные функции. После же локализации функции в зародыше, т. е. с началом дифференцировки органов в клетках соответствующих зачатков дополнительно должны возникать специальные функции с специальными характерными структурами. Нам представляется, что специальные структуры клетки и осуществляемые ими функции в известной мере можно рассматривать как надстроечное явление, осуществляемое у высших представителей животного мира вслед за необратимой детерминацией тканевых зачатков (см. ниже).

Общие и специальные функции в одинаковой степени характерны как для клеток протозоа, так и для клеток метазоа. Оба вида этих функций обеспечиваются одним и тем же аппаратом клетки.

Следовательно, в любой дифференцированной клетке, будь то клетка одноклеточного или многоклеточного организма, имеется двойственно (но не отдельно!) функционирующий аппарат, обеспечивающий как общий, так и специальный обмен веществ*.

* О двойственности функций специальных органоидов, в частности о ресничках эпителиальных клеток писал Д. Н. Насонов (1924), но несколько в ином понимании.

Резюмируя сказанное, можно заключить, что в названных категориях клеток протозоа и метазоа есть как сходство, так и различие. Сходство выражается в клеточности, т. е. в клеточной форме и характерной внутренней организации, связанной с адекватной функцией клетки—общим обменом веществ. Различие выражается в дополнительно возникающих в клетке специальных функций частного порядка и адекватно связанных с ним специальных структур. В частности, специальными структурами отличаются друг от друга не только клетки разных протозоа от клеток метазоа, но и тканевые клетки в составе отдельных органов, несущих неодинаковые функции в многоклеточных организмах. Это в равной степени относится и к половым клеткам, несущим в организмах функцию воспроизведения потомства.

После предварительного обзора общих и специальных функций клетки, нам кажется, можно дать и соответствующее определение последней. Клетка есть своеобразно организованная (ядро, цитоплазма, органоиды), сама воспроизводящаяся живая система микроскопических размеров, способная к реактивности, регенерации частей своего тела и специальной дифференцировке.

Учению об органах в гистологии отводится весьма скромное место. Так, например, в известном руководстве академика А. А. Заварзина (Курс гистологии, 1933) микроскопическая анатомия рассматривается как частный случай приложения данных общей гистологии к изучению микроскопического строения органов. Такая точка зрения приводится А. А. Заварзиным для обоснования взгляда на общую гистологию как на самостоятельную дисциплину в ряду биологических наук. Структуру органов (имеются в виду органы высших метазоа) ряд гистологов рассматривает как механическую сумму составляющих их тканей (напр., Л. Шимонович, 1930). Однако орган не есть простая сумма составляющих его тканей. Орган высших представителей животного мира состоит из ряда неодинаковым образом детерминированных, т. е. разнородных по своей природе тканей, которые, тесно взаимодействуя между собой, в совокупности создают качественно новое функциональное единство.

Следовательно, в данном случае, орган есть форма взаимодействия качественно неоднородных клеточных групп и их производных.

Нам представляется, что познание общебиологических положений и закономерностей, как клеточных, так и тканевых, возможно только при их толковании с точки зрения функции органов, иначе говоря, ведущим звеном среди составных частей организма должен рассматриваться орган, а не какие-либо другие структурные образования.

При морфологической характеристике организмов, обычно, оперируют органами, тканями и клетками, при этом указывается, что организм состоит из систем органов, органы, в свою очередь, из тканей и,

наконец, ткани—из клеток и их дериватов. Утверждение такого понимания представляет собой результат аналитического метода исследования, применяющегося в морфологических науках, и, что особенно важно, объектом обычно мыслится человек и близко к нему стоящие организмы. Совершенно ясно, что такое суждение исключает большое количество низших организмов и, следовательно, не отражает относительного общебиологического значения упомянутых структур. Нельзя оспаривать взгляд, согласно которому для определения таких фундаментальных понятий, каковыми являются клетка, орган и ткань, следует привлечь факты из всего животного мира (В. И. Шмидт, 1929). Кроме того, для оценки значения, взаимоотношения и роли клеток, тканей и органов следует рассматривать их с исторической точки зрения, т. е. в процессе эволюционного развития организмов. Можно прямо сказать, что ни в какой другой области знания важность изучения истории не выступает с такой очевидностью, как в биологии (И. И. Шмальгаузен, 1938).

Если рассматривать орган, ткань и клетку с общебиологической точки зрения, то окажется, что значение их для организма далеко не одинаково.

Органами разного строения и назначения наделены все организмы от самых простых до самых сложных. Согласно общепринятому и вполне правильному, на наш взгляд, определению, орган есть в большей или меньшей степени отграниченная и специализированная для выполнения определенных функций часть организма.

Вместе с тем нам представляется, что это определение включает или должно включать в себя понятие о том, что орган представляет собой характерную и обязательную составную часть всякого организма, каким бы, большим или малым, он ни был. В то же время органы по своему строению весьма разнообразны и не всегда состоят из клеток и тканей. Положение о том, что клеточное строение и тканевой состав не обязательны для органа, вытекает хотя бы при рассмотрении одноклеточных или еще более мелких организмов, не обладающих клеточной организацией. Структурно однородных организмов, как бы малы они ни были, не существует. В самых простейших организмах господствует принцип локализации функций, и эти участки необходимо рассматривать как прототипы органов, развившихся позднее у высших организмов. По примеру микроорганизмов, окруженных своеобразной капсулой либо несущих на своей свободной поверхности какие-либо специальные образования: жгутики, реснички и т. д., центральные и периферические участки самого малого теоретически мыслимого существа уже в силу неодинакового воздействия условий окружающей среды должны отличаться друг от друга как структурно, так и физиологически. Далее, органы низших метазоа состоят либо из отдельных клеток или их групп, либо из малого количества тканей по сравнению

с высшими метазоа. Наконец, органы высших метазоа, как правило, состоят из тканей, причем у самых высших представителей, если речь идет об основных тканях, количество последних достигает 3-х или 4-х.

Следовательно, по мере развития организмов органы, в начале построенные без клеток, в дальнейшем—на более высших ступенях, с возникновением и развитием клеточной организации составляются из клеток и в последнюю очередь приобретают клеточно-тканевую структуру.

Таким образом, сравнивая между собой орган, ткань и клетку, оказывается, что наиболее универсальным и обязательным для всякого организма образованием является орган, вслед за ним исторически последующим и относительно менее распространенным—клетка и самым молодым—ткань. Последняя, т. е. ткань возникла в процессе эволюции организма как результат наивысшего развития и усложнения его органов.

Ткань в составе органов имеет организацию разной сложности. Слоистое же строение коры мозга следует рассматривать как самый высший этап усложнения строения ткани (нейронной) внутри органа в связи с интенсификацией функции последнего.

При оценке и понимании той или иной структуры в эволюционном развитии организма существует единственное мерило определения ее физиологической сущности—функционального эквивалента. При этом любая функция части тела должна оцениваться с точки зрения целого организма. В последнем случае единственными, непосредственно связанными с организмом, целостными функционирующими частями тела являются органы, а не клетки или ткани. Последние, т. е. ткани возникают на более или менее высших ступенях развития организмов, в составе их органов, и выполняют функцию органа. Даже при искусственном обособлении той или иной ткани из состава органа, например, при культивировании кусочков органов в соответствующих условиях, вне организма, ткани нередко проявляют наследственно закрепленные за ними органые признаки. С помощью органов, т. е. орудий (как известно, орган по-гречески—орудие—вполне удачный термин) организм осуществляет общение и связь с окружающей средой. Функции организма выполняются исключительно органами, а не отдельными тканями или клетками, причем в выполнении любой функции принимают участие все ткани и все клетки со всеми производными данного органа. Там, где нет отдельных клеток, есть их производные, например, синтидий в сердечной мышце, плазмодий в скелетной мышце. Структуру этих производных определяет также функция органа.

Клетки в составе органа, объединенные в тканевые структуры, в известном смысле являются ее конструктивными единицами.

Поэтому, например, нет необходимости рассматривать все клетки данной ткани, входящей в состав того или иного органа. Достаточно представить себе одну полноценную клетку, либо несколько развив-



шихся из нее дифференцированных в разной степени элементов, чтобы вполне охватить структуру данной ткани в составе органа.

Наконец, клеточное строение органа обеспечивает не только поддержание интенсивности обменных процессов на определенном уровне, как на это совершенно правильно указывает В. Г. Елисеев (1955), но и приспособляемость организма к окружающей его среде, т. е. возможность успешной борьбы его с вредными факторами путем восстановления поврежденных и утраченных частей тех или иных органов. В этом же органном аспекте должны рассматриваться многие биологические явления, такие, например, как эволюционные изменения тканей и составляющих их клеток, митотическая активность, процесс регенерации и ряд других. Именно у метазоа регенерируют органы, как целостные образования, а не отдельные ткани или тем более клетки.

В процессе прогрессивной эволюции параллельно с усложнением строения и функции организмов соответственно усложнились и их органы, точнее говоря, усложнение структур и функций органов является основой развития организмов по восходящей линии. Известно, что при характеристике приспособительных эволюционных изменений организмов положительные результаты достигались учеными (А. Н. Северцов, 1949; А. Дорн, 1937; Л. Плате, 1924¹; Н. Клайненберг, 1886, и др.) лишь при учете функциональных и структурных преобразований органов.

Таким образом, орган есть наиболее характерное, структурно-функциональное образование, зародившееся вместе с организмом, его постоянный и неотъемлемый атрибут.

С изложенной точки зрения общепринятый иерархический ряд—клетка—ткань—орган—не отражает ни последовательности процесса эволюционного развития этих образований, ни их относительного значения для организма.

Всякое изложение гистологических данных требует также точного и ясного определения понятия „ткань“. К сожалению, в этом отношении немало неясностей как в учебных пособиях, так и в специальной литературе (А. А. Заварзин, 1924, 1925; А. Кон, 1935, 1940, 1941; Е. С. Данини, 1934; А. В. Немилов, 1924, 1931; К. Петер, 1930). Авторы иной раз произвольно объединяют в одну группу неоднородные образования и, наоборот, расчленяют однородные (А. С. Лежава, 1941). Имевшие место по этому вопросу у нас в Союзе оживленные дискуссии, продолжавшиеся примерно до сороковых годов и не решившие его по существу, в настоящее время совершенно прекращены. Широко распространенное определение ткани, имеющееся в учебнике А. А. Заварзина и А. В. Румянцева (1946), что „ткань есть филогенетически обусловленная система гистологических

¹ Цитировано по А. Н. Северцову (1949).

элементов (клеток и промежуточного вещества) объединенных общей функцией, структурой и происхождением¹, не выдерживает серьезной критики, так как оно является слишком общим и не специфично для ткани. Оно в одинаковой мере приложимо как к ткани, так и к органу и даже организму в целом.

Ткани высших и низших метазоа не равнозначны. Если характеризовать их суммарно, то первые отвечают более сложным функциям органов высших метазоа и соответственно дифференцированы сложнее по сравнению со вторыми. Ткани низших метазоа скорее сравнимы с мало дифференцированными зачатками тканевых систем (см. ниже—тканевая система) позвоночных животных.

За малой изученностью и недостаточностью данных мы сейчас не будем останавливаться на характеристике тканей низших метазоа. В этом направлении заслуживает серьезного внимания недавно вышедшая книга В. П. Токина (1959) „Регенерация и соматический эмбриогенез“. Мы считаем, что в этом труде автором найден многообещающий путь для решения этого сложного и запутанного вопроса.

Ткани высших метазоа объединены в тканевые системы. Поэтому для определения понятия ткани необходимо предварительно иметь понятие о тканевой системе.

Зачатки тканевых систем в развивающемся организме возникают очень рано. У некоторых позвоночных животных, например, у амфибий презумптивные зачатки тканевых систем, согласно данным экспериментальной эмбриологии, имеются уже на стадии бластулы (Е. Фогт, 1929). Эти же зачатки, но уже в детерминированном виде лежат в зародышевых листках, и их характеризует определенное топографическое расположение. На представленной схеме зародышевых листков человека (рис. 1) отмечены 9 зачатков тканевых систем, расположенных рядом (рисунки см. в грузинском тексте стр. 5—24)¹.

В наружном листке лежат три зачатка: эпидермальный (1), нейронный (3) и глиальный (2); в среднем листке—пять зачатков: хордальный (8), мезенхимный (6), миотомный (7), нефродермальный (5) и целодермальный (4) и, наконец, во внутреннем листке—один зачаток—энтеродермальный (9). С развитием организма зачатки тканевых систем, разрастаясь и постепенно дифференцируясь, превращаются в тканевые системы.

В многочисленных работах Н. Г. Хлопина и руководимого им коллектива научных работников (см. Н. Г. Хлопин, 1946) была установлена специфичность тканевых систем, и дана соответствующая характеристика входящих в их состав тканей.

¹ Разумеется, эта схема зачатков не исчерпывает наших представлений по данному вопросу (подробно см. Н. Г. Хлопин, 1946). В организме имеются отдельные ткани, принадлежность которых к той или иной тканевой системе еще окончательно не установлена. Кроме того, по отдельным вопросам имеются разногласия, требующие дополнительных исследований. Однако в данном случае все это не имеет существенного значения, важна принципиальная сторона вопроса.

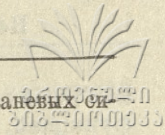


Рис. 2. Схема закладки органов и образования тканей из зачатков тканевых систем.

На схеме представлены зачатки трех общих (нейронной—синего цвета, глиальной—желтого цвета и мезенхимной—красного цвета) и шести специальных тканевых систем (эпидермальной, энтеродермальной, целодермальной, нефродермальной, митотной и хордальной—все черного цвета).

Все девять зачатков тканевых систем разделены на №-ое число квадратов. Каждый квадрат условно обозначает будущую закладку какого-нибудь одного органа.

В зачатки шести специальных тканевых систем (на схеме—в черные квадраты) в процессе развития эмбриона врастают элементы нейронной, глиальной и мезенхимной систем. Соответственно, в этих зачатках даны по одному четырехцветному квадрату (что соответствует примеру закладки одного органа), так как закладка каждого такого органа осуществляется в результате объединения четырех тканей.¹

Образование органных закладок в области 3-х общих тканевых систем происходит путем вставания компонентов любых двух зачатков общих тканевых систем в третий. В качестве примера на схеме показано развитие в области каждого общего тканевого зачатка по одному органу в виде трехцветного квадрата.

Синие, желтые и красные параллельные линии на схеме показывают участие в процессе вставания компонентов нейронного, глиального и мезенхимного зачатков тканевых систем.

Из названных девяти тканевых систем (рис. 2) три: нервная, глиальная и мезенхимная являются общими, так как каждая из них, сильно разрастаясь и активно перемещаясь, вырастает во все остальные тканевые системы².

Поэтому элементы этих трех тканевых систем встречаются в организме во всех органах (рис. 3).

За счет указанных трех систем осуществляется, главным образом, координирующая деятельность частей организма. Эти же тканевые системы связывают части организма в единое неразрывное целое. Поэтому они заслуживают названия общих тканевых систем.

Остальные шесть тканевых систем являются локальными образованиями. Они также растут, меняют более или менее свою форму, но в противоположность общим тканевым системам всегда занимают в организме строго ограниченное место (рис. 4, 5).

Рис. 4. D—эпидермальная, E—энтеродермальная, F—целодермальная тканевые системы.

Как общие, так и специальные зачатки тканевых систем полностью расходуются на образование органов. После закладки органов „свободных“ или обособленных тканевых систем или тканей в организме не остается³.

При этом каждый тканевой зачаток в отдельных своих частях, соответственно органам, дифференцируется неодинаковым образом.

¹ Только в закладке яичника и яичка, кроме целодермального, нейронного, глиального и мезенхимного зачатков принимают участие также половые элементы.

² Функцию общетканевой системы несет часть мезенхимной системы, представленная сосудами и окружающей их соединительной тканью.

³ Только лишь при культивировании вне организма кусочков органов удается выделить из их состава ту или иную ткань.

Это обуславливается неодинаковой функцией тех органов, в состав которых входят части данной тканевой системы.¹

Исходя из сказанного, можно дать определение тканевой системы. Тканевая система есть развившаяся из соответствующего зачатка строго детерминированная часть организма, состоящая из ряда более или менее неодинаковым образом дифференцированных участков, или тканей, соответственно ее представительству в органах.

Рис. 5. G—нефродермальная, H—миотомная, I—хордальная тканевые системы.

Перейдем теперь к определению понятия „ткань“. Всякую ткань характеризует по меньшей мере пять признаков. Для того, чтобы понятие о ткани легче было воспринято, необходимо предварительно рассмотреть эти признаки.

1. Одним из характерных признаков всякой ткани является ее состав из дифференцированных в определенном направлении клеток или клеток и их производных.

2. Второй характерный признак всякой ткани это то, что она является частью органа. Как уже указывалось, тканей, не связанных с тем или иным органом, в организме не существует. На ранних стадиях эмбрионального развития, к моменту закладки органов, в соответствующие участки тканевых систем вырастают части мезенхимной, нервной и глиальной тканевых систем, дающие, взаимодействуя между собой и с зачатками, в которые они вросли, начало развитию органов. Поэтому, в составе всякого органа имеются дериваты мезенхимы в виде капилляров и окружающей их рыхлой соединительной ткани, а также части нервной и глиальной тканевых систем в виде нервных волокон и нервных окончаний.

Так, например, печень как орган состоит из четырех тканей. Во-первых, из эпителиальной ткани, составленной из печеночных клеток и клеток, выстилающих желчные протоки печени; во-вторых, из междольковой и внутريدольковой соединительной ткани вместе с сосудами; в-третьих, из нервной ткани и, в-четвертых, из глиальной ткани (нейронная и глиальная ткани объединены в виде нервных волокон и нервных окончаний).

Начиная с момента закладки органа все эти 4 ткани, тесно взаимодействуя между собой, постепенно дифференцируются соответственно функциональному назначению органа, т. е. печени.

Точно также, каждая мышца состоит из множества мышечных волокон, развившихся таким же путем из миотомного зачатка в результате вставания в соответствующие его участки компонентов мезенхимного (т. е. сосудов и окружающей их рыхлой соединительной ткани),

¹ Органы по своему строению бывают разной сложности. Здесь речь идет о простых, или первичных органах.

а также нервного и глиального зачатков, объединенных в виде нервных волокон и нервных окончаний. Таким путем из миотомного зачатка постепенно развиваются отдельные органы—мышцы.

Повреждение или выключение одного из тканевых компонентов из состава органа ведет к более или менее тяжелому нарушению его функции и структуры (циррозы, ишемии и т. д.).

Согласно экспериментальным данным Т. А. Григорьевой (1959), деафферентация органа ведет к потере им органной структуры.

3. Третий признак ткани—это то, что каждая ткань является частью тканевой системы. Поясним примером. Эпителиальная ткань печени, состоящая из печеночных клеток, непосредственно продолжается в эпителиальный покров желчных путей и далее в кишечный эпителий, входящий в состав ряда органов пищеварительной системы. Кишечный эпителий, в свою очередь, продолжается в эпителий протоков и ацинусов поджелудочной железы и т. д.

Все названные эпителиальные ткани, входящие в состав многих нетождественных по своей функции и структуре органов, представляют собой единую энтеродермальную тканевую систему. Иначе говоря, эпителиальная ткань печени представляет собой часть энтеродермальной тканевой системы.

Точно также, развивающаяся из миотомного зачатка тканевая система входит в состав многих органов—мышц. Однако, по сравнению с энтеродермальной системой, между тканями, развившимися из миотомного зачатка, нет континуитета—во всех случаях они расчленены на изолированные друг от друга части, соответственно отдельным органам. Они расчленены даже внутри одного и того же органа.

Таким образом, можно заключить, что любая ткань представляет собой часть либо непрерывно взаимосвязанной (напр., энтеродермальная система), либо расчлененной на участки (напр., миотомная система) тканевой системы.

4. Как организм в целом, так и ткани, входящие в состав его органов, проходят определенный цикл развития, т. е. закладываются, дифференцируются и, рано или поздно, стареют и перерождаются. Иначе говоря, начиная с момента закладки органа, его ткани, обладая определенным объемом формообразовательных потенций,¹ тесно контактируя и взаимодействуя между собой и постепенно дифференцируясь соответственно функциональному назначению органа, видоизменяются в течение всей жизни. Отсюда вытекает четвертый характерный признак ткани, который может быть сформулирован следующим образом: всякая ткань находится в процессе непрерывных структурных изменений.

5. Пятый признак касается функциональной характеристики ткани. Как указывалось, „свободных тканей“, находящихся вне органов, не

¹ Формообразовательные потенции, присущие тканям, обеспечивают также их приспособительные изменения как внутри организма (в составе органов), так и вне его в условиях тканевых культур.

существует, поэтому они и не могут иметь самостоятельной функции. Всякая ткань выполняет функцию того органа, в составе которого она находится.

Таким образом, в отношении тканей человека и высших представителей животного мира можно дать следующее определение понятия ткани: ткань (комплекс дифференцированных в определенном направлении клеток, либо клеток и межклеточного вещества) есть компонент органа, в котором она представлена как часть (имеющей определенную формообразовательную потенцию) тканевой системы, находящейся в процессе непрерывных структурных изменений, определяемых функцией органа.

В данном сообщении мы попытались осветить некоторые вопросы, связанные с структурным развитием организма, какими они представляются нам на основании современных данных, а также нашего многолетнего педагогического и научно-исследовательского опыта.

დავითი ლიტერატურა

ბერნალი ჯ., Бернал Дж., 1957. Проблема стадий в биопозе. Сб. докладов на межд. совещ. под загл. „Возникновение жизни на земле“, Изд. АН СССР.

ვერკმანი კ. და ვილსონი პ., 1954. Веркман К. и Вильсон П., Физиология бактерий. Перев. с английск. ИЛ, Москва.

გრეგორიევა ტ., Григорьева Т. А., 1959, Чувствительный нейрон как фактор целостности и адекватной дифференцированности иннервируемых им структур. Арх. Анат., гистол. и эмбриол., т. 36, вып. 3.

დებორინი გ., Деборин Г. А., 1957. Белковые комплексы как биохимически активные системы. Сб. докл. на межд. совещ. под загл. „Возникновение жизни на земле“, Изд. АН СССР.

დორნი ა., Дорн А., 1937. Происхождение позвоночных и принцип смены функций. Перев. с немец.

დანიინი ე. ს., Даниини Е. С., 1934. Опыт ревизии принципов классификации тканей. Изв. Пермского биол. научн. исслед. инстит., т. 9.

ელისევი ვ., Елисеев В. Г., 1955. О современной трактовке клеточной теории. Усп. совр. биол., т. 39, вып. 3.

ზავარზინი ა. ა., Заварзин А. А., 1924. О морфологическом понимании гистологи чешских структур. Сб. „Новые идеи в биологии.“ № 10, Ленинград.

ზავარზინი ა. ა., Заварзин А. А., 1925. О сравнительном методе в гистологии. Изд. биол.—иссл. инстит. при Пермском гос. университ., т. 4.

ზავარზინი ა. ა., Заварзин А. А., 1933. Курс гистологии, ч. 1, Общая гистология.

ზავარზინი ა. ა., Заварзин А. А. и Румянцев А. В., 1946. Курс гистологии. Москва.

კონი ა., Кон А., 1935. Endothel und Epithel. Anatomisch. Anzeiger, т. 81.

კლაინენბერგი ნ., Клайненберг Н., 1886. Die Entstehung des Annelides aus der Larve Lopadorhynchus. Zeitsch. f. wiss. Zool. Bd. 44 (цит. по Северцову, 1949).

კალვინი მ., Кальвин М., 1957. Химическая эволюция и происхождение жизни Сб. докл. на межд. совещ. под загл. „Возникновение жизни на земле“, изд. АН СССР.

ლეжава ა. ს., Лежава А. С., 1940. О противоречиях между определением ткани и общепринятым делением последних на 4 основные типа. ДАН, СССР, 23, № 6.

- ლევჯავა ა., Лежава А. С., 1940 а. О противоречиях в результате отождествления понятия ткань и тканевая структура, ДАН, СССР, 23, № 6.
- ლევჯავა ა., Лежава А. С., 1941. Противоречия в современном учении о тканях и их причины. Тр. Тбилисского гос. университета, т. 21.
- მიტჩელ პ., Митчел П. 1957. Происхождение жизни, образование естественных мембран и их организующие функции. Сб. докл. на межд. совещ. под загл. „Возникновение жизни на земле“, изд. АН СССР.
- ნასონოვი დ., Насонов Д. Н., 1924. Учение о хондриозомах и аппарате Голджиорган и органод. Сб. „Новые идеи в биологии“, № 10, Ленинград.
- ნემილოვი ა., Немилов А. В., 1924. О физиологическом направлении в микроскопической анатомии. Сб. „Новые идеи в биологии“, № 10, Ленинград.
- ნემილოვი ა., Немилов А. В., 1931. Что такое ткань? (О некоторых противоречиях современной анатомии и гистологии, материал для дискуссии), Природа, № 7.
- ოპარინ ა. ი., Опарин А. И., 1957. Возникновение жизни на земле. Изд. АН Москва.
- პეტერ კ., Петер К., 1930. Die Gewebe im Unterricht, Anatomisch, Anzeiger т. 68.
- პლატე ლ., Плате Л., 1924. Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre Bd. 2, (цит. по Северцову, 1949).
- სოკოლოვი ვ., Соколов В. Г., 1957. Эволюция атмосферы земли. Сбор. докл. на межд. совещ. под загл. „Возникновение жизни на земле“, изд. АН СССР.
- სევერცოვი ა., Северцов А. Н., 1949. Морфологические закономерности эволюции, собр. соч., т. 5, изд. АН, Москва-Ленинград.
- ტოკინ ბ., Токин Б. П., 1959. Регенерация и соматический эмбриогенез. Изд. Ленинградского унив.
- ფესენკოვი ვ. გ., Фесенков В. Г., 1957. Первичное состояние нашей планеты. Сбор. докл. на межд. совещ. под загл. „Возникновение жизни на земле“, изд. АН СССР.
- ფოგტ ვ., Фогт В., 1929. Карта презумптивных областей (цит. по Гексли де-Беру 1936, Эмбл. эмбр., перев. с англ.)
- ხლოპინ ნ. გ., Хлопин Н. Г., 1946. Общебиологические и экспериментальные основы гистологии. Изд. АМН СССР.
- ხლოპინ ნ. გ., Хлопин Н. Г., 1959. О некоторых вопросах эволюционной гистологии. Тезисы докладов Расширенной гистолог. конф.
- შიმონოვი ვ., Шимонович В., 1930. Lehrbuch der Histologie und der mikroskopischen Anatomie. груз. перев. с 6 изд.
- შმალгаузен ი. ი., Шмальгаузен И. И., 1938. Основы сравнительной анатомии позвоночных животных. Москва.
- შმიდт ვ., Шмидт В., 1929. Über die Definition von „Organ“ und „Gewebe“, Zeitschr. f. Zellforsch. und mikroskop. Anatomie Bd. 10.

Кафедра гистологии
Тбилисского университета

(Поступила в редакцию 7. 12. 1960 г.)

ბ. კვიციანიძე

ზოგიერთი მონაცემები ფრინველების ჩანასახის ოპტიკური არის მეზენქიმის შესახებ

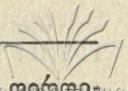
ცნობილია, რომ ხერხემლიანი ცხოველების თვალის ფორმირების პერიოდში თვალის ჯამის ირგვლივ მეზენქიმა კარგად არის განვითარებული (Rochon—Duvigneaud, 1943; Lillie, 1952) და თვალის დიფერენცირების აუცილებელ გარემოს წარმოადგენს (И. Я. Герке, 1960). გარდა ამისა, მეზენქიმის უჯრედები მონაწილეობენ თვალის სისხლძარღვოვანი და ფიბროზული გარსებისა და აგრეთვე რქოვანას შექმნაში (И. Н. Снесарев, 1939).

ბევრი მკვლევარი აღნიშნავს, რომ ხერხემლიანი ცხოველების თავის არეში მეზენქიმა წარმოიშობა განგლიონური ფირფიტის უჯრედული მასალიდან (Laudacre, 1921; Holmdahl, D., 1928; Stone L., 1929; Н. Г. Хлопих, 1946; Hörstadius S., 1950), ხოლო რავენის (Raven E., 1933) მიხედვით, ამფიბიების თვალის სისხლძარღვოვანი გარსის პიგმენტური უჯრედებიც ვითარდებიან ნერვული ლულის მასალიდან. მიუხედავად ამისა, თვალის ირგვლივი მეზენქიმის წარმოშობის საკითხი ზოგიერთ მკვლევარს ჯერჯერობით მაინც საგარაუდოდ მიაჩნია (Г. В. Лопашов, 1960).

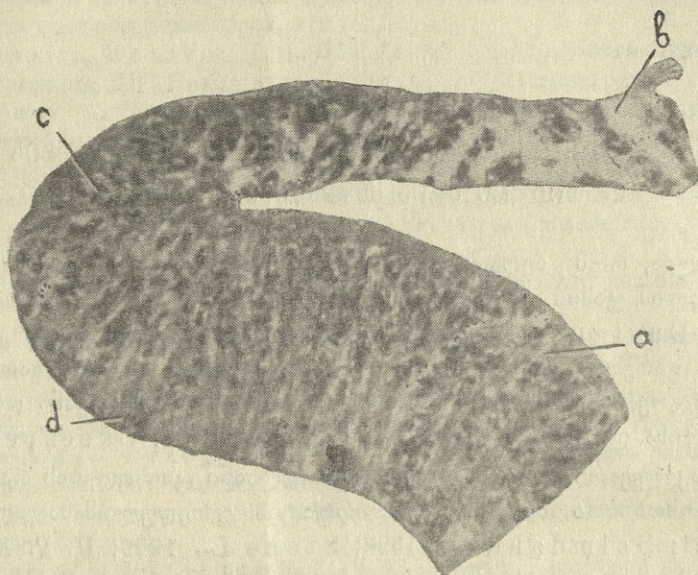
ამიტომ, ჩვენ შევისწავლეთ ამ მეზენქიმის წარმოშობის წყარო, მისი დიფერენციაცია და გარდაქმნის პროცესები, გამოვიკვლიეთ თვალის ბუშტისა და მეზენქიმის დამოკიდებულება ორგანოგენეზის ადრეულ სტადიებზე.

ამფიბიების, თევზების და ძუძუმწოვრების მაგალითზე ცნობილია მეზენქიმის გარკვეული ფორმატიული როლი თვალის სხვადასხვა ნაწილის ჩამოყალიბებაში (Г. В. Лопашов, 1948; Н. В. Даганян, 1958; ბ. კანკავა, 1958; О. Г. Строева, 1960). ასე მაგალითად, მეზენქიმა დიდ გავლენას ახდენს თვალის პიგმენტური გარსის დიფერენციაციაზე. ამიტომ საინტერესო იყო გამოგვეკვლია, როგორ ვლინდება მორფოლოგიურად თვალის ნორმალური ორგანოგენეზის დროს მეზენქიმის ფორმატიული გავლენა თვალის ბუშტის ჩამოყალიბებაზე.

ზემოაღნიშნული საკითხების გამოსარკვევად ჩვენ მიერ შესწავლილი იყო სხვადასხვა სახის ფრინველების (ლევკორნის ჯიშის ქათმის, პეკინის იხვის, ფარშავანგის, ციცრის და მწვანე თუთიყუშის) ჩანასახები. მასალის ფიქსაციას ვახდენდით ინკუბაციის ყოველ საათში გაშლილი ნერვული ფირფიტის სტადიიდან ბროლის ჩამოყალიბებამდე (ინკუბაციის მე-5 დღე) კარნუას, ბუენის და ჰელის სითხეებში, აგრეთვე სპირტ-ფორმალინში და 10% ფორმალინში. პარაფინში ჩაყალიბების შემდეგ ობიექტი იჭრებოდა 4—5 მკ. სისქის ანათლემად. პრეპარატებს ვღებავდით ჰაიდენჰაინის (ჰ3) და ერლინის ჰემატოქსილინებით, მალორის და ფუტის მიხედვით. რიბონუკლეინის (რნმ) მკვას გამოსავლინებლად გამოყენებული იყო ბრაშეს, ხოლო დეზოქსირიბონუკლეინის მკვას (დნმ)—ფელჯენის მეთოდი. უჯრედებში გლიკოგენს ვამკვლავებდით შაბადაშის წესის მიხედვით.



მასალის შესწავლის შედეგად გამოირკვა, რომ გაშლილი ნერვული ფილაების სტადიაში ქორდო-მეზოდერმის ნერვი უშუალოდ ეკვრის ამ ფილაების ვენტრალურ მხარეს. ნერვული ფილათა წარმოდგენილია მაღალი პრიზმული ერთშრიან—ერთრიგოვანი ეპითელით, რომელიც თანდათანობით გადადის



სურ.1. იხვის ნერვული ლილეაკების სტადიის ემბრიონის განივი ანათომიკური არეში (მარჯვენა ნახევარი. 5 წყვილი სომიტის სტადია). a—თვალის ბუშტის ნერვი; b—ექტოდერმა; c—ნეირომეზენქიმის ნერვი; d—ნერვული ლულის დორსალური კედლის ნერვი. ფიქსაცია: ჰეღლის სითხე, შეღებვა ჰჰ, მიკროფოტო, გადიდ. 15×40.

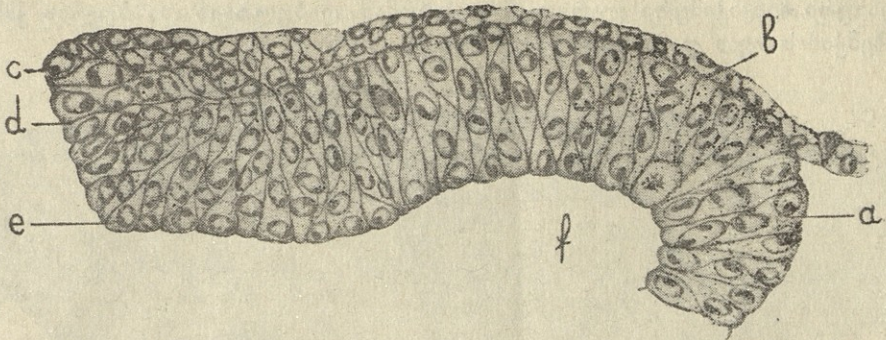
კუბური ფორმის ექტოდერმულ ეპითელში. ნერვული და ექტოდერმული ნერვის უჯრედებში დიდი რაოდენობით მოიპოვება რნმ და გლიკოგენი.

ნეირულაციის პროცესში (5—7 წყვილი სომიტის სტ.) ნერვული ღარის ლატერალურ კედლებს (თვალის ბუშტის ნერვები) და მფარავ ექტოდერმასა და პარაქსიალურ მეზენქიმას შორის რჩება თავისუფალი არე (სურ. 1).

ნერვული ღარის ლილეაკების დორსალურ ნაწილში შესამჩნევია დიფერენციაციის საწყისი მომენტი, სახელდობრ, მკრთალად გამოსახული საზღვარი ნერვული ღარის უჯრედულ მასალასა და იმ უჯრედებს შორის, რომლებიც შემდეგში იძლევიან ნეირომეზენქიმას (სურ. 1, c). ნერვული ლილეაკების მასალიდან წარმოშობილ მეზენქიმას ნ. ხლოპინი (Н. Г. Хлопин, 1946) უწოდებს ნეირომეზენქიმას ან ექტომეზენქიმას (Landacre, 1921).

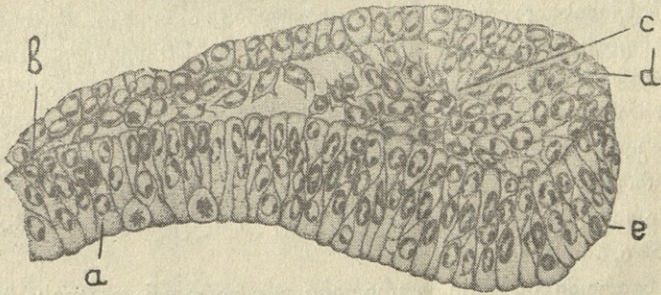
ნერვული ღარის, ისევე როგორც ნეირომეზენქიმის ნერვის უჯრედები წაგრძელებული ფორმისაა, შეიცავენ მრგვალ ნათელ ბირთვებს 1—2 ბირთვაკით. ამ უჯრედების ციტოპლაზმაში დიდი რაოდენობით მოიპოვება გლიკოგენი. ვარდა ამისა, ციტოპლაზმაში და ბირთვაკებში გამოვლინებულია შესამჩნევი რაოდენობით რნმ, ხოლო ბირთვებში—დნმ, რომელიც წარმოდგენილია წვრილი მარცვლების სახით.

ნერვული ლილვაკების ერთიმეორესთან შეერთების შემდეგ (8-9 წყვილი სომიტის სტ.) ნეირომეზენქიმის ნერგი (სურ. 2, e) უკვე მკაფიოდ გამოყოფილია მის ქვეშ მდებარე ნერვული ნერგის მასალიდან (სურ. 2, e).



სურ. 2. ქათმის ემბრიონის ნერვული ლულის განივი ანათალი ოპტიკურ არეში (ზემო მარჯვენა ნახევარი. 8 წყვილი სომიტის სტ.).
 a—თვალის ბუშტის ნერგი; b—ექტოდერმა; c—ნეირომეზენქიმის ნერგი; d—საზღვარი ნეირომეზენქიმასა და ნერვული ლულის დორსალურ კედელს შორის; e—ნერვული ლულის დორსალური კედელი; f—თვალის ბუშტის ღრუ. ფიქსაცია: ჰელის სითხე, შეღებვა: მალორის მიხედვით, გადიდ. 7×90 იმერს.

ნეირომეზენქიმის ნერგის უჯრედები ჯერჯერობით ნერვული ლულის უჯრედებს გვანან. მსგავსება გამოიხატება როგორც უჯრედების კომპაქტურ განლაგებაში, ასევე მათ მორფოლოგიურ და ჰისტოქიმიურ თვისებებში. ამ სტადიაში თვალის ბუშტის დორსალური კედელი უკვე დაფარულია ეპიდერმული ეპითელიუმით (სურ. 2, a, b).



სურ. 3. იხის ჩანასახის ნერვული ლულის განივი ანათალი ოპტიკურ არეში (ზემო მარცხენა ნახევარი. 10 წყვილი სომიტის სტ.).
 a—თვალის ბუშტის დორსალური კედელი; b—თვალის ბუშტის მფარავი ეპითელიუმი; c—ნეირომეზენქიმის უჯრედები; d—თავის დორსალური ნაწილის ექტოდერმა; e—ნერვული ლულის დორსალური კედელი ფიქსაცია: 10% ფორმალინი, შეღებვა: ჰჰ, გადიდ. 7×90, იმერს.

განვითარების შემდგომ ეტაპზე (9-10 წყვილი სომიტის სტ.) ზემოაღნიშნული ნეირომეზენქიმის ნერგი უკვე მდებარეობს ექტოდერმასა (სურ. 3, d) და ნერვული ლულის დორსალურ კედლებს შორის (სურ. 3, e). ნეირომეზენქიმის ნერგის უჯრედები თანდათან გრძელდება და უფრო ფარად ლავ-

დება (სურ. 3, ე). მათ უნვითარდებათ ჯერ მსხვილი და მოკლე, შემდგომში უფრო წვრილი და გრძელი მორჩები. ამ უჯრედებს შორის რად ეხვდებით მიტოზური გაყოფის ფიგურებს.

შემდგომში (11—14 წყვილი სომიტის სტ.) ნეირომეზენქიმის უჯრედები ტიპური მეზენქიმური უჯრედების ფორმას ღებულობენ და ბოლოს ქმნიან მეზენქიმისათვის დამახასიათებელ წნულს (სურ. 4, ე).



სურ. 4. ფარშავანგის ჩანასახის ნერვული ლულის განივი ანათალი ოპტიკურ არეში (12 წყვილი სომიტის სტ.).

a—თვალის ბუშტის დისტალური კედელი; b—თავის არის ექტოდერმა; c—ნეირომეზენქიმის უჯრედები; d—ნერვული ლულის დორსალური კედელი. e—თვალის ბუშტის ღრუ. ფიქსაცია: ჰელის სითხე, შეღებვა: ჰჰ. გადიღ. 7×90 იმერს.

წნულის შექმნის პროცესში ნეირომეზენქიმის ნერვის უჯრედები კარგავენ დიდი რაოდენობით გლიკოგენს, რაც, ალბათ, დაკავშირებულია ენერგაის ხარჯვასთან მათი გარდაქმნისა და დიფერენციაციისათვის. გარდა ამისა, ნეირომეზენქიმის უჯრედებში კლებულობს აგრეთვე რნმ რაოდენობა.

განვითარების მომდევნო სტადიებში (16—20 წყვილი სომიტის სტ.), როდესაც აღგილი აქვს თვალის ბუშტის ინტენსიურ ზრდას და დიფერენციაციას, ნეირომეზენქიმის უჯრედები იწყებენ მიგრაციას ნერვული ლულის დორსალური კედლიდან ლატერალური მიმართულებით და ბოლოს ავსებენ იმ სივრცეს, რომელიც მოსაზღვრულია თვალის ბუშტის დორსალური კედლით, თავის არის ექტოდერმით და ნერვული ლულის ლატერალური კედლით (სურ. 5, ე.).

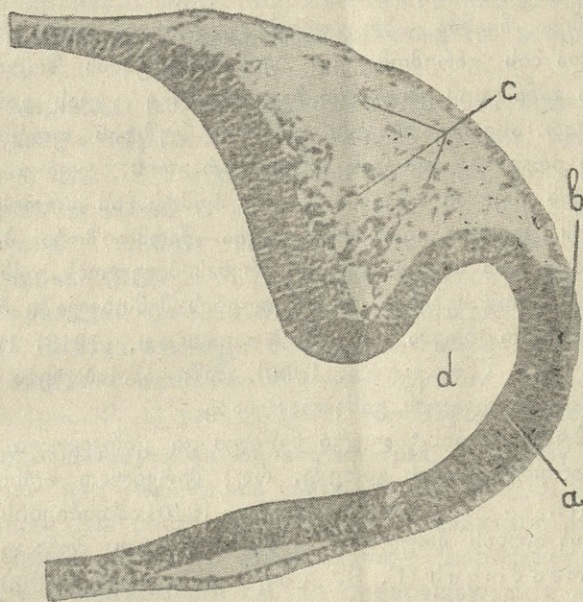
მაგრამ ნეირომეზენქიმის უჯრედები არ ფარავენ თვალის ბუშტის დისტალურ ნაწილს (სურ. 5, a), ვინაიდან მას მჭიდროდ ეკვრის ბროლის მომცემი ეპითელიუმი (სურ. 5, b). აღსანიშნავია, რომ თვალის ბუშტის ვენტრალურ არეში ნეირომეზენქიმის უჯრედები ამ სტადიაში ჯერ არ მოიპოვებიან.

ამ სტადიაში ნეირომეზენქიმა ქმნის ტიპურ მეზენქიმურ ბადეს, რომლის მარყუქებში მოიპოვება ძირითადი ნივთიერება. შეიმჩნევა, აგრეთვე სისხლის ძარღვების წარმოშობა.

თვალის ბუშტის და საბროლე პლაკოდის ინვაგინაციის პერიოდში (23—30 წყვილი სომიტის სტ.) ნეირომეზენქიმა უკვე ყოველი მხრიდან გარს ერტყმის თვალის ბუშტს, გარდა მისი დისტალური ნაწილისა. განსაკუთრებით მჭიდროდ არის განლაგებული ეს უჯრედები მომავალი პიგმენტური

გარსის ირგვლივ და ტვინის კედლის მახლობლად. იქვე შეინიშნება დიდი რაოდენობით სისხლის ძარღვები. ამ მეზენქიმისაგან შემდგომში ვითარდება თვალის სისხლძარღვოვანი გარსი და სკლერა.

ბროლის ბუშტუკის ექტოდერმისაგან გამოყოფის შემდეგ ნეირომეზენქიმის უჯრედები იჭრება მომავალი წინა კამერის არეში იმ ნაპრალის მეშ-

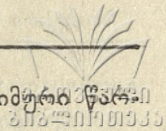


სურ. 5. იხვის ჩანასახის ნერვული ლულის და თვალის ბუშტის განივი ანათალი (18 წყვილი. სომიტის სტ.).

a—თვალის ბუშტის დისტალური ნაწილი, b—ბროლის მომცემი ეპითელიუმი; c—ნეირომეზენქიმა; d—თვალის ბუშტის ღრუ. ფიქსაცია: 10% ფორმალინი, შეღებვა—ჰჰ, გადიდ. 7×40.

ვობით, რომელიც რჩება თვალის ჯამის კიდებებსა და ეპიდერმის შორის. ლიტერატურაში მოიპოვება მონაცემები იმის შესახებ, რომ თვალის წინა კამერაში შეჭრილი მეზენქიმური უჯრედები, უკავშირდებიან რა ეპიდერმის, მონაწილეობას იღებენ რქოვანას შექმნაში (H. H. Снегарев, 1939).

ამგვარად, ჩვენი გამოკვლევების მიხედვით, ფრინველების ოპტიკური არის მეზენქიმა წარმოიშობა ნერვული ლილვაკების დორსალური ნაწილის უჯრედული მასალიდან, ე. ი. განგლიური ფირფიტის უჯრედებისაგან. რეგიონალური განსხვავება ამ განგლიური ფირფიტის მასალაში გამოიხატება იმაში, რომ ოპტიკურ არეში ის იძლევა მხოლოდ ნეირომეზენქიმას. უფრო კაუდალურად კი, გარდა ნეირომეზენქიმისა, აგრეთვე სიმპატიკური განგლიების უჯრედებს, ქრომაფინის და პიგმენტურ უჯრედებს და სხვ. (Landsacre, 1921; Holmdahl, 1928; Stone, 1929; Raven, 1933; H. Г. Хлопин, 1946; Hörstadius, 1950). აქედან გამომდინარე, შესაძლებელია ვიფიქროთ, რომ ნეირომეზენქიმიდან განვითარებული ფრინველების თვალის სისხლძარღვოვანი და ფიბროზული გარსებიც გლიო-ეპენდიმური წარმოშობისაა. ეს მოსაზრება შეესატყვისება ქსოვილთა კულტურის მეთოდ-



დით მიღებულ მონაცემებს ტვინის რბილი გარსების გლიო-ეპენდიმური შარბი მოზობის შესახებ (Н. Каннигисер, 1938, 1940).

მაგრამ ფრინველების თვალის ბუშტის განვითარების პროცესში ჩვენ არ შეგვიძინვია თვით ბუშტის უჯრედების გამოსვლა და მეზენქიმალ ქცევა, როგორც ამას აღნიშნავს ადამიანის თვალის განვითარების დროს ბარტელმეცი (Bartelmez, 1954).

გარდა ამისა, ჩვენმა გამოკვლევებმა ცხადყო, რომ ფრინველების თვალის ბუშტსა და მის გარემომცველ ნეირომეზენქიმას შორის ურთიერთდამოკიდებულება განიცდის ერთგვარ ხარისხობრივ ცვლას განვითარების სტადიების მიხედვით. ასე მაგალითად, თვალის ბუშტის ფორმირების ადრეულ პერიოდში მის ირგვლივ ნეირომეზენქიმა არ არის; უფრო გვიან მეზენქიმა ჩნდება და თავის ქსელში აქცევს თვალის ბუშტს. ამ დროისათვის შეიმჩნევა თვალის ბუშტის მკვეთრი დიფერენციაცია—წარმოიშობა პიგმენტური ეპითელიუმი. ეს მოვლენა სრულ დადასტურებას პოულობს ექსპერიმენტში, სახელდობრ იმაში, რომ მეზენქიმის მოცილების შემთხვევაში პიგმენტური გარსის განვითარება არ ხდება (Г. В. Лопашов, 1948, 1960; Н. В. Дабаян, 1958, О. Г. Строева, 1960). ამაში გამოიხატება მეზენქიმის ფორმალური მოქმედება თვალის განვითარებაზე.

თვალის ბუშტის დისტალური ნაწილი კი გარკვეული ხნის განმავლობაში რჩება ნეირომეზენქიმის გარეშე, რაც პირველად აღნიშნა პ. ჭანტური შვილმა (П. С. Чантуришвили, 1940) ამფიბიების მასალაზე.

ეს ფაქტიც ახსნას პოულობს ექსპერიმენტულ მონაცემებში. ასე მაგალითად, გ. ლოპაშოვის (Г. В. Лопашов, 1948, 1960)—თვალის ნერგების ექსპლანტაციის პირობებში—და ბ. კანკავას მიერ (1958)—თვალის ჯამის ნაწილების სხვადასხვა გარემოცვაში ტრანსპლანტაციის დროს—ნაჩვენებია, რომ მეზენქიმის თანხლებით ამფიბიების თვალის სარეტინე ნაწილის განვითარება ძლიერ ფერხდება.

მაშასადამე, ჩვენი მონაცემები ნეირომეზენქიმის და თვალის ბუშტის ურთიერთდამოკიდებულების შესახებ ფრინველების თვალის ნორმალური განვითარების პროცესში დასტურდება და ახსნას პოულობს სხვა მკვლევარების ექსპერიმენტულ გამოკვლევებში.

საქ. სსრ მეც. აკად. ზოოლოგიის ინსტიტუტის
ემბრიოლოგიის ლაბორატორია

(შემოვიდა რედაქციაში 28. VI. 1961)

КВИНИХИДЗЕ Г. С.

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ О МЕЗЕНХИМЕ ОПТИЧЕСКОЙ ОБЛАСТИ ЭМБРИОНОВ ПТИЦ

Резюме

Исследовались источники происхождения, сроки возникновения и дифференциации мезенхимы оптической области птиц.

Изучение препаратов различных видов птиц показало, что в оптической области зародышей в период нейруляции (ст. 5—6 пар соми-

тов) между латеральными стенками нервного жолоба—зачатками глазных пузырей (рис. 1, а)—покровной эктодермой (рис. 1, в) и параксиальной мезодермой остается свободное от мезенхимы и заполненное тканевой жидкостью пространство.

В дорсальной части валиков, в области перехода материала нервного жолоба в покровную эктодерму, имеется группа клеток (рис. 1, с), отделенная едва заметной границей от остального нейрального клеточного материала.

Все клетки нервного жолоба содержат большое количество гликогена. В цитоплазме и ядрышках нейральных клеток имеется значительное количество РНК, в интеркинетических ядрах же в виде небольших зерен содержится ДНК.

После смыкания нервных валиков группа клеток в дорсальной части нервной трубки (рис. 2, с; ст. 8 пар сомитов) отделяется уже более заметной границей (рис. 2, д) от нижележащего нервного материала (рис. 2, е). Клетки эти еще сохраняют морфологическое и гистохимическое сходство с клетками нервной трубки. Дорсальная часть глазного пузыря (рис. 2, а) уже покрыта эктодермой (рис. 2, б),

В дальнейшем вышеуказанные клетки (рис. 3, с; ст. 10 пар сомитов) оказываются под покровной эктодермой (рис. 3, д) оптической области зародыша. Они постепенно теряют компактное расположение. Цитоплазма их приобретает отростки, вначале короткие, затем более длинные, и, в конце концов, эти клетки превращаются в мезенхимные. Образовавшиеся из материала нервных валиков, они названы, по терминологии Н. Г. Хлопина (1946), нейромезенхимными.

На следующей стадии развития (ст. 12 пар сомитов) клетки нейромезенхимы образуют типичную мезенхимную сеть (рис. 4, с). В процессе мезенхиматизации эти клетки теряют большое количество гликогена, что, очевидно, связано с энергетическими затратами на их перестройку и дифференцировку. Кроме того, наблюдается заметное уменьшение РНК в цитоплазме этих клеток.

Затем (ст. 18 пар сомитов) клетки нейромезенхимы мигрируют с дорсальной поверхности нервной трубки в латеральном направлении (рис. 5, с), заполняя пространство между латеральной стенкой головного мозга, дорсальной стенкой глазного пузыря и эпидермисом. Однако клетки нейромезенхимы не проникают между дистальной частью глазного пузыря (рис. 5, а) и покрывающим его эпителием (рис. 5, б), так как последний очень тесно прилегает к главному пузырю.

Во время инвагинации глазного пузыря и линзовой плакоды (ст. 23—26 пар сомитов) нейромезенхима со всех сторон окружает глазную чашу. Особенно интенсивно она собирается вокруг будущей пигментной оболочки глаза, где наблюдается наибольшее количество кровеносных сосудов.

Только после отделения линзового пузырька от эктодермы (ст. 32—34 пар сомитов) клетки нейромезенхимы проникают в будущую

переднюю камеру глаза через щель между краями глазной части и покровным эпителием. Вступая в связь с последним, клетки нейромезенхимы участвуют в формировании роговицы (П. Н. Снесарев, 1939).

Таким образом, результаты наших исследований показали, что мезенхима оптической области птиц возникает из материала заходящей сюда ганглионарной пластинки. Следовательно, не лишено основания предположение, что оболочки глаза, развившиеся из этой нейромезенхимы, имеют такое же глио-эпендимальное происхождение, как и оболочки головного мозга, что было показано работами Н. Каннигисер (1938, 1940). Наши исследования согласуются также с данными Л. Стоуна (Stone, 1929), Д. Гольмдаля (Holmdahl, 1928), Е. Равена (Raven, E., 1933) и Гёршсадиуса (Hörstadius, S., 1950) о многообразии формообразовательных потенций клеточного материала ганглионарной пластинки.

Явление усиленного разрастания нейромезенхимы вокруг формирующейся пигментной оболочки глаза птиц соответствует данным тех экспериментальных работ (Г. В. Лопашов, 1948, 1960; Н. Дабагян, 1958; О. Г. Строева, 1960), где показано, что лишь в присутствии мезенхимы и кровеносных сосудов наружный слой глазного бокала амфибий, рыб и млекопитающих дифференцируется в пигментную оболочку.

Развитие ретинообразующей части глаза птиц происходит вне контакта с нейромезенхимой. Этот факт также находит свое объяснение в работах Г. В. Лопашова (1948, 1960) и В. Л. Каякава (1958), показавших, что в присутствии мезенхимы развитие сетчатки заметно приостанавливается.

Следовательно, данные о формообразовательном значении нейромезенхимы при нормальном развитии глаза птиц полностью подтверждаются экспериментальными исследованиями, показавшими, что мезенхима имеет решающее значение в изучаемом органогенезе.

დაბადებული ლიტერატურა

- ბარტელმეცი გ., Bartelmez G. W., 1954. The formation of neural crest from the primary optic vesicle in man. Carnegie Inst. Wash. Publ. 603, Contribution to Embryol., 35.
- დაბაგია ნ. ვ., Дабагян Н. В., 1958. Роль мезенхимы в развитии пигментного эпителия глаза осетра. ДАН СССР, т. 119, №2.
- ჭერკე პ., Черке П. Я., 1960. Формативная функция мезенхимы человека. Вопросы цитол., гистол. и эмбр., Рига.
- ჰერსტადიუსი ს., Hörstadius S., 1950. The neural crest. Oxford.
- ჰოლმდალი დ., Holmdahl D., 1928. Die Entstehung und weitere Entwicklung der Neuralleiste (ganglienleiste) bei Vögeln und Säugetieren. Zeitschrift für Mikroskopisch—Anatomische forchung, Bd. 14, 1/2 Heft, Leipzig.
- კანკავა ბ., 1958. უკუღო ამფიბიების საბროლე ეპითელიუმის ფორმის წარმოქმნელი შესაძლებლობის გამორკვევა. საქ. სსრ მეცნ. აკად. ზოოლ. ინსტ. შრომები, ტ. XVI.

- კანნიგისერო ნ., Каннигисер Н., 1938. Рост и превращение элементов мягких мозговых оболочек головного мозга вне организма. ДАН СССР, т. 18.
- კანნიგისერო ნ., Каннигисер Н., 1940. Рост и превращение элементов мягких мозговых оболочек головного мозга вне организма. Арх. анат., гист., и эмбр., т. 23.
- ლანდაკრი ფ., Landacre F., 1921. The fate of the neural crest in the head of urodeles. Journ. of comparative neurology, vol. 41, №1.
- ლილი ფ., Lillie F., 1952. The development of the chick.
- ლოპაშოვი გ., Лопашов Г. В., 1948. Значение мезенхимных оболочек в развитии глаз у амфибий. ДАН СССР, т. 60, № 3.
- ლოპაშოვი გ., Лопашов Г. В., 1960. Механизмы расчленения зачатков глаз в эмбриогенезе позвоночных. Москва.
- რავენ ლ., Raven L., 1933. Zur Entwicklung der ganglienleiste. I Die kinematike der ganglienleisten Entwicklung bei der Urodelen. Arch. f. Entwickl.—mech. des organes, Bd. 125, № 210.
- როშონ-დუვიგნო ა., Rochon-Duvigneaud A. 1943. Les yeux et les visieau vertebres. Paris.
- სნესარევი პ., Снесарев П. Н., 1939. О „построении“ роговицы в свете динамики межзачаточной волокнистой субстанции. Арх. анат., гист. и эмбр., т. 21, № 2.
- სტონი ლ., Stone L., 1929. Experimental showing the role of migrating neural crest (mesectoderm) in the formation of head skeleton and loose connective tissue in *Rana palustris*. Arch. f. Entwickl.—mech. des Organes, Bd. 118, № 40.
- სტროევა ო., Строева О. Г., 1960. Экспериментальное исследование морфогенетических свойств пигментного эпителия в эмбриогенезе млекопитающих. Журн. общ. биол., т. 21, № 2.
- ხლოპინ ნ. Г., Хлопин Н. Г., 1946. Общебиологические и экспериментальные основы гистологии. Изд. АН СССР.
- ჭანტურიშვილი პ. С., Чантуришвили П. С., 1940. Типичное развитие эмбрионального глаза (*Oculus embryonalis*) у некоторых Anura. Канд. дисс., Москва.

Лаборатория эмбриологии Института
Зоологии АН ГССР

(Поступила в редакцию 26. VI. 1961 г.)

ბ. ლეჟავა და ე. ტორიძე

გავრცელების უკიდურესი ფილიუმები ელემენტებზე გარდაქმნის შესახებ

სპეციალურ ლიტერატურაში დიდი ხანია მსჯელობენ სხვადასხვა საფარეობის ეპითელიუმში ლორწოს გამოყოფის უკიდურესი ფილიუმები ან ყველაზე უკიდურესთან ურთიერთობის შესახებ. ამ მსჯელობას მეტწილად ფორმალურ-სტატიკური მიდგომის ხასიათი აქვს. ხშირად ავტორები ანგარიშს არ უწევენ ქსოვილების დეტერმინაციას და სახეობრივ სპეციფიკობას და მიღებულ შედეგებს, როგორც ამის შესახებ მართებულად მიუთითებს ნ. ჰოლშტეინი (1948), ფაქტებს აზოგადებენ საკმარისი დასაბუთების გარეშე.

ლიტერატურა ამ საკითხზე ძირითადად ეხება სასუნთქავი გზებისა და ნაწლავის ეპითელიურ საფარველებს. ამასთანავე, ავტორთა ერთი რიგი ლორწოვან უკიდურეს თვლის ისეთ წარმონაქმნებად—*sui generis*, რომლებიც არ შეიძლება წარმოიშვას იმავე საფარველის სხვაგვარად დიფერენცირებულ უკიდურესიდან (ბიციკრო*, ს. საყვარელიძე, 1927). ავტორთა მეორე რიგს, პირიქით, შესაძლებლად მიაჩნია ლორწოვანი უკიდურესი წარმონაქმნების სხვაგვარად დიფერენცირებულ ელემენტებისაგან—ნაწლავში ყველაზე უკიდურესიდან (კლარა*, პანტი*), ხოლო საჭმლის მომნელებელი მილის წინა ნაწილში და სასულეში წამწამოვანი უკიდურესიდან (ა. პრენანი, 1904—1905; ნ. ჰოლშტეინი, 1948; ს. ჩასოვნიკოვი, 1913).

ჩვენ მიერ შესწავლილი იყო ექვსი ბუყყის [(*Rana ridibunda*) ზაფხულის ბუყყები] საყლაპავი მილის ეპითელიური საფარველი.

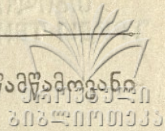
მასალის ერთ ნაწილს ფიქსაციის მიზნით ვათავსებდით 10% -იან ფორმალინში და ვაყალიბებდით პარაფინში. 7—8 მიკრონის სისქის ანათლებს ვღებავდით ან მხოლოდ ჰაიდენჰაინის ჰემატოქსილინით (ჰჰ) ან ამ ჰემატოქსილინთან ერთად მუციკარმინითაც (ჰჰმკ).

მასალის მეორე ნაწილსაგან ვამზადებდით იზოლირებული უკიდურესების პრეპარატებს, რომლებსაც 96%-იან ალკოჰოლში ფიქსაციის შემდეგ ვღებავდით ჰაიდენჰაინის ჰემატოქსილინით და, დამატებით, მუციკარმინით, ისევე როგორც პირველ შემთხვევაში.

პრეპარატების შესწავლის შედეგად აღმოჩნდა, რომ ზოგი წამწამოვანი უკიდურესის ციტოპლაზმაში მოიპოვება ლორწო. გარდა ამისა, ბუყყის საყლაპავი მილის წამწამოვანი უკიდურესის ერთიმეორესთან შედარების შედეგად შესაძლებელი გახდა მათში ლორწოს თანდათანობითი დაგროვების პროცესის დადგენა.

თანდართულ სურათზე წარმოდგენილია სპეციალურად შერჩეული წამწამოვანი უკიდურესის ორი მწკრივი, რომელზედაც ნაჩვენებია მათში ლორ-

* ციტირებულია ს. საყვარელიძის (1927) მიხედვით.



წოს თანდათანობით დაგროვება და ამასთან დაკავშირებით წამწამოვანი უჯრედის ლორწოვან-ფილისებრ უჯრედად გარდაქმნა.

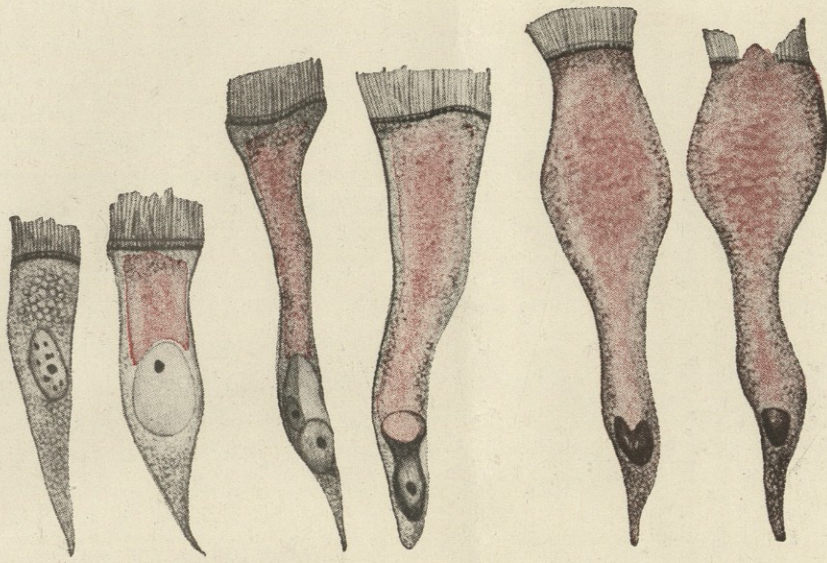
განვითარების საწყის სტადიაზე, როგორც ეს ნაჩვენებია სურათზე (B, B₁) ლორწოს წვეთები ჩნდება უჯრედის აპიკალურ—ბირთვისაკენ მიმართულ—მხარეზე. ჰაიდენჰაინის ჰემატოქსილინით და მუციკარმინით შეღებვისას აღნიშნული ლორწოს წვეთებს აქვთ მკრთალი ვარდისფერი, შედარებით მკრთალად ლებვადი ფიჭისებრი სტრუქტურა და ღია შიგთავსი. ლორწოს წვეთების წარმოშობას თან ახლავს ბირთვის ლებვადობის შეცვლა, მოცულობის მომატება და რამდენიმედ გადანაცვლება უჯრედის ბაზალურ მხარეზე (B, B₁). დასახელებულ ცვლილებებთან პარალელურად ხდება აგრეთვე უჯრედის მოცულობის გადიდება. ისეთ უჯრედში, რომელშიაც ლორწო მეტი რაოდენობითაა დაგროვილი, ბირთვი მკრთალი ფერისაა, საწინააღმდეგო მხარეზე კი, პირიქით, ჰაიდენჰაინის ჰემატოქსილინით ინტენსიურად იღებება. გარკვეული ცვლილებების შემდეგ უჯრედი ლებულობს შერეულ—ლორწოსებრ—წამწამოვანი ელემენტის შესახედობას (C, D, G, H).

სურათზე წარმოდგენილია ცილინდრული წამწამოვანი უჯრედისაგან ლორწოვანი უჯრედის განვითარების რამდენიმე მოგვიანებითი სტადია (E, T, K). ორ მათგანში (I, K) ლორწოს დაგროვების გამო უჯრედის მოცულობა გაზრდილია. მას ახასიათებს გაგანიერებული აპიკალური ბოლო, რამდენადმე შევიწროებული ყელი, გამობურცული სხეული და მეტაკვლად მომრგვალებული ბაზალური ბოლო. უჯრედის გალორწოვებულ მიდამოს ფიჭისებრი სტრუქტურა ალავ უფრო მკვეთრადაა გამოსახული. ასეთ მიდამოებში ლორწოს გაფუებული წვეთების ცენტრალური ნაწილი მკრთალია, პერიფერიული ნაწილი კი ინტენსიურადაა შეღებილი კარმინის ფერში.

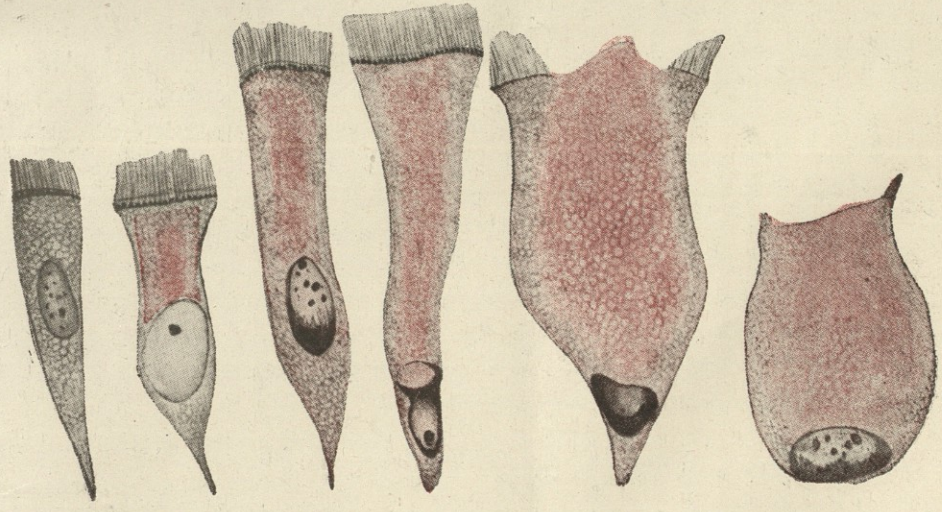
ლორწოს დიდი რაოდენობით დაგროვებასთან დაკავშირებით უჯრედის წამწამები ირღვევა უჯრედის თავისუფალი ზედაპირის ცენტრალურ ნაწილში (F, I). წამწამები პირველ რიგში ირღვევა იქ, სადაც მათ ქვეშ მდებარე ციტოპლაზმა ლორწოსებრ გარდაქმნას განიცდის. პერიფერიულ ნაწილში შენარჩუნებული წამწამები კი შეღებვის უნარს თანდათან კარგავს და პატარავდება. ლორწოს დაგროვება იწვევს ბირთვის გადანაცვლებას უჯრედის ბაზალური ბოლოსკენ. ბირთვი, როგორც წესი, ძლიერ პიკნოზს და დეფორმაციას განიცდის. ბირთვის ინტენსიურად შეღებილი ნაწილი, როგორც წესი, მიმართულია უჯრედის გაწვეტებული ან მომრგვალებული ბოლოს მხარეზე, შედარებით ნათელი და ამავე დროს ჩაზნექილი—საწინააღმდეგო მხარეზე.

ჩვენი აზრით, ლორწოს მიბჯენა უშუალოდ ბირთვის აპიკალურ ზედაპირთან, უკანასკნელის სუსტი ლებვადობა, განსაკუთრებით ჩაზნექილ ნაწილში, რომელიც ზოგჯერ ლორწოს შემხებ მხარეზე ჩაზნექილია, აგრეთვე ლორწოს დაგროვებასთან პარალელურად მიმდინარე ბირთვის დეგენერაციული ცვლილებები უნდა იყოს ლორწოს წარმოშობაში ბირთვის აქტიური მონაწილეობის მომასწავებელი.

ქვედა მწკრივის ბოლოში სურათზე წარმოდგენილი უჯრედი (I) იძლევა ლორწოსებრ—წამწამოვანი უჯრედის ცვლილებების ერთ-ერთი საბოლოო სტადიის წარმოდგენას. იგი მთლიანად ამოვსებულია ლორწოსებრი შიგთავსით და რკოსებრი ფორმა აქვს. ბაზალურ მხარეზე მოთავსებულია გაბრტყელებული და საკმარისად შეჭმუჭნილი, დაპატარავებული ბირთვი,



A B C D E F



A, B, G H I K

რომლის გარშემო მდებარეობს ოდნავ შეცვლილი ციტოპლაზმის მცირე რაოდენობა. უჯრედის თავისუფალ ზედაპირთან, ლორწოს მოსახლვრე მიდამოში შერჩენილია მეტნაკლებად დაშლილი წამწამების მცირე რაოდენობა, რომლებსაც ჰქმნე შეღებილ პრეპარატებზე მკაფიოდ გამოხატული მოვარდისფრო შესახედაობა აქვთ.

დიფერენცირებული წამწამოვანი უჯრედების ლორწოვან უჯრედებად გარდაქმნის გარდა, ბაყაყის საყლაპავი მილის ეპითელში ადგილი აქვს ლორწოვანი უჯრედების წარმოშობას უშუალოდ ეპითელის ბაზალურ ნაწილში მდებარე მცირედ დიფერენცირებული ელემენტებისაგან. ეს კარგად ჩანს ბაყაყის საყლაპავი მილის ეპითელის იმ ნაწილში, სადაც კამბიალური ელემენტები მომეტებული რაოდენობით მდებარეობენ ბაზალურ ფირფიტასთან კუნძულების სახით. ეს კუნძულები ეპითელის ასეთ მიდამოებს მრავალშრიან შესახედაობას უქმნის. კუნძულების იმ ნაწილში, რომელიც ესაზღვრება მრავალრიგოვან ეპითელს, ადგილი აქვს წამწამოვანი და ლორწოვანი უჯრედების დიფერენცირების საწყის სტადიებს.

უჯრედების ერთ ნაწილს, რომლებიც თავისუფალ ზედაპირთან მდებარეობენ, უფითარდებათ ბაზალური სხეულაკები და წამწამები. წარმოშობილი წამწამები არათანაბრად არიან განაწილებული: ისინი მდებარეობენ განმხოლოებით, ან მცირე ოდენობის კონებად. წამწამები სხვადასხვა სიგრძისაა და სუსტად იღებება.

ეპითელიუმის კამბიუმის სისქეში მდებარე ზოგ უჯრედში წარმოიშობა სფეროსებრი ან კვერცხისებრი ფორმის ლორწოვანი წვეთების გროვა. ამ გზით კამბიალური ელემენტების ნაწილიდან პირდაპირ ვითარდებიან ფიალისებრი უჯრედები.

მოტანილი მასალის საფუძველზე შეიძლება დავასკვნათ, რომ ბაყაყის საყლაპავი მილის ეპითელში წამწამოვანი და ფიალისებრი უჯრედების გარდა არსებობს მათი დამაკავშირებელი გარდამავალი ფორმები, რომელთა არსებობა გაპირობებულია წამწამოვანი უჯრედების თვისებით—დააგროვონ თავიანთ ციტოპლაზმაში ლორწო და უშუამდებარე ფორმის, ლორწოვან-წამწამოვანი უჯრედის საფეხურის ვავლისას საბოლოოდ გარდაიქმნან ფიალისებრ უჯრედებად. ფიალისებრი უჯრედები წარმოიშობა აგრეთვე უშუალოდ მცირედ დიფერენცირებული ბაზალური ელემენტებისაგან.

ამგვარად, ბაყაყის საყლაპავი მილის ეპითელში ადგილი აქვს ლორწოვანი უჯრედების წარმოშობას ან უშუალოდ ბაზალური კამბიუმისაგან, რომელიც ძირითადად წარმოადგენილია ჩართული ელემენტებით, ან დიფერენცირებული წამწამოვანი უჯრედებისაგან.

წამწამოვანი უჯრედების ფიალისებურ ელემენტებად გარდაქმნა აღწერილი აქვს ა. კელიკერს (1881)—ადამიანის ფილტვში, გ. ვალლერსა და გ. ბიორკმანს (1882)—ადამიანის სასულეში, ი. ლისტს (1886)—ცხვრის სასულეში, ა. პრენანს (1904—1905)—ტრიტონის საყლაპავი მილის ეპითელში, ს. ჩასოვნიკოვს (1913)—თავკომბალას პირის ღრუს ეპითელში და ნ. ჰოლშტეინს—შინაური კურდღლის სასულეს ეპითელში.

რაც შეეხება ერთგვარ შინაგან და გარეგან პირობებში მყოფ ერთი და იმავე ეპითელური საფარველის სხვადასხვა მიმართულებით დიფერენცირებული უჯრედების ერთიმეორეში გარდაქმნის უარყოფას, როგორც ამას



ამტკიცებენ ზემოთ აღნიშნული ავტორები, ჩვენი აზრით, არ არის დამაჯერებელი. დასახელებულ ავტორთა თვალსაზრისზე რომ დავდგეთ, ლოგიკურად უნდა დავუშვათ მოცემული ეპითელის კამბიალური ელემენტების სხვადასხვაგვარი დეტერმინირება, რაც ძნელი წარმოსადგენია.

თბილისის უნივერსიტეტის
ჰისტოლოგიის კათედრა

(შემოვიდა რედაქციაში 7. IV. 1960 წ.)

ЛЕЖАВА А. С. И ТОРОТАДЗЕ Э. Э.

К ПРЕВРАЩЕНИЮ МЕРЦАТЕЛЬНЫХ КЛЕТОК ЭПИТЕЛИЯ В БОКАЛОВИДНЫЕ

Резюме

Вопрос о взаимоотношении выделяющих слизь клеток с мерцательными или каемчатыми, в составе различных покровных тканей, давно обсуждается в специальной литературе. Это обсуждение, в большинстве случаев, несет на себе отпечаток формально-статического подхода оценки явлений. Авторы часто игнорируют детерминированность и видовую специфичность тканей, и полученные данные, как об этом справедливо указывает Н. И. Гольштейн (1948), обобщают без достаточных оснований.

Литература данного вопроса касается, главным образом, слизистых клеток кишечного и дыхательного эпителиев. При этом, одни авторы считают слизистые элементы за образования (*suu generis*), в которые не способны превращаться дифференцированные иным образом клеточные формы того же самого пласта (Биццоццо *), С. Е. Сакварелидзе (1927) и др. Другие авторы, наоборот, описывают образование слизистых клеток из дифференцированных элементов—в кишечнике из каемчатых (М. Клара, Панет и др *.), а в переднем отделе пищеварительной трубки и дыхательном горле—из мерцательных (А. Пренан (1904—1905), Н. И. Гольштейн (1948), Часовников (1913).

Нами был изучен эпителиальный покров шестилетних лягушек (*Rana ridibunda*).

Часть материала фиксировалась в 10% формалине и заключалась в парафин. Серийные срезы толщиной 7—8 микрон окрашивались гематоксилином Гейденгайна (ГГ), некоторые срезы—дополнительно муцикармином (ГГ+МК). Из другой части материала готовились изолированные клетки, которые после фиксации в 96% спирте окрашивались ГГ или ГГ с докраской МК.

* Цитиров. по С. Е. Сакварелидзе (1927).

На этих препаратах видно, что в цитоплазме части цилиндрических клеток, снабженных мерцательными волосками, имеется слизь, хорошо выражен процесс постепенного накопления слизи.

На приведенном рисунке, где даны два ряда специально подобранных клеток, показано постепенное превращение мерцательных клеток в бокаловидные.

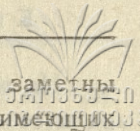
В начальной стадии развития, как это видно на рисунке, (В, В₁) слизистые капли появляются на апикальной, прилегающей к ядру стороне клетки. При окраске ГГ+МК указанные капли слизи имеют бледно-розовый цвет, относительно слабо окрашенную ячеистую структуру и светлое содержимое. Начало образования слизистых капель сопровождается некоторым просветлением и увеличением объема ядра, которое постепенно перемещается в базальную половину клетки (В, В₁).

В дальнейшем ядро на стороне, обращенной к слизи, становится светлее, на противоположной же, наоборот, интенсивно окрашивается ГГ. Накопление слизи ведет к увеличению объема клетки. В определенный момент развития клетка приобретает своеобразный вид смешанного слизисто-мерцательного элемента (С, Д, G, H).

Далее на рисунке (Е, F, I, K) представлены более поздние стадии развития слизистой клетки из цилиндрической мерцательной. Вследствие накопления слизи объем клетки сильно увеличен, главным образом, в ширину. Ячеистая структура ослизненного участка клетки выступает резче, а размеры ячеек становятся крупнее. Разбухшие капли слизи окрашиваются МК более интенсивно—особенно их контур. Клетка принимает бокаловидную форму с расширенным апикальным концом, несколько суженной шейкой, объемистым выпуклым телом и относительно притупленным базальным концом.

Мерцательный аппарат первоначально распадается в центральной части у свободной поверхности клетки, то есть там, где подстилающая ее цитоплазма ослизняется. Сохранившиеся в краевых участках реснички слабо воспринимают окраску ГГ, а у основания ресничек видны базальные тельца. Ядро оттесняется накапливающейся слизью почти к самому базальному концу клетки и, как правило, сильно деформируется и пикнотизируется. Нам представляется, что непосредственное примыкание слизи к апикальной поверхности ядра, слабая окрашиваемость последнего, особенно вогнутой части ядра, имеющей иной раз кратерообразный вид на примыкающей к слизи стороне, указывают на активное участие ядра в образовании последней.

Представленная на рисунке клетка (F, или J) характеризует одну из конечных стадий изменений описанного слизисто-мерцательного элемента. Она целиком наполнена слизистым содержимым, укорочена в длину и расширена. В базальной части располагается уплощенное и в значительной мере сморщенное и уменьшенное в размерах ядро, которое окружено небольшим количеством малоизмененной цитоплазмы, сохранившейся также в периферийных участках клетки. У свобод-



ной поверхности клетки, к примыкающим к слизи участкам, заметны небольшие пучки более или менее распавшихся ресничек, имеющих на окрашенных ГГ+МК препаратах ясно выраженный розовый цвет.

Кроме превращения дифференцированной мерцательной клетки в слизистую, в эпителиальном покрове пищевода лягушки имеет место образование слизистых клеток непосредственно из малодифференцированных элементов, расположенных у основания эпителиального покрова. Это хорошо выражено в тех участках покровного эпителия пищевода лягушки, где камбиальные элементы расположены у основания в виде островков. Названным участкам эпителия пищевода эти островки камбия придают многослойный характер. В примыкающих к соседним дифференцированным участкам многорядного эпителия местах этих островков наблюдаются начальные стадии дифференцировки мерцательных и слизистых клеток. У части клеток, расположенных у свободной поверхности, развиваются базальные тельца и реснички. Появляющиеся реснички распределены неравномерно: либо по отдельности, либо в виде небольших пучков. Они имеют неодинаковую длину и отличаются своей слабой окрашиваемостью.

На основании изложенного можно заключить, что в эпителии пищевода лягушки, наряду с мерцательными бокаловидными клетками, имеются переходные формы. Мерцательные клетки накапливают в своей цитоплазме слизь и через промежуточную форму—слизисто-мерцательную клетку окончательно превращаются в слизиотделяющие элементы—бокаловидные клетки. Эти последние образуются также непосредственно из малодифференцированных базальных элементов.

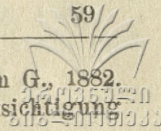
Следовательно, в эпителиальном покрове пищевода лягушки имеет место образование слизистых клеток, как непосредственно из базального камбия, представленного в виде вставочных элементов, так и из дифференцированных мерцательных элементов.

Превращение мерцательных клеток в бокаловидные описано рядом авторов: Келликер (1881)—в легком человека, Валлер и Биоркман (1882)—в трахее человека, Лист (1886)—в дыхательном горле овцы, Пренан (1904—1905)—в эпителии пищевода тритона, Часовников (1913)—в эпителии ротовой полости головастика и Гольштейн (1948)—в эпителии трахеи кролика.

Отрицание возможности взаимного превращения дифференцированных в различном направлении клеточных элементов одного и того же эпителиального пласта, находящихся в одних и тех же внутренних и внешних условиях, как это утверждает ряд вышеотмеченных авторов, по нашему мнению, мало обосновано. Мнение авторов, стоящих на такой позиции, логически приводит к маловероятному допущению неодинаковой детерминированности камбиальных элементов, имеющих в составе данного эпителия.

დაბოლოებული ლიტერატურა

ვახუტაძე ი. ა., Васюточкин А. М. 1945. К проблеме гистологической рекапитуляции. Тр. Военно-морск. Мед. Акад. т. 5.



ვალერი გ. და ბიორკმანი გ., Waller G. und Björckmann G., 1882. Studien über den Bau der Tracheal-schleimhaut mit besonderer Berücksichtigung des Epithels. „Biologische Untersuchungen, Stockholm.

პოლშტეინი ნ., Гольштейн Н., 1948. Превращения многорядного эпителия трахеи при репаративной регенерации. Арх. Анат. Гист. и эмбр. т. 28.

კელიკერი ა., Kölliker A., 1881. Zur Kenntnis des Baus der Lunge des Menschen, a. d. Verh. d. phys-med. gesellsch. zur Würzburg, N.F. Bd 17.

ლისტი ი., List J., 1886. „Über Becherzellen“ Arch. f. mikroskopischen Anatomie, Bd. 27.

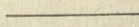
პრენანი ა., Prenan A., 1904—1905. Les cellules ciliées et les cellules muqueuses dans l'epithelium oesophagien du Triton. Arch. d' anat. mic. T. 7.

საყვარელიძე ს., 1927. ადამიანის ემბრიონის ნაწლავის ეპითელიისა და კუნთოვანი გარსის მორფოლოგიისათვის, თბილისის უნივერსიტ. მოამბე, დისერტ.

ჩასოვნიკოვი ს., Часовников С., 1913. О бокаловидных и мерцательных эпителиальных клетках и их взаимных отношениях. Изв. императ. томского университет., т. 53.

Кафедра гистологии
Тбилисского университета

(Поступила в редакцию 7. IV. 1961 г.)



ბ. ბოკვილაძე

ბაყაყის ტონური და ტეტანური კუნთების ვასკულარიზაციისა და ინერვაციის შესახებ

ბოლო წლებში ბ. კრიუგერის (1952), ე. ჟუკოვის (1956) და სხვათა მიერ დადგენილ იქნა, რომ ხერხემლიანთა კუნთების უმრავლესობა შედგება ორგვარი სახის კუნთოვანი ბოჭკოებისაგან: ტონური ბოჭკოებისაგან, რომლებიც განაპირობებენ კუნთის ხანგრძლივ ტონურ შეკუმშვას, და ტეტანური ბოჭკოებისაგან, რომლებიც იწვევენ კუნთის სწრაფ ფაზურ შეკუმშვებს.

იმავე ავტორების მიერ დადგენილია, რომ ტონურ კუნთოვან ბოჭკოებში ნერვული დაბოლოებანი წარმოდგენილია „საბოლოო მტევნების სახით“ (Endtrauben), ხოლო ტეტანურ ბოჭკოებში „საბოლოო ბუჩქების სახით“ (Endbüschel).

როგორც ჩვენთვის ცნობილია, ლიტერატურაში არ არის მითითებული ტონური და ტეტანური კუნთების ვასკულარიზაციისა და კაპილარული ბადის და ნერვულ დაბოლოებათა ურთიერთგანლაგების თავისებურებათა შესახებ.

შესწავლილი იყო ტბის ბაყაყის (*R. ridibunda*) მამრების კუნთები მთელი წლის განმავლობაში.

ტეტანური კუნთების მაგალითად აღებული იყო თერძის კუნთი (*m. sartorius*) და თეძო—მცირე წვივის კუნთის (*m. ileofibularis*) გვერდითი ნაწილები. ტონური კუნთების მაგალითად აღებული იყო მუცლის სწორი კუნთი (*m. rectus abdominis*) და თეძო—მცირე წვივის კუნთის ცენტრალური ნაწილი.

ბ. კრიუგერის (1952) მონაცემების მიხედვით ბაყაყის თერძის კუნთი და თეძო—მცირე წვივის კუნთის გვერდითი ნაწილები შედგება მხოლოდ ტეტანური კუნთოვანი ბოჭკოებისაგან. მუცლის სწორი კუნთი შეიცავს ტონური კუნთოვანი ბოჭკოების საკმაოდ დიდ რაოდენობას, ხოლო თეძო—მცირე წვივის კუნთის ცენტრალური ნაწილი თითქმის მთლიანად ტონურია.

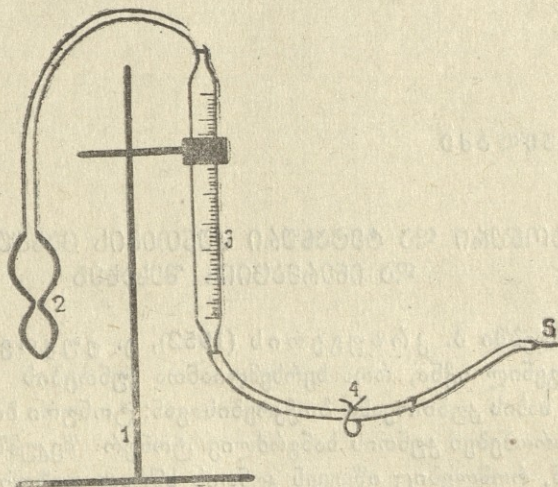
სისხლის ძარღვების ინიექცია ხდებოდა კონტრასტული მასით (ელატინი—შავი ტუში) ოთახის ტემპერატურაზე. ინიექციისათვის გამოყენებულ იქნა სპეციალური მოწყობილობა (სურ. 1). ინიექცია წარმოებდა ზურგის აორტიდან (*a. dorsalis*). მარჯვე ინიექციის კრიტერიუმად ითვლებოდა უკანა კიდურების საცურავი აპკის გაშავება. საინიექციო მასის სწრაფი გამკვრივებისათვის ობიექტი თავსდებოდა მაცივარში, რის შემდეგ ამოიჭრებოდა შესაფერისი კუნთები და მზადდებოდა ტოტალური პრეპარატები საერთო წესით.

ფიქსირებული და ბალხაში ჩაყალიბებული ტოტალური პრეპარატები იძლევა კუნთის ვასკულარიზაციის ზოგად სურათს, მაგრამ ისინი არ გამოდგება კაპილარული ბადის



აგებულების ზუსტი ანალიზისათვის. ამისათვის, ინექციის შემდეგ, ამოჭრილი კუნთი შესწავლილი იყო მიკროსკოპულად. შესაფერისი ადგილები ფოტოგრაფირდებოდა.

სისხლძარღვებისა და ნერვული დაბოლოებების ერთდროული გამოვლენებისათვის გამოსაკვლევი კუნთის ზემოთ მდებარე კანის ქვეშ უპირით შეგვკავდა ფიზიოლოგიურ ხსნარზე დამზადებული სუფთა სამედიცინო მეთილენის სილურჯის 1%-იანი ხსნარი. კანზე მაგრდებოდა რკალისებრი ელექტროდები და კიდური ღიზიანდებოდა წყვეტილად 10 წუთის განმავლობაში 10 ვოლტითა და 200—300 სიხშირით 1 სეკ.-ში. შ ა პ ი რ ო ს (1953) მონაცემებით



სურ. 1. საინექციო აპარატი.

1. შტატივი. 2. რეზინის ორმაგი ბალონი თანაბარი წნევისათვის,
3. გრადულირებული პიპეტი საინექციო მასისათვის,
4. მომჭერი, 5. საინექციო ნემსი.

გალიზიანების დიდი სიხშირე იწვევს მამოძრავებელ ნერვულ დაბოლოებათა მიერ საღებავის გაძლიერებულ ადსორბირებას. ელექტროდების მოხსნის შემდეგ სისხლძარღვები ინიცირდებოდა კონტრასტული მასით. ამოჭრილი კუნთები თავსდებოდა სასაგნე მინაზე შეღებვის „გამოსავლინებლად“.

ყველა შემთხვევაში მიკროსკოპით შესწავლვებოდა კუნთის კანისმხრივი ზედაპირი.

გამოკვლევის შედეგები

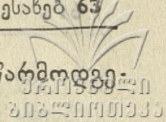
I. ტეტანური კუნთები (თერძის კუნთი და თქო — მცირე წვივის კუნთის გვერდითი ნაწილები)

თერძის კუნთის სისხლით მომარაგება სეგმენტური ხასიათისაა. კუნთის მკვებავი არტერიები (რიცხვით ექვსამდე) შედიან კუნთში შიგნითა ზედაპირიდან; აქედან ერთი ყველაზე უფრო მსხვილი სისხლძარღვი შედის კუნთის შუა ნაწილში ნერვულ ლეროსთან ერთად.

სისხლძარღვთა კაპილარები ურთიერთშეერთებისას წარმოქმნიან სხვადასხვა სირთულის მარყუჟებს.

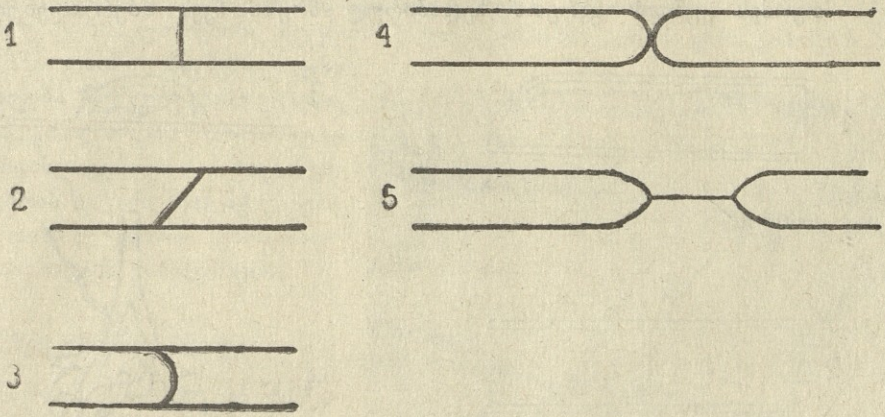
ჩვენ გამოვყავით კაპილარებს შორის ანასტომოზების 5 ძირითადი ტიპი: ვერტიკალური, ირიბი, რკალისებრი, რვიანისმაგვარი, წაგრძელებულრვიანისმაგვარი (სურ. 2).

კაპილარულ მარყუჟებს სხვადასხვა ფორმა აქვთ: ოთხკუთხა, მრავალკუთხა, არასწორი წრეები და ელიფსები. აქედან ოთხკუთხა მარყუჟები ყვე-



ლაზე მეტი რაოდენობით და თითქმის მთელი კუნთის სიგრძეზეა წარმოდგენილი (სურ. 3).

თერძის კუნთის შუა ნაწილში, განსაკუთრებით მსხვილი სისხლძარღვების დატოტიანების ადგილას და პროქსიმალურ ნაწილში, ოთხკუთხა ფორმის



სურ. 2. კაპილარებს შორის ანასტომოზების სქემატური სურათი

1. ვერტიკალური ანასტომოზი, 2. ირიბი ანასტომოზი, 3. რკალისებრი ანასტომოზი, 4. რვიანისმაგვარი ანასტომოზი, 5. წაგრძელებულრვიანისმაგვარი ანასტომოზი.

მარყუქების გარდა, გვხვდება აგრეთვე მცირე ზომის მრავალკუთხა მარყუქები, ელიფსები, წრეები.

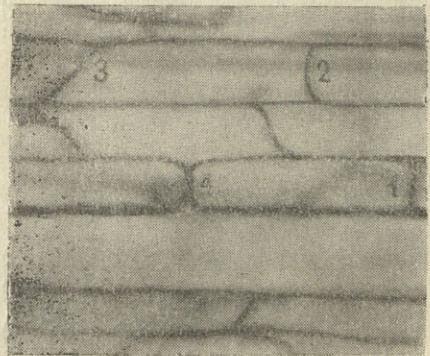
კუნთის დისტალურ ბოლოში მარყუქები მეტად ფართო და დიდი ზომისაა.

მარყუქების სიგრძე და სიგანე ძლიერ ვარიირებს: სიგრძე—200 მიკრონიდან 1,5 მმ-მდე, სიგანე—50-დან 200 მიკრონამდე.

თერძის კუნთში და თეძო—მცირე წვივის კუნთის გვერდით ნაწილებში გვხვდება ძირითადად ისეთი სისხლძარღვები, რომლებიც მათგან გამომავალ გვერდით ტოტებთან ქმნიან მახვილ კუთხეებს.

კაპილარული ბადის სიმჭიდროვის დასადგენად ჩვენ ვითვლიდით მარყუქების რაოდენობას კუნთის 1 მმ²-ის ფართობზე ერთ სიბრტყეში. გამოთვლებმა გვიჩვენა, რომ ამ კუნთებში 1 მმ²-ზე საშუალოდ 10 მარყუქია.

ამ კუნთების ინერვაციის შესწავლამ შემდეგი სურათი მოგვცა: მათთვის ძირითადად დამახასიათებელია მამოძრავებელი ნერვული დაბოლოებანი „საბოლოო ბუჩქების“ სახით. თერძის კუნთის პროქსიმალური და დისტალური ბოლოები არ შეიცავენ ნერვულ დაბოლოებებს. კუნთის შუა ნაწილში, გარ-

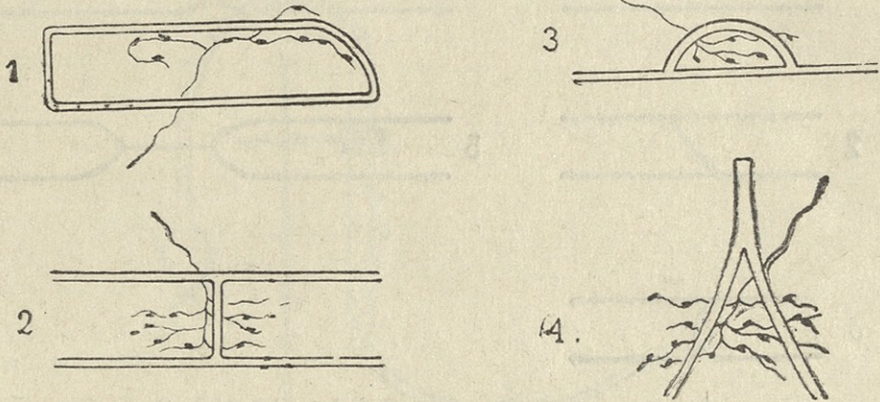


სურ. 3. m. sartorius. მიკროფოტო. გადაღებულია კუნთის შუა ნაწილი.

1. ვერტიკალური ანასტომოზი, 2. რკალისებრი ანასტომოზი, 3. ირიბი ანასტომოზი, 4. რვიანისმაგვარი ანასტომოზი.

გადიდებ. 120 ×.

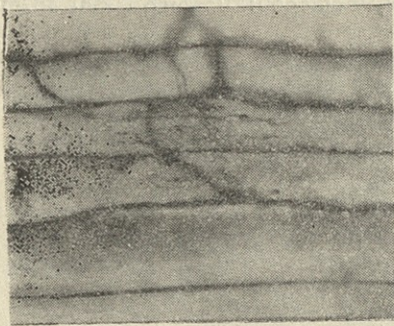
და ცალკეული ნერვული დაბოლოებებისა, გვხვდება მათი მთელი ჯგუფები; კუნთის გასწვრივ ან ირიბად მიიმართება ნერვული ბოჭკოების კონა რომლებიც გზადაგზა იძლევიან ტოტებს, რომლებიც უკვე წარმოქმნიან ნერვულ დაბოლოებებს კუნთოვან ბოჭკოებში. როგორც წესი, ეს ტოტები მიიმართებიან კუნთის სიგრძივ, ბოჭკოების პარალელურად. თერძის კუნთის გარეთა ზედაპირულ შრეში ჩვენ მიერ აღებული 80



სურ. 4. კაპილარებისა და ნერვულ დაბოლოებათა ურთიერთგანლაგების სქემა.

1. ნერვული დაბოლოება მარყუჟის გასწვრივ, 2. ნერვული დაბოლოება ანასტომოზთან,
3. ნერვული დაბოლოება მცირე ზომის მარყუჟში, 4. ნერვული დაბოლოება სისხლძარღვის კაპილარებად დაშლის ადგილას.

ნერვული დაბოლოებიდან 50% ყველა დაბოლოებებისა გასდევს კაპილარებს და ხშირად ზუსტად იმეორებს მარყუჟის ფორმას; 25%—მოთავსებულია ანასტომოზებთან და სისხლძარღვთა კაპილარებად დაშლის ადგილას, 25% კი—ვიწრო მარყუჟებში (სურ. 4, 5).

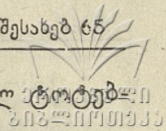


სურ. 5. *m. sartorius*. მიკროფოტო. მამოძრავებელი ნერვული დაბოლოებანი ორ კუნთოვან ბოჭკოში ანასტომოზებთან და კაპილარების გასწვრივ. გადიდებ. 120 ×.

II. ტონური კუნთები (მუცლის სწორი კუნთი და თეძო—მცირე წვივის კუნთის ცენტრალური ნაწილი)

სეგმენტური აგებულების შესაბამისად, ბაყაყის მუცლის სწორი კუნთის სისხლით მომარაგება სეგმენტურ ხასიათს ატარებს. კუნთის ყოველი სეგმენტი მდებარეობს ორ მსხვილ სისხლძარღვს შორის, რომლებიც განლაგებული არიან კუნთის გასწვრივ *inscriptiones tendineae*-ს ქვეშ. ამ სისხლძარღვებიდან კუნთის პარალელურად მის სიღრმეში მიიმართება ტოტები, რომლებიც ანასტომოზების საშუალებით წარმოქმნიან კაპილარულ ბადეს.

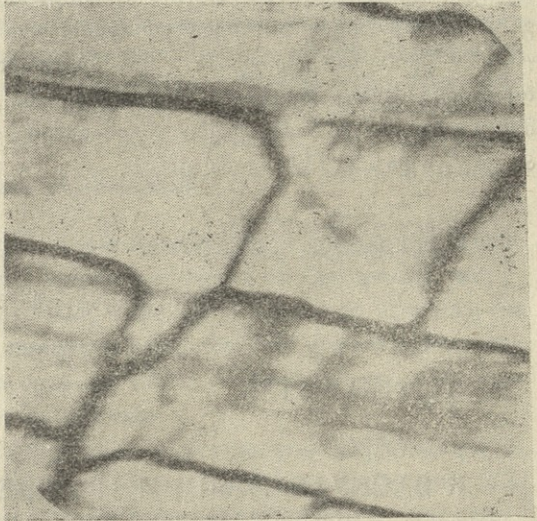
სისხლძარღვების კაპილარებად დაშლის ადგილას, ისევე როგორც ტეტანურ კუნთებში, გვხვდება მცირე ზომის მარყუჟები. მაგრამ ხშირად გვხვდება აგრეთვე ფართო და გრძელი მარყუჟები და მარყუჟი გიგანტები, რომლებიც თითქმის სეგმენტის ნახევრის სიგრძეს აღწევენ. ამ კუნთებში გვხვდე-



ბა ძირითადად ისეთი სისხლძარღვები, რომლებიც მათგან გამოსულ ტეტანურ თან ქმნიან სწორ ან ბლაგვ კუთხეებს (სურ. 6, 7).

ამ კუნთებში 1 მმ²-ის ფართობზე საშუალოდ 5—6 მარყუქია.

მამოძრავებელი ნერვული დაბოლოებანი ამ კუნთებში წარმოდგენილია „საბოლოო მტევნების“ სახით. არის აგრეთვე საკმაო დიდი რაოდენობა „საბოლოო ბუჩქებისა“, რაც მიუთითებს ტეტანური კუნთოვანი ბოჭკოების არსებობაზე (განსაკუთრებით მუცლის სწორ კუნთში). ჩვენ ვერ ვიპოვეთ ამ კუნთებში რაიმე მნიშვნელოვანი განსხვავება ნერვულ დაბოლოებათა და კაპილარებს შორის ურთიერთგანლაგებაში ტეტანურ კუნთებთან შედარებით. აქაც ნერვულ დაბოლოებათა ძირითადი მასა თან სდევს კაპილარებს.



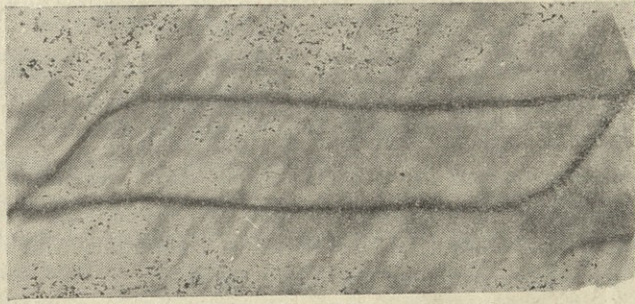
შედეგების განხილვა

ბაყაყის ტონური და ტეტანური კუნთების კაპილარული ბადის აღნაგობის ანალიზის შედეგად გამოვლინებულია კაპილარებს შორის ანასტომოზების 5 ძირითადი სახე.

ტონური და ტეტანური კუნთების ვასკულარიზაციის შესწავლა (სურ. 6. *m. ileofibularis*-ის ცენტრალური ნაწილისას ჩვენ მივიღეთ შემდეგი სურათი. მიკროფოტო. ნაჩვენებია სისხლძარღვის დატოტიანება. გადიდებ. 120 X.

სურ. 6. *m. ileofibularis*-ის ცენტრალური ნაწილისას ჩვენ მივიღეთ შემდეგი სურათი. მიკროფოტო. ნაჩვენებია სისხლძარღვის დატოტიანება. გადიდებ. 120 X.

მოლის 5—6 მარყუქი წინააღმდეგ 10 მარყუქისა ტეტანურ კუნთებში. ხოლო



სურ. 7. *m. rectus abdominis*. მიკროფოტო. ერთი გიგანტური მარყუქი. გადიდებ. 120 X.

კ რო გ ის* მიხედვით ჟანგბადის გადატანა კაპილარებიდან კუნთოვანი ელემენტებისაკენ მით უფრო იოლია, რაც მეტია კაპილარების რაოდენობა მოცემულ ადგილზე.

* ციტირებულია ი. მო ვ შო ვ ი ჩ ი თ (1953).

ზემოთ აღნიშნული იყო ფაქტი, რომ ტონურ კუნთებში სისხლძარღვები მათგან გამოსულ ტოტებთან ქმნის ძირითადად სწორ ან ბლანკ კუთხეებს, ხოლო ბისტროვის, რუს და ლისიციანის* მონაცემების მიხედვით ამ კუთხეთა გაზრდა სისხლის მიმოქცევის პირობებს აუარესებს.

საკუთარი და ლიტერატურული მონაცემების საფუძველზე შეიძლება დავასკვნათ, რომ ტონური კუნთები, ტეტანურთან შედარებით, სისხლით მომარაგების უარეს პირობებში იმყოფებიან. კაპილარებისა და მამოძრავებელ ნერვულ დაბოლოებათა შორის ურთიერთდამოკიდებულება ემორჩილება ზოგად კანონზომიერებას: ნერვულ დაბოლოებათა მიდამოში კაპილარული ბადე უფრო წვრილმარყუჟოვანია, კომპაქტურია, ვიდრე კუნთის სხვა ნაწილებში. როგორც წესი, ნერვული დაბოლოებანი ზუსტად იმეორებენ კაპილარების მსგელობას. ეს მონაცემები შეესაბამება ბ. ლავრენტევიცის (1937) და ა. ლეჟავას (1939) მონაცემებს.

თბილისის უნივერსიტეტის
ჰისტოლოგიის კათედრა

(შემოვიდა რედაქციაში 26. VI. 1961 წ.)

ГОРГИЛАДЗЕ Г. И.

К ВАСКУЛЯРИЗАЦИИ И ИННЕРВАЦИИ ТОНИЧЕСКИХ И ТЕТАНИЧЕСКИХ МЫШЦ ЛЯГУШКИ

Резюме

За последние годы работами Крюгера (1952), Жукова (1956) и др. установлено, что большинство мышц позвоночных животных состоит из двоякого рода волокон: 1) тонических, обуславливающих медленные тонические сокращения мышц, и 2) тетанических, приспособленных для быстрых фазных сокращений.

Теми же авторами установлено, что в тонических волокнах имеются нервные окончания типа „концевых гроздей“ (Endtrauben), а в тетанических—типа „концевых кустиков“ (Endbüschel).

Насколько нам известно, в литературе нет указаний об особенностях васкуляризации и взаиморасположения капиллярной сети и нервных окончаний в тонических и тетанических мышцах лягушки, учитывающих их морфо-физиологические своеобразия.

Были исследованы мышцы самцов озерной лягушки (*R. ridibunda*) во все времена года.

В качестве тетанических мышц, по данным Крюгера (1952), изучались портняжная мышца и боковые части подвздошно-малоберцовой мышцы. В качестве тонических—прямая мышца живота и центральный пучок подвздошно-малоберцовой мышцы.

Сосуды инъецировались контрастной массой (черная тушь—желатина) при комнатной температуре через спинную аорту. Для инъекции был сконструирован спе-

* ციტირებულია ი. მოვშოვიჩით (1953).

циальный аппарат (рис. 1). Критерием удачной инъекции служило почернение пигментных перепонок лап задних конечностей. Объект охлаждался в холодильнике, после чего вырезывались соответствующие мышцы и готовились тотальные препараты.

Для одновременного выявления сосудов и нервных окончаний живой лягушке под кожу в области подлежащих исследованию мышц вводился 1% раствор химически чистой медицинской метиленовой сини на физиологическом растворе. Для лучшего связывания красителя нервными окончаниями (Шапиро—1953) к коже прикладывались дугообразные электроды от релаксационного стимулятора с напряжением в 10 в и частотой 200—300 гц. Раздражение производилось прерывисто в течение 10 мин. После снятия электродов сосуды инъцировались контрастной массой. Вырезанные мышцы клались на предметное стекло для „проявления“ окраски и их подлежащая сторона изучалась микроскопически.

Результаты исследований

1. Тетанические мышцы. Кровоснабжение портняжной мышцы носит сегментарный характер. Питающие артерии (до шести) вступают в мышцу с внутренней стороны, одна же, наиболее крупная—в среднюю часть мышцы вместе с нервным стволом. От кровеносных сосудов отходят боковые ветви под острым углом, переходящие в капилляры, связанные между собой анастомозами.

Нами выделено пять основных типов анастомозов: вертикальный, косой, дугообразный, типа восьмерки и удлиненной восьмерки (рис. 2).

Капиллярные петли мышцы имеют различную форму: четырехугольников, распространенных почти по всей длине мышцы (рис. 3), неправильных кругов, эллипсов и многоугольников. Сильно варьируют длина (200 мк—1,5 мк) и ширина (50—200 мк) петель. В дистальном конце, у места перехода мышцы в сухожилие имеются в основном наиболее широкие петли. В средней части мышцы на 1 мм² приходится по 8—10 капиллярных петель.

Поперек портняжной мышцы или в косом направлении тянутся попутно ветвящиеся пучки нервных волокон, от которых отходят отдельные волокна, заканчивающиеся двигательными нервными окончаниями типа „концевых кустиков“. В средней части мышцы нервные окончания располагаются одиночно и группами.

Из подсчитанных в поверхностной части портняжной мышцы 80-ти нервных окончаний половина располагается вдоль капилляров, часто точно повторяя ход их петель. Четвертая часть лежит внутри узких капиллярных петель, остальные 25%—у анастомозов или в местах дихотомизации артериол на капилляры (рис. 4, 5).

В области нервных окончаний капиллярная сеть более узкопетлистая. Аналогичные результаты получены на боковых частях подвздошно-малоберцовой мышцы.

2. Тонические мышцы. Соответственно анатомическому строению, кровоснабжение прямой мышцы живота имеет также сегментарный характер. Каждый сегмент мышцы находится между относительно крупными артериями, расположенными поперек мышцы в области ин-

сриptions tendineae. От этих стволос в толщу мышцы, параллельно ее длиннику, отходят сосуды, отдающие боковые ветви под прямым или большим углом (рис. 6). Последние переходят в капиллярную сеть.

Как и в тетанических мышцах, в области бифуркация сосудов встречаются мелкие капиллярные петли, однако часто также широкие и длинные петли и петли-гиганты, тянущиеся чуть ли не во всю половину сегмента (рис. 7). В прямой мышце живота и центральном пучке подвздошно-малоберцовой мышцы на 1 мм^2 приходится по 5—6 петель.

Рассматриваемые мышцы характеризуются нервными окончаниями типа „концевых гроздьев“, но в них встречается довольно значительное количество „концевых кустиков“, что, очевидно, связано с наличием тетанических мышечных волокон, особенно в прямой мышце живота.

В этих мышцах мы не обнаружили существенной разницы во взаиморасположении нервных окончаний и капилляров по сравнению с тетаническими мышцами.

Обсуждение результатов

Изучено строение капиллярной сети тонических и тетанических мышц лягушки. Выявлено 5 основных типов анастомозов между капиллярами. Капиллярные сети тетанических и тонических мышц отличаются друг от друга рядом особенностей: в тетанических мышцах капиллярная сеть развита сильнее (8—10 петель на 1 мм^2), чем в тонических (5—6 петель на 1 мм^2). Наряду с характерными для тетанических мышц узкими петлями капилляров, в тонических мышцах встречаются очень длинные и широкие петли.

Учитывая данные Круга* о том, что перенос кислорода из капилляров к мышечным элементам тем легче, чем больше число капилляров в данной области, а также Быстрова, Ру и Лисицина*—с увеличением угла отхождения сосудистых ветвей условия кровотока ухудшаются, следует прийти к выводу, что тонические мышцы лягушки находятся в худших условиях кровоснабжения по сравнению с тетаническими.

В отношении взаиморасположения капилляров и двигательных нервных окончаний нет разницы между тетаническими и тоническими мышцами. В обоих случаях в области нервных окончаний капиллярная сеть более узкопетлиста и нервные окончания, как правило, прилегают к капиллярам. Эти положения совпадают с данными Б. И. Лаврентьева (1937) и А. С. Лежава (1939).

დაამუშავებელი ლიტერატურა

კრუგერის პ., Krüger P., 1952. Tetanus und Tonus der Quergestreiften Skelettmuskeln der Wirbeltiere und des Menschen. Leipzig.

* Цитируется по Мовшовичу (1953).

- ლავრენტევიძე ბ., Лаврентьев Б. И., 1937. Некоторые вопросы теории строения нервной ткани. Арх. биол. наук, 48, 1—2, 194.
- ლავრენტევიძე ა., Лежава А. С., 1939. К вопросу о кровоснабжении так называемых иннервационных зон скелетной мускулатуры. БЭБМ, 8, 40.
- მავშვიძე ი., Мовшович И. А., 1953. Особенности васкуляризации мышц. Врач. дело, 5, 421.
- ჯუკოვიჩი ე., Жуков Е. К., 1956. Исследование о тонусе скелетных мышц, Ленинград.
- შაპირო ე. А. 1953. Изменение сорбционных свойств окончаний и концевых разветвлений двигательного нерва позвоночных в условиях физиологического возбуждения. ДАН СССР, 88, 6, 1075.

Кафедра гистологии
Тбилисского университета

(Поступила в редакцию 26. VI. 1961 г.)

მ. სიხარულიძე და ა. ლეჟავა

ზოგიერთი ამფიბიის, რეპტილიის და ფრინველის კლოაკის ეპითელიუმების ზოგადი შესაჯარი კლასიკაში

ერთ-ერთმა ჩვენთაგანმა (მ. სიხარულიძე, 1954) დაწვრილებით შესწავლა ზოგიერთი ამფიბიის, რეპტილიის და ფრინველის კლოაკის ლორწოვანი გარსი. ამ შრომაში კი სპეციალურად განხილულია, მტრედის გამოკლებით, იმავე ცხოველების (ტბის ბაყაყი, მცირე აზიის ტრიტონი, ზოლიანი ხვლიკი, კავკასიის ჯოჯო, კავკასიის კუ, შინაური ქათამი) და წყნარი კონტიის ეპითელიუმების ანალური შესაჯარი.

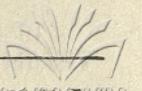
ცნობები დასახელებულ ცხოველთა კლოაკაში კანის ტიპისა და ნაწლავის ტიპის ეპითელიუმების ურთიერთობის შესახებ სპეციალურ ლიტერატურაში მეტად მცირეა და არათანხმოვანი.

კუდიან ამფიბიებში, კერძოდ ტრიტონში, ჰაიდენჰაინის (1890) მიხედვით პროქტოდეუმის ეპითელიური საფარველის უჯრედები ექტოდერმაში გადასვლის მიდამოში ლორწოს არ შეიცავს.

პ. ფილდი (1895), რომელსაც ეთანხმება ა. სერგეევი (1943), ფიქრობს, რომ ჰიმნოფიონებში ენტოდერმულ და ექტოდერმულ ეპითელიუმებს შორის საზღვრის აღმოჩენა კლოაკაში შესაძლებელია მხოლოდ ადრეულ ემბრიონულ პერიოდში, ენტოდერმულ უჯრედებში ყვითლის, მარცვლების არსებობის მიხედვით. უფრო მოგვიანებით კი, ყვითლის რეზორბციის გამო, ეს კრიტერიუმი არ არის გამოსადეგი და საზღვრის შემჩნევაც შეუძლებელია.

უკუდო ამფიბიების კლოაკის მრავალშრიანი ცილინდრული ეპითელიუმის ზედაპირული შრე, გ. ოზავას (1915) თანახმად, ლორწოს დიდ რაოდენობას შეიცავს და შესამჩნევ მსგავსებას იჩენს კუჭის ეპითელიუმთან. ავტორის თანახმად, კაუდალურ ნაწილში ეს საფარველი ისეთივე მრავალშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმითაა წარმოდგენილი, როგორც კანი.

რ. კრაუზეს (1922), ა. ეკერისა და რ. ვიდერსჰაიმის (1904) პანდუხებში არსებული ცნობების თანახმად, 2—3-შრიანი ან ჰაიდენჰაინით (1890) უფრო მრავალშრიანი (ხუთამდე შრე) ბაყაყის კლოაკის ეპითელიუმის ზედაპირული შრე ფიალისებრი უჯრედების დიდ რიცხვს შეიცავს. კაუდალური მიმართულებით ეს საფარველი თანდათან კარგავს ფიალისებრი უჯრედებს და ჩვეულებრივ მრავალშრიან ბრტყელ ეპითელიუმად გადაიქცევა.



რეპტილიების ზოგიერთ წარმომადგენელში გ. ოზავას (1915) მიხედვით, კლოაკის მრავალშრიანი პრიზმული ეპითელიუმი კაუდალური მიმართულებით კარგავს ფიალისებრ უჯრედებს და თანდათანობით გადადის მრავალშრიან ბრტყელ ეპითელიუმში. ამავე ავტორის გამოკვლევებით (1897), ჰატერიებში პროქტოდუმის მრავალშრიანი ბრტყელი საფარველი ანალურ მიდამოში ეპიდერმული ეპითელიუმის შესახედაობისაა და კანში გადადის.

რ. კრაუზეს (1923) თანახმად, ხელიკების კლოაკის როსტრალური ნაწილის ეპითელიუმი მდიდარია ფიალისებრი უჯრედებით, კაუდალური მიმართულებით კი, შარდის ბუშტის კლოაკაში გახსნის დონის უკან, ეს ეპითელიუმი გადადის მრავალშრიან ბრტყელში, რომელიც ანალურ მიდამოში გარქოვანებულია.

ნიანგების უროდუმის მალალი პრიზმული ორრიგოვანი ეპითელიუმი, ტაგუხის (1920)* თანახმად, ძლიერ მდიდარია ფიალისებრი უჯრედებით. პროქტოდუმის სიახლოვეთ იგი მრავალრიგოვანი ხდება, ხოლო ანალურ მიდამოში, მკვეთრი საზღვრის გარეშე, გადადის მრავალშრიან ბრტყელ ეპითელიუმში.

ფრინველების, კერძოდ, მტრედის კობროდუმისა და უროდუმის პრიზმული ეპითელიუმი, მ. კლარას (1926) მიხედვით, პროქტოდუმში მრავალშრიან ბრტყელ ეპითელიუმში გადადის, ხოლო ანალურ მიდამოში გარქოვანებას განიცდის.

ჩვენს ლაბორატორიაში, უკანასკნელ პერიოდში ფრინველთა კლოაკის ეპითელიუმების შესაყარზე შესრულებულ იქნა ორი შრომა. ერთ მათგანში ა. ლეუვაგამ და მ. კოლოფვარი-მარკინამ (1959, 1963) შეძლეს ენტოდერმული და კანის ეპითელიუმებს შორის კარგად გამოხატული შესაყარის გამოვლინება კვერცხის ინკუბაციის მე-14 დღეზე. უფრო მოგვიანებით კვერცხიდან წიწილის გამოჩეკამდე ეს შესაყარი მეტნაკლები ხარისხით მასკირებული იყო, მაგრამ ნიშნების ერთობლიობით მისი პოვნა მაინც შეიძლებოდა.

მეორე შრომაში, ე. არზიანის მიერ (1959) სპეციალურად იყო შესწავლილი ეპითელიუმების შესაყარი სხვადასხვა ფრინველის (შინაური ბატის, გარეული იხვის, მწყერის, შინაური მტრედის, სახლის ბელურის, ხუჭუჭა თუთიყუშის, წყლის პატარა ბუღას) კლოაკაში. ავტორის თანახმად, ამ ფრინველთა კლოაკაში ეპიდერმულ და ენტეროდერმულ ეპითელიუმებს შორის შესაყარი სხვადასხვა ხარისხითაა გამოსახული; იგი მკვეთრად აქვს გამოხატული ბატს, იხვს, თუთიყუშს და წყლის ბუღას, შედარებით ნაკლებად—მწყერს, ბელურას და ყველაზე უფრო სუსტად—მტრედს.

წარმოდგენილი მოკლე მიმოხილვა გვიჩვენებს, რომ ზოგი ამფიბიის, რეპტილიის და შინაური ქათმის ანალურ მიდამოში კანის და ნაწლავის ტიპის ეპითელიუმების ურთიერთობა არ არის საკმარისად შესწავლილი. ჩვენს ლაბორატორიაში შესრულებული შრომების მეშვეობით შედარებით მეტი ცნობა მოიპოვება ფრინველების შესახებ, მაგრამ აქაც მუშაობა ჯერ კიდევ გაგრძელებას და სისტემატიზაციას მოითხოვს. გარდა ამისა, დასახელებული წყაროების მეტ ნაწილში (ჰაიდენჰაინი, ოზავა, რ. კრაუზე, ა. ეკერი და რ. ვიდერსჰაიმი, მ. კლარა) არ არის მოცემული ერთიმეორესთან მომიჯნავე ეპითელიური ქსოვილების, განსაკუთრებით ნაწლავის ტიპის ეპი-

* ციტირებულია ვ. პატცელტის მიხედვით.

თელიუმის სტრუქტურული ანალიზი. მხოლოდ ტ ა ბ უ ხ ი მოკლედ აღნიშნავს, რომ უროდეუმის ორრიგოვანი მაღალი პრიზმული საფარველი მრავალრიგოვანი ხდება და ანალურ მიდამოში მკვეთრი საზღვრის გარეშე გადადის მრავალშრიან ბრტყელ ეპითელიუმში. სხვა ავტორები კი, ძირითადად ფიალი-სებრი უჯრედების გაიშვიათებაზე და მათ გაქრობაზე მოგვიტხოვრებენ.

გამოკვლეული ცხოველების კლოაკაში მეტ-ნაკლები სიმკვეთრით გამოხატული შესაყარის არსებობის შესახებ ლაპარაკია მხოლოდ ჩვენი ლაბორატორიიდან გამოსულ შრომებში (მ. სიხარულიძე, ა. ლეჟავა და მ. კოლოჯვარი-მარკინა, ე. არზიანი). გარდა ამისა, პ. ფილდი და ა. სერგეევი მიგვითითებენ შესაყარის გამოვლინების შესაძლებლობის შესახებ გიმნოფიონებში, მაგრამ მხოლოდ ადრეულ ემბრიონულ პერიოდში.

ჩვენს მიერ ჰისტოლოგიურად შესწავლილია დასახელებული ცხოველების (3—ტრიტონი, 7—ბაყაყი, 4—ხვლიკი, 4—ჯოჯო, 4—კონტია, 5—კუ და 7—შინაური ქათამი) კლოაკიდან ამოკვეთილი ნაჭრები კანის და ნაწლავის ტიპის ეპითელიუმების შესაყარის მიდამოდან. დამზადებული იყო ჰაიდენჰაინის ჰემატოქსილინით და დამატებით მუციკარმინით შეღებილი 7—8 მიკრონის სისქის, ძირითადად გასწვრივი ანათლებისაგან შემდგარი სერიები. პრეპარატების ნაწილი შეღებილი იყო აგრეთვე მალორის ხსნარით და ფუტის მეთოდით.

მცირე აზიური ტრიტონი (*Triturus vittatus*)

მცირე აზიის ტრიტონის ეპითელიუმების ანალური შესაყარი ერთგვარად მისკირებულია და მისი დადგენისათვის საჭიროა გათვალისწინებულ იქნეს ნიშნების ერთობლიობა: შეღებვის ხასიათი, უჯრედების და ბირთვების ორიენტაცია, ლორწოს შემცველობა და სხვა (სურ. 1).

კლოაკის კაუდალურ ნაწილში ეპითელიურ საფარველს ჰორიზონტალური მდებარეობა აქვს, ე. ი. მისი საზღვარი ქვემდებარე შემაერთებელ ქსოვილთან სწორხაზოვანია. შესაყარის მახლობელ მიდამოში კანის საფარველი არ შეიცავს შემაერთებელ ქსოვილოვან დვრილებს, ხოლო მოსაზღვრე ნაწლავის ტიპის ეპითელიუმი—კრიბტებს. ამავე დროს, შემხვედრი მიმართულებით ორივე საფარველის სისქე თანდათან მცირდება.

ეპიდერმისი კანიდან გადადის რა კლოაკაში, შესაყარის მიმართულებით თანდათან კარგავს გარქოვანებული უჯრედების განუწყვეტელ ფენებს და წარმოდგენილია ოთხ-ხუთშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმით, რომელთა შორის უჯრედშორისი საზღვრები ძნელი შესამჩნევია. საფარველის ბაზალური ნაწილი წარმოდგენილია უსწორმასწორო, პოლიგონალური ფორმის მჭიდროდ განლაგებული უჯრედების ორი შრით, მომდევნო შრეში უჯრედები მეტ-ნაკლებად გაბრტყელებულია. ზედაპირული ბრტყელი უჯრედების ნაწილი კი გარქოვანების ნიშნებს ამჟღავნებს.

მოსაზღვრე უბანში ნაწლავის ეპითელიუმი მრავალრიგოვანია, ხოლო უშუალოდ შესაყართან—ერთშრიანი ორრიგოვანი. უჯრედშორისი საზღვრები აქაც სუსტადაა გამოხატული. ზედაპირული პრიზმული უჯრედები შეიცავენ ოვალურ, მეტწილად ვერტიკალურად ორიენტირებულ, წაგრძელებული ფორმის და ინტენსიურად ლეზად ბირთვებს. ციტოპლაზმაში ვხვდებით ლორწოს წვეთებს. ეს უკანასკნელი უჯრედთა აპიკალურ ნაწილში ყაეთნის მავგარ შესქელებას იძლევა. ბაზალურად მდებარე უჯრედები პოლიგონალური ფორმისაა და შეიცავენ მრგვალი ან ოვალური ფორმის ბირთვებს. ეპითელიუმის სისქეში გვხვდება მუქად შეღებილი სხვადასხვა სიდიდის მარცვლები.



კრანიალური მიმართულებით ეპითელიუმში თანდათან ქრება ბაზალური უჯრედები, ხოლო საფარველის მაღალ პრიზმულ უჯრედებში დაანორმირებულ ზემო ორი მესამედი ლორწოს უჭირავს. ამავე დროს, ამ უჯრედების ბირთვებს უკიდურესი ბაზალური მდებარეობა აქვთ. შესაყარიდან უფრო მოშორებით ნაწლავის ტიპის ეპითელიუმის პრიზმულ უჯრედთა შორის გვხვდება ერთეული ფიალისებრი უჯრედები.

ლორწოვანი გარსის საკუთარი შრე კლოაკის ამ უბანში წარმოდგენილია უჯრედებით შედარებით ღარიბი ფაშარი შემეგრთებელი ქსოვილით, რომლის ბოჭკოვან ელემენტებს ეპითელიუმის მიმართ პარალელური განლაგება აქვთ.

ტობის ბაყაყი (*Rana ridibunda*)

ბაყაყში ეპითელიუმების ანალური შესაყარი რამდენადმე მასკირებულია. მისი ნახვა მოითხოვს ეპითელიუმების ყურადღებით დათვალიერებას (სურ. 2).

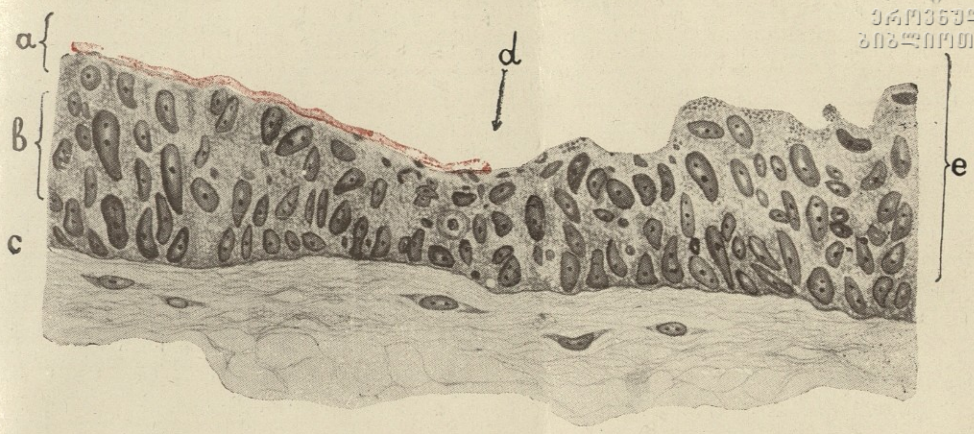
ეპიდერმული კომპონენტი შესაყარის მიდამოში წარმოდგენილია დედიფერენცირებული მრავალშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმით. იგი შედგება სხვადასხვა ფორმის უჯრედებისაგან, რომლებიც დალაგებული არიან სამ შრედ. ეს შრეებია: დაბალი პრიზმული უჯრედებისაგან შემდგარი ბაზალური შრე, პოლიგონალური უჯრედებისაგან შემდგარი შუამდებარე შრე და მეტ-ნაკლებად გაბრტყელებული უჯრედებისაგან შემდგარი საფარველი შრე.

შესაყარიდან ანალურ ხვრელისაკენ ეპიდერმალურ ეპითელიუმს ზედაპირულად ემატება კიდევ ერთი შრე. გარდა ამისა, ზედაპირული უჯრედები უფრო ბრტყელდება და გარქოვანებას განიცდის.

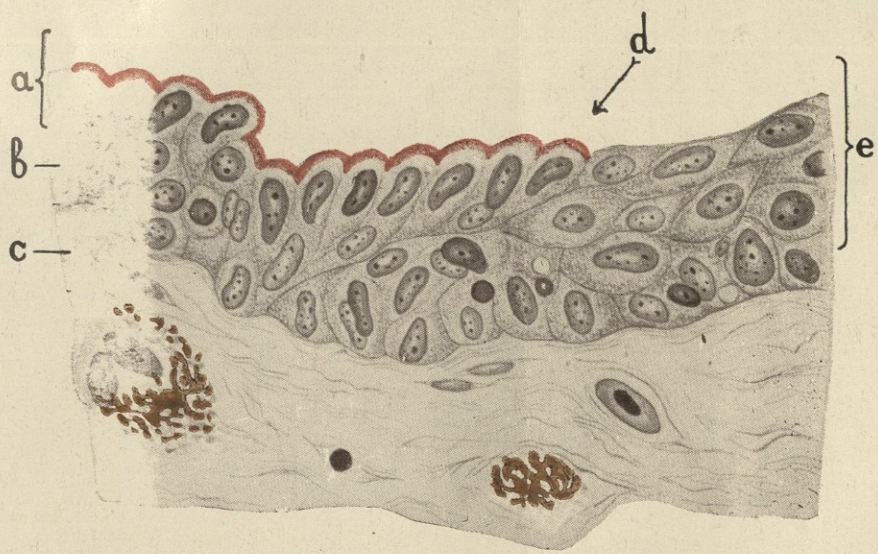
ნაწლავის ტიპის ეპითელიუმში შესაყარის მიდამოში ძირითადად წარმოდგენილია იზოპრიზმული უჯრედების ორი შრით. ბაზალური უჯრედები, ზედაპირულთან შედარებით, მცირე ზომისაა და მათ პრიზმული ან მომრგვალო-პოლიგონალური ფორმა აქვთ. ამ ელემენტების ციტოპლაზმა შედარებით ნათელია. ზედაპირული უჯრედები სხვადასხვა სიმაღლის პრიზმული უჯრედებია წარმოდგენილი. ეს უჯრედები პოლარულად დიფერენცირებულია და აპიკალურ ბოლოებთან ლორწოს შეიცავს, რომელსაც სქელი ყაეთნისმაგვარი შესახედაობა აქვს. ზედაპირული უჯრედები შესაყარიდან დაშორებით თანდათან მაღალი პრიზმული ფორმის ხდებიან და მათში ლორწოს რაოდენობაც მატულობს. ამავე დროს, ეპითელიუმის სისქეში გვხვდება ერთეული ფიალისებრი უჯრედი.

შესაყართან მდებარე ნაწლავის ტიპის ეპითელიუმის ზედაპირულ უჯრედებს ახასიათებთ ინტენსიურად ღებვადი და ვერტიკალურად ორიენტირებული შედარებით დიდი ბირთვები. ამის გამო ეს ეპითელიუმი მკვეთრად გამოირჩევა მომიჯნავე ბაცი ბირთვების შემცველ ეპიდერმულ უჯრედებისაგან. ეს დამახასიათებელი ნიშანი ლორწოსთან ერთად შესაყარის დადგენისათვის მნიშვნელოვან ორიენტირს წარმოადგენს.

კრანიალური მიმართულებით, ნაწლავის ტიპის საფარველი თანდათან იცვლება და გვევლინება ერთშრიანი, ფიალისებრი უჯრედებით მდიდარი, მაღალი პრიზმული ეპითელიუმის სახით.



სურ. 1. ნაწლავის ტიპის და კანის ტიპის ეპითელიუმების შესაყარი მცირე აზიის ტრიტონის ანალურ მიდამოში. a—ოდნავ გალარწოვანებული პრიზმული უჯრედების ზედაპირული შრე; b—პოლიგონალური ფორმის ბაზალური უჯრედების შრე; c—ლორწოვანი გარსის საკუთარი შრე; d—ნაწლავის ტიპის და კანის ტიპის ეპითელიუმების შესაყარი; e—კანის ტიპის, ნაწილობრივ დედიფერენცირებული, ეპითელიუმი. ფიქსაცია—10% ფორმალინი; შეღებვა—ჰეიდენჰაინის ჰემატოქსილინი და მუციკარმინი; გადიდება—720-ჯერ.



სურ. 2. ნაწლავის ტიპის და კანის ტიპის ეპითელიუმების შესაყარი ტიპის ბაყაყის ანალურ მიდამოში. a—მცირედ გალარწოვანებული პრიზმული უჯრედების ზედაპირული შრე; b—პრიზმული და პოლიგონალური ფორმის ბაზალური უჯრედების შრე; c—ლორწოვანი გარსის საკუთარი შრე; d—ნაწლავის ტიპის და კანის ტიპის ეპითელიუმების შესაყარი; e—კანის ტიპის ნაწილობრივ დედიფერენცირებული მრავალშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმი. ფიქსაცია—10% ფორმალინი; შეღებვა—ჰეიდენჰაინის ჰემატოქსილინი და მუციკარმინი; გადიდება—600-ჯერ.

ტბის ბაყაყის კლოაკაში ეპითელიუმების შესაყარის მიდამოს ლორწოვანი გარსის საკუთარი შრე წარმოდგენილია ფაშარი შემაერთებელი და პიგმენტური უჯრედებით გარშემოხვეული კაპილარული სისხლის ძარღვებით.

ზოლებიანი ხვლიკი (*Lacerta strigata*)

ზოლებიანი ხვლიკის ეპითელიუმების ანალური შესაყარი კარგადაა გამოხატული. ეპიდერმის წარმოდგენილია მრავალშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმით, ნაწლავის ტიპის საფარველი კი ორრიგოვანი პრიზმული ეპითელიუმით. ორივე დასახელებული საფარველი შესაყარის მიდამოში დაახლოებით ერთი და იგივე სისქისაა (სურ. 3).

შესაყარის ხაზი ანათალზე დახრილია კრანიალური მიმართულებით დაახლოებით 45°-ით.

ეპიდერმული ეპითელიუმი შესაყართან 4-შრიანია. გარდა ამისა, მის ზედაპირთან მოიპოვება გადაგვარებული ეპიდერმული ელემენტების ერთიმეორესთან შეწყობებული, მთლიანი, ნაწილობრივ გარქოვანებული ფირფიტა. ამ ფირფიტას კარგად ეტყობა ზედაპირის პარალელური შრიანობა და შრეებს შორის ჰაიდენჰაინის ჰემატოქსილინით ინტენსიურად ლეგვადი მუქი ზოლები.

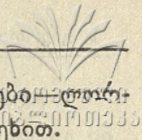
ეპიდერმული ეპითელიუმის ბაზალური შრე ძირითადად შედგება პრიზმული უჯრედებისაგან, რომელთა შორის საზღვრები მეტწილად ძნელი გასარჩევია. ამ უჯრედების აპიკალური ბოლოები რამდენადმე შევიწროვებულია და შეჭრილია უჯრედების მომდევნო შრეში. ეპითელიუმის დანარჩენი სამი შრე შედგება შედარებით უფრო დიდი ზომის ელემენტებისაგან, რომლებიც ღრმად მდებარე ნაწილში პოლიგონალური ფორმისაა, ხოლო ეპითელიუმის თავისუფალი ზედაპირის მიმართულებით თანდათან ბრტყელდებიან.

ნაწლავის ტიპის ეპითელიუმი წარმოდგენილია ბაზალური და ზედაპირული უჯრედებით. ბაზალურად მდებარეობს სხვადასხვა სიმაღლის, კონუსისებრი ფორმის უჯრედები. მათი მწვერვალები მიმართულია საფარველის თავისუფალი ზედაპირისაკენ და შეჭრილია მომდევნო, მაღალი პრიზმული უჯრედების ბაზალურ ბოლოებს შორის. ამ უჯრედებს გააჩნია მრგვალი ან ოვალური, უჯრედის ღერძის გასწვრივ მდებარე, ზომიერად ლეგვადი ბირთვები.

მეორე, ზედაპირული შრის მაღალი პრიზმული უჯრედები აღწევენ ეპითელიუმის ორივე ზედაპირს. მათი ციტოპლაზმის ზედაპირთან მდებარე, დაახლოებით 1/6 ნაწილი სავსებით გალორწოვანებულია. უჯრედების გალორწოვანებული ნაწილები ერთ დონეზე მდებარეობენ და ქვემდებარე ციტოპლაზმისაგან მკვეთრად არიან გამოყოფილი. ლორწოს მომიჯნავე ციტოპლაზმა წვრილმარცვლოვანია და ჰაიდენჰაინის ჰემატოქსილინით შეღებილ პრეპარატებზე გამოირჩევა მომეტებული ლეგვადობით. პრიზმული უჯრედების ბირთვები გაგრძელებული ფორმისაა და პიკნოტიზირებული არიან სხვადასხვა ხარისხით.

თავისუფალ ზედაპირთან ნაწლავის ტიპის ეპითელიუმს დართული აქვს დამხვეული ფირფიტა.

კრანიალური მიმართულებით ბაზალური უჯრედების რაოდენობა თანდათან კლებულობს და ეპითელიუმი ერთშრიანი პრიზმული ხდება. ამ უჯრედ-



დებს შორის დიდი რაოდენობით გვხვდება ფიალისებრი უჯრედები ლორწოს შემცველი გაგანიერებული აპიკალური ნაწილით და ვიწრო ფენით.

ეპითელიუმის ქვეშ მდებარე ბაზალური ფირფიტა კარგადაა გამოხატული და ორივე მომიჯნავე მიდამოში ერთი და იმავე სისქისაა.

ეპითელიუმების ქვეშ მდებარე შემაერთებელი ქსოვილიც შესაყართან ერთი და იგივე ელემენტებითაა წარმოდგენილი. მასში მოიპოვება თითო-ორი ეოზინოფილი და მრგვალი ლიმფოციტური უჯრედი. უკანასკნელნი შეჭრილი არიან ძირითადად ნაწლავის ტიპის ეპითელიუმში.

კავკასიური ჯოჯო (*Agama caucasica*)

კავკასიის ჯოჯოს ეპითელიუმების ანალური შესაყარი კარგად არის გამოხატული. შესაყარის მიდამოში ორივე მომიჯნავე ეპითელიუმი თანაბარი სისქისაა, სოლისებრ გაწვეტიანებულია და ერთიმეორეს ფარავს. ეპიდერმული ეპითელიუმის გაწვეტიანებული ბოლო მდებარეობს ბაზალურად, ხოლო ნაწლავის ეპითელიუმის—ზედაპირულად (სურ. 4).

ეპიდერმული საფარველი შესაყართან წარმოდგენილია თანაბარი სისქის მრავალშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმით, რომელიც შედგება უჯრედების 5-6 შრისაგან. ბაზალურად მდებარეობს პრიზმული ეპითელიუმის ერთი შრე, მის ზემოთ პოლიგონალური უჯრედებია დალაგებული, რომელნიც ეპითელიუმის თავისუფალი ზედაპირისაკენ თანდათან ბრტყელდებიან. ზედაპირულ უჯრედებს ეტყობათ სუსტად გამოხატული გარქოვანება. შესაყარიდან დაშორებით ეპიდერმულ საფარველში შემაერთებელქსოვილოვანი დვრილების შეჭრის გამო ეპითელიუმი არათანაბარი სისქისაა და მისი გარქოვანების ხარისხიც ძლიერ მატულობს.

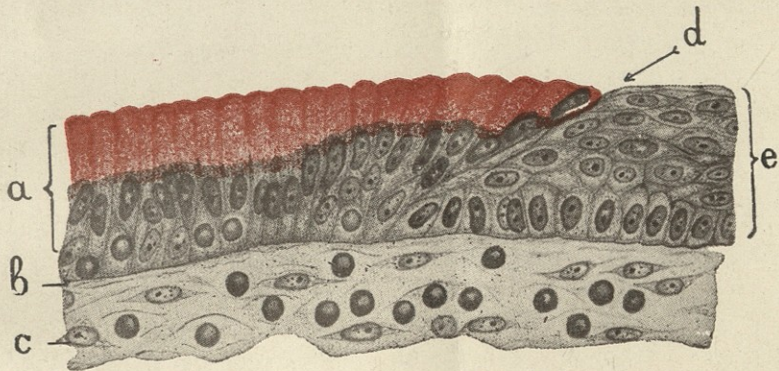
ნაწლავის ტიპის საფარველი შესაყართან წარმოდგენილია ერთშრიანი, ერთიან ორიგოვანი მაღალი პრიზმული ეპითელიუმით. ბაზალურად ზოგიერთ მიდამოში მოიპოვება ანათალზე კონუსისმაგვარი ფორმის მოადგილე უჯრედები. მათი გაწვეტიანებული ბოლოები მიმართულია საფარველის თავისუფალი ზედაპირისაკენ. ეპითელიუმი ძირითადად შედგება მაღალი პრიზმული უჯრედებისაგან. ამ უჯრედების დაახლოებით ზემო ნახევარი საფარველით გაღორწოვანებულია, ხოლო ბაზალური—ლორწოს არ შეიცავს. ამ ნაწილში მდებარეობს, როგორც წესი, ინტენსიურად ლეზვადი ბირთვი. უჯრედების სიმჭიდროვის გამო, ბირთვები განლაგებულია ორ რიგად. შესაყართან ლორწოს შემცველი პრიზმული უჯრედები დახრილია ეპიდერმული ეპითელიუმისაკენ და მარაოსებრი განლაგების სურათს იძლევიან. უშუალოდ ეპიდერმისთან მომიჯნავე უჯრედების ბირთვები დალაგებულია შესაყარის ხაზის გასწვრივ.

შესაყარისაგან დაშორებით, ნაწლავის ტიპის საფარველი წარმოდგენილია ერთ შრედ დალაგებული მაღალი პრიზმული ლორწოს შემცველი უჯრედებით, რომლებსაც თავისუფალ ზედაპირთან აქვთ კარგად გამოხატული დამხშველი ფირფიტა. პრიზმულ ლორწოვან უჯრედებს კრანიალურად თანდათან ცვლის ჯერ ერთეული, ხოლო შემდეგ ფიალისებრი უჯრედების განუწყვეტელი შრე.

ნაწლავის ტიპის საფარველის უჯრედებში, ლორწოს დიდი რაოდენობით შემცველობის გამო, შესაყარის მდებარეობის დადგენა ადვილია მუცე-კარმინით შეღებილ პრეპარატებზე.



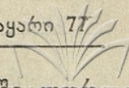
სურ. 3. ნაწლავის ტიპის და კანის ტიპის ეპითელიუმების შესაყარი ზოლიანი ხვლიკის ანალურ მიდამოში. **a**—ნაწილობრივ გაღორწოვანებული, პრიზმული ფორმის ზედაპირული უჯრედების შრე; **b**—ბაზალური უჯრედების შრე; **c**—ღორწოვანი გარსის საკუთარი შრე; **d**—ნაწლავის ტიპის და კანის ტიპის ეპითელიუმების შესაყარი; **e**—ნაწილობრივ დედიფერენცირებული, კანის ტიპის მრავალშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმი. ფიქსაცია—10% ფორმალინი; შეღებვა—ჰეიდენჰაინის ჰემატოქსილინი და მუციკარმინი; გადიდება—720-ჯერ.



სურ. 4. ნაწლავის ტიპის და კანის ტიპის ეპითელიუმების შესაყარი კავკასიის ჯოჯოს ანალურ მიდამოში. **a**—ნახევრად გაღორწოვანებული პრიზმული უჯრედების შრე; **b**—კონუსისებრი ფორმის ბაზალური უჯრედების წყვეტილი შრე; **c**—ღორწოვანი გარსის საკუთარი შრე; **d**—ნაწლავის ტიპის და კანის ტიპის ეპითელიუმების შესაყარი; **e**—ნაწილობრივ დედიფერენცირებული კანის ტიპის მრავალშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმი. ფიქსაცია—10% ფორმალინი; შეღებვა—ჰეიდენჰაინის ჰემატოქსილინი და მუციკარმინი; გადიდება—600-ჯერ.



სურ. 5. ნაწლავის ტიპის და კანის ტიპის ეპითელიუმების შესაყარი წყნარი კონტიის ანალურ მიდამოში. აღნიშვნები, ფიქსაცია, შეღებვა, გადიდება იგივეა რაც მე-3 სურათზე.



კავკასიის ჯოჯოს კლოაკაში მომიჯნავე ეპითელიუმების მიდამოში წოვანი გარსის საკუთარი შრე წარმოდგენილია ფაშარი შემაერთებული ვილით, რომლის უჯრედშორის ნივთიერებაში, გარდა ფიბროციტებისა, საკმარისი რაოდენობით მოიპოვება მრგვალი ლიმფოციტური უჯრედები.

წყნარი კონტია (*Contia modesta*)

წყნარი კონტიის ანალური შესაყარი მკაფიოდაა გამოხატული (სურ. 5): ეპიდერმისი წარმოდგენილია კანის ტიპის სუსტად დიფერენცირებული მრავალშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმით, ნაწლავის ტიპის საფარველი კი ორრიგოვანი ან ორშრიანი პრიზმული ეპითელიუმით (სურ. 5).

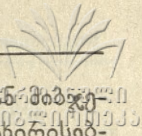
ეპიდერმული ეპითელიუმი შესაყარის მიდამოში შედგება 7—8 შრედ დალაგებული უჯრედებისაგან. ბაზალურად მდებარეობს ჰაიდენჰაინის ჰემატოქსილინით შედარებით მომეტებული ლეგვადი არაერთნაირი სიმაღლის პრიზმული უჯრედები მრგვალი ან ოვალური ბირთვებით. მის ზემოთ მოთავსებულია ძირითადად სხვადასხვა ხარისხით გაბრტყელებული უჯრედების 5-ნ შრე. ბაზალურ უჯრედებთან შედარებით ეს უჯრედები გამოირჩევა ლეგვადობის ნაკლები ხარისხით. მათ შორის ზედაპირის მახლობლად მდებარე ზოგი უჯრედის მრგვალი ან ოვალური ბირთვი მეტისმეტად არის შეღებილი. თავისუფალ ზედაპირთან მდებარეობს ძლიერ გაბრტყელებული, ოდნავ გარქოვანებული ელემენტები, რომელთა ციტოპლაზმა და განსაკუთრებით ბირთვები გარქოვანების პროცესთან დაკავშირებით უსტრუქტურონი არიან და ჰაიდენჰაინის ჰემატოქსილინით ინტენსიურად იღებებიან.

ეპიდერმული ეპითელიუმის ნაწლავისმხრივი ბოლო კონუსისებრ ან ბლაგვი ნისკარტის მაგვარად ვიწროვდება და მწვერვალით ებჯინება საფარველის ბაზალურ მხარეს. ეპიდერმული ეპითელიუმის ნაპირის დავიწროვებასთან დაკავშირებით მისი შუამდებარე, სხვადასხვა ხარისხით გაბრტყელებული, ვერტიკალურ განაკვეთში თითისტარისებრი ფორმის უჯრედების ბოლოები ერთიმეორესთანაა მიახლოებული.

ნაწლავის ტიპის ეპითელიუმში განირჩევა ორი შრე: ჰაიდენჰაინის ჰემატოქსილინით შედარებით ინტენსიურად ლეგვადი ბაზალურად მდებარე შრე და უმეტესად მრგვალი ბირთვების შემცველი პოლიგონალური უჯრედების შრე. ამ უჯრედებს შორის ზოგჯერ გვხვდება მრგვალი, ნათელი მუქბირთვიანი უჯრედები. ბაზალური უჯრედები სხვადასხვა ხარისხით გაწვეტიანებული წანაზარდით შეჭრილი არიან ზედაპირის მხარეზე მდებარე პრიზმულ უჯრედთა შორის.

მეორე, ზედაპირული შრე წარმოდგენილია მაღალი პრიზმული ლორწოვანი უჯრედებით. ამ უჯრედების ბოლოები ზოგჯერ შეჭრილია ბაზალურ უჯრედებს შორის და აღწევს ძირითად მემბრანას. პრიზმული უჯრედების ზედაპირის მხარეზე ციტოპლაზმის ნახევარზე მეტი ნაწილი ავსებულია ლორწოთი, რომელიც თავისუფალ ზედაპირთან უფრო ინტენსიურად იღებება მუციკარმინით. მას ვიწრო, ყუთნისმაგვარი შესახედაობა აქვს. უჯრედის ბაზალურ ნახევარში მდებარეობს სხვადასხვა ხარისხით მეტწილად ინტენსიურად ლეგვადი ოვალური ან გაგრძელებული ფორმის ბირთვი.

ლორწოს შემცველი პრიზმული უჯრედები, როგორც კავკასიის ჯოჯოს შემთხვევაში, შესაყართან დახრილი არიან ეპიდერმული ეპითელიუმისაკენ და



მარაოსებრი განლაგების სურათს იძლევიან. უშუალოდ ეპიდერმისთან მიმდებარე ნილი უჯრედები მეტისმეტად გაწვრილებული არიან და შეიცავენ ჩიროსებრი ფორმის ინტენსიურად ღებვად უსტრუქტურო ბირთვებს.

კრანიალური მიმართულებით ბაზალური უჯრედები თანდათან ქრებიან, ხოლო ეპითელიუმი ორრიგოვანი ხდება. შესაყარისაგან უფრო მოშორებით აქა-იქ ვხვდებით ფიალისებრ უჯრედებს. შემდეგ მათი რაოდენობა ძლიერ მატულობს.

ლორწოვანი გარსის საკუთარი შრე წყნარი კონტიის კლოაკაში, ეპითელიუმების შესაყარის მიდამოში, წარმოდგენილია ფიბრილარული შემაერთებული ქსოვილით, რომლის უჯრედები და ბოჭკოები ორიენტირებულია საფარველი ეპითელიუმის პარალელურად. ამ ქსოვილში ნაწლავის ტიპის ეპითელიუმის ქვეშ ვხვდებით თითო-ორიოლა მრგვალი ლიმფოიდური უჯრედი.

ბერძნული კუ (*Testudo graeca*)

კავკასიის კუს ანალური შესაყარი მკვეთრადაა გამოხატული და ორიენტირებულია ვერტიკალურად. ეპიდერმალური კომპონენტი რამდენადმე უფრო მეტი სისქისაა ენტეროდერმალურთან შედარებით (სურ. 6).

ეპიდერმისი შესაყარის მიდამოში წარმოდგენილია ერთგვარად შეცვლილი ძრავალშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმით. მასში კარგად გამოირჩევა: 1. ცილინდრული უჯრედების ბაზალური შრე, 2. პოლიგონალური ფორმის წვეტიანი უჯრედების 7—8 შრე, რომლებიც ეპითელიუმის თავისუფალი ზედაპირის მიმართულებით თანდათან ბრტყელდებიან და 3. გარქოვანებული ელემენტებისაგან შემდგარი ჰაიდენჰაინის ჰემატოქსილინით ინტენსიურად ღებვადი ფირფიტა, რომელსაც ვერტიკალურ ანათალზე შემაერთებულ ქსოვილოვანი ბოჭკოების კონების შესახედაობა აქვს. ამ კონების შემადგენელი „ბოჭკოები“ ჰომოგენური ხასიათისაა და განლაგებულია ეპითელიუმის თავისუფალი ზედაპირის პარალელურად.

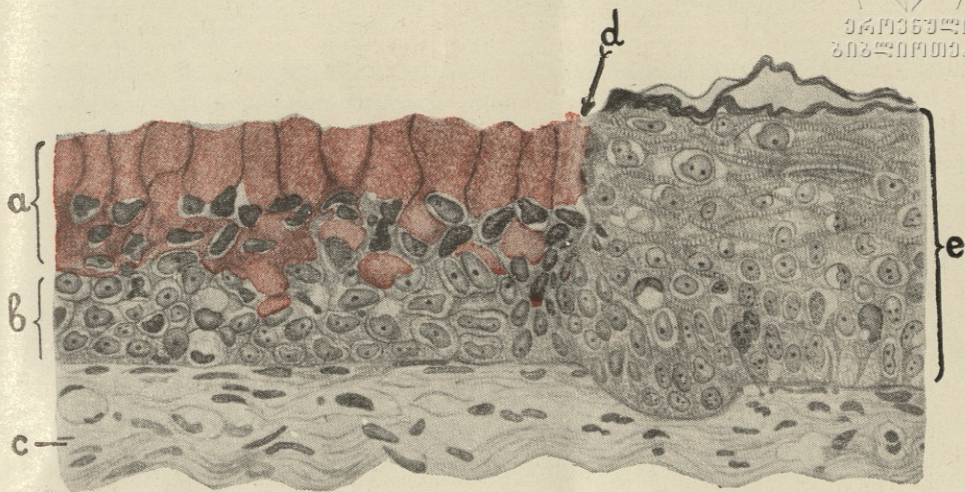
უშუალოდ ნაწლავის ეპითელიუმთან მომიჯნავე მიდამოში ეპიდერმული საფარველის მეტ-ნაკლები ნაწილი დედიფერენცირებულია და ზოგჯერ გამოდრეკილია ქვეშმდებარე შემაერთებულ ქსოვილში.

ნაწლავის საფარველი შესაყართან წარმოდგენილია ძრავალშრიანი ცილინდრული ეპითელიუმით, რომელშიაც შეიძლება გარჩეულ იქნეს სამი ზონა: ბაზალური, შუამდებარე და საფარველი.

ბაზალური ზონა შედგება მცირე ზომის ოვალური და პოლიგონალური ფორმის ჰაიდენჰაინის ჰემატოქსილინით ძლიერ ღებვადი უჯრედების 2-3 შრისაგან.

შუამდებარე ზონა შედგება უფრო დიდი ზომის და პოლიგონალური ფორმის უჯრედების 2-3 შრისაგან, რომელთა ციტოპლაზმის აბიკალური ნაწილი გალორწოვანებულია, ხოლო ბირთვები გამოირჩევა ჰაიდენჰაინის ჰემატოქსილინით ღებვადობის მეტი ხარისხით.

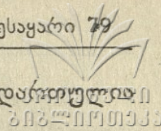
საფარველი ზონა შედგება ერთ შრედ დალაგებული მაღალი პრიზმული, განიერი უჯრედებისაგან. ამ უჯრედების ციტოპლაზმა მთლიანად გალორწოვანებულია, ხოლო მათი პიკნოტიზირებული და მეტად თუ ნაკლებად დეფორმირებული ბირთვები განლაგებულია უჯრედის ბაზალურ ზედაპირთან. გა-



სურ. 6. ნაწლავის ტიბის და კანის ტიბის ეპითელიუმების შესაყარი კავკასიის კუს ანალურ მიდამოში. a—მთლიანად და ნაწილობრივ გაღორწოვანებული უჯრედები ენტოდერმული ეპითელიუმის ზემო ნახევარში; b—სხვადასხვა ფორმის უჯრედები ენტეროდერმული ეპითელიუმის ქვემო ნახევარში; c—ლორწოვანი გარსის საკუთარი შრე; d—ნაწლავის ტიბის და კანის ტიბის ეპითელიუმების შესაყარი; e—კანის ტიბის მრავალშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმი ზედაპირთან გარჭოვანებული უჯრედებით. ფიქსაცია—10% ფორმალინი; შეღებვა—ჰეიდენჰაინის ჰემატოქსილინი და მუციკარმინი; გადიდება—720-ჯერ.



სურ. 7. ნაწლავის ტიბის და კანის ტიბის ეპითელიუმების შესაყარი შინაური ქათმის ანალურ მიდამოში. a—ლორწოს შემცველი ცილინდრული უჯრედების ზედაპირული შრე; b—პოლიგონალური და კონუსისებრი ფორმის უჯრედების ზედაპირული შრე; c—ლორწოვანი გარსის საკუთარი შრე; d—ნაწლავის ტიბის და კანის ტიბის ეპითელიუმების შესაყარი; e—კანის ტიბის მრავალშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმი. ფიქსაცია—10% ფორმალინი; შეღებვა—ჰეიდენჰაინის ჰემატოქსილინი და მუციკარმინი; გადიდება—420-ჯერ.



ლორწოვანებულ პრიზმული უჯრედების თავისუფალი ზედაპირი დარღვეული და მზველი ფირფიტით.

უშუალოდ ეპიდერმულ ეპითელიუმთან მომიჯნავე, შესაყარის გასწვრივ მდებარე ნაწლავის ტიპის საფარველის ვიწრო ზოლი წარმოდგენილია დეგენერირებული უჯრედების ვიწრო წყებით. ამ ელემენტების დეგენერირების ხარისხი სხვადასხვა შემთხვევაში და მიდამოში არათანაბრად გამოხატული.

აღნიშნული ნაწლავის ტიპის მრავალშრიანი პრიზმული საფარველი ვრცელდება დიდ მანძილზე, თითქმის შარდის ბუშტის კლოაკასთან შეერთების დონემდე და ესაზღვრება ფიალისებრი უჯრედებით მდიდარ ნაწლავის ერთშრიან პრიზმულ ეპითელიუმს.

ბაზალური ფირფიტა ეპიდერმული ეპითელიუმის ქვეშ უკეთაა გამოხატული, ვიდრე ნაწლავის ტიპის საფარველის ქვეშ.

შესაყარის მიდამოში ლორწოვანი გარსის საკუთარი შრე წარმოდგენილია ფაშარი შემაერთებელი ქსოვილით, რომელშიაც უჯრედები და ბოჭკოებიც ორიენტირებულია საფარველი ეპითელიუმის ზედაპირის პარალელურად. ეპიდერმული ეპითელიუმის ქვეშ შემაერთებელ ქსოვილოვანი ბოჭკოები რამდენადმე უფრო შემჭიდროებულია, ვიდრე ენტეროდერმული ეპითელიუმის მიდამოში.

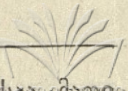
შინაური ქათამი (*Gallus domesticus*)

შინაური ქათმის ანალური ეპითელიური შესაყარი კარგადაა გამოხატული. ეპიდერმისი წარმოდგენილია დიფერენცირებული მრავალშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმით. ნაწლავის ტიპის ეპითელიუმი კი ერთშრიანი ორრიგოვანი ეპითელიუმით. უშუალოდ შესაყართან ორივე ეპითელიუმი რამდენადმე დედიფერენცირებულია და მეტ-ნაკლებად ინფილტრირებულია ლიმფოციტური ელემენტებით (სურ. 7).

ეპიდერმისის ნაპირი ანათალზე კონუსისებრ გაწვეტიანებულია და მწვერვალით მიბჯენილია ბაზალურ ფირფიტაზე. ამგვარივე კონუსისებრი ფორმა აქვს ნაწლავის ტიპის ეპითელიუმის ნაპირს. იგი შედარებით პირველთან განიერი და ბლავვია და საწინააღმდეგო მხარეზეა მიმართული. ამგვარად, დასახელებული ორი ტიპის საფარველს შორის საზღვარი დახრილია ირიბად. თავისუფალი ზედაპირიდან იგი მიიმართება კაუდალურად და ბაზალურად.

ეპიდერმული ეპითელიუმი შედგება უჯრედების დაახლოებით 8-9 შრისაგან. ბაზალური უჯრედები იზოპრიზმული ფორმისაა და მრგვალ ბირთვებს შეიცავენ. მომდევნო შრეები წარმოდგენილია თავისუფალი ზედაპირისაკენ თანდათანობით უფრო მეტად გაბრტყელებული უჯრედებით. ეს ელემენტები შეიცავენ უჯრედის ფორმის შესაბამისად მეტ-ნაკლებად გაბრტყელებულ ბირთვებს. უშუალოდ ზედაპირთან მდებარე ბრტყელი უჯრედების ბირთვები პიკნოტიზირებულია სხვადასხვა ხარისხით.

ნაწლავის ტიპის ეპითელიუმში ბაზალურად მდებარეობს პოლიგონალური და კონუსისებრი ფორმის უჯრედები, რომლებიც მწვერვალებით მიმართული არიან ეპითელიუმის ზედაპირისაკენ, ხოლო განიერი ფუძით მდებარეობენ ბაზალურ ფირფიტაზე. ბაზალურ უჯრედებს გააჩნია ზომიერად ღებვდი მრგვალი ან ოვალური ფორმის ბირთვები.



ზედაპირთან მდებარე უჯრედები მაღალი პრიზმული ფორმისაა. სხვადასხვა ხარისხით შევიწროებული ბოლოები თავსდება ქვემდებარე უჯრედებს შორის და აღწევს ბაზალურ მემბრანას. ეს უჯრედები, როგორც წესი, შეიცავს ოდნავ გაგრძელებულ ოვალური ფორმის ბირთვებს. ზოგი ბირთვი პიკნოტიზირებულია მეტ-ნაკლები ხარისხით. შესაყარიდან უფრო მოშორებით ნაწლავის ტიპის საფარველი ალავ არათანაბარი სისქისაა. ამის გამო ეპითელიუმში მოიპოვება ფესტონისებრი ფორმის ჩაღრმავებები.

ამ საფარველის პრიზმულ უჯრედთა ციტოპლაზმის ბირთვის ზემოთ მდებარე ნაწილი ვალორწოვანებულია. მუციკარმინით უფრო ინტენსიურად იღებება ამ უჯრედების ზედაპირთან მდებარე მიდამო, რომელსაც ერთობლივ ყაეთინისმაგვარი შესახედაობა აქვს.

ლორწოვანი გარსის საკუთარი შრე ორივე მომიჯნავე ეპითელიუმების ქვეშ დაახლოებით ერთი და იმავე აგებულებისაა. შემაერთებელქსოვილოვან ბოჭკოებთან შედარებით ეს ქსოვილი უფრო მეტი რაოდენობით შეიცავს უჯრედებს. როგორც უჯრედები, ისე ბოჭკოები ორიენტირებული არიან ეპითელიუმის თავისუფალი ზედაპირის პარალელურად. შემაერთებელი ქსოვილის სისქეში მოიპოვება ჰემატოქსილინით ინტენსიურად ღებვადი მრგვალი უჯრედების საკმარისი რაოდენობა.

მიღებული შედეგების შეჯამება

განხილული მასალიდან ჩანს, რომ ორი სხვადასხვა წარმოშობის და სტრუქტურის მქონე საფარველი ეპითელიუმებს შორის არსებობს შესაყარი, რომელსაც სხვადასხვა წარმომადგენელში არაერთნაირად მკვეთრი ხასიათი აქვს. კერძოდ, ტრიტონში მისი აღმოჩენა საფარველის სათანადო ნაწილის ზედმიწევნით ანალიზს მოითხოვს და მისი გამოვლინება შესაძლებელია რიგი ნიშნების მიხედვით: უჯრედთა შეღებვის ხარისხით, ბირთვების ორიენტაციით, ლორწოს არსებობით და სხვა. რაც შეეხება ტბის ბაყაყს და შესწავლილ სხვა ცხოველებს—მათი ეპითელიუმების ანალური შესაყარი მკვეთრად გამოხატული. ამასთანავე, შესაყარის სასაზღვრე ხაზი მიემართება ირიბად კუს გამოკლებით, სადაც მოსაზღვრე ქსოვილებს შორის საზღვარი მდებარეობს ვერტიკალურ სიბრტყეში.

გადადის რა კანიდან კლოაკაში, ეპიდერმული ეპითელიუმი თანდათან კარგავს გარქოვანებულ შრეებს და ნაკლებად დიფერენცირებული ხდება. შესაყარის ფარგალში იგი ყველა განხილულ შემთხვევაში მრავალშრიანია (4 და მეტი შრე) და დედიფერენცირებულია მეტ-ნაკლები ხარისხით. შესაყართან იგი ან სრულიად არ შეიცავს გარქოვანებულ ელემენტებს, ან მისი რქოვანი შრე სუსტადაა განვითარებული (ჯოჯო, ქათამი, ხვლიკი, წყნარი კონტია). ენტეროდერმულ ეპითელიუმთან მომიჯნავე უბანში კანის ტიპის საფარველის ნაპირი სოლისებრ ვიწროვდება და თავისი მწვერვალით მიმართულია კრანიალ-ბაზალურად. იგი ყოველთვის შეიცავს სუსტად დიფერენცირებული უჯრედების მეტ-ნაკლებ რაოდენობას.

კუს კლოაკაში, ვერტიკალურ სიბრტყეში მომიჯნავე ეპითელიუმების შესაყართან, კანის ტიპის საფარველი კამბიალური უჯრედების მომეტებული რიცხვითაა წარმოდგენილი და ეს ადგილი რამდენადმე გამობურცულიცაა ქვემდებარე შემაერთებელ ქსოვილში. ამ მხრივ, ბაზალური, ზოგჯერ აგრეთ-

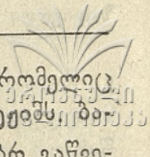
ვე მათთან ახლომდებარე უჯრედების დედიფერენცირების ხარისხის მატების მიხედვით შემდეგი მწკრივი იქმნება: ტრიტონი, ბაყაყი, ხვლიკი, ჯოჯო, წყნარი კონტია, ქათამი და კუ.

საფარველის ამ ნაწილში ეპიდერმული ეპითელიუმის შრიანობაც თანდათან მატულობს და შემდეგ მწკრივს იძლევა: ტრიტონი, ბაყაყი, ხვლიკი, ჯოჯო, წყნარი კონტია, ქათამი და კუ.

ეპიდერმულთან შედარებით ნაწლავის ტიპის ეპითელიუმი უფრო ძლიერაა შეცვლილი შესაყარიდან შედარებით დიდ მანძილზე. ჯერ ერთი, განხილული ცხოველების ყველა წარმომადგენელში ნაწლავის ტიპის ერთშრიანი ცილინდრული ეპითელიუმში შესაყარის მიმართულებით უჯრედთა რიგები და შრეები თანდათან მატულობს მეტ-ნაკლები ხარისხით. მარტივ შემთხვევაში მის შემადგენლობაში ვხვდებით ბაზალურად მდებარე კონუსისებრი ფორმის ე. წ. შემცვლელ უჯრედებს. ასეთია მაგ., ბაყაყის, ხვლიკის, ჯოჯოს და ქათმის ენტეროდერმული ეპითელიუმი. უფრო გართულებულია შესაყართან ამ ეპითელიუმის აგებულება წყნარ კონტიაში, ხოლო ყველაზე მეტად გართულებულ აგებულებას ნაწლავის ტიპის ეპითელიუმი აღწევს კუს ანალურ შესაყარში. ასეთი ცვლილებების გამო ნაწლავის ტიპის ეპითელიუმი შესაყართან თანდათანობით უფრო მკვეთრად გამოხატულ ვერტიკალურად ანიზომორფული ხასიათისა ხდება.

გარდა ამისა, ეპითელიუმის სტრუქტურის გართულების პარალელურად ადგილი აქვს ლორწოვანი უჯრედების სახეცვლილებას და შემდეგ ლორწოს გამოყოფის ინტენსიფიკაციას. პირველ რიგში აღსანიშნავია, რომ ნაწლავის ტიპის ეპითელიუმში შესაყარის მიმართულებით თანდათანობით მცირდება ფიალისებრი უჯრედების რაოდენობა და ბოლოს შესაყარიდან სხვადასხვა მანძილის დაშორებით, შესწავლილი ცხოველის ამა თუ იმ წარმომადგენელში, ეს უჯრედები სრულიად ქრება. მათ ნაცვლად შესაყარის მახლობელი უბანი ყოველთვის წარმოდგენილია მაღალი პრიზმული უჯრედებით, რომლებშიც ვხვდებით სხვადასხვა სისქის გალორწოვანებულ აპიკალურ ნაწილს. ბაყაყის ენტეროდერმულ უჯრედებში ასეთი გალორწოვანებული შრე ყველაზე თხელია და მას ყაეთისმაგვარი შესახედაობა აქვს. ბაყაყთან შედარებით, უფრო სქელ და ყველა მეზობელ უჯრედში თანაბარი ზომით ლორწოს ფენას შეიცავს ხვლიკის ენტეროდერმული ეპითელიუმი, შემდეგ ჯოჯოსი, წყნარი კონტიასი და ბოლოს კუს მრავალშრიანი ეპითელიუმი. უკანასკნელში ლორწოთი გადატვირთულ ზედაპირულად მდებარე მაღალ და ვანიერ პრიზმულ უჯრედებს გარდა, ლორწო გვხვდება ქვემდებარე უჯრედებშიაც, რომლებიც ამ მრავალშრიანი საფარველის ზემო ნახევარს შეადგენენ. დასახელებულ ცხოველებთან შედარებით, რომელთა ენტეროდერმულ ეპითელიუმში შესაყარის მახლობლად ლორწოს რაოდენობა თანდათან მატულობს და მას საფარველში გარკვეული თანაბარი დონე უჭირავს, ქათამი გამონაკლისს შეადგენს. უკანასკნელის ენტეროდერმულ ეპითელიუმში ლორწო განაწილებულია ზედაპირულ უჯრედებში არათანაბრად.

ყურადსაღებია ის გარემოება, რომ მომიჯნავე საფარველებს შორის ირიბი საზღვრის არსებობის პირობებში, ე. ი. ყველა შემთხვევაში კუს გამოკლებით, ენტეროდერმული ეპითელიუმი ნაწილობრივ გადაზრდილია ეპიდერმული ეპითელიუმის ზედაპირზე. როგორც ცნობილია, ყოველი საფარველი ეპითელიუმი საკვებს ქვემდებარე შემაერთებელი ქსოვილის მხრივ ღებულობს.



ამიტომ ცხადია, რომ ნაწლავის ტიპის ეპითელიუმის ის ნაწილი, რომელიც ეპიდერმისზეა გადაფარებული, მოკლებულია კვების ნორმალურ რეჟიმს. ზალურ ფირფიტაზე გაშლილი ეპიდერმული ეპითელიუმის სოლისებრ ვაწვეტიანებული ნაწილი კი, პირიქით, კვების უკეთეს პირობებში იმყოფება. აქედან გამომდინარე, ორი მომიჯნავე ეპითელიუმების ურთიერთობაში საინტერესო მომენტს შეადგენს ის ფაქტი, რომ უშუალოდ შესაყართან ენტროდერმული ეპითელიუმის ერთი ან ხშირად რამდენიმე უჯრედი ნეკროზს განიცდის, მაშინ როდესაც ეპიდერმული ეპითელიუმი ამ ადგილას ყოველთვის საღად გამოიყურება. უფრო მეტიც, ნაპირთან იგი ამა თუ იმ ხარისხით დედიფერენცირებულია.

ნაწლავის ტიპის ეპითელიუმის ელემენტების ნეკროზს ძუძუმწოვარი ცხოველების ეპითელიუმების შესაყარებშიაც (როგორც ანალურ მიდამოში, ისე კუჭსა და საყლაპავ მილს შორისაც) მრავალი ავტორი აღნიშნავს (ნ. ხლოპინი—1935; ე. არზიანი—1947, 1948; მ. სიხარულიძე—1954; ა. ბლუმბერგი—1955). ეს გარემოება უდაოდ მოწმობს, რომ ამ ორი მომიჯნავე საფარველის უშუალო ურთიერთობის პირობებში ენტროდერმული კომპონენტი ნაკლებ გამძლეა და დაშლას განიცდის, მაშინ როდესაც ეპიდერმული საფარველი, პირიქით, მომეტებულ ცხოველმყოფელობას იჩენს.

მოსაზღვრე ეპითელიუმებს შორის ურთიერთობის თვალსაზრისით ყურადღებას იპყრობს ის გარემოება, რომ განსხვავებული შრიანობის და სისქის ნაწლავის ტიპის და კანის ტიპის საფარველები შესაყარის მიდამოში თითქმის თანაბრდებიან სისქეში. როგორც წესი, ეს ხდება, ერთი მხრივ, ნაწლავის ტიპის ეპითელიუმის უჯრედთა რიგებისა და შრეების, აგრეთვე სისქეში მომატების ხარჯზე, ხოლო, მეორე მხრივ, კანის ტიპის ეპითელიუმის მიერ გარქოვანებული შრეების დაკარგვისა და ამის გამო სისქეში შემცირების შედეგად. ამ მხრივ გამოჩაგლის შეადგენს ციურე აზიის ტრიტონის ეპითელიუმების შესაყარი, სადაც ორი მოპირისპირე ეპითელიუმი ერთიმეორესთან შეხვედრის მიდამოში თვალსაჩინოდ თხელდება, მაგრამ ამ შემთხვევაშიაც ორივე კომპონენტის სისქე გათანაბრებულია.

უდავოა, რომ კლაკის ორივე ეპითელიუმმა განიცადა გარემოსადმი შეგუებითი ხასიათის ცვლილებები, რომელთა გავლენით განსხვავებულმა სტრუქტურებმა რამდენადმე ნიველირება და კონვერგენტული მიმართულებით განვითარება განიცადეს. მიუხედავად აღნიშნული ცვლილებებისა, საფარველის ორივე კომპონენტმა შეინარჩუნა განსხვავებული, მისთვის დამახასიათებელი დეტერმინაცია და პისტოლოგიური აგებულების სპეციფიური ნიშნები.

რაც შეეხება ლორწოვანი გარსის საკუთარ შრეს, იგი როგორც ეპიდერმული, ისე ენტროდერმული ეპითელიუმის ქვეშ არსებითად ერთი და იმავე აგებულებისაა და რაიმე სპეციფიკურ განსხვავებას არ იჩენს. იგი ყველა შემთხვევაში წარმოდგენილია ფაშარი შემაერთებელი ქსოვილით, რომელშიაც რამდენადმე იცვლება მხოლოდ უჯრედებისა და შემაერთებელქსოვილოვანი ელემენტების შეფარდება. ჩვენს მიერ შესწავლილ ყველა წარმომადგენელში შემაერთებელქსოვილოვანი უჯრედები და ბოჭკოები ორიენტირებულია ეპითელიუმის ზედაპირის პარალელურად.

ზოგიერთ წარმომადგენელში ფაშარი შემაერთებელი ქსოვილის სისტემები
გვხვდება მეტ-ნაკლები რაოდენობა ინტენსიურად ლეზვადი მრგვალი უჯრე-
დებისა (კავკასიური ჯოჯო, შინაური ქათამი) ან თითო-ორი ელენოტილი
(ზოლებიანი ხვლიკი).

თბილისის უნივერსიტეტის
ჰისტოლოგიის კათედრა

(შემოვიდა რედაქციაში 26. VI. 1961 წ.)

СИХАРУЛИДЗЕ М. М. И ЛЕЖАВА А. С.

МЕЖЭПИТЕЛИАЛЬНЫЙ СТЫК В КЛОАКЕ НЕКОТОРЫХ АМФИБИЙ, РЕПТИЛИЙ И ДОМАШНЕЙ КУРИЦЫ

Р е з ю м е

Сведения относительно межэпителиального стыка в клоаке амфибий, рептилий и птиц в специальной литературе весьма скудны и разноречивы.

У хвостатых амфибий, в частности у тритона, по Гейденгайну (1890), клетки эпителиального покрова проктодеума в области перехода в эктодерму слизи не содержат.

Фильд (1895), с которым солидаризуется Сергеев (1943), считает, что у гимнофионов граница между эпителиями энтодермы и эктодермы может быть обнаружена только лишь в ранней эмбриональной стадии, на основании присутствия в энтодермальных клетках желточных зерен. Однако позднее этот критерий, ввиду рассасывания желтка, оказывается непригодным и граница остается незаметной.

У бесхвостых амфибий, по данным Озава (1915), поверхностный слой многослойного цилиндрического эпителия клоаки содержит большое количество слизи и обнаруживает заметное сходство с желудочным эпителием. По мнению автора, этот покров в каудальной части клоаки представлен таким же многослойным плоским эпителием, как и в коже.

Согласно сведениям, имеющимся в руководствах Краузе (1922), Экера и Видерсгейма (1904), 2—3—слойный, либо, по Гейденгайну (1890), более многослойный (до 5-ти слоев) эпителий клоаки лягушки в поверхностном слое содержит большое количество бокаловидных клеток. В каудальном направлении этот эпителий постепенно теряет бокаловидные клетки и становится многослойным плоским.

У некоторых рептилий, как указывает Озава (1915), многослойный призматический эпителий клоаки в каудальном направлении утрачивает бокаловидные клетки и постепенно переходит в многослойный плоский.



У гаттерий, по исследованию Озава (1897), многослойный плоский покров проктодеума в анальной области приобретает вид эпидермального и переходит в кожу.

Согласно Краузе (1923), эпителий роstralной части клоаки ящериц богат бокаловидными клетками. В каудальном же направлении переходит в многослойный плоский, который в анальной области ороговевает.

Двурядный высокопризматический эпителий уродеума крокодилов, согласно Тагухи (1920), очень богат бокаловидными клетками. Вблизи проктодеума он становится многорядным, а в анальной области без резких границ переходит в многослойный плоский.

У птиц, в частности у голубя, по Клара (1926), призматический эпителий копро-уродаума в проктодеуме переходит в многослойный плоский, который в анальной области ороговевает.

Лежава и Коложвари-Маркина (1959, 1963) у домашней курицы обнаружили хорошо выраженный стык между энтеродермальным и кожным эпителиями лишь на 14 день инкубации. Позднее вплоть до вылупления цыплят этот стык маскировался в большей или меньшей степени. Однако по совокупности признаков все же удавалось его обнаружить.

Арзиани (1959) изучила межэпителиальный стык анальной области домашнего гуся, дикой утки, перепелки, домашнего голубя, домашнего воробья, волнистого попугайчика и выпи, или волчка. Согласно мнению автора, стык между эпидермальным и энтеродермальным эпителиями в клоаке изученных птиц определяется в разной степени. Он выражен резко у гуся, утки, попугайчика и выпи; несколько слабее — у перепелки и воробья и, наконец, слабее всего у голубя.

Изученный нами материал показывает, что между различными по структуре и происхождению покровами клоаки существует стык, имеющий у разных представителей неодинаково резко выраженный характер. В частности, у малоазиатского тритона (рис. 1) его обнаружение требует тщательного анализа и учета ряда признаков: степени окраски клеток, ориентации ядер, присутствия слизи и т. д.

У лягушки (рис. 2), изученных рептилий (рис. 3, 4, 5, 6) и домашней курицы (рис. 7), вследствие перекрытия встречных концов эпителиев, стык замаскирован в большей или меньшей степени, но он хорошо выявляется при дополнительной окраске покрова на слизь. Наконец, у черепахи стык выражен четко.

За исключением черепахи в области стыка край эпидермального эпителия утончается и вклинивается под эпителий кишечного типа, при этом линия границы ориентирована наклонно. У черепахи же пограничные участки непосредственно соприкасаются между собой в вертикальной плоскости.

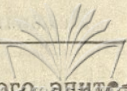
При переходе из кожи в клоаку эпидермальный эпителий, оставаясь многослойным (4 и более слоев), постепенно теряет ороговевшие слои и у стыка с эпителием кишечного типа становится малодифферен-

цированным в разной степени. Приближаясь непосредственно к границе роговой области, он либо вовсе не содержит ороговевших элементов, либо его роговой слой развит очень слабо (кавказская агама, домашняя курица, полосатая ящерица, смирная контия).

В смежном с энтеродермальным эпителием участке край эпителия кожного типа клинообразно заострен и своим концом направлен в кранио-базальном направлении. Он всегда содержит малодифференцированные элементы в большей или меньшей степени. В клоаке же черепах на месте стыка эпителиев (здесь линия границы лежит в вертикальной плоскости) камбиальные клетки эпидермального покрова представлены в большем количестве, и этот участок пласта несколько выступает в соединительную ткань. В ряду—тритон, лягушка, ящерица, агама, смирная контия, курица—степень дифференцировки и параллельно с ней количество клеточных слоев в эпидермальном покрове постепенно нарастают.

По сравнению с эпидермальным, эпителий кишечного типа видоизменен в большей степени и на большем расстоянии от стыка. Количество клеточных рядов и слоев в направлении к стыку в нем постепенно нарастает. В простом случае он содержит большее или меньшее количество базально расположенных, т. н. замещающих клеток конусовидной формы. Таков, напр., энтеродермальный эпителий лягушки, ящерицы, агамы и курицы. Энтеродермальный эпителий смирной контии у стыка местами уже имеет двуслойное строение. Наиболее сложно устроен этот эпителий у черепахи—здесь он многослойный. В результате такого усложнения вертикальная анизоморфность эпителия кишечного типа выражена резко.

Параллельно с усложнением структуры энтеродермального эпителия в нем имеет место также изменение формы клеток и интенсификация отделения слизи. В первую очередь следует отметить, что количество бокаловидных клеток в сторону стыка постепенно уменьшается. На некотором же расстоянии от стыка они совершенно исчезают. Однако покровные клетки энтеродермального эпителия у стыка всегда имеют высокопризматическую форму и содержат ослизневшую апикальную часть разной толщины. В энтеродермальном покрове тритона и лягушки такой слой наиболее тонкий и имеет форму ободка. По сравнению с лягушкой более толстый слой слизи, содержащийся во всех поверхностных клетках на одном и том же уровне, имеется в эпителии кишечного типа ящерицы, затем толщина слоя слизи постепенно нарастает у агамы, контии и, наконец, более всего у черепахи. У последней, кроме перегруженных слизью поверхностных высоких и широких призматических клеток, слизь содержат и нижележащие элементы верхней половины покрова. По сравнению с рассмотренными животными, курица составляет исключение. В поверхностных энтеродермальных клетках последней слизь распределена неравномерно.



Во всех случаях, кроме черепахи, край энтеродермального эпителия перекрывается эпителием кожного типа. Как известно, каждый покровный эпителий снабжается питательными веществами со стороны соединительной ткани, поэтому ясно, что в той части энтеродермального эпителия, которая перекрывает край эпидермального эпителия, нормальный режим питания нарушен. Наоборот, край эпителия кожного типа, расположенный здесь же у базальной мембраны, находится в лучших условиях питания. Обращает на себя внимание и тот факт, что одна или несколько прилегающих непосредственно к стыку клеток энтеродермального эпителия находятся в состоянии некроза, тогда как эпидермальный эпителий у стыка всегда выглядит жизнеспособным и в определенной степени даже дедифференцированным.

О некротических изменениях краевых клеток энтеродермального эпителия в области анального, а также и пищеводно-желудочного стыков ряда млекопитающих отмечают многие авторы (Хлопин—1935; Арзиани—1947; Блюмберг—1955). Этот факт, без сомнения, указывает на то, что энтеродермальный компонент в области стыка менее устойчив по сравнению с эпидермальным.

Заслуживает внимания также тот факт, что неодинаковые по количеству рядов и слоев клеток, а также по толщине энтеродермальный и эпидермальный покровы у стыка более или менее уравниваются в толщине. Как правило, это происходит в результате возрастания количества рядов или слоев клеток в энтеродермальном эпителии и, наоборот, уменьшения толщины эпидермального покрова в первую очередь за счет потери расположенных у поверхности ороговевших слоев. В этом отношении исключение составляет анальный стык малоазиатского тритона, где эпителиальные покровы перед встречей постепенно утоншаются, однако толщина их все-таки уравнивается.

Не подлежит сомнению, что оба эпителия клоаки в своем развитии испытали ряд изменений приспособительного характера, в результате чего их смежные и неодинаковые структуры подверглись некоторой нивелировке и развились конвергентно. Несмотря на это, оба компонента сохранили характерную для себя детерминацию и специфические черты гистологического строения.

დამოწმებული ლიტერატურა

- არზიანი ე., Арзиани Е. К., 1947. Репаративная регенерация кожного и кишечного эпителиев на местах их стыка в анальной области. Тезисы докл., гистологической конференции. Инст. эксп. медиц. АМН, СССР, стр. 7, Л.
- არზიანი ე., 1948. ანალური მიდამოს კანისა და ნაწლავის ტიპის ეპითელიუმის რეპარაციული რეგენერაცია მათი შეყრის ადგილზე. თბილისის უნივერსიტეტის სტუდენტთა შრომების კრებული, ტ. 4, გვ. 55—76.
- არზიანი ე., 1959. სწავლადსხვა ეპითელიუმის შესყარი ზოგიერთი ფრინველის კლოაკაში. თსუ გაფართოებული ჰისტოლოგიური კონფერენციის თეზისები, გვ. 25—26.
- ბლუმბერგი ა., Блюмберг А. Ж. 1955. Гистологические особенности эпителиальной выстилки анальной области у крыс. ДАН СССР, т. 105, № 3, стр. 577—579.

- ეკერი ა., და ვიდერსჰაიმ რ., Ecker A. u. Wiedersheim R. 1904. Anatomie des Frosches. Aufgrund einiger Untersuchungen durchaus neu bearbeiten von E. Gaupp. 2 Auflage.
- კლარა მ., Clara M. 1926 Beiträge zur Kenntnis des Vogeldarmes. III Teil. Die Basalgekörnten Zellen im Darmepithel, Zeit. f. mikroskop. anat. Forsch. Bd. 6, H. 1, Leipzig.
- კლარა მ., Clara M. 1926. Beiträge zur Kenntnis des Vogeldarmes. V. Teil. Die schleimbildung im Darmepithel mit besonderen Berücksichtigung des Becherzellentfrage. Zeit. f. mikroskop. anat. Forschung. Bd. 6, H. 2, Leipzig.
- კრაუზე რ., Krause R., 1922. Mikroskopische Anatomie der Wirbeltiere. II. Vogel und Reptilien. Berlin u. Leipzig.
- კრაუზე რ., Krauze R. 1923. Mikroskopische Anatomie der Wirbeltiere. III. Amphibien. Berlin u. Leipzig.
- ლექვა ა. და კოლოფვარი-მარკინა მ., 1959. შინაური ქათმის კლავაში ეპითელიუმებს შორის შესაყარის განვითარება. თსუ გაფართოებული ჰისტოლოგიური კონფერენციის თეზისები, გვ. 29—30.
- ოსავა გ., Osa wa G. 1897. Beiträge zur Lehre von den Hatteria punctata. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 49.
- ოსავა გ., Osa va G. 1915. Beiträge zur vergleichenden mikroskopischen Anatomie der wirbeltiere, Mitteil. aus der midiz. Facultät d. kaiserl. Univer. z. Tokio Bd. XIII.
- სერგეევი ა., Сергеев А. М. 1943. Эволюция эмбриональных приспособлений рептилий. Госиздат, „Советская наука“.
- ტაგუხი ციტ. პატცელტით. Patzelt W. 1936. Die Ausgestaltung des Darmendes in der Tierreiche d. Anus u. die ihm ausgeschlolenen Brusen. Handb. d. mikr. Anat., herausgegeben von Möllendorf, Bd. 5, T. 3.
- სინარულიძე მ., 1954. ზოგიერთი ამფიბიის, რეპტილიის და ფრინველის კლავის ლორწოვანი გარსის შედარებით-ჰისტოლოგიური გამოკვლევა. საკანდ. დისერტ., თბილისი.
- სინარულიძე მ., 1959. ეპითელიუმებს შორის შესაყარი ზოგიერთი ამფიბიის, რეპტილიის და ფრინველის კლავაში. თსუ გაფართოებული ჰისტოლოგიური კონფერენციის თეზისები, გვ. 24—25.
- ფილდი ჰ., Field H. H. 1895. Zur Morphologie der Harnblase bei den Amphibien. Morphologische Arbeiten, Bd. IV, Jena.
- ხლოპინი ბ. Хлопин Н. Г. 1935. О некоторых особенностях и значении пограничных участков между покровными эпителиальными пластами разного строения в пищеварительном аппарате. Сб. „25 лет научной деятельности проф. Н. Н. Аничкова“, ВИЭМ; М—Л; стр. 365—369.

Кафедра гистологии
Тбилисского университета

(Поступила в редакцию 26. VI. 1961 г.)

მ. კოკიაძე

ხმარებელიან ცხოველთა საყლაპავი მილისა და კუჭის
მოსაზღვრე მიდამოს ჰისტოლოგიისათვის
(კუ—Testudo greca)

უნივერსიტეტის ჰისტოლოგიურ ლაბორატორიაში გეგმაზომიერად შე-
ისწავლება ეპიდერმულ და ენტეროდერმულ ქსოვილებს შორის არსებული
ორი შესაყარი: საჭმლის მომნელებელი მილის ანალური შესაყარი და საყლა-
პავი მილის კაუდალურ ნაწილსა და კუჭს შორის (ან კუჭის ფარგალში) მდებ-
არე შესაყარი.

ჩვენ დაგვევალა უკანასკნელის შედარებითი ჰისტოლოგიური შესწავლა
ხერხემლიან ცხოველთა კლასების ზოგიერთ წარმომადგენელში (კალმახი,
ხრამული, ტრიტონი, ბაყაყი, ხვლიკი, კუ. მტრედი, ქათამი, ინდაური, იხვი,
კროლიკი).

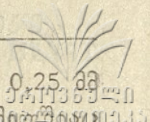
ამ შრომაში წარმოდგენილია მხოლოდ კუს საყლაპავი მილისა და კუჭის
შესაყარის მიდამოს შესწავლის შედეგები. ყველა დასახელებული ცხოველები-
საგან განსხვავებით კუში აღნიშნული შესაყარის მიდამო გამოირჩევა აგებუ-
ლების სიმარტივით. ამის გამო მიზანშეწონილად მიგვაჩნია ამ მასალის გან-
ხილვა პირველ რიგში.

ორივე შესაყარის ირგვლივ უკვე შესრულებულია და გამოქვეყნებული ორ
ათეულზე მეტი შრომა. ანალურ შესაყარს ეხებიან: ე. ა რ ზ ი ა ნ ი —1947,
ა. ბ ლ უ მ ბ ე რ გ ი —1950, ა. ლ ე ჟ ა ვ ა —1959, ა. ლ ე ჟ ა ვ ა და მ. კ ო ლ ო-
ქ ვ ა რ ი - მ ა რ კ ი ნ ა —1959, მ. ს ი ხ ა რ უ ლ ი ძ ე —1959, მ. ს ი ხ ა რ უ ლ ი ძ ე
და ა. ლ ე ჟ ა ვ ა —1961 და სხვანი. ხოლო საყლაპავი მილისა და კუჭის შე-
საყარს — ნ. ხ ლ ო პ ი ნ ი —1935, ნ. შ ე ვ ჩ ე ნ კ ო —1948, გ. კ ვ ი ნ ი ხ ი ძ ე —
1958, ზ. ხ ლ ი ს ტ ო ვ ა —1959, ე. გ ე რ ლ ო ვ ი ნ ი —1959 და სხვანი.

კუს საყლაპავი მილისა და კუჭის მოსაზღვრე მიდამოდან ამოკვეთილი ნაჭრის ფიქსა-
ციას ვაწარმოებდით ცენკერ-ფორმალში, ბუენის ხსნარში და 12 % ნეიტრალურ ფორმა-
ლინში. ჩვეულებრივი ჰისტოლოგიური დამუშავების შემდეგ მასალის ერთ ნაწილს ვაყალი-
ბებდით პარაფინში, 6—7 მიკრ. სისქის სერიულ ანათლებს ვღებავდით ჰაიდენჰაინის ჰემე-
ტოქსილინით (ჰ3) და მუტუკარმინით (მკ). ყოველი სერიიდან რამდენიმე პრეპარატს ვღე-
ბავდით ახურ-ფოზინით და მალორის წესით. ანათლების ნაწილი ივერცხლებოდა შემავრთე-
ბელ ქსოვილზე ბილშოვსკის მეთოდით—ფუტის მოდიფიკაციით. მასალის მეორე ნაწილს კი
ვჭრიდით გამყინავ მიკროტომზე და ნერვული ელემენტების გამოსავლინებლად ვვერცხლავ-
დით გროსს-ბილშოვსკის მეთოდით.

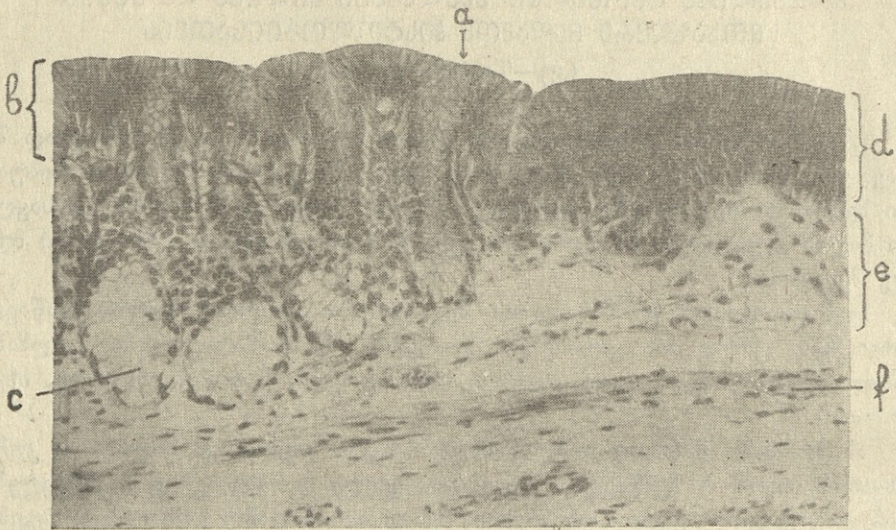
კუს საყლაპავი მილისა და კუჭის მოსაზღვრე მიდამოს კედელი შედგება
ლორწოვანი, ლორწოქვეშა, კუნთოვანი და შემავრთებელქსოვილოვანი ან სე-
როზული (კუჭი) გარსებისაგან.

საყლაპავი მილი და კუჭი ამოფენილია სხვადასხვაგვარი ებითელიუმით:
კუჭი ერთშრიანი პრიზმული ებითელიუმით (სურ. 1, ბ), საყლაპავი მილი—



მრავალრიგოვანი პრიზმული ეპითელიუმით (სურ. 1, d). მათ შორის 0.25 მკმ მიკრ. მანძილზე მდებარეობს შერეული შენების ეპითელიუმი, რომელშიც გვხვდებით როგორც ერთი, ისე მეორე ორგანოსათვის დამახასიათებელ კომპონენტს (სურ. 2).

საყლაპავი მილის ეპითელიუმი შედგება ორი ტიპის უჯრედებისაგან: 1. მიაღალი პრიზმული უჯრედებისაგან, რომლებიც ბაზალური ფირფიტებიდან საფარველის თავისუფალ ზედაპირამდე აღწევენ და 2. ბაზალურად განლა-



სურ 1. კუს საყლაპავი მილისა და კუჭის მოსაზღვრე მიდამო.

a—კუჭისა და საყლაპავი მილის ეპითელიუმების შესაყარის მიდამო, b—კუჭის ერთშრიანი პრიზმული ეპითელიუმი, c—კუჭის ლულისებრი ჯირკვლების ძირი, d—საყლაპავი მილის ეპითელიუმი, e—ლორწოვანი გარსის საკუთარი შრე, f—ლორწოვანი გარსის კუნთოვანი შრე. ფიქსაცია: ცენკერ-ფორმოლი, შეღებვა: ჰჰმკ, გადიდ. 420X, მიკროფოტო.

გებული ე. წ. ჩართული უჯრედებისაგან, რომლებიც თავისუფალ ზედაპირამდე ვერ აღწევენ. ყველა პრიზმული უჯრედის აპიკალური ნაწილის დაახლოებით $\frac{1}{3}$ ლორწოს უჭირავს, რომელიც ციტოპლაზმის ვიწრო ზოლით გამოყოფილია უჯრედის ცენტრალურ ნაწილში მდებარე ოვალური ფორმის და მკაფიო სტრუქტურის მქონე ბირთვისაგან. უჯრედის ქვემო შედარებით გრძელი და შევიწროებული ნაწილი ეყრდნობა ბაზალურ ფირფიტას. პრიზმული უჯრედების ციტოპლაზმა ბადისებური სტრუქტურისაა. ამ ლორწოვან უჯრედთა აპიკალურ ბოლოებს შორის აღინიშნება კარგად გამოხატული დამხშველი ფირფიტები. ჩართული უჯრედები კონუსისებრი ფორმისაა, განიერი ნაწილით ისინი ბაზალურ ფირფიტას ეყრდნობიან, ვიწრო ნაწილით კი მიმართული არიან თავისუფალი ზედაპირისაკენ. ზოგიერთი მათგანი ლორწოს მცირე რაოდენობას შეიცავს.

ეპითელიუმის სისქეში გვხვდება მცირე ზომის კარგად მოსაზღვრული ლორწოს შემცველი ცისტები. ცისტების შიგთავსის ნაწილი მკ შეღებვისას უფერო რჩება. გარდა ამისა, ცისტები შეიცავენ პიკნოტიზირებულ ბირთვებს ან ღია დაშლის პროდუქტებს, რაც ნებას გვაძლევს ვივარაუდოთ, რომ და-

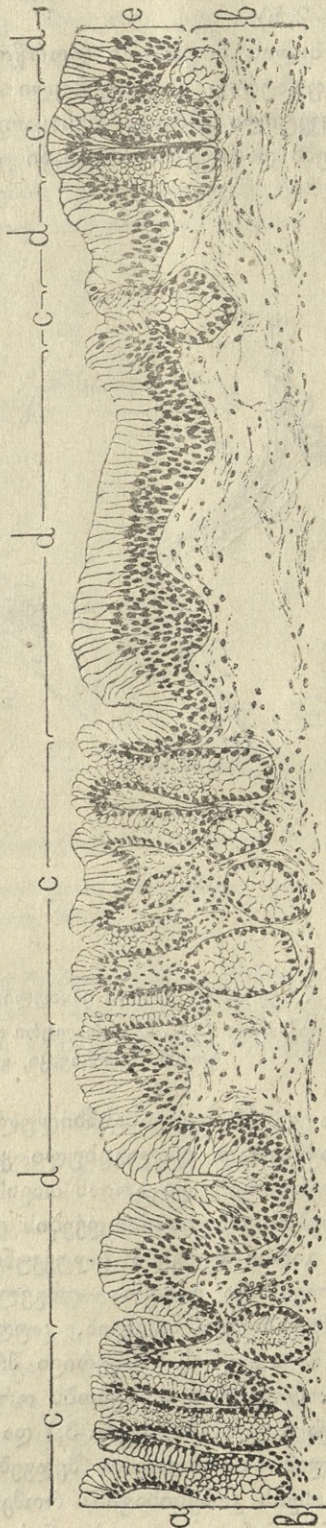
სახელბუღი ცისტები რამდენიმე უჯრედის გადაგვარების შედეგად ვითარდება.

კუჭის ეპითელიუმი შედგება ერთი და იმავე ფორმის მაღალი პრიზმული ლორწოს შემცველი უჯრედებისაგან. კუჭის პრიზმულ უჯრედში ოვალური ბირთვის ზემოთ მდებარე აპიკალური ნახევარი ლორწოს უჭირავს, რომელიც სანათურში ქუდაკისმაგვარად არის წამოწეული. ციტოპლაზმას ფიჭანაირი სტრუქტურა ახასიათებს და ჰმ მკრთალად იღებება.

შერეული შენების ეპითელიუმის ფარგალში საყლაპავი მილის მრავალრიგოვანი პრიზმული ეპითელიუმის სისქეში გვხვდება თითოთოროლა კუჭის ლულისებრი ჯირკვალი (სურ. 2, c). ხოლო კუჭის ერთშირიანი პრიზმული ეპითელიუმის სისქეში — მრავალრიგოვანი პრიზმული ეპითელიუმით წარმოდგენილი კუნძული (სურ. 2, d).

კუჭის ლორწოვანი გარსის საკუთარ შრეში მდებარეობს ლულისებრი ფორმის ჯირკვლები, რომელთა ძირი ამოფენილია ერთშირიანი კუბური ეპითელიუმით. ჰმ მკ შედეგად პრეპარატებზე კუბური უჯრედების ციტოპლაზმა ნათელია და მას ახასიათებს ფიჭანაირი სტრუქტურა (სურ. 1, c). ამავე ჯირკვლების სხეული და ყელი კი დაფარულია ერთ შრედ დალაგებული პრიზმული ლორწოს შემცველი უჯრედებით. ისევე როგორც საყლაპავ მილში, კუჭის მიდამოშიც საფარველი ეპითელიუმის სისქეში გვხვდება ინტრაეპითელური ლორწოვანი ცისტები.

ლორწოვანი გარსის საკუთარი შრე როგორც საყლაპავი მილის, ასევე კუჭის მიდამოში

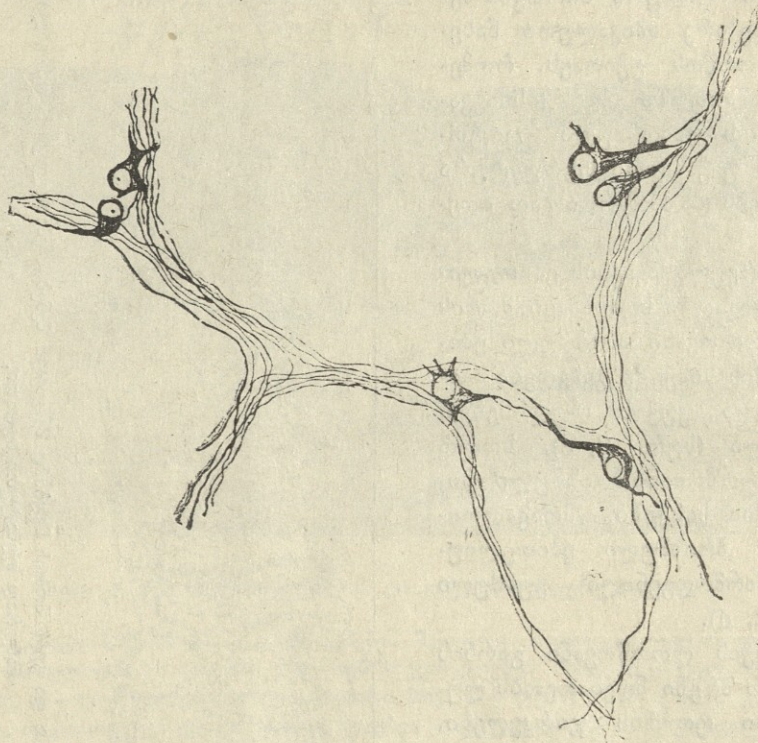


სურ. 2. კუჭის საყლაპავ მილსა და კუჭს შორის მდებარე შერეული შენების ეპითელიუმის ფარგალის ნახევრად სქემატური სურათი.

ა—კუჭს ლულისებრი ჯირკვლი, ს—ლორწოვანი გარსის საკუთარი შრე, c—კუჭის ერთშირიანი პრიზმული ეპითელიუმის და ლულისებრი ჯირკვლის ფარგალი, d, e—საყლაპავი მილის მრავალრიგოვანი ეპითელიუმის ფარგალი.

ნაზი ფიბრილარული სტრუქტურისაა და უჯრედთა მცირე რაოდენობას შეიცავს (სურ. 1, e—2, b).

საყლაპავი მილის მიდამოში ლორწოვანი გარსის კუნთოვანი შრე წარმოადგენილია დიფუზურად განლაგებული ირგვლივი გლუვკუნთოვანი ბოჭკოების ვიწრო წყვეტილი შრით. შესაყარის მიმართულებით იგი თანდათან კომპაქტური ხდება და კუჭში მთლიანი ირგვლივი შრითაა წარმოდგენილი (სურ. 1, f).



სურ. 3. აუერბახის წნული ეპითელიუმების შესაყარის მიდამოში.

ფიქსაცია: 12% ნეიტრალური ფორმალინი, იმპრეგნაცია: გროსს-ბილშოვსკი, გადიდ. 200×.

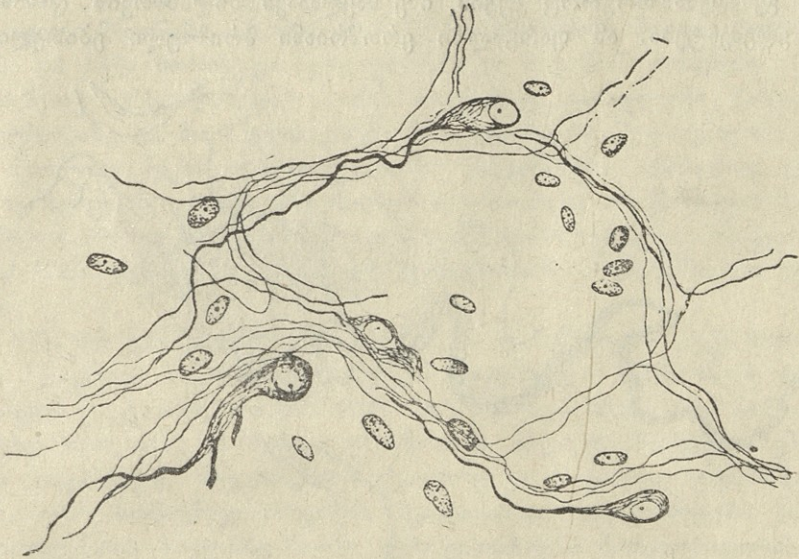
ლორწვევა გარსი ყველა განხილულ მიდამოში შედგება კოლაგენური ბოჭკოების კომპაქტურად დალაგებული კონებისაგან, რომლებიც უჯრედებთან ერთად ორიენტირებული არიან თავისუფალი ზედაპირის პარალელურად. ამ გარსში გვხვდება სისხლის ძარღვების დიდი რაოდენობა.

კუნთოვანი გარსი შედგება გლუვკუნთოვანი ბოჭკოების ორი შრისაგან: შიგნითა—გასწვრივი და გარეთა—ირგვლივი. საყლაპავი მილის მიდამოში ირგვლივი შრე შედარებით თხელია, კაუდალურად მისი სისქე თანდათან მატულობს და კუჭში თითქმის გასწვრივი შრის სასქეს უთანაბრდება.

შესწავლილ მიდამოში არსებობს ორი ნერვული წნული: უკეთ გამოხატული კუნთოვანა (აუერბახი, სურ. 3,) და ლორწვევა (მეისნერის, სურ. 4). აღნიშნული წნულები ძირითადად შედგება ურბილგარსო ნერვული ბოჭკოების სხვადასხვა სისქის კონებისაგან, რომელთა ერთობლიობა შეადგენს ფართომარყუოვან ნაზ ნერვულ ბადეს. ნერვული უჯრედების უმეტესი ნაწილი

განლაგებულია განმხოლოებით ნერვული კონების გადაჯვარედინების, განსაკუთრებით და მსვლელობის გზაზე. მხოლოდ აუერბახის წნულში, ისიც იშვიათად, აღვილი აქვს ნერვული უჯრედების კონცენტრირებას (არა უმეტეს 4—5 ცალისა) ცალკე კვანძების სახით.

ორივე წნულში შემავალი ნერვული უჯრედებისათვის დამახასიათებელია კარგად გამოხატული პოლარობა. უჯრედის ერთ პოლუსზე მდებარეობს დიდი ზომის ბუშტუკისებრი ბირთვი, მეორეზე კი კონცენტრირებულია ნეიროპლასმა კარგად გამოხატული ნეიროფიბრილარული ბადით.



სურ. 4. მისნერის წნული ეპითელიუმების შესაყარის მიდამოში.

ფიქსაცია: 12% ნეიტრალური ფორმალინი, იმპრეგნაცია: გროს-ბილშოვსკი, გაღიდ. 200 X.

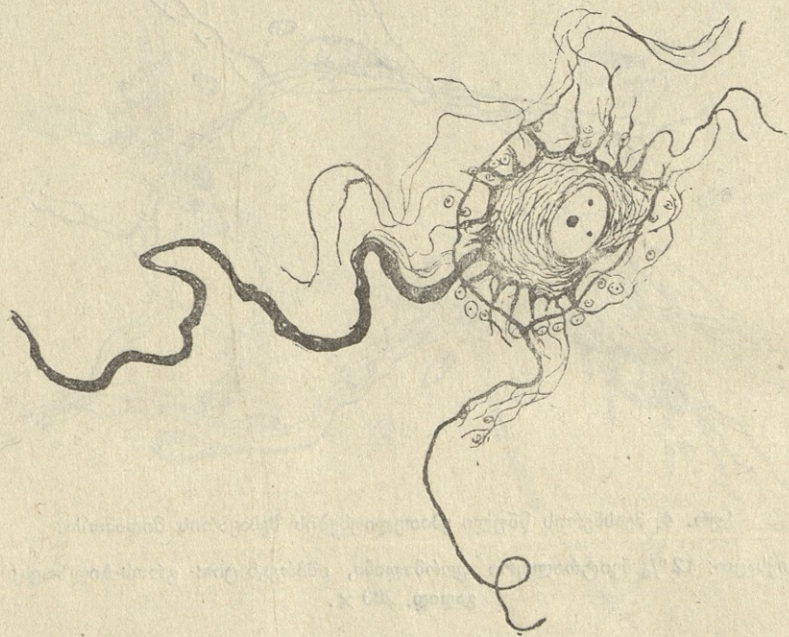
ორივე წნულში ეხვდებით მულტიპოლარული, ბიპოლარული და მსხლისებრი ფორმის ნერვულ უჯრედებს. მსხლისებრი უჯრედების სხეულიდან კონუსისებრი შემადგენით გამოდის გრძელი მორჩი, რომელიც შედის ნერვული კონის შემადგენლობაში.

აუერბახის წნულში მოიპოვება რამდენიმე განცალკავებული, მეტად თავისებური, მულტიპოლარული ნერვული უჯრედი, რომლებიც სრულიად განსხვავდებიან ძუძუმწოვართა ამავე ტიპის ნერვული უჯრედებისაგან (სურ. 5). მათ აქვთ მრგვალი და ექსცენტრულად მდებარე ბირთვი. ბირთვის ირგვლივ კონცენტრულად განლაგებულია კარგად გამოხატული ნეიროფიბრილარული ბადე. ხოლო უჯრედის სხეულიდან რადიალურად გამოდის მრავალი მოკლე მორჩი, რომელთა შორის დიდი რაოდენობით მდებარეობენ სატელიტები. მორჩებს შორის სიდიდით და კარგი იმპრეგნაციით გამოირჩევა ერთი, რომელიც, შესაძლებელია, წარმოადგენს ნეირიტს. ამ უჯრედისაკენ ჩვეულებრივ მიემართება ნერვული ბოჭკო, იგი სხეულთან მიახლოებისას ორკაპტება, გარს ეხვევა მას, იხლართება უჯრედის მორჩებს შორის და ქმნის პერიცილულარულ აპარატს.

უნიპლარული ნერვული უჯრედების საკმაოდ დიდი რაოდენობა განლაგებულია სისხლის ძარღვების ირგვლივ და მჭიდროდ უკავშირდება მათ.

როგორც ჩვენმა მასალამ დაგვანახა, კუჭის კედელს და საყლაპავი მილის კედელს მსგავსი აგებულება აქვს. მხოლოდ ეპითელიუმია განსხვავებული ამ ორგანოების მოსაზღვრე მიდამოში.

კუჭი ამოფენილია ერთშრიანი პრიზმული ეპითელიუმით, საყლაპავი მილი კი მრავალრიგოვანი პრიზმული ეპითელიუმით. ამ საფარველთა შორის 0,25 მმ მანძილზე მდებარეობს შერეული შენების მქონე ეპითელიუმი, რომელშიაც გვხვდება როგორც კუჭის, ისე საყლაპავი მილისათვის დამახასიათებელი ელემენტები. ამ ფარგალში ერთშრიანი პრიზმული ეპითელიუმის



სურ. ა. მულტიპლარული ნერვული უჯრედი აუერბახის წნულიდან, კარგად გამონატული პერიცელულარული ბადით.

ფიქსაცია: 12% ნეიტრალური ფორმალინი. იმპერგნაცია: გროს-ბილშოვსკი, გადიდ. 400X.

სისქეში ვხვდებით საყლაპავი მილის მრავალრიგოვანი პრიზმული ეპითელიუმით დაფარულ უბნებს (სურ. 2, ბ) და, პირიქით, საყლაპავი მილის მრავალრიგოვანი პრიზმული ეპითელიუმის სისქეში—თითოთოროლა კუჭის ლულისებრ ჯირკვალს (სურ. 2, ვ). კუჭის ერთშრიან პრიზმულ და საყლაპავი მილის მრავალრიგოვან პრიზმულ ეპითელიუმებს შორის მათი შეყრის ყველა მიდამოში მკაფიო საზღვარი არსებობს. მიუხედავად ამისა, აღსანიშნავია ამ ორი ეპითელიუმის შემადგენლობაში შემავალი პრიზმული უჯრედების დიდი მორფოლოგიური მსგავსება. ამიტომ შეიძლება გვეფიქრა, რომ ამ შემთხვევაში საქმე გვაქვს ერთი და იმავე ეპითელიური ქსოვილის ორ სტრუქტურულ მოდიფიკაციასთან. მაგრამ იმის გამო, რომ, ჯერ ერთი, ამ ორ ეპითელიუმს შორის არა აქვს ადგილი სტრუქტურათა ერთმეორეში თანდათანობით გადასვლას და მეორეც ის, რომ საყლაპავი მილის და კუჭის ეპითელიუმები მორიგეობით არიან განლაგებული 0,25 მმ ზონის

ფარგალში, სადაც ამ ორ განსხვავებულ შენების ეპითელიუმს შორის მდებარეობს ყარი ყოველთვის მკაფიოდ არის გამოხატული, უნდა დავასკვნათ, რომ ჩვენ აქ საქმე გვაქვს ორ სხვადასხვა მიმართულებით დეტერმინირებულ ეპითელიუმთან.

დასახელებული შერეული შენების 0,25 მმ ეპითელური ზონის არსებობა კუჭსა და საყლაპავ მილს შორის გამოწვეული უნდა იყოს იმით, რომ ამ ორი მეზობელი ორგანოს განსხვავებული ფუნქციების გამოკვეთა ორგანიზმის ევოლუციის პროცესში ჯერ არ დასრულებულა. ამდენადვე არ არის დასრულებული მათ შორის ეპითელური შესაყარის საბოლოო ორგანიზაცია.

ყველა შრომაში, რომელიც შეეხება საყლაპავი მილის კაუდალურ ნაწილსა და კუჭს შორის და აგრეთვე ანალურ მიდამოში არსებულ ეპითელიუმების შესაყარებს, ლაპარაკია ორი მომიჯნავე ეპითელური ქსოვილის სპეციფიურობაზე და მათი ურთიერთშორის გადასვლის შეუძლებლობაზე.

მხოლოდ ჩვენს ლაბორატორიაში აღწერილია ადამიანისა და მთელ რიგ ხერხემლიან ცხოველთა ანალურ მიდამოში ერთი ქსოვილის მიერ (ეპიდერმული) მეორე მეზობელი ქსოვილის (ენტეროდერმული) რღვევის ფაქტი, ორგანიზმის ჩვეულებრივი ცხოველმყოფელობის პირობებში (ა. ლეჟავა, 1959).

შინაური ქათმის საყლაპავ მილსა და ჯირკვლოვან კუჭს შორის არსებული შესაყარის მიდამოს ეპითელური საფარველი ემბრიონულ პერიოდში შეისწავლა გ. კვინიხიძემ (1958). ავტორი აღნიშნავს, რომ განვითარების ადრეულ სტადიაზე ეს მიდამო ერთშრიანი მაღალი პრიზმული ეპითელიუმითაა დაფარული, მოგვიანებით სტადიაზე კი ამ ეპითელიუმების დეტერმინაცია, ორი მომიჯნავე ორგანოს შესაბამისად, მიმდინარეობს სხვადასხვა მიმართულებით. საყლაპავ მილში ჯერ ვითარდება მრავალრიგოვანი შემდეგ კი მრავალშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმი. კუჭში კი ერთშრიანი ცილინდრული ეპითელიუმი.

ე. ჰერლოვინი (1959) აღნიშნავს, რომ კუჭს საყლაპავ მილსა და კუჭს შორის არსებული ეპითელური შესაყარის მიდამო ორი სხვადასხვა მიმართულებით დეტერმინირებული ეპითელური ქსოვილითაა წარმოდგენილი. საყლაპავი მილი, ე. ჰერლოვინის თანახმად, ამოფენილია მრავალშრიანი ეპითელიუმით. ჩვენი მონაცემების თანახმად კი კუჭს საყლაპავი მილი შესაყარის მიდამოში ამოფენილია არა მრავალშრიანი, არამედ ერთშრიანი მრავალრიგოვანი პრიზმული ეპითელიუმით.

რამდენადმე განსხვავებულია აგრეთვე ლორწოვანი გარსის კუნთოვანი შრის უჯრედების სიმჭიდროვე. საყლაპავი მილის მიდამოში უჯრედები ფარად და წყვეტილადაა განლაგებული, ხოლო შესაყარის ფარგალში, და განსაკუთრებით კუჭის მიდამოში, ისინი კომპაქტურ და უწყვეტ შრეს ქმნიან.

ნერვული წნულების შენებაში, შესწავლილ მიდამოში, რაიმე განსხვავება არ არსებობს. აღსანიშნავია მხოლოდ ნერვული უჯრედების ხასიათი. აუერბახის და მეისნერის წნულებში ძირითადად ვხვდებით განმხოლოებით მდებარე ნერვულ უჯრედებს. მხოლოდ აუერბახის წნულში გვხვდება თითო-ორთა ნერვული კვანძი ნერვული უჯრედების მცირე რიცხვით.

ცნობილია, რომ ძუძუმწოვართა მასალაზე დადგენილ ნეირონთა ტიპები საქმლის მომწიფებელ მილში არ არის სტაბილური. ამ მხრივ სხვადასხვა

ხერხემლიან ცხოველში ადგილი აქვს მეტნაკლებად გამოხატულ ნაირსახეობას, რაც აღნიშნული იყო ფრინველებში ნ. კოლოსოვის მიერ (1954) და რეპტილიებში ლ. ლიხაჩოვის (1944) მიერ. ეს ვარიანტები ეხება როგორც უჯრედის სხეულის ფორმას, ასევე პროტოპლაზმური მორჩების აგებულებას და უჯრედის დიფერენცირების ხარისხს. კუს საყლაპავი მილისა და კუჭის მოსაზღვრე მიდამოში ეს ვარიანტები კარგად მულაგნდება და აღწერილი ნეირონების მიკუთვნება ამა თუ იმ ჯგუფისადმი შედარებით ძნელია. კუს საკმლის მომნელებელი მილის შესწავლილ ნაწილში ნერვული წნულების ასეთი აგებულება, ჩვენი აზრით, მიუთითებს მათი ორგანიზაციის პრიმიტულ ხასიათზე.

თბილისის უნივერსიტეტის
ჰისტოლოგიის კათედრა

(შემოვიდა რედაქციაში 26. VI. 1961)

КОРДЗАИА М. А.

К ГИСТОЛОГИИ ПОГРАНИЧНОГО УЧАСТКА ПИЩЕВОДА И ЖЕЛУДКА У ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ (1. Черепаха—*Testudo greca*)

Резюме

Гистологически были изучены слизистая оболочка, особенно эпителий, и нервные элементы области пищевода-желудочного межэпителиального стыка у 5 черепах.

Желудок выстлан однослойным призматическим, а пищевод-многорядным призматическим эпителиями (рис. 1, b, d). Призматические клетки обоих эпителиев обнаруживают большое сходство. Их апикальная часть содержит слизь, базальная же—сужена и тонкой ножкой достигает базальной мембраны.

В собственном слое слизистой оболочки желудка, представленном волокнистой соединительной тканью, расположены простые трубчатые железы (рис. 1-с, рис. 2-а). Тело и шейка этих желез выстланы однослойным призматическим, а дно-кубическим эпителиями. Светлая цитоплазма последних клеток муцикармином не окрашивается.

Между покровами пищевода и желудка, на протяжении примерно 0,25 миллиметровой зоны, располагается эпителий смешанного строения, в котором покровные и железистые компоненты эпителиев обоих органов чередуются между собою. В толще однослойного призматического желудочного эпителия лежит участок многорядного эпителия пищевода (рис. 2-d), а в многорядном эпителиальном покрове пищевода расположены трубчатые железы желудка (рис. 2-с).

Ввиду большого сходства в строении призматических клеток, представляющих основной компонент обоих покровов, можно было допустить, что в данном случае дело касается двух структурных моди-

фикаций одной и той же эпителиальной ткани. Однако, ввиду отсутствия между этими эпителиями постепенного перехода, а также наличия чередования желудочного эпителия и эпителия пищевода в пределах 0,25—миллиметровой зоны, с хорошо выраженными стыками между ними, можно заключить, что здесь мы имеем дело с двумя детерминированными в разном направлении эпителиальными тканями. Наличие 0,25—миллиметровой смешанной эпителиальной зоны, очевидно, обусловлено тем обстоятельством, что резко выраженное функциональное обособление этих двух смежных органов в процессе эволюции организма еще не закончено и, следовательно, не закончена организация дефинитивного эпителиального стыка между ними.

Наши данные согласуются с данными Г. С. Квинихидзе (1958), изучившей в нашей лаборатории гистогенез эпителиального стыка между пищеводом и желудком у домашней курицы.

Мы не согласны с Е. Ш. Герловиным (1959) в том, что однослойный желудочный эпителий у черепахи граничит с многослойным эпителием пищевода. По нашим данным, этот эпителий—многорядный призматический.

В области пищевода мышечный слой слизистой оболочки имеет рыхлое строение, а в 0,25—миллиметровой смешанной эпителиальной зоне и в самом желудке он образует уже компактный непрерывный слой (рис. 1-f).

Подслизистая оболочка, как в пищеводе, так и в желудке, в основном, представлена пучками компактно расположенных коллагеновых волокон и лежащими между ними клетками, ориентированными параллельно свободной поверхности.

Мышечная оболочка представлена двумя—внутренним кольцевым и наружным продольным гладкомышечными слоями. В пищеводе наружный продольный слой более тонкий, а в желудке он постепенно утолщается.

В стенке изученной области располагаются межмышечное (аурбаховское, рис. 3) и подслизистое (мейснеровское, рис. 4) сплетения, нервные клетки которых, в основном, расположены по ходу нервных пучков и в участках их переплетения. Лишь в аурбаховском сплетении отмечаются единичные нервные узелки с небольшим количеством (4—5) нервных клеток. Нам представляется, что такое строение нервных сплетений указывает на их примитивный характер. Как известно, форма интрамуральных нервных клеток в пищеварительном тракте позвоночных не стабильна, что отмечалось у птиц Н. Г. Колосовым (1954) и у рептилии Л. Я. Лихачевым (1944). В изученной нами области отнести нервные клетки к 1 или 2 типу Догеля не всегда представляется возможным.

დაბოლოებული ლიტერატურა

არზიანი ე., არზიანი Е. К., 1947. Репаративная регенерация кожного и кишечного эпителиев на месте их стыка в анальной области. Тезисы докл. гистолог. конф. Ленинград.

- ბლუმბერგი ა., Блюмберг А. Ж. 1950. Экспериментально-гистологическое исследование эпителиев кожного и кишечного типов в смежном участке. Автореф. дисс. Ленинград.
- ჭერლოვინი ე. 1959. საკლავის ეპითელიუმის აგებულების და განვითარების შესწავლისათვის მისი კუჭის ეპითელიუმთან შეყრის ადგილზე (ზოგიერთ ხერხემლიან ცხველში და ადამიანში). გაფართოებული ჰისტოლოგ. კონფერენც. მოხს. თეზისები, თბილისი.
- კვინიხიძე გ., Квинихидзе Г. С. 1958. Развитие эпителиальной выстилки пищевода домашних кур. ДАН СССР 122,2.
- კოლოსოვი ნ., Колосов Н. Г. 1954. Нервный аппарат пищеварительного тракта позвоночных. Иннерв. внутрен. органов и сердечно-сосудистой системы. М.—Л.
- ლეჟავა ა. 1959. ეპიდერმული ეპითელიუმის მიერ ენტოდერმული ეპითელიუმის გაქმარლევვა ორგანიზმის ცხოველმყოფელობის ჩვეულებრივ პირობებში. გაფართოებული ჰისტოლ. კონფერენც. მოხს. თეზისები, თბილისი.
- ლეჟავა ა. და მ. კოლოჟვარი-მარკინა, 1959. შინაური ქათმის კლავში ეპითელიუმებს შორის შესაყარის განვითარება. გაფართოებული ჰისტოლოგ. კონფერენც. მოხს. თეზისები, თბილისი.
- ლიხაჩოვი ლ., Лихачов Л. Я. 1944. Материалы к сравнительной гистологии автономной нервной системы пищеварительного тракта позвоночных. Дисс. Сталинград.
- სინარულიძე მ. 1959. ეპითელიუმებს შორის შესაყარი ზოგიერთი ამფიბიის, რეპტილიის და ფრინველის კლავში. გაფართოებული ჰისტოლოგ. კონფერენც. მოხს. თეზისები, თბილისი.
- სინარულიძე მ. და ლეჟავა ა. 1963. ზოგი ამფიბიის, რეპტილიის და შინაური ქათმის ეპითელიუმებს შორის შესაყარი კლავში. თსუ შრომები. ბიოლოგიური სერია. ტ. 88.
- ხლოპინი ნ., Хлопин Н. Г. 1935. О некоторых особенностях и значении пограничных участков между покровными эпителиальными пластами разного строения в пищеварительном аппарате. Юбил. сб. 25—лет. науч. деят. проф. Н. Н. Анчикова Л.
- ხლისტოვა ვ. 1959. ეპითელიუმებს შორის ურთიერთობის საკითხისათვის თავის ნაწლავის მიდამოში. გაფართოებული ჰისტოლოგ. კონფერენც. მოხს. თეზისები, თბილისი.
- შეგჩენკო ნ., Шевченко Н. А. 1948. Репаративная регенерация многослойного плоского и однослойного призматического эпителиев на месте стыка их с желудком. Тезисы докл. науч. конф. анат., гист. и эмбр. Зоовет. и сельско-хоз. ВУЗ-ов, Москва.

Кафедра гистологии
Тбилисского университета

(Поступила в редакцию 26. VI. 1961).

ა. ლეჟავა და მ. კოლოშვარი-მარკინა

ეპითელიუმების შორისი შესაყარის მიღამოს განვითარება შინაური ქათმის კლოაკაში

თბილისის უნივერსიტეტის ჰისტოლოგიურ ლაბორატორიაში გეგმაზომიერად შეისწავლება საჭმლის მომნელებელი და გამომყოფი სისტემათა ორგანოების ჰისტოგენეზი (ა. ლეჟავა, 1941; ა. ლეჟავა და მ. ფარადაშვილი, 1943; ა. ლეჟავა, 1949; ქ. ჭიჭინაძე, 1949; ი. მეფისაშვილი, 1954; გ. კვინიხიძე, 1958).

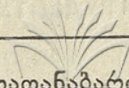
ამ გამოკვლევაში განხილულია შინაური ქათმის კლოაკის ეპითელიუმის ჰისტოგენეზი. ეს საფარველი ზრდასრულ ქათმებში უკვე შესწავლილია მ. სიხარულიძის მიერ (1954). სხვა შრომა ხელმისაწვდომ ლიტერატურაში, რომელიც შეეხება კლოაკის საფარველი ეპითელიუმის აგებულებას, ჩვენ არ შეგვხვდა. ძირითადი ცნობები ორგანოს ანატომიის შესახებ, რომლებიც ეხებიან ძველ შრომებს, მოცემულია მ. სიხარულიძის გამოკვლევაში.

ჩვენ მიერ გამოკვლეული იყო ინკუბირებული კვერცხებიდან ამოღებული ცხრამეტი ჩანასახის კლოაკა ინკუბაციის მე-7, 9, 11, 14, 17, 19 და 21-ე დღეზე. როცა ობიექტის ოდენობა მცირე იყო, გამოსაკვლევად ვიღებდით ჩანასახის უკანა ნახევარს მთლიანად, ხოლო შედარებით დიდი ზომის ემბრიონებში ამოკვეთდით მხოლოდ კლოაკას. 10%-იან ფორმალინში ან ცენკერ-ფორმალში ფიქსაციისა და სათანადო დამუშავების შემდეგ მასალა ყალიბდებოდა პარაფინში. 7—8 მიკრონის სისქის სერიული ანათომების მეტ ნაწილს ვღებავდით ჰაიდენჰაინის ჰემატოქსილინით და, დამატებით, მუტიკარმინით. გარდა ამისა, ყოველი სერიიდან რამდენიმე პრეპარატს ვღებავდით აგრეთვე პარალელურად აზურ-ვოზნინით და ვერცხლავდით ფუტის მეთოდით.

7 დღის ინკუბაციის შემდეგ ემბრიონების კლოაკის საფარველი მცირედ განსხვავდება ერთიმეორისაგან. შვიდდღიანი ინკუბაციის ჩანასახების კლოაკას აქვს ნაპრაღისებრი სანათური და იგი შედგება ორი ნაწილისაგან— უროდეუმისა და პროქტოდეუმისაგან.

უროდეუმში უკავშირდება ალანტოისს, პროქტოდეუმში კი ანალური ხვრელის კრანიალურად უროდეუმში გრძელდება. ეპითელიალურ ბაგირაკის სახით წარმოდგენილია კოპროდეუმის ნერგი. თავის მხრივ, უროდეუმსა და პროქტოდეუმს შორის მდებარეობს მკვრივუჯრედოვანი ეპითელიური ბაგირაკი, რომლის უჯრედები 7-დღიანი ინკუბაციის ჩანასახებში შეიცავენ მრგვალ, სხვადასხვა ოდენობის ვაკუოლებს. 9-დღიანი ინკუბაციის ჩანასახებში კი ამ ადგილას უკვე გვხვდება მრგვალი სხვადასხვა ოდენობის გსითხოვანებული ღრუები.

უროდეუმში ამოფენილია ერთშრიანი ცილინდრული ეპითელიუმი, რომელიც დორზალურ მხარეზე და კაუდალურ ნაწილში უფრო სქელია. ვენტრალურად უროდეუმის ამოფენი საფარველი თანდათან თხელდება და ალანტოისში უკვე ერთშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმიტაა წარმოდგენილი.



პროქტორდევში ამოფენილია ორზრიანი პრიზმული, ალავ არათანბარი სისქის მრავალზრიანი ეპითელიუმით, რომელთა შორის გადასვლა თანდათანობითია. მის დორზალურ მხარეზე მდებარეობს მრავალზრიანი კანის ტიპის ეპითელიუმში ძლიერ გაბრტყელებული უჯრედებით თავისუფალ ზედაპირთან. კაუდალური მიმართულებით ეს ეპითელიუმში თანდათან თხელდება, ისე რომ ანალური ხვრელის მახლობლად იგი უჯრედების ორი შრისაგან შედგება, მათ შორის ზემო—უფრო ძლიერაა გაბრტყელებული.

ფუტით შეღებულ პრეპარატებზე უროდევუმის და პროქტორდევუმის ბაზალური მემბრანა სუსტადაა გამოხატული დაწყებით სტადიაში მყოფი კოპროდევუმის ანალოგიურ წარმოქმნასთან შედარებით.

კლოაკის წინა ნაწილის მეზენქიმას მკვრივუჯრედოვანი აგებულება აქვს, უკანა ნაწილში კი, პირიქით, მისი ელემენტები ფაშარადაა განლაგებული.

11 დღის ინკუბაციის კვერცხების ემბრიონებში კოპროდევუმის ნერგი უკვე წარმოდგენილია მილის სახით, რომლის სანათური თითქმის მთლიანად ამოვსებულია ჭარბმრავალ ეპითელიუმით. უროდევუმის ცილინდრული მრავალრიგოვანი ეპითელიუმის თავისუფალ ზედაპირთან არსებობს სუსტად გამოხატული ყაეთანი.

ყველაზე მეტ ინტერესს წარმოადგენს 14 დღის ინკუბირებული კვერცხებიდან ამოღებული ემბრიონების კლოაკის აგებულება. განვითარების ამ სტადიაზე კლოაკის ყველა ნაწილი (კოპროდევუმი, უროდევუმი, პროქტორდევუმი) კარგადაა გამოხატული. ისინი ერთმეორესთან დაკავშირებული არიან სხვადასხვა სიბრტყეში მდებარე ვიწრო მილაკებით.

კოპროდევუმი ამოფენილია ერთზრიანი მრავალრიგოვანი პრიზმული ეპითელიუმით, რომელიც იძლევა ორგანოს სანათურში შეჭრილ მცირე ოდენობის თითისმავარ გამონაზარდებს. ეპითელიუმის უჯრედების ნაწილი რკინის შაბის ჰემატოქსილინით იღებება მუქად, ნაწილი კი ნათელი რჩება.

უროდევუმი ამოფენილია მრავალზრიანი პრიზმული ეპითელიუმით, რომლის ზედაპირულად მდებარე უჯრედები წარმოდგენილია იზოპრიზმული ელემენტებით. თავისუფალ ზედაპირთან მას ალავ გააჩნია კარგად გამოხატული ყაეთანი. უროდევუმის ეპითელიუმის სისქეში აქა-იქ გვხვდება აგრეთვე ლორწოვანი უჯრედები.

პროქტორდევუმი სხვადასხვაგვარი ეპითელიუმითაა ამოფენილი. მისი კრანიალური ნაწილი—ნაწლავის ტიპის მრავალზრიანი პრიზმული ეპითელიუმით, რომელიც დაახლოებით ისეთივეა, როგორც უროდევუმში, კაუდალური — შედარებით თხელი ეპიდერმული ეპითელიუმით, რომელიც შედგება ორი-სამი შრისაგან და თავისუფალ ზედაპირთან შეიცავს ბრტყელ უჯრედებს.

კანის მხარეზე ეპიდერმისს აქვს გლუვი ზედაპირი. იგი შედგება ოთხი-ხუთი შრისაგან, ამასთანავე, ეპითელიუმის სისქე კლოაკაში გადასვლისას სწრაფად მცირდება, დაახლოებით ორჯერ.

ნაწლავის და კანის ტიპის მრავალზრიანი ეპითელიუმების საზღვარზე პროქტორდევუმში ჩანს კარგად გამოხატული შესაყარი (სურ. 1).

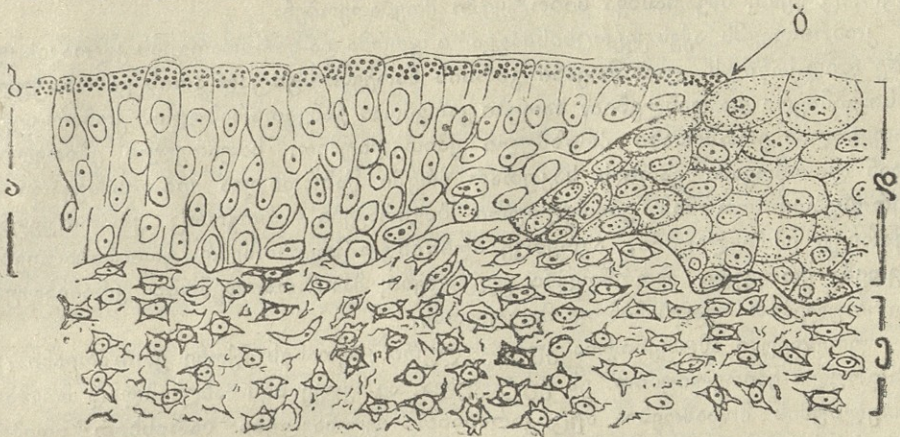
კანისაგან განსხვავებით ნაწლავის ეპითელიუმი შესაყართან თავის შემადგენლობაში შეიცავს ლორწოვან ელემენტებს. თავის მხრივ, ეპიდერმული ეპითელიუმი განსხვავდება ნაწლავის ეპითელიუმისაგან რკინის შაბის ჰემატოქსილი-

ნით შეღებვისას გაბრტყელებული მუქბირთვიანი უჯრედებით თავისუფალ ზედაპირთან.

უროდეუმში და პროქტოდეუმში ფუტით შეღებვა ამჟღავნებს სუსტად გამოხატულ ბაზალურ ფირფიტას. ეპიდერმული ეპითელიუმის ქვეშ იგი უფრო სქელია.

ნაწლავის ეპითელიუმის მხარეზე მეზენქიმური უჯრედები უფრო მჭიდროდ მდებარეობენ, კანის ტიპის ეპითელიუმის ქვემდებარე მეზენქიმასთან შედარებით.

17 და 18 დღეს ინკუბირებული კვერცხებიდან აღებული ემბრიონების კლოაკაში ერთგვარად აღინიშნება შემდგომი დიფერენცირება.



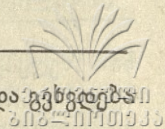
სურ. 1. თოთხმეტი დღის განმავლობაში ინკუბირებული ქათმის კვერცხიდან ამოღებული ჩანასახის კლოაკის ლორწოვანი გარსის მიდამო. შესაყარი ნაწლავის ტიპის და კანის ტიპის მრავალშრიან ეპითელიუმებს შორის პროქტოდეუმში. ა. ნაწლავის ტიპის მრავალშრიანი ეპითელიუმი; ბ. ლორწო ზედაპირული უჯრედების აპიკალურ ნაწილში; გ. სხვადასხვა ეპითელიუმის შესაყარის მიდამო; დ. კანის ტიპის მრავალშრიანი ეპითელიუმი; ე. შესაყარის მიდამოს მეზენქიმა. ფიქს. 10% ფორმალინი, შეღებ. ჰაიდენჰაინის ჰემატოქსილინი, გადიდ. 280X.

კოპროდეუმის კრანიალურ ნაწილში უკვე არსებობს კარგად განვითარებული ხაოები. კოპროდეუმი ამოფენილია ერთშრიანი მრავალრიგოვანი პრიზმული ეპითელიუმით, რომლის ლორწოვანი ელემენტები წარმოდგენილია ფილისებრი უჯრედებით.

სწორი ნაწლავი შეიძლება გარჩეულ იქნას კოპროდეუმისგან უკეთ განვითარებული ლიბერკიუნის კრიპტების ნერგებით.

უროდეუმი ამოფენილია არათანაბარი სისქის ერთშრიანი მრავალრიგოვანი ცილინდრული ყათნოვანი ეპითელიუმით, ბაზალურ მხარეზე მდებარე მიტოზებით. ამ საფარველის სისქეში გვხვდება მუქი უჯრედები, ხოლო ზოგიერთი მიდამოს ეპითელიურ უჯრედებში მუციკარმით შეღებვისას—ლორწო.

პროქტოდეუმი ამოფენილია ნაწლავის მრავალრიგოვანი და მრავალშრიანი ეპიდერმალური ეპითელიუმებით, რომელთა შორის არსებობს შესაყარი. უჯრედთა შრეების რაოდენობა კლოაკის ეპიდერმალურ საფარველში ანალური ხვრელის მიმართულებით თანდათან მცირდება 3—4 ან 2-მდის. ანალური ხვრელიდან გარეთკენ, პირიქით, უჯრედთა შრეების რაოდენობა



მატულობს. ამასთანავე, ზედაპირული უჯრედები გარქოვანებულია და გვხვდება ნაკრტენების ნერგები.

გავერცხლილ პრეპარატებზე კობროდეუმში და უროდეუმში მკაფიოდ ჩანს ბაზალური მემბრანა. იგი უკეთ არის გამოხატული პროქტოდეუმში.

კლოაკის ეპითელიუმის ქვეშედებარე შემავრთებელი ქსოვილი მდიდარია მჭიდროდ განლაგებული მორჩიანი უჯრედებით.

19 და 21 დღეს ინკუბირებული კვერცხებიდან აღებულ ემბრიონებში კლოაკის ნაწილები მკვეთრად არის ერთიმეორესაგან გამოყოფილი. მათი მოცულობა განსხვავებულია და ამ ნაწილების დამაკავშირებელი მილაკები, როგორც წესი, სხვადასხვა სიბრტყეში მდებარეობენ.

კობროდეუმს აქვს კვერცხისმაგვარი ფორმა და წარმოადგენს კლოაკის ყველაზე დიდ ნაწილს. ლორწოვანი გარსის ნაოქები სუსტად არის გამოხატული. ისინი განიერი და დაბლებია. ხაოები კარგადაა განვითარებული. კობროდეუმში ამოფენილია ერთშრიანი პრიზმული ეპითელიუმით. საფარველი ეპითელიუმიდან ლორწოვანი გარსის საკუთარ შრეში წაზრდილია თითისმაგვარი და სფეროსებრი ფორმის ეპითელიური ბაგირაკები. როგორც კობროდეუმის საფარველ ეპითელიუმში, აგრეთვე აღნიშნულ სფეროსებრ გამონაზარდებში გვხვდება ერთეული ლორწოვანი უჯრედები; მათი რაოდენობა კრანიალური მიმართულებით თვალსაჩინოდ მატულობს.

უროდეუმში ამოფენილია კუტიკულური ყაეთანის მქონე ერთშრიანი ცილინდრული ეპითელიუმით. ეს კუტიკულა, აგრეთვე მის მახლობლად მდებარე ეპითელიუმის მიდამოები, მუციკარმინით მეტ-ნაკლები ხარისხით იღებება ვარდისფრად. უროდეუმის კრანიალურ ნაწილში გვხვდება ლორწოვანი ელემენტები.

პროქტოდეუმში დაკავშირებულია ფაბრიციუსის ჩანთასთან. ფაბრიციუსის ჩანთის მიმართულების პროქტოდეუმის დორსალური კედელი წარმოადგენილია ეპიდერმული ქსოვილით, რომლისგანაც შემავრთებულ ქსოვილში მიიმართებიან მცირე ზომის წანაზრდები.

პროქტოდეუმში ამოფენილია სხვადასხვა ბუნების ეპითელიუმით. კრანიალური ნაწილი ამოფენილია ნაწლავის ტიპის მრავალშრიანი, ალავ ერთშრიანი ცილინდრული მრავალრიგოვანი ეპითელიუმით. ეს საფარველი ცალკე მიდამოებში შეიცავს ყაეთანს, ამ ეპითელიუმის ზედაპირზე აგრეთვე ზედაპირული უჯრედების ციტოპლაზმაში მოიპოვება ლორწო. კლოაკის ხვრელის მახლობლად კანის ეპიდერმული საფარველი თანდათან თხელდება და კარგავს გარქოვანებულ შრეს. აქ იგი შედგება უჯრედების 4-6 შრისაგან. მისი ზედაპირული ელემენტები შეიცავენ პიგმენტის მარცვლებს. ასეთი სახით ეს მრავალშრიანი ეპითელიუმი კანის ზედაპირიდან გრძელდება კლოაკის კაუდალურ ნაწილში.

პროქტოდეუმის გამომფენ სხვადასხვა ტიპის ეპითელიუმებს შორის არსებობს სუსტად გამოხატული შესაყარი, რომლის პოვნა სხვადასხვა ნიშნების გამოყენებით არ არის ძნელი.

ნაწლავის ტიპის ეპითელიუმისათვის მთავარ ნიშნებს წარმოადგენენ: ზედაპირული უჯრედების პრიზმული ფორმა, უჯრედებში ლორწოს და ალავ ყაეთანის არსებობა თავისუფალ ზედაპირთან.

ბაზალური ფირფიტა კარგად არის განვითარებული; განსაკუთრებით პროქტოდეუმის კაუდალურ ნაწილში.

კობროდეუმის ეპითელიუმის ქვეშედებარე შემეართებელი ქსოვილი მდებარეობს ნაწილობრივ ერთიმეორესთან დაკავშირებული მორჩებიანი უჯრედებით. ლორწოვანი გარსის საკუთარი შრე უროდეუმში წარმოდგენილია უჯრედებით და ეპითელიუმის თავისუფალი ზედაპირის პარალელურად ორიენტირებული ბოჭკოებით.

პროქტოდეუმის შემეართებელი ქსოვილი უროდეუმთან შედარებით უფრო ფაშარია.

მიღებული შედეგების შეჯამება

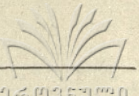
როგორც იყო ნაჩვენები, 7 დღის ინკუბირებული კვერცხის კობროდეუმში მკვირვუჯრედოვან ბაგირაქს წარმოადგენს, ხოლო 14 დღის ინკუბირებულ კვერცხებში მასში ჩნდება სანათური და გამონაზრდები, რითაც იგი განსხვავდება სწორი ნაწლავისაგან. მოგვიანებით, წიწილის გამოჩეკამდე, კობროდეუმში ყალიბდება ხაოები და კრიპტები, თუმცა უკანასკნელნი განუვითარებელნი რჩებიან. დასაწყისში მრავალრიგოვანი საფარველი გარდაიქმნება ერთშიან ცილინდრულ ეპითელიუმად და მასში ჩნდება ლორწოვანი ელემენტები. თუ მხედველობაში მივიღებთ სიხარულიძის მონაცემებს, უნდა დავასკვნათ, რომ პროქტოდეუმის საფარველი წიწილის გამოჩეკვის მომენტი-სათვის, ზრდასრულ ეგზემპლართან შედარებით, ჯერ კიდევ ვერ აღწევს სქესობრივად მომწიფებულ ქათმისთვის დამახასიათებელ აგებულებას.

თავისებურ ცვლილებებს განიცდის უროდეუმის საფარველი. მისი ერთშიანი პრიზმული ეპითელიუმი (ცხრა დღეს ინკუბირებული კვერცხები) ჯერ გარდაიქმნება მრავალრიგოვან, შემდეგ მრავალშიან, ხოლო კვერცხის ინკუბაციის ბოლო პერიოდისათვის ერთშიან ყაეთოვან საფარველად. განვითარების კვალდაკვალ მასში მფლავნდება ნაწლავის ტიპის ეპითელიუმისათვის დამახასიათებელი დიფერენცირების ელემენტები—ყაეთანი და ლორწო.

ყველაზე საინტერესო ქსოვილებს შორისი ურთიერთობა ნანახი იყო პროქტოდეუმის ეპითელიუმში. 7—9 დღის ინკუბირებულ კვერცხებში იგი ამოფენილია სხვადასხვა ბუნების მქონე ორშიანი და მრავალშიანი ეპითელიუმებით. ამ სხვადასხვა ბუნების ქსოვილთა შორის საზღვრის პოვნა ემბრიონების განვითარების ამ სტადიაზე შეუძლებელია. კვერცხების 14 დღის ინკუბაციის შემდეგ და წიწილის გამოჩეკამდე პროქტოდეუმში მფლავნდება არაერთნაირი ხასიათის საფარველი, რომელთა შორის არსებობს სხვადასხვა ხარისხით გამოხატული შესაყარი.

ნაწლავისა და კანის ტიპის თითოეული საფარველი განვითარების პროცესში იცვლება. ნაწლავის ტიპის მრავალშიანი პრიზმული ეპითელიუმი მხოლოდ კვერცხების ინკუბაციის უკანასკნელ ეტაპებზე (19, 21 დღე) გარდაიქმნება ლორწოს გამოყოფ ერთშიან მრავალრიგოვან პრიზმულ ყაეთოვან ეპითელიუმად. მაშასადამე, მისი დიფერენცირება არ აღწევს საზოგადოდ ნაწლავის მილისათვის დამახასიათებელ ერთშიან პრიზმულ ეპითელიუმის დონეს. სიხარულიძის მონაცემების მიხედვით, დაახლოებით ასეთსავე აგებულებას იგი ინარჩუნებს ზრდასრულ ქათამშიც.

პროქტოდეუმის ეპიდერმული საფარველი წარმოდგენილია მრავალშიანი ბრტყელი ეპითელიუმით, რომელიც შესაყართან რამდენიმედ დედინფერენცირებულია.



ნაწლავისა და კანის ტიპის ეპითელიუმების ბოლოები სოლიდურად გაწვეტიანებულია და ერთიმეორეს ფარავს. შესაყარის ხაზი მდებარეობს ირიბად, ხოლო საფარველების სისქე გათანაბრებულია.

ნაწლავის ტიპის ეპითელიუმთან შედარებით ბაზალური ფირფიტა ეპიდერმული ეპითელიუმის ქვეშ უკეთაა განვითარებული. ლორწოვანი გარსის საკუთარი შრის შემაერთებელ ქსოვილს კი უფრო ფაშარი აგებულება აქვს.

როგორც დავინახეთ, ჩვენი მასალის საფუძველზე რიგი ქსოვილოვანი და ციტოტიპური ნიშნების მიხედვით კლოაკაში ნათლად შეიძლება გავარჩიოთ ერთიმეორისაგან ნაწლავის ტიპის და კანის ტიპის ეპითელიუმი. ამრიგად, ჩვენ იმ დასკვნამდე მივდივართ, რომ კლოაკის საფარველს აქვს ორგვარი გენეზისი. უფრო მცირე კაუდალური ნაწილი ვითარდება ეპიდერმისის, უმეტესი კრანიალური კი ნაწლავის ტიპის ეპითელიუმის ხარჯზე. მომიჯნავე მიდამოებში ორივე ეპითელიუმი სახემეცვლილი და ნიველირებულია კონვერგენტულად. ნაწლავის ტიპის ეპითელიუმი უფრო მკვეთრადაა შეცვლილი და შედარებით დიდ მანძილზე, ვიდრე ეპიდერმული, რაც, როგორც ჩანს, გამოწვეულია ცალკე ნაწილებად დაყოფილი კლოაკის ლოკალური ფუნქციური თავისებურებებით.

თბილისის უნივერსიტეტის
ჰისტოლოგიის კათედრა

(შემოვიდა რედაქციაში 26. VI. 1961 წ.)

ЛЕЖАВА А. С. И КОЛОЖВАРИ-МАРКИНА М. Л.

РАЗВИТИЕ ОБЛАСТИ МЕЖЭПИТЕЛИАЛЬНОГО СТЫКА В КЛОАКЕ ДОМАШНЕЙ КУРИЦЫ

Резюме

В нашей лаборатории планомерно изучаются гистогенезы покровов ряда органов пищеварительной и мочевой систем (А. С. Лежава—1941; А. С. Лежава и М. С. Парадашвили—1943; М. С. Парадашвили—1948; А. С. Лежава—1949; К. И. Чичинадзе—1949; И. С. Меписашвили—1954; Г. С. Квинихидзе—1958).

В настоящем исследовании рассматривается гистогенез эпителия клоаки домашней курицы. У взрослых кур этот эпителий был изучен М. М. Сихарулидзе (1954). Других гистологических работ, посвященных строению покровного эпителия клоаки, в доступной литературе нам найти не удалось. Сведения о старых работах, касающихся в основном анатомии органа, даны в исследовании М. М. Сихарулидзе.

Была изучена клоака 19-ти эмбрионов, извлеченных из яиц на 7, 9, 11, 14, 17, 19 и 21-ый день инкубации. Из эмбрионов вырезывалась клоака, а при малом размере объекта бралась целиком задняя половина зародыша. После фиксации 10%-ым формалином либо ценкер-формолом и соответствующей обработки материал заливался в парафин, и делались серийные срезы толщиной в 7—8 микрон. Большая часть срезов окрашивалась железным гематоксилином Гейденгайна и дополнительно муцикармином, некоторое же количество окрашивалось азур-эозином и серебрилось по Фугу.

Согласно полученным данным, эпителий копродеума яйца 7-дневной инкубации имеет вид плотноклеточного тяжа. Только на стадии 14-дн. инкубации яиц в нем появляются просветы и выступы, отличающие его от эпителия прямой кишки. Позже, до вылупления цыпленка, в копродеуме образуются ворсинки и крипты, однако последние остаются недоразвитыми. Многорядный в начале покровный эпителий преобразуется в однослойный цилиндрический, — в нем появляются слизистые элементы. Учитывая данные Сихарулидзе, следует прийти к выводу, что покров копродеума к моменту вылупления цыпленка по сравнению со взрослой особью еще не достигает характерного для половозрелой курицы строения.

Своеобразные изменения происходят в покрове уродеума. Его однослойный призматический эпителий (яйца 9-дн. инкубации) сперва превращается в многорядный, затем — в многослойный, а к концу периода инкубации яиц — в однослойный каемчатый. По ходу развития в нем выявляются характерные для эпителия кишечного типа элементы дифференцировки — каемка и слизь.

Наиболее интересные межтканевые отношения были обнаружены в эпителии проктодеума. В яйцах 7—9-дн. инкубации он выстлан разнородным по своей природе двух- и многослойным эпителиями. Распознать границу между покровами разных тканевых систем в этой стадии развития эмбрионов невозможно. После 14-дн. инкубации яиц и до вылупления цыпленка в нем обнаруживаются два разнохарактерных покрова со стыком между ними, выраженным в большей или меньшей степени (рис. 1). Каждый из названных покровов — кишечного и кожного типов, видоизменяется в процессе развития. Многослойный призматический кишечный эпителий только на последних этапах инкубации яиц (19—21-дн.) превращается в слизеотделяющий многорядный призматический каемчатый. Следовательно, его дифференцировка не доходит до характерного вообще для кишечной трубки однослойного призматического эпителия. По данным Сихарулидзе, приблизительно такое же строение этот покров сохраняет и у половозрелой курицы.

Эпидермальный покров проктодеума представлен многослойным плоским эпителием, который у стыка несколько дедифференцирован.

Концы кишечного и кожного эпителиев клинообразно заострены и перекрывают друг друга, линия стыка располагается наклонно, а толщина покровов уравнивается.



По сравнению с кишечным эпителием, базальная мембрана под эпидермальным эпителием развита сильнее, а соединительная ткань основы слизистой оболочки имеет более рыхлое строение.

Таким образом, мы приходим к выводу, что эпителиальный покров клоаки имеет двойкий генезис. Меньшая каудальная часть развивается за счет эпидермиса, большая же краниальная—из кишечного эпителия. Оба эпителия в смежных участках видоизменены и нивелированы конвергентно.

Кишечный эпителий видоизменен резче и на большем протяжении от стыка, чем эпидермальный, что, очевидно, обуславливается локальными функциональными особенностями, соответственно разделению на отделы клоаки, как органа представляющего, кроме кишечного, также мочевой и половой пути.

დადამუშავებული ლიტერატურა

- კვიციანი გ., Квинихидзе Г. С. 1958 Развитие эпителиальной выстилки пищевода домашних кур. ДАН СССР, т. 122, № 2, стр. 304—307.
- ლექავა ა., Лежава А. С. 1941. Противоречия в современном учении о тканях и их причины. Тр. Тбилисского государственного университета, т. 21, стр. 1—46.
- ლექავა ა., და ფარადაშვილი მ. 1943. ადამიანის ურახუსის ჰისტოლოგიისათვის. საქ. მეცნ. აკად. მოამბე, ტ. 4, № 10, გვ. 1045—1053.
- ლექავა ა., 1949. ცხენის თირკმლის მენჯის ეპითელიუმის სტადიური განვითარება. ექსპ. მორფ. ინსტ. შრომები, ტ. 2, გვ. 177—204.
- ფარადაშვილი მ., 1948. მსხვილი რქოსანი ცხოველის (*Bos taurus*) ურახუსის ეპითელიუმის ჰისტოგენეზი და ცვლილებები ემბრიონალურ პერიოდში. საკანდ. დისერტ. თბილისი, გვ. 1—109.
- სინარულიძე მ., 1954. ზოგიერთი ამფიბიის, რეპტილიის და ფრინველის კლოაკის ლორწოვანი გარსის შედარებითი—ჰისტოლოგიური გამოკვლევა. საკანდიდ. დისერტ. თბილისი, გვ. 1—171.
- პიჭინაძე ქ., 1949. ადამიანის საყლაპავი მილის ეპითელიუმის სტადიური განვითარება ემბრიონალურ პერიოდში. ექსპ. მორფ. ინსტ. შრომები, ტ. 2 გვ. 205—226.
- მეფისაშვილი ი., 1954. მსხვილი რქოსანი ცხოველის (*Bos taurus*) კლოაკის, ალანტოსის და მათი დერევატი ორგანოების ეპითელიუმის ჰისტოგენეზი. საკანდიდ. დისერტ. თბილისი, გვ. 1—211.

Кафедра гистологии
Тбилисского университета

(Поступила в редакцию 26. VI. 1961 г.)

მ. ა რ შ ი ა ნ ი

ჰისტოლოგიური ცვლილებები ეპითელიუმების შესაქარის
მიღამოვი ზოგიერთი ფრინველის კლოაკაში
(ბატისნაირნი Anseriformes)

ეპიდერმულ და ენტეროდერმულ ეპითელიუმებს შორის შესაყარის პრობლემის ირგვლივ არსებული შრომები (ნ. ხლოპინი, 1935; ე. არზიანი, 1947; ა. სილანტიევი, 1949; ა. ბლუმერგი, 1950, 1955; მ. სიხარულიძე, 1959; მ. სიხარულიძე და ა. ლეჟავა¹; ა. ლეჟავა და კოლოქვარი-მარკინა²; გ. კვინიხიძე, 1959; მ. კორძაია, 1959 და სხვა უმთავრესად შეეხება შესაყარების კომპონენტების სპეციფიურობის საკითხს და მათი ერთიმეორეში გადასვლის შეუძლებლობას (ა. ლეჟავა, 1959).

ეპითელიუმებს შორის შესაყარების შესწავლის საკითხმა ჩვენს ლაბორატორიაში შესრულებული გამოკვლევების შედეგად არსებითად ახალი მიმართულება მიიღო. ადამიანისა და შინაური ხარის მაგალითზე გამოირკვა, რომ ეპიდერმული ეპითელიუმი, ორგანიზმის ცხოველმყოფელობის ჩვეულებრივ პირობებში, განიცდის განუწყვეტელ გადანაცვლებას ენტეროდერმული ეპითელიუმის ტერიტორიაზე (ა. ლეჟავა, 1959). გადანაცვლების პროცესში ეპიდერმული ეპითელიუმი გზადაგზა ანადგურებს ენტეროდერმულ საფარველს, გარშემო ეზრდება კრიბტებს, ქმნის მათგან ერთგვარ კუნძულებს, რომლებიც საბოლოოდ დაშლას განიცდიან.

ჩვენ დაგვევალა გამოგვეკვლია ეპიდერმული და ენტეროდერმული ეპითელიუმების ურთიერთობა ფრინველთა კლოაკაში.

ამ შრომაში განხილულია ბატისნაირთა ორი წარმომადგენელი—შინაური ბატი (*Anser domesticus* L) და გარეული იხვი (*Anas platyrhynchos* L).

შესწავლილი იყო 4 შინაური ბატის და 3 გარეული იხვის კლოაკის ლორწოვანი გარსი ეპითელიუმების შესაყარის მიდამოში.

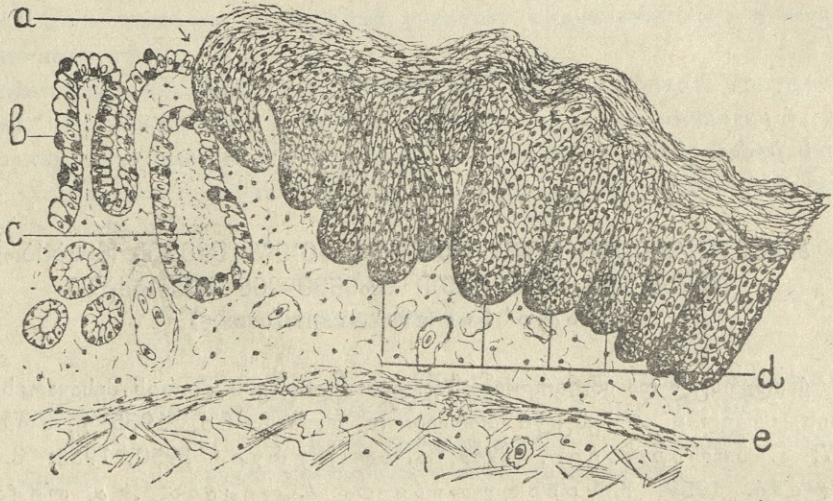
საგნის მიწაზე ვაშლილ მდგომარეობაში გაკრულ პრეპარატს ვათავსებდით ფორმალინის 10%-იან ხსნარში. დაახლოებით 5×8 მმ² სიდიდის ობიექტს ჩვეულებრივი ჰისტოლოგიური დამუშავების შემდეგ ვაყალიბებდით პარაფინში და ვამზადებდით 7—8 მკ სისქის სერი-

¹ იხ. გვ. 71.

² იხ. გვ. 99.

ულ ანათლებს. პრეპარატებს ვეღბავდით ჰაიდენჰაინის ჰემატოქსილინით და დამატებით მუციკარმინით, ხოლო თითო-ორთა ანათას აზურ-ვოზინით, მალორით და ბოლოს ვაწარმოებდით აგრეთვე რამოდენიმე პრეპარატის გავერცხლას ფუტის თანხმად.

1. შინაური ბატი. ამ ფრინველის კლოაკაში ეპიდერმულ და ენტეროდერმულ ეპითელიუმებს შორის შესაყარი მკვეთრად არის გამოხატული (სურ. 1, სურ. 2, a).



სურ. 1. ეპითელიუმების შესაყარის მიდამო შინაური ბატის კლოაკის ლორწოვან გარსში. ნაწვერადსქემატური სურათი.

a—ეპიდერმული ეპითელიუმის გარქოვანებული შრე, b—ენტეროდერმული ეპითელიუმი, c—ნაწლავის გაგანიერებული კრიბტა ლორწოვანი შიგთავსით, d—ეპიდერმული ეპითელიუმის ნაწლავის კრიბტისმაგვარი წანაზარდები ლორწოვანი გარსის საკუთარ შრეში, e—ლორწოვანი გარსის კუნთოვანი შრე.

ფიქსაცია: 10%-იანი ფორმალინი; შეღებვა: ჰაიდენჰაინის ჰემატოქსილინი + მუციკარმინი. გადიდება X 56.

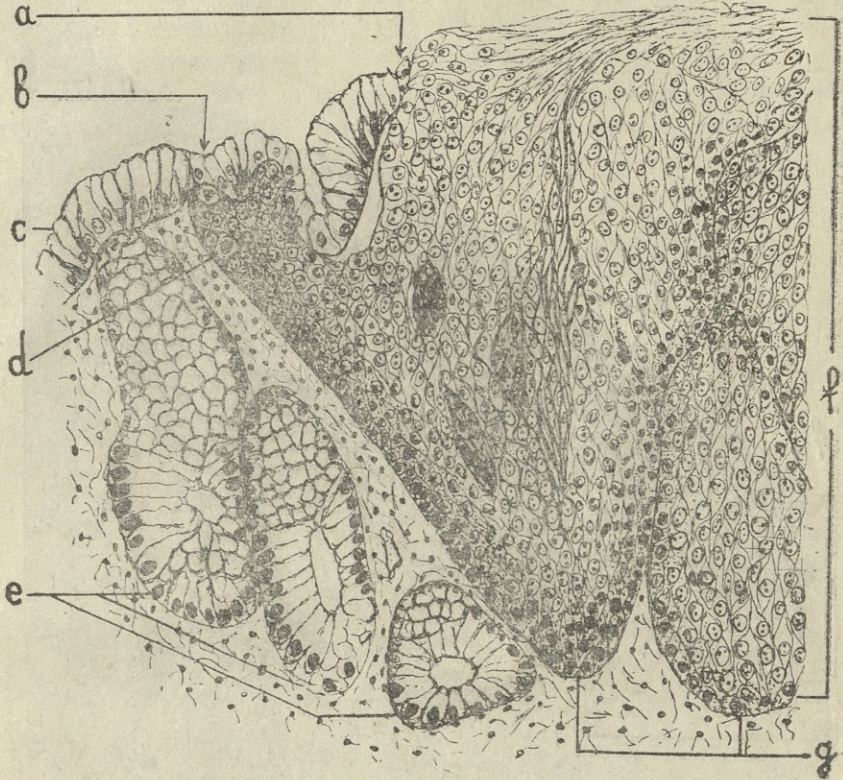
ეპიდერმული ეპითელიუმი წარმოდგენილია ჩანასახოვანი და რქოვანი შრეებით (სურ. 1, a) და შეიცავს უჯრედების მრავალ რიგს. მისი სისქე შესაყარის მიმართულებით თანდათან მატულობს 325 მკ-დან 550 მკ-მდე.

შესაყარის მიმართულებით ლორწოვანი გარსის საკუთარ შრეში ეპიდერმული ეპითელიუმი ქმნის ნაწლავის კრიბტის ფორმის, საშუალოდ 350 მკ სიგრძის და 155 მკ სიგანის წანაზარდებს (სურ. 1, d და სურ. 2, g), რომელთაც გარეგნულად სინჯარის ფორმა აქვთ. ამ წანაზარდების ნაპირებსა (ე. ი. ბაზალურად მდებარე ნაწილებში) და ბოლოებში ეპიდერმული უჯრედები მცირედ დიფერენცირებულია; მათ სისქეში გვხვდება ბევრი მიტოზურ მდგომარეობაში მყოფი უჯრედი. მიტოზურ მდგომარეობაში მყოფი უჯრედებით მდიდარია ამ წანაზარდების ბოლოები.

ენტეროდერმული საფარველი წარმოდგენილია ფიალისებრი უჯრედების შემცველი ერთშრიანი ცილინდრული ყაეთნოვანი ეპითელიუმით (სურ. 1, b, სურ. 2, c).

ენტეროდერმული ეპითელიუმით დაფარული ნაწლავის ლორწოვანი გარსი შეიცავს კრიბტებს და ხაობებს, რომელთა სიმაღლე შესაყარიდან კრა-

ნიაღურ მიმართულებით თანდათან მატულობს დაახლოებით 400 მკმ-დან 775 მკმ-მდე. ზოგჯერ ეპიდერმული საფარველის მომიჯნავე ნაწლავის კრიბტა დახშულია, დიდი რაოდენობით შეიცავს ლორწოს და ზომიან მეტადაა გაფართოებული (სურ. 1, c).



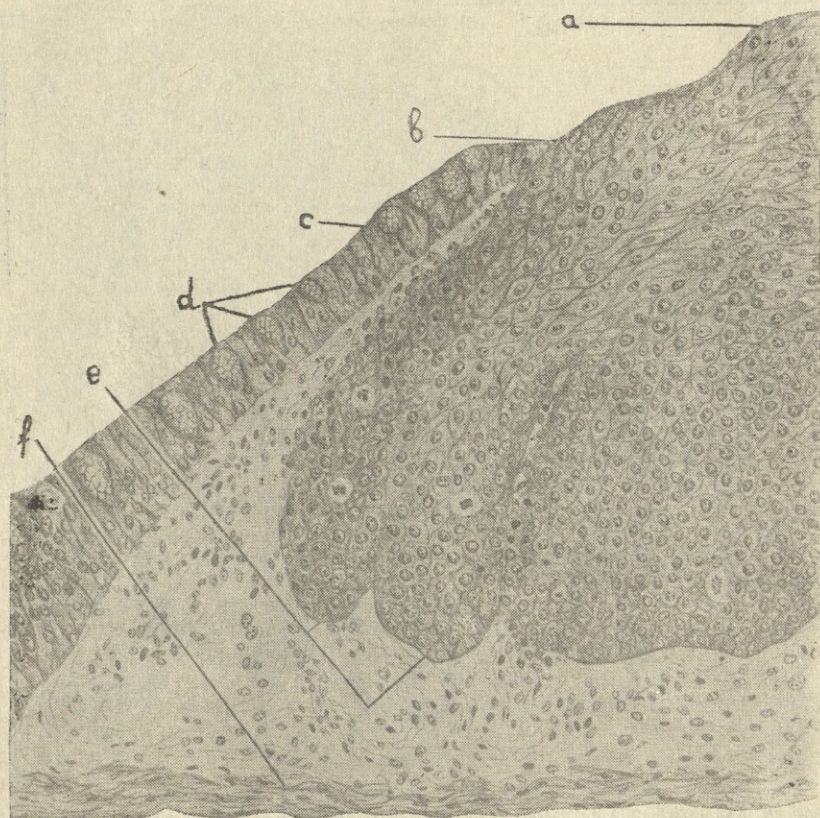
სურ. 2. ეპითელიუმების შესაყარის მიდამო შინაური ბატის კლავის ლორწოვან გარსში. ნახვრადსქემატური სურათი.

a—ეპიდერმული და ენტროდერმული ეპითელიუმების შესაყარის ადგილი. b—ეპითელიუმების მომავალი შესაყარის ადგილი ეპიდერმული ეპითელიუმის კრანიალურად გადანაცვლების შედეგად. c—ენტროდერმული ეპითელიუმი. d—ნაწლავის ტიპის ეპითელიუმის გარსშემომხვევი ეპიდერმული საფარველის მცირედ დიფერენცირებული ნაპირი. e—ეპიდერმული საფარველის მოსაზღვრე ნაწლავის ტიპის ეპითელიუმით ამოფენილი კრიბტები. f—ეპიდერმული ეპითელიუმი. g—ეპიდერმული ეპითელიუმის ნაწლავის კრიბტისმაგვარი წანაზარდები ლორწოვანი გარსის საკუთარ შრეში.

ფიქსაცია: 10% იანი ფორმალინი, შეღებვა: ჰაიდენჰაინის ჰემატოქსილინი + მუტიკარმინი. გადიდება X 160.

შესაყარის მიდამოში, როგორც ნაწლავის ტიპის, ისე კანის ტიპის ეპითელიუმის ქვეშ, ლორწოვანი გარსის საკუთარი შრე წარმოდგენილია ადენოიდური ქსოვილით. ადენოიდური ქსოვილი და მასთან ერთად ლორწოვანი გარსის გლუვბოჭკოიანი კუნთოვანი შრეც (სურ. 1, e) შესაყარის კაუდალურად გრძელდება 1,1 მმ-ის მანძილზე.

ნაწლავის ეპითელიუმთან მომიჯნავე ეპიდერმული ეპითელიუმის საბოლოო ნაწილი მეტნაკლებად გაწვრილებულია და ანათალზე სხვადასხვა ფორმისაა; ერთ შემთხვევაში იგი მოხრილია ნისკარტისებრ ქვევითკენ და გამოდრეკილი ნაწილით ებჯინება ენტეროდერმულ ეპითელიუმს (სურ. 1.); მეორე



სურ. 3. ეპითელიუმების შესაყარის მიდამო გარეული იხვის კლოაკის ლორწოვან გარსში.

a—მცირედდიფერენცირებული ეპიდერმული ეპითელიუმი. b—ეპიდერმული და ენტეროდერმული ეპითელიუმების შესაყარის ადგილი. c—ენტეროდერმული ეპითელიუმი. d—ფილისებური უჯრედები. e—ეპიდერმული ეპითელიუმის ნაწლავის კრიპტისმაგვარი წანაზარდები ლორწოვანი გარსის საკუთარ შრეში. f—ლორწოვანი გარსის კუნთოვანი შრე.

ფიქსაცია: 10%-იან ფორმალინი, შეღებვა: ჰაიდენჰაინის ჰემატოქსილინი+მუციკარმინი. გადიდება X 280.

შემთხვევაში, პირიქით, ეპიდერმული საფარველის მცირედ დიფერენცირებული ნაპირი გარშემო ეხვევა ქვემოდან ნაწლავის ტიპის ეპითელიუმის მცირე მონაკვეთს და თიშავს მას ადენოიდური ქსოვილისაგან. ამ შემთხვევაში კარგად ჩანს, რომ ეპითელიუმების შესაყარი ინაცვლებს ახალ ადგილზე 200 მკ-ით კრანიალურად (სურ. 2, B).

2. გარეული იხვი. შესაყარი ეპიდერმულ და ენტეროდერმულ ეპითელიუმებს შორის ამ ცხოველის კლოაკაში მკვეთრად არის გამოხატული (სურ. 3).

ეპიდერმული ეპითელიუმი წარმოდგენილია ჩანასახოვანი და რქოვანი შრით (სურ. 4, d), შეიცავს უჯრედების მრავალ რიგს. მისი სისქე შესაყარის მიმართულებით თანდათან მატულობს 250 მკ-დან 375 მკ-მდე.

შესაყარის მიმართულებით ლორწოვანი გარსის საკუთარ შრეში ეპიდერმული ეპითელიუმი ქმნის საშუალოდ 175 მკ სიგრძისა და 135 მკ-ს სიგანის ნაწლავის კრიპტის ფორმის წანაზარდებს, რომლებსაც ოვოიდური ფორმა აქვთ. ამ წანაზარდების განაპირა მიდამოებში, განსაკუთრებით გარეთ მიმარ-



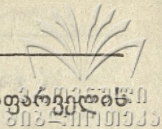
სურ. 4. ეპითელიუმების შესაყარის მიდამო გარეული იხვის კლოაკის ლორწოვან გარსში. ნახევრადსქემატური სურათი.

a—კანის ტიპის ეპითელიუმით გარსშემოხვეული ენტეროდერმული საფარველი. b—ენტეროდერმული ეპითელიუმი. c—ეპიდერმული ეპითელიუმის ნაწლავის კრიპტისმაგვარი წანაზარდები ლორწოვანი გარსის საკუთარ შრეში. d—ეპიდერმული ეპითელიუმი. e—ლორწოვანი გარსის კუნთოვანი შრე.

ფიქსაცია: 10%-იანი ფორმალინი, შეღებვა: ჰაიდენჰაინის ჰემატოქსილინი + მუციკარმინი, გადიდება $\times 160$.

თულ მხარეზე ეპითელური უჯრედები მცირედ დიფერენცირებულია, მათ შორის გვხვდება ბევრი მიტოზური ფიგურა.

ენტეროდერმული საფარველი წარმოდგენილია ფიალისებრი უჯრედების შემცველი (სურ. 3, d) ერთშრიანი ცილინდრული ყაეთნოვანი ეპითელიუმით (სურ. 3, e). ენტეროდერმული ეპითელიუმით დაფარული ნაწლავის ლორწოვანი გარსი შეიცავს კრიპტებს და ხაოებს, რომელთა სიმაღლე კრანიალური მიმართულებით თანდათან მატულობს დაახლოებით 275 მკ-იდან 375 მკ-მდე, ხაოები შესაყარის მიმართულებით არიან დახრილი. ეპიდერმულ ეპითელიუმთან მიახლოებისას ხაოები დაბლდება და ქრება. ამის შემდეგ ეპითელიუმი უკვე ფირფიტის სახითაა გაშლილი. იგი ჯერ მდებარეობს ნაწლავის ზედაპირის პარალელურ სიბრტყეში, ხოლო შემდეგ მიემართება ზემოთ



და გარეთ და ფარავს მცირედ დიფერენცირებულ ეპიდერმული საფარველის გასქელებულ ნაპირს 125 მკ-ის მანძილზე (სურ. 3).

გარეული იხვის კლოაკის შესაყარის მიდამოში, როგორც ნაწლავის, ისე, რაც განსაკუთრებით საინტერესოა, კანის ტიპის ეპითელიუმების ქვეშ, ლორწოვანი გარსის საკუთარი შრე წარმოდგენილია ადენოიდური ქსოვილით. ადენოიდური ქსოვილი და მასთან ერთად ლორწოვანი გარსის კუნთოვანი შრეც (სურ. 4, e) შესაყარის კაუდალურად გრძელდება 1,75 მმ-ის მანძილზე.

ნაწლავის ეპითელიუმთან მომიჯნავე ეპიდერმული ეპითელიუმის საბოლოო ნაწილი მოქცეულია ენტეროდერმული საფარველის ქვეშ (სურ. 3) და მას გარს ეხვევა, რის გამო ეპითელიუმების შესაყარი ინაცვლებს კრანიალურად ახალ ადგილზე (სურ. 4).

შ ე დ ე გ ე ბ ი ს გ ა ნ ხ ი ლ ვ ა

როგორც ჩვენმა გამოკვლევამ გვიჩვენა, შესაყარი ეპიდერმულ და ენტეროდერმულ ეპითელიუმებს შორის შინაური ბატის და გარეული იხვის კლოაკაში მკვეთრად არის გამოხატული.

როგორც ეპიდერმული, ისე ენტეროდერმული საფარველი შესაყარის მიდამოში ურთიერთგავლენის გამო რიგ ცვლილებას განიცდის (ა. ლ. ე. ვა).
 ეპიდერმული ეპითელიუმის სისქე შესაყარის მიმართულებით თანდათან მატულობს, ლორწოვანი გარსის საკუთარ შრეში იგი ქმნის ერთიმეორეს მიმართ პარალელურად განწყობილი ნაწლავის კრიპტის ფორმის წანაზარდებს, რომელთა უჯრედები დიფერენცირებულია სხვადასხვა ხარისხით. ეპიდერმული ეპითელიუმით ამოფენილი „კრიპტის“ ნაპირებში და განსაკუთრებით ძირში ეპიდერმული უჯრედები მცირედდიფერენცირებულია და მათ შორის გვხვდება ბევრი მიტოზური ფიგურა. ეპიდერმული წანაზარდების ცენტრისაკენ კი უჯრედები გაბრტყელებას და გარქოვანებას განიცდიან.

როგორც აღნიშნული იყო, შინაური ბატის და გარეული იხვის ეპიდერმულ წანაზარდებს განსხვავებული ფორმა აქვს: პირველს სინჯარისებრი, ხოლო მეორეს ოვოიდური და ეს შემთხვევითი არ არის. ასეთივე განსხვავებული ფორმა აქვს ამ ფრინველების ნაწლავის კრიპტებს: პირველს სინჯარისებრი, მეორეს—ოვოიდური.

კრიპტების ასეთი თავისებური და ამავე დროს განსხვავებული ფორმა, როგორც ჩანს, წარმოადგენს ყოველი ამ ფრინველის სახეობრივ თავისებურებას.

ნაწლავის ტიპის ერთშრიანი ცილინდრული ყაეთნოვანი ეპითელიუმით დაფარული ლორწოვანი გარსის კრიპტები და ხაოები შესაყარის მიმართულებით დაბლდებიან და ზოგ შემთხვევაში დახრილი არიან კაუდალურად. ეპიდერმულ საფარველთან მომიჯნავე კრიპტები ზოგჯერ დახშულია, ლორწოთია ამოვსებული და ზომაზე მეტად გაფართოებული.

შინაური ბატისა და გარეული იხვის კლოაკის ლორწოვანი გარსის ეპიდერმული ეპითელიუმი განუწყვეტლივ ინაცვლებს ენტეროდერმული ეპითელიუმის ტერიტორიაზე, რასაც ადასტურებს: 1. ეპიდერმული ეპითელიუმის გადანაცვლების ფაქტი (სურ. 2 და 4). 2. აღნიშნული კრიპტისმაგვარი წანა-

ზარდების ქვეშ საკუთარ შრეში, ნაწლავისათვის დამახასიათებელი, ადენოიდური ქსოვილის არსებობა და ბოლოს 3. უჩვეულო გარემოს ფორმატულად გავლენა ეპიდერმულ ეპითელიუმზე, რის გამო ეპიდერმულ წანაზარდებს ნაწლავის კრიპტის ფორმა და მიმართულება აქვთ.

ბატისნაირ ფრინველთა კლოაკაში ეპითელიუმების შესაყარის მიდამოს შესწავლის შედეგად, ჩვენ მიერ მიღებული მონაცემები გვიჩვენებს, რომ ანალოურ მიდამოში ნაწლავის კედელი ამოფენილია ორი სხვადასხვა წარმოშობის და დეტერმინაციის მქონე ეპითელური ქსოვილებით, რომელთა შორის არსებობს შესაყარი.

მიღებული დასკვნა ეთანხმება ავტორთა მონაცემებს, რომლებიც შეისწავლიდნენ ხერხემლიან ცხოველთა სხვადასხვა წარმომადგენლებში ეპითელიუმებს შორის ურთიერთობის საკითხს ანალოურ მიდამოში (ე. არჩიანი, ა. ბლუმბერგი, ა. სილანტიევი, მ. სიხარულიძე, მ. სიხარულიძე და ა. ლეჟავა, ა. ლეჟავა და მ. კოლოძეარი-მარკინა და სხვ.).

მიღებული შედეგი ბატისნაირ ფრინველთა კლოაკაში ეპიდერმული ეპითელიუმის ნაწლავის ტერიტორიაზე კრანიალური მიმართულებით გადანაცვლების და ცვალებადობის შესახებ, საგნებით ადასტურებს ა. ლეჟავას (1959) მიერ დადგენილ ორ პროცესს: 1. ერთი ქსოვილის (ეპიდერმული ქსოვილის) მიერ მეზობელი ქსოვილის (ენტეროდერმული) გაჭმა-რღვევას ორგანიზმის ნორმალური ცხოველმყოფელობის დროს და 2. ნაწლავში კრანიალურად გადანაცვლებული ეპიდერმულ ქსოვილზე მისთვის უჩვეულო გარემოს ფორმატულ გავლენას ზრდასრულ ორგანიზმში.

თბილისის უნივერსიტეტის
ჰისტოლოგიის კათედრა

(შემოვიდა რედაქციაში 26. VI. 1961 წ.)

АРЗИАНИ Е. К.

ГИСТОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЭПИТЕЛИЕВ В ОБЛАСТИ СТЫКА В КЛОАКЕ НЕКОТОРЫХ ПТИЦ (Гусеобразные—Anseriformes)

Резюме

Были изучены межэпителиальные стыки в клоаке домашнего гуся (*Anser domesticus* L) и дикой утки (*Anas platyrhynchos* L).

Полученные нами результаты показывают, что кишечная стенка анальной области выстлана двумя разными по структуре, происхождению и детерминации эпителиальными тканями, между которыми имеется стык.

Этот вывод согласуется с данными других авторов, изучавших анальный стык эпителиев у разных представителей позвоночных животных (Е. К. Арзиани, 1947, А. Ж. Блюмберг, 1950, 1955, М. М. Сихарулидзе, 1959, М. М. Сихарулидзе и А. С. Лежава, 1961, А. С. Лежава и М. Л. Коложвари—Маркина, 1961 и др.).

В ближайших участках от стыка, как эпидермальный, так и энтеродермальный эпителии, очевидно, в результате взаимного влияния испытывают ряд изменений.

Толщина эпидермального покрова в сторону стыка постепенно нарастает. В собственном слое слизистой оболочки у стыка эпидермальный эпителий образует параллельно расположенные тяжи, имеющие форму кишечных крипт. Клетки этих „эпидермальных крипт“ дифференцированы неодинаково. По краям, и особенно на конце, „крипт“ расположены малодифференцированные элементы, в толще которых встречается много митотических фигур, в сторону же осевой части „крипты“ клетки постепенно становятся плоскими и ороговевающими.

Нами было показано, что „эпидермальные крипты“ у домашнего гуся и дикой утки имеют отличающуюся друг от друга форму. В первом случае — напоминающую пробирку, во втором — овоидную. Это оказывается не случайным. Соответственно неодинаковыми оказались кишечные крипты у этих птиц: у гуся они имеют форму пробирки, а у утки — овоидную.

Разная и характерная форма кишечных крипт, очевидно, является видовым признаком изученных птиц.

В свою очередь, кишечные крипты и ворсинки в направлении к стыку становятся ниже и, в некоторых случаях, перекошены в сторону эпидермиса. Иногда крипты, непосредственно примыкающие к эпидермальному эпителию, бывают замкнуты, чрезмерно расширены и наполнены слизью (рис. 1).

Наиболее важным выводом нашей работы мы считаем факт перемещения эпидермального эпителия на территорию энтеродермального в слизистой оболочке домашнего гуся и дикой утки. Перемещение эпидермального покрова, прежде всего, подтверждается наглядными картинками, имеющимися на препаратах (рис. 2 и 4); во-вторых, тем, что под „эпидермальными криптами“ расположена аденоидная ткань, характерная для кишечного эпителия и, наконец, формативным влиянием на эпидермальный эпителий несвойственной для него среды, выражающейся в том, что эпидермальный покров, переместившийся на территорию энтеродермального образует „крипты“, имеющие форму и направление кишечных.

Наши данные, касающиеся перемещения эпидермального эпителия на территорию энтеродермального в клоаке у гусиных, полностью подтверждают ранее установленные А. С. Лежава (1959) в анальной области ряда млекопитающих животных и у человека явления:

1. Активное разрушение одной тканью (эпидермальной) другой смежной ткани (энтеродермальной) в условиях нормальной жизнедеятельности организма и

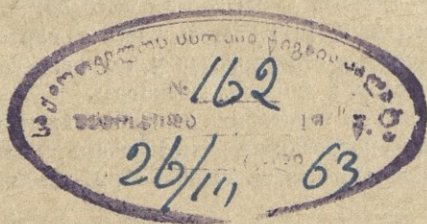
2. Формативное воздействие на эпидермальный эпителий новой, необычной для среды у взрослых особей.

დამოწმებული ლიტერატურა

- არზიანი ე., არზიანი Е. К. 1947. Репаративная регенерация кожного и кишечного эпителиев на месте их стыка в анальной области. Тезисы докл. гистол. конференц. Ленинград.
- ბლუმბერგი ა., Блюмберг А. Ж. 1950. Экспериментально-гистологическое исследование эпителиев кожного и кишечного типов в смежном участке. Автореф. дисс., Ленинград.
- ბლუმბერგი ა., Блюмберг А. Ж. 1955. Гистологические особенности эпителиальной выстилки анальной области у крыс. АН СССР, 105, 3.
- კვინიხიძე გ. 1959. შინაური ქათმის საყლაპავი მილის და ჯირკვლევანი კუჭის ეპითელიუმებს შორის შესაყარის განვითარება. გაფართოებული ჰისტოლოგ. კონფერენც. მოხს. თეზისები. თბილისი.
- კორძია მ. 1959. ზოგიერთი თევზის, ამფიბიის, რეპტილიის და ფრინველის კუჭისა და საყლაპავის ეპითელიუმებს შორის შესაყარი. გაფართოებული ჰისტოლოგ. კონფერენც. მოხს. თეზისები. თბილისი.
- ლექვაია ა. 1959. ეპიდერმული ეპითელიუმის მიერ ენტეროდერმული ეპითელიუმის გაჭმარღვევა ორგანიზმის ცხოველმყოფელობის ჩვეულებრივ პირობებში. გაფართოებული ჰისტოლოგ. კონფერენც. მოხს. თეზისები. თბილისი.
- ლექვაია ა. და კოლოჯვარი-მარკინა მ. 1961. შინაური ქათმის კლოაკაში ეპითელიუმებს შორის შესაყარის განვითარება. თსუ შრომები, ტ. 88.
- სინარულიძე მ. 1959. ეპითელიუმებს შორის შესაყარი ზოგიერთი ამფიბიის, რეპტილიის და ფრინველის კლოაკაში. გაფართოებული ჰისტოლოგ. კონფერენც. მოხს. თეზისები. თბილისი.
- სინარულიძე მ. და ლექვაია ა. 1961. ზოგი ამფიბიის, რეპტილიის და შინაური ქათმის ეპითელიუმებს შორის შესაყარი კლოაკაში თსუ შრომები, ტ. 88.
- სილანტიევი ა., Силантьев А. К. 1949. Гистологическая картина многолетних оперативных сращений кожи и стенки кишки у человека. Тезисы докл. 5-го Всесоюз* съезда анат., гистол. и эмбриол., Ленинград.
- სლოპინი ნ., Хлопин Н. Г. 1935. О некоторых особенностях и значении пограничных участков между покровными эпителиальными пластами разного строения в пищеварительном аппарате. Юбил. сб. 25-лет науч. деят. проф. Н. Н. Аничеева.

Кафедра гистологии
Тбилисского университета

(Поступила в редакцию 26. VII. 1961 г.)



გადაეცა წარმოებას 29/I-62
ხელმოწერილია დასაბეჭდად 12/III-63 წ.
ანაწყოების ზომა 7×11
ქალაქის ზომა 70×108
ნაბეჭდ თაბახთა რაოდენობა 9,93
საადრიცხვო-საგამომცემლო თაბახთა რაოდენობა 7,3

ფასი 75 კაპ.

შეკვეთა № 108

შე 03181

ტირაჟი 300

თბილისის სახელმწიფო უნივერსიტეტის გამომცემლობის სტამბა,
თბილისი, ი. ჭავჭავაძის პროსპექტი, 1.

Типография Издательства Тбилисского государственного университета,
Тбилиси, проспект И. Чавчавадзе, 1.