

რუსუდან რუსაძე

ჰისტოლოგია

სახელმძღვანელო თბილისის სახელმწიფო სამედიცინო უნივერსიტეტის
სტუდენტებისათვის



თბილისის სახელმწიფო სამედიცინო უნივერსიტეტის გამომცემლობა

2009

დამტკიცებულია სახელმძღვანელოდ თსსუ აკადემიური საბჭოს მიერ
თბილისის სახელმწიფო სამედიცინო უნივერსიტეტის
სტუდენტებისათვის

რეცენზენტები:

თ. ლეკანოსიძე,

ვ. ჯიჟინი,

საქ. მეცნ. აკადემიის ნევრ-კორექსპონდენტი,
მეცნ. დამსახურებული მოღვაწე, მედ. მეცნ. დოქტორი
პროფესორი

მედ. მეცნ. დოქტორი, პროფესორი

ს ა რ ჩ ე ვ ი

თავი 1	თავი 5
პისტოლმოზიური კვლევის მეთოდები	აპითალური ქსოვილი
სინათლის მიკროსკოპი	უჯრედმორისი კავშირები
ელექტრონული მიკროსკოპი	ეპითელური ქსოვილის ტიპები
მასკანიგებელი ელექტრონული მიკროსკოპი	ჯირკვლოვანი ეპითელიუმი
აუტორადიოგრაფია	
ცოცხალი უჯრედებისა და	თავი 6
ქსოვილების შესწავლა	შემაერთებელი ქსოვილი
უჯრედული კომპონენტების ფრაქციება და დაყოფა	შემაერთებელი ქსოვილის
პისტოქიმიო და ციტოქიმიო	პისტოფიზიოლოგია
იმუნოციტოქიმიო	
	თავი 7
თავი 2	ცხიმოვანი ქსოვილი
უჯრედი	
პლაზმური მემბრანა	თავი 8
ციტოპლაზმა	ხრტილოვანი ქსოვილი
მიტოქონდრია	
რიბოსომა	თავი 9
ენდოპლაზმური ბაღე	კვლევიანი ქსოვილი
გოლჯის აპარატი (გოლჯის კომპლექსი)	პერიოსტეუმი და ენდოსტეუმი
ლიზოსომები	ქელის ტიპები
პეროქსისომები	ტლანტოქოკოვანი ქლოვანი ქსოვილი
პროტეასომები	ფორფიტოვანი ქლოვანი ქსოვილი
ციტოჩონჩხი	ქელის პისტოგენეზი
შუალედური ფილაგენტები	პირდაპირი ოსტეოგენეზი
უჯრედული ტრანსპორტი	
აქეაფორინები	თავი 10
ციტოპლაზმური ჩანართები	კუნთოვანი ქსოვილი
ბირთვი	ჩონჩხის განივზოლიანი
უჯრედის გაყოფა	კუნთოვანი ქსოვილი
	გულის კუნთოვანი ქსოვილი
	გლუვი კუნთოვანი ქსოვილი
	კუნთოვანი ქსოვილის რეგენერაცია
თავი 3	
აღამიანის ემბრიოლოგიის საფუძვლები	თავი 11
გამეტოგენეზი	ნერვული ქსოვილი
სპერმატოგენეზი	დენდრიტები და აქსონები
ოოგენეზი	სინაფსური კავშირები
განაყოფიერება	გლიური უჯრედები
ზიგოტის დაყოფა	ნერვული ბოჭკოები
ბლასტოციტის ნარმოქმნა	
ემბრიონული განვითარების მეორე კვირა	თავი 12
ემბრიონული განვითარების	ნერვული სისტემა
მესამე კვირა	ცენტრალური ნერვული სისტემა
გულ-სისხლძარღვთა სისტემის	პერიფერიული ნერვული სისტემა
განვითარების დასაწყისი	ნერვული სისტემის განვითარება
ემბრიონული განვითარების	
მეოთხე კვირა	თავი 13
ემბრიონული განვითარების	გულ-სისხლძარღვთა სისტემა
V — VIII კვირა	სისხლძარღვების ორგანიზაციის
	ძირითადი გეგმა
	არტერიები
თავი 4	
უჯრედთა ინტეგრაცია ქსოვილებში	

კაპილარები	237	დაკავშირებული ჯირკვლები	339
ვენები	243	კუჭუკანა ჯირკვალი	339
კაროტიდული სხეულები	245	ლვილი	343
კაროტიდული სინუსები	246	ნაღვლის ბუშტი	348
ლიმფურ ძარღვთა სისტემა	246		
გული	248		
		თავი 19	
თავი 14		გამომყოფი სისტემა	349
სისხლი	250	თირკმელი	349
		შარდის გამომტანი გზები	361
თავი 15		შარდის ბუშტი	361
უროგრაფია — სისხლის ნარმოქმდა	267	შარდსადენი	362
ძელის ტვინი	268		
		თავი 20	
თავი 16		სასუნთქი სისტემა	363
იგუნარი სისტემა		პლევრა	374
და ლიმფოიდური ორგანოები	274		
თიშუსი	282	თავი 21	
ლიმფური კვანძი	285	კანი	375
ელენთა	288	თმა	382
თავისუფალი ლიმფოიდური ქსოვილი	292	ფრჩხილები	382
		კანის ჯირკვლები	384
თავი 17			
ენდოკრინული სისტემა	294	თავი 22	
ჰიპოფიზი	294	მამაკაცის სასქესო სისტემა	386
ეპიფიზი	300	სათესლე	386
ფარისებრი ჯირკვალი	302	მამაკაცის სასქესო სისტემის	
ფარისებრანლო ჯირკვალი	305	დამატებითი ჯირკვლები	393
თირკმელზედა ჯირკვალი	307		
დიფუზური		თავი 23	
ნეირო-ენდოკრინული სისტემა	312	ქალის სასქესო სისტემა	395
		საკვერცხე	395
თავი 18		სამეილოსნოს ლულა	402
საჭმლის მომნელებელი სისტემა	313	სამეილოსნო	403
პირის ღრუ	315	სარძევე ჯირკვლები	407
ენა	315		
ხახა	317	თავი 24	
კბილი	318	მრქნობათა ორგანოები	408
სანერწყვე ჯირკვლები	325	მხედველობის ორგანო	413
საყლაპავი	328	ბროლი	416
კუჭი	328	ბადურა	417
ნერილი ნაწლავი	333	თვალის დამხმარე აპარატი	421
მსხვილი ნაწლავი	338	ქუთუთოები	421
ჭიაველა დანამატი	339	საცრემლე აპარატი	421
საჭმლის მომნელებელ ტრაქტთან		ყური	
		(კარიბჭე — ლოკოინას აპარატი)	421
		ლიტერატურა	429

შესავალი

მედიცინა განუწყვეტილო განვითარებად მეცნიერებათა რიგს განეკუთვნება. უკანასკნელ წლებში, კვლევის მეთოდების დახვეწამ და სრულყოფილი, მაღალი შესაძლებლობების მქონე აპარატურის შექმნამ მედიცინის ყველა დარგის ინტენსიური განვითარება განაპირობა. აღსანიშნავია, რომ ყველაზე დიდი ინფორმაცია მოლეკულური და უჯრედული ბიოლოგიის სფეროში დაგროვდა, რამაც უჯრედული და სუბუჯრედული კომპონენტების აგებულების, ურთიერთქმედებისა და მათი მონაწილეობით განხორციელებული პროცესების მოლეკულურ საფუძვლებში გარკვევის შესაძლებლობა მოგვცა. ამდენად, უჯრედის პისტოლოგიისა და ულტრასტრუქტურის ცოდნა მეტად მნიშვნელოვანი გახდა ისეთი ბაზისური დისციპლინების შესწავლისათვის, როგორცაა ბიოქიმია, ფიზიოლოგია, იმუნოლოგია, პათოლოგიური ანატომია და პათოლოგიური ფიზიოლოგია. თამამად შეიძლება ითქვას, რომ პისტოლოგია არასოდეს ყოფილა ისეთი მნიშვნელოვანი მედიცინისა და ბიოლოგიის შესწავლისათვის, როგორც დღეს. დაავადების გამომწვევი მიზეზების, განვითარების მექანიზმისა და საეარაუდო გამოსავლის გასააზრებლად პისტოლოგიის, ულტრასტრუქტურისა და უჯრედის ბიოლოგიის ცოდნა აუცილებლობად იქცა.

პისტოლოგიის შესწავლისას სტუდენტებისათვის ერთ-ერთ მთავარ სირთულეს ცოცხალ ორგანიზმში არსებული სტრუქტურულ-ფუნქციური ინტეგრაციის სწორი აღქმა წარმოადგენს. ამ თვალსაზრისით, სახელმძღვანელოში თითოეული სტრუქტურა ფუნქციასთან შესაბამისობაშია განხილული. ამასთან ერთად, სახელმძღვანელოს წინამდებარე მეორე გამოცემაში თითოეულ თავში მოყვანილია კლინიკური კორელაციები, რაც სტუდენტს მიღებული თეორიული ცოდნის კლინიკური მნიშვნელობის გააზრების საშუალებას მისცემს.

სახელმძღვანელო უჯრედის სტრუქტურულ-ფუნქციური დახასიათებით და მასში მიმდინარე პროცესების მოლეკულური საფუძვლების განხილვით იწყება. სტუდენტებისათვის მაქსიმალურად გასაგები სახით არის წარმოდგენილი ადამიანის ემბრიონული განვითარების ძირითადი ეტაპები. ქსოვილებში უჯრედების ინტეგრაციის თავისებურებებში უკეთ გარკვევის მიზნით, სახელმძღვანელოში დეტალურად არის განხილული უჯრედშორისი ურთიერთობების სახეები (უჯრედ-უჯრედული და უჯრედ-მატრიქსული) და მონაწილე სტრუქტურები (ადჰეზიური მოლეკულები, უჯრედშორისი კავშირები, რეცეპტორ-ლიგანდის ურთიერთობა და ა.შ.). მომდევნო თავებში 4 ძირითადი ქსოვილის სტრუქტურულ-ფუნქციური დახასიათება და ორგანოებში მათი ინტეგრაციის თავისებურებანია წარმოდგენილი. შემდგომში სახელმძღვანელოში ორგანოთა სისტემების მიხედვით ორგანოთა უჯრედული და ქსოვილოვანი შენება და ორგანიზაციის პრინციპებია განხილული. ამასთან ერთად, თითოეულ თავში მოწოდებულია მოკლე ინფორმაცია შესაბამის ორგანოების განვითარების შესახებ.

სახელმძღვანელოში დიდი რაოდენობით არის ილუსტრაციები (სქემები, ელექტრონოგრაფები, პისტოლოგიური პრეპარატები), რაც სტუდენტს ორგანიზმის მიკროაგებულების ანალიზისა და შესწავლის პროცესში მნიშვნელოვნად დაეხმარება.

ვიმედოვნებ, რომ წინამდებარე სახელმძღვანელო შესაბამის დახმარებას გაუწევს სამედიცინო უნივერსიტეტის სტუდენტებს თეორიული მედიცინის საფუძვლიან შესწავლაში.

პისტოლოგიური კვლევის მეთოდები

პისტოლოგია ქსოვილების შემადგენელი უჯრედებისა და უჯრედშორისი მატრიქსის აგებულებას სწავლობს. უჯრედებისა და მატრიქსული კომპონენტების ძალიან მცირე ზომები მიკროსკოპის გამოყენებას კვლევისათვის აუცილებელს ხდის. მიკროსკოპული გამოკვლევა, როგორც წესი, საკვლევი ობიექტის სპეციალურ დამუშავებას საჭიროებს. ამდენად, პისტოლოგიური კვლევის მეთოდების გაცნობა მეტად მნიშვნელოვანია საგნის არსში გარკვევისათვის. ამის გამო, წინამდებარე თავში ჩვენ მოკლე ინფორმაციას მოგაწოდებთ კვლევის ძირითადი მეთოდების, მიკროსკოპული კვლევისათვის ქსოვილების მოზადების, ქსოვილოვანი ანათლების ინტერპრეტაციის პრობლემებისა და გამოყენებული საზომი ერთეულების შესახებ.

მსოფილენის მოზადება მიკროსკოპული შესწავლისათვის. ყველაზე ხშირად ქსოვილების შესწავლისათვის ანათლების მეთოდი გამოიყენება. სინათლის მიკროსკოპში ქსოვილების შესწავლა ბუნებრივი ან ხელოვნური განათების გამოყენებით ხდება. ორგანოებისა და ქსოვილების უმეტესობა იმდენად სქელია, რომ მათში სინათლის სხივი ვერ აღწევს, ამიტომ მიკროსკოპული გამოკვლევის ერთერთი მთავარი პირობა თხელი, სინათლის გამტარი ანათლების დამზადებაა. აქვე უნდა აღინიშნოს, რომ ცხოველურ ორგანიზმებში არსებობს თხელი წარმონაქმნები (მეზენტერიუმი, თავის ტვინის ქსელისებრი გარსი), რომლებიც სინათლეს თავისუფლად

ატარებს და წინასწარ დაჭრას არ საჭიროებს. მრავალჯერადი ხმარების პისტოლოგიური პრეპარატების დამზადება მთელი რიგი თანმიმდევრული პროცესების ერთობლიობაა, რომლის შედეგად ფიქსირებული და შედგებილი პრეპარატი სასაგნე მინაზე თავსდება და მიკროსკოპული გამოკვლევისათვის მზად არის. პრეპარტის მოზადება ძალიან ნატიფი პროცესია და შესაბამისი ქიმიური ნივთიერებების ძალიან ზუსტ გამოყენებას მოითხოვს. პრეპარატი ისე უნდა დამზადდეს, რომ შესასწავლ ორგანოებსა და ქსოვილებს სიცოცხლისდროინდელი სტრუქტურა და მოლეკულური შემადგენლობა მაქსიმალურად ჰქონდეთ შენარჩუნებული.

პროცესს, რომლის მეშვეობითაც ქსოვილებისა და ორგანოების სიცოცხლისდროინდელი სტრუქტურის შენარჩუნება ხდება **ფიქსაცია** ეწოდება. ფიქსაცია საკვლევი ობიექტში აუტოლიზური და ბაქტერიული მონელების პროცესების შეჩერებას განაპირობებს. ფიქსაციისათვის საკვლევი ორგანოსა თუ ქსოვილის მცირე ზომის ნაჭრებს საფიქსაციო ხსნარებში ათავსებენ. ქიმიურ ნივთიერებას, რომელიც ქსოვილის სტრუქტურული და მოლეკულური თავისებურებების შენარჩუნების უნარით ხასიათდება, **ფიქსატორი** ეწოდება. რუტინული სინათლის მიკროსკოპული კვლევისათვის ერთერთი ყველაზე ეფექტური და ხშირად გამოყენებული ფიქსატორი 4%-იანი ფორმალდეჰიდის ბუფერული იზოტონური ხსნარია. ფიქსაციის პრო-

ცვისი არის არც თუ ისე მარტივია და ზოგიერთ შემთხვევაში ბოლომდე ახსნილი არ არის. ფორმალდეჰიდი და გლუტარალდეჰიდი (ასევე ფართოდ გამოყენებული მეორე ფიქსატორი) ქსოვილოვანი ცილების ამინოჯგუფებთან (NH_2) შედის რეაქციაში. გლუტარალდეჰიდის შემთხვევაში ფიქსაციური ეფექტის გამყარებას განაპირობებს ის ფაქტი, რომ ეს უკანასკნელი დიალდეჰიდი და ცილებთან გვერდითი კავშირების დამყარების უნარი აქვს.

ელექტრონულ მიკროსკოპული კვლევა ბევრად უფრო ნატივ ფიქსაციას მოითხოვს. ამიტომ ულტრასტრუქტურული კვლევისათვის ორმაგი ფიქსაცია გამოიყენება. საკვლევი ობიექტი ჯერ გლუტარალდეჰიდის ბუფერულ ხსნარში თავსდება, შემდგომ კი – მეორადი ფიქსაციისათვის ოსმიუმის ოთხხანგი ბუფერულ ხსნარში. ოსმიუმის ოთხხანგი ერთდროულად ლიპიდებისა და ცილების სტრუქტურის შენარჩუნებასა და შეღებვას განაპირობებს.

როგორც უკვე აღინიშნა, მიკროსკოპული კვლევისათვის აუცილებელია თხელი საკვლევი ობიექტის არსებობა, რომელიც სინათლის სხივს (სინათლის მიკროსკოპში) ან ელექტრონების ნაკადს (ელექტრონულ მიკროსკოპში) იოლად გაატარებს. ამ მიზნით საკვლევი მასალისაგან თხელი ანათლები უნდა დამზადდეს. ქსოვილებისა და ორგანოების თხელი ანათლების დამზადებისათვის კი, თავის მხრივ, მათი გასამყარებელი ნივთიერებებით გაუღენტოება საჭირო, რათა დაჭრისათვის აუცილებელი მყარი კონსისტენცია იქნეს მიღებული. პროცესს, რომლის მეშვეობითაც საკვლევი ობიექტს დაჭრისათვის საჭირო მყარი კონსისტენცია ეძლევა, ჩაყალიბება ეწოდება. ჩაყალიბებას წინ მასალის გაუწყლოება და გამჭვირვალება უსწრებს. წყლის წართმევა (დეჰიდრატაცია) საკვლევი მასალის აღმაელი კონცენტრაციის

სპირტებში თანმიმდევრული მოთავსებით ხდება (როგორც წესი 70%-დან 100%-მდე). შემდგომში სპირტი რომელიმე გამხსნელი ნანაცვლდება (ქლოროფორმი, ქსილოლი). გამხსნელი მასალის გაუღენტოებას მისი გამჭვირვალება ახლავს თან. ამ პროცედურის შემდეგ მასალა თავსდება გასამყარებელ ნივთიერებაში (პლასტიკურ რეზინში ოთახის ტემპერატურაზე ან გამდნარ პარაფინში, ჩვეულებრივ, 58-60 °C –ზე). მაღალ ტემპერატურაზე გამხსნელი ორთქლდება, ხოლო მის ადგილს გასამყარებელი ნივთიერება იკავებს. პლასტიკურ რეზინებში ჩაყალიბებისას საკვლევი მასალის გაუწყლოება და გამჭვირვალება სპეციალური პლასტიკური გამხსნელებით ხდება. შემდგომში ეს გამხსნელები პლასტიკური რეზინებით ჩანაცვლდება. პლასტიკური რეზინების გამოყენება თავიდან აგვაცილებს მაღალი ტემპერატურის მოქმედებით ქსოვილების შეჭმუხვნას, რასაც პარაფინში ჩაყალიბებისას ამა-თუ იმ ხარისხით ყოველთვის აქვს ადგილი. პარაფინის ან სხვა გასამყარებელი ნივთიერების პატარა ბლოკები, მათში მოთავსებული საკვლევი ობიექტით დასაჭრელად მზად არის. ხელსაწყოს, რომლის მეშვეობითაც თხელი ანათლების მიღება ხდება, მიკროტომი ეწოდება. მასალა ფოლადის ან მინის დანებით იჭრება. 1-დან 10 მკმ სისქის ანათლები თავსდება თბილ წყალში, საიდანაც ისინი სასაგნე მინებზე გადააქეთ. მასალის დამუშავება სპირტებსა და გამხსნელებში ლიპიდების გახსნას იწვევს, რაც არცთუ ისე სასურველი ეფექტია, როდესაც ამ ორგანული ნივთიერებების შეწავლაა საჭირო. გამოსაყალს ასეთ შემთხვევებში მასალის გაყინვით გამყარება იძლევა, ხოლო ანათლების დასამზადებლად გამყინავი მიკროტომი, ან მისი გაუმჯობესებული ნაირსახეობა კრიოსტატი (გერმ. kryos, სიცვიე + statos, შენარჩუნება) გამოიყენება. გაყინვის მეთოდი

ანათლების ძალიან სწრაფი დაშვადების საშუალებას იძლევა, ვინაიდან გვერდს უფლის ფიქსაციის, გაუწყლოების, გამჭვირვალებისა და ჩაყალიბების ხანგრძლივ პროცედურას. ამის გამო, გაყინვის მეთოდი, ჩვეულებრივ, გამოიყენება ქირურგიულ პრაქტიკაში, როდესაც ოპერაციის მსვლელობისას სწრაფი მორფოლოგიური დიაგნოსტიკის აუცილებლობა იქმნება. ეს მეთოდი ასევე ეფექტურია ძალიან მგრძობობარე ფერმენტებისა და მცირე ზომის მოლეკულების ჰისტოქიმიური შესწავლისათვის, რომლებიც აქტივობას მოკლე დროში კარგავენ, რის გამოც კვლევის ჩვეული გზა მათი გამოვლენის საშუალებას მნიშვნელოვნად ამცირებს.

ქსოვილების უმეტესობა, მცირე გამონაკლისის გარდა უფერულია, ასე რომ, მათი შესწავლა სინათლის მიკროსკოპში შეღებვის გარეშე ძალიან ძნელია. ქსოვილთა შეღებვის მეთოდები არა მარტო მათი დანახვის, არამედ სხვადასხვა ქსოვილებისა და სტრუქტურების ერთმანეთისაგან გარჩევის საშუალებას გეაძლევს. ჰისტოლოგიურ ტექნიკაში გამოყენებული საღებავები ქსოვილოვან კომპონენტებს მეტ-ნაკლებად ამორჩევით ღებავს. საღებავების უმეტესობა ტუტე ან მჟავა ბუნებისაა. ქსოვილოვანი კომპონენტები, რომლებიც უპირატესად ძირითადი (ფუჟე) საღებავებით იღებება **ბაზოფილური (ბერძნ. basis, ფუჟე, + phileo, სიყვარული)** სტრუქტურების სახელწოდებით არის ცნობილი. სტრუქტურებს, რომლებსაც მიდრეკილება მჟავა საღებავების მიმართ აქვთ, **აციდოფილური (ბერძნ. acidum, მჟავა + phileo)** სტრუქტურები ეწოდება. ძირითადი საღებავები (ჰემატოქსილინი, მეთილენის ღურჯი, ტოლუიდინის ღურჯი) უმეტესად ისეთ ქსოვილოვან კომპონენტებთან ურთიერთქმედებს, რომელთა შემადგენლობაში მჟავა ბუნების ნივთიერებები შედის (მაგ. ნუკლეინის მჟავები, გლიკოზამინოგლიკანე-

ბი, მჟავე გლიკოპროტეინები). მჟავე საღებავები (მაგ. ეოზინი, მჟავე ფუქსინი) ქსოვილების ისეთ აციდოფილურ კომპონენტებს ღებავს, როგორცაა მიტოქონდრია, სერეცეიული გრანულები და კოლაგენი.

ჰისტოლოგიურ პრაქტიკაში ყველაზე ხშირად ორი საღებავი — ჰემატოქსილინი და ეოზინი გამოიყენება. ჰემატოქსილინი ბირთვს და ციტოპლაზმის სხვა ბაზოფილურ სტრუქტურებს (ციტოპლაზმის რნმ-ით მდიდარი უბნები) იისფრად ღებავს. ეოზინი ციტოპლაზმას — წითლად, ხოლო კოლაგენს ვარდისფრად ღებავს. სხვადასხვა ტიპის ჰისტოლოგიური კვლევისათვის სხვადასხვა საღებავები გამოიყენება, რაც ქსოვილების სხვადასხვა კომპონენტების გამოვლენის საშუალებას იძლევა. შეღებვის გარდა ჰისტოლოგიურ ტექნიკაში (ძირითადად ნერეული სისტემის ელემენტების შესასწავლად) ფართოდ გამოიყენება ქსოვილების გაჟღერება (იმპრეგნაცია) ვერცხლის და ოქროს მარილებით.

სინათლის მიკროსკოპი

სინათლის მიკროსკოპში შეღებილი პრეპარატების შესწავლა ბუნებრივი ან ხელოვნური განათების გამოყენებით ხდება. მიკროსკოპი მექანიკური და ოპტიკური ნაწილებისაგან შედგება. ოპტიკური სისტემა ღინზების სამი სისტემით: კონდენსორით, ობიექტივითა და ოკულარით არის წარმოდგენილი. კონდენსორი ახდენს სინათლის სხივის ფოკუსირებას, რომელიც საკვლევე ობიექტს ანათებს. ობიექტივი საკვლევი ობიექტის გამოსახულებას ადიდებს და ოკულარისაკენ მიმართავს. ოკულარი, თავის მხრივ, ადიდებს გამოსახულებას და მას მკვლევარის ბადურის ან ფოტოფირისაკენ მიმართავს. საკვლევი ობიექტის ტოტალური გადიდების მნიშვნელობა ოკულარისა და ობიექტივის

გადიდების მაჩვენებლების ნამრავლს უდრის. ყარდა ჩვეულებრივი სინათლის მიკროსკოპისა არჩვენ მიკროსკოპის რამდენიმე სახეს, რომლებიც სხვადასხვა სახის სპეციალური კვლევის საშუალებას იძლევა.

შეზღუდვით-პოლარისტიკული მიკროსკოპი.
ჩვეულებრივ, შეუღებაზე პრეპარატების შესწავლა სინათლის მიკროსკოპში შეუძლებელია, ვინაიდან ყველა ობიექტს ერთნაირი ოპტიკური სიმკვრივე და შექმტეხობა ახასიათებს. ფაზურ-კონტრასტული მიკროსკოპის ღინზათა სისტემა შეუღებაზე პრეპარატების დანახვის საშუალებას იძლევა. მიკროსკოპის მუშაობის პრინციპი ემყარება იმ ფაქტს, რომ სხვადასხვა რეფრაქტორული თვისებების მქონე უჯრედებსა და უჯრედშორის ნივთიერებაში გასვლის დროს სინათლის სხივი მიმართულებას და სიჩქარეს იცვლის, რაც ამ სტრუქტურებს განსხვავებულ, მეტ-ნაკლებად მუქ და ნათელ შესახედაობას ანიჭებს.

პოლარიზაციული მიკროსკოპი. როდესაც ჩვეულებრივი სინათლის სხივი პოლარიზაციულ ფილტრში გადის იგი მხოლოდ ერთი მიმართულებით განიცდის ეიბრაციას. თუ მიკროსკოპში ამ სხივის გზაზე დამატებით ფილტრს მოვათავსებთ, რომლის ძირითადი ღერძი პირველი ფილტრის პერპენდიკულარული იქნება, მივიღებთ ბნელი არის ეფექტს. იმ შემთხვევაში თუ საკვლევი ობიექტი, რომელმაც ორიენტირებულ მოლეკულებს შეიცავს (მაგ. უჯრედისი, კოლაგენი, მიკრომილაკები, მიკროფილაამენტები და სხვ.), ორ პოლარიზაციულ ფილტრს შორის მოთავსდება, მათი განმეორებადი, ორიენტირებული მოლეკულური სტრუქტურა პოლარიზაციული ფილტრიდან გამოსული სინათლის სხივის როტაციის საშუალებას იძლევა. ამ შემთხვევაში, ეს უკანასკნელი, საკვლევი ობიექტის სიგრძივი ღერძის ირგვლივ ბრუნავს. შესაბამისად, წარმოიქმნება მუქი და ნათელი არეების მონაცე-

ლეობა. პოლარიზებული სინათლის სხივის ეიბრაციის მიმართულების როტაციის უნარს ორმაგშექმტეხობას უწოდებენ.

ფლუორესცენციული მიკროსკოპი. ზოგიერთ ფლუორესცენციულ ნივთიერებაზე გარკვეული სიგრძის ტალღის მქონე სინათლის სხივის ზემოქმედება უფრო გრძელი ტალღის მქონე სინათლის სხივის გამო-სხივებას იწვევს. ფლუორესცენციულ მიკროსკოპში შესასწავლ ობიექტზე ზემოქმედება, ჩვეულებრივ, ულტრაიისფერი სხივებით ხდება, ისე რომ საპასუხო გამოსხივება სპექტრის ხილულ ნაწილში მდებარეობს. ფლუორესცენციის უნარის მქონე სტრუქტურა ბნელ ფონზე კაშკაშა, მბრწყინავე ნაწილაკების სახით ჩანს. ამ მეთოდით კვლევისათვის მიკროსკოპს ულტრაიისფერი სხივების მძლავრი წყარო გააჩნია. ამასთან ერთად, ობიექტივის ღინზების შემდეგ, მკვლევარის თვალის დასაცავად, ულტრაიისფერი სხივების მოსაცილებელი სპეციალური ფილტრებია მოთავსებული. სადებაებუად გამოყენებულია ფლუორესცენციული უნარის მქონე ნივთიერებები, რომლებსაც უჯრედის მაკრომოლეკულებისადმი აქვთ მიდრეკილება (მაგ. აკრიდინის ორანჯი, რომელიც დნმ-სა და რნმ-ს უკავშირდება; ფლუორესცენციულ მიკროსკოპში შესწავლისას დნმ-აკრიდინ ორანჯის კომპლექსი მოყვითალო - მომწვანო ნათებას, ხოლო რნმ-აკრიდინის კომპლექსი - მოწითალო-ნარინჯისფერ ნათებას იძლევა).

ელექტრონული მიკროსკოპი

არჩვენ ორი სახის — ტრანსმისიულ და მასკანიტრებულ — ელექტრონულ მიკროსკოპს. რომელთა მოქმედება ქსოვილოვანი კომპონენტებისა და ელექტრონების ურთიერთობაზეა დამყარებული.

ელექტრონული მიკროსკოპის მუშაობის

პრინციპი ემყარება იმ ფაქტს, რომ ელექტრო-მაგნიტურ ველში გასვლისას ელექტრონები გადაიხრება (ისევე როგორც სინათლის სხივი მინის ლინზეში გასვლისას). ელექტრონების წარმოქმნის წყაროს მიკროსკოპში გავარეარებული მეტალის მათეული (კათოდი) წარმოადგენს. კათოდიდან ამოფრქვეული ელექტრონები ანოდსა და კათოდს შორის არსებულ სივრცეში დაახლოებით 60-100 კV სიდიდის პოტენციალთა სხვაობის ქვეშ ექცევა. ელექტრონები მიემართება ანოდისაკენ, რომელიც მეტალის ფირფიტაა. ანოდის შუაში მცირე ზომის ხერელია. ელექტრონების ნაწილი ამ ხერელში გადის და მუდმივ ნაკადს ქმნის. ამ ნაკადის გზაზე მოთავსებულია მაგნიტური კოჭები, რომლებიც მძლავრ ელექტრომაგნიტურ ველებს ქმნიან. ელექტრონები მაგნიტურ ველში გადისას მიმართულებას იცვლის და გადაიხრება, ისე როგორც ეს სინათლის მიკროსკოპში ხდება. ასე რომ, მაგნიტური კოჭების მიერ შექმნილი ელექტრომაგნიტური ველები სინათლის მიკროსკოპის მინის ლინზების ანალოგს წარმოადგენს. პირველი ელექტრომაგნიტური ველი ანოდსა და საკელეე ობიექტს შორის არის მოთავსებული და სინათლის მიკროსკოპის კონდენსორის ლინზას შეესაბამება. ოვი ელექტრონების ნაკადს საკელეეი ობიექტისაკენ მიმართავს. შემდეგი მაგნიტური ველი (ობიექტივის ლინზა) ობიექტის გამოსახულებას იძლევა. ეს გამოსახულება მომდევნო ერთი ან ორი მაპროეცირებელი ველის მეშვეობით დიდდება და საბოლოოდ ფლუორესცენციული ნიეთიერებით დაფარულ ეკრანზე ან ფოტოფირზე ფოკუსირდება.

ელექტრონული მიკროსკოპისათვის ბევრად უფრო თხელი ანათლებია (0,02-0,1 მკმ) საჭირო, ვიდრე სინათლის მიკროსკოპისათვის, ამიტომ მასალის ჩაყალიბება ძალიან მყარ, ორგანულ ფისებში ხდება. მიღებული ბლოკ-

ბი იმდენად მყარია, რომ მათი დაჭრა მხოლოდ სპეციალური მინის ან ალმასის დანებით არის შესაძლებელი. ხელსაწყოს, რომლითაც ულტრათხელი ანათლების მიღება ხდება, ულტრატომი ეწოდება. ეინაიდან ელექტრონების ნაკადი მინაში ეერ ატანს, ულტრათხელი ანათლები მცირე ზომის მეტალის ბადეზე თავსდება. მიკროსკოპში იმ ანათლების შესწავლა ხდება, რომლებიც ბადის თავისუფალ სივრცეებს გადაფარავენ.

ელექტრონულ მიკროსკოპიაში ხანდახან კრიოფრაქტურის (გაყინვა-გახლეჩის) მეთოდი გამოიყენება, რომელიც ქსოვილების ფიქსაციისა და ჩაყალიბების გარეშე შესწავლის საშუალებას იძლევა.

მასკანირებელი ელექტრონული მიკროსკოპი

მასკანირებელი ელექტრონული მიკროსკოპი ორგანოების, ქსოვილებისა და უჯრედების სამგანზომილებიანი სტრუქტურის შესწავლის საშუალებას იძლევა. ამ მიკროსკოპში ელექტრონების ძალიან ეიწრო (10 ნმ) ნაკადი საკელეეი ობიექტის ზედაპირის გასწვრივ ნაწილ-ნაწილ მოძრაობს. შეხების თითოეულ წერტილში ელექტრონების ნაკადი ურთიერთქმედებს მეტალის თხელ საფარველთან, რომლითაც საკელეეი მასალა წინასწარ იფარება. ეს ურთიერთქმედება ელექტრონების გადახრას იწვევს. ელექტრონული სიგნალის ფლუქტუაციას აღრიცხავს დეტექტორი, რომელიც თავის მხრივ კათოდის სიკაშკაშის ცვლილებას იწვევს. კათოდიდან წარმოქმნილი ელექტრონების სხივი პირველი სხივის სინქრონულად მოძრაობს. საბოლოო ჯამში ვლბულობთ იმდაგვარ გამოსახულებას, როგორც საგნის ზემოდან განათების შემთხვევაში მიიღება.

ქიმიის, ფიზიოლოგიის, იმუნოლოგიისა და

პათოლოგიის მნიშვნელოვანმა განვითარებამ და მათ შორის მჭიდრო ურთიერთკავშირმა კვლევის ისეთი მეთოდების განვითარება განაპირობა, როგორიცაა პისტოქიმიზა, პისტოფიზიოლოგია, იმუნოპისტოქიმიზა და პისტოპათოლოგია. მათი მეშვეობით მიღებული ინფორმაცია ქსოვილთა ბიოლოგიის საფუძვლიანი შესწავლის თვალსაზრისით მეტად მნიშვნელოვანია. ასე რომ, აღნიშნულ თავში საუბარი კვლევის ამ მეთოდებზეც იქნება.

აუტორადიოგრაფია

აუტორადიოგრაფია კვლევის მეთოდია, რომელიც ქსოვილებში რადიოაქტიური ნივთიერებების გამოვლენის საშუალებას იძლევა. ამ მიზნით გამოიყენება სპეციალური ემულსიები, რომელთა შემადგენლობაში მყოფი ვერცხლის ბრომიდის კრისტალები რადიოაქტიურობის მიკროდეტექტორებია. აღნიშნული მეთოდით კვლევისას ექსპერიმენტულ ცხოველებში წინასწარ შეკვავთ რადიოაქტიური ნივთიერება. შემდგომში საკვლევადაღებული ქსოვილის ანათლები ფოტოგრაფიული ემულსიით იფარება და სპეციალური, შუქგაუმტარი ყუთით მაცივარში ინახება. გარკვეული დროის შემდეგ სლაიდებს ფოტოგრაფიული წესით ამუშავებენ და იკვლევენ მიკროსკოპის ქვეშ. ემულსიაში მყოფი ვერცხლის ბრომიდის კრისტალები რადიაციის მოქმედებით ვერცხლის პატარა შავი მარცვლების სახით გამოკრისტალდება საკვლევი ქსოვილის ზედაპირზე, რაც ქსოვილოვან სტრუქტურებში ამ გრანულების მახლობელ ადგილებში რადიოაქტიურობის არსებობის მარეკებელია. ამ მეთოდის გამოყენება შესაძლებელია, როგორც სინათლის, ისე ელექტრონულმიკროსკოპული კვლევისას. რადიოაქტიური ნივთიერებების ლოკალიზაციის დადგენა ქსოვილებში მიმდინარე პროცესების თანმიმდევრული შესწავლის საშუ-

ალებას იძლევა. მაგალითად, მონიშნული ამინომჟავას შეყვანა ცილის მასინთეზებელ უჯრედში კონკრეტული ცილის სინთეზის პროცესის ეტაპების თანმიმდევრული შესწავლის საშუალებას იძლევა. ამასთან ერთად, პროცესის ინტენსივობა წარმოქმნილი გრანულების რაოდენობის პირდაპირპროპორციულია.

ცოცხალი უჯრედებისა და ქსოვილების შესწავლა

ქსოვილთა (უჯრედთა) კულტურის მეთოდი ცოცხალი უჯრედებისა და ქსოვილების მეტაბოლიზმის პირდაპირი შესწავლის საშუალებას იძლევა. ქსოვილთა კულტურის მეთოდი უჯრედებისა და ქსოვილების ქიმიურად განსაზღვრულ სინთეზურ გარემოში მოთავსებას გულისხმობს, სადაც უჯრედთა ცხოველქმედებისათვის ფიზიოლოგიური პირობებია შექმნილი. ხშირად ამ გარემოს პორმონებს, ციტოკინებს, ზრდის ფაქტორებსა და შრატის კომპონენტებს უმატებენ, რითაც მნიშვნელოვნად ხანგრძლივდება ქსოვილთა კულტურაში მყოფი უჯრედების სიცოცხლე. საბედნიეროდ, მეთოდის ტექნოლოგიური მხარის გაუმჯობესებამ მნიშვნელოვნად გაზარდა მისი შესაძლებლობები. ამჟამად, ლაბორატორიებში უჯრედების ხანგრძლივი დროით შენახვა და სუფთა, მონოუჯრედული კულტურების დამზადებაც არის შესაძლებელი.

კულტურების მომზადებისას უჯრედებს მექანიკური ან ფერმენტული (ტრიპსინით ან კოლაგენაზით) ზემოქმედებით აცალკევებენ. განცალკევებული უჯრედების კულტივირებას ან სუსპენზიაში, ან სპეციალურ თხელ ფირფიტებზე ახდენენ. უკანასკნელ შემთხვევაში უჯრედები თხელ, ერთშირიან აპკს ქმნიან.

ქსოვილთა კულტურის მეთოდი როგორც ნორმული, ისე სიმსივნური უჯრედების მე-

ტაბოლიზმის შესწავლის საშუალებას იძლევა. ეს მეთოდი ასევე მნიშვნელოვანია მიკროორგანიზმების (ვირუსები, მიკოპლაზმები, ზოგიერთი უმარტევიცი) მეტაბოლიზმისა და ქცევის შესასწავლად, რომლებიც, ჩვეულებრივ, ცხოველურ უჯრედებში პარაზიტობენ.

ნორმალურ უჯრედთა უმრავლესობას შემოფარგლული, გენეტიკურად განსაზღვრული სიცოცხლის ხანგრძლიობა აქვს. გარკვეულ პირობებში (ძირითადად ონკოგენების გავლენით) შესაძლებელია უჯრედების კვლევის ინტენსიუობა დაქვეითდეს. ციტოგენეტიკურ კვლევებში ქსოვილოვანი კულტურები ადამიანის უჯრედებში მიტოზებისა და ქრომოსომების შესასწავლად გამოიყენება. ადამიანის კარიოტიპის (ინდივიდუალური პირის ქრომოსომების რაოდენობა და აგებულება) განსაზღვრა სისხლის ლიმფოციტებისა ან კანის ფიბრობლასტების მოკლევადიანი კულტივირებით ხდება. და ბოლოს, უჯრედთა კულტურის მეთოდი მოლეკულური ბიოლოგიისა და დნმ-ს რეკომბინაციული ტექნოლოგიის ერთერთი უმნიშვნელოვანესი დამხმარე მეთოდია.

უჯრედული კომპონენტების ფრაქციებად დაყოფა

უჯრედის ფრაქციებად დაყოფა ფიზიკური პროცესია, რომლის დროსაც ორგანელებსა და უჯრედების სხვა კომპონენტებს ცენტრიფუგის მეშვეობით ანცალკევენ. ორგანელების ცალკე ჯგუფებად გამოყოფას მათი სელიმენტაციის განსხვავებული კოეფიციენტის არსებობა უდევს საფუძვლად, რაც თავის მხრივ, მათი ზომის, ფორმის, სიმკვრივის თავისებურებებითა და გარემოს სიბლანტის ხარისხით არის განპირობებული. დიფერენციული ცენტრიფუგირებით ორგანელების იზოლაცია *in vitro* მათი ფუნქციისა და ქიმი-

ური შემადგენლობის შესწავლის საშუალებას იძლევა.

ცენტრიფუგირებისათვის უჯრედების მოზადების პროცესში მათი მთლიანობის დარღვევა აუცილებელი. ამ პროცესს პომოგენიზაცია ეწოდება. პომოგენიზაციით მიღებული უჯრედული სუსპენზიის ცენტრიფუგირებით ეილებთ სუფთა ფრაქციებს, რომლებიც უჯრედის სხვადასხვა კომპონენტებს (ბირთვი, ბირთვაკები, მიტოქონდრიები, მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბაღე, რიბოსომები, სეკრეციული გრანულები, პიგმენტური გრანულები და ა.შ.) შეიცავს. შემდგომში მათი შესწავლა, როგორც ბიოქიმიური, ისე ელექტრონულ-მიკროსკოპული მეთოდებით არის შესაძლებელი.

ჰისტოქიმიკა და ციტოქიმიკა

ჰისტოქიმიკა და ციტოქიმიკა მორფოლოგიური კვლევის მეთოდია, რომლის მეშვეობით ქსოვილებსა და უჯრედებში სხვადასხვა ქიმიური ნივთიერებების გამოვლენა შესაძლებელია. აღნიშნული მეთოდი, უმეტეს შემთხვევაში, სპეციალურ ქიმიურ რეაქციებს ან მაკრომოლეკულებს შორის მაღალი შეთავსებადობის არსებობას ემყარება. კვლევის შედეგად მიიღება ფერადი (სინათლის მიკროსკოპული კვლევისას) ან ელექტრონულად მკერივი (ელექტრონულ-მიკროსკოპული კვლევისას) ნაერთები, რომლებიც კონკრეტული ნივთიერების ლოკალიზაციასა და რაოდენობაზე გვაძლევს წარმოდგენას. არჩევენ კვლევის თვისობრივ (ნივთიერებათა ლოკალიზაციის დადგენა) და რაოდენობრივ (ნივთიერებათა რაოდენობის განსაზღვრა) მეთოდებს. ქვემოთ მოვიყვანთ ჰისტოქიმიური რეაქციის რამდენიმე მაგალითს, რომლითაც უჯრედის ძირითადი ორგანული კომპონენტების გამოვლენა ხდება.

ნუკლეინის მზამები. დნმ-ს გამოვლენა ფელგენის რეაქციით ხდება, ამასთან დნმ წითლად იღებება. რნმ-ის გამოვლენისათვის ბრაშეს მეთოდს მიმართავენ. ჯამური შეღებვის თავიდან აცილების მიზნით, საკელეკ მასალას წინასწარ შესაბამისად დნმ-აზათი ან რნმ-აზათი ამუშავებენ.

ცილები. კელევის ჩვეული მეთოდები ქსოვილებსა და უჯრედებში ცილების გამოვლენის საშუალებას არ იძლევა. ამ მიზნით წარმატებით გამოიყენება იმუნოჰისტოქიმიური მეთოდი, რომელიც მოგვიანებით იქნება განხილული.

პოლისაქარიდები და ოლიგოსაქარიდები. პოლისაქარიდები ორგანიზმში, ან თავისუფალი სახით არსებობს, ან ცილებთან დალიპიდებთან ერთად კომპლექსურ მოლეკულებს ქმნის. ერთადერთი პოლისაქარიდი, რომელიც არასოდეს არ ქმნის მსგავს კავშირებს გლიკოგენია. გლიკოგენის გამოვლენა შიფ-იოდმჟეას რეაქციით (შიმ რეაქციით) ხდება. შიმ რეაქციის დროს იოდის მჟავა გლიკოგენში შემავალ გლუკოზის ნაშთებს ჟანგავს, რის შედეგადაც წარმოქმნილი ალდეჰიდის ჯგუფები შიფის რეაქტივთან ურთიერთქმედებს და მეწამული ფერის შენაერთს წარმოქმნის. ასეთ ნაერთებს შიმ-დადებითს უწოდებენ. საკელეკ ქსოვილში გლიკოგენის არსებობის საბოლოოდ დასადასტურებლად მასალას გლიკოგენის დამშლელი ფერმენტით ამუშავებენ. ფერმენტით დამუშავების შემდეგ სტრუქტურის შიმ-დადებითობის დაკარგვა, მათში გლიკოგენის არსებობას ადასტურებს.

ორგანიზმში ნახშირწყლების შემცველ კომპლექსურ მოლეკულებს გლუკოკონიუგატებს უწოდებენ. მათი ერთერთი ნაირსახეობა გლიკოზამინოგლიკანებია, რომლებიც ნახშირწყლების მრავლობითი, ხაზოვანი სტრუქტურის მქონე, დაუტოტეელი

ჯაჭვებისაგან შედგება. გლიკოზამინოგლიკანები თანაბარი ინტერვალებით უკავშირდება ლერძულ ცილას და პროტეოგლიკანის მოლეკულას ქმნის. პროტეოგლიკანებთან ერთად გლუკოკონიუგატების ჯგუფს გლიკოპროტეინები და გლიკოლიპიდები ეკუთვნის. გლიკოპროტეინებსა და პროტეოგლიკანებს შორის რამდენიმე ძირითადი ხასიათის განსხვავებაა. პირველყოფისა, გლიკოპროტეინის მოლეკულა ბევრად უფრო პატარა ზომისაა; მათში ნახშირწყლოვანი კომონენტები ინტენსიურად დატოტეილი ჯაჭვების მქონე ოლიგოსაქარიდებია. პროტეოგლიკანის მოლეკულა კი ხაზობრივი პოლისაქარიდებით იქმნება. აღსანიშნავია, რომ გლიკოპროტეინების ოლიგოსაქარიდული ჯაჭვები მათში შემავალი ნახშირწყლოვანი მოლეკულებისა ტიპისა და განლაგების დიდი ცვალებადობით ხასიათდება, რაც მთლიანი მოლეკულის ფორმის მაღალ ვარიაბელობას (ცვალებადობას) განაპირობებს. ზოგიერთი გლიკოპროტეინი ცილას უფრო დიდი პროპორციით შეიცავს, ეიდრე ნახშირწყლებს. სხვა შემთხვევაში გლიკოპროტეინის მოლეკულაში ნახშირწყლები ჭარბობს და მათ მუკოზურ (ლორწოვან) ნაერთებს უწოდებენ. ძირითადად, გლიკოპროტეინების უმეტესობა კარბოქსილის ჯგუფებს არ შეიცავს, გლიკოზამინოგლიკანები კი კარბოქსილისა და სულფატური რადიკალების ძალიან მაღალი შემცველობით ხასიათდება. გლიკოზამინოგლიკანები და ზოგიერთი მჟავა ბუნების გლიკოპროტეინი კარგად ელინდება ალციანის ლურჯით. ნეიტრალური გლიკოპროტეინების გამოვლენა შიმ რეაქციით არის შესაძლებელი. გლიკოგენისაგან განსხვავებით გლიკოგენოლიზური ფერმენტები მათ შედებეაზე გავლენას არ ახდენს. პროტეოგლიკანებისა და ზოგიერთი გლიკოპროტეინის დამშლელი ფერმენტების გამოყენება მათ ზუსტი გამოვლენის საშუალებას იძლევა.

გლიკოლიპიდები უჯრედის მემბრანების ერთერთი მნიშვნელოვანი შემადგენელი კომპონენტია. განსაკუთრებით დიდი რაოდენობით ისინი ნერვული უჯრედის მემბრანაში (მაგ. განგლიოზიდები, ცერებროზიდები) გვხვდება. მათი ნახშირწყლოვანი ნაწილები ასევე ოლიგოსაქარიდებით იქმნება.

ლიპიდები. ლიპიდების კლასებისათვის გაყინული ანათლების მეთოდს იყენებენ. ანათლებში ლიპიდების გამოსავლენად ცხიმში ხსნადი საღებავები (სუდან IV, სუდან შავი) გამოიყენება. სუდან IV ლიპიდებს წითლად, სუდან შავი კი – შავად ღებავს.

ფერმენტები. ფერმენტების გამოსავლენად სპეციალური ჰისტოქიმიური რეაქციები გამოიყენება. უმრავლეს შემთხვევაში ფერმენტების აქტივობის უბნები ინტენსიური შედეგით ან ელექტრონულად მკვრივი პრეციპიტატის წარმოქმნით ვლინდება.

იმუნოციტოქიმიკა

იმუნოციტოქიმიკა კვლევის სპეციფიკური მეთოდია, რომელიც მკრომოლეკულებს შორის მაღალი აფინურობის მქონე ურთიერთქმედებებს ემყარება. ასეთი ურთიერთქმედებების კლასიკურ მაგალითს ანტიგენ-ანტისხეულის ურთიერთქმედება წარმოადგენს. ასეთივე ურთიერთქმედება უდევს საფუძვლად ნუკლეინის მჟავებში ნუკლეოტიდების თანმიმდევრობის დადგენას (ჰიბრიდიზაციის მეთოდი) და სპეციფიური ნახშირწყლების გამოვლენას (ლექტინების მეთოდი). ეს მეთოდი უჯრედებსა და ქსოვილებში სპეციალური მოლეკულების ლოკალიზაციის დადგენისა და აქტივობის შესწავლის საშუალებას იძლევა.

სპეციფიური ცილებისა და ზოგიერთი სხვა მკრომოლეკულების (ნუკლეინის მჟავები, პოლისაქარიდები) გამოვლენისათვის ყვე-

ლაზე ეფექტური მონიშნული ანტისხეულების მეთოდი გამოდგა. ორგანიზმში მიკროორგანიზმებისა ან უცხო ნივთიერების მოხედვად საპასუხო რეაქციის განვითარებას იწვევს. ამ ნივთიერებებს ანტიგენებს ან იმუნოგენებს უწოდებენ. მათ საპასუხოდ ორგანიზმი ანტისხეულებს გამოიმუშავებს. ანტისხეული ამორჩევითად ბოჭავს ანტიგენს და ანეიტრალებს მას. ანტისხეულები გლობულინის ტიპის ცილებია (იმუნოგლობულინები), რომლებიც ანტიგენური ზემოქმედების შემდეგ ჩნდება პლასმასა და უჯრედშორის ნივთიერებაში. მათი მეშვეობით ორგანიზმი წინ აღუდგება მიკროორგანიზმებით ინვაზიას და ახერხებს მისთვის უცხო ცილებისა და სხვა ნივთიერებებისაგან გათავისუფლებას.

იმუნოციტოქიმიური კვლევისას ანტისხეული უკავშირდება ისეთ ნივთიერებას, რომელიც ანტიგენ-ანტისხეულის კომპლექსს ხილულს ხდის. ამავე დროს, აღნიშნული ნივთიერება ანტისხეულის ბიოლოგიურ აქტივობაზე გაელენას არ ახდენს. ვინაიდან მონიშნული ანტისხეულები მხოლოდ საკუთარ ანტიგენს უკავშირდება, მათი გამოვლენა ქსოვილებში ანტიგენის ლოკალიზაციის დადგენის საშუალებას იძლევა. როდესაც ანტიგენის შემცველ ქსოვილს მონიშნული ანტისხეულის შემცველ გარემოში ათავსებენ, ანტისხეულები სპეციფიურად უკავშირდება ანტიგენს. ასეთი კომპლექსის ლოკალიზაციის დანახვა შესაძლებელია, როგორც სინათლის, ისე ელექტრონულ მიკროსკოპში.

თანამედროვე მოლეკულური და უჯრედული ბიოლოგიის ერთერთ უმნიშვნელოვანეს საკითხს უჯრედების ცხოველმყოფელობის მოლეკულური საფუძვლების კვლევა წარმოადგენს. განსაკუთრებული მნიშვნელობა აქვს დნმ-ს ცილის სინთეზისათვის აუცილებელი ინფორმაციის შემცველი მოლეკულური

ბის თავისებურებების შესწავლას. **ჰიბრიდიზაციის მეთოდი** ერთერთი მეთოდია, რომელითაც ნუკლეინის მჟავების ცალკეულ სეგმენტებში ნუკლეოტიდების განლაგების თავისებურების შესწავლა გახდა შესაძლებელი. ეს მეთოდი ნუკლეინის მჟავების კომპლემენტური თანმიმდევრობის უბნებს შორის მაღალი აფინიტეტის არსებობასუა დამყარებული.

იმუნოციტოქიმიის ერთერთ თანამედროვე და ძალიან მნიშვნელოვან მეთოდს **ლექტინების მეთოდი** წარმოადგენს. ლექტინები მცენარეებიდან მიღებული

ცილებია, რომლებიც უჯრედის გარსის ნახშირწყლებს (გლიკოპროტეინებს, გლიკოლიპიდებსა და პროტეოგლიკანებს) მაღალი აფინურობით (ინგლ. affinity – ბმის სიმტკიცე) უკავშირდება. სხედსხუა ლექტინი სპეციფიური თანმიმდევრობის მქონე ნახშირწყლოვან ნაშთებს უკავშირდება და მემბრანული მოლეკულების იდენტიფიკაციის საშუალებას იძლევა. ლექტინები, როგორც წესი, პეროქსიდაზათი მოინიშნება, რაც შემდგომში, შესაბამისი ჰისტოქიმიური მეთოდით, მათი გამოვლენის საშუალებას იძლევა.

უჯრადი

უჯრედი ცოცხალი ორგანიზმების უმარტივესი სტრუქტურულ-ფუნქციური ერთეულია. არჩევენ უჯრედების ორ, ფუნდამენტურად განსხვავებულ სახეს – პროკარიოტებსა და ეუკარიოტებს. თუმცა, ბიოქიმიური თვალსაზრისით მათ შორის იმდენად ბევრი საერთოა, რომ ზოგიერთი ავტორი მათ ევოლუციურად ერთმანეთის მომდევნო საფეხურებად თვლის.

პროკარიოტების უმრავლესობა ბაქტერიებია. ისინი მცირე ზომისაა. პროკარიოტების მემბრანა ციტოზოლს გარემოსაგან გამოყოფს. ეუკარიოტებისაგან განსხვავებით, ციტოზოლში დამატებითი მემბრანული კომპარტმენტების არსებობა დამახასიათებელი არ არის. ბირთვის გარსი არ არსებობს და გენეტიკური მასალა (დნმ) კომპაქტური მასის სახით ციტოზოლში თავისუფლად მდებარეობს. პროკარიოტების დნმ ჰისტონურ ცილებთან არ არის დაკავშირებული. უჯრედის დნმ-საგან თავისუფალ მდგომარეობაში მრავალრიცხოვანი რიბოსომები (ცილის მასინთეზებელი სხეულები) მდებარეობს. პროკარიოტების მემბრანას გარს უჯრედის კედელი აკრავს აღნიშნული გარსი პროკარიოტებს იცავს და ფორმას უნარჩუნებს.

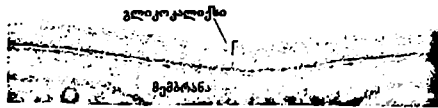
პროკარიოტებისაგან განსხვავებით, **ეუკარიოტები** უფრო დიდი ზომისაა და კარგად გამოხატული ბირთვი აქვს. გენეტიკური მასალა, რომელიც ციტოპლაზმისაგან ბირთვის გარსით არის გამოყოფილი, ჰისტონურ ცილებთან არის დაკავშირებული; ამასთანავე, ციტოპლაზმაში სხვადასხვა ფორმისა და დანიშნულების მემბრანით შემოფარგლული განყოფილებები – კომპარტმენტებია (ინგლ. compartment – განყოფილება), რომლებსაც ორგანელებს ეუწოდებთ.

აღნიშნის ორგანიზმი მთლიანად ეუკარიოტული უჯრედებით არის აგებული, ამიტომ წინამდებარე წიგნში მხოლოდ ეუკარიოტული უჯრედების აგებულება იქნება განხილული.

უჯრედში ორი ძირითადი ნაწილია – **ციტოპლაზმა** და **ბირთვი**. ციტოპლაზმა მატრიქსის ან ციტოზოლისაგან შედგება, რომელშიც ორგანელები და ჩანართები მდებარეობს. უჯრედის დიდი ნაწილი **ბიოლოგიური მემბრანით** იქმნება. ეს უპანასკნელი ქმნის **უჯრედის გარსს** (**პლაზმალემა** ან **ციტოლემა**), რომლითაც უჯრედი გარემოსაგან არის გამოყოფილი და **ბირთვის გარსს** (**კარიოლემა**, **ნუკლეოლემა**), რომლითაც ბირთვი ციტოპლაზმას ემიჯნება. ციტოპლაზმაში ბიოლოგიური მემბრანა გამოყოფს რამდენიმე შემოფარგლულ განყოფილებას – **კომპარტმენტს**, სადაც ციტოპლაზმის სხვა უბნებისაგან იზოლირებულად, სხვადასხვა ქიმიური პროცესი მიმდინარეობს. მემბრანულ კომპარტმენტებში ერთად არის თავმოყრილია სუბსტრატი, რომლის გარდაქმნაც უნდა განხორციელდეს და ფერმენტები, რომლებიც ამ გარდაქმნებს განაპირობებს. სუბსტრატისა და შესაბამისი ფერმენტების მემბრანის შიგნით თავმოყრა ქიმიური პროცესების ოპტიმალური და ეფექტური მართვის საშუალებას იძლევა.

პლაზმური მემბრანა

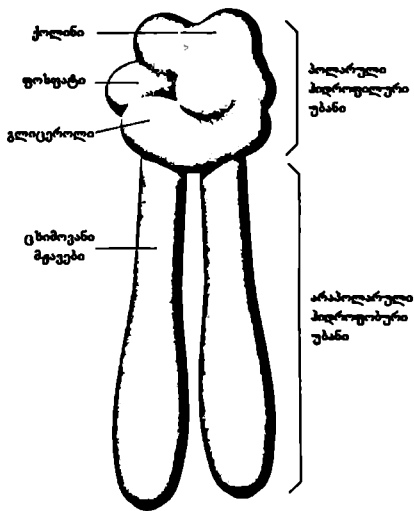
უჯრედის გარსი (პლაზმური მემბრანა) შერჩეული განვლადობის უნარის მქონე ბარიერის როლს ასრულებს. იგი უჯრედსა და უჯრედშორის მატრიქსს შორის ნივთიერებათა ცვლას აბეზუღიერებს და უჯრედშია გარემოს მუდმივობას განაპირობებს.



სურ. 2-1. პლაზმური მემბრანის ელექტრონოგრაფია.

განირჩევა ორი მუქი შრე და მათ შორის ერთი ნათელი შრე. მემბრანის ზემოთ ნახშირწყლოვანი სქელი ფენაა, რომელსაც გლიოკალიქი ეწოდება.

უჯრედი, რომელიც ჩაკეტილ ბიოლოგიურ სისტემას წარმოადგენს, ბუნებრივია, გამძინავი გარსის არსებობით ხასიათდება. უჯრედის გარსი უჯრედშიგა და უჯრედგარე კომპარტმენტებს ერთმანეთისაგან გამოყოფს და უჯრედშიგა გარემოს მუდმივობის შენარჩუნებას უზრუნველყოფს. პლაზმური მემბრანის ორივე ზედაპირი ეხება თხიერ გარემოს (ერთი მხრივ ციტოპლაზმა, მეორე მხრივ სისხლი, ლიმფა ან ქსოვილოვანი სითხე), რომელიც ორგანიზმში ბიოქიმიური პროცესების ნორმალური მიმდინარეობის აუცი-



სურ. 2-2. ფოსფოლიპიდის მოლეკულის სტრუქტურული ორგანიზაციის სქემა.

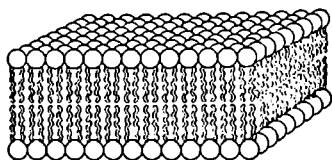
ლებელ პირობას წარმოადგენს. ამდენად, უჯრედის მთლიანობის შენარჩუნების თვალსაზრისით, უჯრედსა და უჯრედშორის მატრიქსს შორის წყალგაუმტარი გამძინავი სტრუქტურის არსებობის აუცილებლობა დგება. ასეთ გამძინავ სტრუქტურას ლიპიდური მემბრანა წარმოადგენს.

უჯრედის მემბრანის სისქე 7,5-დან 10 ნმ-მდე მერყეობს და, შესაბამისად, მისი ნახევა მხოლოდ ელექტრონულ მიკროსკოპში არის შესაძლებელი. ოსმიუმის ოთხჯანგში ფიქსაციის შემდეგ ელექტრონოგრაფიაზე მემბრანას სამშრიანი შესახედაობა აქვს (სურ. 2-1), თუმცა მემბრანის რეალური სტრუქტურა მისი სიბრტყობრივი გამოსახულებისაგან მნიშვნელოვნად განსხვავდება.

მემბრანის ლიპიდურ კომპონენტებს შორის უმეტეს შემთხვევაში ფოსფოლიპიდები ჭარბობს. ფოსფოლიპიდები ამფიპათიური მოლეკულებია, ე.ი. მათ პიდროფილური და პიდროფობური ნაწილები გააჩნიათ.

თითოეული ფოსფოლიპიდის მოლეკულა ცხიშოვანი მკაეას ორი გრძელი ჯაჭვისა (კუდი) და ფოსფოლიპიდური თავისაგან შედგება (სურ. 2-2).

ფოსფატური ჯგუფის შემცველი ნაწილი მოლეკულის პიდროფილურ (წყალში ხსნად) ნაწილს ქმნის, ხოლო ცხიშოვანი მკაეები პიდროფობურია (წყალში უხსნადია). მემბრანული ლიპიდების მეორე მნიშვნელოვან კლასს ქოლესტერინი და მისი წარმონაქმნები ეკუთვნის. ქოლესტერინი ასევე ამფიპათიურია, ვინაიდან მის პიდროქსილურ ჯგუფს წყალთან ურთიერთქმედება შეუძლია. ქოლესტერინი ცხოველური უჯრედების პლაზმურ მემბრანაში საკმაოდ დიდი რაოდენობით გეხედება. ფოსფოლიპიდის მოლეკულების პიდროფილური (აპოლარული) ბოლოები ერთმანეთს განიზიდავს, რის გამოც მემბრანაში ფოსფოლიპიდის მოლეკულები თავისთავად ორ შრეს ქმნიან



სურ. 2-3. ფოსფოლიპიდების ორმაგი შრე. ფოსფოლიპიდის მოლეკულები ქმნიან ორ შრეს, რომელშიც მათი პიდროფობური ბოლოები ერთმანეთის – პირისპირ, პიდროფილური ბოლოები კი გარეთა ზედაპირებისაკენ არის მიქცეული.

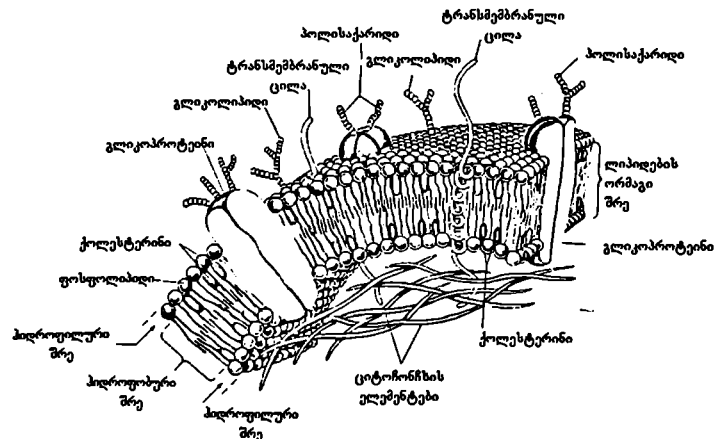
(სურ. 2-3). ამასთან ამ ორმაგი შრის თავისუფალი ბოლოები იკრება, რის შედეგადაც იქმნება ჩაკეტილი სტრუქტურა, რომელიც ორ თხიერ გარემოს ერთმანეთისაგან გამოიყოფს.

შესაბამისად, უჯრედულ მემბრანებს ორი ზედაპირი აქვს, შიგნითა, რომელიც მემბრანული კომპარტმენტის შიგთავისისკენ არის მიქცეული და გარეთა, რომელიც ირგვლივ მდებარე გარემოს ეხება. ლიპიდურ ორმაგ შრეში ფოსფოლიპიდების არაპოლარული, პიდროფობური ნაწილები ერთმანეთისკენ არის

მიქცეული, პიდროფილური, პოლარული ბოლოები კი – მემბრანის გარეთა ზედაპირებისაკენ. ამ ორმაგი შრის ცენტრალურ ნაწილში ცხიმოვანი მჟავები ქმნის პიდროფობურ ფენას, რომლის სისქე უმეტეს მემბრანებში 3-4 ნმ-ს აღწევს. ამრიგად, ყოველი მემბრანის ცენტრალურ ნაწილში მდებარეობს პიდროფობური ზონა, რომელიც მემბრანის შერჩევითი განვლადობის სტრუქტურულ საფუძველს წარმოადგენს.

როგორც ზემოთ იყო აღნიშნული, ელექტრონოგრაფაზე მემბრანას სამშრიანი შესახედაობა აქვს. მემბრანის სამშრიანი გამოსახულება იმით არის გამოწვეული, რომ ოსმიუმის ხსნარი პიდროფობურ ცენტრალურ ნაწილში ვერ ჩერდება და პიდროფილურ ბოლოებზე გადაწვდილობს.

ფოსფოლიპიდებთან ერთად, მემბრანის მთავარ მოლეკულურ კომპონენტს ცილები შეადგენს (სურ. 2-4). მემბრანაში ლოკალიზაციის მიხედვით ცილებს ორ ჯგუფად ყოფენ. ცილების გარკვეული ნაწილი მემბრანის სისქეშია ჩაძირული. მათ ინტეგრალურ



სურ. 2-4. ბიოლოგიური მემბრანის სტრუქტურულ - მოლეკულური ორგანიზაციის სქემა (თხიერ-მოზაიკური მოდელი). ფოსფოლიპიდების ორმაგი შრე მემბრანის სტრუქტურულ ბაზის წარმოადგენს. მასში ჩაძირულია სხვადასხვა ზომის ცილები, რომლებსაც ინტეგრალური ცილები ეწოდება. მემბრანის გარეთა ზედაპირზე ინტეგრალურ ცილებსა და ფოსფოლიპიდებს ნახშირწყლოვანი მოლეკულები უკავშირდება. ციტოპლასმის მხრიდან მემბრანა ციტოპლასმის ფიბრილურ ცილებს უკავშირდება.

ცილებს უწოდებენ. ინტეგრალური ცილები მემბრანის სისქეში მოხაიკურად არის გაფანტული. ზოგიერთი მათგანი იმდენად დიდი მოლეკულაა, რომ მემბრანის მთელ სისქეს იკავებს და მის ორივე ზედაპირთან არის დაკავშირებული. ასეთ ცილებს **ტრანსმემბრანული ინტეგრალური ცილები** ეწოდება. ზოგიერთი ინტეგრალური ცილა შედარებით მცირე ზომისაა და მემბრანის ბილიპიდური შრის მხოლოდ ერთ ნახევარს იკავებს. მათ **ნახევრადინტეგრალურ ცილებს** უწოდებენ. ინტეგრალური ცილები რამდენიმე ნაწილისგან (დომენისაგან) შედგება, რომელთაგან ზოგი მემბრანის სისქეში მდებარეობს, ზოგი კი – მემბრანის ერთი ან ორივე ზედაპირის მიმდებარე თხივრ გარემოში განთავსდება.

ინტეგრალური ცილების ტრანსმემბრანული ნაწილები, როგორც წესი, არხებს ქმნის, რომელთა მეშვეობითაც მემბრანის გასწვრივ მოლეკულების გადაადგილება ხდება. პლასმური მემბრანის გარეთა – **გვ ზოპლასმურ** – ზედაპირზე მდებარე ნაწილები, ძირითადად, უჯრედებსა ან უჯრედსა და მატრიქსს შორის ურთიერთობების ჩამოყალიბებაში მონაწილეობს. მემბრანის ციტოზოლისმხრივ (შიგნითა) ზედაპირზე მდებარე დომენები უამრავ მნიშვნელოვან ფუნქციას ასრულებს, როგორცაა, ციტოქორომის ელემენტების უჯრედის გარსთან დაკავშირება, უჯრედშიგა სასიგნალო სისტემების სტიმულაცია და ა.შ. ინტეგრალური ცილების ჰიდროფობური ნაწილები ბიპიდურ მოლეკულბთან მტკიცე ქიმიური ბმებით არის დაკავშირებული და მათი მემბრანისაგან მოცილება საკმაო ძალისხმევას მოითხოვს. ცილებს მემბრანაში ჩაძირვის საშუალებას, ერთი მხრივ, ბილიპიდური შრის შუა ნაწილთან ჰიდროფობური ურთიერთობა, მეორე მხრივ კი – ფოსფოლიპიდების ჰიდროფილურ თავებთან იონური ურთიერთქმედება აძლევს. დღეისათვის ცნობილი

ყველა ინტეგრალური ცილის მებრანული ნაწილები α -ჯაჭვებით იქმნება. მიუხედავად იმისა, რომ ინტეგრალური ცილები ძალიან მტკიცე კავშირებით არის დაკავშირებული ბილიპიდურ შრესთან, მათ მემბრანის სიბრტყეში მეტნაკლებად თავისუფალი მოძრაობის უნარი ახასიათებთ. გარკვეულ პირობებში აღინიშნება ცილების კონცენტრაცია მემბრანის ერთ უბანში ლოკალური აგრეგაციის სახით.

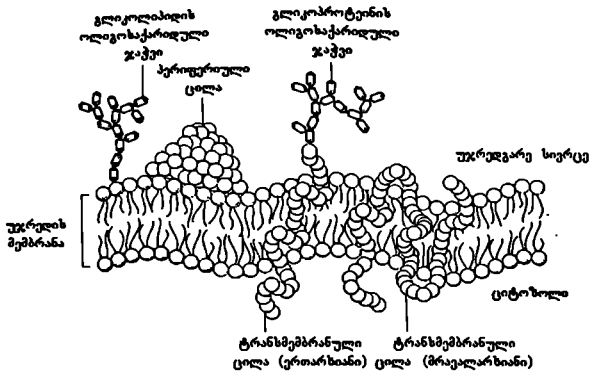
ნახევრადინტეგრალური ცილები მემბრანის მხოლოდ ერთ ნახევარს იკავებს. ამ შემთხვევაში ისინი კოვალენტური ბმებით ცხიმოვან მჟავებს უკავშირდება.

ცილების მეორე ჯგუფი მემბრანის შიგნითა ან გარეთა ზედაპირზე მდებარეობს, რის გამოც მათ **პერიფერიული** ან **ზედაპირული ცილები** ეწოდება. პერიფერიული ცილები მემბრანის მოლეკულბთან სუსტად არის დაკავშირებული და მათი მოცილება საკმაოდ ადვილია.

მემბრანული ცილების მოხაიკური განლაგება მემბრანის შენების **თხიერ-მოხაიკურ მოდელს** დაედო საფუძვლად.

მემბრანის შემადგენლობაში შემავალი ცილები არა მხოლოდ განლაგებითა და აგებულებით, არამედ ფუნქციითაც განსხვავდება ერთმანეთისაგან. ერთნაირი აგებულების მქონე მემბრანის მიერ განსხვავებული ფუნქციური სისტემების ჩამოყალიბების შესაძლებლობას სწორედ ასეთი, ფუნქციურად განსხვავებული ცილების არსებობა განაპირობებს.

ბიოლოგიური მემბრანის ერთერთ უმნიშვნელოვანეს თვისებას **შერჩევითი გამტარებლობა** წარმოადგენს. მართალია, ჟანგბადი, სხვადასხვა არაპოლარული ნივთიერებები (ქოლესტერინი, სტეროიდული ჰორმონები და ა.შ.) ბილიპიდურ შრეში თავისუფლად გადის, მაგრამ პოლარული, წყალში ხსნადი ნივთიერებების მიმართ ამ უკანასკნელს



სურ. 2-5. პლაზმური მემბრანის მოლეკულური შენების სქემა. ერთარხიანი და მრავალარხიანი ინტეგრალური ცილები. ერთარხიანი ცილები ერთი ტრანსმემბრანული ნაწილისაგან შედგება. მრავალარხიანი ცილები ბილიპიდურ შრეში რამოდენიმე ტრანსმემბრანულ მონაკვეთს ქმნიან. (L. Junqueira, J. Carneiro, R. Kelley, Basic Histology, 1998 მიხედვით).

უკიდურესად დაბალი გამტარობა ახასიათებს. ასეთი ნივთიერებების ტრანსპორტი სპეციალური, ე.წ. ტრანსპორტული ცილების მეშვეობით ხორციელდება და ეს პროცესი მკაცრ კონტროლს ექვემდებარება. ტრანსპორტული ცილების ერთი ნაწილი ტრანსმემბრანული ცილების ჯგუფს ეკუთვნის, რომლებიც მემბრანის სისქეში არხებს ქმნიან და უჯრედსა და უჯრედშორის მატრიქსს შორის იონების (Na^+ , K^+ , Ca^{2+} და ა.შ.) ტრანსპორტს უზრუნველყოფს. ზოგიერთი ცილა მხოლოდ ერთ არხს ქმნიან, ზოგიერთი კი რამდენიმეჯერ გადასერავს მემბრანას. მათ, შესაბამისად, ერთარხიან და მრავალარხიან ცილებს უწოდებენ (სურ. 2-5). ტრანსპორტული ცილების მეორე ჯგუფი უშუალოდ უკავშირდება გადასატან ნივთიერებას და იგი მემბრანის ერთი ზედაპირიდან მეორეზე გადააქვს. ამ გზით ხდება გლუკოზის, ამინომჟავებისა და სხვ. ტრანსპორტი.

ტრანსმემბრანული ტრანსპორტის გარდა, ნივთიერებთა შედარებით დიდი რაოდენობის ათვისებას უჯრედი ენდოციტოზის გზით ახდენს. უჯრედული ტრანსპორტის ეს გზა და მისი სახეები მოგვიანებით იქნება განხილული.

ინტეგრალური ცილების ნაწილი რეცეპტორებს წარმოადგენს, რომელთა მეშვეობით უჯრედი გარემოდან მოსული ინფორმაციის აღქმას ახდენს. ცილა რეცეპტორებს გააჩნია სპეციალური უბნები, რომლებსაც შესაბამისი სასიგნალო მოლეკულები უკავშირდება. სასიგნალო მოლეკულასთან დაკავშირება რეცეპტორის მიერ სპეციფიკური ფუნქციის განხორციელებას უზრუნველყოფს.

რეცეპტორული ცილები:
 > იონური არხების ცვლილების (კონფორმაციის) გზით მემბრანის გამტარობას აკონტროლებს;
 > უჯრედშორისი მატრიქსის ან მეზობელი უჯრედის მემბრანის მოლეკულებს ციტოზოლში ელემენტებთან აკავშირებს; ასეთ რეცეპტორებს ადჰეზიურ მოლეკულებს უწოდებენ
 > იღებს ინფორმაციულ სიგნალებს (ნივთიერებატორების, ჰორმონების, ციტოკინებისა და სხვა ბიოლოგიურად აქტიური ნივთიერებებისაგან), და შემდგომ უჯრედში ე.წ. მეორად შუამავალს გადასცემს.

მემბრანული ცილების დიდი ჯგუფი ფერმენტებია (ენაქტორები), რომლებიც მემბრანაში მიმდინარე რეაქციების ბიოკატალიზატორებს წარმოადგენენ.

პლაზმური მემბრანის გარეთა ზედაპირზე, როგორც ცილოვანი, ისე ლიპიდური მოლეკულები კოვალენტური ბმებით ნახშირწყლებს უკავშირდება და გლიკოპროტეინებსა და გლიკოლიპიდებს წარმოქმნის. ნახშირწყლები ცილებისა და ლიპიდების პიდროფილურ თვისებებს აძლიერებს. გლიკოპროტეინებისა და გლიკოლიპიდების მოლეკულების ნახშირწყლოვანი ჯაჭვები მემბრანის ზემოთ ქმნის დამატებით ნახშირწყლოვან ფენას, რომელსაც *გლიკოკალიქსი* ეწოდება

ბიოლოგიური მემბრანის ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი თვისება მისი სტრუქტურული და ფუნქციური ასიმეტრიულობაა, რაც მემბრანის შემადგენელი მოლეკულების (პირველ რიგში ცილების) ასიმეტრიულობით არის განპირობებული. მემბრანაში თითოეული ტიპის ინტეგრალურ მოლეკულას მემბრანის ზედაპირების მიმართ საკუთარი სპეციფიური ორიენტაცია აქვს, რომელსაც ამ ტიპის ყველა ინტეგრალური ცილა იზიარებს. ცილების ასიმეტრიულობა მათი ბიოხინთეზისა და მემბრანაში ჩართვის პროცესში ყალიბდება (იხ. მოგვიანებით). ფოსფოლიპიდების უმეტესობა და ქოლესტერინი, მართალია, მემბრანის ორივე ნახევარში გეხედება, მაგრამ მათი რაოდენობრივი განაწილება ამ შრეებში განსხვავებულია. მაგალითად, ერთროციტში მემბრანის გარეთა ნახევარში ფოსფატიდილქოლინი და სფინგომიელინი ჭარბობს, ხოლო შიგნითა ნახევარში – ფოსფატიდილსერინი და ფოსფატიდილეთანოლამინი. გლიკოლიპიდებისა და გლიკოპროტეინების მოლეკულები, ძირითადად, მემბრანის ეგზოპლაზმურ ზედაპირზეა თავმოყრილი, რაც მნიშვნელოვნად აძლიერებს მემბრანის ასიმეტრიულობას.

ამრიგად:

► ბიოლოგიური მემბრანა ფოსფოლიპიდების მოლეკულების ორმაგი შრით იქმნება. ფოსფოლიპიდების ორმაგ შრეში ამ მოლეკულების ცხიმოვანი ჯაჭვები ერთ-

მანეთისკენ არის მიქცეული და ცენტრალურ პიდროფობურ შრეს, ხოლო პიდროფილური თავები კი – მემბრანის ზედაპირებს ქმნის.

► ფოსფოლიპიდების ორმაგი შრე ყველა ბიომემბრანის ბაზისური სტრუქტურაა, რომელიც მემბრანის შერჩევითი განვლადობის საფუძველს ქმნის. მასთან დაკავშირებულია ცილები, ქოლესტერინი, სტეროიდული ბუნების სხვა ნივთიერებები, გლიკოპროტეინები და გლიკოლიპიდები.

► ბიოლოგიური მემბრანა უჯრედს გარსს უქმნის (პლაზმური მემბრანა) და ციტოპლაზმის გარკვეულ უბნებს (კომპარტმენტებს) შემოფარგლავს. პლაზმურ მემბრანას ორი, ციტოზოლური და ეგზოპლაზმური ზედაპირი გააჩნია.

► მემბრანული ფოსფოლიპიდებისა და ცილოვანი მოლეკულების განაწილების რაოდენობრივი და თვისობრივი თავისებურება ეგზოპლაზმურ და ციტოზოლურ ნაწილებში ბიომემბრანის ასიმეტრიულობას განაპირობებს. გლიკოლიპიდების უპირატესი განლაგება ეგზოპლაზმურ ზედაპირზე ამ თავისებურებას აძლიერებს.

► ინტეგრალური ცილებისა და ლიპიდების უმეტესობა ლატერალურ სიბრტყეში მოძრაობის უნარით ხასიათდება, რაც მემბრანში მათ მოზაიკურ განლაგებას არ არღვევს.

► ბიომემბრანები, ჩვეულებრივ, თხიერი კონსისტენციისაა და მათ დენადობა ახასიათებს. დენადობის ხარისხს მნიშვნელოვანწილად მემბრანაში ქოლესტერინის შემცველობა განსაზღვრავს.

► პლაზმური მემბრანის ცილები: სხვადასხვა ნივთიერებებს ამორჩევითად ატარებს და უჯრედს საკუთარი იონური შემცველობის მუდმივობას უნარჩუნებს; მემბრანას, როგორც უჯრედის ჩონჩხის ელემენტებთან, ისე არაუჯრედულ მატრიქსთან ან სხვა უჯრედებთან აკავშირებს; უჯრედშორისი ურთიერთობების ჩამოყალიბება-



სურ. 2-6. მიტოქონდრიების ელექტრონოგრაფია. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 1994 მიხედვით)

ში მონაწილეობს, რასაც მრავალუჯრედო-ანი ორგანიზმის არსებობისათვის გადამ-წყვეტი მნიშვნელობა აქვს.

ციტოპლაზმა

პლაზმური მემბრანა შემოსაზღვრავს უჯრედის თხიერ ნაწილს, რომელსაც ცი-ტოპლაზმა ეწოდება. ციტოპლაზმის თხიერ მატრიქსში მემბრანული კომპარტმენტები (ორგანელები), უჯრედის საყრდენი აპარატი (უჯრედის ჩონჩხი) და არამუდმივი წარმონაქმ-ნები – ნანართები მდებარეობს. ციტოპლაზ-მის მემბრანულ კომპარტმენტებს მიტოქნდრი-ები, ენდოპლაზმური ბადე, გოლჯის აპარატი, ლიზოსომები და პეროქსისომები ეკუთვნის. ციტოპლაზმის თხიერი მატრიქსი (ციტოზო-ლი) მათ შორის ინფორმაციის გაცვლისათვის ხელსაყრელ პირობებს ქმნის.

მიტოქონდრია

მიტოქონდრია სფერული ან მოგრძო ფორმ-ის ორგანელაა (სურ. 2-6). მისი სიგანე 0,5-1 მკმ-ია, ხოლო სიგრძე 10 მკმ-დე მერყეობს. მათი რაოდენო-ბა სხვადასხვა უჯრედებში სხვადასხვაა. მიტო-ქონდრიების განაწილების სიმკვრივე თითო ერთი უჯრედის შიგნითაც განსხვავებულია. როგორც წესი, მიტოქონდრიები თავს იყრის უჯრედის იმ უბნებში, სადაც მაღალი ფუნქციური აქტივობა

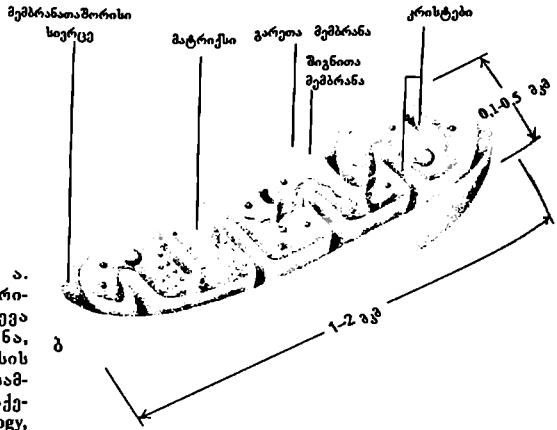
აღინიშნება. მიტოქონდრიებში ციტოპლაზმაში არსებული მეტაბოლიტების ქიმიური ენერგია უჯრედისათვის ადვილად ხელმისაწვდომი ენ-ერგიის სახით ტრანსფორმირდება. ამ ენერგიის 50% ატფის მოლეკულაში ენერგიით მდიდარი ფოსფატური ბმების სახით ინახება, სოლიდარ-ჩენილი 50% – სითბოს სახით იფანტება და ორგანიზმის ტემპერატურის შენარჩუნებაში მონაწ-ილეობს. ფერმენტ ატფ-ზას მოქმედებით ატფ სწრაფად იშლება და გამოთავისუფლებული ენ-ერგია უჯრედის მიერ საჭიროებისამებრ ოსმო-სური, მექანიკური, ელექტრული თუ ქიმიური სამუ-შაოსათვის გამოიყენება.

მიტოქონდრია მემბრანული ორგანელაა. ელექტრონულ მიკროსკოპში მიტოქონდრიის შემადგენლობაში განიჩნევა ორი, გარეთა და შიგნითა მემბრანა (სურ. 2-7), რომლებიც, შესა-ბამისად, ორ სივრცეს მოსაზღვრავენ. გარეთა და შიგნითა მემბრანას შორის სივრცეს *მემბრანა-თაშორისი სივრცე* ეწოდება. მეორე სივრცე შიგნითა მემბრანით მოისაზღვრება და მას *მატრიქსული ან ინტერკრისტული სივრცე* ეწოდება. გარეთა მემბრანა გლუვია, იგი ცილებსა და ფოსფოლიპიდებს დაახლოებით თანაბარი რაოდენობით შეიცავს. გარეთა მემბრანის ცილები – *მიტოქონდრული ფორინები* – ტრანსმემ-ბრანული არხებია, რომლებიც თავისი ატე-ბულებით ბაქტერიული ფორინების ანალოგიურია. ამ არხების მეშვეობით საკმაოდ დიდი მოლეკულური წონის მქონე ნივთიერ-ებების ტრანსპორტი ხდება, რაც მიტოქონდრიის-გარეთა მემბრანის მაღალი გამტარებლობის უნარს უზრუნველყოფს. შიგნითა მემბრანა მრავლობით ნაოჭს ქმნის, რომლებსაც *კრისტები* ეწოდება. მიტოქონდრიათა უმ-რავლესობას ბრტყელი, თაროს ფორმის კრისტები აქვს. ზოგიერთ უჯრედში (მაგ. სტე-როიდმასინთეზებელ უჯრედებში) მიტოქონ-დრიებს შილისებრი კრისტები აქვთ. კრისტე-ბი მნიშვნელოვნად ზრდის მიტოქონდრიის შიგნითა მემბრანის საერთო ფართობს. შიგ-ნითა მემბრანა 20%-მდე ლიპიდებს და 80%-



ა

სურ. 2-7. მიტოქონდრია. ა. პანკრეასის უჯრედის მიტოქონდრიის ელექტრონოგრაფია. განირჩევა გარეთა და შიგნითა მემბრანა, კრისტები, მატრიქსი და მატრიქსის გრანულები. ბ. მიტოქონდრიის სამგანზომილებიანი აგებულების სქემა. (Lodish et al., Molecular Cell Biology, 2001 მიხედვით)



ბ

მდე ცილოვან მოლეკულებს შეიცავს. აღსანიშნავია რომ ეს მემბრანა, მემბრანულ სტრუქტურებს შორის ცილების ყველაზე მაღალი შემცველობით გამოირჩევა. ამასთანავე, შიგნითა მემბრანა გაცილებით უფრო დაბალი გამტარუნარიანობით ხასიათდება, ვიდრე გარეთა მემბრანა და ფაქტიურად, ციტოზოლსა და მიტოქონდრიულ მატრიქსს შორის ძირითად ბარიერს წარმოადგენს. თუ გარეთა მემბრანის ცილების დიდი ნაწილი ტრანსპორტული ცილებია, შიგნითა მემბრანის ინტეგრალური ცილების დიდი უმეტესობა ენატივით ფოსფორილებისა და ელექტრონების ტრანსპორტის სისტემის ფერმენტებია. ფოსფორილების სისტემა მდებარეობს სპეციალურ გლობულურ სტრუქტურებში, სადაც ადფსაგან ატფ-ის წარმოქმნა ხდება. გლობულური სტრუქტურები ცილების კომპლექსს წარმოადგენს, რომლებიც ცილინდრული ფეხის მეშვეობით შიგნითა მემბრანას უკავშირდება. მათ ატფ-სინთაზური აქტივობა ახასიათებთ. ადფ-ის, არაორგანული ფოსფორისა და ენერჯის თანაობისას, აღნიშნული ფერმენტები ატფ-ის წარმოქმნას უზრუნველყოფს. სხვადასხვა მი-

ტოქონდრიაში კრისტების რიცხვი ფართოდ მერყეობს. კრისტების რაოდენობის მატება მიტოქონდრიების ფუნქციური აქტივობის მატების პირდაპირი მაჩვენებელია.

შიგნითა მემბრანით მოსაზღვრული სიერცე ამოცხებულია ნაზი ფიბრილური მასალით, რომელსაც *მატრიქსი* ეწოდება. მატრიქსში მიტოქონდრიის დნმ, საშივე სახის (ინფორმაციული, ტრანსპორტული და რიბოსომული) რნმ და რიბოსომები მდებარეობს. მიტოქონდრიის დნმ ორმაგი ჯაჭვით არის წარმოდგენილი და მას მრგვალი ფორმა აქვს. იგი ძლიერ ჰგავს ბაქტერიების დნმ-ს აგებულებას. დნმ-ს ჯაჭვები მიტოქონდრიაშივე სინთეზდება და მისი გავრცელება ბირთვითგან დამოუკიდებლად ხდება. მიტოქონდრიული რიბოსომები ბევრად უფრო მცირე ზომისაა, ვიდრე ციტოპლაზმური რიბოსომები და უფრო ბაქტერიულ რიბოსომებს წააგავს. გენეტიკური და სინთეზური აპარატის არსებობა მიტოქონდრიაში ცოლის სინთეზის შესაძლებლობას იძლევა, თუმცა მიტოქონდრიული დნმ-ს ძალიან მცირე ზომის გამო ადგილობრივად ცილების მხოლოდ უმნიშვნელო რაოდენობა სინთეზდუ-

ბა. მიტოქონდრიული ცილების დიდი ნაწილი ბირთვის დნმ-ით არის კოდირებული და ციტოპლაზმაში მდებარე პოლირიბოსომებზე იგეზა. ეს ცილები ამინომჟავების მცირე რაოდენობას შეიცავს და ისინი მიტოქონდრაში აქტიური ტრანსპორტით (ენერჯის ხარჯვით) გადაიტანება.

მატრიქსში, გენეტიკურ და სინთეზურ აპარატთან ერთად, მდებარეობს მრგვალი ფორმის, ელექტრონულად მკერევი გრანულები (მარცვლები), რომლებიც დიდი რაოდენობით Ca^{2+} -ს შეიცავს. ამ კათიონის საბოლოო როლი მიტოქონდრაში ბოლომდე გარკვეული არ არის, თუმცა არსებობს რამდენიმე ვარაუდი. მიტოქონდრიული Ca^{2+} , ერთი მხრივ, შესაძლოა, ზოგიერთი მიტოქონდრიული ფერმენტის აქტივობას აკონტროლებს, ხოლო მეორე მხრივ ციტოზოლში Ca^{2+} -ის დაბალი კონცენტრაციის შენარჩუნებაში მონაწილეობს. ციტოპლაზმაში კალციუმის რაოდენობის მატებისას მიტოქონდრა ამ იონს საკუთარ მატრიქსში გადატემავენ.

ზემოთ ჩამოთვლილის გარდა, მიტოქონდრის მატრიქსში კრების ცილისა და ცხიმოვანი მჟავების β -ოქსიდაციის ფერმენტები მდებარეობს. ამ ფერმენტების კატალიზური აქტივობის მეშვეობით მეტაბოლიტების დაშლა ხდება, ხოლო ამ პროცესში გამოთავისუფლებული ენერჯია ჯანგეთი ფოსფორილებისათვის გამოიყენება. ამ რეაქციების საბოლოო პროდუქტი ატფ-თან ერთად, წყალი, ნახშირორჟანგი და სითბოა.

მიტოზის დროს, შეილუული უჯრედები დედისუული მიტოქონდრიების დაახლოებით თანაბარ რაოდენობას ღებულობს. შემდგომში მიტოქონდრიების რაოდენობის გაზრდა მათი გაყოფით ხდება.

ბაქტერიებთან მთელი რიგი მსგავსების გამო, არსებობს ვარაუდი, რომ მიტოქონდრის წინაპარი აერობული პროკარიოტია, რომელიც მასპინძელ უჯრედში ენდოსიმბიოზურ ცხოვრებას ეწევა.

კაშირი კლინიკასთან

მიტოქონდრიული ციტოპათიები სხვადასხვა გენეტიკური დარღვევით განპირობებულ 40-მდე პათოლოგიას მოიცავს. ყველა მათგანი, როგორც წესი, მიტოქონდრიების მიერ ჯანგავის მოხმარებისა და ატფ-ს წარმოების უნარის დაქვეითებით ხასიათდება. მიტოქონდრიული ციტოპათიების დროს მრავალი ორგანო ზიანდება, თუმცა შესაძლოა დაზიანება მხოლოდ ერთი რომელიმე ორგანოში შემოიფარგლოს. დაავადების ხარისხი მიტოქონდრის დაზიანების სიმძიმეზეა დამოკიდებული. მიტოქონდრიული ციტოპათიებისათვის დამახასიათებელია:

- ზრდის შეჩერება
- მოძრაობის კოორდინაციის დარღვევა, კუნთების სისუსტე (მიოკლონია, დისტონია, დისკინეზია, ქორეა);
- გულის რიტმის დარღვევა ან კარდიომიოპათია
- მხედველობისა და სმენის დაქვეითება
- ინფექციის მიმდებლობის მაღალი რისკი
- ნევროლოგიური პრობლემები
- გრუნბრივი განვითარების ჩამორჩენა

უმეტეს შემთხვევაში მიტოქონდრიული ციტოპათიები მემკვიდრულ ხასიათს ატარებს. მათი განვითარება შეიძლება განპირობებული იყოს ბირთვული დნმ-ს დეფექტით, მიტოქონდრიული დნმ-ს დეფექტით ან ორივე კომბინაციით. მიტოქონდრიული ციტოპათია არ ინკურნება. მკურნალობით შესაძლებელია დაავადების გახანგრძლივება და/ან აქტივობის დაქვეითება.

რიბოსომა

რიბოსომა მცირე ზომის ელექტრონულად მკერევი ნაწილაკია. მისი ზომა დაახლოებით 20x30 ნმ-ია. რიბოსომები 4 ტიპის რიბოსომული რნმ-სა და 80-მდე სხვადასხვანაირი ცილისაგან შედგება.

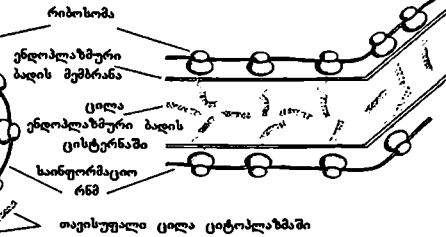
რიბოსომების ორი ტიპი არსებობს: ერთი – პროკარიოტებში, ქლოროპლასტებსა და მიტოქონდრიებში გეხვდება, მეორე კი – ეუკარიოტულ უჯრედებში. ორივე ტიპის რიბოსომა დიდი და პატარა სუბერთეულისაგან შედგება.

ეუკარიოტულ უჯრედებში რიბოსომების ორივე სუბერთეულის რნმ ბირთვაკში სინთეზდება, ხოლო ცილები – ციტოპლაზმაში. შემდგომში რიბოსომული ცილები ბირთვში

ა თავისუფალი პოლირიბოსომები



ბ ფიქსირებული რიბოსომები



სურ. 2-8. ა. თავისუფალი პოლისომები. მათ მიერ აგებული ცილები ციტოპლაზმაში რჩება. ბ. ფიქსირებული პოლისომები. მათ მიერ აგებული ცილები ენდოპლაზმური ბადის არხებში ხედება, სადაც შემდგომ ცელილებას განიცდის. (H. Junqueira, J. Carneiro, R. Kelley, Basic Histology, 1998 მიხედვით)

გადაიტანება, სადაც ისინი რიბოსომულ რნმ-ს უკავშირდება. სუბერთულები ბირთვის გარსის ფორების მეშვეობით ციტოპლაზმაში გადადის და ცილის სინთეზში მონაწილეობს.

რიბოსომები მკვეთრი ბაზოფილიით ხასიათდება. ამის მიზეზი რიბოსომულ რნმ-ში დიდი რაოდენობით ფოსფატური ჯგუფების არსებობაა, რომლებიც პოლიანიონების მსგავსად მოქმედებს. შესაბამისად, ციტოპლაზმის ის უბნები, სადაც რიბოსომები დიდი რაოდენობითაა თავმოყრილი, ინტენსიურად ძირითადი საღებავებით (ჰემატოქსილინი, მეთილენის ლურჯი, ტოლუიდინის ლურჯი) იღებება.

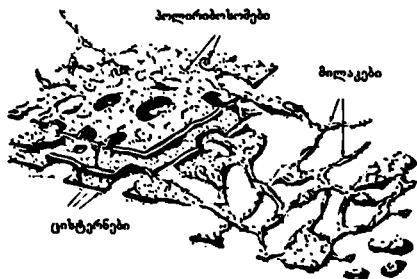
ცალკეული რიბოსომები ერთმანეთს საინფორმაციო რნმ-ს მეშვეობით უკავშირდება და პოლირიბოსომებს (პოლისომებს) ქმნის (სურ. 2-8). საინფორმაციო რნმ-ში ნუკლეოტიდების თანმიმდევრობა ცილის მოლეკულაში ამინომჟავების თანმიმდევრობის განმსაზღვრელ კოდს წარმოადგენს. ამ ინფორმაციის გაშიფრა, ე.წ. ტრანსლაცია რიბოსომებში მიმდინარეობს, რის მიხედვითაც ცილის მოლეკულების აგება ხდება. ცილები, რომლებიც უჯრედის საჭიროებისათვის სინთეზდება და ციტოპლაზმაში რჩება, თავისუფალ რიბოსომებზე იგება. პოლისომების ნაწილი ენდოპლაზმური ბადის მემბრანებთან არის დაკავშირებული.

მათ მიერ დასინთეზებული ცილები ხედება ენდოპლაზმური ბადის არხებში, სადაც ისინი პოსტტრანსლაციურ ცელილებებს განიცდის. ასეთი ცილები ან უჯრედში რჩება (ლიზოსომური ფერმენტები), ან უჯრედიდან გარეთ გაიტანება (მაგ. პანკრეასის ან სანერწყვე ჯირკვლების ფერმენტები). პლაზმური მემბრანის ინტეგრალური ცილებიც ასევე ენდოპლაზმურ ბადეზე ფიქსირებულ პოლირიბოსომებზე სინთეზდება.

ენდოპლაზმური ბადე

ეუკარიოტული უჯრედების ციტოპლაზმა ერთმანეთთან დაკავშირებული მემბრანული არხებისა და ბუშტუკებისაგან შექმნილ ბადეს შეიცავს, რომელსაც ენდოპლაზმური ბადე ეწოდება. არხებისა და ბუშტუკების მემბრანით მოსაზღვრულ სივრცეებს ცისტერნები ეწოდება. ციტოპლაზმის ბევრ უბანში ბადის მემბრანები რიბოსომებით არის დაფარული, რის გამოც მარცვლოვან (გრანულურ) და გლუვ (აგრანულურ) ენდოპლაზმურ ბადეს არჩევენ.

მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადე მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადე კარგად არის განვითარებული იმ უჯრედებში, რომლებსაც ცილოვანი ნივთიერებების სეკრეცია



სურ. 2-9. მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადის სამგანზომილებიანი აგებულების სქემა. იგი ერთმანეთთან დაკავშირებული და-ტოტვილი მილაკებისა და გაფართოებული სივრცეებისაგან - ციტერნებისაგან შედგება. მის გარეთა მემბრანაზე დიდი რაოდენობით პოლისომები. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 1994 მიხედვით)

ის უნარი აქვთ. ასეთებია: პანკრეასის უჯრედები (საჭმლის მომნელებელი ფერმენტები), ფიბრობლასტები (კოლაგენი), კლაზმური უჯრედები (იმუნოგლობულინები) და ა.შ. მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადე მრგვალი ან გაბრტყელებული ციტერნებისაგან შედგება, რომლებიც ხანდახან ერთმანეთის პარალელურად არის განლაგებული (სურ. 2-9). მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადის გარეთა ზედაპირზე მოთავსებული პოლირიზოსომები ამ ორგანელას ბაზოფილიას განაპირობებს. მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადის ძირითად ფუნქციას მის ზედაპირზე სინთეზირებული ცილების ციტოპლაზმისაგან გამოცალკეება (სერეგაცია) და მათი შემდგომი გარდაქმნა (მოდიფიკაცია) წარმოადგენს.

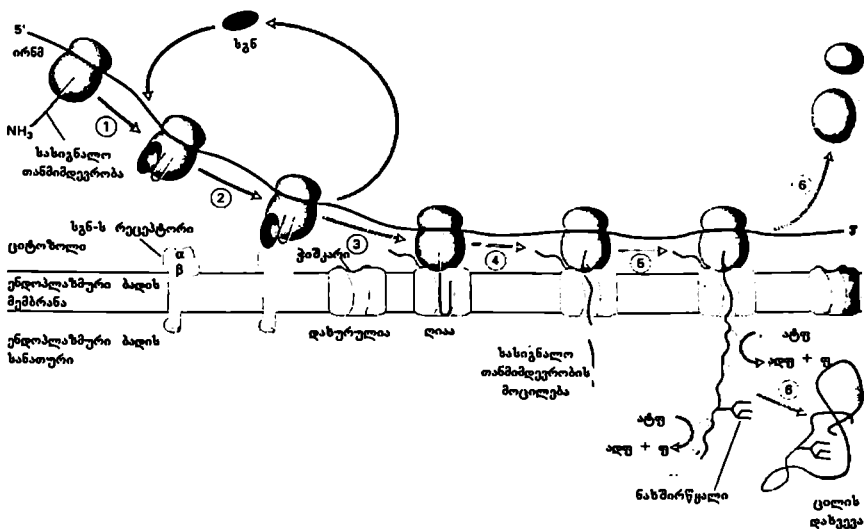
ნებისმიერი ცილის მოლეკულის სინთეზი თავისუფალ რიბოსომებზე იწყება. გარკვეულ შემთხვევებში პოლისომები ენდოპლაზმური ბადის მემბრანას უკავშირდება და ცილის სინთეზი ენდოპლაზმურ ბადეზე გრძელდება. ენდოპლაზმურ ბადეზე ასაგებ ცილებს განეკუთვნება:

➤ საექსპორტო ცილები - რომლებიც ორგანიზმის საჭიროებისათვის უჯრედის გარეთ მოიხმარება;

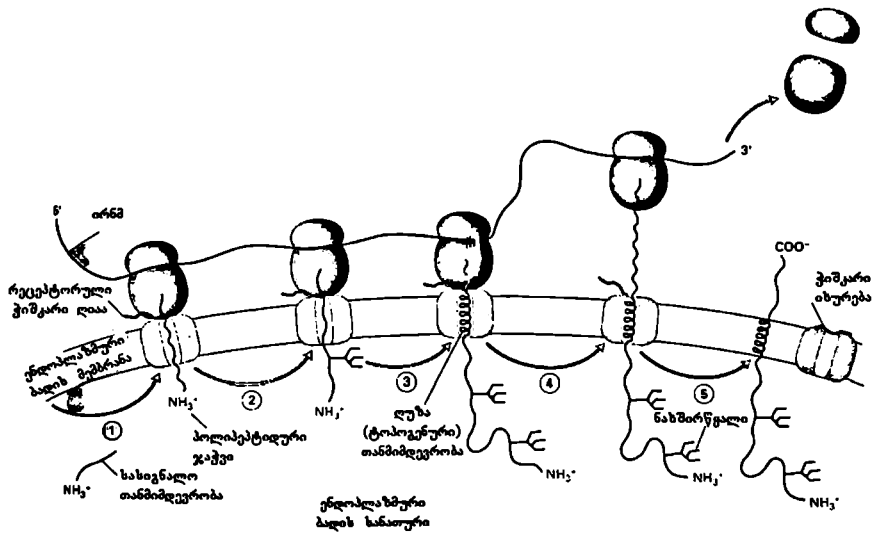
➤ ბიომემბრანის ინტეგრალური ცილები;

➤ ლიზოსომური ფერმენტები.

ენდოპლაზმურ ბადეზე ასაგები ცილების საინფორმაციო რნმ-ს მოლეკულა შესაბამისი ცილის სტრუქტურის ინფორმაციის გარდა, ნუკლეოტიდების დამატებით, ე.წ. სასიგნალო თანმიმდევრობას შეიცავს. სასიგნალო ნუკლეოტიდები საინფორმაციო რნმ-ს ბოლოზე მდებარეობს. ვინაიდან რიბოსომა რნმ-ს ინფორმაციის „წაკითხვას“ ამ ბოლოდან იწყებს, თავდაპირველად არა უშუალოდ ცილის მოლეკულის, არამედ სასიგნალო თანმიმდევრობის შესაბამისი ამინომჟავური ჯაჭვის აგება ხდება. აღნიშნული ჯაჭვი, როგორც წესი, 20-25 ჰიდროფობური ამინომჟავისაგან შედგება. მისი აგების შემდეგ რიბოსომა უშუალოდ ცილის მოლეკულის აწყობას იწყებს (სურ. 2-10). ციტოპლაზმაში არსებობს სიგნალის გამომცნობი ნაწილაკი, რომელიც ამინომჟავების სასიგნალო თანმიმდევრობას უკავშირდება და ტრანსლაციის პროცესს აჩერებს. შესაბამისად პოლიპეპტიდური ჯაჭვის აწყობა ჩერდება. პოლიპეპტიდური ჯაჭვის აწყობა შეჩერებულია, სანამ რიბოსომა ენდოპლაზმურ ბადეს არ დაუკავშირდება. ამ კავშირს ენდოპლაზმური ბადის მემბრანაში სპეციალური რეცეპტორების არსებობა უზრუნველყოფს. რიბოსომა რიბოსომის რეცეპტორს უკავშირდება, სიგნალის ამომცნობი ნაწილაკი კი - საკუთარ რეცეპტორს. ეს უკანასკნელი პოლიპეპტიდურ ჯაჭვს სიგნალის გამომცნობი ნაწილაკისაგან ათავისუფლებს და ცილის მოლეკულის სინთეზი გრძელდება. პოლიპეპტიდური ჯაჭვი თანდათანობით ენდოპლაზმური ბადის ცისტერნაში ეშვება. აქ მას სასიგნალო პეპტიდა-



სურ. 2-10. სეკრეციული ცილის სინთეზი მარცვლოვან ენდოპლაზმურ ბადეზე. (Lodish et al., Molecular Cell Biology, 2001 მიხედვით)



სურ. 2-11. მემბრანული ინტეგრალური ცილის სინთეზი და ჩართვა ენდოპლაზმური ბადის მემბრანაში. (Lodish et al., Molecular Cell Biology, 2001 მიხედვით)

ზების მოქმედებით ამინომჟავების სასიგნალო თანმიმდევრობა სცილდება.

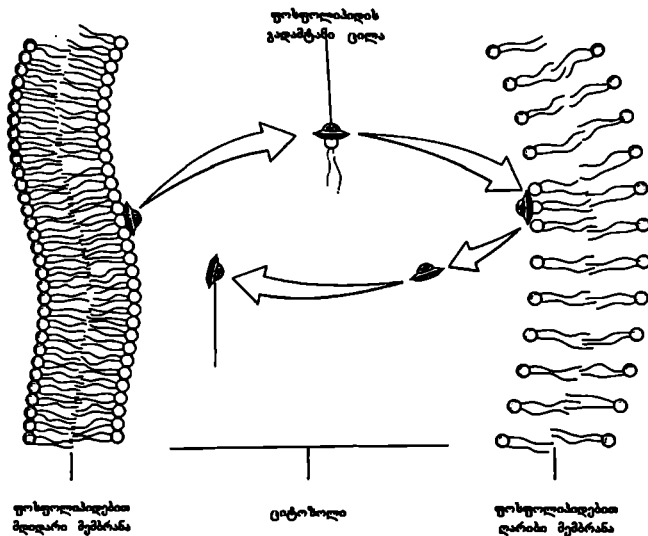
ინტეგრალური ცილების აგების შემთხვევაში ეს მექანიზმი ოდნავ განსხვავებულია (სურ. 2-11). როგორც უკვე აღნიშნული იყო, თითოეული ტიპის ინტეგრალური ცილა მემბრანაში საკუთარი, სპეციფიური ორიენტაციით ხასიათდება. მემბრანაში ინტეგრალური ცილის ჩართვა სპეციფიური ტოპოგენური თანმიმდევრობის არსებობასთან არის დაკავშირებული. ამ სპეციფიურობის ჩამოყალიბება ენდოპლაზმურ ბადეში ხდება. ინტეგრალური ცილების აგების პროცესი იმის მიხედვით განისაზღვრება თუ მემბრანის რომელი ზედაპირისკენ (ციტოპლაზმური თუ ეგზოპლაზმური) არის მიმართული ცილის N (NH₂) და C (COOH) ბოლოები. ინტეგრალური ცილების ნაწილს ციტოპლაზმური C და ეგზოპლაზმური N ბოლო გააჩნია. ისევე როგორც ზემოთ აღწერილ პროცესში, ასეთი ინტეგრალური ცილის N ბოლოზე მდებარეობს ამინომჟავების ხასიგნალო თანმიმდევრობა, რომელიც ცილის მოლეკულას ენდოპლაზმური ბადისაკენ მიმართავს. დაბატებით, პოლიპეტიდური ჯაჭვის შუაში მდებარეობს დაახლოებით 22 პიდროფობური ამინომჟავისაგან შექმნილი ე.წ. ღუზა (სამაგრი) თანმიმდევრობა, რომელიც ცილის მოლეკულის ტრანსმემბრანულ ა-ჯაჭვს წარმოქმნის. ინტეგრალური ცილის ტოპოგენურ თავისებურებას ცილის მოლეკულაში ღუზა თანმიმდევრობის ლოკალიზაცია და რაოდენობა განსაზღვრავს. N ბოლოზე არსებული სასიგნალო თანმიმდევრობა სიგნალის გამოცნობ ნაწილაკს უკავშირდება, რაც პოლიპეტიდური ჯაჭვის სინთეზს დროებით აჩერებს. სიგნალის გამოცნობი ნაწილაკისა და რიბოსომული კომპლექსის ენდოპლაზმურ მემბრანასთან დაკავშირების შემდეგ, პოლიპეტიდურ ჯაჭვს N ბოლოდან სიგნალის გამო-

ცნობი ნაწილაკი სცილდება. ამის შემდეგ პოლიპეტიდური ჯაჭვის აწეობა გრძელდება და ენდოპლაზმური ბადის არხში ეშვება. სასიგნალო პეტიდაზები მას სასიგნალო ამინომჟავებისაგან შემდგარ მონაკეთს აცილებს. როდესაც ენდოპლაზმური ბადის ტრანსმემბრანულ არხში ცილის ის მონაკეთი თავსდება, რომელიც ამინომჟავების ღუზა თანმიმდევრობას შეიცავს, პოლიპეტიდური ჯაჭვის შემდგომი გადაადგილება ენდოპლაზმური ბადის ცისტერნაში აღარ ხდება. ამასთან, ერთად რიბოსომასა და მის რეცეპტორს შორის კავშირი სუსტდება, რიბოსომა ენდოპლაზმურ ბადეს სცილდება და ცილის სინთეზს ციტოზოლში ასრულებს. ამრიგად, მიიღება ცილის მოლეკულა, რომლის შიგნითა ნაწილი (N ბოლო) ენდოპლაზმური ბადის არხში, შუა – ენდოპლაზმური ბადის მემბრანაში, გარეთა (C ბოლო) კი – ციტოზოლში მდებარეობს. ცილის მოლეკულის აგების შემდეგ, ღუზა თანმიმდევრობა ტრანსმემბრანული არხის შემქმნელი ცილების ლატერალურად გადაინაცვლებს და ფოსფოლიპიდების ორმაგ შრეს მჭიდროდ უკავშირდება.

მრავალარხიანი ცილების აგება ანალოგიურად მიმდინარეობს, იმ განსხვავებით, რომ ამ ცილებს მრავლობით ტოპოგენური თანმიმდევრობის არსებობა ახასიათებს.

ინტეგრალურ ცილებს, რომლებსაც ციტოპლაზმური N და ეგზოპლაზმური C ბოლო გააჩნიათ, მხოლოდ ერთი ტოპოგენური თანმიმდევრობა აქვთ. ეს უკანასკნელი იმედროულად სასიგნალო თანმიმდევრობის როლსაც ასრულებს (სურ. 2-12). ეს თანმიმდევრობა პოლიპეტიდური ჯაჭვის შუაში მდებარეობს. იგი ცილას ენდოპლაზმური ბადისაკენ ისე მიმართავს, რომ N ბოლო ციტოპლაზმაში რჩება, ხოლო მზარდი პოლიპეტიდური ჯაჭვის C ბოლო ენდოპლაზმური ბადის არხში ეშვება.

ენდოპლაზმური ბადის მემბრანაში ჩართული, ან მის სანათურში მოხვედრილი ახლად



სურ. 2-13. ამფიპათიური ცილის მეშვეობით ფოსფოლიპიდების ტრანსპორტის სქემატური გამოსახულება. (L. Junqueira, J. Carneiro, R. Kelley, Basic Histology, 1998 მიხედვით)

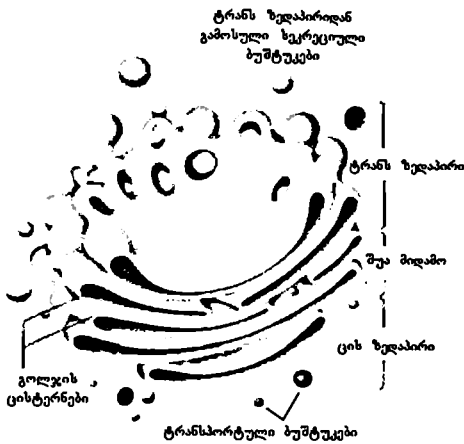
ელექტრონოგრაფიაზე მათი ერთმანეთში გადასვლის ადგილების ნახვა შესაძლებელია. გლუვი ენდოპლაზმური ბადის განვითარების ხარისხი სხვადასხვა უჯრედებში ერთნაირი არ არის. იგი ძალიან კარგად არის განვითარებული სტეროიდული ჰორმონების მასინთეზებელ უჯრედებში (მაგ. თირკმელზედა ჯირკელის ქერქოვანი ნივთიერების უჯრედები). დიდი რაოდენობით გეხედება ის ლიპიდის უჯრედებში (ჰეპატოციტებში), სადაც ჯანგვის, კონიუგაციისა და მეთილირების გზით ჰორმონების დაშლასა და რიგი ნივთიერებების დეტოქსიკაციაში მონაწილეობს. ენდოპლაზმური ბადის მემბრანებზე ფოსფოლიპიდების სინთეზი მიმდინარეობს. ამდენად, იგი უჯრედის მემბრანების ფოსფოლიპიდების წყაროს წარმოადგენს. ფოსფოლიპიდები ენდოპლაზმური ბადიდან სხვა მემბრანებში რამდენიმე გზით გადაიტანება. ზოგიერთ შემთხვევაში ფოსფოლიპიდები გადააქვთ ენდოპლაზმური ბადიდან მოწყვეტილ პატარა ბუშტუკებს, რომლებიც ციტოქრომის ელემენტების

დახმარებით მოძრაობს. გარდა ამისა, არსებობს სპეციალური ცილა გადაიტანები, რომლებიც ფოსფოლიპიდებს უკავშირდება და ისინი მოშორებით მდებარე მემბრანებთან გადააქვს (სურ. 2-13). კუნთოვან უჯრედებში გლუვი ენდოპლაზმური ბადე კალციუმის დეპოსტრუქციას წარმოადგენს და შეუკუმშვის პროცესში მონაწილეობს.

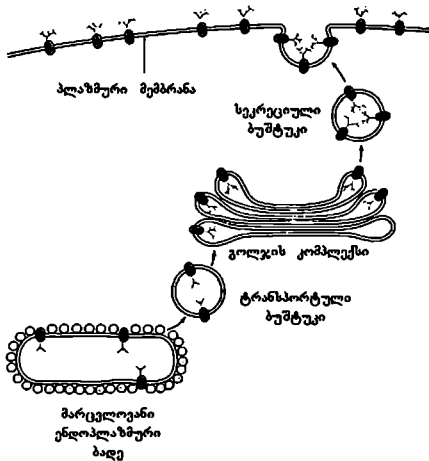
ბოლჯის აპარატი (ბოლჯის კომპლექსი)

ბოლჯის აპარატი ცილის პოსტტრანსლაციური მოდიფიკაციის დასრულება ხდება. ამასთანავე, ეს ორგანო უჯრედში სინთეზირებულ ნივთიერებებს ახარისხებს და მათ შესაბამისი მისამართით აგზავნის.

ბოლჯის აპარატი მემბრანით შემოსაზღვრული სამი სხვადასხვა კომპარტმენტით არის წარმოდგენილი (სურ. 2-14). მათგან ყველაზე დიდი ზომის არის გაბრტყელებული, ოდნავ ჩაზნექილი ცისტერნები, რომლებიც



სურ. 2-14. გოლჯის აპარატის სამაგანზომილებიანი შენების სქემა.



სურ. 2-15. მემბრანული ბუშტუკების მოძრაობა ენდოპლაზმურ ბადეს, გოლჯის აპარატსა და პლაზმურ მემბრანას შორის. მიაქციეთ ყურადღება გლიკოპროტეინების მოლეკულებში ნახშირწყლოვანი მოლეკულების ორიენტაციას. გლიკოპროტეინების საწყისი გლიკოზილირება ენდოპლაზმურ ბადეში, საბოლოო - კი გოლჯის აპარატში მიმდინარეობს. (S.L. Wolfe, Molecular and Cellular Biology, 1993 მიხედვით)

ერთმანეთის ზემოთ მდებარეობს. მათი რაოდენობა 3-დან 10-მდეა. ცისტერნების გროვის ქვეშით მრავლობითი პატარა ზომის მემბრანული ბუშტუკია მოთავსებული, მოპირდაპირე ზედაპირთან კი - დიდი ზომის ვაკუოლები მდებარეობს.

გოლჯის აპარატი, ჩვეულებრივ, ბირთვის მახლობლად მდებარეობს. ზოგიერთ უჯრედში (მაგ. ლორწოს მასინთეზებელ ფილისებურ უჯრედებში) გოლჯის აპარატი ბირთვსა და უჯრედის აპიკალურ (apex - მწვერვალი) ნაწილებს შორის არის მოთავსებული.

უჯრედების უმეტესობაში გოლჯის აპარატის მახლობლად ენდოპლაზმური ბადის არხები მდებარეობს და მათ შორის მრავალი პატარა ტრანსპორტული ბუშტუკის არსებობა შეინიშნება (სურ. 2-15). ამ ბუშტუკებს ენდოპლაზმურ ბადეზე სინთეზირებული ცილები შემდგომი გარდაქმნებისათვის გოლჯის კომპლექსში გადააქვს. გოლჯის აპარატის ცისტერნებს შორის მოლეკულების გაცვლა ასეთივე ბუშტუკებით მიმდინარეობს. გოლჯის ცისტერნას, რომელიც ამ ბუშტუკების მახლობლად მდებარეობს ფორმირებადი, ამოზნექილი ან cis ზედაპირი ეწოდება, ხოლო საპირისპირო ცისტერნას - მომწიფებელი, ჩაზნექილი ან trans ზედაპირი. ამ ზედაპირთან არსებულ შედარებით დიდი ზომის ვაკუოლებს კონდენსირებად ვაკუოლებს უწოდებენ. ეს ვაკუოლები გოლჯის აპარატის მომწიფებულ ზედაპირს გამოეყოფა. სწორედ მათი საშუალებით ხდება ფორმირებული ცილების გადატანა უჯრედის სხვადასხვა ნაწილში. ელექტრონულ მიკროსკოპული და ციტოქიმიური კვლევის მეთოდებით დადგინდა, რომ გოლჯის ცისტერნების სხვადასხვა უბანში სხვადასხვა ფერმენტებია თავმოყრილი. ამ ფერმენტების მონაწილეობით სხვადასხვა ცისტერნაში გლიკოზილირების, სულფატირე-

ბის, ფოსფორილებისა და ცილების ნაწილობრივი პროტეოლიზის (დაშლის) პროცესები მიმდინარეობს. ამის შემდეგ, სინთეზირებული სეკრეციული პროდუქტის კონცენტრირება, დაგროვება და მემბრანით შემოფარგვლა ხდება. ასე წარმოიქმნება სეკრეციული გრანულები, რომლებიც უჯრედის სხედასხვა ნაწილში გადაიტანება.

ლიზოსომები

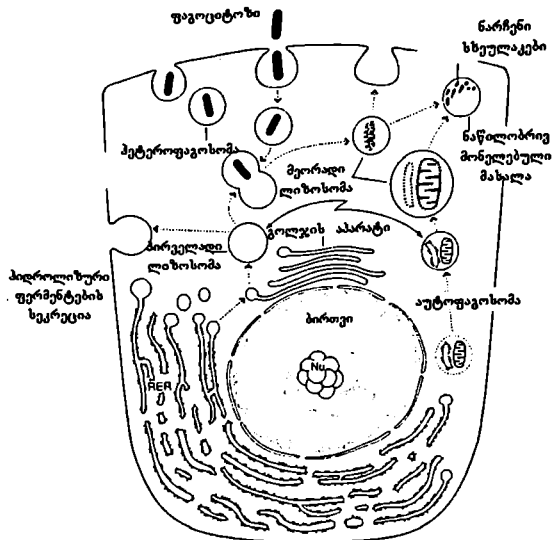
ლიზოსომები უჯრედშიგა მონელების პროცესში და უჯრედული კომპონენტების განახლებაში მონაწილეობს. ლიზოსომები სფერული ფორმის, მემბრანით შემოსაზღვრული მცირე ზომის ბუშტუკებია. ისინი დიდი რაოდენობით (40-ზე მეტი) სხედასხვა ჰიდროლიზურ ფერმენტს შეიცავენ, რომლებიც პოლიმერებს მონომერულ სუბერთეულებად შლის (მაგ. პროტეაზები ცილებს კეპტიდებად და ამინოჰაფეებად შლის, ფოსფატაზები ფოსფორიპიდებს, მონონუკლეოტიდებს და სხვა ნერთებს ფოსფატურ ჯგუფებს აშორებს, ნუკლეაზები დნმსა და რნმს მონონუკლეოტიდებად შლის და ა.შ.) ლიზოსომები განსაკუთრებით მრავალრიცხოვანია ფაგოციტოზის უნარის მქონე უჯრედებში (მაკროფაგები, ნეიტროფილური ლეიკოციტები). მართალია, მათი ფერმენტული შემცველობა სხედასხვა უჯრედში მეტნაკლებად განსხვავებულია, მაგრამ ყველაზე გავრცელებულ ლიზოსომურ ფერმენტებს მჟავე ფოსფატაზა, რიბონუკლეაზა, დეხოქსირიბონუკლეაზა, პროტეაზები, ლიპაზები და β-გლუკურონიდაზა ეკუთვინის. ლიზოსომური ფერმენტების აქტივობა მჟავე გარემოშია ოპტიმალური (pH = 4,8), რის გამოც მათ კოლექტიურად მჟავე ჰიდროლაზებს უწოდებენ. მჟავე გარემოს შექმნას და რეგულაციას ლიზოსომის მემბრანაში არსებული ინტეგრალური ცილები - წყალბადის ტუმბო და ქლორის

იონური არხები უზრუნველყოფს. წყალბადის ტუმბო ატფს დაშლის გზით აქტიურად ტუმბავს წყალბად იონებს ციტოპლაზმიდან ლიზოსომის სანათურში, ხოლო Cl-ის არხს ქლორის იონები გადააქვს. ერთად ისინი მარილმჟავას წარმოქმნიან. თავად ლიზოსომური ფერმენტები მჟავე გარემოსადმი მდგრადობით გამოირჩევა.

ლიზოსომის გამიჯნავი მემბრანა ჰიდროლიზურ ფერმენტებს ციტოპლაზმისაგან გამოჰყოფს, რითაც ამ უკანასკნელის კომპონენტებს მონელებისაგან იცავს. ციტოპლაზმში არსებული ტუტე გარემო (pH = 7,2), რომელშიც ლიზოსომური ფერმენტები არააქტიურ მდგომარეობაში იმყოფება, ლიზოსომური მონელების თავიდან ასაცილებლად დამატებით დამცველობით ფაქტორს წარმოადგენს.

ლიზოსომური ფერმენტები სინთეზდება მარცვლოვან ენდოპლაზმურ ბადეზე, საიდანაც გოლჯის აპარატში გადაიტანება და ლიზოსომების სახით ფორმირდება. ლიზოსომური ფერმენტები ოლიგოსაქარიდულ (მანოზას) ჯაჭვებს შეიცავს. მანოზის ნაშთების ფოსფორილირება ფოსფოტრანსფერაზას მოქმედებით 6 მდგომარეობაში ხდება. მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადისა და გოლჯის აპარატის მემბრანები მანოზო-6-ფოსფატის რეცეპტორებს შეიცავს. ეს რეცეპტორები ლიზოსომური ფერმენტების ერთად თავმოყრას და შემდგომ ლიზოსომებში განცალკევებას უზრუნველყოფს.

ლიზოსომები, რომლებიც გოლჯის აპარატიდან გამოდის *პირველადი ლიზოსომებია*. პირველად ლიზოსომებში მონელების პროცესი არ მიმდინარეობს. ისინი შეიძლება ძალიან მცირე ზომის იყოს და, როგორც წესი, სპეციფიური ჰისტოქიმიური გამოკვლევის გარეშე მათი ზუსტი იდენტიფიკაცია ძალიან ძნელია. ფაგოციტოზის უნარის მქონე უჯრედებში (მაკროფაგები,



სურ. 2-16. ლიზოსომების სასიცოცხლო ციკლი.

ლიზოსომური ფერმენტები ენდოპლაზმურ ბადეზე იკვება და გოლჯის აპარატში გადაიტანება. აქ მათი ერთად თავმოყრა და პირველადი ლიზოსომების ფორმირება მიმდინარეობს. ლიზოსომები ან პეტეროფაგოზოზებს ან აუტოფაგოზოზებს უკავშირდებიან და მეორად ლიზოსომებს ქმნიან. მეორადი ლიზოსომები მონელების პროცესს აწარმოებენ. მონელების შედეგად დაბალმოლეკულური ნაერთები ციტოპლაზმაში გამოდის. ზოგჯერ მეორადი ლიზოსომა ქმნის ნარჩენ სხეულაკს, რომელიც მოუნელებელ ნარჩენებს შეიცავს. ზოგიერთ უჯრედში, მაგ. ოსტეოკლასტებში, ლიზოსომები ფერმენტებს უჯრედის გარეთ გამოყოფს და უჯრედგარე მონელებაში მონაწილეობს. (L. Junqueira, J. Carneiro, R. Kelley, Basic Histology, 1998 მიხედვით)

ნიეტროფილური ლეიკოციტები) პირველადი ლიზოსომები შედარებით დიდი ზომისაა და მათი გარჩევა სინათლის მიკროსკოპშიც შეიძლება.

ლიზოსომები უჯრედის მიერ გარემოდან ათვისებულ ნივთიერებებს ინელებს. ამ პროცესს *პეტეროფაგია* ეწოდება. ეს ნივთიერებები უჯრედში მემბრანით შემოსაზღვრული ვაკუოლის (ფაგოსომის) სახით ფაგოციტოზის ან პინოციტოზის გზით ხვდება (სურ. 2-16). ლიზოსომა ფაგოსომის მემბრანას ერწყმის და წარმოიქმნება *მეორადი ლიზოსომა (ფაგოლიზოსომა)*, რომელშიც მონელების პროცესი მიმდინარეობს. მეორადი ლიზოსომები უფრო დიდი ზომისაა და მათი შიგთავსი, პირველადი ლიზოსომისაგან განსხ-

ვავებით, პეტეროგენულია. მეორადი ლიზოსომების პეტეროგენულობას (არაერთგვაროვნებას) მოსაწოდებელი ნივთიერებების მრავალფეროვნება განაპირობებს. მეორადი ლიზოსომების დიფერენციალური ერთადერთ სარწმუნო გზას პისტოქიმიური კვლევა წარმოადგენს. მონელების პროცესის დამთავრების შემდეგ მიღებული დაბალმოლეკულური ნივთიერებები ლიზოსომის მემბრანის გაღლით ციტოზოლში გადადის, ხოლო მოუნელებელი ნივთიერებები ლიზოსომაში რჩება. ასეთ ლიზოსომას *ნარჩენი სხეულაკი* ეწოდება.

ლიზოსომის მეორე დანიშნულება ციტოპლაზმური ორგანოების განახლებაში მონაწილეობაა. გარკვეულ პირობებში, ორ-

განვლებების ან ციტოპლაზმის ნაწილი შეიძლება მემბრანით შემოიფარგლოს. პირველადი ლიზოსომები ამ სტრუქტურებს ერწყმის და მათი შიგთავისის მონელებას იწყებს. ამ ტიპის მეორად ლიზოსომის აუტოფაგოსმა ეწოდება. მონელების პროდუქტები (დაბალმოლეკულური ნაერთები) ცხოველქმედების პროცესში უჯრედის მიერ ხელმეორედ გამოიყენება.

კანკირი კლინიკასთან

არსებობს სპეციფიკური გენეტიკური დარღვევები, რაც ლიზოსომური ფერმენტების ნაკლებობას განაპირობებს. ასეთ შემთხვევაში ლიზოსომა უჯრედში მოხვედრილი მაკრომოლეკულების დაშლას ვერ ახორციელებს. ასეთ მდგომარეობას ლიზოსომური დაგროვების ფთოროზიას უწოდებენ. ეინაიდან დაუშლელი მაკრომოლეკულები ლიზოსომაში გროვდება, ეს უკანასკნელი ზომაში საგრძნობლად მატულობს. აღნიშნული სახის დარღვეებიდან ყველაზე გავრცელებულია თეი-საქსის დაავადება, რომელიც უპირატესად ბავშვებში გვხვდება. დაავადების განვითარებას ფერმენტ პექსოზამინაზის ნაკლებობა უდევს საფუძვლად. უჯრედი GM₂ განგლიოზიდების დაშლას ვერ ახორციელებს. შესაბამისად, ყველა უჯრედში მტრ-ნაკლები როდენობით გროვდება GM₂ განგლიოზიდები. ყველაზე მეტად ამ შემთხვევაში ცენტრალური და პერიფერიული ნერული სისტემის ნეირონების დაზიანება გამოხატული. ამ დაავადების მქონე ბავშვები ვერ უთარღებიან და, როგორც წესი, ადრეულ ასაკში კვდებიან.

პეროქსისომები

პეროქსისომები სფერული ფორმის, მემბრანით შემოსაზღვრული ორგანოებია, რომელთა დიამეტრი 0,5-დან 1,2 მკმ-მდეა. მათი პომოგენური მატრიქსი შეიცავს D - და L - ამინო ოქსიდაზებს, რომლებიც მოლეკულური ჟანგბადის გამოყენებით ორგანული ნივთიერებების ჟანგვაში მონაწილეობს. ამ პროცესში წარმოიქმნება წყალბადის ზეჟანგი, რომელიც კოროზიული ნივთიერებაა. პეროქ-

სისომებში ოქსიდაზების გარდა ფერმენტი კატალაზაა, რომელიც წყალბადის ზეჟანგს წყლად და ჟანგბადად შლის ($2H_2O_2 \rightarrow 2H_2O + O_2$) და უჯრედს წყალბადის ზეჟანგის მავნე ზემოქმედებისაგან იცავს.

ზოგიერთი სახეობის უჯრედებში პეროქსისომები დამატებით ურატოქსიდაზას შეიცავს. პეროქსისომული ფერმენტები გრძელჯაჭვიანი ცხიმოვანი მჟავების β-ოქსიდაციაში მონაწილეობს. მიტოქონდრიებისაგან განსხვავებით, ცხიმოვანი მჟავების პეროქსისომული ჟანგვა ატფ-ის წარმოქმნასთან დაკავშირებული არ არის. ენერგია, რომელიც ჟანგვის პროცესში გამოთავისუფლდება, მთლიანად სითბოს წარმოქმნას ხმარდება. პეროქსისომული ჟანგის პროდუქტები (აცეტილური ჯგუფები) ციტოზოლში გადაიტანება და ქოლესტერინისა და სხვა მეტაბოლიტების სინთეზისათვის გამოიყენება. ეუკარიოტული უჯრედების დიდ უმეტესობაში ცხიმოვანი მჟავების ჟანგვის ძირითად უბანს სწორედ პეროქსისომა წარმოადგენს. ლეიძლისა და თირკმლის უჯრედებში სისხლით მოტანილი სხვადასხვა ტოქსიკური ნაერთების დაშლაც პეროქსისომებში მიმდინარეობს, რის შედეგადაც უვნებელი პროდუქტები წარმოიქმნება.

პეროქსისომული ფერმენტები ციტოპლაზმაში თავისუფალ რიბოსომებზე სინთეზდება. მათ კარბოქსილის ჯგუფის მახლობლად რამდენიმე ამინომჟავებისაგან შემდგარი *სამიზნე თანმიმდევრობა* აქვთ, რომელსაც პეროქსისომული მემბრანის რეცეპტორები გამოიცნობს და პეროქსისომაში მათ გადატანას უზრუნველყოფს. პეროქსისომების სიცოცხლის ხანგრძლივობა დაახლოებით 1-2 დღეა. შესაბამისად, უჯრედში პეროქსისომების განახლება მუდმივად მიმდინარეობს. ამ პროცესს პეროქსისომების ბიოგენეზი ეწოდება.

პავიური კლინიკასთან

ზელევეგერის სინდრომი პეროქსისომის ბიოგენეზის დარღვევით გამოწვეული დაავადებაა. იგი სისციოცხლის პირველ წელს ელინდება. ამ სინდრომით დაავადებულ ბავშვებს აღენიშნებათ სახსრებისა და კიდურების დეფორმაცია, ხრტილში გაკარული უბნების წარმოქმნა, ლეიძლისა და თირკმლის ფუნქციის დარღვევა, მხედველობისა და სმენის დაქვეითება, ზოგადი ფსიქო-მოტორული განვითარების დარღვევა, მიდრეკილება ეპილეფსიური გულყრებისადმი. ზელევეგერის სინდრომით დაავადებული ბავშვები სიცოცხლის პირველი წლის მანძილზე იღუპებიან.

პროტეასომები

უჯრედში ცილების სინთეზი, ექსპორტი და დეგრადაცია მუდმივად მიმდინარეობს. ციტოპლაზმაში თავისუფალი ცილების დეგრადაციას პროტეასომები უზრუნველყოფს. პროტეასომა ცილოვანი მოლეკულებით შექმნილი ცილინდრის ფორმის სტრუქტურაა. მის კედელში ცილები ისეა განთავსებული, რომ მათი ფერმენტული აქტივობის მქონე უბნები პროტეასომას სანათურისმხრივ ზედაპირს ქმნის.

პროტეასომებში, პირველყოფლისა, უჯრედის მეტაბოლიზმში მონაწილე ცილების დაშლა ხორციელდება. ასეთი ცილების დაშლა მეტად მნიშვნელოვანია, ეინადი და ერთჯერადი სტიმულის მოქმედებით განხორციელებული მეტაბოლური პასუხის დროულ შეწყვეტას უზრუნველყოფს. მეორე მხრივ, პროტეასომებში დაშლას განიცდის დენატურირებული, დაზიანებული ან არასწორად აგებული ცილები. ანტიგენწარმდგენ უჯრედებში ენდოციტოზის გზით მოხვედრილი ანტიგენური ცილები იშლება მცირე ზომის პეპტიდებად, რაც შესაძლებელს ხდის მათ წარდგენას შესაბამისი დამცველობითი უჯრედისათვის (T ლიმფოციტისათვის).

ციტოპლაზმური პროტეოლიზის პროცე-

სი უჯრედის მიერ მკაცრად კონტროლდება. დასაშლელი ცილების გამოცნობა უბიქიტინების მეშვეობით ხორციელდება. უბიქიტინის მილეკულა უკავშირდება დასაშლელი ცილის ლიზინის ნაშთს. წარმოქმნილი კომპლექსის დაშლა პროტეასომებში ხორციელდება. პროტეოლიზის პროცესში უბიქიტინის მოლეკულა ცილას შორდება და ციტოპლაზმაში ბრუნდება. პროტეასომებში დასაშლელი ცილების გამოცნობას ფერმენტების რამდენიმე ჯგუფი აკონტროლებს, კერძოდ:

- უბიქიტინის გამააქტივებელი ფერმენტები;
- უბიქიტინ-მაკონიუგირებელი ფერმენტები;
- უბიქიტინ-ლიგაზები, რომლებიც დასაშლელი ცილის გამოცნობაში მონაწილეობენ.

პროტეასომებში ცილების დაშლა ენერჯის ხარჯვით მიმდინარეობს. საშუალოდ უჯრედში 30000-მდე პროტეასომების რაოდენობაა.

ციტოქრომჩხი

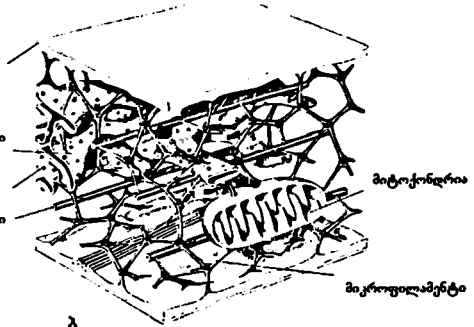
ციტოპლაზმაში, მემბრანულ კომპარტმენტებს შორის მდებარეობს საოცრად ნატიფი საყრდენი აპარატი, რომელსაც უჯრედის ჩონჩხს (ციტოჩონჩხს) უწოდებენ. ციტოჩონჩხი სხეადასხეა სახის მილაკოვანი და ფიბრილური სტრუქტურებისაგან შექმნილ სამგანზომილებიან ბადეს წარმოადგენს, რომელიც ციტოპლაზმაში ორგანულებსა და ნანართებს შორის მდებარეობს (სურ. 2-17).

ციტოჩონჩხის სტრუქტურულ ელემენტებს მიკრომილაკები, მიკროფილამენტები და შუალედური ფილამენტები შეადგენს. ციტოჩონჩხი:

- განსაზღვრავს უჯრედის ფორმას;
- მონაწილეობს ციტოპლაზმის მოძრაობაში და ორგანულების უჯრედშიგა მოძრაობის კოორდინაციას ახდენს;



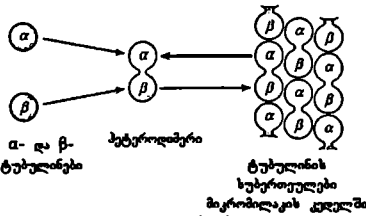
უჯრედის
მემბრანა
კიტინოზი
ხაზური
ბადე
რიბოზომები
მიკრომილაკი



მიტოქონდრია
მიკროფილამენტი

სურ. 2-17. ციტოჩონჩხი.

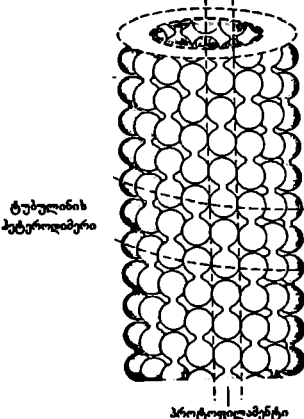
ა. ციტოჩონჩხის მოცულობითი ელექტრონოგრაფია. განიჩრევა მიკრომილაკები და მიკროფილამენტები. თითოი ჩრდილები ორგანელების ნაშთებია. ბ. ციტოჩონჩხის სამგანზომილებიანი სტრუქტურის სქემატური გამოსახულება.



➤ განსაზღვრავს ციტოპლაზმის სიბლანტეს;

➤ განსაზღვრავს მთელი უჯრედის მოძრაობის უნარს.

მიკრომილაკები. ეუკარიოტული უჯრედების ციტოპლაზმაში გეხელება მილაკოვანი სტრუქტურები, რომლებსაც მიკრომილაკები ეწოდება (სურ. 2-18). მათი დიამეტრი 24 ნმ-ია, აქედან კედლის სისქე 56ნმ-ია, ხოლო ღრუს დიამეტრი - 146მ. მიკრომილაკების სიგრძე შესაძლოა რამდენიმე მიკრომეტრსაც აღწევდეს. იშვიათ შემთხვევაში ორი ან სამი მიკრომილაკი შესაძლოა ერთმანეთს გვერდითი ხიდაკების მეშვეობით უკავშირდებოდეს. მიკრომილაკის კედელი პეტეროდიმერული სუბერთეულებით - α და β ტუბულის მოლეკულებით იქმნება. ტუბულის მოლეკულები ამინომჟავური შემადგენლობით მცირედ განსხვავდება ერთმანეთისაგან. თითოეული მათგანის მოლეკულური წონა დაახლოებით 55000 კილოდალტონია. გარდა ამისა არსებობს მესამე სახის - γ ტუბულის, რომელიც ტუბულის სუბერთეული არ არის, მაგრამ, როგორც ვარაუდობენ, α და β სუბერთეულების პოლიმერიზაციას უწყობს



სურ. 2-18. ტუბულის, პეტეროდიმერები და პროტოფილამენტები.

ა. α- და β-ტუბულის მოლეკულები კმინის ტუბულის პეტეროდიმერს, რომელიც ერთმანეთს უკავშირდებიან და პროტოფილამენტებს წარმოქმნიან. ბ. ტუბულის პეტეროდიმერების განლაგება მიკრომილაკის კედელში. (S.L. Wolfe, Molecular and Cellular Biology, 1993 მიხედვით)

ხელს. α და β სუბერთეულებს შორის ურთიერთობა საკმაოდ მდგრადია, ისე რომ ნორმაში, ტუბულინის დისოციაცია ძალიან იშვიათად ხდება. თითოეული სუბერთეული გუანოზინტრიფოსფატის (გტფ-ის) ორ მოლეკულას უკავშირდება, ამასთან, β სუბერთეულთან დაკავშირებული გუანინი მიკრომილაკის ბოლოებზე ახალი ტუბულინის სუბერთეულების დამატებას არეგულირებს. ტუბულინის სუბერთეულებს შორის ლატერალური და სიგრძივი ურთიერთობები მილაკის ფორმის შენარჩუნებას უზრუნველყოფს. მიკრომილაკის კედელში ტუბულინის მოლეკულები სპირალურად განლაგდება. სპირალის ერთი მთლიანი ნახევარი 13 სუბერთეულს შეიცავს. მეზობელ სუბერთეულებს შორის ვერტიკალური კავშირები სიგრძივი პროტოფილამენტების წარმოქმნას განაპირობებს. ლატერალური კავშირები კი პროტოფილამენტებს ერთმანეთთან აკავშირებს და ცილინდრის ფორმის მიკრომილაკს წარმოქმნის. მიკრომილაკის კედელში 13 პროტოფილამენტი. იშვიათ შემთხვევაში ცალკეულ მიკრომილაკს 11-15 პროტოფილამენტი შეიძლება ჰქონდეს. მიკრომილაკი პოლარული სტრუქტურაა. α და β სუბერთეულები ერთმანეთს თავით ბოლოში უმაგრდება. ენაიდან მიკრომილაკში ყველა პროტოფილამენტს ერთი მიმართულება აქვს, მიკრომილაკის ერთ ბოლოს α სუბერთეულები, ხოლო მეორე ბოლოს β სუბერთეულები ქმნის.

მიკრომილაკების ორ - მდგრად და არამდგრად პოპულაციას არჩევენ. მდგრადი მიკრომილაკები სტაბილურობით განირჩევა. ჩვეულებრივ, ისინი არაგაყოფად უჯრედებში გვხვდება (სპერმატოზოიდის კულში, ნეორონების სხეულსა და მორჩებში, ერთორციტში და ა.შ.) ასეთი მიკრომილაკების დაშლა უჯრედისათვის დამლუკველია. არამდგრადი მიკრომილაკები ისეთ უჯრედებში გვხვდება, სადაც მიკრომილაკების სწრაფი დაშლა და აწყობა აუცი-

ლებელ ხასიათს ატარებს. ასე მაგალითად, მიტოზის დროს ციტოპლაზმაში არსებული მიკრომილაკების ქსელი იშლება და ტუბულინის მოლეკულები გაყოფის თითისტარას წარმოქმნისათვის გამოიყენება, ხოლო მიტოზის დასრულების შემდეგ თითისტარა იშლება და ინტერფაზური მიკრომილაკოვანი ქსელი აღდგება. ტუბულინის მოლეკულების პოლიმერიზაციას აკონტროლებს სტრუქტურები, რომელთაც მიკრომილაკების ხაორგანიზაციო ცენტრები ეწოდება. მათ მიეკუთვნება ცენტრიოლები, ბაზალური სხეულაკები და ქრომოსომების პირველადი სარტყელები. მიკრომილაკების სიგრძეში ზრდა მის ერთ ბოლოზე ახალი სუბერთეულების დამატებით ხდება. ამ ბოლოს ქლუს (+) ბოლო ეწოდება. საპირისპირო მხრიდან კი მიკრომილაკების დაშლა ხდება, რის გამოც ამ ბოლოს მინუს (-) ბოლო ეწოდება. ტუბულინის პოლიმერიზაცია კალციუმის იონების კონცენტრაციითა და მიკრომილაკებთან დაკავშირებული ცილების მეშვეობით რეგულირდება. ამ ცილების მეშვეობით მიკრომილაკები მემბრანებს, შუალედურ ფილამენტებს და სხვა მიკრომილაკებს უკავშირდება. ამ ცილების სიგრძე აკონტროლებს, თუ რა მანძილით იქნება მეზობელი მიკრომილაკები ერთმანეთისაგან დაშორებული. უჯრედის ფორმის ჩამოყალიბებასა და შენარჩუნებაში მიკრომილაკები უმნიშვნელოვანეს როლს ასრულებს. მიკრომილაკები ორგანელებისა და ციტოპლაზმური ბუშტუკების (მაგ. სერეციული გრანულების) უჯრედშიგა ტრანსპორტიც მონაწილეობს. მათი მეშვეობით ხდება:

- ▶ მიტოქონდრიების გადატანა ციტოპლაზმის იმ უბნებში, სადაც მეტაბოლური აქტივობა ძალიან მაღალია;
- ▶ მედიატორების გადატანა აქსონის გასწვრივ ნერვულ უჯრედში;
- ▶ მეღანინის ტრანსპორტი პიგმენტურ უჯრედებში;

➤ ქრომოსომების გადატანა გაცოფის თითისტარას გასწვრივ;

➤ სატრანსპორტო ბუშტუკების მოძრაობა ენდოპლაზმური ბადიდან გოლჯის აპარატისაკენ და გოლჯის აპარატის ცალკეულ ცისტერნებს შორის.

მოძრაობა თითოეულ შემთხვევაში ციტოზოლში მიკრომილაკებისაგან შემდგარი კომპლექსური ბადის არსებობასთან არის დაკავშირებული. მიკრომილაკების მეშვეობით განხორციელებული ტრანსპორტი კონტროლდება სპეციალური *მოტორული ცილების* მეშვეობით, რომლებსაც ატფ-ის პიდროლიზის უნარი აქვთ (სურ. 2-19). ერთერთი ასეთი ცილა, კინეზინი, ნივთიერებათა ტრანსპორტს მიკრომილაკების (+) ბოლოსაკენ უზრუნველყოფს. კინეზინი მიკრომილაკებს ატფ-ის თანაარსებობისას უკავშირდება და მისი აქტივობა ატფ-ის შემდგომ პიდროლიზთან და ენერჯის გამოთავისუფლებასთან არის დაკავშირებული. კინეზინის მოლეკულაში არჩევენ თავისა და კუდის ნაწილებს, ამასთან თავის ნაწილი მიკრომილაკებთან და ატფ-თან დაკავშირებას უზრუნველყოფს, ხოლო კუდის მეშვეობით კინეზინი მემბრანულ ბუშტუკებს უკავშირდება. კინეზინთან არის დაკავშირებული სწრაფი ტრანსპორტი აქსონის გასწვრივ, ბუშტუკების მოძრაობა ენდოპლაზმური ბადიდან გოლჯის აპარატისაკენ და გოლჯის აპარატიდან უჯრედის მემბრანისაკენ.

მეორე მოტორული ცილა დინეინია, რომელიც მიტოქონდრიების ტრანსპორტს (-) ბოლოს მიმართულებით წარმართავს. დინეინი ძალიან დიდი ზომის (1 000 000 მოლეკულური წონის) მოლეკულაა, რომელიც ორი მძიმე ჯაჭვისა და განუსაზღვრელი რაოდენობით მსუბუქი ჯაჭვებისაგან შედგება. დინეინური ცილები ორ ჯგუფად იყოფა:

➤ ციტოზოლური დინეინი, რომელიც

ციტოპლაზმაში ბუშტუკებისა და ქრომოსომების ტრანსპორტში მონაწილეობს; მასთან არის დაკავშირებული აქსონში რეტროგრადული (აღმა) ტრანსპორტი, ენდოციტოზური ბუშტუკების გადაადგილება ლიზოსომებისაკენ და ა.შ.

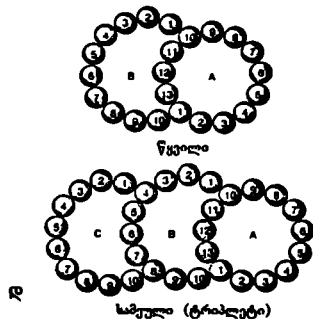
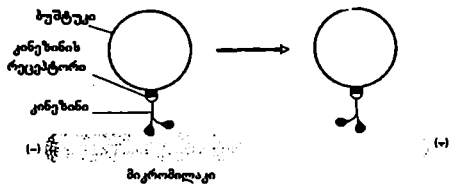
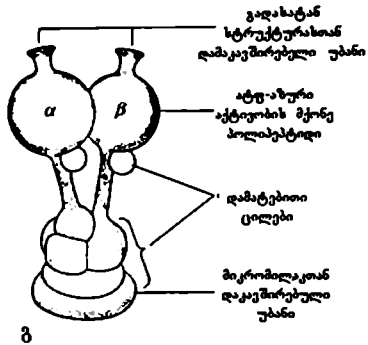
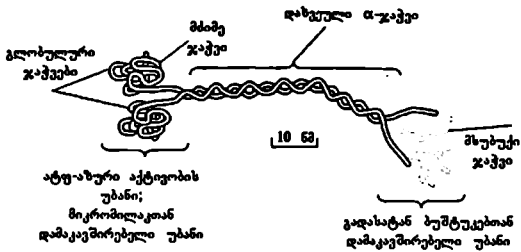
➤ აქსონემური დინეინი, რომელიც წამებისა და შოლტის მიკრომილაკებს უკავშირდება და ამ სტრუქტურების რხევით მოძრაობას განაპირობებს.

კინეზინისაგან განსხვავებით, დინეინი თავისთავად ტრანსპორტს ვერ წარმართავს. ამისათვის მას სჭირდება მრავალი ცილა, რომლებიც ბუშტუკებსა და ქრომოსომებს მიკრომილაკებთან აკავშირებს.

მიკრომილაკები უჯრედში რამდენიმე სტრუქტურას წარმოქმნის. ამ სტრუქტურებს *ცენტრიოლები*, *ბაზალური სხეულაკები*, *წამწამები* და *შოლტები* ეკუთვნის.

ცენტრიოლები ცილინდრული ფორმის სხეულაკებია. მათი დიამეტრი 0,15 მკმ-ია, ხოლო სიგრძე დაახლოებით 0,3-0,5 მკმ. ცენტრიოლის კედელში მიკრომილაკები *სამეულები* (*ტრიპლეტების*) სახით არის განლაგებული. თითოეული ცენტრიოლი მიკრომილაკების 9 სამეულისაგან შედგება. სამეულის შემადგენლობაში მყოფ მიკრომილაკებს საზიარო კედელი აქვს. პირველი მიკრომილაკი, რომელსაც A მიკრომილაკს უწოდებენ, 13 სუბერთელისაგან შედგება, ხოლო მომდევნო ორი (შესაბამისად, B და C) 10 ან 11 სუბერთელისაგან. ამრიგად, მეზობელ მიკრომილაკებს ორი ან სამი სუბერთელისაგან შემდგარი საზიარო კედელი აქვთ (სურ. 2-19).

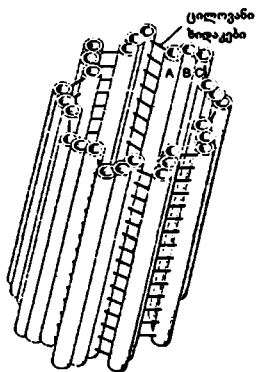
არაგაცოფად უჯრედებში, ჩვეულებრივ, ცენტრიოლების ერთი წყვილი არსებობს. ისინი ერთმანეთის მიმართ პერპენდიკულარულად არიან განლაგებული (სურ. 2-20). გაცოფისათვის მზადების პროცესში თითოეული ცენტრიოლი თავის თავს აორმაგებს. ახალი ცენტრიოლის აგება არსებული ცენტრიო-



სურ. 2-19.

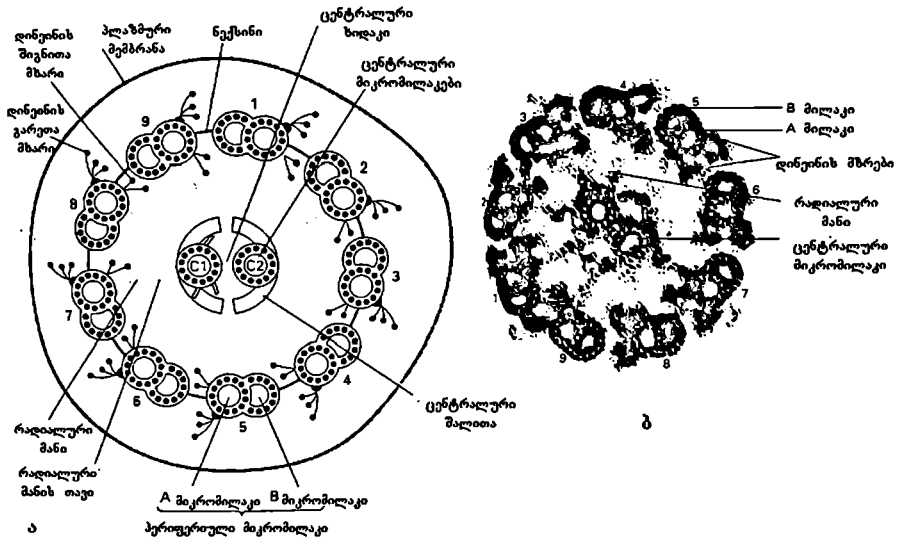
ა. კინეზინის მოლეკულის აგებულების სქემა; ბ. კინეზინით წარმოებული ტრანსპორტის სქემა;

გ. დინეინის მოლეკულის აგებულების სქემა; დ. მიკრომილაკების წყვილებისა და სამეულების ორგანიზაცია. მიკრომილაკების წყვილები წამწამებსა და შოლტებში გვხვდება. სამეულები (ტრიპლეტები) ცენტრიოლებსა და ბაზალურ სხეულაკებს ქმნის.



სურ. 2-20. ცენტრიოლი სქემა (L. Junqueira, J. Carneiro, R. Kelley, Basic Histology, 1998 მიხედვით)

ლის ზედაპირზე მისი სივრცითი დერძის პერ-პენდიკულარულად მიმდინარეობს. მიტოზის დროს, ცენტრიოლის თითოეული წყვილი უჯრედის მოპირდაპირე პოლუსებსა და ემართება და გაყოფის თითისტარას ჩამოყალიბებაში მონაწილეობს, ხოლო გაყოფის შემდეგ წარმოქმნილი შეიდეული უჯრედები ცენტრიოლის ერთ წყვილს დაუბელობს. არაგაყოფად უჯრედებში ცენტრიოლები, ჩვეულებრივ, გოლჯის კომპლექსისა და ბირთვის მახლობლად მდებარეობს და უჯრედის სიმძიმის ცენტრის ჩამოყალიბებაში მონაწილეობს. ცენტრიოლების ირგვლივ პერიცენტრიოლური სხეულაკები მდებარეობს.



სურ. 2-21. წამწამისა და შოლტის აქსონების აგებულება.

ა. სქემა ბ. ელექტრონოგრაფია (Lodish et al., Molecular Cell Biology, 2001, მიხედვით)

საიდანაც ახალი მიკრომილაკების ორგანიზაცია იწყება. ვარაუდობენ, რომ ეს სხეულაკები მიკრომილაკების საორგანიზაციო ცენტრებია.

წამწამი და შოლტი უჯრედის მოძრავი მორჩეობა, რომელთა საფუძველს განსაკუთრებულად ორგანიზებული მიკრომილაკები ქმნის. წამწამიანი უჯრედები თავის ზედაპირზე დაახლოებით 200-250 წამწამს შეიცავს. წამწამის სიგრძე 2-დან 10 მკმ-მდე მერყეობს. შოლტიანი უჯრედები, ჩვეულებრივ, ერთ შოლტს შეიცავს. შოლტი გაცილებით უფრო გრძელია, ვიდრე წამწამი. მისი სიგრძე 100-დან 200 მკმ-მდეა. ადამიანის ორგანიზმში ერთადერთი შოლტიანი უჯრედი სპერმატოზოიდია. წამწამსა და შოლტს იდენტური შენება აქვს. მათი შიგთავსი წარმოდგენილია მიკრომილაკების 9 წყვილით, რომლებიც გარს ერტყმის წამწამის ცენტრში განლაგებული მიკრომილაკების ერთ წყვილს (სურ. 2-21). მიკრომილაკებისაგან შექმნილ ამგვარ სტრუქტურას აქსონება (axon-ღერძი, nema

—მაფი) ეწოდება და მას ფორმულით $9+2$ გამოხატავენ.

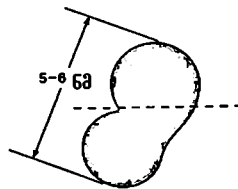
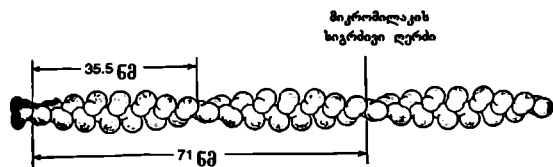
მიკრომილაკების თითოეული პერიფერიული წყვილი 2 ან 3 სუბერთულისაგან შემდგარი საზიარო კედლის მქონე ორ მიკრომილაკს (A და B) შეიცავს. A მიკრომილაკის კედელი 13 სუბერთულისაგან შედგება, ხოლო B მიკრომილაკის — 10 ან 11 სუბერთულისაგან. ცენტრალურ წყვილში მიკრომილაკები ერთმანეთისაგან დამოუკიდებელია და თითოეული 13 სუბერთულისგან შედგება. ცენტრალურ წყვილს ცენტრალური შალითა აკრავს. პერიფერიული წყვილები ერთმანეთს ცილა ნეკსინის მეშვეობით უკავშირდება. ყოველი მიკრომილაკის ზედაპირიდან ცილა დინეინთა შექმნილი ორი „მხარი“ წარიზიდება. წამწამისა და შოლტის ფუძეში ბაზალური სხეულაკი მდებარეობს. მას ცენტრიოლის იდენტური შენება აქვს. მისი კედელი მიკრომილაკების 9 ტრიპლეტისაგან შედგება. მის ზედა ნაწილში, წამწამის ფუძესთან ახლოს, ცენტრში დამატებითი

ორი მიკრომილაკი ჩნდება. წამწამი და შოლტი ბაზალური სხეულაიდან წარმოიქმნება. ბაზალური სხეულაის თითოეულ ტრიპლეტში C მიკრომილაკის ზრდა ჩერდება, ხოლო A და B მიკრომილაკები ტუბულინის ახალი მოლეკულების დამატების გზით სიგრძეში მატებას განაგრძობს. ბაზალური სხეულაი, ცენტრიოლის მსგავსად, მიკრომილაკების საორგანიზაციო ცენტრს წარმოადგენს, თუმცა განსხვავებული გზით მონაწილეობს ტუბულინების პოლიმერიზაციის პროცესში. ცენტრიოლების ზედაპირიდან ახალი მიკრომილაკების წარმოქმნა რადიალური მიმართულებით ხდება და ახლად წარმოქმნილი მიკრომილაკი ცენტრიოლის მიკრომილაკებთან კავშირში არ იმყოფება. ბაზალურ სხეულაში მიკრომილაკების წარმოქმნა უკვე არსებული მიკრომილაკების სიგრძეში ზრდით ხდება, ანუ წამწამისა და შოლტის პერიფერიული მიკრომილაკები ბაზალური სხეულაის მიკრომილაკების უშუალო გაგრძელებას წარმოადგენს.

წამწამებისა და შოლტების რხევითი მოძრაობის საფუძველს მიკრომილაკების მეზობელი წყვილების ერთმანეთის ზედაპირზე სრიალი ქმნის. როგორც ვარაუდობენ, მოძრაობის დროს A მიკრომილაკის დინეინური მხრები მეზობელი წყვილის B მიკრომილაკის ზედაპირს უმაგრდება და დინეინის გააქტივების შემდეგ გამოთავისუფლებული ენერჯის ხარჯზე A მიკრომილაკი B

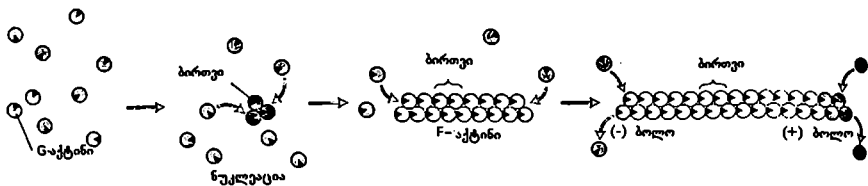
მიკრომილაკის ზედაპირზე სრიალს იწყებს. პერიფერიული მიკრომილაკების თითოეული წყვილი მეზობელი წყვილის გასწვრივ გადაადგილდება. ეს მოძრაობა შეზღუდულია, ერთი მხრივ, ნექსინის ხიდაკების არსებობის გამო, რომლებიც პერიფერიულ მიკრომილაკებს ერთმანეთთან აკავშირებს, ხოლო, მეორე მხრივ, რადიალური მანების არსებობის გამო, რომლებიც პერიფერიულ მიკრომილაკებს ცენტრალურ შალითასთან აკავშირებს. ყოველივე აღნიშნულის გამო, მიკრომილაკების სრიალის დროს წამწამი კი არ მოკლდება, არამედ ცენტრალური წყვილის გარშემო შემობრუნდება და რხევით მოძრაობას ასრულებს.

მიკროფილამენტები. ციტოჩონჩხის მეორე მნიშვნელოვან კომპონენტს მიკროფილამენტები წარმოადგენს. მათ ცილა აქტინი ქმნის. ეუკარიოტულ უჯრედებში აქტინი ყველაზე ფართოდ გავრცელებული ცილაა. მაგალითად, კუნთოვან უჯრედებში აქტინი მთლიანი ცილოვანი მასის 10%-ს, ხოლო არაკუნთოვან უჯრედებში 1-5%-ს შეადგენს. არჩევენ აქტინის სამ სახეობას α-აქტინს, რომელიც კუნთოვან უჯრედში გვხვდება და β-აქტინს და γ-აქტინს, რომლებიც არაკუნთოვანი უჯრედებისთვისაა დამახასიათებელი. უჯრედში აქტინი გლობულური მონომერული მოლეკულის (G-აქტინის) ან ძაფის (ფილამენტის) ფორმის პოლიმერის – F-აქტინის სახით არსებობს (სურ. 2-22). აქტინის თითოეული მოლეკულა, დამატებით, ატფ-თან ან ადფ-თან დაკავშირებულ Mg^{2+} იონს შეი-



სურ. 2-22 F-აქტინის და G-აქტინის სქემატური გამოსახულება.

ა. აქტინის ფილამენტი. ბ. აქტინის მონომერი (გლობულური აქტინი). აქტინის ფილამენტის შექმნისას გლობულური აქტინის მონომერების სიგრძივი ღერძი მიკროფილამენტის სიგრძივი ღერძის პერპენდიკულარულად თავსდება. (S.L. Wolfe, Molecular and Cellular Biology, 1993 მიხედვით)



სურ. 2-23. G-აქტინის პოლიმერიზაციის სამი ფაზა.
(Lodish et al., Molecular Cell Biology, 2001 მიხედვით)

ცავს. უჯრედში აქტინი ოთხი ფორმით შეიძლება იყოს. ესენია: ატფ-G-აქტინი, ადფ-G-აქტინი, ატფ-F-აქტინი და ადფ-F-აქტინი. G-აქტინის მოლეკულა მრგვალი ფორმისა და ღრმა ნაპრალით ორ წილად არის გაყოფილი. ამ ნაპრალში აქტინის მოლეკულას მაგნიუმის იონი და ატფ უკავშირდება.

F-აქტინი სტრუქტურული და ფუნქციური პოლარობით ხასიათდება. ფილამენტის ერთ ბოლოზე, რომელსაც (-) ბოლო ეწოდება, აქტინის სუბერთეული ნაპრალით ციტოზოლისკენ არის მიმართული, ხოლო ფილამენტის საპირისპირო ბოლოზე არსებული აქტინის მოლეკულის ნაპრალი მეზობელ მოლეკულას ეხება. F-აქტინის ფილამენტის პოლიმერიზაცია სამ ეტაპად მიმდინარეობს (სურ. 2-23).

თავდაპირველად, G-აქტინის მოლეკულები მცირე ზომის არამდგრად ოლიგომერებს წარმოქმნის. გარკვეული სიგრძის (სამი-ოთხი სუბერთეულის შეერთების) მიღწევის შემდეგ ოლიგომერი წარმოქმნის მტკიცე ბირთვს, რომელსაც ორივე მხარეს G-აქტინის მოლეკულები ემატება და ფილამენტი თანდათან გრძელდება. ფილამენტის პოლიმერიზაციასთან ერთად G-აქტინის კონცენტრაცია ციტოზოლში მანამ კლებულობს, სანამ ფილამენტებისა და თავისუფალი მონომერების რაოდენობას შორის გარკვეული წონასწორობა არ დამყარდება. შემდეგ იწყება მესამე სტადია, როდესაც ფილამენტების თავისუფალ ბოლოებსა და ციტოზოლს შორის G-აქტინის მონომერების გაცვლა ხდება. ანუ რამდენი მონომერიც F-აქტინს ემატება,

იმდენივე აკლდება. ამის გამო ფილამენტის სიგრძე და ტოტალური მასა არ იცვლება. ამ სტადიაზე ციტოზოლში არსებული მონომერების რაოდენობა კრიტიკული კონცენტრაციის სახელწოდებით არის ცნობილი. მისი მნიშვნელობის მატება G-აქტინის პოლიმერიზაციას, ხოლო კლება - F-აქტინის დეპოლიმერიზაციას იწვევს.

მაგნიუმის, კალიუმის ან ნატრიუმის იონები G-აქტინის F-აქტინად პოლიმერიზაციას განაპირობებს. ამ პროცესს თან ატფ-ის პიდროლიზი ახლავს, რის შედეგადაც ადფ და ფოსფორი წარმოიქმნება. აღნიშნული პროცესი შექცევადია. F-აქტინი, თავის მხრივ, G-აქტინად იშლება. აქტინის პოლიმერიზაცია და დეპოლიმერიზაცია დაკავშირებულია მთელ რიგ ცილებთან, რომლებიც აქტინის ფილამენტის სიგრძესა და სტაბილურობას განსაზღვრავენ. ამ პროცესში მნიშვნელოვან როლს კალციუმის იონების კონცენტრაცია, ფოსფორილირებისა და დეფოსფორილირების პროცესები ასრულებს.

გელსოლინი ერთერთი ცილაა, რომელსაც აქტინის მონომერებს შორის კავშირის გაწვევება შეუძლია, თუმცა ეს მოქმედება Ca^{2+} -ის დაბალი კონცენტრაციისას ვერ ელინდება. კალციუმის იონების რაოდენობის მატებისას გელსოლინი აქტინის ფილამენტს უკავშირდება და მის სუბერთეულებს შორის არაკოვალენტურ ბმებს არღვევს. ამასთან იგი დაკავშირებული რჩება ფილამენტის (+) ბოლოსთან და ხელს უშლის ახალი მონომერების დამატებას. ანალოგიური მოქმედებით ხას-

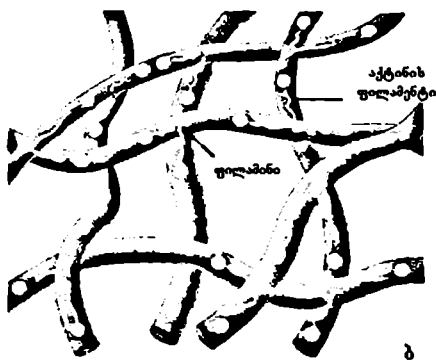
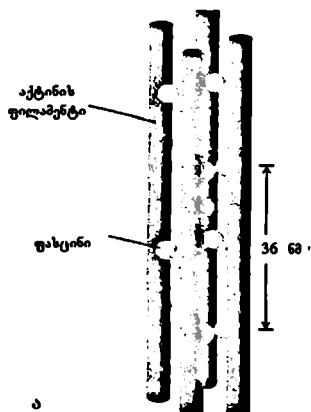
იათდება ცილა კოფილინი, იმ განსხვავებით, რომ მის მოქმედებას ფოსფორილირებისა და დეფოსფორილირების პროცესი არეგულირებს.

აქტინის ფილამენტები უჯრედში, ძირითადად, კონების ან ბადის სახით ღაგდება. კონებში აქტინის ფილამენტები მჭიდროდ და მოწესრიგებულად, ერთმანეთის პარალელურად არის განლაგებული, ხოლო ბადისებრი სტრუქტურების შექმნისას ისინი ერთმანეთს სხვადასხვა მიმართულებით მართი კუთხის ქვეშ ევითს. უკანასკნელ შემთხვევაში აქტინის ფილამენტები ერთმანეთის მიმართ ფაშარი განლაგებით ხასიათდება. როგორც კონებში, ისე ბადეში აქტინის ფილამენტები ერთმანეთს ჯვარედინი დამაკავშირებელი ცილების მეშვეობით უკავშირდება. თითოეულ მათგანს აქტინთან დამაკავშირებელი ორი უბანი აქვს. თითოეული უბანი აქტინის ერთ ფილამენტს უკავშირდება. ამ ცილების სიგრძესა და დრეკადობის უნარს ძალიან დიდი მნიშვნელობა აქვს აქტინის ფილამენტების ორგანიზაციისათვის (სურ. 2-24). ასე მაგალითად, მოკლე ცილები (ფიმბრინი, ფასცინი, α -აქტინინი) აქტინის ფილამენტებს ერთმანეთთან მჭიდროდ აკავშირებს და მათ კონებად განლაგებას უზრუნველყოფს, ხოლო გრძე-

ლი და დრეკადი ცილები (სპექტრინი, ფილაშინი, დისტროფინი) აქტინის ფილამენტებისაგან ბადისებრი სტრუქტურების წარმოქმნას განაპირობებს.

აქტინის ფილამენტები ყველაზე დიდი რაოდენობით ციტოპლაზმისა და უჯრედის გარსის საზღვარზე გვხვდება. აქ ისინი, უზრუნველყოფენ, კარგად გამოხატულ ორგანიზმილობიან ბადეს ქმნიან. აქტინის ფილამენტების ბადე იმდენად ხშირია, რომ ამ უბანში ორგანოების განთავსებას შეუძლებელს ხდის (სურ. 2-25).

ფუნქციის განხორციელებისათვის აქტინს მთელ რიგ ცილებთან ურთიერთქმედება სჭირდება. მათ შორის ყველაზე უმთავრესს მიოზინი წარმოადგენს. მიოზინის რამდენიმე განსხვავებული ქვეტიპი არსებობს (მიოზინ I-დან მიოზინ IX-ს ჩათვლით). მათი განაწილება და დანიშნულება სხვადასხვა უჯრედში განსხვავებულია. მაგალითად, მიოზინ II კუნთოვანი უჯრედების სქელი ფილამენტების შექმნაში მონაწილეობს; მიოზინ I აქტინთან კავშირში უჯრედის გარსის ფორმის ცვლილებას (მაგ. ცრუფეხების წარმოქმნას) განაპირობებს; მიოზინ V აქტინის გარდა ციტოპლაზმის სხვადასხვა ცომპო-



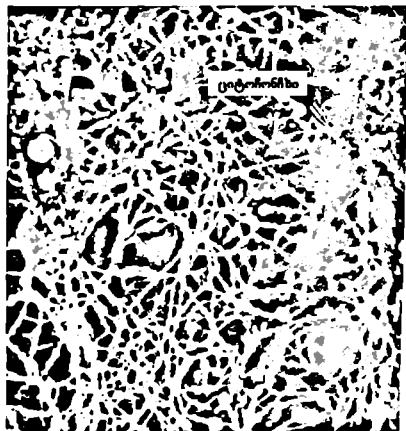
სურ. 2-24 აქტინის მიკროფილამენტების დამაკავშირებელი ცილები.

ა. მოკლე ცილები, მაგ. ფასცინი მიკროფილამენტების კონებად ორგანიზაციას განაპირობებს. ბ. გრძელი ცილები, მაგ. ფილაშინი, დრეკადობით ხასიათდება და მიკროფილამენტების თავისუფალ შეკავშირებას განაპირობებს, რის შედეგადაც მიკროფილამენტები ბადისებრი სტრუქტურებს ქმნის. (S.L. Wolfe, Molecular and Cellular Biology, 1993 მიხედვით)

ნენტს უკავშირდება და მათ აქტივის ფილა-მენტის გასწვრივ გადაადგილებს და ა.შ.

აღსანიშნავია, რომ უჯრედის ფორმის შექმნაში არა მხოლოდ ციტოპლაზმის ტერმინალურ ნაწილში განთავსებული აქტივის ფილამენტები, არამედ ის ცილებიც მონაწილეობს, რომლებიც ამ ფილამენტებს უჯრედის მემბრანასთან აკავშირებს. თუ პლაზმური მემბრანა აქტივის ფილამენტების ბადესთან არის დაკავშირებული, უჯრედის ზედაპირს ბრტყელი ფორმა აქვს. იმ შემთხვევაში, თუ პლაზმური მემბრანა კონებად განლაგებულ აქტივის ფილამენტებს უკავშირდება, უჯრედის ზედაპირზე ჩნდება თითის მაგვარი გამონაზარდები, რომლებსაც *მიკროსაოები* ეწოდებათ (სურ. 2-26).

აქტივის ფილამენტები სამგანზომილებიანი ბადის სახით მთელ ციტოზოლშია განთავსებული და მისი კომპონენტების მოძრაობაში მონაწილეობს. ციტოზოლის პერიფერიულ ნაწილში განთავსებული აქტივის ფილამენტების ბაღე გაყოფის ბოლო ფაზაში ციტოტომოური რგოლის ჩამოყალიბებაში მონაწილეობს.



სურ. 2-25 აქტივის ფილამენტების ბაღე უჯრედის გარსისა და ციტოპლაზმის საზღვარზე. სკანოგრამა. ისრით ნაჩვენებია საზღვარი ორ მეზობელ უჯრედს შორის, სადაც მიკროფილამენტების ბაღე განსაკუთრებით ხშირია.

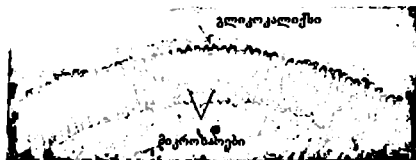
შუალედური ფილაამენტები

ციტოქონინის მესამე ფობრიულ კომპონენტს შუალედური ფილაამენტები ეწინს (სურ. 2-27).

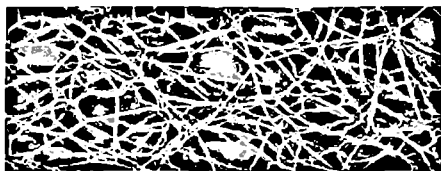
შუალედური ფილაამენტები თითქმის ყველა ეუკარიოტულ უჯრედში გვხვდება, თუმცა მათი განაწილება სხვადასხვა უჯრედში განსხვავებულია. ეიდიერმისის უჯრედებსა და ნეირონებში მათი რაოდენობა თითქმის 10-ჯერ აღემატება მიკროფილაამენტებისა და მიკრომილაკების რაოდენობას. შუალედური ფილაამენტები, ძირითადად, საყრდენ ფუნქციას ასრულებს და ქსოვილის შიგნით უჯრედშორისი ურთიერთობების ჩამოყალიბებაში მონაწილეობს. შუალედური ფილაამენტები პლაზმურ მემბრანას მექანიკურ საყრდენს უქმნის იმ უბნებში, სადაც ეს უკანასკნელი მეზობელ უჯრედს ან უჯრედშორის მატრიქსს უკავშირდება.

საერთო ჯამში შუალედური ფილაამენტები:

- სტრუქტურულ საყრდენს უქმნის უჯრედს;
- უზრუნველყოფს კავშირს ციტოქონინის სხვა ელემენტებსა და უჯრედის გარსს შორის;



სურ. 2-26. ნაწლავის შემწოვი უჯრედის ზედაპირის ელექტრონოგრაფია. მიკროფილაამენტების კონსტრუქცია განლაგება პლაზმური მემბრანის თითისმაგვარი გამონაზარდების — მიკროსაოების წარმოქმნას განაპირობებს.



სურ. 2-27. ციტოქონინის მცირე უბანი. შუალედური ფილაამენტებისაგან შექმნილი ბაღე. სკანოგრამა.

► ქმნის სამგანზომილებიან ბადეს ბირთვის გარშემო, რითაც:

- საყრდენს უქმნის და ერთ ადგილას აჩერებს ბირთვს;
- უზრუნველყოფს ბირთვის გარსის მთლიანობას;
- მონაწილეობს ბირთვის გარსის რეორგანიზაციაში მიტოზის ბოლოს.

შუალედური ფილაამენტები ძალიან მაღალი სიმტკიცით ხასიათდება. მათი სისქე მიკროფილაამენტებისა და მიკრომილაკების ზომებს შორის მერყეობს (10-12 მკმ), რაც მათ დასახელებას განაპირობებს. მიკროფილაამენტებისა და მიკრომილაკებისგან განსხვავებით, შუალედური ფილაამენტები უჯრედის მოძრაობაში არ მონაწილეობს. ამასთანავე, შუალედური ფილაამენტები ფუნქციის განხორციელებისათვის ნუკლეოტიდებთან (ატფ-თან ან გტფ-თან) დაკავშირებას არ საჭიროებს.

შუალედური ფილაამენტები ცილების α ჯაჭვებით იქმნება, რომელთა თავისებურებები ამ ფილაამენტების 6 კლასად დაყოფას

განაპირობებს. მათ შორის განსხვავება საკმაოდ დიდია.

მიკრომილაკებისა და მიკროფილაამენტებისგან განსხვავებით, შუალედური ფილაამენტები სახეობრივი სპეციფიურობით ხასიათდება და სხვადასხვა წარმოშობის ქსოვილებში სხვადასხვა ცილოვანი კომპონენტებით იქმნება. ზოგიერთი მათგანის შემადგენლობა და ლოკალიზაცია № 1 ცხრილშია მოცემული.

ციტოკერატინები ეპითელური ქსოვილის უჯრედებში გვხვდება. ისინი განსხვავებული ქიმიური და იმუნური თავისებურებებით ხასიათდებიან, რაც ეპიდერმისში, ფრჩხილებში, თმებში და ა.შ. ამ ცილების განსხვავებულ დანიშნულებას განაპირობებს.

ვიმენტინის ფილაამენტები ძირითადად მეზენქიმური წარმოშობის უჯრედებისათვის არის დამახასიათებელი. მას ემბრიონულ და არადიფერენცირებულ უჯრედებშიც ვხვდებით. ვიმენტინი შესაძლოა სხვა შუალედურ ფილაამენტებთან, მაგ. დესმინთან ან გლიურ პროტეინთან იყოს კავშირში.

ცხრილი 1

ზოგიერთი სახის შუალედური ფილაამენტის ლოკალიზაცია ეუკარიოტულ უჯრედებში

ფილაამენტის ტიპი	უჯრედის ტიპი	მაგალითი
ციტოკერატინები	ეპითელური	მრავალ შრიანი ბრტყელი გაურქოვანებელი და გაურქოვანებელი ეპითელიუმი
ვიმენტინი	მეზენქიმური ბუნების უჯრედები	ფიბრობლასტი, ქონდრობლასტი, მაკროფაგი, ენდოთელური უჯრედები, სისხლძარღვების კუნთოვანი უჯრედები
დესმინი	კუნთოვანი უჯრედები	განიუზოლური და გლუვი კუნთოვანი უჯრედები (გარდა სისხლძარღვების კუნთოვანი უჯრედებისა)
გლიური ფიბრილური მჭავე პროტეინი	გლიური უჯრედები	ასტროციტები
ნეიროფილაამენტები	ნერვული უჯრედები	ნეირონების უმეტესობა (თუმცა არა ყველა)

დესმინი (სკელეტინი) გლუეკუნთოვან უჯრედებში, ჩონჩხისა და გულის განივზოლიანი კუნთოვანი ბოჭკოების Z ზოლებში გეხვდება.

გლიური უჯრედები (ასტროციტები) შეიცავს გლიურ ფილამენტებს, რომელთა შემადგენლობაში გლიური ფიბრილური მკავე პროტეინი შედის.

ნერვულ უჯრედებში შუალედური ფილამენტები ნეიროფილამენტებით არის წარმოდგენილი. ისინი, სულ მცირე, სამი პოლიპეტიდური ჯაჭვისაგან შედგება.

დღეისათვის ცნობილია, რომ უჯრედში შუალედური ფილამენტების სამგანზომილებიანი ბადის შექმნაში მონაწილეობს სპეციალური ცილები, რომლებსაც შუალედურ ფილამენტებთან დაკავშირებულ ცილებს უწოდებენ. მათ შორის ყველაზე კარგად შესწავლილია ოთხი ცილა, კერძოდ

➤ ფილაგრინი - კერატინის ფილამენტებისაგან კონების წარმოქმნას უზრუნველყოფს;

➤ სინამინი და ალექტინი - დესმინისა და ვიმენტინის სამგანზომილებიანი ბადის შექმნაში მონაწილეობს.

➤ პლაკინები - ეპითელურ უჯრედში კერატინის ფილამენტების კემიდესმოსომებთან, მგრძნობიარე ნერვულ უჯრედში კი აქტინის ფილამენტების ნეიროფილამენტებთან დაკავშირებას უზრუნველყოფს.

კავშირი კლინიკასთან
შუალედური ფილამენტების გამოვლენა იმუნოციტოქიმიური მეთოდით უცნობი წარმოშობის აუთისებიანი სიმსივნეების დიაგნოზის დასმის შესაძლებლობას იძლევა. სიმსივნის განვითარების წყაროს ცოდნა, არა მხოლოდ დიაგნოზის დასმის, არამედ სიმსივნის მკურნალობის ეფექტური გზების შეზღუდვისთვის არის მნიშვნელოვანი.

პლაზმური მემბრანა, რომელიც ფოსფოლიპიდებისა და ქოლესტერინის მოლეკულების ორმაგი შრით იქმნება, აირებს (O₂ და CO₂) და მცირე ზომის დაუმუხტავ პოლარულ ნაწილაკებს (შარდოვანა, სპირტი) ადვილად ატარებს. ეს მოლეკულები მემბრანაში ენერჯის ხარჯვის გარეშე, პასიური დიფუზიის გზით გადის (სურ. 2-28). აქვე უნდა აღინიშნოს, რომ მემბრანას, ტრანსპორტული ცილების მონაწილეობის გარეშე, მოლეკულების მხოლოდ ძალიან მცირე ნაწილი გადასერავს.

პლაზმური მემბრანის შემადგენლობაში სამი ტიპის სატრანსპორტო ცილა განიშრება

- იონური არხები
- ატვ დამოკიდებული ტუმბოები
- ცილა გადამტანები (ტრანსპორტერები)

იონური არხები

იონური არხები ტრანსმემბრანული ცილებით შექმნილი პიდროფილური სავალბია (ფორებია), რომლებშიც დიდი რაოდენობით წყლის მოლეკულებისა და იონების ტრანსპორტი ხორციელდება. ფორის წარმოქმნისას არხის ცილების დახვევა ისე ხდება, რომ პიდროფობური ამინომჟავები მოლეკულის პერიფერიაზე თავსდება და ფოსფოლოპიდის მოლეკულების პიდროფობურ კუდებთან ამჯარებს კავშირს, პიდროფილური ამინომჟავები კი არხის სანათურის მხარეს თავსდება და არხის შიგნითა, პოლარულ ზედაპირს ქმნის.

სხვადასხვა სახის 100-ზე მეტი იონური არხი არსებობს. ზოგიერთი მათგანი მხოლოდ ერთი რომელიმე იონის სპეციფიკური გამტარია, ზოგი კი სხვადასხვა იონებისა და

მცირე ზომის წყალში ხსნადი ნაწილაკების ტრანსპორტში მონაწილეობს. იონურ არხებში დიდი რაოდენობით წყლისა და იონების ტრანსპორტი კონცენტრაციის გრადიენტის ან ელექტრული პოტენციალის მიმართულებით ხორციელდება. შესაბამისად, ტრანსპორტის აღნიშნული სახეობა ენერგიის ხარჯვის გარეშე მიმდინარეობს.

იონური არხების უმეტესობა კონტროლირებადი „ჭიშკრების“ არსებობით ხასიათდება (სურ. 2-29). მხოლოდ ზოგიერთი ტიპის არხია „ჭიშკრის“ გარეშე. „ჭიშკრიანი“ არხების კლასიფიკაცია იმ მექანიზმებს ემყარება, რომლებიც ჭიშკრის გახსნა-დახურვას აკონტროლებს.

აუტანციტალ-დაზოკიდეზული არხები.

ასეთი არხები გახსნის შემდეგ უზრუნველყოფენ იონების მოძრაობას მემბრანის ერთი ზედაპირიდან მეორისკენ, რაც მემბრანული პოტენციალის ცვლილებას განაპირობებს. ასეთი არხების მეშვეობით ხორციელდება მემბრანის დეპოლარიზაცია ნერვული იმპულსის გატარების პროცესში. ზოგიერთ შემთხვევაში (მაგ. Na^+ -ის არხში) გახსნილი არხი ძალიან მალე იხურება, გადადის არააქტიურ მდგომარეობაში და მცირე ხნის მანძილზე (რამდენიმე მილიწამი) არხის ჭიშკრის გაღება შესაძლებელი არ არის. ამ პერიოდს რეფრაქტორულ პერიოდს უწოდებენ.

ლიგანდზე დაზოკიდეზული არხები. ასეთი არხების ჭიშკრის გახსნა სასიგნალო მოლეკულასთან (ლიგანდთან) დაკავშირებას საჭიროებს. პოტენციალზე დამოკიდებული არხებისგან განსხვავებით, ლიგანდზე დამოკიდებული არხი ღია მთელი იმ ხნის მანძილზე, რომლის განმავლობაშიც ლიგანდი

არხის ცილასთან არის დაკავშირებული. არხის ცილებს, რომელსაც ლიგანდი უკავშირდება იონურ არხთან დაკავშირებულ რეცეპტორს უწოდებენ.

ლიგანდების ნაწილი, რომელიც არხის გახსნას აკონტროლებს ნეიროტრანსმიტერებია, ნაწილი კი – ნუკლეოტიდები. ნეიროტრანსმიტერზე დამოკიდებული არხები, როგორც წესი, პოსტსინაფსურ მემბრანაში მდებარეობს. ნეიროტრანსმიტერის დაკავშირება არხის რეცეპტორთან ამ უკანასკნელის ფორმის ცვლილებას განაპირობებს, რაც არხის გახსნას იწვევს. ზოგიერთი ნეიროტრანსმიტერი ამგზნებია, ზოგი კი – დამთრგუნველი. ამგზნები ნეიროტრანსმიტერები (მაგ. აცეტილქოლინი) იწვევს მემბრანის დეპოლარიზაციას, დამთრგუნველი კი – პიკერპოლარიზაციას. ნუკლეოტიდებზე (მაგ. ციკლურ ამფ-ზე ან ციკლურ გმფ-ზე) დამოკიდებული არხები ყნოსვისა და მხედველობის რეცეპტორების მემბრანაში მდებარეობს.

„უპიშკრო“ არხები. იონური არხების მცირე ნაწილს ჭიშკარი არ გააჩნია. ასეთი არხების ყველაზე გავრცელებულ სახეს კალიუმის არხი წარმოადგენს. ვინაიდან არხს ჭიშკარი არა აქვს, უჯრედი კალიუმის ტრანსპორტს ამ არხებში ვერ აკონტროლებს.

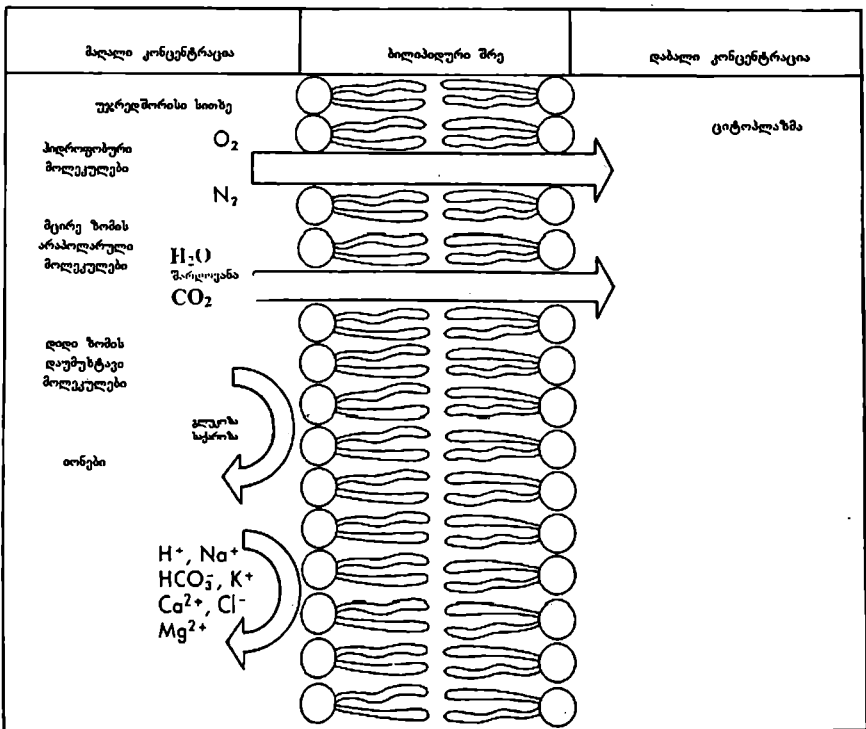
აქვოფორინები. აქვოფორინები რამდენიმე ტრანსმემბრანული ნაწილის მქონე ინტეგრალური ცილებია, რომლებიც მემბრანაში წყლის ტრანსპორტს უზრუნველყოფენ. ამ ცილების ნაწილი (მაგ. Aqp Z) მხოლოდ წყლის ტრანსპორტში მონაწილეობს, ნაწილი კი გლიცეროლის გადამტანია. გამოთვლილია, რომ თირკმელში 1 სთ-ში აქვოფორინებს 20 ლ-მდე წყლის გადატანა შეუძლიათ. აქვს-

ფორინების ფუნქციის დარღვევა შესაძლოა ისეთი დაავადებების მიზეზი გახდეს როგორცაა უშაქრო დიაბეტი ან თანდაყოლილი კატარაქტა.

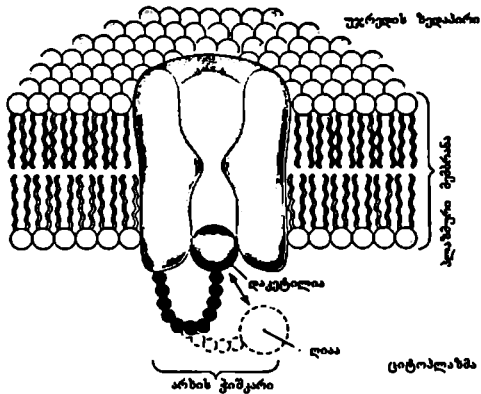
ატმოსფერული ტუმბოები ან ატმოსფერული იონებსა და მცირე ზომის მოლეკულებს მხოლოდ ატმოსფერული გზით მიღებული ენერჯის გამოყენებით გადაადგილებს (სურ. 2-30). ამ პროცესს **აქტიური ტრანსპორტი** ეწოდება. ამ შემთხვევაში ნივთიერებები მათი კონცენტრაციის გრადიენტის ან მემბრანის გასწვრივ არსებული მემბრანული პოტენციალის საწინააღმდეგო მიმართულებით

გადაადგილდება. აქტიური ტრანსპორტისათვის საჭირო ენერჯია ატმოსფერული და ფოსფორიდ და შლის პროცესში გამოთავისუფლებულია. ყველა ცხოველური უჯრედის ციტოპლაზმაში Ca^{2+} -ისა და Na^+ -ის იონების დაბალი კონცენტრაციის შენარჩუნება, ლიზოსომებში საჭიროებისამებრ დაბალი pH-ის შექმნა და ა.შ. სწორედ ასეთი ტუმბოების მეშვეობით წარმოებს.

ცილა ბაღამტანები (ტრანსპორტერები) მემბრანაში ორივე მიმართულებით სხვადასხვა ტიპის იონებისა და მოლეკულების ტრან-



სურ. 2-28. მემბრანის გამაგელობა სხვადასხვა სახის ნივთიერებებისათვის.



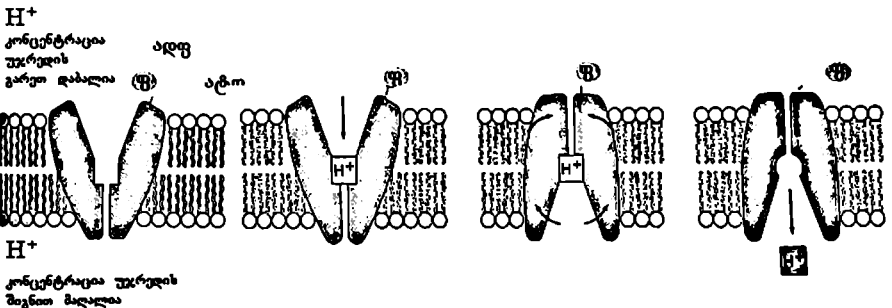
სურ. 2-29. „ჭიშკრიანი“ იონური არხის აგებულება.

ცილის მოლეკულის ცენტრალური ნაწილი სელექციური ფილტრის სახით მოქმედებს და მხოლოდ მისთვის სპეციფიურ იონებს ატარებს. სხვადასხვა ზეგავლენით (ძაბვის ცვლილება, ლიგანდის მოქმედება, მექანიკური სტრესი) გამოწვეული არხის ფორმის ცვლილება მისი „ჭიშკრის“ გაღებას განაპირობებს, რის შედეგადაც არხი იონებისათვის გამტარი ხდება. ცილოვანი არხების უმეტესობას „ჭიშკრები“ ციტოპლაზმისმხრივ ზედაპირზე აქვს.

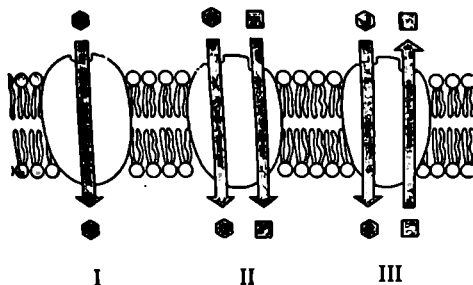
სპორტში მონაწილეობს. იონური არხებისაგან განსხვავებით ისინი დროის მონაკვეთში მხოლოდ ერთ (ან ორ) მოლეკულას გადაადგილებენ. გადასატან მოლეკულასთან დაკავშირების შემდეგ, ცილა გადამტანი ფორმის იცვლის და მხოლოდ მასთან დაკავშირებულ მოლეკულას გადაადგილებს. ეინადან ასეთი ტრანსპორტი გადამტანის ფორმის ცვლილებას მოითხოვს, იგი სხვა სახის ტრანს-

პორტან შედარებით, ბევრად უფრო ნელია.

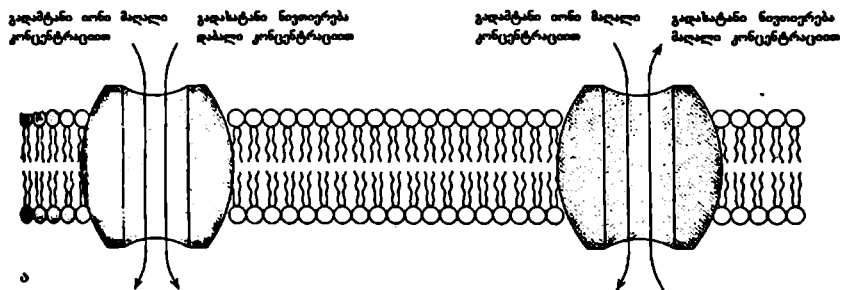
ცილა გადამტანები უნიპორტერებად, სიმპორტერებად და ანტიპორტერებად იყოფა (სურ. 2-31). უნიპორტერები ცილა გადამტანებია, რომლებსაც კონცენტრაციის გრადიენტის მიმართულებით მხოლოდ ერთი მოლეკულა გადააქვთ. ასეთ გადამტანებს გადააქვს ძუძუმწოვრებში გლუკოზა და ამინომჟავები. ანტიპორტერები და სიმპორტერები ერთდროულად ორი იონ-



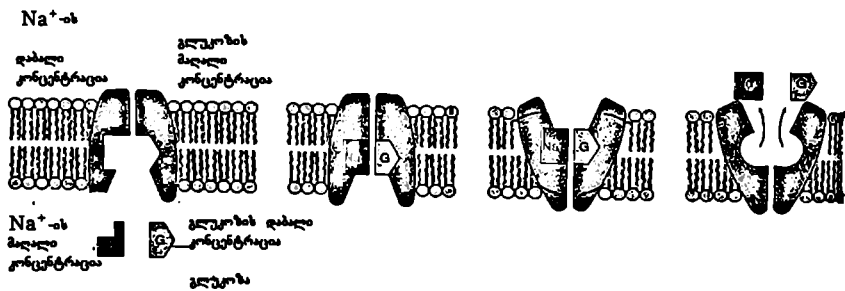
სურ. 2-30. აქტიური ტრანსპორტი წყალბად-იონის ატვ-ზური ტუმბოს მოქმედების მაგალითზე.



სურ. 2-31. უნიპორტი (I), სიმპორტი (II) და ანტიპორტი (III).

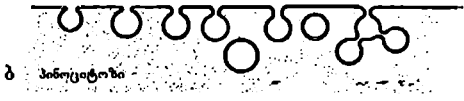
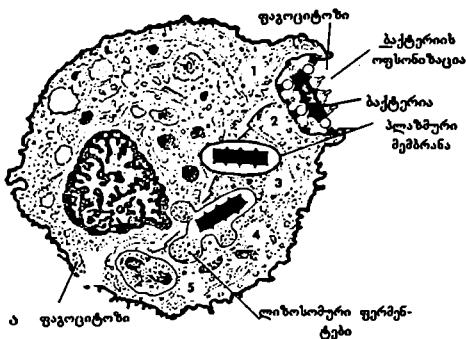


გადატანი იონი დასალი კონცენტრაციით გადასატანი ნივთიერება დასალი კონცენტრაციით გადატანი იონი დასალი კონცენტრაციით გადასატანი ნივთიერება დასალი კონცენტრაციით



სურ. 2-32. ა. სიმპორტი და ანტიპორტი. სიმპორტის დროს იონი და გადასატანი ნივთიერება ერთი მიმართულებით მოძრაობს. სიმპორტით ნახშირწყლები, ამინომჟავები და ზოგიერთი იონების გადატანა ხდება. ანტიპორტის დროს იონი და გადასატანი ნივთიერება სხვადასხვა მიმართულებით მოძრაობს. ანტიპორტი ძირითადად იონების ტრანსპორტისათვის გამოიყენება.

ბ. სიმპორტის მიმდინარეობა გლუკოზისა და Na^+ -ის ტრანსპორტის მაგალითზე.



სურ. 2-33. ა. ფაგოციტოზის ფაზები. ოფსონინაციის შემდეგ მიკროორგანიზმი ფაგოციტის მემბრანას უმაგრდება (1) და თანდათანობით ფაგოციტურ ვაკუოლში ექცევა (2). მიღებული ფაგოსომა ციტოპლაზმაში გადაინაცვლებს (3). ლიზოსომები ფაგოსომას უკავშირდება (4) და ფაგოლიზოსომა წარმოიქმნება, რომელშიც მონელების პროცესი მიმდინარეობს (5).
ბ. პინოციტოზის მიმდინარეობის სქემა.

ის (მოლეკულის) ტრანსპორტს ახორციელებენ. მათ ერთი იონი კონცენტრაციის გრადიენტის მიმართულებით, ხოლო მეორე მის საწინააღმდეგოდ გადააქვთ. ამავე დროს, სიმპორტერები ორივე იონს (მოლეკულას) ერთი მიმართულებით, ანტიპორტერები კი - საწინააღმდეგო მიმართულებით გადაადგილებს (სურ. 2-32).

ანტი- და სიმპორტერებს „აქტიურ ტრანსპორტერებს“ მიაკუთვნებენ, თუმცა ტუმბოებისაგან განსხვავებით, ისინი ტრანსპორტის პროცესში ატფ-ის პიდროლიზს არ ახდენენ. მათ თანაგადამტანებსაც (კოტრანსპორტერებსაც) უწოდებენ, რითაც მათ მიერ ორი მოლეკულის თანატრანსპორტის უნარს ესმება ხაზი.

ზემოთ ჩამოთვლილი ტრანსპორტული ცილები უჯრედსა და გარემოს შორის მხოლოდ დაბალმოლეკულური ნაერთების ცვლას უზრუნველყოფს უჯრედსა და გარემოს შორის მაღალმოლეკულური ნივთიერებების ცვლა ხორციელდება გან-

სხვავებული მექანიზმით, რომელშიც პლაზმურ მემბრანასთან ერთად ცილოზონის ელემენტებიც მონაწილეობს.

უჯრედის მიერ მაღალმოლეკულური ნივთიერებების ათვისებას ენდოციტოზი, ხოლო უჯრედიდან მათ გამოტანას ეგზოციტოზი ეწოდება. ამ ორი პროცესის მიმდინარეობა და მართვა ერთმანეთისაგან პრინციპულად განსხვავდება.

ენდოციტოზი პინოციტოზის, რეცეპტორებით წარმოებული ენდოციტოზისა და ფაგოციტოზის გზით ხორციელდება.

უჯრედის მიერ დიდი ზომის მკერდის ნაწილაკების შთანთქმის პროცესს ფაგოციტოზი ეწოდება. ფაგოციტოზის უნარი გააჩნია მხოლოდ ზოგიერთ უჯრედს (ღვინოციტები, მაკროფაგი), რომლებიც ორგანიზმის დამცველობით რეაქციებში მონაწილეობენ. ამ უჯრედებს ფაგოციტებს უწოდებენ. ფაგოც-

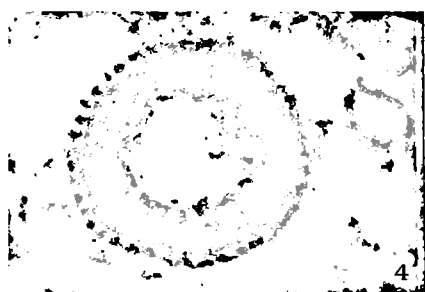
იტოვის პროცესი ფაგოციტის პლაზმურ მემბრანაში არსებული რეცეპტორის ბაქტერიასთან ან სხვა ნაწილაკთან დაკავშირებით იწყება (სურ. 2-33). ბაქტერიის ზედაპირს წინასწარ სპეციალური ცილები (იუნფაგოლობულინები ან კომპლემენტის C₃ ფრაგმენტი) უკავშირდება, რომლებიც ბაქტერიას ფაგოციტოზისათვის ამზადებს. ამ პროცესს ოფსონინაცია, ხოლო თვით ცილებს ოფსონინები ეწოდება. ფაგოციტის მემბრანაში არსებული რეცეპტორები ბაქტერიის ზედაპირზე არსებულ ოფსონინებს უკავშირდება, რაც პლაზმური მემბრანისა და უცხო ნაწილაკის კონტაქტის მიდამოს ქვემოთ ფაგოციტის ციტოპლაზმაში აქტინისა და მიოზინის მოლეკულების მობილიზაციას განაპირობებს. ამის შედეგად უჯრედი ამ მიდამოში ციტოპლაზმურ გამონაზარდებს – ფსევდოპოდიებს (ცრუფეხებს) ქმნის (სურ. 2-33ა). ფსევდოპოდიები ნელ-ნელა გრძელდება და ბაქტერიას (ან სხვა სტრუქტურას) გარს ეკერის. როდესაც ფსევდოპოდიები მთლიანად მოსახლერავს ბაქტერიას, მათი მემბრანები ერთმანეთს ერწყმის და მემბრანულ ვაკუოლში მოქცეული ბაქტერია ციტოპლაზმაში აღმოჩნდება. ეს ვაკუოლი შემდგომში ლიზოსომას უერთდება, სადაც მკვეთრ პიდროლაზების მეშვეობით მონელების პროცესი იწყება.

პინოციტოზი უჯრედის მიერ თხიერი ნივთიერებების შთანთქმის პროცესია. პინოციტოზს სხვადასხვა ხარისხით ყველა უჯრედი აწარმოებს.

პინოციტოზის პროცესში პლაზმური მემბრანა ქმნის მცირე ზომის ჩანადრეკს (ინვაგინაციას) (სურ. 2-33, ბ), რომელშიც უჯრედშორისი სითხის გარკვეული ნაწილი ექცევა. ჩანადრეკის კიდეები თანდათანობით ერთმანეთს უახლოვდება, ერთდება და მცირე ზომის ბუშტუკს წარმოქმნის. პინოციტოზური ბუშტუკი პლაზმურ მემბრანას შორდება და ციტოპლაზმაში გადაადგილდება. შთანთქმულ უჯრედშორის სითხეს უჯრედების

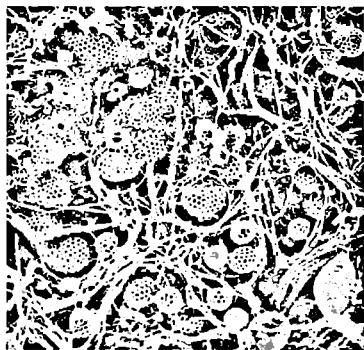
უმეტესობა თვითონ მოიხმარს. ასეთ შემთხვევებში პინოციტოზური ბუშტუკები ლიზოსომებს უერთდება. ლიზოსომური მონელების შედეგად წარმოქმნილი დაბალმოლეკულური ნაერთები ციტოპლაზმაში გადადის და უჯრედის მიერ მოიხმარება.

კაპილარების ამომიფენ ენდოთელურ უჯრედებში პინოციტოზური ბუშტუკები ციტოპლაზმას გადასერავს და საპირისპირო ზედაპირის მემბრანას უერთდება. ამ შემთხვევაში მათი შიგთავსი უჯრედშორის სივრცეში გამოიყოფა. ამ პროცესს **ტრანსციტოზი** ეწოდება. პინოციტოზური ბუშტუკების ზედაპირი გლუვია. მათში იონები და მოლეკულები იგივე კონცენტრაციითაა, რაც უჯრედშორის სივრცეში. პინოციტოზის პროცესში უჯრედშორისი სითხის შთანთქმა შერჩევით გარეშე ხდება. ამავე დროს არსებობს პინოციტოზის განსაკუთრებული სახე, როდესაც უჯრედი არაუჯრედული მატრიქსის ნაწილს ამორჩევითად შთანთქავს. ასეთ შემთხვევაში უჯრედის ზედაპირზე არსებული რეცეპტორები მჭიდროდ უკავშირდება ექსტრაცელულურ მაკრომოლეკულას, რომელსაც ისინი გამოიცნობენ. შემდგომში პლაზმური მემბრანის ის რეგიონი, რომელიც რეცეპტორ-ლიგანდის კომპლექსს შეიცავს ჩაიდრიკება, ბუშტუკს წარმოქმნის და მემბრანას წყდება. ამ პროცესს **რეცეპტორებით წარმოებული (გაშუალეობული) ენდოციტოზი** ეწოდება. ხერხემლიანებში ქოლესტერინის შემცველი ნაწილაკების, რკინის შემზოჭველი ცილის – ტრანსფერინის, ინსულინისა და სხვა ცილოვანი ბუნების პორმოვნების, ზოგიერთი გლიკოპროტეინის ათვისება რეცეპტორებით წარმოებული ენდოციტოზის გზით მიმდინარეობს. ენდოციტოზში მონაწილე რეცეპტორები მდებარეობს პლაზმური მემბრანის ჩანადრეკებში, რომლებსაც **ქობიან (არშიანი) ორმოებს** უწოდებენ (სურ. 2-34). ეს ორმოები ციტოპლაზმის მხრიდან დაფარულია რამდენიმე გლიკოპროტეინით, რომელთა შორის მთავარი კო-



სურ. 2-34. ა. ქობიანი ორმოებისა და ქობიანი ბუშტუკების წარმოქმნის თანმიმდებარეული სტადიები.

ქობიანი ორმოსა და ბუშტუკისა წარმოქმნა წიწილას ოციტში. კლატრინის მოლეკულებით შექმნილი ქობა ისრებით არის მითითებული.

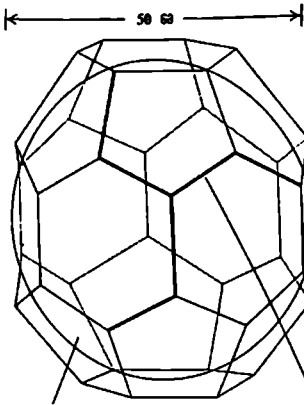


ბ. ქობიანი ორმოები (ჩასმულია წრეებში) დეიდლის უჯრედის (პეპატოციტის) პლაზმური მემბრანის ციტოპლაზმის მხრივ ზედაპირზე. თითოეული მათგანი კლატრინისაგან შექმნილი ბადით არის დაფარული.

მონენტი კლატრინია. ქობიანი ორმოების დასახელებას ამ დამატებითი მფარავი ფენის არსებობა განაპირობებს.

კლატრინის მოლეკულური წონა დაახლოებით 180 კილოდალტონია. კლატრინის

მოლეკულები ორმოს ზედაპირზე ხუთკუთხა ან ექვსკუთხა ფორმის ქსელს ქმნის. ლიგანდის რეცეპტორთან დაკავშირების შემდეგ ქობიანი ორმოს კიდები ერთმანეთს უახლოვდება და ქობიან ბუშტუკს წარმოქმნის



მემბრანული ბუშტუკი კლატრინის მოლეკულა

სურ. 2-35. კლატრინით დაფარული ქობიანი ბუშტუკის აგებულების სქემა. ტიპური კლატრინიანი ბუშტუკის დიამეტრი დაახლოებით 40 ნმ-ია. მისი ზედაპირი კლატრინის მოლეკულებისაგან შექმნილი 12 პენტაგონური და 8 ჰექსაგონური ფიბრილური ბადით არის დაფარული. სხვა ზომის ქობიანი ბუშტუკებიც ანალოგიური შენებისაა. თითოეული მათგანი 12 პენტაგონს შეიცავს, ჰექსაგონების რიცხვი კი მათში განსხვავებულია.

(სურ. 2-35). ქობიანი ბუშტუკების ციტოპლაზმაში გადაადგილების კეალდაკეალ კლატრინის მოლეკულები ბუშტუკის ზედაპირს შორდება, პლაზმურ მემბრანას უბრუნდება და ახალი ორმოების წარმოქმნაში მონაწილეობს.

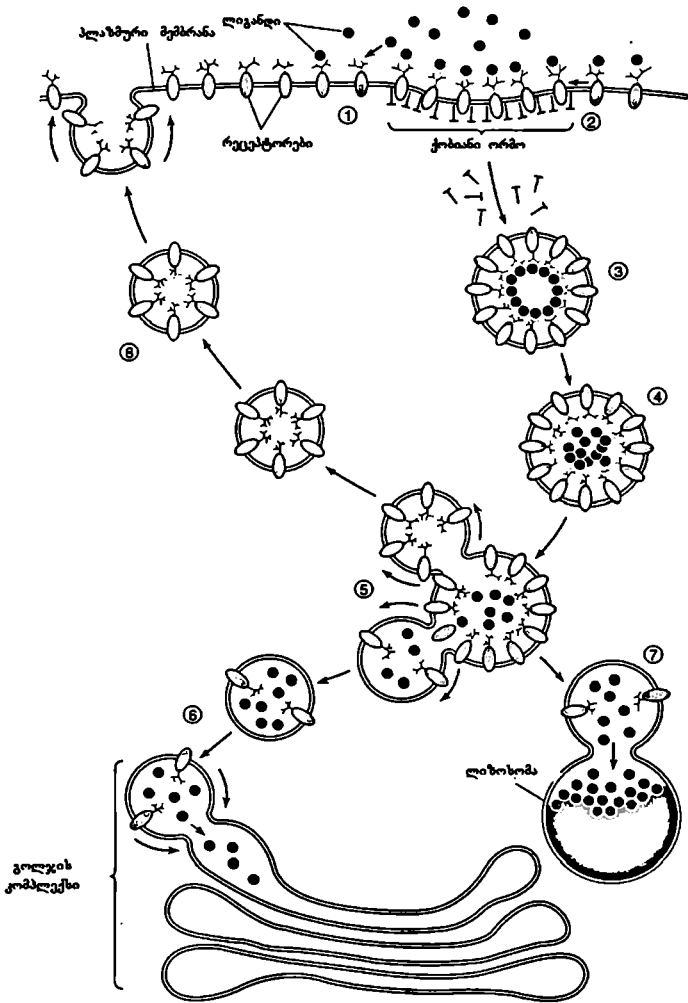
კლატრინის მოლეკულების მოცილების შემდეგ ქობიან ბუშტუკებს ადრეულ (ზედაპირული) ენდოსომებს უწოდებენ. შემდგომში ისინი ციტოპლაზმაში ღრმად გაღაინაცვლებენ და გვიან (ღრმა) ენდოსომებს წარმოქმნიან. ენდოსომების მემბრანა შეიცავს წყალბადის ატფ-დამოკიდებულ ტუმბოებს, რომელთა მეშვეობით ენდოსომის შიგა გარემოს შეშუაება ხდება. მეფე გარემოს მოქმედებით ლიგანდი რეცეპტორს შორდება. განთავისუფლებული რეცეპტორი შესაძლოა უკან, პლაზმურ მემბრანაში დაბრუნდეს და ხელმეორედ იქნას გამოყენებული. მაგალითად, ქოლესტერინის შემცველი ნაწილაკების რეცეპტორების გამოყენება რამდენჯერმე ხდება. რეცეპტორთან დაშორების შემდეგ

ლიგანდი გვიან ენდოსომაში რჩება. ეს უკანასკნელი ლიზოსომას უერთდება, სადაც ლიგანდი დაბალმოლეკულურ ნაერთებად იშლება (სურ. 2-36).

უჯრედში მოხედრიდან 10-15 წთ-ს შემდეგ ლიგანდი ან გვიან ენდოსომაში ხედება (მაგ. დაბალი სიმკვრივის ლიპოპროტეინები) ან კელაუ უჯრედის გარსთან გადაიტანება და უჯრედიდან გამოიყოფა (მაგ. ცილა ტრანსფერინი, რომელიც რკინის ტრანსპორტს ახორციელებს). ასეთი ლიგანდი რამდენჯერმე შეიძლება იყოს გამოყენებული.

ზოგიერთ შემთხვევაში რეცეპტორით წარმოებული ენდოციტოზი პლაზმური მემბრანის მცირე ზომის ჩანადრეკებში, ე.წ. კავოლებში მიმდინარეობს. კავოლების ზედაპირი ცილა კავოლინით არის დაფარული. თუმცა, აღსანიშნავია, რომ რეცეპტორით წარმოებული ენდოციტოზი, ძირითადად, ქობიანი ორმოებისა და ქობიანი ბუშტუკების მეშვეობით ხორციელდება. ზოგიერთ უჯრედში (მაგალითად, ლეიქმის უჯრედებსა და ფიბრობლასტებში) მათი რაოდენობა საკმაოდ დიდია.

ეგზოციტოზი. ეგზოციტოზის გზით უჯრედში წარმოქმნილი ნივთიერებები უჯრედგარე სივრცეში გამოიტანება. გოლჯის კომპლექსიდან გამოსული სატრანსპორტო ბუშტუკები ან სეკრეციული გრანულები პლაზმური მემბრანისაკენ გადაიტანება და მას ერწყმის. მათი შიგთავსი უჯრედგარე სივრცეში გამოიყოფა. ეგზოციტოზის პროცესში მემბრანების შერწყმა რთული პროცესია. ვინაიდან მემბრანების ზედაპირები მაღალი უარყოფითი მუხტის მატარებელია, მათი ერთმანეთთან მიახლოებისას ისინი ერთმანეთს კი არ მიიზიდავენ, არამედ პირიქით, მსუბუქად განიზიდავენ. მემბრანების შერწყმისათვის სპეციფიური ურთიერთქმედებაა საჭირო. ეგზოციტოზის პროცესს გარკვეული ცილები განაპირობებს, რომელთა აქტიუობა, თავის მხრივ, კალციუმის იონებით რეგულირდება. მაგ. ციტოზოლში კალციუმის კონცენტრაციის მატება ეგზოციტოზს ყოველთვის ასტიმულირებს.



სურ. 2-36. რეცეპტორებით წარმოებული ენდოციტოზის მიმდინარეობა.

სპეციფიურ ლიგანდთან დაკავშირების შემდეგ (1), ლიგანდების თავმოყრა ქობიან ორმობში ხდება (2). ორმობში ციტოპლაზმაში იდრიკება, მემბრანას სცილდება და ქობიან ბუშტუკებს წარმოქმნის (3). წარმოქმნიის შემდეგ ბუშტუკი თავის ქობას კარგავს. ბუშტუკის შიგნით ლიგანდების დახარისხება იწყება და უმეტეს შემთხვევაში ისინი თავიანთ რეცეპტორებს შორდებიან (4 და 5). ლიგანდის მოცილების შემდეგ, შესაძლებელია, რეცეპტორები კვლავ პლაზმურ მემბრანას დაუბრუნდეს. ბუშტუკები ან გოლჯის კომპლექსს (6), ან ლიზოსომას უერთდება (7). გოლჯის კომპლექსში მოხედრის შემდეგ ბუშტუკების შიგთავსი შეიძლება იქვე დარჩეს, ან ენდოპლაზმურ ბადეში მოხედეს. შესაძლებელია ნივთიერებები ახალ ბუშტუკებში მოთავსდეს და პლაზმურ მემბრანასთან იქნეს გადართანილი. ლიზოსომასთან დაკავშირების შემდეგ ბუშტუკების შიგთავსის მონელების პროცესი იწყება.

ენდოციტოზის დროს პლაზმური მემბრანის ნაწილი ბუშტუკებს ციტოპლაზმაში მიჰყვება, ხოლო ეგზოციტოზის დროს, პირიქით, უჯრედის გარსი სატრანსპორტო ბუშტუკების (ან სეკრეციული გრანულების) მემბრანას იღებს. ასე რომ, უჯრედში მემბრანის რეციკულაციას აქვს ადგილი. ზოგიერთ სისტემაში მემბრანების მონაცვლეობა რამდენჯერმე ხდება, რაც ეკონომიურობის თვალსაზრისით უჯრედისათვის ძალიან მნიშვნელოვანია.

ციტოპლაზმური ჩანართები

ჩანართები დროებითი წარმონაქმნებია, რომლებიც უჯრედის მეტაბოლიზმის პროცესში ციტოპლაზმაში გროვდება.

ზოგიერთ უჯრედში (ღვიძელში, ცხიმოვან ქსოვილში, თირკმელზედა ჯირკვლის ქერქოვან ნივთიერებაში) ჩანართები ლიპიდური წვეთების სახით გვხვდება. უჯრედებში ნახშირწყლოვანი ჩანართები გლიკოგენის მარცვლების, ხოლო ცილები სეკრეციული გრანულების ან ბუშტუკების სახით გვხვდება. ეს ნივთიერებები პერიოდულად უჯრედიდან გამოიყოფა და შემდეგ ისევ გროვდება. ზოგიერთ უჯრედში ფერადი ჩანართების – პიგმენტების – არსებობა შეიმჩნევა. ზოგიერთი მათგანი უჯრედშივე წარმოიქმნება (მაგ. მელანინი პიგმენტურ უჯრედებში), ზოგიერთი კი გარედან აღწევს მათში (მაგ. კაროტინი). ყველაზე ხშირად უჯრედებში გვხვდება მოყვითალო-მოყავისფრო პიგმენტი ლიპოფუსცინი, რომლის რაოდენობაც ასაკთან ერთად მატულობს. ლიპოფუსცინი, როგორც წესი, ხანგრძლივად მცხოვრებ უჯრედებში (კუნთოვანი, ნერვული უჯრედები) გვხვდება. მათი ქიმიური შემადგენლობა საკმაოდ კომპლექსურია. ვარაუდობენ, რომ ლიპოფუსცინი მჟორადი ლიზოსომებისაგან წარმოიქმნება და მონელე-

ბული ნარჩენების გროვას წარმოადგენს.

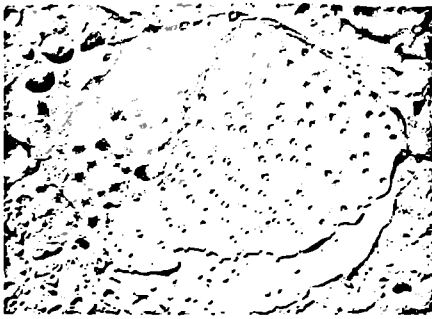
პიგმენტურ ჩანართებს შორის ყველაზე ფართოდ არის გავრცელებული მელანინი, რომელიც კანში და ბაღურას პიგმენტურ შრეში გვხვდება.

ბირთვი

უჯრედის ბირთვი მრგვალი ან ოვალური ფორმის სტრუქტურაა, რომელიც უმეტეს შემთხვევაში უჯრედის ცენტრალურ ნაწილში მდებარეობს. ზოგიერთ უჯრედში ბირთვი შეიძლება დაკბილული ან წილაკის ფორმის იყოს. ძუძუმწოვართა უჯრედებში მისი დიამეტრი 5-10 მკმ-ია. ბირთვში არჩევენ: **ბირთვის გარსს, ქრომატინს, ბირთვაკს და ბირთვის მატრიქსს.**

ბირთვის გარსი. ბირთვის გარსი ქრომატინის ორგანიზაციასა და ციტოპლაზმასა და ბირთვს შორის მაკრომოლეკულათა ტრანსპორტში მონაწილეობს. ელექტრონულ მიკროსკოპში ჩანს, რომ ბირთვის გარსი ორი ბიოლოგიური მემბრანით იქმნება (სურ. 2-37). მათ შორის ეიწრო სივრცე მდებარეობს, რომელსაც **პერინუკლეური სივრცე ან ცისტერნა** ეწოდება. ბირთვის გარსის გარეთა მემბრანა დაახლოებით 6 ნმ სისქისაა. იგი ხშირად ენდოპლაზმური ბადის მემბრანაში გრძელდება, ხოლო პერინუკლეური ცისტერნა ენდოპლაზმური ბადის ცისტერნას უერთდება. ბირთვის გარსის გარეთა მემბრანას თითქმის ყოველთვის უკავშირდება რიბოსომები. გარეთა მემბრანის ციტოპლაზმურ ზედაპირზე მუალეური ფილამენტებისაგან შექმნილი თხელი ბადეა, რომელიც ბირთვის გარსის სტაბილიზაციაში მონაწილეობს.

ბირთვის გარსის შიგნითა მემბრანის სისქეც დაახლოებით 6 ნმ-ია. მემბრანის ნუკლეოპლაზმისმხრივი ზედაპირი მჭიდროდ უკავშირდ-

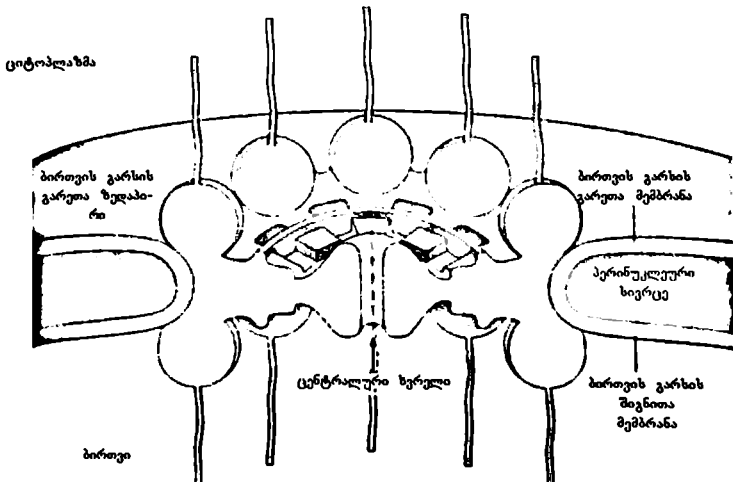


სურ. 2-37. ბირთვის ზედაპირის ელექტრონო-გრამა დამზადებული გაყინვა-გახსნის მეთოდით. ბირთვის ზედაპირის ნაწილზე გარეთა მემბრანა მოცილებულია. განიჩევა ბირთვის გარსის ორი მემბრანა და ფორები.

ება ე.წ. ბირთვის ფირფიტას (ფიბროსულ ფირფიტას), რომელიც შუალედური ფილამენტებისაგან შექმნილ ბადეს წარმოადგენს. ბირთვულ ფირფიტას A, B და C ტიპის ლამინები ქმნის. ლამინები საყრდენს უქმნის შიგნითა მემბრანის ბილიპიდურ შრეს და მონაწილეობს ბირთვის გარსის აღდგენაში მიტოზის ბოლოს.

ბირთვის გარსის სხედასხვა უბანში გარეთა და შიგნითა მემბრანები ერთმანეთს უერთ-

დება. მათი ერთმანეთში გადასვლის უბნებში მრგვალი ხერხელები – ბირთვის ფორები წარმოიქმნება (სურ. 2-38). ფორები ბირთვსა და ციტოპლაზმას შორის მოლეკულების შერწყმით ტრანსპორტს უზრუნველყოფს. ფორების რაოდენობა და განაწილება სხედასხვა ბირთვში არაერთგვაროვანია. მათი რაოდენობა, უჯრედის მეტაბოლური აქტიუობის ხარისხის მიხედვით, რამდენიმე ათეულიდან რამდენიმე ათასამდე მერყეობს. ფორების დიამეტრი საშუალოდ 70 ნმ-ია. ფორი ორგანიზებულად განლაგებულ ცილოვანი მოლეკულებისაგან შედგება. მის შემადგენლობაში 50-100 განსხვავებული ცილა შედის, რომლებსაც ნუკლეოფორინებს უწოდებენ. ფორის შიგნითა (ნუკლეოპლაზმისმხრივ) და გარეთა (ციტოპლაზმისმხრივ) ზედაპირებზე მემბრანას წრიულად განლაგებული 8 ცილოვანი სუბერთეული უკავშირდება. მათგან ფორის ცენტრისაკენ რადიალური მიმართულებით 8 სხივი (მანი) წარიხიდება, რომელიც აქ მდებარე ცენტრალურ გრანულას უკავშირდება. ამ სტრუქტურას ფორის კომპლექსს ან ფორის დიფრაგმას უწოდებენ. ფორის ცენტრალური გრანულა და მასთან დაკავშირებული რადიალური მანები წარმოადგენს ბარიერს, რომელიც ფორებში ნივთიერ-



სურ. 2-38 ბირთვის ფორის აგებულების სავარაუდო სქემა.

ბათა გასელას ზღუდავს და აკონტროლებს როგორც ვარაუდობენ, ფორის ცენტრში დაახლოებით 10 ნმ დიამეტრის მქონე არხია, რომელიც მოლეკულებისათვის თავისუფალი სავალის როლს ასრულებს. 10ნმ-ზე მცირე ზომის ნაწილაკები ფორში ამ სავალის მეშვეობით პასიური დიფუზიის გზით გადის, ხოლო უფრო დიდი ზომის მოლეკულების გადატანა აქტიური ტრანსპორტით (ენერგიის ხარჯვით) ხორციელდება. ახლადსინთეზირებული ბირთვული ცილები, რომლებიც ციტოპლაზმიდან ბირთვში შედის, ან რიბონუკლეოპროტეინები, რომლებიც ბირთვიდან გამოდის ციტოპლაზმაში, სულ მცირე, 20 ნმ დიამეტრის მქონე არხს საჭიროებენ. ასეთი მოლეკულების ტრანსპორტი მათში ამინომჟავების სპეციალური სასიგნალო თანმიმდევრობის არსებობასთან არის დაკავშირებული.

ბირთვული ექსპორტი და იმპორტი დაახლოებით ერთნაირი მექანიზმით მიმდინარეობს. უახლესი კვლევებით დადგინდა, რომ საინფორმაციო რნმ-ს გადატანას სპეციფიური ცილა-რეცეპტორები უზრუნველყოფს. ეს ცილები ამინომჟავების საექსპორტო სასიგნალო თანმიმდევრობას შეიცავენ. მათი ნაწილი ბირთვსა და ციტოპლაზმას შორის მოძრაობს, ნაწილი კი მხოლოდ ბირთვში მოქმედებს. ამ ცილების გავლენით, ტრანსპორტის პროცესში, ბირთვის ფორის კომპლექსი ფორმას იცვლის, რასაც ცენტრალური ხერხელის დიამეტრის გაზრდა ახლავს თან. საყურადღებოა, რომ სატრანსპორტო ცილები მხოლოდ სრულად ფორმირებულ რნმ-ს მოლეკულას უკავშირდება, რითაც ნაწილობრივ ჩამოყალიბებული (უმწიფარი) საინფორმაციო რნმ-ს მოლეკულის ბირთვიდან გამოსვლას გამორიცხავს.

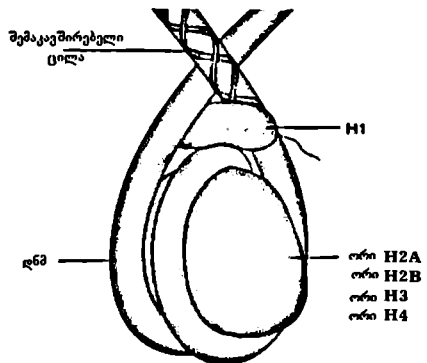
ბირთვში არსებული ყველა ცილა (პისტონები, ლაზინები, დნმ და რნმ პოლიმერაზები, და ა.შ.) ციტოპლაზმაში სინთეზდება და აქტიური ტრანსპორტის გზით ბირთვში გადაიტანება. ცილები, რომლებიც ბირთვში აქტიური ტრანს-

პორტის გზით ხედება, ბირთვული ლოკალიზაციის სასიგნალო თანმიმდევრობას შეიცავს. ის ბირთვული ცილები, რომლებიც ბირთვსა და ციტოპლაზმას შორის ორივე მიმართულებით მოძრაობს, როგორც საექსპორტო, ისე ბირთვული ლოკალიზაციის სასიგნალო თანმიმდევრობებს შეიცავს.

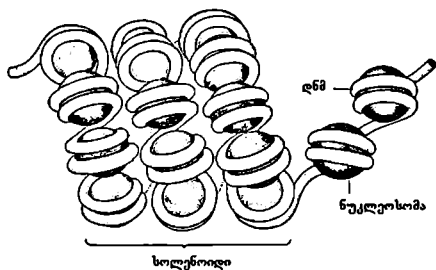
ბირთვული ტრანსპორტის რეცეპტორები ნუკლეოფორინებთან მრავლობით კავშირს ამყარებს და მათი კონფორმაციული ცვლილებების გზით მაკრომოლეკულების ტრანსპორტს უზრუნველყოფს.

ძრომატინი. ბირთვის გენეტიკური მასალა – დეოქსირიბონუკლეინის მჟავა (დნმ) გაყოფად ბირთვში ქრომოსომების, ხოლო მოსვენებულ (ინტერფაზულ) ბირთვში ქრომატინის სახით გეხედება. ქრომატინის ორგანიზაცია დნმ-ს ორმაგი სპირალის ბირთვული ცილების – *პისტონების* ირგვლივ დახვევით იწყება (სურ. 2-39).

ქრომატინის სტრუქტურულ ერთეულს წარმოადგენს *ნუკლეოსომა*, რომელიც დნმ-ს 166 ნუკლეოტიდისაგან შემდგარ ორმაგ ჯაჭვს შეიცავს. დნმ-ს ეს მონაკევე ოთხი ტიპის პისტონური ცილის – H_{2a} , H_{2b} , H_3 და H_4 – ირგვლივ არის დახვეული. თითოეული



სურ. 2-39. ნუკლეოსომის აგებულება.



სურ. 2-40. სოლენოიდის აგებულება.

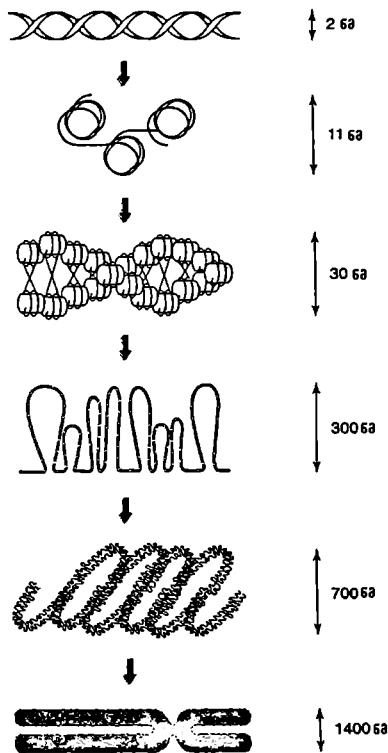
ცილა წყვილის სახით არის წარმოდგენილი. ორ მეზობელ ნუკლეოსომას ერთმანეთთან აკავშირებს დნმ-ს დაახლოებით 48 ნუკლეოტიდისაგან შემდგარი მონაკვეთი, რომელიც სხვა ტიპის ჰისტონურ ცილასთან (H_1 ან H_2) არის დაკავშირებული.

ქრომატინის ორგანიზაციის შემდეგ დონეს **სოლენოიდი** უწოდებენ (სურ. 2-40). იგი 306მ სისქის ფიბრილაა. მის წარმოსაქმნელად ნუკლეოსომებისაგან შემდგარი ჯაჭვი ისე იხვევა, რომ ერთი ნახვევი 6 ნუკლეოსომას მოიცავს. მიღებული სტრუქტურა კვლავ იხვევა. მისი დახვევისათვის სტრუქტურულ საფუძველს არაჰისტონური ცილები ქმნის. სოლენოიდის შემდგომი სპირალიზაცია 300 ნმ სისქის სტრუქტურას ქმნის, ამ უკანასკნელის შემდგომი დახვევა კი – 700 ნმ სისქის სტრუქტურას (2-41).

ქრომოსომები ჩხირის ან ძაფის ფორმის სტრუქტურებია. მათი სიგრძე დაახლოებით 3-6 მკმ, ხოლო სიგანე – 0,5-0,8 მკმ-ია. თითოეული ქრომოსომა დნმ-ს ერთ, ძალიან გრძელ მოლეკულას შეიცავს. დნმ-ს მოლეკულა ორი, ერთმანეთზე დახვეული პოლინუკლეოტიდური ჯაჭვისაგან შედგება. გენეტიკური ინფორმაცია დნმ-ს მოლეკულაში ნუკლეოტიდების თანმიმდევრობით განისაზღვრება. მემკვიდრეობითობის ერთეული – გენი – ნუკლეოტიდების ის თანმიმდევრობაა, რომელიც ნუკლეინის მჟავის ან ცილის

მოლეკულის სინთეზისათვის აუცილებელ ინფორმაციას შეიცავს. დნმ-ს მოლეკულაზე საინფორმაციო, სატრანსპორტო და რიბოსომული რნმ-ს აგება ხდება.

ცოცხალი ორგანიზმების თითოეულ სახეობაში ქრომოსომების რაოდენობას და თავისებურებებს **კარიოტიპი** ეწოდება. ადამიანის კარიოტიპს 46 ქრომოსომა ქმნის, აქედან 2 **სასქესო**, ხოლო 22 წყვილი (44)



სურ. 2-41 ქრომატინის ორგანიზაციის დონეები.

სქემაზე ზემოდან ქვემოთ ნაჩვენებია დნმ-ს 268 სისქის ორმაგი სპირალი, ნუკლეოსომა (1168 სისქის), სოლენოიდი (3068 სისქის), ქრომატინის 30068 სისქის და 70068 სისქის ფიბრილები. სულ ზოლოდ ნაჩვენებია 140068 სისქის მეტაფაზური ქრომოსომა.

აუტოსომური ქრომოსომა. უჯრედის გაყოფის დამთავრების შემდეგ ქრომოსომებში დნმ-ს ნაწილი კონდენსირებული რჩება და ბირთვის სხვადასხვა უბანში ბელტების სახით ჩანს. ქრომოსომების სხვა სუბმენტებში დნმ დეკონდენსაციას და ნუკლეოპლაზმაში დისპერსიას განიცდის. შესაბამისად, ქრომატინის ორ სახეს არიყვენ:

➤ **ეუქრომატინი** (*eu*, კარგი + *chroma*, ფერი), რომელიც ქრომოსომის დესპირალიზებულ უბნებს შეესაბამება. დნმ-ს გაშლილი ჯაჭვი და მასთან დაკავშირებული ცილები სუსტად იღებება ძირითადი საღებავებით, რის გამოც მათი დანახვა სინათლის მიკროსკოპში შეუძლებელია. ელექტრონულ მიკროსკოპში მას ნაზი, ელექტრონულად ნათელი გრანულების შესახედაობა აქვს.

➤ **ჰეტეროქრომატინი** (*hetero*, სხვა + *chroma*), რომელიც ქრომოსომის სპირალიზებულ უბნებს შეესაბამება. იგი სინათლის მიკროსკოპში კარგად გამოხატული ბაზოფილური გროვების სახით ჩანს, ელექტრონულ მიკროსკოპში კი – უხეში, ელექტრონულად მკერევი გრანულების სახით ელინდება.

ქრომატინის სპირალიზაციისა და, შესაბამისად, კონდენსაციის ხარისხი უჯრედის მეტაბოლური აქტიუობის პროცესში ცვლილებას განიცდის. რაც უფრო კონდენსირებულია ქრომატინი (*ჰეტეროქრომატინი*) მით დაბალია ინფორმაციის გადაწერის (*ტრანსკრიპციის*) შესაძლებლობა და, პირიქით, რაც უფრო გაშლილია დნმ-ს ჯაჭვი (*ეუქრომატინი*), მით მეტი უბნიდან არის შესაძლებელი ინფორმაციის მიღება. ეუქრომატინის დნმ ტრანსკრიპციისათვის ადვილად ხელმისაწვდომია და, შესაბამისად, უჯრედში ცილის სინთეზს დნმ-ს ეს ნაწილი წარმართავს. ხოლო გენები, რომელთა ექსპრესია მოცემულ უჯრედში არ ხდება, ჰეტეროქრო-

მატინის შემადგენლობაში შედის. სხვადასხვა უჯრედები თავისი სინთეზური აქტიუობით ერთმანეთისაგან მნიშვნელოვნად განსხვავდება, რაც, თავის მხრივ, ჰეტერო- და ეუქრომატინის პროპორციული დამოკიდებულების თავისებურებით განისაზღვრება.

ბირთვის დნმ უჯრედის დნმ-ს ძირითადი ფორმაა და, შესაბამისად, გენეტიკური ინფორმაციის უმეტეს ნაწილს მოიცავს. საინფორმაციო, სტრანსპორტო და რიბოსომული რნმ სწორედ მასზე იგება.

მდებრობითი სქესის ბუჰუმწოვრების უჯრედებში გეხედება ჰეტეროქრომატინული მასა, რომელიც არააქტიურ მდგომარეობაში მყოფი ერთ-ერთი X ქრომოსომაა. მას სასქესო ქრომატინს უწოდებენ. ქრომოსომა, რომელიც სასქესო ქრომატინს ქმნის, სპირალიზაციის მაღალი ხარისხით ხასიათდება, რაც მას სინათლის მიკროსკოპში ხილულს ხდის. მეორე X ქრომოსომა დესპირალიზებულია და მიკროსკოპში არ ჩანს. მამაკაცებში სასქესო ქრომატინი არ გეხედება. მამრობითი ორგანიზმის უჯრედებში ერთი X ქრომოსომაა, რომელიც დესპირალიზებულია, და, ამდენად, სინათლის მიკროსკოპში მისი გარჩევა შეუძლებელია.

ბირთვაკი. ბირთვაკი სფერული ფორმის სტრუქტურაა, რომლის დიამეტრი დაახლოებით 1 მკმ-ს აღწევს. რნმ-ს მაღალი შემცველობის გამო ბირთვაკი, ჩვეულებრივ, ბაზოფილურია. ელექტრონულ მიკროსკოპში ბირთვაკის შემადგენლობაში სამი კომპონენტი განირჩევა:

➤ დნმ-ს უბანი, სადაც ნუკლეოტიდების თანმიმდევრობა რიბოსომული რნმ-ს ასაგებად საჭირო ინფორმაციას შეიცავს; ამ ნაწილს **ბირთვაკის საორგანიზაციო ცენტრს** უწოდებენ. ადამიანის ორგანიზმში ბირთვაკის საორგანიზაციო ცენტრს 5 ქრომოსომული წყვილი შეიცავს.

➤ ბირთვაკის საორგანიზაციო ცენტრებთან ახლოს რიბონუკლეოპროტეინების (რნპ-

ს) 5-10 წმ სიგრძის ნაზი ფიბრილები მდებარეობს. ამ უბანს **ბირთვების ფიბრილური ნაწილი** ეწოდება.

➤ რნჰ-ს ფიბრილების შემდგომი ორგანიზაციით რიბოსომების სუბერთეულები წარმოიქმნება. ამ უბანს **ბირთვების გრანულური ნაწილი** ეწოდება. იგი 15-20 წმ დიამეტრის გრანულებისაგან შედგება.

ბირთვების გენები (რომლებიც ბირთვების საორგანიზაციო ცენტრებში მდებარეობს) რიბოსომულ რნჰ-ს აკოდირებს. ტრანსკრიპციის პროცესი ფიბრილური ნაწილის ცენტრში მიმდინარეობს. ფიბრილური ნაწილის პერიფერიაზე რნჰ-ს ფიბრილები რიბოსომულ ცილებს უკავშირდება. წარმოქმნილი რიბონუკლეოპროტეინები გროვდება ბირთვების გრანულურ ნაწილში, სადაც რიბოსომული სუბერთეულების მოშლილება ხდება. რიბოსომული ცილები ციტოპლაზმაში სინთეზდება და ბირთვული ლოკალიზაციის სასიგნალო თანმიმდევრობის მეშვეობით ბირთვში გადაიტანება. რიბოსომული სუბერთეულები კი, ბირთვში წარმოქმნის შემდეგ ციტოპლაზმაში სპეციალური ცილების საექსპორტო თანმიმდევრობის მეშვეობით გადადის.

• მიტოზის დროს ბირთვები ქრება, რაც ქრომატინის სპირალიზაციასთან და ტრანსკრიპციის პროცესის შეწყვეტასთან არის დაკავშირებული. ბირთვის ხელახალი წარმოქმნა შეილებულ უჯრედებში ბირთვების რეორგანიზაციის დროს ხდება.

ბირთვების მახლობლად ყოველთვის მდებარეობს პეტეროქრომატინი, რომელსაც **ბირთვების პეტეროქრომატინის** უწოდებენ. მისი ფუნქციური მნიშვნელობა ცნობილი არ არის.

ბირთვის მატრიქსი. ნივთიერებას, რომელიც ქრომატინსა და ბირთვებს შორის არსებულ სიერცეს ავსებს **ბირთვის მატრიქსი** ეწოდება. იგი, ძირითადად, ცილების, სხვა-

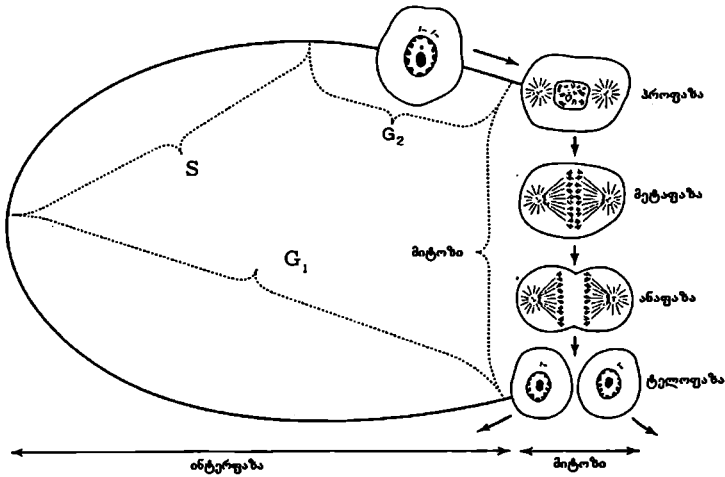
დასხვა მეტაბოლიტებისა და იონებისაგან შედგება. ნუკლეინის მჟავებისა და სხვა წყალში ხსნადი ნივთიერებების მოცილების შემდეგ, ბირთვის მატრიქსში რჩება ერთიანი ფიბრილური სტრუქტურა, რომელსაც ბირთვის ჩონჩხს უწოდებენ. ბირთვის გარის ფიბროსული ფირფიტა ბირთვის ჩონჩხის ნაწილს წარმოადგენს.

უჯრედის ბაჟოფა

უჯრედის ბაჟოფა - მიტოზი - პროცესია, რომლის დროსაც წარმოქმნილი ორი შეილებული უჯრედი მშობელი უჯრედის იდენტურ კარიოტიპს იღებს. მიტოზურ ბაჟოფას წინ უძღვის მოსამზადებელი პერიოდი, რომლის დროსაც თითოეული ქრომოსომის გაორმაგება ხდება. პერიოდს ორ მომდევნო მიტოზურ ბაჟოფას შორის ინტერფაზა ეწოდება. ინტერფაზისა და მიტოზის მონაცვლეობას **უჯრედულ ციკლს** (სურ. 2-42) უწოდებენ.

ინტერფაზა სამ პერიოდად იყოფა. პირველ პერიოდს G_1 ან **პრესინთეზურ პერიოდს** უწოდებენ. დროის ამ მონაკვეთში უჯრედში რნჰ-სა და ცილების სინთეზი მიმდინარეობს. უჯრედი ზომაში მატულობს. მეორე პერიოდი **სინთეზური (S)** პერიოდი, რომლის დროსაც რნჰ-ს გაორმაგება ხდება. მესამე პერიოდი - G_2 ან **პოსტსინთეზური პერიოდი**. ამ დროს ხდება ტუბულინის მოლეკულების სინთეზი, რომელსაც უჯრედი ბაჟოფის თითისტარას მიკრომილაკების ასაგებად იყენებს და ატფს დაგროვება, რომელიც მიტოზის ფაზების მიმდინარეობისათვის არის საჭირო. G_2 პერიოდის შემდეგ მიტოზის პროცესი იწყება.

მიტოზი დროში განუწყვეტლივ მიმდინარე პროცესია, მაგრამ შესწავლის გაადვილების მიზნით პირობითად იგი რამდენიმე ფაზად იყოფა.



სურ. 2-42. უჯრედული ციკლის ფაზები. სხვადასხვა უჯრედში ფაზების ხანგრძლივობა განსხვავებულია.

მიტოზის პირველ ფაზა პროფაზაა, რომლის დროსაც ქრომატინის კონდენსაციის ხარისხი თანდათან მატულობს და საბოლოოდ ქრომოსომებს ქმნის. ცენტრიოლები, რომელთა გაორმაგება ინტერფაზაში ხდება, ერთმანეთს სცილდება და პერიფერიისაკენ მიემართება. მათ შორის ჩნდება მიკრომილაკები, რომლებიც გაყოფის თითისტარას წარმოქმნის. პროფაზიდან მეტაფაზაში გადასვლისას ბირთვის გარსი და ბირთვაკი ქრება. ბირთვის გარსის დაშლას ლამინების ფოსფორილირება უსწრებს წინ, რაც მათ დეპოლიმეროზაციას იწვევს. ლამინების დაშლა, თავის მხრივ, ფიბროზული ფორფიტის დაშლას იწვევს, რის შედეგადაც ბირთვის გარსი მრავლობით წერილ ბუშტუკად იშლება. ბირთვაკის გაქრობა ქრომატინის უკიდურეს კონდენსაციასთან და ტრანსკრიპციის შეწყვეტასთან არის დაკავშირებული.

ბირთვის გარსის დაშლის შემდეგ ქრომოსომები უჯრედის ეკვატორულ სიბრტყე

ში განლაგდება, სადაც თითოეული სიგრძივად იყოფა და ორ შეიღეულ ქრომატიდას წარმოქმნის. გაყოფის თითისტარას მიკრომილაკები ქრომატიდებს ცენტრომერის (კინეტოქორის) მიდამოში უმაგრდება.

ანაფაზაში შეიღეული ქრომატიდები ერთმანეთს შორდება და გაყოფის თითისტარას გასწვრივ გადაადგილებით უჯრედის საპირისპირო პოლუსებისაკენ მიემართება.

ტელოფაზაში შეიღეულ უჯრედებში ბირთვი ჩნდება. ქრომოსომები ნელნელა ნახევრად დაშლილ მდგომარეობაში გადადის და ქრომატინი, ბირთვაკი და ბირთვის გარსი აღდგება. ამ ცვლილებების პარალელურად, მიტოზური უჯრედის ეკვატორულ სიბრტყეში ჩნდება კონსტრიქციული რგოლი, რომელიც სულ უფრო და უფრო ეიწროვდება, სანამ საბოლოოდ ციტოპლაზმა ორ ნაწილად არ გაიყოფა.

უჯრედული პოპულაციების უმეტესობა მუდმივ განახლებას განიცდის, ერთი მხრივ,

უჯრედების განუწყვეტელი გამრავლების (პროლიფერაციის), ხოლო მეორე მხრივ, მათი განუწყვეტელი სიკედილის გამო. გამონაკლისს წარმოადგენს ნერეული და გულის კუნთოვანი უჯრედები, რომლებიც, არსებული მონაცემებით, საერთოდ არ განიცდიან განახლებას. სხვადასხვა ქსოვილების განახლების ინტენსივობა საკმაოდ განსხვავებულია. უნდა აღინიშნოს, რომ პროლიფერაციულ და კედომის პროცესებს შორის მკაცრი კორელაცია არსებობს. რაც უფრო მაღალია უჯრედის დიფერენციაციის (მომწიფების) ხარისხი, მით უფრო დაბალია მისი პროლიფერაციული აქტივობა და პირიქით. დიფერენცირებული უჯრედები უსასრულოდ გახანგრძლივებულ G_1 პერიოდში იმყოფებიან. ასეთ შემთხვევაში ინტერფაზის G_1 პერიოდს G_0 -ს უწოდებენ. G_0 -ში მყოფი უჯრედების უმეტესობა მიტოზურ ციკლს აღარ აგრძელებს და გარკვეული დროის შემდეგ კედება. აქვე უნდა აღინიშნოს, რომ ზოგიერთი სახის უჯრედებს (მაგ. ლიმფოციტებს) გარკვეულ პირობებში G_0 ფაზიდან მიტოზურ ციკლში დაბრუნების და, შესაბამისად, გამრავლების უნარი აქვს. ამ მოვლენას **ბლასტოტრანსფორმაცია** ეწოდება. სხვადასხვა უჯრედების სიცოცხლის ხანგრძლიობა საკმაოდ განსხვავებულია და რამდენიმე დღიდან რამდენიმე ათეულ წლამდე მერყეობს. შესაბამისად, განსხვავებულია მათი განახლების ხარისხიც.

უჯრედებს, რომლებიც დიფერენციაციის დაბალი ხარისხით და მაღალი პროლიფერაციული აქტივობით ხასიათდებიან, **ღეროვანი (ბლასტური) უჯრედები** ეწოდება. ორგანიზმში უჯრედული პოპულაციის მუდმივ განახლებას და მის რაოდენობრივ მუდმივობას ღეროვანი უჯრედები განაპირობებს. ნებისმიერი ქსოვილი ღეროვანი, ნახევრად დიფერენცირებული (გარდამავალი) და დიფერენცირებული უჯრედებისაგან შედგება. გამონაკლისს მოზრდილ ორ-

განიზმში ნერეული და გულის კუნთოვანი ქსოვილი ქმნის. მათში ღეროვანი უჯრედების არსებობა გამოვლენილი არ არის.

უჯრედული ციკლის რეგულაცია საკმაოდ რთულია და ინტენსიური კვლევის ქვეშ იმყოფება. ცხოველურ ორგანიზმებში ზრდის ფაქტორების კომბინირებული მოქმედება უჯრედულ ციკლზე მნიშვნელოვან გავლენას ახდენს. მაგ. ერითროპოეტინი ზრდის ფაქტორია, რომელიც ერითროციტების პროლიფერაციასა, დიფერენციაციასა და სიცოცხლის ხანგრძლიობაზე ახდენს გავლენას.

კაპოზი კონინიასთან

მიტოზისა და უჯრედული ციკლის შესწავლამ მნიშვნელოვანი წვლილი შეიტანა კიბოს თერაპიულ მკურნალობაში. შესაძლებელი გახდა ისეთი პრეპარატების გამოყენება, რომლებიც უჯრდის ციკლის კონკრეტულ ფაზაზე ზემოქმედების გზით უჯრედის გაყოფის შეჩერებას უზრუნველყოფს. მაგალითად, ენკიტინი და კოლხიკინი გაყოფის თითისტრას არღვევს და ამ გზით მიტოზის პროცესს აჩერებს. მეტორექსატი და 5-ფტორურაცილი, შესაბამისად, პურინისა და პირიმიდინის სინთეზს აინჰიბირებს და უჯრედის ციკლის სინთეზის ფაზაში აჩერებს.

ორგანიზმის განვითარების, ჯანმრთელობისა და ნორმალური ფუნქციონირებისათვის უჯრედების პროლიფერაციასთან ერთად, არანაკლები მნიშვნელობა უჯრედების კედომას ენიჭება. არჩევენ კედომის ორ სახეს: **უჯრედების პროგამირებულ კედომას** - **აპოპტოზს** და **ნეკროზს**.

აპოპტოზი ბერძნული სიტყვაა და ფოთოლცვენას ნიშნავს. იგი პირველად ემბრიონულ ქსოვილებში იქნა აღწერილი. უჯრედების პროგამირებული კედომა ერთერთი ცენტრალური მექანიზმია, რომელიც მრავალუჯრედიანი ორგანიზმის განვითარებას უზრუნველყოფს. ამავე დროს, აპოპტოზი ის ძირითადი მექანიზმია, რომლითაც ორგანიზმი სიმსივნის განვითარებისაგან იცავს თავს.

უჯრედების უმეტესობას, შესაბამისი სიგნალის მიღების შემდეგ, საკუთარი აპოპტოზური პროგრამის გააქტივების უნარი აქვს. ძირითადი ცვლილებები აპოპტოზის დროს ღნძში ვითარდება. ეფექტორების როლს ამ პროცესში კასპაზები ასრულებს. ამ ფერმენტების საშინეს ბირთვის ლამინები და ციტოქონინის ელემენტები წარმოადგენს. ამ სტრუქტურების დაშლა კი უჯრედის განადგურებას იწვევს. ბირთვი კომპაქტური ხდება, იჭმუნება და ზომაში კლებულობს. ასეთ ბირთვს *პიკნოზური* ეწოდება. შემდგომში ენდონუკლეაზების მოქმედებით ქრომატინი მარცვლებად იშლება. აპოპტოზური უჯრე-

დი იჭმუნება და იშლება მცირე ფრაგმენტებად, რომლებსაც *აპოპტოზური სხეულაკებს* უწოდებენ. მათი აღაგება მაკროფაგების მიერ ხდება. აღნიშნული ცვლილებები ანთების გარეშე მიმდინარეობს.

ნეკროზი ქსოვილების დაზიანების შემდეგ ვითარდება. იგი ვირუსებით, მიკროორგანიზმებით, სხვადასხვა ქიმიური ნივთიერებით და ა.შ შეიძლება იყოს გამოწვეული. ნეკროზის დროს ციტოპლაზმის შესიება ხდება, ორგანოები ზომაში მატულობს, რასაც თან მათი რდევა და შიგთავსის ციტოპლაზმაში გამოსვლა ახლავს. ნეკროზს უმეტეს შემთხვევაში ანთების განვითარება ახლავს თან.

ადამიანის ემბრიოლოგიის საფუძვლები

ახალი ორგანიზმის ემბრიონული განვითარება სასქესო უჯრედების (გამეტების) შერწყმით იწყება. სამედინო თვალთახედვით ადამიანის ემბრიონულ განვითარებას სამ ძირითად პერიოდად ყოფენ, რომლებსაც, შესაბამისად, I, II და III ტრიმესტრს უწოდებენ. თითოეული პერიოდის ხანგრძლივობა 3 თვეა. ემბრიოლოგები ადამიანის ემბრიონულ განვითარებაში ასევე სამ პერიოდს არსევენ, თუმცა აღნიშნული პერიოდები კლინიკური პერიოდებისაგან მნიშვნელოვნად განსხვავდება.

I პერიოდი ადრეული ან კევრცხუჯრედის პერიოდის სახელით არის ცნობილი. იგი განაყოფიერებით იწყება და ბლასტოციტს იმპლანტაციამდე გრძელდება. მისი ხანგრძლივობა დაახლოებით ერთი კვირაა.

II პერიოდი ჩანასახოვანი პერიოდია, რომელიც ემბრიონული განვითარების II-VIII კვირას მოიცავს.

III პერიოდი ნაყოფის პერიოდია, რომელიც განვითარების IX კვირიდან იწყება და დაბადებით მთავრდება. ყოველი ახალი ორგანიზმის ინდივიდუალობას მამრობითი და მდედრობითი სასქესო უჯრედის თავისებურება განაპირობებს. ამიტომ, საკუთრივ ემბრიონული განვითარების განხილვამდე სასქესო უჯრედების აგებულებისა და წარმოქმნის თავისებურებებს უნდა გავეცნოთ.

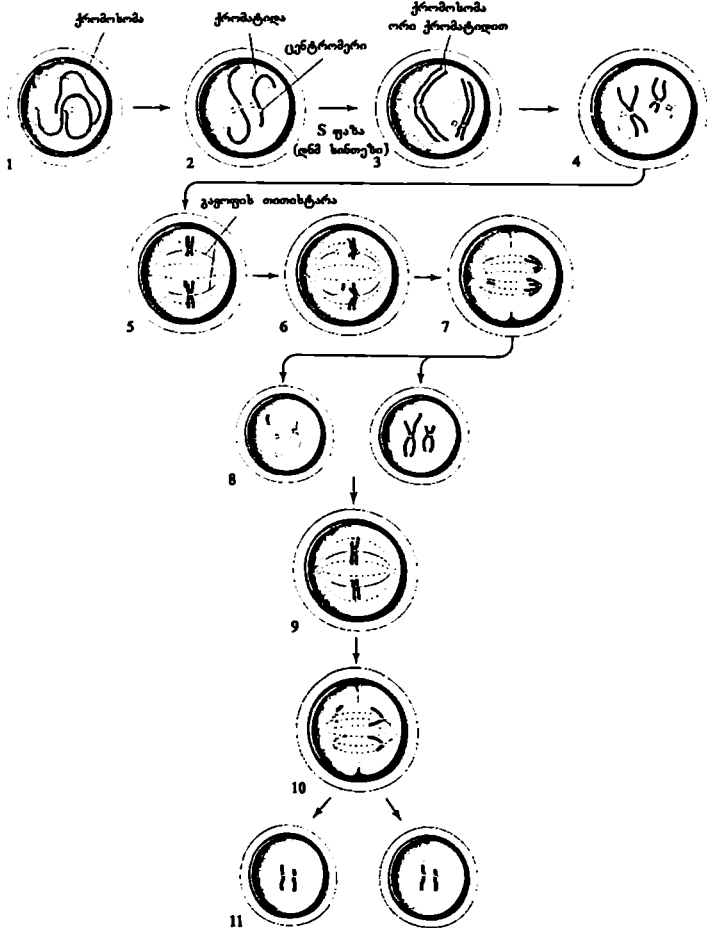
ბამეტოგენეზი

სასქესო უჯრედების წარმოქმნის, განვითარებისა და ფორმირების პროცესს გამეტოგენეზი ეწოდება. სასქესო უჯრედებს სხვანაირად გამეტებს უწოდებენ (ბერძნ. *gamete* – ცოლი, *gametes* – ქმარი).

სპერმატოზოიდი (მამრობითი სასქესო

უჯრედი) და **კევრცხუჯრედი** (მდედრობითი სასქესო უჯრედი) მაღალი სპეციალიზაციის მქონე უჯრედებია. ამ უჯრედების მთავარ თავისებურებას ქრომოსომების აპალოიდური (განახევრებული) რაოდენობის არსებობა შეადგენს. როგორც გახსოვთ, სომატური (არასასქესო) უჯრედები ქრომოსომების დიპლოიდურ რაოდენობას შეიცავენ. ადამიანის ორგანიზმში უჯრედები 46 ქრომოსომას შეიცავენ. შესაბამისად, მომწიფებულ სასქესო უჯრედებში 23 ქრომოსომაა. ქრომოსომების რიცხვის შემცირებას უჯრედის გაყოფის სპეციალური ფორმა – **მეიოზი** განაპირობებს. მეიოზი გამეტოგენეზის ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი ეტაპია. იგი ორი თანმიმდევრული გაყოფის პროცესისაგან შედგება (სურ. 3-1).

პირველი მეიოზური გაყოფა **რედუქციული გაყოფის** სახელით არის ცნობილი, ეინაიდან მისი დასრულების შემდეგ ქრომოსომების რაოდენობა ნახევრდება. პირველი მეიოზური გაყოფის პროფაზაში ჰომოლოგიური ქრომოსომები წყვილდება. აქვე უნდა აღინიშნოს, რომ X და Y ქრომოსომები (სასქესო ქრომოსომები) ჰომოლოგიური არ არის, მაგრამ მათ თავიანთი მოკლე მხრის მწვერვალზე აქეთ ჰომოლოგიური უბნები, რითაც ისინი ერთმანეთს უკავშირდებიან. თითოეული ჰომოლოგიური ქრომოსომა ამ დროისათვის ორი შეიღვეული ქრომატიდისაგან შედგება. დაწყვილებულ ქრომოსომებს შორის გარკვეული უბნების გაცვლას აქვს ადგილი. ამ პროცესს კროსინგოვერი ეწოდება. კროსინგოვერი გენეტიკური მასალის ახალი კომბინაციის წარმოქმნას განაპირობებს. ანაფაზაში ჰომოლოგიური წყვილების განცალკევება ხდება, ისე რომ ჰომოლოგიური ქრომოსომები მოპირდაპირე პოლუსებისაკ



სურ. 3-1 მეიოზის სქემატური გამოსახულება.

1-4. პირველი მეიოზური გაყოფის პროფაზა. პოპოლოგიური ქრომოსომები წყვილდება. თითოეული წყვილი ორი ქრომატიდისაგან შედგება. მიმდინარეობს კროსინგოვერი. 5. პირველი მეიოზური გაყოფის მეტაფაზა. წარმოიქმნება მეიოზური თითისტარა. 6. ანაფაზა. 7. ტელოფაზა. ქრომოსომები საპირისპირო პოლუსებისაკენ მიემართება. 8. ქრომოსომული წყვილების განაწილება პირველი მეიოზური გაყოფის ბოლოს. თითოეული უჯრედი ყოველი პოპოლოგიური წყვილიდან მხოლოდ ერთ ქრომოსომას ღებულობს. თითოეული ქრომოსომა ორი ქრომატიდისაგან შედგება. 9-11. მეორე მეიოზური გაყოფა. იგი პირველის მსგავსია, იმ განსხვავებით რომ გაყოფას პაპლოიდური უჯრედები განიცდის.

ენ მიემართება. შესაბამისად, პირველი მეიოზური გაყოფის დამთავრების შემდეგ მიიღება ორი შეილებული უჯრედი (მეორე რიგის სპერმატოციტი ან ოოციტი), რომლებიც ქრო-

მოსომების პაპლოიდურ რაოდენობას (23) შეიცავს, თუმცა თითოეული ქრომოსომა ორი შეილებული ქრომატიდით არის წარმოდგენილი. ამრიგად, პირველი მეიოზური გაყოფის

შედევად ქრომოსომების რიცხვი ორჯერ მცირდება, თუმცა დნმ-ს რაოდენობა არ იცვლება. მიღებული უჯრედები პომოლოგიური ქრომოსომის წყვილიდან მხოლოდ ერთ ქრომოსომას შეიცავს.

პირველ მეიოზურ გაყოფას ინტერფაზის გარეშე მეორე მეიოზური გაყოფა მოსდევს. ინტერფაზის არარსებობის გამო დნმ-ს გაორმაგება არ ხდება. მეორე მეიოზური გაყოფის დროს თითოეული ქრომოსომა სიგრძეზე ორად იყოფა და ამჟამად, უკვე შეიღუული ქრომატიდები პირმართება პოლუსებისაკენ. შესაბამისად, პირველი გაყოფის შედეგად მიღებული ქრომოსომების პაპლოიდური რაოდენობა ნარჩუნდება, ხოლო დნმ-ს რაოდენობა ნახევრდება. მეორე მეიოზური გაყოფა მიტოზის მსგავსია, იმ განსხვავებით, რომ გაყოფას უჯრედები ქრომოსომების პაპლოიდური რაოდენობით იწყებს.

ამრიგად, მეიოზის დროს:

➤ სასქესო უჯრედებში ქრომოსომების რაოდენობის განახევრებით, თაობიდან თაობაში ქრომოსომების მუდმივი, დიპლოიდური რაოდენობა ნარჩუნდება;

➤ პომოლოგიური ქრომოსომების დაწყვილება შესაძლებელს ხდის მათ შორის უბნების გაცვლას („კროსინგოვერი“), რაც გენების „არეას“ და გენეტიკური მასალის ახალი კომბინაციების (რეკომბინაცია) წარმოქმნას განაპირობებს;

➤ გამეტებში დღისეული და მამისეული ქრომოსომების შემთხვევით გადანაწილებას აქვს ადგილი.

გამეტოგენეზის მიმდინარეობა ქალისა და მამაკაცის ორგანიზმში საერთო კანონზომიერებით ხასიათდება.

უჯრედები, რომლებიც გამეტებს აძლევენ დასაბამს, ემბრიონული განვითარების მეორე კვირას, ჩანასახის პირველად ექტოდერმაში წარმოიქმნება. შემდგომში ეს უჯრედები ექტოდერმიდან ამეზოიდური მოძრაობით ყვითლის პარკში გადაინაცვლებს. თავდაპირველად მათი აღმოჩენა ჩანასახგარე მეზოდერ-

მაშია შესაძლებელი, ხოლო მოგვიანებით ეს უჯრედები ყვითლის პარკის ენდოდერმაში განსახლდება. მათ *პრიმორდიული ლეროვანი უჯრედები* ეწოდება. ამ უჯრედების გამოცნობა ძალიან ადვილია. მათ ოვალური ფორმა და მერთალად შეფერილი ციტოპლაზმა აქვთ. ციტოპლაზმაში ტუტე ფოსფატაზის მაღალი აქტიუობა ელინდება.

განვითარების IV-VI კვირის განმავლობაში პრიმორდიული ლეროვანი უჯრედები ამეზოიდური მოძრაობით ყვითლის პარკის კედლიდან პირველად ნაწლავის კედლის გავლით ჩანასახის სხეულის უკანა კედელში გადაინაცვლებს. აქ ისინი ქორდის (ჩანასახოვანი ფარის ცენტრში მდებარე უჯრედული ჭიმი) ორივე მხარეს მეზენქიმაში განთავსდებიან. მათი უმეტესობა ჩანასახის უკანა კედელში გულმკერდის მეთაე მალის მიმდებარე რეგიონს იკავებს და *გონადების (სასქესო ჯირკვლების)* ჩამოყალიბებაში მონაწილეობს. მთელი ამ ხნის მანძილზე ლეროვანი უჯრედები მიტოზური გაყოფის გზით განუწყვეტლივ მრავლდება.

მცირე რაოდენობით უჯრედები მიგრაციის პროცესში შესაძლოა, ჩანასახის უკანა კედლის სხვა უბნებში განთავსდეს. როგორც წესი, ეს უჯრედები სიმსივნის განვითარების წყარო ხდება. ასეთ სიმსივნეს ტერატომა ეწოდება.

როგორც ქალის, ისე მამაკაცის გონადებში ლეროვანი სასქესო უჯრედები მიტოზური გზით გამრავლებას განაგრძობს, რაც მათი რაოდენობის განუხრელ ზრდას განაპირობებს. მიუხედავად იმისა, რომ გამეტოგენეზი ორივე შემთხვევაში ერთიანი სქემით მიმდინარეობს, სპერმატოგენეზსა და ოოგენეზს შორის მთელი რიგი განსხვავება არსებობს. პირველ რიგში ეს განსხვავება მოვლენების დროში განაწილებასთან არის დაკავშირებული. აღნიშნული თავისებურებების არსებობის გამო სპერმატოგენეზი და ოოგენეზი ცალ-ცალკე იქნება განხილული.

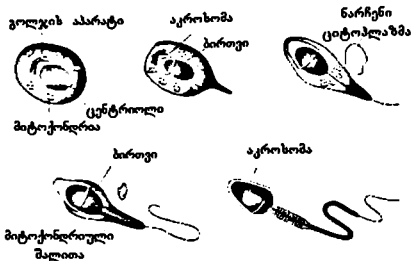
მამრობითი სასქესო უჯრედების განვითარება სათესლეში სქესობრივი მომწიფების (პუბერტული) პერიოდისათვის იწყება და სიცოცხლის ბოლომდე გრძელდება. პუბერტული პერიოდის დადგომის მომენტი-სათვის სათესლეში მამაკაცის სასქესო პორმონის - ტესტოსტერონის სინთეზი იწყება. ტესტოსტერონის გაელენით მთელმარე მდგომარეობაში მყოფი პრიმორდიული სასქესო უჯრედები მიტოზურ გამრავლებას იწყებს და საქერმატოგონებს წარმოქმნის. საქერმატოგონები ინტენსიურად მრავლდება, რის გამოც მათი რაოდენობა განუხრელად მატულობს. საქერმატოგენეზის ამ მონაკეთს გამრავლების ფაზას უწოდებენ. საქერმატოგონები სათესლე მილაკების კედელში ყველაზე ღრმად მდებარეობს. თითოეული საქერმატოგონია უკავშირდება კლაკინილი მილაკის კედელში მდებარე საყრდენ უჯრედს - სერტოლის უჯრედს, რომელიც საქერმატოზოიდების სიცოცხლისა და განვითარებისათვის ხელსაყრელ პირობებს ქმნის. ერთი სერტოლის უჯრედი დაახლოებით 100-150 საქერმატოზოიდთან ამყარებს კავშირს. რამდენიმე თანმიმდევრული მიტოზური გაყოფის შემდეგ საქერმატოგონია მიტოზურ გაყოფას წყვეტს და იწყებს ზრდას, რის შედეგადაც პირველი რიგის საქერმატოციტი ყალიბდება (სურ. 3-2).

ამ პერიოდს ზრდის ფაზას უწოდებენ. პირველი რიგის საქერმატოციტი დიდი ზომის უჯრედაა. მას ქრომოსომების დიპლოიდური რაოდენობა აქვს, მაგრამ დაკარგული აქვს მიტოზური გამრავლების უნარი. პირველი რიგის საქერმატოციტი იწყებს პირველ მეიოზურ გაყოფას, რის შედეგადაც ორი მეორე რიგის საქერმატოციტი ყალიბდება. მეორე რიგის საქერმატოციტი ქრომოსომე-

ბის ჰაპლოიდურ რაოდენობას შეიცავს და ზომით ორჯერ ჩამორჩება პირველი რიგის საქერმატოციტს. მეორე რიგის საქერმატოციტები დაუყოვნებლივ იწყებს მეორე მეიოზურ გაყოფას, რომლის შედეგადაც ოთხი ჰაპლოიდური საქერმატიდა მიიღება. საქერმატიდების შემდგომი დიფერენციაციის (სქერმიოგენეზის) შედეგად ოთხი მომწიფებული სასქესო უჯრედი - საქერმატოზოიდი ყალიბდება (სურ. 3-3).

საქერმიოგენეზის პროცესში საქერმატიდა მთელ რიგ ცვლილებებს განიცდის, რომლის დროსაც ბირთვი უჯრედის ერთი პოლუსისაკენ გადაინაცვლებს; გოლჯის კომპლექსის ცისტერნა ტრანსფორმაციას განიცდის და მისგან ყალიბდება აქროსომა, რომელიც ბირთვსა და პლაზმალემას შორის თავსდება. აქროსომა შეიცავს ფერმენტებს, რომელთა მეშვეობით განაყოფიერების პროცესში საქერმატოზოიდი კვერცხუჯრედის გარსებს არღვევს. ცენტრიოლები ბირთვის უკან გადაინაცვლებს და მათგან შოლტის ფორმირება იწყება. შოლტის წარმოქმნის პროცესში მიტოქონდრიები აქსონემის გარშემო იყრის თავს და მჭიდრო სპირალის სახით განლაგდება. ამასთან ერთად, თანდათანობით, ციტოპლაზმის ზემდგომი რაოდენობა გარეთ გამოიდევნება. ციტოპლაზმის ამ ნაწილს სერტოლის უჯრედები შთანთქამს. აღნიშნული ცვლილებები საქერმატოზოიდის ფორმის შეცვლას იწვევს და საბოლოოდ, მრგვალი საქერმატიდასაგან გრძელი უჯრედი ყალიბდება. მომწიფებული საქერმატოზოიდები სერტოლის უჯრედს სცილდება და სათესლე მილაკის სანათურში გადაინაცვლებს.

საქერმატოგენეზი პუბერტული პერიოდის დადგომიდან სიკედილამდე განუწყვეტლივ მიმდინარეობს. ადამიანის ორგანიზმში საქერმატოგენეზის თითოეული ციკლის ხანგრძლიობა 64 დღეა, აქედან ზრდის ფაზა დაახლოებით 16, პირველი მეიოზური გაყოფა - 8,



სურ. 3-3 სპერმიოგენეზის მიმდინარეობა. ამ პროცესის შედეგად მრგვალი ფორმის სპერმატოიდა წაგრძელებული ფორმის სპერმატოზოიდით იცვლება. ყალიბდება აქროსომა და კუდი; ბირთვი ადგილს იცვლის და ციტოპლაზმის ზედმეტი რაოდენობა უჯრედიდან გარეთ გამოიყოფა.

მენტები მნიშვნელოვან როლს ასრულებს განაყოფიერებაში. სპერმატოზოიდის თავის მიდამოში მემბრანის გარეთა ზედაპირზე კარგად განვითარებული გლიკოპროტეინული შრეა. სხეულისა და კუდის მიდამოში აქსონემა მდებარეობს. აქსონემის აგებულება წამწამის აქსონემის შენების იდენტურია (იხ. თავი „უჯრედი“). სხეულის მიდამოში აქსონემის ირგვლივ სპირალურად განლაგებული მიტოქონდრებიცაა, რომლებიც სპერმატოზოიდის მოძრაობისათვის საჭირო ენერჯით უზრუნველყოფენ.

კაპური კლინიკასთან

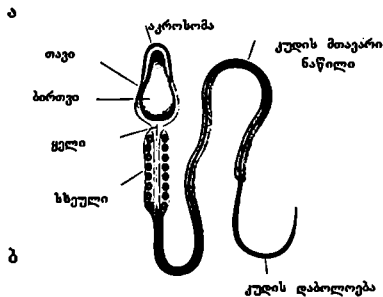
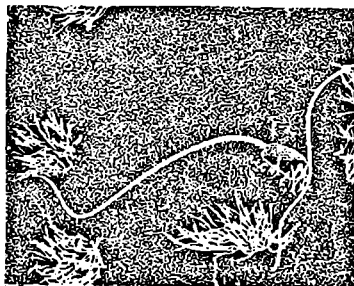
სპერმატოგენეზისა და სპერმიოგენეზის დარღვევა ჩვეულებრივ მოვლენაა. სპერმის ერთ ულუფაში ყოველთვის შეიძლება სპერმატოზოიდების ისეთი პათოლოგიის ნახვა, როგორცაა გაყოფილი თავი, ორი ან სამი თავის არსებობა, აქროსომის დეფექტი, ორმაგი კუდი და ა.შ. ითვლება, რომ თუ ვაკულატში ნორმალური სპერმატოზოიდების რიცხვი 50%-ს მაინც შეადგენს განაყოფიერების უნარი შენარჩუნებულია. დიდი რაოდენობით პათოლოგიური სპერმატოზოიდების არსებობა უნაყოფობის მიზეზი შეიძლება გახდეს.

ოობანეზი

ოოგენეზი, სპერმატოგენეზისაგან განსხვავებით, წყვეტილი პროცესია. მის მიმდინარეობაში ორი – პრენატალური (დაბადებამდე)

და პოსტნატალური (დაბადების შემდგომი) პერიოდები განირჩევა (სურ. 3-2).

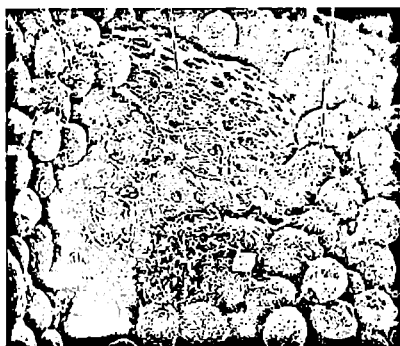
ოოციტების პრენატალური (დაბადებამდე) განვითარება. სასქესო ჭიმებში მოხვედრის შემდეგ სასქესო ლეროვანი უჯრედები მიტოზურად მრავლდება და ოვონიებად დიფერენცირდება. ემბრიონული განვითარების მე-12-ე კვირაზე სასქესო ჭიმებში რამდენიმე მილიონი ოვონიაა, რომლებიც ზრდის ფაზაში შედიან და პირველად ოოციტებს აძლევენ დასაბამს. სასქესო ჭიმების უჯრედები, რომელთა შორისაც ოვონიები მდებარეობს, ბრტყელი ფორმის ფოლიკულურ უჯრედებს აძლევს დასაბამს. ფოლიკულური უჯრედები მრავლდება, პირველი რიგის ოოციტებს გარს ეკერის და მათ ერთშირიან საფარველს უქმნის. ამ კომპლექსს **პრიმორდიული ფოლიკული** ეწოდება. ემბრიონული განვითარების მე-5-ე თვეზე პრიმორდიული



სურ. 3-4. ა. სპერმატოზოიდი მღრღნელის საშვილოსნოს ღრუში. ელექტრონოგრაფია. ბ. სპერმატოზოიდის აგებულების სქემა

ფოლიკულების რიცხვი საკვერცხეში დაახლოებით 7 მილიონს აღწევს.

პირველადი ოოციტები წარმოქმნისთანავე პირველ მეთოზურ გაყოფას იწყებს, მაგრამ გაყოფის პროცესი პროფაზაშივე ჩერდება. პირველადი ოოციტების ბირთვი, რომელშიც ნახევრად კონდენსირებული, პროფაზული ქრომოსომებია, დიდი რაოდენობით ნუკლეოპლაზმას შეიცავს და ზომაში მნიშვნელოვნად მატულობს. ვარაუდობენ, რომ მეთოზური გაყოფის ხანგრძლივი შეჩერების მანძილზე, სწორედ დიდი რაოდენობით ნუკლეოპლაზმის არსებობა იცავს დნმ-ს დაზიანებისაგან. ფოლიკულური უჯრედები ზომაში მატულობს და კუბური ფორმის ხდება. ასეთ ფოლიკულს *პირველადი ფოლიკული* ეწოდება. პირველადი ოოციტის ირგვლივ ამორფული გლიკოპროტეინული შრე ყალიბდება, რომელიც ამ უკანასკნელს ფოლიკულური უჯრედებისაგან გამიჯნავს. ამ შრეს *მბრწყინავი გარსი* ეწოდება. მბრწყინავი გარსი ფოლიკულურ უჯრედებსა და ოოციტს შორის ფიზიკურ ბარიერს ქმნის (სურ. 3-5). ფოლიკულური უჯრედების ციტოპლაზმური მორჩები ალაგ-ალაგ მბრწყინავი გარსში აღწევს და ნაპარალისებრი კაუშირების (ნექსუსების) მეშვეობით ოოციტის



სურ. 3-5. ფოლიკულური უჯრედებისა და კვერცხუჯრედის ურთიერთობა. იქ სადაც ფოლიკულური უჯრედები მოცილებულია მბრწყინავი გარსის ბადისებრი სტრუქტურა ჩანს.

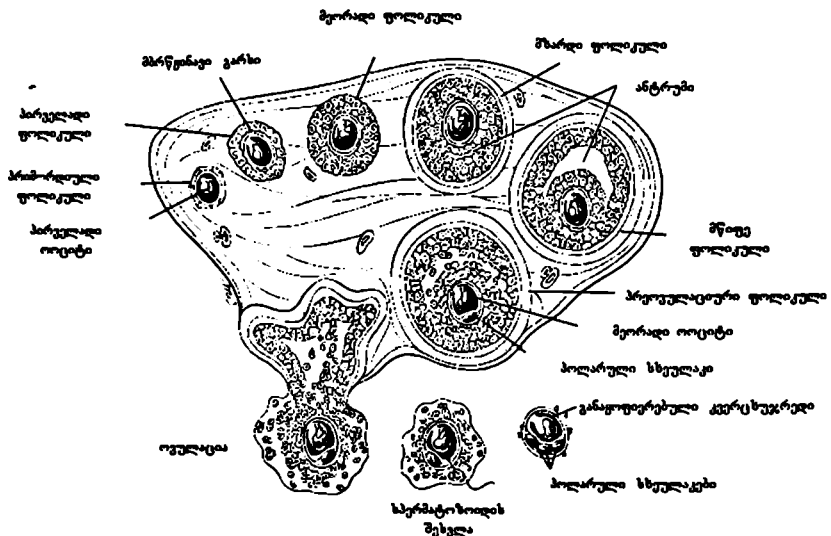
ზედაპირს უშუალოდ უკავშირდება. ოოციტის ირგვლივ არსებული მრავლობითი მორჩების ერთობლიობას, დამახასიათებელი შესახველობის გამო, *სხივოსნურ გეირგეინს* უწოდებენ (სურ. 3-6).

პირველი რიგის ოოციტი ემბრიონულ პერიოდში გაყოფას აღარ აგრძელებს და სქესობრივი მომწიფების პერიოდამდე პროფაზაში გაჩერებული რჩება. ვარაუდობენ, რომ ფოლიკულური უჯრედები გამოიმუშავენ *ოოციტის მომწიფების მაინიმიუმებელ ფაქტორს*, რომელიც ოოციტის მეთოზური გაყოფის პროცესს აჩერებს. ფოლიკულების დიდი რაოდენობა ემბრიონულ პერიოდშივე განიცდის უუკანეთარებას (ინეოლუციას) და დაბადების მომენტისათვის მათი რაოდენობა დაახლოებით 2 მილიონს აღწევს, ხოლო სქესობრივი მომწიფების პერიოდისათვის საკვერცხეში ფოლიკულების რიცხვი 40000-მდე მცირდება.

პირველი მეთოზური გაყოფის ხანგრძლივი მიმდინარეობა, რაც ქრომოსომების კონიუგირებულ მდგომარეობაში ხანგრძლივ ყოფნას განაპირობებს, დედის ასაკის მატებასთან ერთად, პომოლოგიური ქრომოსომების დაუცვლელობის მიზეზი შეიძლება გახდეს. ქრომოსომების სრული ან ნაწილობრივი



სურ. 3-6. ოოციტის ზედაპირის ელექტრონოგრაფია. კვერცხუჯრედის ზედაპირი დაფარულია მბრწყინავი გარსით, რომელზეც ფოლიკულური უჯრედების ციტოპლაზმური მორჩები ბოლოვდება.



სურ. 3-7. საკვერცხეში ფოლიკულოგენეზისა და ოულაციის მიმდინარეობის სქემა.

დაუცილებლობა ტრისომიების განვითარებას იწვევს. პირველი მეიოზური გაყოფის პროფაზაში განერებული ოოციტი ძალიან მგრძობიარება გარემო პირობების, განსაკუთრებით რადიაციის გავლენის მიმართ.

ამრიგად, დაბადების შემდეგ პირველადი ოოციტების წარმოქმნა აღარ ხდება. ასე რომ, ოოგენეზის გამრავლებისა და ზრდის ფაზები ემბრიონულ პერიოდში მიმდინარეობს. აქვე იწყება დიფერენცირების ფაზა, რომელიც სქესობრივი მომწიფების პერიოდის დადგომის შემდეგ გრძელდება.

ოოციტების პოსტნატალური (დაბადების შემდგომი) მომწიფება (სურ. 3-7). კვერცხუარდის შემდგომი განვითარება სქესობრივი მომწიფების პერიოდის დადგომის შემდეგ გრძელდება და ციკლურ ხასიათს ატარებს. პუბერტული პერიოდის დადგომის შემდეგ საკვერცხეში თითოეულ ციკლში განვითარებას 5-დან 12-მდე ფოლიკული ატარებს. ამ პროცესს ფოლიკულოგენეზი ეწოდება. ფოლიკულური უჯრედები მრავ-

ლდება და, თანდათანობით, ფოლიკულის კედელი მზარდი ფოლიკული ეწოდება. მზარდი ფოლიკულების უმეტესობა განვითარებას სხვადასხვა ეტაპზე დეგენერაციას განიცდის და იღუპება. ასეთ ფოლიკულებს ანტრუმი ფოლიკულები ეწოდება. როგორც წესი, განვითარებას მხოლოდ ერთი ფოლიკული ასრულებს. ასეთი ფოლიკული დომინანტური ფოლიკულის სახელით არის ცნობილი. მზარდ ფოლიკულში ფოლიკულური უჯრედების შრეების რაოდენობა სულ უფრო მატულობს. ამასთან, უჯრედებს შორის ჩნდება მცირე ზომის სივრცეები, რომლებიც შემდგომში ერთიანდება და ერთ მილიან სივრცეს – ანტრუმს ქმნის.

ფოლიკულური უჯრედების ირგვლივ შემავრთქსოვილოვანი გარსი ყალიბდება, რომელსაც ფოლიკულის თეკა ეწოდება. მასში ორ შრეს არჩევენ. გარეთა შრეში სისხლძარღვებია, რომელთა მეშვეობით ფოლიკულური უჯრედების კვება ხორციელდება. შიგნითა შრეში მდებარეობს უჯრედები, რომ-

ლებიც ქალის სასქესო პორმონს – ესტროგენს გამოიმუშაებენ. თეკას სისხლძარღვების ფილტრატი ფოლიკულის ღრუში აღწევს და ანტრუმი თანდათანობით სითხით ივსება.

პირველი რიგის ოოციტის ირგვლივ მდებარე ფოლიკულური უჯრედების ნაწილი ფოლიკულის კედლის მარცვლოვან უჯრედებთან კავშირს არ კარგავს, რის გამოც კვერცხუჯრედი ანტრუმი თაყისუფლად კი არ მდებარეობს, არამედ ფოლიკულის კედელთან არის დაკავშირებული. ფოლიკულის კედლის ამ უბანს *კვერცხის მატარებელი გორაკი* ეწოდება. აღწერილი ცვლილებების შედეგად *მწიფე ფოლიკული ანუ გრანულოზა ბუშტუი* მიიღება.

მწიფე ფოლიკულის ჩამოყალიბებასთან ერთად პირველი რიგის ოოციტი პირველ მეოზურ გაყოფას აგრძელებს, რის შედეგადაც ორი შეიღვეული უჯრედი ყალიბდება. გაყოფა არათანაბარ ხასიათს ატარებს და მიღებული უჯრედებიდან მხოლოდ ერთია სრულფასოვანი. პირველი რიგის ოოციტის მთელი ციტოპლაზმა ერთ უჯრედს – *მეორე რიგის ოოციტს* მიაქვს. მეორე უჯრედს *მიმართებით (პოლარულ) სხეულს* უწოდებენ. ციტოპლაზმის უკონლობის გამო, იგი მცირე ზომის, ფუნქციურად არააქტიური უჯრედი. ფოლიკულს, რომელიც მეორე რიგის ოოციტს და პირველ მიმართებით (პოლარულ) სხეულს შეიცავს *პრეოვულაციური ფოლიკული* ეწოდება. მეორე რიგის ოოციტი იწყებს მეორე მეოზურ გაყოფას, მაგრამ ამჯერად მეტაფაზაში ჩერდება. მეორე მეოზური გაყოფის დაწყებიდან დაახლოებით 3 საათის შემდეგ *ოვულაცია* იწყება. *ოვულაცია* მწიფე ფოლიკულის გასკდომას ეწოდება. *ოვულაცია* მთელი რიგი პორმონული და სხვა ბიოლოგიურად აქტიური ნივთიერებების გაგდენით ხორციელდება. *ოვულაციამდე* ცოტა ხნით ადრე ოოციტის ირგვლივ არსებული ფოლიკულური უჯრედები კვერცხის მატარებელი გორაკის ფოლიკულურ (მარც-

ლოვან) უჯრედებს შორდება. ამის შედეგად ოოციტი თანმხლებ ფოლიკულურ უჯრედებთან ერთად ანტრუმი გადინაცვლებს. ფოლიკულის კედლის გასკდომის (ოვულაციის) შემდეგ ოოციტი მცირე რაოდენობით ფოლიკულურ სითხესთან ერთად საკვერცხის გარეთა ზედაპირზე გამოიყოფა. აქედან ოოციტი საშვილოსნოს ლულის ამპულურ (ყველაზე გაფართოებულ) ნაწილში ხვდება. საშვილოსნოს ლულის კუნთოვანი გარსის შეკუმშვა და მისი ამომწევი ეპითელიუმის წაშლამის მოძრაობა ლულაში კვერცხუჯრედის შემდგომ გადაადგილებას უზრუნველყოფს. II რიგის ოოციტი განაყოფიერების უნარს დაახლოებით 24 სთ-ის განმავლობაში ინარჩუნებს. *განაყოფიერების შემთხვევაში მეორე რიგის ოოციტი აგრძელებს მეორე მეოზურ გაყოფას, რის შედეგადაც მწიფე კვერცხუჯრედი და მეორე მიმართებითი (პოლარული) სხეულაი ყალიბდება. თუ განაყოფიერება არ მოხდა, მეორე რიგის ოოციტი მეორე მეოზურ გაყოფას არ აგრძელებს და გარკვეული დროის შემდეგ დეგენერაციას განიცდის.*

კუბერტული პერიოდისათვის არსებული 40000 ოოციტიდან მეორე რიგის ოოციტის სტადიას მხოლოდ 400-მდე აღწევს. მათგან მხოლოდ რამდენიმე (შესაძლოა არც ერთი) ხდება მწიფე კვერცხუჯრედი.

მეორე რიგის ოოციტი დიდი ზომის უმოდრო უჯრედი. მას გარს აკრავს *მბრწყინავი გარსი (Zona pellucida)* და *სხივოსნური გვირგვინი (corona radiata)*. ოოციტი შეიცავს დიდი რაოდენობით ციტოპლაზმას, რომელშიც ყვითრის მარცვლებია მოთავსებული. ციტოპლაზმის პერიფერიულ ნაწილში მდებარეობს *კორტიკული (ქერქოვანი) გრანულები*, რომელთა შიგთავსი განაყოფიერების პროცესში გარეთ გამოიყოფა და მბრწყინავ გარსთან ურთიერთქმედების შემდეგ სპერმატოზოიდის კვერცხუჯრედში შეღწევას უშლის ხელს.

კავშირი კლინიკასთან

ქრომოსომული ანომალიები გამეტოგენეზის პროცესში ჩვეული მოვლენაა. მათი წარმოქმნა რომელიმე სასქესო უჯრედის მეოთხის ან განვითარების ადრეულ ეტაპზე ჩანასახის უჯრედების მიტოზის დარღვევით არის განპირობებული. ქრომოსომული ანომალიები ორსულობის სპონტანური შეწყვეტის (აბორტის) ერთერთი ყველაზე ხშირი მიზეზია. დადგენილია, რომ სპონტანური აბორტების დაახლოებით 1/4 ორსულობის გამომდარეობაზე ვითარდება ორსულობის დაღვრის შემდეგ სხვადასხვა ვადაზე განვითარებული თითონებით აბორტების 40-50% ასევე ქრომოსომული ანომალიებით არის გამოწვეული. იმ შემთხვევაში თუ ქრომოსომული დარღვევა ნაყოფში სიცოცხლისთანავე შუთასებულ ცელიფერბებს არ იწვევს, ორსულობის შეწყვეტა არ ხდება, თუმცა ახალშობილს სხვადასხვა სახის განვითარების დეფექტის არსებობა აღინიშნება.

სასქესო უჯრედების მეოთხის დარღვევის შედეგად წარმოქმნილი სასქესო უჯრედები ან ბლასტომერები ქრომოსომების ნაკლებ ან მეტ რაოდენობას შეიცავენ. შესაძლოა რომელიმე ქრომოსომა გაორმაგებული იყოს, ან პირიქით, მას ერთი ან რამდენიმე სტრუქტურა აკლდეს. თუ გამეტა, რომელ-

საც რომელიმე ქრომოსომა აკლია ერწყმის ნორმალურ გამეტას ვითარდება მონოსომია (ცინაიდან ზოგჯერ კომპლუგოური ქრომოსომების წყინილის ნაკვალავი, მხოლოდ ერთი ქრომოსომა აქვს). პირიქით, თუ სასქესო უჯრედში I ან II მეოთხური გაყოფის ანაფაზაში ქრომოსომების დაცილება არ მოხდა, მაშინ ნორმალურ გამეტასთან შერწყმის შედეგად ზოგჯერ სამ პომოლოგიურ ქრომოსომას შეიცავს ასეთ მდგომარეობას ტრისომია ეწოდება.

ქრომოსომული ანომალიებით გამოწვეული ტრისომიის ერთერთ ყველაზე ხშირ პათოლოგიას დაუნის სინდრომი წარმოადგენს. დაუნის სინდრომი 21-ე ქრომოსომების დაუმორტებლობით არის განპირობებული, რაც 75-80%-ში I მეოთხური გაყოფის პროცესთან არის დაკავშირებული. დღესათვის დადგენილია, რომ შემთხვევათა 95%-ში ამ ტრისომიის მიზეზი კვერცხუჯრედის მეოთხის დარღვევაა. დაუნის სინდრომს გონებრივი განვითარების ჩამორჩენა და სახის სპეციფიური გამომეტყველება ახასიათებს. მას თან ახლავს გულის სხვადასხვა სახის მანკი (ზნორია რამდენიმე მანკის კომბინაცია), სუნის დაკვირვება, მიგრაციულა ლეიკემიის განვითარების საფრთხე, იმუნური სისტემის სხვადასხვა სახის დეფექტი.

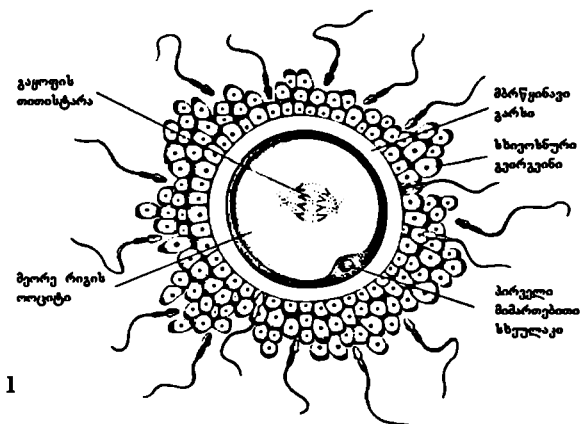
ბანახოშიერება

განაყოფიერება შუთანხმებული (კოორდინაციული) მოლეკულური ცვლილებების კომპლექსური თანმიმდევრობაა, რომელიც მდებარეობით და მამრობითი სასქესო უჯრედების შექმნით იწყება და ზიგოტის პირველი მიტოზური გაყოფის მეტაფაზაში მდებარეობით და მამრობითი პომოლოგიური ქრომოსომების დაწყვილებით მთავრდება.

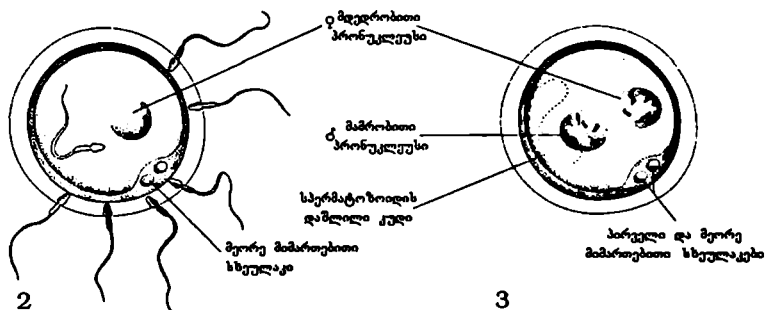
განაყოფიერება მიმდინარეობს საშვილოსნოს ლულის ამპულურ ნაწილში, რომელიც ამ მილის ყველაზე განიერი და გრძელი უბანია. განაყოფიერება შესაძლებელია, მილის სხვა უბანშიც მოხდეს, მაგრამ არასოდეს არ ხდება საშვილოსნოს ღრუში. აღსანიშნავია, რომ ახლად გამოყოფილ სპერმატოზოიდებს განაყოფიერების უნარი არა აქვთ. მათი გააქტივება ქულის სასქესო სისტემაში მოხვედრის შემდეგ ხდება. აღნიშნულ პროცესს კაპაციტაცია ეწოდება. კაპაციტაცია დაახლოებით 7 სთ-ს გრძელდება. კაპაციტაციის შედეგად სპერმატო-

ზოიდის თავის მემბრანას მფარავი გლიკოპროტინული შრე სცილდება, ხოლო მემბრანული ცილები და ფოსფოლიპიდები რეორიენტაციასა და სტრუქტურულ ცვლილებებს განიცდის. კაპაციტაცია საშვილოსნოს ან საშვილოსნოს ლულის ღრუში მიმდინარეობს. აკროსომული რეაქციის განხორციელება მხოლოდ კაპაციტაციის დასრულების შემდეგ არის შესაძლებელი. გლიკოპროტინული შრის მოცილების შემდეგ სპერმატოზოიდის თავის მემბრანის სპეციფიურ ცილებს მბრწყინავე გარსის შემადგენელ გლიკოპროტინებთან დაკავშირების საშუალება ეძლევა. მბრწყინავე გარსის სპერმატოზოიდის მემბრანასთან დაკავშირება სტიმულს აძლევს ეზოციტოზის პროცესს, რის შედეგადაც აკროსომული ფერმენტები გარეთ გამოიყოფა. განაყოფიერების პროცესი დაახლოებით 24 საათი გრძელდება და მის მიმდინარეობაში რამდენიმე თანმიმდევრულ ფაზას არჩევენ (სურ. 3-8):

➤ **სპერმატოზოიდი სხივოსნურ გვირგვინში აღწევს. სპერმატოზოიდის**

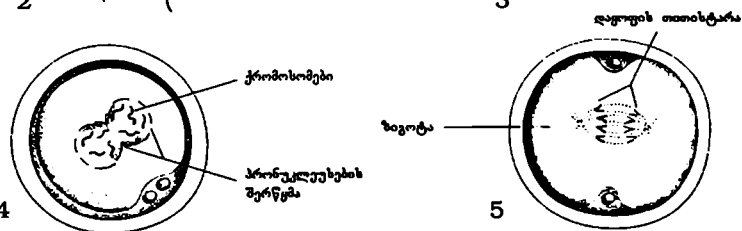


1



2

3



4

5

სურ. 3-8. განაყოფიერების სქემა. 1. მეორადი ოოციტი მრავალი სპერმატოზოიდით არის გარშემორტყმული. 2. სხივოსნური გერგვინი იშლება. ერთი სპერმატოზოიდი აღწევს კვერცხუჯრედის ციტოპლაზმაში. ამ დროისათვის მეორე რიგის ოოციტი მეორე მეიოზურ გაყოფას ამთავრებს და მწიფე კვერცხუჯრედი წალიბდება. 3. წალიბდება მედირობით და მამრობითი პრონუკლეუსები. 4. პრონუკლეუსები ერთმანეთს ერწყმის. 5. წალიბდება ზიგოტა. მას 46 ქრომოსომა აქვს და პირველ მიტოზურ გაყოფას იწყებს. (K.L. Moore, T.V.N. Persaud, The developing Human, 1998 მიხედვით).

თავში მოთავსებული აკროსომიდან გამოიყოფა ფერმენტი ჰიალურონიდაზა, რომლის მოქმედებითაც ოოციტის ირგვლივ მდებარე ფოლიკულური უჯრედების დაშლა ხდება.

როგორც ვარაუდობენ, ამ პროცესს საშვილოსნოს ღულის ჯირკვლების სეკრეტში შემავალი ფერმენტებიც უწყობს ხელს.

➤ სპერმატოზოიდი მბრწყინავ გარს-

ში აღწევს. მბრწყინავ გარსში სპერმატოზოიდისათვის გზის გაკეღვა კელავ აკროსომული ფერმენტების – ესტერაზების, აკროსინის და ნეირამინიდაზას მეშვეობით ხდება. მათგან ყველაზე მნიშვნელოვანი აკროსინია, რომელიც პროტეოლიზური (ცილის დაშლელი) ფერმენტია. მბრწყინავ გარსში შეღწევის შემდეგ, ყალიბდება რეაქციის ზონა, რომელიც კვერცხუჯრედის ირგვლივ არსებული გლიკოპროტეინული ამორფული შრის შემადგენლობას ცვლის და მას დანარჩენი სპერმატოზოიდებისათვის გაუმტარს ხდის. რეაქციის ზონის ჩამოყალიბებაში კვერცხუჯრედის კორტიკული გრანულებიდან გამოთავისუფლებული ფერმენტები მონაწილეობს. ამავე გრანულების შიგთავსი განაპირობებს ცელილებს ოოციტის მემბრანაში, რაც მასში სხვა სპერმატოზოიდების შეღწევას უშლის ხელს.

➤ **სპერმატოზოიდის მემბრანა ოოციტის მემბრანას ერწყმის.** სპერმატოზოიდისა და ოოციტის მემბრანების შერწყმის უბანში მემბრანების მთლიანობა ირღვევა. სპერმატოზოიდის თავისა და კუდის შიგთავსი ოოციტში შედის, მემბრანა კი გარეთ რჩება.

➤ **ოოციტი მეორე მეთოზურ გაყოფას ამთავრებს.** ყალიბდება მდედრობითი და მამრობითი პრონუკლეუსი. სპერმატოზოიდების გაელენით, ოოციტი, რომელიც მეორე მეთოზური გაყოფის მეტაფაზაშია გაჩერებული, აგრძელებს გაყოფას, რის შედეგადაც მწიფე კვერცხუჯრედი და მეორე მიმართებითი სხეულაკი ყალიბდება. კვერცხუჯრედის ბირთვში ქრომოსომების დესპირალიზაცია იწყება და მდედრობითი პრონუკლეუსი ყალიბდება. თავის მხრივ ოოციტში მოხედრის შემდეგ სპერმატოზოიდის ბირთვი ზომაში მატულობს და მამრობით პრონუკლეუსს ქმნის. პრონუკლეუსების ჩამოყალიბების პროცესში დნმ-ს შემცველობა ორმაგდება და თითოეული ქრომოსომის შემადგენლობაში ორი ქრომატი-

და განირჩევა. სპერმატოზოიდის კუდი თანდათანობით დეგენერაციას განიცდის. მორფოლოგიურად მდედრობითი და მამრობითი პრონუკლეუსები ერთმანეთისაგან არ განირჩევა.

➤ **პრონუკლეუსების მემბრანები ერთმანეთს ერწყმის და ერთი ბირთვი წარმოიქმნება; გაორმაგებული ქრომოსომები კონდენსაციას განიცდის.** იწყება ზიგოტის პირველი მიტოზური გაყოფა. პომოლოგიური ქრომოსომები ეკვატორულ სიბრტყეში განლაგდება. ამით განაყოფიერება მთავრდება. წარმოქმნილი უჯრედი – ზიგოტა – ერთუჯრედიანი ახალი ორგანიზმია.

გენეტიკური თვალსაზრისით ზიგოტა უნიკალურია, ეინადან მის შემადგენლობაში ნახევარი ქრომოსომები დედისეულია, ხოლო მეორე ნახევარი მამისეული. მეოზის პროცესი სასქესო უჯრედებს შორის ქრომოსომების თავისუფალ განაწილებას უზრუნველყოფს. „ქროსინგოვერი“, თავის მხრივ, ქრომოსომებში უზნების გაცვლით გენების „არევის“ და გენეტიკური მასალის ახალი კომბინაციების წარმოქმნას განაპირობებს. ამის გამო ზიგოტა ქრომოსომების ახალ კომბინაციას შეიცავს, რაც არც ერთ მშობელ უჯრედს არ ახასიათებს.

ემბრიონის სქესს სპერმატოზოიდის მიერ მოტანილი სასქესო ქრომოსომა განსაზღვრავს. ასე მაგალითად, თუ სპერმატოზოიდი X ქრომოსომას შეიცავს, ზიგოტის ქრომოსომული შემადგენლობა 46,XX იქნება, ხოლო თუ სპერმატოზოიდი Y ქრომოსომას მოაქვს – 46,XY. პირველ შემთხვევაში მდედრობითი სქესის, მეორეში კი – მამრობითი სქესის ინდივიდი ყალიბდება.

ამრიგად, განაყოფიერების პროცესი:

✓ **ასტიმულირებს მეორე რიგის ოოციტში მეორე მეთოზური გაყოფის დამთავრებას და მწიფე კვერცხუჯრედის წარმოქმნას;**

✓ **ზიგოტაში ქრომოსომების დიპლოიდურ შემცველობას აღადგენს;**

- ✓ განსაზღვრავს ემბრიონის სქესს;
- ✓ იწვევს ოოციტის მეტაბოლურ გააქტივებას და გავლენას ახდენს დაყოფის პროცესის დაწყებაზე.

ზიგოტის დაყოფა.

პრონუკლეუსების შერწყმიდან დაახლოებით 24 საათის შემდეგ ზიგოტა პირველ მიტოზურ გაყოფას იწყებს და 2 უჯრედს წარმოქმნის (სურ. 3-9). პირველ გაყოფას რამდენიმე თანმიმდევრული გაყოფა მოსდევს.

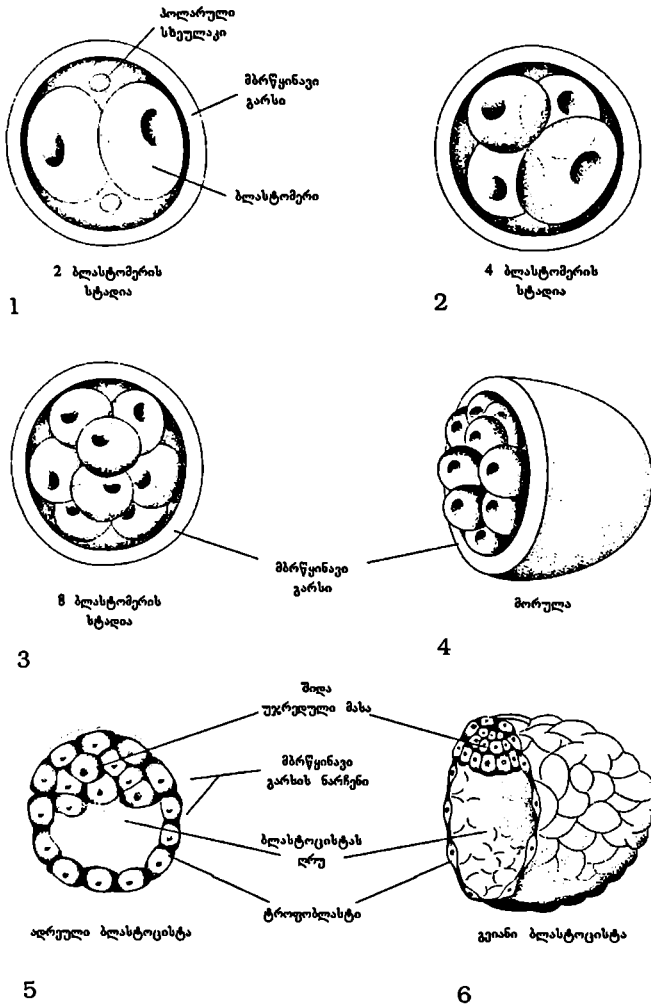
გაყოფის პროცესში შეიღვეული უჯრედები ზომაში მატებას ვერ ასწრებს, რის გამოყოველი მომდევნო გაყოფის შემდეგ შეიღვეული უჯრედების ზომა განუხრელად მცირდება. ამ პროცესს – ზიგოტის დაყოფა, ხოლო მიღებულ შეიღვეულ უჯრედებს – ბლასტომერები ეწოდება. პირველი გაყოფა ზიგოტის ეკვატორული სიბრტყის პერპენდიკულარულ სიბრტყეში, მიმართებითი სხეულაკების გასწვრივ ხდება. ბლასტომერების შემდგომი გაყოფა მეტ-ნაკლებად ასინქრონულად მიმდინარეობს. მეორე გაყოფის შემდეგ, რომელიც განაყოფიერებიდან 40 სთ-ის შემდეგ მთავრდება, ოთხი ბლასტომერი მიიღება.

მესამე დღისათვის ემბრიონის შემადგენლობაში 6-12, ხოლო მე-4-ე დღისათვის – 16-32 ბლასტომერი განირჩევა. ამ ეტაპზე ჩანასახს თუთის ფორმა აქვს და მას მორულა ეწოდება (ლათ. morula – თუთა). 8 უჯრედის სტადიაზე ბლასტომერები ჩვეულ მრგვალ ფორმას იცვლის და ოდნავ ბრტყელდება. ამავე დროს მათ შორის ადჰეზიური კავშირები ყალიბდება. ადჰეზიური კავშირი განსაკუთრებით მტკიცეა მორულას ცენტრში განლაგებულ უჯრედებს შორის. ბლასტომერებს შორის სხვადასხვა ხარისხის ადჰეზიის არსებობა მორულაში უჯრედების დაჯბუჭე-

ბას იწვევს. შესაბამისად, მორულაში შიგნითა და გარეთა უჯრედების შრე განირჩევა. შიგნითა უჯრედული ჯგუფი უშუალოდ ემბრიონს აძლევს დასაბამს, რის გამოც მას ემბრიობლასტი ეწოდება. გარეთა უჯრედების ნაწილი ქორიონისა და პლაცენტის მემბრანების ძირითადი წყაროა და მას ტროფობლასტი ეწოდება.

ბლასტოციტის წარმოქმნა

განვითარების მე-4-ე დღეზე მორულას უჯრედები სითხის აბსორბციას (შეწოვას) იწყებს. სითხე თავდაპირველად უჯრედებში, შემდგომ კი უჯრედშორის სივრცეში გროვდება. ამავე პერიოდში გარეთა უჯრედებს შორის ყალიბდება სპეციალური კავშირები – მკერივი კონტაქტები, რომლებიც უჯრედებს ერთმანეთთან ძალიან მჭიდროდ აკავშირებს. გარეთა უჯრედებს შორის ასეთი კავშირების ჩამოყალიბების გამო სითხე, ძირითადად, გარეთა და შიგნითა უჯრედებს შორის გროვდება. თანდათანობით მორულას შიგნით ნდება სითხით სავსე პატარა-პატარა სივრცეები, რომლებიც ერთიანდება და ერთ დიდ ღრუს წარმოქმნის. ამ ეტაპზე ჩანასახს ბლასტოციტა, მის ღრუს კი – ბლასტოციტას ღრუ ეწოდება (სურ. 3-9). გარეთა უჯრედები (ტროფობლასტი) ღრუს ირგვლივ ერთშირანი თხელი ფენის სახით ბლასტოციტას კედელს ქმნის, ემბრიობლასტის უჯრედები კი – კომპაქტური მასის სახით ტროფობლასტის შიგნითა ზედაპირზე ერთ უბანში მდებარეობს. ბლასტოციტას უბანს, სადაც ემბრიობლასტი მდებარეობს, ემბრიონული პოლუსი, მოპირდაპირე უბანს კი – ანტიემბრიონული პოლუსი ეწოდება. განვითარების მე-3-ე-მე-4-ე დღეზე ბლასტოციტა საშვილოსნოს ღრუს აღწევს. მე-5-ე დღეზე ბლასტოციტა მბრწყინავ გარსს არღვევს და

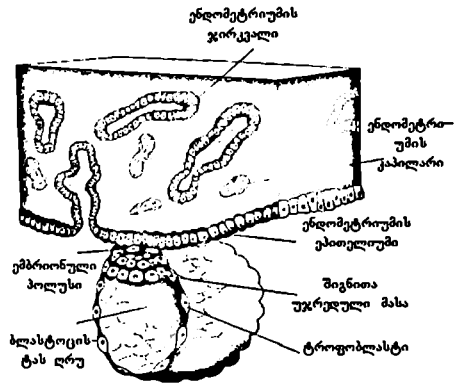


სურ. 3-9. ზიგოტის დაყოფა და ბლასტოცისტას წარმოქმნა.

1-4. დაყოფის სხვადასხვა სტადიები. 12-16 ბლასტომერის სტადიაზე მორულა წარმოიქმნება. მორულას სტადია ბლასტოცისტის წარმოქმნით მთავრდება. 5-6. ადრეული და გვიანი ბლასტოცისტა. გვიანი ბლასტოცისტას სტადიაზე მზრწინავე გარსი ქრება. (K.L. Moore, T.V.N. Persaud, The developing Human, 1998 მიხედვით).

მისგან თავისუფლდება. განაყოფიერებიდან მე-6-ე დღეზე ბლასტოციცტა საშვილოსნოს კედელს ემბრიონული პოლუსით უმაგრდება (სურ. 3-10). ენდომეტრიუმის (საშვილოსნოს ღორწოვანი გარსი) ეპითელიუმთან დაკავშირების შემდეგ ემბრიონულ პოლუსზე ტროფობლასტის უჯრედები სწრაფად მრავლდება, ერთმანეთს ერწყმის და წარმოქმნის მრეალუჯრედოვანი პროტოპლაზმურ მასას, რომელსაც **სინციტიოტროფობლასტი** ეწოდება. სინციტიოტროფობლასტი მრავალბირთვიანი სტრუქტურაა, რომელშიც უჯრედშორისი სასდერეუბი არ არსებობს. ტროფობლასტის დანარჩენი ნაწილი, რომელიც ბლასტოციცტას კედელს ქმნის, უჯრედული შენებისაა და **ციტოტროფობლასტის** სახელით არის ცნობილი. მე-7 დღის ბოლოს – მე-7-ე დღის დასაწყისში სინციტიოტროფობლასტი ქმნის მცირე ზომის გამორჩაზრდებს და საშვილოსნოს ენდომეტრიული გარსის ეპითელიუმში იჭრება (სურ. 3.11). იწყება ბლასტოციცტას საშვილოსნოს კედელში ჩამყნობის პროცესი, რომელსაც **იმპლანტაცია** ეწოდება. ამ ეტაპიდან ბლასტოციცტას კვება ენდომეტრიუმის დაზიანებული ქსოვილების ხარჯზე ხდება. ასეთ კვებას **ჰენტოტროფული კვება** ეწოდება. პირველი კვირის ბოლოს ბლასტოციცტა ზედაპირულად არის შესული საშვილოსნოს კედელში. ამ ეტაპზე სინციტიოტროფობლასტი მხოლოდ ემბრიონულ პოლუსს ფარავს მთლიანად. იგი მაღალი სინთეზური და ინვაზიური აქტივობით ხასიათდება. იგი გამოიშუშავებს და გამოყოფს ფერმენტებს, რომლებიც საშვილოსნოს ქსოვილებს აზიანებს და ბლასტოციცტას საშვილოსნოს კედელში შემდგომ ჩანერგავს უზრუნველყოფს. გარდა ამისა, წარმოქმნის ადრეულ ეტაპზევე სინციტიოტროფობლასტი კორმონ **ქორიონული გონადოტროპინის** გამოშუშვებას იწყებს.

ქორიონული გონადოტროპინი გავლენას ახდენს საკვერცხის ყვითელი სხეულის



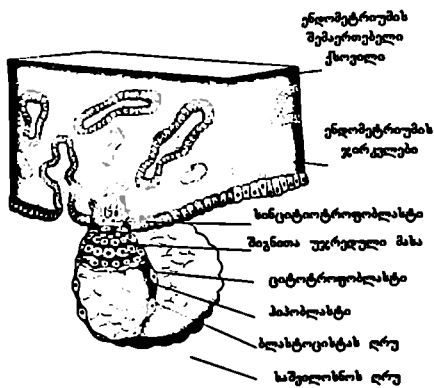
სურ. 3-10. ემბრიონული განვითარების მე-6-ე დღე (K.L. Moore, T.V.N. Persaud, The developing Human, 1998 მიხედვით).

ფუნქციაზე, რომელიც, თავის მხრივ, ორსულობის ნორმალურ მიმდინარეობას განსაზღვრავს. ამ პორმონს დიაგნოსტიკური ღირებულება აქვს. მისი განსაზღვრა სისხელში მაღალმგრძობიარე რადიოიშუნური ტესტით ორსულობის ადრეული (მეორე კვირაზე) დადგენის საშუალებას იძლევა.

ემბრიონული განვითარების მე-7-ე დღეზე შიგნითა უჯრედული მასის ქვედა ზედაპირზე, რომელიც ბლასტოციცტას ღრუს ესება, ჩნდება ბრტყელი უჯრედების ერთი შრე, რომელსაც **ჰიპობლასტი** ანუ **პირველადი ენდოდერმა** ეწოდება.

ემბრიონული განვითარების მიმდინარეობის მიმოხილვა

ემბრიონული განვითარების მე-8-ე დღეზე შიგნითა უჯრედულ მასაში ჰიპობლასტის ზემოთ ყალიბდება **ცილინდრული ფორმის** უჯრედების ერთი შრე, რომელსაც **ემბლასტი** ან **პირველადი ექტოდერმა** ეწოდება (სურ. 3-12). ამ ეტაპზე ემბრიობლასტი ორშრიანი, მრგვალი ფორმის ფირფიტის სახეს იღებს და მას **ემბრიონულ ფარს** უწოდებენ.

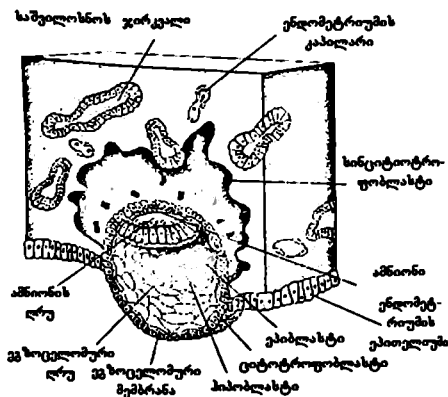


სურ. 3-11. ემბრიონული განვითარების მე-9 დღე (K.L. Moore, T.V.N. Persaud, The developing Human, 1998 მიხედვით)

ეპიბლასტსა და პიპობლასტს შორის უჯრედშორისი ნივთიერების თხელი ფენა – ე.წ. ბაზალური მემბრანა ჩნდება. ეპიბლასტის უჯრედები ტროფობლასტს შორდება და მათ შორის რჩება მცირე ზომის ნაპარალისებრი სივრცე, რომელსაც ამნიონის ღრუ ეწოდება. ეპიბლასტიდან გამოსახლებული უჯრედები ამნიონის ღრუს თანდათანობით ციტოტროფობლასტისაგან გამოყოფს და ამნიონურ მემბრანას წარმოქმნის. ამ უჯრედებს ამნიობლასტები ეწოდება.

პიპობლასტიდან გამოსახლებული უჯრედები ციტოტროფობლასტის დანარჩენი ნაწილის შენთა ზედაპირზე განსახლდება და ეგზოცელომურ ან პოიზურის მემბრანას ქმნის. აღნიშნული მემბრანა ბლასტოცისტის ღრუს ციტოტროფობლასტისაგან გამოყოფს. ამ ღრუს ამიერიდან ეგზოცელომური ღრუ ან პირველადი ყვითრის პარკი ეწოდება.

აზოვად, მორე კვირის დასაწყისში ბლასტოცისტაში ორი ღრუ გაიხივება ახლადწარმოქმნილი ამნიონის ღრუ და ყოფილი ბლასტოცისტის ღრუ, რომელიც ამ ეტაპიდან პირვე-



სურ. 3-12. ემბრიონული განვითარების მე-9 დღე (K.L. Moore, T.V.N. Persaud, The developing Human, 1998 მიხედვით).

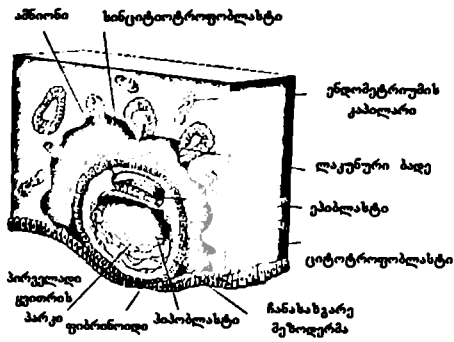
ლადი ყვითრის პარკის ან ეგზოცელომური ღრუს სახელს ატარებს ამ ორ ღრუს შორის ჩანასახოვანი ფარი მდებარეობს. ეპიბლასტი ამნიონის ღრუს ფუძეს, პიპობლასტი კი პირველადი ყვითრის პარკის სახურავს ქმნის. პირველადი ყვითრის პარკის ჩამოყალიბების შემდეგ ეგზოცელომურ მემბრანასა და ციტოტროფობლასტს შორის ფაშარი უჯრედშორისი ნივთიერების ჩალაგება იწყება. ემბრიონული განვითარების მე-9-ე დღეზე მასში ეპიბლასტიდან განსახლდება უჯრედები, რომლებიც ჩანასახგარე მეზოდერმას წარმოქმნის. ემბრიონული განვითარების მე-10-ე დღისათვის ჩანასახი საშვილოსნოს კედელში მთლიანად არის ჩანერგილი (სურ. 3-13).

დაახლოებით ორი დღის მანძილზე ენდომეტრიუმში იმპლანტაციის ადგილზე რჩება დეფექტი, რომელიც ფიბრინოიდული მასით არის ამოვსებული. მე-12-ე დღისათვის ეპითელური ქსოვილის რეგენერაცია სრულდება და დეფექტის ადგილის ეპითელური საფარველი მთლიანად აღდგება. ამ ეტაპზე ენდომეტრიუმში მდებარე ბლასტოცისტა საშვილოსნოს ზედაპირზე ქმნის მცირე ზომის

შემაღლებას, რომელიც საშვილოსნოს სანათურშია გამოდრეკილი.

მე-12-ე დღეზე მეზოდერმის უჯრედებს შორის ჩნდება მცირე ზომის იზოლირებული სივრცეები, რომლებიც სწრაფად უერთდება ერთმანეთს და უკვე მე-13 დღისათვის დიდი ზომის ერთიან სივრცეს – ჩანასახგარე ცელომის ღრუს წარმოქმნის (სურ. 3-14). ეს უკანასკნელი ჩანასახგარე მეზოდერმას ორ ფურცლად ყოფს. მეზოდერმის გათიშვა მხოლოდ ემბრიონულ პოლუსზე არ ხდება. მეზოდერმის ამ ნაწილს ჩანასახოვანი ფეხი ეწოდება. ამ ეტაპიდან ამნიონის ბუშტიუი და ყვითრის პარკი ჩანასახოვანი ფეხის მეშვეობით ჩანასახგარე ცელომის ღრუშია ჩაიქიღული (სურ. 3-14).

ჩანასახგარე მეზოდერმის ნაწილს, რომელიც ყვითრის პარკს გარს აკრავს სლანქნური მეზოდერმა ეწოდება, ხოლო მეზოდერმის ნაწილს, რომელიც ამნიონს ფარავს და ციტოტროფობლასტს შიგნიდან ამოფენს სომატურ მეზოდერმას უწოდებენ. ჩანასახგარე მეზოდერმის დიფერენციაციისა და ჩანასახგარე ცელომის ღრუს წარმოქმნის პარალელურად ეგზოცელომური მემბრანის უჯრედები დეგენერაციას განიცდის. სლანქნური მეზოდერმა ყვითრის პარკის ღრუში ჩაიზრდება და მას რამდენიმე მცირე ზომის ღრუდ გადატიხრავს (სურ. 3-15). ამავე დროს, პიპობლასტიდან გამოსახლდება ახალი უჯრედები, რომლებიც ყვითრის პარკის ენდოდერმული შრის აღდგენას იწყებს. ისინი სლანქნური მეზოდერმის შიგნითა ზედაპირზე განსახლდებიან. ვინაიდან ყვითრის პარკი ამ დროისათვის მეზოდერმის მიერ რამდენიმე მცირე ღრუდ არის გადატიხრული, პიპობლასტური უჯრედების განსახლება შეზღუდულ ფართობზე წარმოებს. სლანქნური მეზოდერმისა და პიპობლასტური უჯრედების აღწერილი ურთიერთქმედების შედეგად ყალიბდება

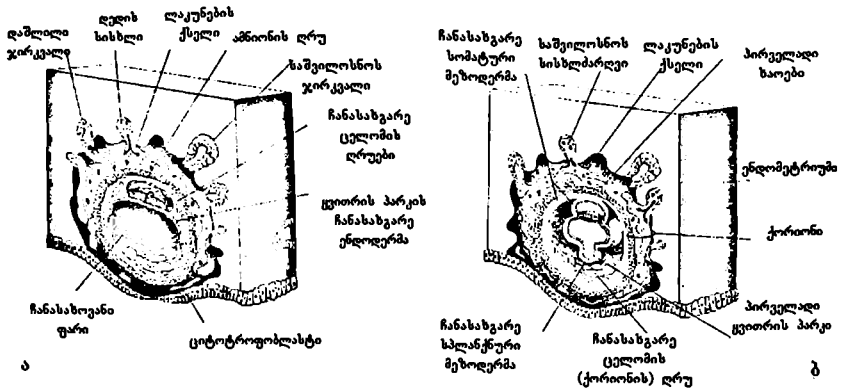


სურ. 3-13. ემბრიონული განვითარების მე-10-ე დღე (K.L. Moore, T.V.N. Persaud, The developing Human, 1998 მიხედვით).

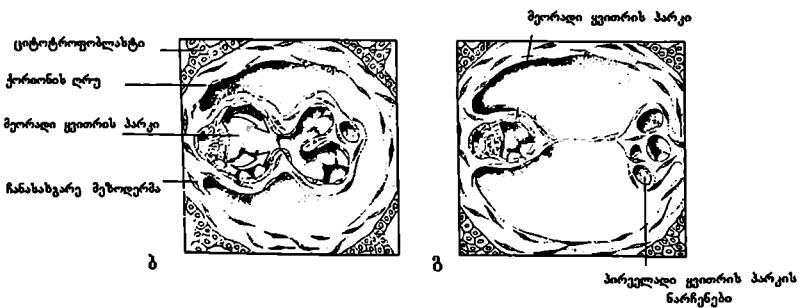
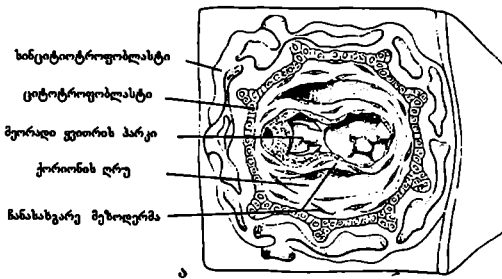
მეორადი ანუ საბოლოო (დეფინიტიური) ყვითრის პარკი, რომელიც პირველად ყვითრის პარკს ზომაში მნიშვნელოვნად ჩამორჩება. პირველადი ყვითრის პარკის ნარჩენები ემბრიონული პოლუსის მოპირდაპირე კედელთან მე-14-ე დღემდე შეიმჩნევა, შემდეგ კი ქრება. ადამიანის ყვითრის პარკში ყვითრი არ არის. იგი მხოლოდ სითხეს შეიცავს.

ყვითრის პარკის მფარავი მეზოდერმა პირველი უბანია, სადაც ჩანასახის სისხლის უჯრედების წარმოქმნა (კემოპოეზი) იწყება. ყვითრის პარკის ენდოდერმის უჯრედები პლაზმის ცილებს წარმოქმნის. პირველადი სასქესო უჯრედები, რომლებიც ეპიბლასტში წარმოიქმნება, გონადების საგარაულო უბნების დიფერენცირებამდე ყვითრის პარკის მეზოდერმაში ინახება. ყვითრის პარკი ნაწილობრივ ჩანასახის კეებაშიც მონაწილეობს. ემბრიონული განვითარების მეოთხე კვირიდან ყვითრის პარკი ზომაში მნიშვნელოვნად მცირდება. როგორც წესი, იგი დაბადებამდე ქრება.

იშვიათად, ყვითრის პარკი საჭმლის მომწელებელთა მილის კედელში ანომალიის სახით რჩება. განვითარების ეს მანკი მეკელის დიფერტიკულის სახელწოდებით არის ცნობილი.



სურ. 3-14. ჩანასახვარე მეზოდერმისა და ჩანასახვარე ცელომის ღრუს წარმოქმნა. ა. განვითარების მე-12-ე დღე; ბ. განვითარების მე-13-ე დღე. (K.L. Moore, T.V.N. Persaud, The developing Human, 1998 მიხედვით).



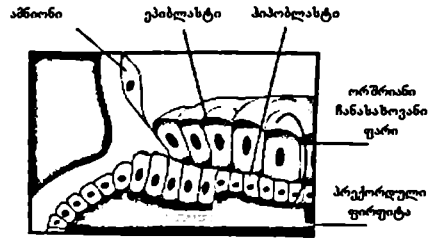
სურ. 3-15. მეორადი (დეფინიტივი) ყვითის პარკის ჩამოყალიბება. განვითარების მე-12-ე დღეზე (ა.) კიპობლასტიდან გამოსახლებული უჯრედები ჩანასახვარე მეზოდერმის ზედაპირზე ახალ შრეს წარმოქმნიან. ეს შრე მეორადი ყვითის პარკის ენდოდერმას წარმოქმნის. მეორადი ყვითის პარკის წარმოქმნასთან ერთად (ბ და გ) პირველადი ყვითის პარკი რამოდენიმე მცირე ზომის ბუშტუკად იყოფა და ქორიონის ღრუს აბემბრიონული პოლუსისაკენ გადაინაცვლებს (W.J.Larsen, Essentials of human embryology, 1998 მიხედვით).

მე-14-ე დღეზე ემბრიონულ ფარში პიპო-
ბლასტური უჯრედები ლოკალურად იცვლის
ფორმას და ცილინდრული ხდება. პიპობლას-
ტის ამ უბანს მრგვალი ფორმა აქვს და
პრექორდული ფირფიტა ეწოდება (სურ. 3.16).

პრექორდული ფირფიტა ჩანასახის მო-
მავალი პირის ხერხელის ადგილს გან-
საზღვრავს. მესამე კვირის დასაწყისში
პრექორდული ფირფიტა მის ზემოთ მდებარე
ეპიბლასტურ უჯრედებს უკავშირდება და
პირ-ხახის მემბრანას ქმნის. მის მოპირდა-
პირე მხარეს, ემბრიონის კაუდალურ ნაწილ-
ში, **კლოაკის მემბრანა** წარმოიქმნება. ეს
უკანასკნელი მცირე ზომის, ოვალური ფორ-
მის უბანია, რომლის მიდამოში ეპიბლასტი-
სა და პიპობლასტის უჯრედები ერთმანეთ-
თან მჭიდროდ არის დაკავშირებული. პირ-
ხახისა და კლოაკის მემბრანები შემდგომში
პირველადი ნაწლავის ყრუ დაბოლოებებს
ქმნის. პირ-ხახის მემბრანა მეოთხე კვირის
ბოლოს იხსნება და პირის ღრუს შესავალს
ქმნის. კლოაკის მემბრანის დაშლა მოგვი-
ანებით, მე-7-ე კვირაზე ხდება და იგი ანუსის
ხერხელს, საშარდე და სასქესო გუბების გარე-
თა შესავლებს წარმოქმნის.

**ემბრიონული განვითარების მეორე
კვირაზე ნაყოფსა და დედის ორგანიზმს
შორის ნივთიერებათა ცვლის უნივერ-
სალური სისტემის - ე.წ. უტერო-პლა-
ცენტური (საშვილოსნო-პლაცენტური)
სისხლის მიმოქცევის სისტემის ჩამოყ-
ალიბება იწყება.**

ემბრიონული განვითარების პირველი
კვირის მანძილზე ჩანასახში საკეები და წყ-
ალი პასიური დიფუზიის გზით აღწევს. ჩა-
ნასახის შემდგომი ზრდა ნივთიერებათა ცე-
ლის უფრო სრულყოფილი გზის შექმნას მო-
ითხოვს. შესაბამისად, ემბრიონული განვი-
თარების მე-9-ე დღეზე იწყება უტერო-პლა-
ცენტური სისხლის მიმოქცევის სისტემის



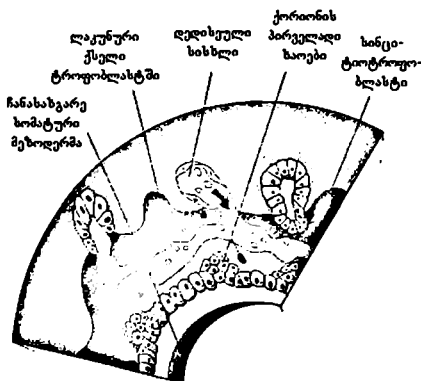
სურ. 3-16. პრექორდული ფირფიტა (K.L. Moore, T.V.N. Persaud, The developing Human, 1998 მიხედვით).

ჩამოყალიბება, რომლის მეშვეობითაც ნივ-
თიერებათა ცვლა უშუალოდ დედისეულ და
ნაყოფის სისხლს შორის ხდება.

ამ დროისათვის სინციტიოტროფობლას-
ტი, რომელიც ზომაში განუხრელად მატუ-
ლობს, სულ უფრო ღრმად აღწევს ენ-
დომეტრიუმში, ენდომეტრიუმის ჯირკვლებ-
სა და სისხლძარღვებს გარს ერტყმის და
მათ კედლებს აზიანებს. თანდათანობით, ასეთ
ადგილებში სინციტიოტროფობლასტში წარ-
მოიქმნება ლაკუნები - იზოლირებული
სივრცეები, რომლებიც სისხლისა და ჯირკე-
ვლების სეკრეტის ნარევით ივსება (სურ. 3-
13). ლაკუნებში არსებული სითხე დიფუზი-
ის გზით აღწევს ჩანასახოვან ფარამდე და
მის კეებას უზრუნველყოფს. ასე რომ, მე-10
დღისათვის ჩანასახი თანდათან **ჰემატროფ-
ულ** კეებაზე გადადის. ლაკუნები საშვილოს-
ნოს სისხლძარღვებთან არის დაკავშირებუ-
ლი. ლაკუნებში სისხლი საშვილოსნოს სპი-
რალური არტერიებიდან შემოდის და მათი
გავლით საშვილოსნოს ვენებში გადადის. დე-
დისეული სისხლი, რომელიც ლაკუნებში შე-
მოდის ჩანასახს ჟანგბადითა და საკეები ნივ-
თიერებებით უზრუნველყოფს.

ემბრიონული განვითარების მე-12-ე დღეზე
სინციტიოტროფობლასტში წარმოქმნილი
ლაკუნები ერთმანეთს უკავშირდება და

ლაკუნების ერთიან ბადეს წარმოქმნის, რაც სინციტიოტროფობლასტს ღრუბლისებურ შესახედობას აძლევს (სურ. 3-14). ლაკუნური ქსელი განსაკუთრებით მრავალრიცხოვანია ემბრიონულ პოლუსზე. ამ ეტაპიდან ბლასტოციტსა კედელს *ქორიონი* ეწოდება, ხოლო ჩანასახგარე ცელომის ღრუს *ქორიონის ღრუს* უწოდებენ. ქორიონის კედელს თანმიმდევრულად *სინციტიოტროფობლასტი*, *ციტოტროფობლასტი* და *ჩანასახგარე სომატური მეზოდერმა* ქმნის. ემბრიონული განვითარების მეორე კვირის ბოლოს ქორიონის *პირველადი ხაოები* ყალიბდება. ციტოტროფობლასტის უჯრედები განუწყვეტლივ მრავლდება, რაც გარკვეულ უბნებში უჯრედების ნაზარდს წარმოქმნის. ეს უჯრედული გროვები სინციტიოტროფობლასტში იზრება. ვარაუდობენ, რომ ამ პროცესზე გაელენას ქვეშეშებარე ჩანასახგარე სომატური მეზოდერმა ახდენს. ეს უჯრედული წანაზარდები ქმნის ქორიონის პირველად ხაოებს (სურ. 3-17), რაც პლაცენტის ქორიონული ხაოების განვითარების პირველ ეტაპს შეადგენს.



აკაშირი ქონიკასტა

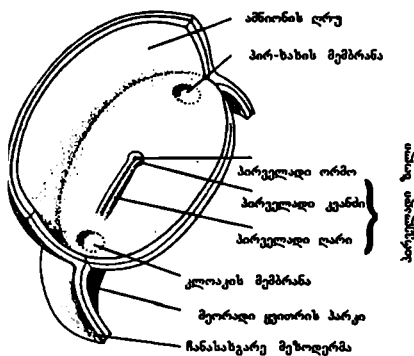
ორსულობის ნორმალური მიმდინარეობისას ემბრიობლასტი ჩანასახს წარმოქმნის, ტროფობლასტი კი პლაცენტას ნაყოფის ნაწილს. ორსულობის შემთხვევების 0,1-0,5%-ში ჩანასახი საერთოდ არ ვითარდება და ბლასტოციტსა მხოლოდ სანაყოფო გარსებისაგან შედგება. ასეთ სტრუქტურას *hidatidas* უწოდებენ (ბერძნული სიტყვიდან *hydaitidos*, რაც წყლის წვეთს ნიშნავს). არჩევენ სრულ პიდატიდას, რომელიც საერთოდ არ შეიცავს ჩანასახს და არასრულ პიდატიდას, როდესაც ჩანასახის ცალკეული უჯრედების ან რაიმე ნაწილის არსებობა მაინც აღინიშნება. სრული პიდატიდას განვითარების მაღალი რისკი უპირატესად ძალიან ახალგაზრდა ან პრემენოპაუზური ასაკის ქალებს აქვთ. ასევე მაღალია რისკი აფრიკული და აზიური ეთნიკური ჯგუფის ქალებში. სრული პიდატიდა, როგორც წესი, ორსულობის ადრეულ ეტაპზე სპონტანურ აბორტს განაპირობებს.

პიდატიდას სპონტანური აბორტის ან ქირურგიული მკურნალობის შემდეგ საშვილოსნოში შესაძლოა დარჩეს ტროფობლასტის ქსოვილის ნაწილი, რაც ქრონიკული ტროფობლასტური დაავადების განვითარების მიზეზი ხდება. პიდატიდას ნარჩენი უჯრედები მრავლდება და სიმსივნეს წარმოქმნის. არასრული პიდატიდას შემთხვევაში, როგორც წესი, კეთოლთვისებიანი სიმსივნე წარმოიქმნება, მაშინ როდესაც სრული პიდატიდა აუთვისებიან ინვაზიურ ქორიოკარცინომას წარმოქმნის. სულ ცოტა ხნის წინ ინვაზიური ქორიოკარცინომის შემთხვევათა 100%-ში გამოსავალი სიკვდილი იყო. თანამედროვე ქირურგიული და ქიმიოთერაპიული მკურნალობა დაბალი ინვაზიური ქორიოკარცინომის შემთხვევაში 100%-იან, მაღალი ინვაზიური სიმსივნის შემთხვევაში კი 80-90%-იან განკურნებას უზრუნველყოფს.

სურ. 3-17. ქორიონის პირველადი ხაოების ჩამოყალიბება. (K.L. Moore, T.V.N. Persaud, *The developing Human*, 1998 მიხედვით).

ემბრიონული განვითარების მესამე კვირა

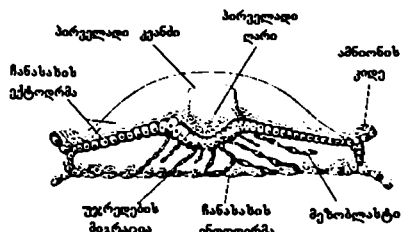
ემბრიონული განვითარების მესამე კვირაზე ჩანასახოვან ფარში მრავლობითი და მნიშვნელოვანი ცვლილებები ეითარდება, რის შედეგადაც სამშრიანი ჩანასახი ყალიბდება. სამშრიანი ჩანასახოვანი ფარის წარმოქმნას **გასტრულაცია** ეწოდება. ემბრიონული განვითარების დაახლოებით მე-15-ე დღეზე ჩანასახოვანი ფარის შუა ხაზზე, კლოაკის მემბრანის წინ ეპიბლასტური უჯრედები ინტენსიურად მრავლდება და წარმოქმნის უჯრედულ ჭიმს, რომელსაც **პირველადი ზოლი** ეწოდება (სურ. 3-18). პირველადი ზოლის უჯრედები, განსაკუთრებით მის წინა და უკანა ნაწილში, ინტენსიურად მრავლდება, რის გამოც პირველადი ზოლი სიგრძეში მნიშვნელოვნად მატულობს და ჩანასახოვანი ფარის სიგრძის დაახლოებით 50%-ს იკავებს. პირველადი ზოლის წინა ნაწილი, უჯრედების რაოდენობის ინტენსიური მატების გამო



სურ. 3-18. ემბრიონული განვითარების მე-15-ე დღე. ორშრიანი ჩანასახის დორზალური ზედაპირი. ჩანს ანნიონისა და მეორადი ყვიორის პარკის მოკეთილი კიდეები. პირველადი ზოლის ჩანასახოვანი ფარის სიგრძის 50% უჭირავს. პირხახის მემბრანა და კლოაკის მემბრანა ჩამოყალიბებულია.

შემსხვილებულია და **პირველად კვანძს** ქმნის. თანდათანობით პირველადი ზოლის ცენტრალურ ნაწილში, მთელ სიგრძეზე ჩნდება **პირველადი ღარი**, რომელიც პირველად კვანძში მცირე ჩაღრმავებით – ე.წ. **პირველადი ორმოთი** ბოლოვდება.

პირველადი ზოლის წარმოქმნის შემდეგ ჩანასახში შესაძლებელია კრანიო-კაუდალური ღერძის, თავის და კუდის ნაწილების, ასევე მარჯვენა და მარცხენა ნაწილების განსაზღვრა. მე-16-ე დღეზე პირველადი ზოლის ფუძეში მდებარე უჯრედები ბრტყელდება და ერთმანეთთან კავშირს წყვეტს. მათ უეითარდებათ გრძელი, ფეხისმაგვარი გამონაზარდები, რომლებსაც **ფსევდოპოდოები (ცრუფეხები)** ეწოდება. ფსევდოპოდოების მეშვეობით აღნიშნული უჯრედები პირველადი ზოლიდან ეპიბლასტსა და პიპობლასტს შორის არსებულ სიერცეში გადმოსახლდება და მესამე ჩანასახოვანი ფურცლის – **მეზოდერმის** წარმოქმნას იწყებს (სურ. 3-19). უჯრედებს, რომლებიც მეზოდერმის წარმოქმნაში მონაწილეობს, **მეზობლასტები** ეწოდება. მეზობლასტური უჯრედების ნაწილი პიპობლასტში აღწევს და თანდათანობით პიპობლასტური წარმოშობის პირველად ენდოდერმას საბოლოო ენდოდერმით ცვლის.



სურ. 3-19. ჩანასახოვანი ფარის განივი კვეთა. ეპიბლასტიდან გამოსახლებული უჯრედები იწყებენ მეზოდერმის წარმოქმნას და ჩანაცმლებიან პიპობლასტის უჯრედებს. (K.L. Moore, T.V.N. Persaud, The developing Human, 1998 მიხედვით)

მეზოდერმისა და საბოლოო ენდოდერმის წარმოქმნის შემდეგ ეპიბლასტს **ექტოდერმას**, ხოლო პიპობლასტს **ენდოდერმას** უწოდებენ. სამივე ჩანასახოვანი ფურცელი ეპიბლასტური წარმოშობისაა.

პირველადი ზოლი მეოთხე კვირის დასაწყისამდე აქტიურად მონაწილეობს მეზოდერმის წარმოქმნაში. შემდგომში მისი ფუნქციური აქტივობა კლებულობს. პირველადი ზოლი თანდათან ზომავს მცირდება, უკუგანთიარებას განიცდის და ჩანასახის გააკუდუსუნის მიდამოში მცირე ზომის უმნიშვნელო სტრუქტურის სახით რჩება. მეოთხე კვირის ბოლოსათვის პირველადი ზოლი სრულიად ქრება.

კაჰორი ძლინაბასი

ტერატომები სამივე ჩანასახოვანი ფურცლებიდან წარმოქმნილი კაუსულით დაფარული სიმსიერებია. კაუსულის არსებობის გამო უმეტეს შემთხვევაში ტერატომა კეთილთვისებიანია, თუმცა ცნობილია აუთვისებიანი ტერატომის რამდენიმე სახეც. ტერატომის შემადგენლობაში თმა, კბილები, ძვალი, სხვადასხვა ორგანოს ქსოვილი შედის. მწიფე ტერატომა, რომელიც დიფერენცირებულ სტრუქტურებს შეიცავს, როგორც წესი, კეთილთვისებიანია და უპირატესად ქალებში გვხვდება. უმწიფარი ტერატომები აუთვისებიანია და უფრო ხშირად მამაკაცებში ვითარდება. ზოგჯერ ტერატომაში სითხე გროვდება და ცისტა წარმოიქმნება. ასეთი ტერატომის ყველაზე გავრცელებული ფორმაა დერმოიდული ცისტა. დერმოიდული ცისტა მწიფე ცისტური ტერატომაა, რომელიც თმებს და ექტოდერმული წარმოშობის სხვა ქსოვილებს შეიცავს. დერმოიდული ცისტა უპირატესად თავის ქალას ნაკერების მიდამოში და საკეერცხეში ვითარდება.

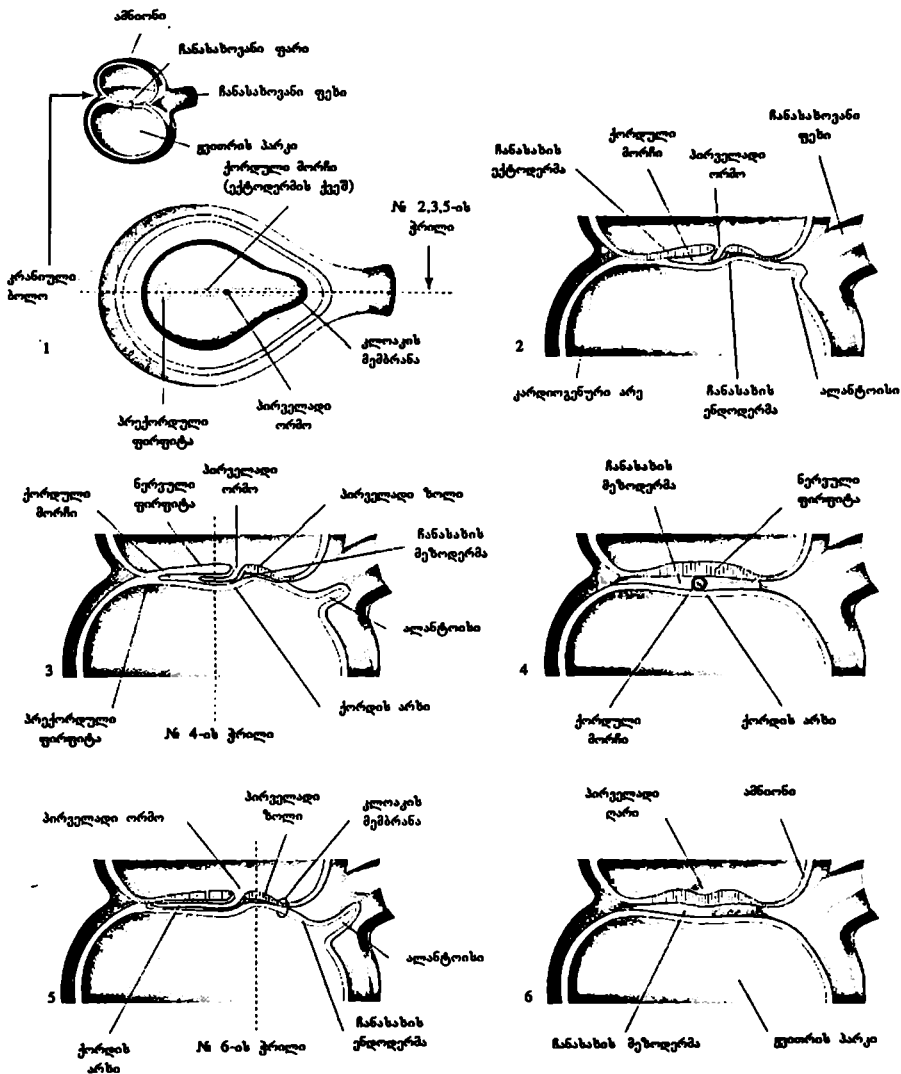
ტერატომებს შორის ყველაზე გავრცელებულია გააკუდუსუნის (საკროკოკიფიკული) ტერატომა. აღნიშნული სიმსიერე პირველადი ზოლის ნარჩენისგან ვითარდება. საშუალოდ 35000-40000 ახალშობილზე გააკუდუსუნის ტერატომის ერთი შემთხვევა მოდის. ტერატომის ეს სახე 4-ჯერ უფრო ხშირად მდებარეობს სქესის ახალშობილებში.

ქორდული მორჩისა და ქორდის წარმოქმნა. პირველადი ორმოს ფეხის უჯრედების ინტენსიური გამრავლების შედეგად პირველადი ორმო ექტოდერმასა და ენდოდერმას შორის მილის ფორმის უჯრედული ჭიმის სახით

გრძელდება. ამ წარმონაქმნს **ქორდული მორჩი** ეწოდება. ეს ჭიმი ფაქტიურად პირველადი ორმოს გვირგვინის მსგავს გაგრძელებას წარმოადგენს. მის ცენტრში ღრუა მოთავსებული (სურ. 3.20). ქორდული მორჩი კრანული მიმართულებით პირ-ხახის მემბრანამდე იხრდება. პირ-ხახის მემბრანის მიდამოში ექტოდერმისა და ენდოდერმის უჯრედები მჭიდროდ უკავშირდება ერთმანეთს, რის გამოც მათ შორის თავისუფალი სივრცე არ არსებობს. შესაბამისად, ქორდული მორჩის ზრდა მხოლოდ პირ-ხახის მემბრანამდე ხდება. ქორდული მორჩის წარმოქმნა მე-20-ე დღისათვის მთავრდება. მას მილის ფორმა აქვს და განივკვეთზე მის შემადგენლობაში ცენტრალური არხის გარჩევა შესაძლებელია. ქორდული მორჩი, როგორც მის ქვეშ მდებარე ენდოდერმასთან, ისე მის მფარვე ექტოდერმასთან მჭიდროდ არის დაკავშირებული.

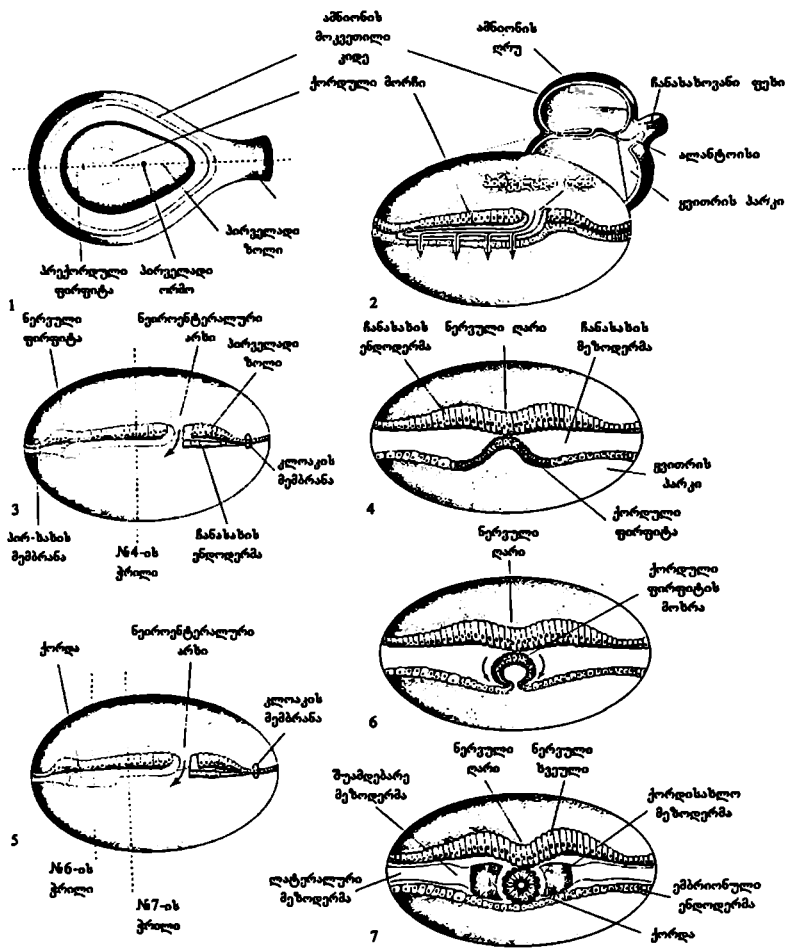
განვითარების შემდგომ ეტაპზე ქორდული მორჩის ფუძე და მასთან შეზრდილი ენდოდერმის უჯრედები დეგენერაციას განიცდის. ქორდული მორჩისაგან მხოლოდ მისი ზედა, ექტოდერმასთან შეზრდილი ნაწილი რჩება, რომელსაც **ქორდული ფირფიტა** ეწოდება. აღნიშნული ცვლილებების გამო, პირველადი ორმო თავის ფუძეს კარგავს. გარკვეული დროის მანძილზე ამ მიდამოში ამნიონის ღრუ ყვეთრის პარკის ღრუს უკავშირდება. ამ არხს **ნეიროენტერალური არხი** ეწოდება (სურ. 3.21).

ქორდული ფირფიტის უჯრედები კრანულ მიდამოში ინტენსიურად მრავლდება, რის გამოც ქორდული ფირფიტა თანდათანობით იხრება. ქორდული ფირფიტის მოხრა კრანულ ნაწილში იწყება და ნელ-ნელა კაუდალური მიმართულებით გრძელდება. 22-ე - 24-ე დღისათვის ქორდული ფირფიტა ცილინდრის ფორმის მკერფე უჯრედულ ჭიმს - **ქორდას** წარმოქმნის. ქორდის წარმოქმნის პროცესში ნეიროენტერალური არხი იხრება. წარმოქმნილი ქორდა პირ-ხახისა და



სურ. 3-20 ქორდული მორჩის წარმოქმნა.

(K.L. Moore, T.V.N. Persaud, The developing Human, 1998 მიხედვით).



სურ. 3-21. ქორდული ფიზიტისა და ქორდის წარმოქმნა. (K.L. Moore, T.V.N. Persaud, The developing Human, 1998 მიხედვით).

ქლოაკის მემბრანებს შორის თავსდება და ჩანასახის პირველად ღერძს ქმნის. შემდგომში ქორდის ირგვლივ ხერხემლის მალეები ყალიბდება. ქორდა მალის სხეულების განვითარებას აინდუცირებს. მალეების სხეულების ჩამოყალიბების შემდეგ ქორდა უკუგანვითარებას განიცდის და მისი ნარჩენი – პულპოზური ბირთვის სახით – მხოლოდ

მალთაშუა დისკოების შემადგენლობაში რჩება. გარდა ამისა, ქორდული მორჩი და ქორდა მათთან შეხებაში მყოფი ექტოდერმის ნერეულ ფიზიტად დიფერენციაციას განაპირობებს.

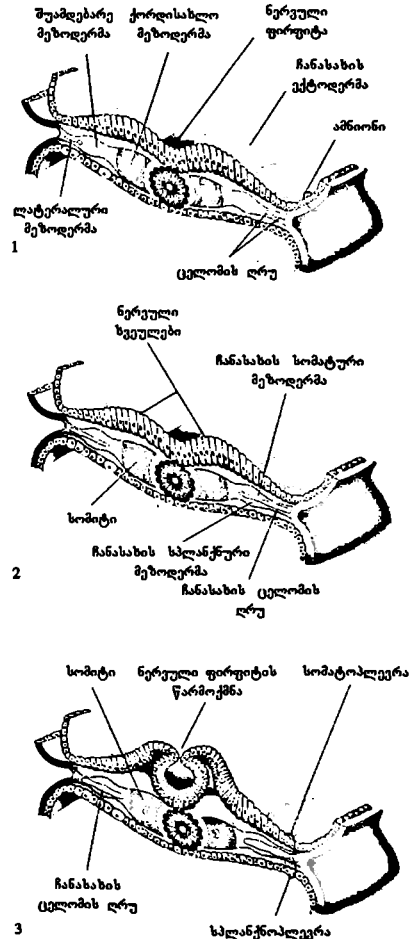
ახლადწარმოქმნილი ქორდული მორჩის ორივე მხარეს მეზოდერმა მდებარეობს. მეზოდერმა აღწევს ყველგან, გარდა სამი უბ-

ნისა. პირ-ხახის მემბრანის, კლოაკის მემბრანისა და ქორდული მორჩის მიდამოში თავისუფალი სივრცის არარსებობა ამ უბნებში მეზოდერმის წარმოქმნას შეუძლებელს ხდის. ჩანასახის თავის მიდამოში მეზოდერმის მარჯვენა და მარცხენა ფურცლები გარს უვლის პირ-ხახის მემბრანას და მის წინ ერთდება. ამ შეერთების ადგილს *კარდიოგენური არე* ეწოდება, ეინაიდან მესამე კვირის ბოლოს ამ მიდამოში გულის ნერგი წარმოიქმნება. კარდიოგენური არის წინ მდებარე მეზოდერმის კიდეს, რომელიც ჩანასახგარე მეზოდერმას უკავშირდება, *განივი ძვირე* ეწოდება.

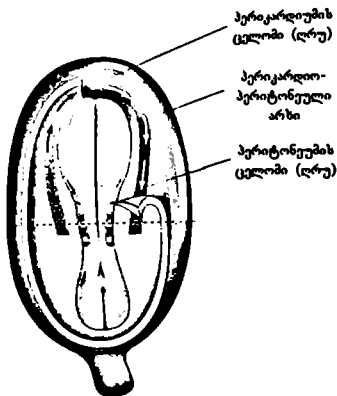
ქორდის ორივე მხარეს მდებარე მეზოდერმაში ცელილებები იწყება. მეზოდერმის ფენა, რომელიც უშუალოდ ქორდას ეხება მკვრივდება და ცილინდრის ფორმას იღებს. ეს პროცესი კრანიულ ნაწილში იწყება და III-IV კვირის განმავლობაში, თანდათანობით, კუდალური მიმართულებით გრძელდება. მეზოდერმის ამ ნაწილს *ქორდისახლო ან პარაქსიული მეზოდერმა* ეწოდება. მის გვერდით მეზოდერმის შედარებით თხელი, ასევე ცილინდრის ფორმის შემკვირებული უბანია, რომელსაც *შუამდებარე მეზოდერმა* ეწოდება. მეზოდერმის დარჩენილ ნაწილს ბრტყელი ფენის ფორმა აქვს. მას *ლატერალური მეზოდერმა* ეწოდება (სურ. 3-22).

ქორდისახლო მეზოდერმიდან ჩონჩხი, განივოლიანი კუნთები და კანის დერმის ნაწილი ვითარდება. შუამდებარე მეზოდერმა საშარდე სისტემას და ქალის სასქესო სისტემის ნაწილს წარმოქმნის. ლატერალური მეზოდერმა განვითარების მე-17-ე დღეზე ორ შრედ იყოფა. ქვედა, ვენტრალური შრე – ენდოდერმას, ზედა, დორზალური შრე კი ექტოდერმას უკავშირდება. მეზოდერმის ვენტრალური შრე შინაგანი ორგანოების მფარავ სეროზულ გარსს აძლევს დასაბამს და მის *სკლანქნოპლევრა* ეწოდება. მეზოდერმის დორზალური შრე მფარავ ექტოდერ-

მასთან ერთად სხეულის კედლის შიგნითა საფარველს, კიდურების ნაწილებს და კანის დერმის უმეტეს ნაწილს წარმოქმნის. ამ შრეს *სომატოპლევრა* ეწოდება. ლატერალური მეზოდერმის ფურცლებს შორის დრუ წარმოიქმნება, რომელსაც *ჩანასახის ცელომის დრუ* ეწოდება. ცელომის დრუს ნაღის ფორმა აქვს



სურ. 3-22. მეზოდერმის დიფერენციაცია. (K.L. Moore, T.V.N. Persaud, *The developing Human*, 1998 მიხედვით).



სურ. 3-23. განვითარების 21 დღე. ჩანასახის ცელომის ღრუ ჩანასახოვანი ფარის წინა ნაწილში მდებარეობს და მას ნაღის ფორმა აქვს. (K.L. Moore, T.V.N. Persaud, The developing Human, 1998 მიხედვით).

(სურ. 3-23). ჩანასახოვანი ფირფიტის კრანიალ ნაწილში იგი კარდიოგენურ არესა და განვი ჰეიდეს შორის მდებარეობს. განვითარების მეორე თვის მანძილზე ცელომის ღრუსაგან პერიკარდიუმის, პლევრისა და პერიტონეუმის ღრუ ყალიბდება, განივი ჰეიდე კი დიფერაციას წარმოქმნის.

ქორდისახლო მეზოდერმაში წარმოქმნილ თანავე ცელილებები იწყება. მეზოდერმის უჯრედები მომრგვალო ფორმის ჯგუფებს ქმნის, რომლებსაც სომიტომერები ეწოდება. პირველი სომიტომერები მე-18-ე – მე-19-ე დღეზე ქორდული ფირფიტის ორივე მხარეს კრანიალ მიდამოში ჩნდება. სომიტომერების წარმოქმნა მეოთხე კვირასაც გრძელდება და მათი რაოდენობა კაუდალური მიმართულებით თანდათანობით მატულობს.



სურ. 3-24. ჩანასახის სკანოგრამა. ექტოდერმა მოცილებულია. ჩანს ქორდა და სომიტები. კაუდალურად ქორდისახლო მეზოდერმის სეგმენტაცია არ დაწყებულია. ისრებით სომიტომერების წარმოქმნის უბნებია მითითებული.

სომიტომერების უმეტესობა დასაბამს აძლევს პარაქსიული მეზოდერმის სეგმენტებს, რომლებსაც სომიტები ეწოდება. სომიტომერების პირველი 7 წვეილი სომიტებს არ ქმნის. მათგან სახის კუნთები, ყბები და ყელის რბილი ქსოვილები ვითარდება.

მე-20-ე დღისათვის სომიტომერების მე-8, მე-9-ე და მე-10-ე წვეილი, შესაბამისად, სომიტების I, II და III წვეილს აძლევს დასაბამს (სურ. 3-24). სომიტების წარმოქმნა კაუდალური მიმართულებით გრძელდება. დღეში დაახლოებით 3-4 წვეილი სომიტი წარმოიქმნება. ეს პროცესი 30-ე დღისათვის სრულდება. მე-20-ე – 30-ე დღეების მომცველ პერიოდს განვითარების სომიტურ პერიოდს უწოდებენ. ადამიანის ჩანასახში სულ 42-44 წვეილი სომიტი წარმოიქმნება. ისინი, ქორდის ორივე მხარეს, კეფის მიდამოდან კუდამდე მდებარეობენ. შემდგომში კულის ნაწილის სომიტები უკუ განვითარებას განიცდის და, საბოლოოდ, სომიტების დაახლოებით 37 წვეილი რჩება.

სომიტებიდან ხერხემალი, კეფის ძვლის ნაწილი, კისრის, სხეულისა და კიდურების განივზოლიანი კუნთოვანი ქსოვილი და სხეულის უკანა ნაწილის კანის შემავრთქსოვილოვანი ნაწილი – დერმა ვითარდება.

სომიტების პირველი 4 წვეილი კეფის მიდამოში იქმნება. ისინი თავის ქალას კეფის ძვლებს, ცხვირის, თვალბუდისა და შიგნითა ყურის ძვლებს, ენის კუნთებსა და თვალის გარეთა კუნთს წარმოქმნის. შემდეგი 8 წვეილი კისრის მიდამოში მდებარეობს. მათგან პირველი წვეილი სომიტის ნაწილი კეფის ძვლების წარმოქმნაში მონაწილეობს, ხოლო დანარჩენი – კისრის მალეებს, მათთან დაკავშირებულ კუნთებს და ამ მიდამოს დერმას წარმოქმნის. შემდეგი 12 წვეილი სომიტი გულმკერდის სომიტებია. ისინი გულმკერდის მალეებს, გულმკერდის ძვლებს და კუნთებს აძლევენ დასაბამს. გულმკერდისა და მუცლის კედლის დერმაც ნაწილობრივ მათგან წარმოიქმნება. კისრისა და გულმკერდის სომიტებიდან უჯრედები ზემო კიდურის ნერგში

გადინაცვლებს და კიდურების კუნთებს წარმოქმნის. გულმკერდის სომიტების შემდეგ წელის 5 წვეილი სომიტი მდებარეობს. ისინი მუცლის კანის დერმას, მუცლის კუნთებსა და წელის მალეებს ქმნიან. მომდევნო 5 წვეილი სომიტი გავის სომიტებია. მათგან თეოს ძელები, შესაბამისი კუნთები და დერმა ვითარდება. კაუდალური ნაწილის სომიტებიდან რჩება სამი წვეილი სომიტი, რომლებიც კუდალსუნის ძეალს წარმოქმნის.

ემბრიონული განვითარების მე-18-ე დღეზე ეპიბლასტში პირველადი ორმოს წინ მდებარე უბანი, რომელიც ქორდულ ფირფიტას ეხება, მკერდდება და ნერვულ ფირფიტას წარმოქმნის. ნერვული ფირფიტის განვითარება ქორდის უჯრედების ზეგაელნით (ინდუქციით) ხდება. აღნიშნული უჯრედები გამოყოფს მინდუციტრებულ ფაქტორებს, რომლებიც ეპიბლასტურ უჯრედებში შესაბამის გენებს ააქტივებენ. ამის შედეგად, ეპიბლასტის უჯრედები ნეიროექტოდერმულ უჯრედებად დიფერენცირდება. მათ ცილინდრული ფორმა აქვთ და ძალიან მჭიდროდ არიან განლაგებული. ნერვული ფირფიტა თავდაპირველად პირველადი ორმოს წინ წარმოიქმნება. შემდგომში, ქორდული მორჩის ზრდისა და ქორდის წარმოქმნის შესაბამისად, იგი კრანოკაუდალური მიმართულებით იზრდება. ზრდის ინტენსივობა კრანიული მიმა-

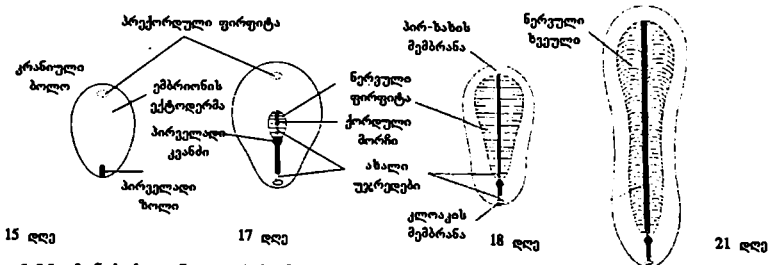
რთულებით უფრო ინტენსიურია, რის გამოც თავის ნაწილში ნერვული ფირფიტა განიერია, ხოლო კაუდალური მიმართულებით თანდათან ვიწროვდება (სურ. 3-25). განიერი ნაწილიდან თავის ტვინი ვითარდება. III კვირის ბოლოს ეს უბანი დაყოფას იწყებს და მასში განირჩევა სამი ნაწილი, რომლებსაც, შესაბამისად, წინა ტვინი (პროზენცეფალონი), შუა ტვინი (მეზენცეფალონი) და უკანა ტვინი (რომბენცეფალონი) ეწოდება. ნერვული ფირფიტის ეიწრო უკანა ნაწილიდან ზურგის ტვინი ვითარდება.

კაუდალური დისპლაზია

კაუდალური დისპლაზია - ჩანასახის ქვედა ნაწილის განვითარების დარღვევაა, რომელიც გასტრულაციის პროცესში უჯრედების ზრდისა და მიგრაციის დარღვევით არის განპირობებული. კაუდალური დისპლაზია ხასიათდება:

- ქვემო კიდურების მოხრის, გაშლისა და ლატერალური როტაციის სხვადასხვა ხარისხის დარღვევით
- წელისა და გავის მალეების ანომალიების არსებობით
- დახურული ანუსით
- სასქესო ორგანოების (გონადების გამოკლებით) განუვითარებლობით
- თირკმელებისა და შარდის გამომტანი გზების განუვითარებლობით

აღრუდლ ვტაპზე გასტრულაციის მიმედ დარღვევა ქვემო კიდურების ნყრგების შესრდას იწყებს, რის შედეგადაც ე.წ. „ქალთევხას“ მდგომარეობა ვითარდება



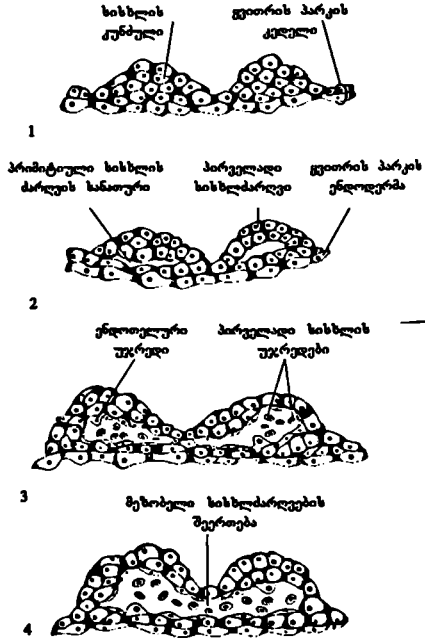
სურ. 3-25. ჩანასახოვანი ფარის ზედხედი. III კვირაზე მიმდინარე ცვლილებების სქემატური გამოსახულება. მიაქციეთ ყურადღება, რომ ქორდის დაგრძელებასთან ერთად მოკლდება პირველადი ზოლი. ნერვული ფირფიტა თანდათან ზომამი მატულობს და III კვირის ბოლოსათვის ფართო კრახიული და ეიწრო კაუდალური ნაწილისაგან შედგება. (K.L. Moore, T.V.N. Persaud, The developing Human, 1998 მიხედვით).

**გულ-სისხლძარღვთა სისტემის
განვითარების დასაწყისი**

მესამე კვირის დასაწყისში ყვითრის პარკის, ალანტოისისა და ჩანასახოვანი ფეხის მეზოდერმაში **სისხლძარღვების წარმოქმნის პროცესი (ანგიოგენეზი)** იწყება. ემბრიონში სისხლძარღვების განვითარება მოგვიანებით, ორი დღის შემდეგ იწყება. გულ-სისხლძარღვთა სისტემის ასეთი ადრეული განვითარება ყვითრის პარკში ყვითრის არარსებობასთან არის დაკავშირებული. ანგიოგენეზის პროცესში (სურ. 3.26) მეზენქიმური უჯრედები – **ანგიობლასტები** – ჯგუფების სახით განლაგდება მეზენქიმაში და **სისხლის კუნძულაქებს** წარმოქმნის. თითოეულ მათგანში თანმიმდევრულად ჩნდება მცირე ზომის სიერცეები. ანგიობლასტები, რომლებიც ამ სიერცეების კედელს ქმნის, ფორმას იცვლის, ბრტყელდება და წარმოქმნის **ენდოთელიუმს**, რომელიც შემდგომში მთელი გულ-სისხლძარღვთა სისტემის შიგნითა საფარველს ქმნის. სისხლის კუნძულაქების სიერცეები ერთმანეთს უერთდება და მილის ფორმას იღებს (სურ. 3-26).

ახლადწარმოქმნილი სისხლძარღვოვანი მილები ერთმანეთს უკავშირდება და მიმოქცევის ერთიან სისტემას ქმნის (სურ. 3-27).

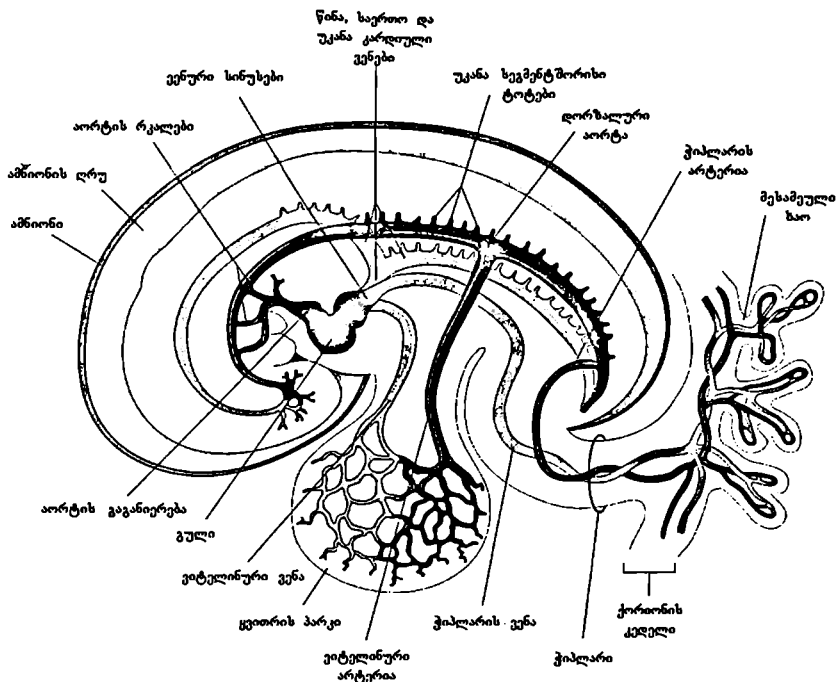
ემბრიონული განვითარების მე-19-ე დღეზე კარდიოგენურ არეში წარმოიქმნება ორი სისხლძარღვოვანი მილი, რომლებსაც **ენდოკარდიული** მილები ეწოდება. შემდგომში ისინი ერთმანეთს ერწყმის და ერთ მილს წარმოქმნის. ენდოკარდიული მილების წარმოქმნის პარალელურად ემბრიონში მთავარი სისხლძარღვების წარმოქმნა იწყება. ჩანასახოვანი ფარის დორსალური ნაწილის მეზენქიმაში ქორდის ორივე მხარეს წარმოიქმნება ორი სისხლძარღვი, რომლებსაც პრიმიტიული გულიდან სისხლი გამოაქვთ. ეს სისხლძარღვები აორტის ნერგს წარმოადგენს.



სურ. 3-26. სისხლისა და სისხლძარღვების წარმოქმნის თანმიმდევრული სტადიები.

გულში სისხლი **6 სისხლძარღვით** შედის. უკანა ორ კარდინალურ ვენას სისხლი სხეულიდან, წინა ორ კარდინალურ ვენას კი თავის მიდამოდან მოაქვს. ეს ოთხი სისხლძარღვი უშუალოდ გულის მახლობლად ერთიანდება და წარმოქმნის საერთო კარდინალურ ვენას, რომლითაც სისხლი პრიმიტიულ გულში შედის. ყვითრის პარკიდან სისხლი ყვითრის პარკის (ეიტელინურ) ვენებს გამოაქვს, ხოლო პლაცენტიდან ეანგზადით მდიდარი სისხლი ჭიპლარის ვენებს მოაქვს.

ალანტოისი. ემბრიონული განვითარების დაახლოებით **მე-16-ე** დღეზე ყვითრის პარკის კაუდალური ნაწილის კედელი ქმნის მცირე ზომის გამოდრეკილობას, რომელიც ჩანასახოვან ფეხში აღწევს. ამ გამონაზარდს **ალანტოისი** ეწოდება. რეპტილიების, ჩიტების და ზოგიერთი ძუძუმწოვრის ჩანა-



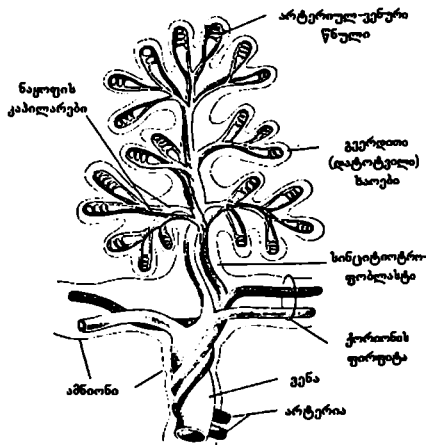
სურ. 3-27. ჩანასახის პრიმიტიული გულსისხლძარღვთა სისტემის სქემა განვითარების დაახლოებით 21-ე დღეზე. (K.L. Moore, T.V.N. Persaud, The developing Human, 1998 მიხედვით).

სახში ალანტოისი სასუნთქ ფუნქციას ასრულებს და ან ემბრიონული განვითარების პერიოდში შარდის რეზერვუარს წარმოადგენს. ადამიანის ჩანასახში ალანტოისი ძალიან მცირე ზომისაა, ვინაიდან მის ფუნქციას პლაცენტა და ამნიონის ბუშტი ასრულებს. ადამიანის ჩანასახში ალანტოისი განვითარების ადრეულ ეტაპზე სისხლის წარმოქმნაში და შარდის ბუშტის ჩამოყალიბებაში მონაწილეობს. შარდის ბუშტის ზომაში მატებასთან ერთად ალანტოისი წარმოქმნის ურაკუსს, რომელიც მოზრდილებში ჭიპის შუა იოგის სახით არსებობს. ალანტოისის სისხლძარღვები ჭიპლარის არტერიებსა და ვენებს წარმოქმნის,

ყვითლის პარკის, ალანტოისისა და ჩანასახოვანი ფეხის სისხლძარღვების ენდოთელური უჯრედების ნაწილი სისხლძარღვის სანათურში გამოსახლდება და სისხლის პირველად უჯრედებს (პემოციტობლასტებს) აძლევს დასაბამს. ემბრიონში სისხლის წარმოქმნა მე-7 ევირამდე არ მიმდინარეობს. მეხუთე კვირიდან პემოციტები თავდაპირველად ლეიძლში, შემდეგ კი თანმიმდევრულად ელენთაში, ძვლის ტენისა და ლიმფურ კვანძებში იწყება. მეზენქიმური უჯრედები, რომლებიც პირველადი სისხლძარღვების ენდოთელიუმს გარს აკრავს, სისხლძარღვების კედლის შემავრთქსოვილოვან და კუნთოვან ელემენტებს წარმოქმნის.

ქორიონის ხაოების უმადობრი ბანვი-

თარამა. ქორიონის პირველადი ხაოები მეორე კვირის ბოლოს ვითარდება. მესამე კვირის დასაწყისში, სომატური მეზოდერმა პირველადი ხაოების უჯრედებს შორის ჩაიზრდება და ფაშარი კონსისტენციის მეზენქიმურ გულს ქმნის. ასეთ ხაოებს *მეორადი ხაოები* ეწოდება. მეორადი ხაოები ქორიონის მთელ ზედაპირს ფარავს. ხაოების მეზენქიმური უჯრედების ნაწილი კაპილარების და სისხლის უჯრედების წარმოქმნას იწყებს. ასე წარმოიქმნება *მესამეული ხაოები*. ხაოების დიფერენცირების პროცესს მათი დატოტიანება ახლავს (სურ. 3-28). ხაოების კაპილარები უკავშირდება ქორიონის მეზენქიმის სისხლძარღვებს, რომლებიც, თავის მხრივ, ჩანასახოვანი ფეხის სისხლძარღვების მეშვეობით ემბრიონის გულს უკავშირდება. განვითარების მესამე კვირის ბოლოს სისხლძარღვებში სისხლის მოძრაობა იწყება. ლაკუნებში მოთავსებული დედისეული სისხლიდან ჯანგბადი და საკვები ნივთიერებები ხაოების კედელში დიფუზიის შედეგად ხაოს სისხლძარღვებს აღწევს და სისხლში გადადის. თავის მხრივ, ემბრიონის სისხლიდან ნახშირორჟანგი და დისიმილაციის სხვა პროდუქტები სისხლის კაპილარის კედლიდან დიფუზიის გზით დედისეულ სისხლს აღწევს. ხაოების ციტოტროფობლასტური უჯრედები სწრაფად მრავლდება, გარს უვლის სინციტიოტროფობლასტს და ენდომეტრიუმს უზარდება. ხაოებს, რომლებიც ციტოტროფობლასტურ სამაგრიტო ენდომეტრიუმთან არის დაკავშირებული, *ღუზა ხაოებს* უწოდებენ. მათ ძირითადად მიმაგრების ფუნქცია აქვთ. ღუზა ხაოების გვერდით ორივე მხარეს, დატოტიელი, ეწოდება *ტერმინალური ხაოები* მდებარეობს, რომლებიც ნივთიერებათა ცვლაში მონაწილეობს. თითოეული მათგანი დედისეული სისხლით საესე ლაკუნებში მდებარეობს.



სურ. 3-28. ქორიონის მესამეული ხაოს აგებულება. ხაოს არტერიებს ნაყოფისაგან ჯანგბადით ღარიბი და დისიმილაციის პროდუქტებით მდიდარი სისხლი გამოაქვს, ხოლო ვენებს ჯანგბადით და საკვები ნივთიერებებით მდიდარი სისხლი მიაქვს ნაყოფთან.

ემბრიონული განვითარების მეოთხე კვირა

ემბრიონული განვითარების IV კვირა მნიშვნელოვანი მორფოგენეტიკური ცვლილებებით ხასიათდება.

ერთ-ერთი ყველაზე მნიშვნელოვანი პროცესი, რომელიც ემბრიონული განვითარების IV კვირას იწყება, *ნეირულაცია*, რომლის დროსაც ნერვული ფირფიტიდან ნერვული ღულა წარმოიქმნება.

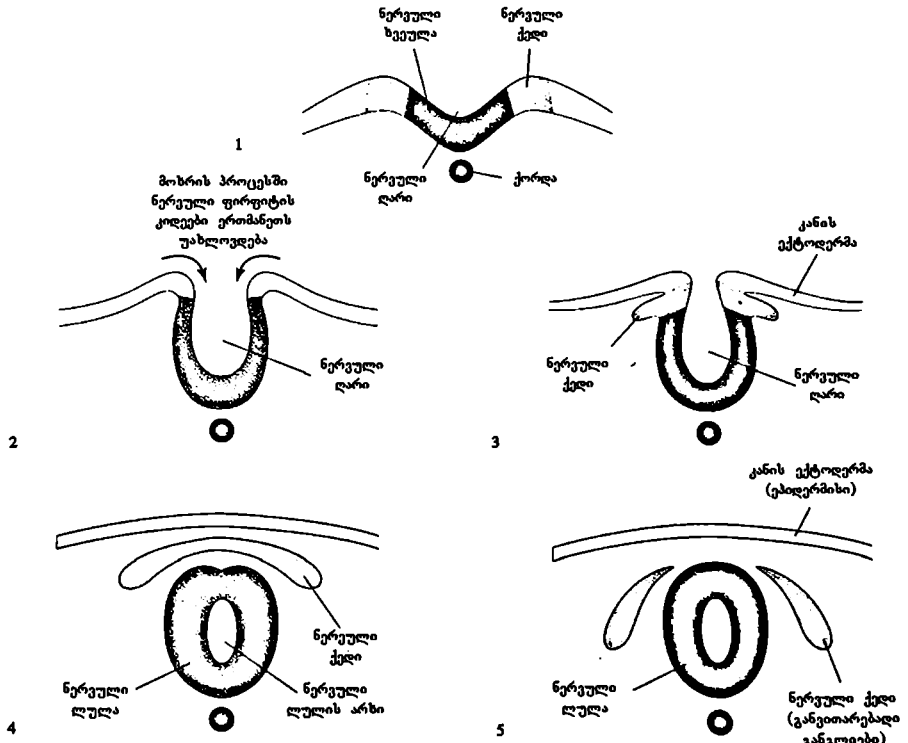
მეოთხე კვირის დასაწყისში ნერვული ფირფიტა ფართო კრანული ნაწილისა და ეოწრო კაუდალური ნაწილებისაგან შედგება.

განვითარების 22-ე დღეზე (8 წყვილი სომიტის სტადია) ნერვული ფირფიტის კაუდალური ნაწილი, რომელიც ზურგის ტერმინის ნერგს წარმოადგენს, ნერვული ფირფიტის მთელი სიგრძის მხოლოდ 25%-ს იკავებს. თუმცა, მისი განვითარება საკმაოდ სწრაფად მიმდინარე-

ობს და 23-ე – 24-ე დღისათვის (შესაბამისად 12 და 20 წყვილი სომიტის სტადიაზე) იგი ნერეული ფირფიტის მთლიანი სიგრძის 50%-ს, ხოლო 25-ე დღეზე (25 წყვილი სომიტის სტადია) – 60%-ს შეადგენს.

ქორდის წარმოქმნის შემდეგ ნერეული ფირფიტა ამ უკანასკნელის მიმართულებით იდრიკება და ნერეულ ღარს წარმოქმნის (სურ. 3-29). ნერეული ღარის ორივე მხარეს ნერეული ფირფიტის კიდეები სქელდება, ამნიონის ღრუს მიმართულებით ამოიდრიკება და ნერეულ ხვეულებს წარმოქმნის. ნერეული ღარის წარმოქმნას ქორდის უჯრედები აინდუციერებს. ქორდის უჯრედები, რომლებიც ნერეული ფირ-

ფიტის უშუალო სიახლოვეს იმყოფება, გამოყოფს მცირე ზომის პეპტიდს, რომელიც ნერეული ფირფიტის ფუძის უჯრედებზე მოქმედებს. ამ ზემოქმედების სპასუხოდ ნერეული ფირფიტის უჯრედებში სპეციფიური ცილების (SP1, SP2, SC1) სინთეზი იწყება. ნერეული ხვეულების ლატერალური კიდეები თანდათანობით ერთმანეთს უახლოვდება და წარმოქმნის მილს, რომელსაც ნერეული ლულა ეწოდება. ნერეული ლულის შიგნით ნერეული არხი მდებარეობს. ნერეული ლულის წარმოქმნასთან ერთად, ნეიროექტოლერმისა და მიმდებარე კანის ექტოდერმას შორის კავშირი წყდება. კანის ექტოდერმის კიდეები ერთმანეთს უახ-



სურ. 3-29. ნერეული ღარის, ნერეული ლულისა და ნერეული ქელის წარმოქმნა.

ლოველება, ერთდება და ჩანასახის დორზალურ ზედაპირზე მთლიან საფარველს ქმნის. ნერვული ლულა კანის ექტოდერმას მთლიანად შორდება და მის ქვეშ თავსდება. ნერვული ხეულების კიდეების შერწყმა 22-ე დღეზე პირველი 5 წყვილი სომიტის დონეზე იწყება.

ვინაიდან ნერვული ფირფიტა თანდათანობით იხრება, ნერვული ლულის კრანიული და კაუდალური ნაწილები გარკვეული დროის განმავლობაში ღია რჩება. ამ ნაწილებს თავისა და კუდის ნეიროპორები ეწოდება (სურ. 3-30). ნეიროპორების მეშვეობით ახლადწარმოქმნილი ნერვული ლულა გარკვეული დროის მანძილზე ამნიონის ღრუსთან კავშირს ინარჩუნებს. თავის ნეიროპორი 24-ე, ხოლო კუდის ნეიროპორი 26-ე დღეზე იხურება. ნერვული ხეულების ლატერალური კიდის უჯრედები ნერვულ ქედს წარმოქმნის. ნერვული ლულის იმ ნაწილში, რომელიც ზურგის ტვინს აძლევს დასაბამს, ნერვული ქედის უჯრედების დიფერენციაცია და გამოცალკეება 22-ე დღეზე იწყება. ეს პროცესი ნერვული მილის კრანიული უბნიდან კაუდალური მიმართულებით ვრცელდება. თავის ტვინის მიდამოში ნერვული ქედის უჯრედების გამოცალკეება თავის ნეიროპორის დახურვამდე იწყება.

ნეიურლაციის პროცესში ეს უჯრედები ნერვულ ფირფიტას შორდება და სხეულის სხვადასხვა უბანში განსახლდება.

ნერვული ქედის უჯრედიდან ვითარდება:

- პერიფერიული ნერვული სისტემა
- თირკმელზედა ჯირკვლის ტვინოვანი ნივთიერების ქრომაფინური უჯრედები
- კანის მელანოციტები (პიგმენტური უჯრედები)
- ოდონტობლასტები (კბილის დენტინის უჯრედები);
- თავისა და ზურგის ტვინის რბილი

და სისხლძარღვოვანი გარსების უჯრედები;

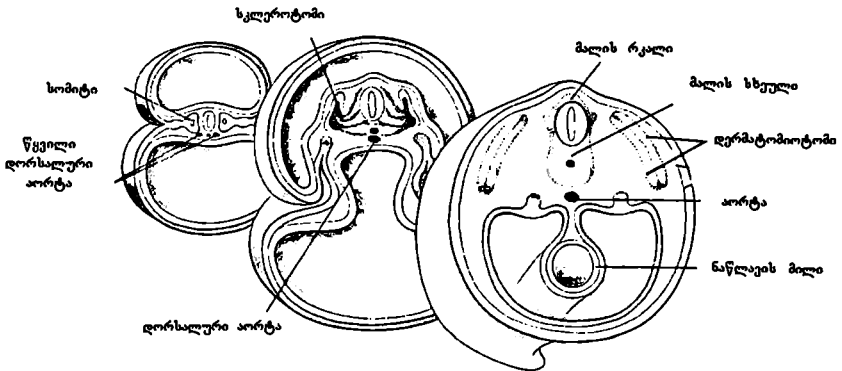
- თავისა და ზურგის ტვინის მგრძნობიარე განგლიების ნეირონები;
- სიმპათიკური და პარასიმპათიკური განგლიების პოსტგანგლიური ნეირონები;
- პერიფერიული აქსონების შვანის უჯრედები;
- პერიფერიული განგლიების სატელეიტური (თანამგზავრი) უჯრედები.

ნერვული ქედის უჯრედები ნერვულ ხეულებში პირველად მეზენცეფალურ მიდამოში, შემდეგ კი კრანიო-კაუდალური მიმართულებით დიფერენცირდება.

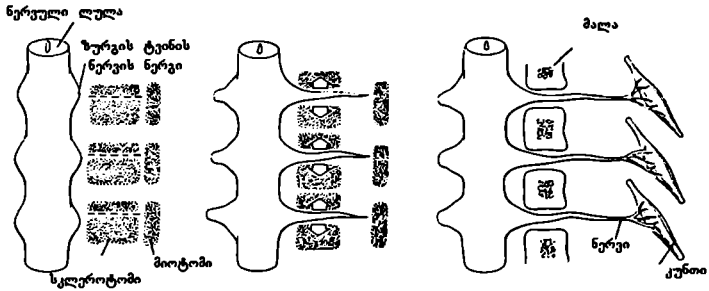
IV კვირის განმავლობაში სომიტების წარმოქმნა გრძელდება. თითოეულ ახლადწარმოქმნილ სომიტში ჩნდება მცირე ზომის ღრუ, რომელშიც სომიტის უჯრედები ფაშრად განსახლდება. ამის შემდეგ სომიტები ორ-ვენტრომედიალურ და ლატერალურ ნაწილებად იყოფა. სომიტის ღრუ ვენტრომედიალური ნაწილის შემადგენლობაში ხვდება. ამ ნაწი-



სურ. 3-30. ადამიანის ემბრიონის სკანოგრამა. ჩანს ამნიონის მოკვეთილი კიდეები. თავისა და კუდის ნეიროპორები ფართოდ არის გახსნილი. ისრებით მითითებულია კრანიული ნაწილის ნერვული ხეულები, საიდანაც თავის ტვინი ვითარდება.



სურ. 3-31. სომიტური მეზოდერმის საწყისი დიფერენციაცია. სომიტის ენტრომედიალური უჯრედები ჩანასახის ცენტრალური მიდამოსაკენ გადაინაცვლებს და ქორდისა და ნერეული ლულის ირგვლივ განთავსდება. აქ, ისინი, შესაბამისად, მალის სხეულსა და რკალებს წარმოქმნიან.



სურ. 3-32. მალეების წარმოქმნის პროცესში სკლეროტომში მიმდინარე ცვლილებები.

ლიდან სკლეროტომი ეითარდება. სკლეროტომის ენტრალური ნაწილის უჯრედები ქორდის, დორსალური ნაწილის უჯრედები კი - ნერეულ ლულის ირგვლივ განსახლდება და მალის სხეულს წარმოქმნის (სურ. 3-31). მას შემდეგ, რაც სკლეროტომი ნერეულ ლულასა და ქორდას შემოსაზღვრავს, იგი პორიზონტულ სიბრტყეში ორ - კრანიულ და კაუდალურ ნაწილებად იყოფა. თითოეული სკლეროტომის კაუდალური ნაწილი ქვეშედება სკლეროტომის კრანიულ ნაწილს უკავშირდება და მალას წარმოქმნის (სურ. 3-32). სკლეროტომის ერთი ნაწილი, რომელიც ქორდის ირგვლივ არის, მალის სხეულს, მეორე კი, რომელიც ნერეულ ლულას აკრავს გარს - მალის რკალს

აქლევს დასაბამს. ამრიგად, ხერხემლის ყოველი მალა ორი მეზობელი სეგმენტის კაუდალური და კრანიული ნაწილების შერწყმით წარმოიქმნება. მალის წარმოქმნის პროცესში სომიტების ასეთი დაყოფა ზურგის ტვინის ნერვების ზრდისათვის ხელსაყრელ სივრცეს ქმნის. ზურგის ტვინის ნერვები სეგმენტურად, ხოლო მალეები კი ინტერსეგმენტურად წარმოიქმნება.

კისრის 8 სკლეროტომი კისრის 7 მალას აქლევს დასაბამს. კისრის პირველი სკლეროტომის კრანიული ნაწილი კეფის მეოთხე სკლეროტომის კაუდალურ ნაწილს უკავშირდება და კეფის ძელის წარმოქმნის პროცესში მონაწილეობს. კისრის პირველი სკლეროტომის

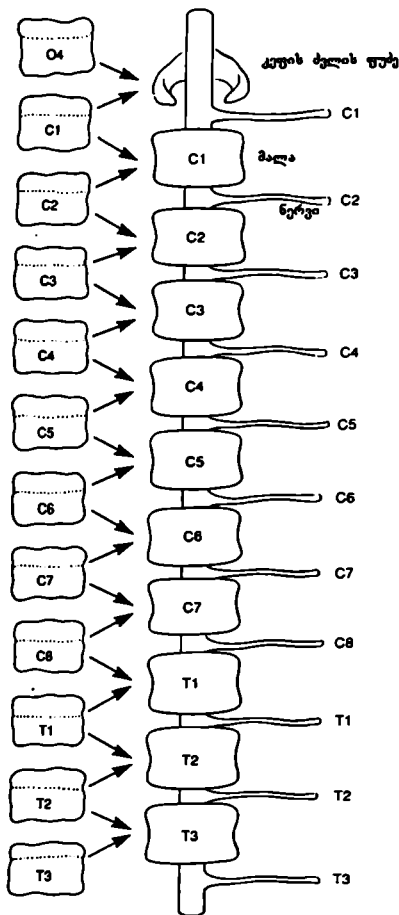
როტომის კაუდალური ნაწილი მომდევნო სკლეროტომის კრანიულ ნაწილს უკავშირდება და კისრის პირველ მალას წარმოქმნის. ამავე გზით წარმოიქმნება კისრის მომდევნო მალეები. კისრის მერვე სკლეროტომის კრანიული ნაწილი კისრის მეშვიდე, ხოლო კაუდალური ნაწილი (გულმკერდის I სკლეროტომის კრანიულ ნაწილთან ერთად) გულმკერდის პირველი მალის შექმნაში მონაწილეობს.

სკლეროტომის ასეთი გადანაწილების შედეგად, ზურგის ტეინის სეგმენტური ნერვები მალეებს შორის გამოდის (სურ. 3-33). საყურადღებოა, რომ კისრის 7 მალის არსებობის მიუხედავად, კისრის მიდამოში ზურგის ტეინის 8 წყვილი ნერვი გამოდის. მათგან პირველი წყვილი კეფის ძეალსა და კისრის პირველ მალას შორის თავისდება, ხოლო მე-8 წყვილი – კისრის მეშვიდე მალასა და გულმკერდის პირველ მალას შორის გამოდის. ამის შემდეგ ყოველი მომდევნო ნერვი შესაბამისი ნომრის მალის ქვემოთ მდებარეობს (ზურგის ტეინის გულმკერდის სეგმენტის პირველი წყვილი ნერვი გულმკერდის პირველი მალის ქვეშ, მეორე წყვილი – მეორე მალის ქვეშ და ა.შ.).

მალის სხეულებს შორის მალთაშუა დისკოები ვითარდება. თითოეული დისკოს ცენტრალური ნაწილი – პულპოზური ბირთვი (nucleus pulposus) – ქორდული წარმოშობისაა, ხოლო მის ირგვლივ მდებარე ფიბროზული რგოლი (annulus fibrosus) სკლეროტომის უჯრედებისაგან წარმოიქმნება (სურ. 3-34).

სკლეროტომის გამოცალკეების შემდეგ სომიტის დარჩენილ ლატერალურ ნაწილს დერმატომიოტომი ეწოდება (სურ. 3-35). იგი ძალიან მალე ორ ნაწილად იყოფა და დერმატომსა და მიოტომს წარმოქმნის. დერმატომი სხეულის უკანა ნაწილის, კისრისა და სხეულის ვენტრალური და ლატერალური

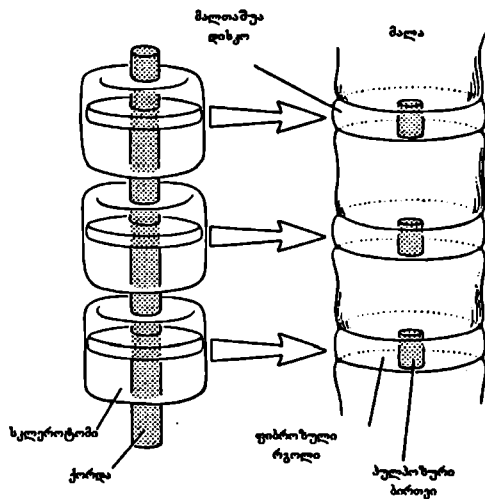
სკლეროტომი



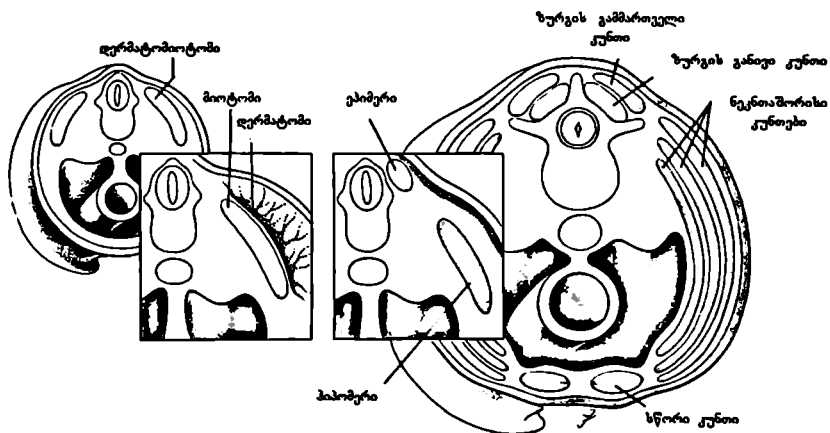
სურ. 3-33. განვითარების მექანიზმი, რომელიც მალეებსა და სეგმენტურ ნერვებს შორის არსებულ ურთიერთდამოკიდებულებას განსაზღვრავს.

ნაწილების კანის დერმას წარმოქმნის.

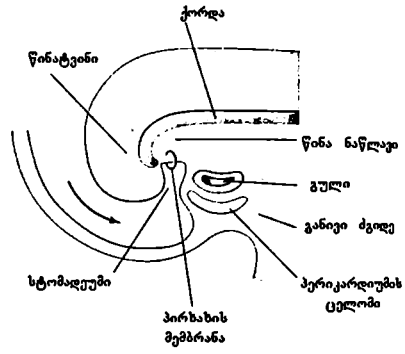
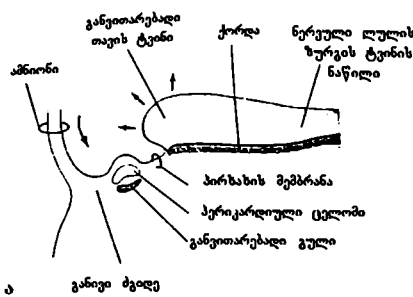
მიოტომის უჯრედები მიოგენურ (კუნთისწარმოქმნველ) უჯრედებად დიფერენცირდება. თითოეული მიოტომი დორზალურ (ეპიმერი) და ვენტრალურ (ჰიპომერი) ნაწილებად იყოფა. ეპიმერი ზურგის კუნთებს აძლევს დასაბამს. ჰიპომერისაგან გულმკერ-



სურ. 3-34. მალთაშუა დისკოების წარმოქმნა.



სურ. 3-35. დერმატოლიტომის წარმოქმნა და შემდგომი დიფერენციაცია.

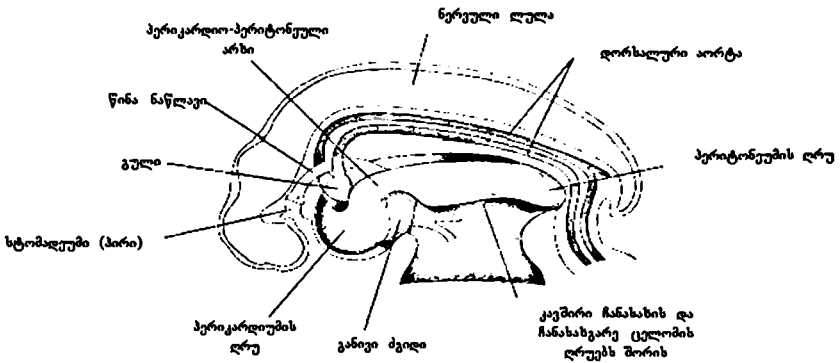


სურ. 3-36. ჩანასახის კრანიული ნაწილის მოხრა. ა. განვითარების 21-ე დღე. ბ. განვითარების 26-ე დღე. მიაქციეთ ყურადღება, რომ განივი ძვიდე, პერიკარდიუმის ცელომი და გული ჩანასახის ვენტრალურ ზედაპირზე გადაინაცვლებს. ჩანასახის თავის ნაწილი ანთონის ღრუში განთავსდება. ყვითლის პარკის ღრუს ნაწილი თავის ნახევრში ექცევა და წინა ნაწლავს წარმოქმნის.

ღისა და მუცლის კუნთები ვითარდება. პიპომერის მიობლასტები კისრის მიდამოში კისრის კუნთებს, ხოლო წელის მიდამოში — წელის კეადრატულ კუნთებს წარმოქმნის. ამავე დროს სომიტების მიობლასტები კიდურების ნერვებში გადაინაცვლებს და კიდურების კუნთებს წარმოქმნის. მიოტომის უჯრედები ჩონჩხის კუნთების მყესებისა და ფასციების წარმოქმნაში არ მონაწილეობს. როგორც ჩანს, ამ სტრუქტურების განვითარება სომატოპლევრის ლატერალური მეზოდერმიდან ხდება. დერმატომის უჯრედები მოსაზღვრე ექტოდერმის ქვეშდებარე უბნებში გადაინაცვლებს და ლატერალურ მეზოდერმასთან ერთად კანის შემავრთქსოვილოვანი ნაწილის — დერმის შექმნაში მონაწილეობს.

ნერვული ფირფიტისა და ნერვული ლულის განვითარება ჩანასახის ფორმის ცვლილებას განაპირობებს. ჩანასახის ფორმის ჩამოყალიბების პროცესს *მორფოგენეზი* ეწოდება. მორფოგენეზის პროცესში ყველაზე მნიშვნელოვან როლს ითამაშებს ჩანასახის მოხრა წარმოადგენს, რის შემდეგაც ფირფიტის ფორმის ჩანასახი ცილინდრულ ფორმასღ

ბულობს. III კეირის ბოლოს ჩანასახს ეწლავ ფირფიტის ფორმა აქვს. IV კეირის დასაწყისში ნერვული ლულის უპირატესი განვითარების გამო ფირფიტის ფორმის ჩანასახი სიგრძეში სწრაფად მატულობს. ჩანასახის სიგრძეში ზრდის ხარისხი მნიშვნელოვნად აღემატება სიგანეში ზრდის ინტენსიუობას. განვითარებადი თავის ტვინი წარმოქმნის ჩანასახის დორსალურ შემადღლებას (სურ. 3.36), რომელიც ანთონის ღრუში ამოიდრიკება. შემდგომში, წინა ტვინი კრანიული მიმართულებით იზრდება და ზემოდან გადაფარავს პირ-ხახის მემბრანასა და გულის მიდამოს. ამის შედეგად თავის ნახევრე წარმოიქმნება. თავის ნახევრის წარმოქმნასთან ერთად განივი ძვიდე, პირველადი გული და პირხახის მემბრანა ჩანასახის ენტრალურ ზედაპირზე გადაინაცვლებს. ამასთან, ყვითლის პარკის ნაწილი თავის ნახევრეში მოექცევა და წინა ნაწლავს ქმნის. თავის ნახევრის წარმოქმნის შემდეგ განივი ძვიდე გულის უკან გადაინაცვლებს და დიფრაგმის ცენტრალური იოგის წარმოქმნაში მონაწილეობს. თავის ნახევრის წარმოქმნა ცე-



სურ. 3-37. ცელომის ღრუს ცვლილება თავის ნახვევის წარმოქმნის შემდეგ. თავის ნახვევის წარმოქმნის შემდეგ პერიკარდიუმის ცელომი ვენტრალურად გადაინაცვლებს. ცელომის ღრუს დანარჩენი ნაწილი ჩანასახგარე ცელომის ღრუს უკავშირდება.

ლომის ღრუს მოყვანილობასაც ცვლის. გულის მახლობლად მდებარე ცელომის ღრუ, რომელსაც ნალის მოყვანილობა ჰქონდა, მოხრის შემდეგ გულის ვენტრალურად და განივი ძვიდის კრანიული მიმართულებით გადაინაცვლებს (სურ. 3-37). ამ ეტაპზე ჩანასახის ცელომის ღრუ ორივე მხარეს ჩანასახგარე ცელომის ღრუს უკავშირდება.

ნერეული მილის კაუდალური ნაწილის სიგრძეში მატება უკანა (კუდის) ნახვევის წარმოქმნას განაპირობებს (სურ. 3-38). კუდის ნახვევის წარმოქმნისას ყვითრის პარკის ნაწილი ამ ნახვევში აღმოჩნდება და უკანა ნაწლავს აძლევს დასაბამს.

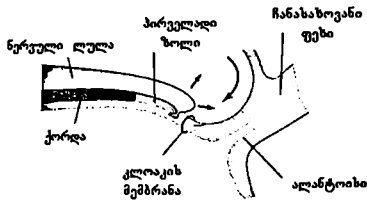
უკანა ნაწლავი სწრაფად ფართოვდება და წარმოქმნის კლოაკას, საიდანაც შემდგომში შარდის ბუშტი და სწორი ნაწლავი ვითარდება. კუდის ნახვევის წარმოქმნამდე პირველადი ზოლის ნარჩენი კლოაკის მემბრანის წინ მდებარეობს, მაგრამ მოხრის შემდეგ იგი მის მიმართ კაუდალურად განთავსდება. ჩანასახოვანი ფეხი ასევე იცვლის ადგილს და იგი ჩანასახის ვენტრალურ ზედაპირზე გადაი-

ნაცვლებს. ამის შემდეგ, ალანტოისი ნაწილობრივ ჩანასახში აღმოჩნდება ჩართული.

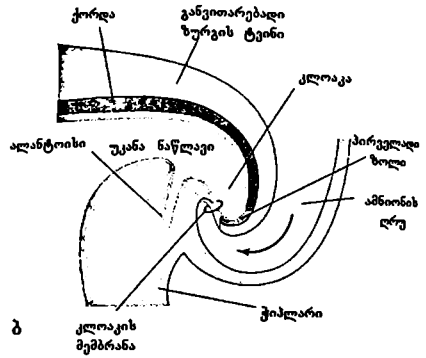
თავისა და კუდის ნახვევის წარმოქმნის პარალელურად მოხრა ლატერალური მიმართულებითაც მიმდინარეობს. ლატერალური ნახვევების წარმოქმნას ზურგის ტვინისა და სომიტების სწრაფი განვითარება განაპირობებს. ლატერალური ნახვევების წარმოქმნის შემდეგ ჩანასახი ცილინდრულ ფორმას იღებს.

ჩანასახის ვენტრალური კედლის წარმოქმნასთან ერთად ყვითრის პარკის ნაწილი ემბრიონის შემადგენლობაში აღმოჩნდება და ქმნის შუა ნაწლავს, რომელიც წერილ ნაწლავს აძლევს დასაბამს. თავდაპირველად, შუა ნაწლავსა და ყვითრის პარკს შორის ფართო შეერთება არსებობს, მაგრამ ლატერალური მოხრის შემდეგ ეს კავშირი მნიშვნელოვნად ეწვრივდება.

ჩანასახის მოხრის პროცესში ამნიონი თანდათანობით მთლიანად ფარავს ჩანასახს. ამ ეტაპიდან ჩანასახის შემდგომი განვითარება ამნიონის ღრუში მიმდინარეობს. ჩანასახოვანი ფეხი, ყვითრის პარკის შევიწროებულ ნაწილთან და ალანტოისთან ერთად



ა



ბ

სურ. 3-38. ჩანასახის კუდის ნახვევის წარმოქმნა. ა. მონახამდე ბ. მოხრის შემდეგ. მიაქცე-
 ეთ ყურადღება, რომ ყვითის პარკის ღრუს ნაწილი კუდის ნახვევშია მოქცეული და უკანა
 ნაწლავს წარმოქმნის. ამნიონი კუდის ნახვევს მთლიანად ფარავს. პირველადი ზოდის
 ნარჩენი, ალანტოისი, კლოაკის მემბრანა და ჩანასახოვანი ფეხი ვენტრალურად გადაინაც-
 ლეებს.

ჭიკლარს ქმნის. ამნიონი წარმოქმნის ეპითე-
 ლურ საფარველს, რომელიც ჭიკლარს
 ფარავს. ჩანასახის და ჩანასახგარე ცელო-
 მის ღრუებს შორის კავშირი ქრება.

24-ე დღისათვის ხახის (სალაყუჩე)
 რკალეების წარმოქმნა იწყება. ამ დროის-
 ათვის პირველი – ქვედაყბის რკალი და მე-
 ორე – პიოიდური რკალი ყალიბდება. პირვე-
 ლი რკალი დასაბამს აძლევს ქვედა და ზედა
 ყბის განვითარებას. 26-ე დღისათვის სამი
 ხახის რკალის გარჩევა შეიძლება (სურ. 3-
 39). ამ დროისათვის თავის (წინა) ნეირო-
 ფორი იხურება. წინა ტვინი მნიშვნელოვან
 შემადგლებას ქმნის კრანულ ნაწილში; ჩა-
 ნასახს რკალოვანი ფორმა და გრძელი, მო-
 ვეული კუდი აქვს.

27-ე დღისათვის ვენტროლატერალურ
 ზედაპირზე შეიმჩნევა მცირედი შემკერებება,
 რომელიც ზემო კიდურის ჩანასახია. თავის
 მიდამოში განირჩევა სმენის ორმოები, რომე-
 ლიც შიგნითა ყურის განვითარებას აძლევს
 დასაბამს. ექტოდერმის შემკერებება ხახის
 მიდამოში ორივე მხარე ბროლის პლა-
 კოდებს ქმნის, რაც მომავალი ბროლის

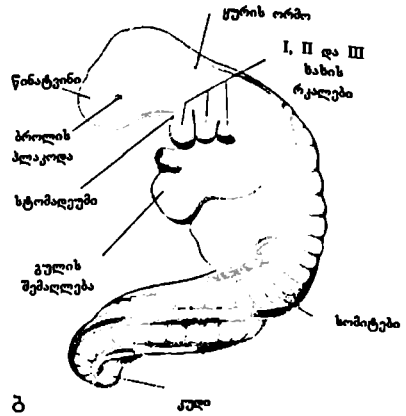
განვითარების ადგილს განსაზღვრავს. მეოთხე
 კვირის ბოლოს ქვემო კიდურის ჩანასახი და
 სალაყუჩე რკალეების მეოთხე წყვილი განირჩე-
 ეა. გულ-სისხლძარღვთა სისტემა აქტიურად
 ფუნქციონირებს. ამასთან, სხვა ორგანოების
 ჩანასახების წარმოქმნაც იწყება.

**ემბრიონული განვითარების
 V — VIII კვირა**

მეხუთე კვირის მანძილზე ცვლილებე-
 ბი შედარებით ნაკლები ინტენსივობისაა. აღი-
 ნიშნება თავის უპირატესი ზრდა, რომელიც
 ამ დროისათვის ჩანასახის ყველაზე უფრო
 დიდი ზომის ნაწილია და გადმოკიდებულია
 ჩანასახის ვენტრალურ ზედაპირზე. თავის დიდი
 ზომები თავის ტვინის ინტენსიური განვითარე-
 ბით არის განპირობებული. თავის წინა ნაწ-
 ილი გულის შემადგლებას ეხება. მეორე სალ-
 აყუჩე რკალი ზომაში აჭარბებს მესამე და
 მეოთხე რკალეს და ორივე მხარეს ქმნის ღრმა
 ლატერალურ ნაოჭს, რომელსაც კისრის
 სინუსი ეწოდება. ზემო კიდურის ჩანასახი
 ნიჩბის ფორმისაა, ხოლო ქვემო კიდურის

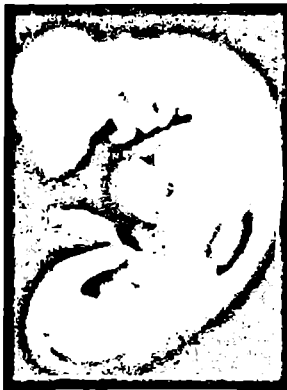


ა

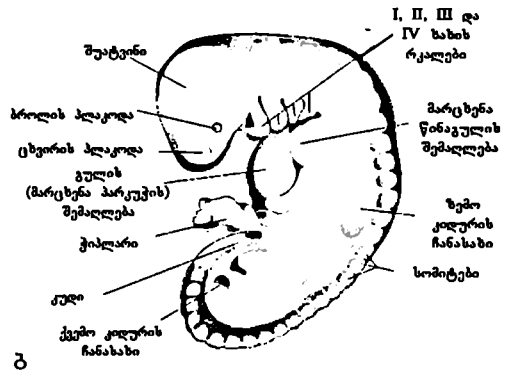


ბ

სურ. 3-39. ა. დაახლოებით 26 დღის ჩანასახი. გრძელი კუდის არსებობის გამო ჩანასახი ძლიერ მოხრილია. განირჩევა თვალის პლაკოდა და ყურის ორმო. ბ. შესაბამისი ასაკის ჩანასახის სქემა.



ა



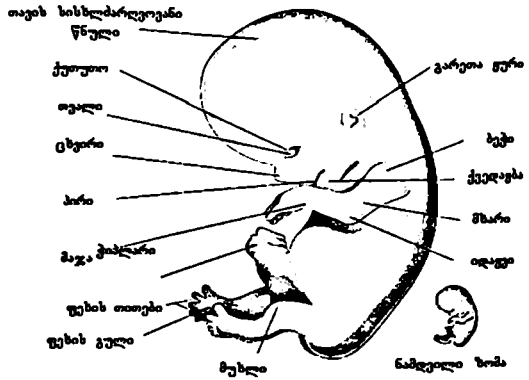
ბ

სურ. 3-40. ა. დაახლოებით 28 დღის ჩანასახი. ჩანასახს დამახასიათებელი მოხრილი ფორმა აქვს. განირჩევა 4 საღაყუტე რქალი, ზემო და ქვემო კიდურები. ბ. შესაბამისი ასაკის ჩანასახის სქემა.

ჩანასახს ფარფლის ფორმა აქვს. მეზოდერმაში წარმოიქმნება მეზონეფრალური ხიდაკები, რომლებიც წინა თირკმელის წარმოქმნაში მონაწილეობს.

მეექვსე კვირა ზემო კიდურის დიფერენციაციით იწყება. წარმოიქმნება იდაყუები და ხელის მტევანი. მტევნებზე ჩნდება თითების ჩანასახები - თითის სხივები. ქვემო

კიდურების დიფერენცირება შედარებით გვიან იწყება. პირველ ორ საღაყუტე რქალს შორის არსებული სივრცის ირგვლივ ყურის შემაღლებები წარმოიქმნება. ეს სივრცე გარეთა სასმენი მილის წარმოქმნაში იღებს მონაწილეობას, ხოლო მის ირგვლივ არსებული შემაღლებები ყურის ნიჟარას ქმნის. თვალები დიდი ზომისაა, ვინაიდან ამ დროი-



სურ. 3-41. ა. დაახლოებით 56 დღის ჩანასახი ბ. ამავე ასაკის ჩანასახის სქემა.

სათვის ბადურა უკვე წარმოქმნილია. გული ზომაში მატულობს და ენტრალურ ზედაპირზე მნიშვნელოვან შემადგენლობას ქმნის. თავი კვლავ ყველაზე დიდი ნაწილია და გადმოკიდებულია ენტრალურ ზედაპირზე. სხეული და კისერი თანდათანობით გასწორებას იწყებს.

მეშვიდე კვირაზე მნიშვნელოვანი ცვლილებები ვითარდება კიდურებში. ზემო კიდურში კარგად არის გამოხატული თითები. პირველად ნაწლავსა და ყვითლის პარკს შორის კავშირი უკიდურესად ვიწროდება და ყვითლის პარკი მხოლოდ პატარა ფეხის სახით არსებობს. ნაწლავები, რომელთა წარმოქმნა ამ დროისათვის დაწყებულია, ყვითლის პარკის ღრუშია გამოხატული ნაწილობრივ, რაც ჩანასახის ცელომის ღრუს მცირე ზომებით არის განპირობებული. მეშვიდე კვირის ბოლოსათვის ზემო კიდურის ძელების გაკირვა იწყება.

მერვე კვირის დასაწყისში ზედა კიდურზე თითების განცალკევება იწყება. თითების ჩანა-

სახი ქვედა კიდურებზეც ჩნდება. მერვე კვირის ბოლოსათვის, როგორც ზედა, ისე ქვემო კიდურის ყველა ნაწილი დიფერენცირებულია. იწყება ქვემო კიდურების გაძვლება. ეს პროცესი პირველად ბარძაყის ძვალში შეიმჩნევა. კუდი ქრება თავის მიდამოში ვითარდება სისხლძარღვოვანი წნული, რომელიც თავსაბურის მსგავსად აკრავს გარს თავის მიდამოს. მერვე კვირის ბოლოსათვის ჩანასახი ადამიანისათვის დამახასიათებელ ფორმას იღებს. თუმცა, თავი კვლავ რჩება ყველაზე დიდ ნაწილად. კისრის მიდამო იკეფება. თვალების ირგვლივ ქუთუთოები წარმოიქმნება, რომლებიც მერვე კვირის ბოლოს იწყებს გაერთიანებას. ნაწლავები კვლავ ჭიკდარის შემადგენლობაში მდებარეობს. გარეთა ყურის ნიჟარა თავის ჩვეულ ფორმას იღებს, თუმცა კვლავ ჩვეულებრივზე უფრო დაბლა მდებარეობს. სქესობრივი განსხვავება უკვე არსებობს, თუმცა ამ ეტაპზე საკმარისად გამოხატული არ არის და სქესის დადგენის საშუალებას არ იძლევა (სურ. 3-41).

უჯრედთა ინტეგრაცია ქსოვილებში

ადამიანის ორგანიზმის შემადგენლობაში 100 ტრილიონამდე უჯრედია, რომლებიც ერთმანეთთან რთულ და მოწესრიგებულ ურთიერთკავშირს ამყარებენ და ორგანიზაციის უფრო მაღალ დონეს – ქსოვილს ქმნიან.

ქსოვილი მსგავსი წარმოშობის, აგებულებისა და ფუნქციის მქონე უჯრედთა და მათ მიერ წარმოქმნილი უჯრედშორისი ნივთიერების ერთობლიობაა. თუმცა, ქსოვილები არ შეიძლება განვიხილოთ როგორც ერთი ტიპის უჯრედთა მარტივი ნაკრები. ყოველი ქსოვილი უჯრედებისა და უჯრედშორისი მატრიქსის ფილოგენეზურად ჩამოყალიბებული, რთული და მხოლოდ მისთვის დამახასიათებელი ურთიერთობების არსებობით ხასიათდება. სწორედ სპეციფიური ურთიერთკავშირების არსებობა განსაზღვრავს ქსოვილის, როგორც ორგანიზაციის ახალი დონის ჩამოყალიბებას. ქსოვილების შიგნით არსებული ურთიერთობები (უჯრედი – უჯრედთან, უჯრედი – მატრიქსთან) ქსოვილის, როგორც ერთი მთლიანი ფუნქციური სისტემის, არსებობის საფუძველია. ქსოვილები, თავის მხრივ, სხვადასხვა პროპორციით უკავშირდება ერთმანეთს და თვისობრივად უფრო მაღალ ორგანიზაციულ დონეს – ორგანოებს წარმოქმნის. ორგანიზმი დიდი რაოდენობით სხვადასხვა ორგანოებისა და ორგანოთა სისტემებისაგან შედგება. ასეთი მრავალფეროვნება, ძირითადად, ოთხი – ეკითელური, შემავრთებელი, კუნთოვანი და ნერვული ქსოვილით იქმნება.

მრავალუჯრედიანი ორგანიზმების ევოლუციის პროცესში უდიდესი მნიშვნელობა ჰქონდა სპეციალური ურთიერთკავშირების

ჩამოყალიბებას. ცხოველურ ორგანიზმებში უჯრედების ერთმანეთთან მჭიდრო და სპეციფიკურ კავშირს უჯრედის გარსის ინტეგრალური ცილების გარკვეული ჯგუფი განაპირობებს. ამ მოლეკულებს **უჯრედულ ადჰეზიურ მოლეკულებს** უწოდებენ. ქსოვილის ჩამოსაყალიბებლად უჯრედების თავდაპირველ აგრეგაციას სწორედ აღნიშნული მოლეკულები უზრუნველყოფს. შემდგომში კი უჯრედებს შორის ყალიბდება სპეციფიკური კავშირები, რომლებიც ამ ურთიერთობას ამტკიცებს და ქსოვილის შიგნით უჯრედთა სტრუქტურულ-ფუნქციურ ინტეგრაციას განაპირობებს.

უჯრედები მდებარეობს სპეციალურ უჯრედშორის მატრიქსში, რომელიც მათი ცხოველმყოფელობისათვის სასურველ გარემოს ქმნის. უჯრედშორისი მატრიქსი ხელს უწყობს უჯრედების ერთმანეთთან დაკავშირებას, წარმოადგენს სხვადასხვა ბიოლოგიურად აქტიური ნივთიერებების რეზერვუარს, რომლებიც უჯრედების ზრდასა და დიფერენციაციასზე ახდენს გავლენას, ემბრიონული განვითარების ადრეულ ეტაპებზე ქმნის ხელსაყრელ გარემოს უჯრედთა მოძრაობისათვის (მიგრაციისათვის). უჯრედების არაუჯრედულ მატრიქსთან კავშირს მატრიქსული და უჯრედული ადჰეზიური მოლეკულების ურთიერთობა განაპირობებს.

უჯრედული ადჰეზიური მოლეკულების მეშვეობით კავშირი, როგორც ერთი ტიპის (ჰომოფილური ადჰეზია), ისე სხვადასხვა ტიპის უჯრედებს შორის (ჰეტეროფილური ადჰეზია) მყარდება.

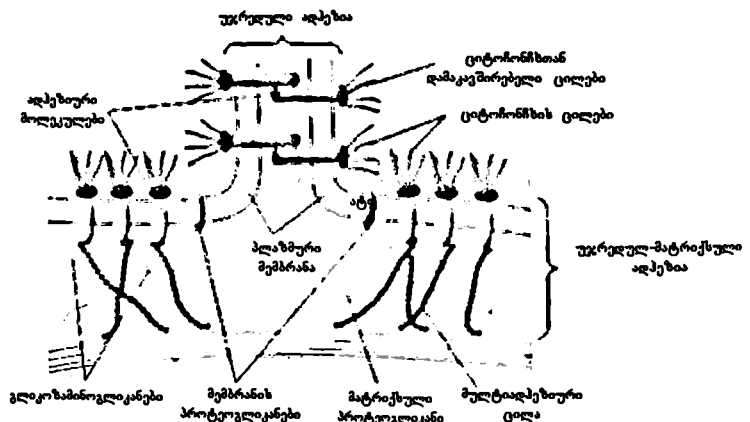
ადჰეზიური მოლეკულების უმეტესობა

მემბრანაში მესობელი უჯრედების კონტაქტის უბნებში მდებარეობს.

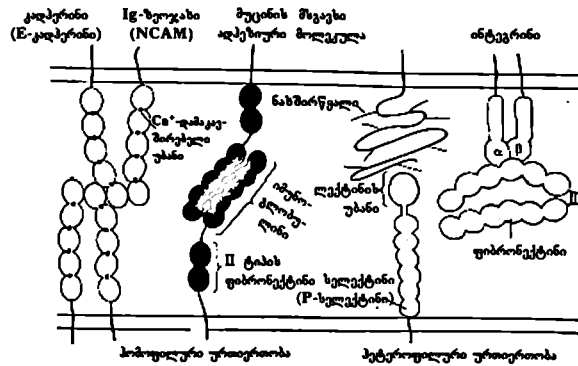
ადეზიური მოლეკულები ტრანსმემბრანული ინტეგრალური ცილებია. მათი უჯრედგარე (ექსტრაცელულური) ნაწილები მესობელი უჯრედების ან არაუჯრედული მატრიქსის შესაბამის ადეზიურ მოლეკულებს, ციტოპლაზმის მხრივ ნაწილები კი – ციტოქინინის მიკროფილამენტებსა და შუალედურ ფილამენტებს უკავშირდება (სურ. 4-1). შესაბამისად, ადეზიური მოლეკულების მეშვეობით უჯრედის ციტოქინინი

ჩხი უშუალოდ მესობელი უჯრედის ციტოქინინს ან უჯრედ შორის მატრიქსს უკავშირდება.

დღეისათვის უჯრედული ადეზიური მოლეკულების 5 ძირითად კლასს არჩევენ. ესენია: კადჰერინები, იმუნოგლობულინების ზეოჯახი (სუპეროჯახი), სელექტინები, მუცინები და ინტეგრინები. მათ შორის ინტეგრინები უჯრედების მატრიქსთან დაკავშირებას უზრუნველყოფს, დანარჩენები კი – ძირითადად უჯრედ შორის ადეზიის განხორციელებაში მონაწილეობენ (სურ. 4-2).



სურ. 4-1. ადეზიური მოლეკულების მიერ განხორციელებული უჯრედ-უჯრედული და უჯრედ-მატრიქსული ურთიერთობების სქემატური გამოსახულება (Lodish et al., Molecular Cell Biology, 2001 მიხედვით).



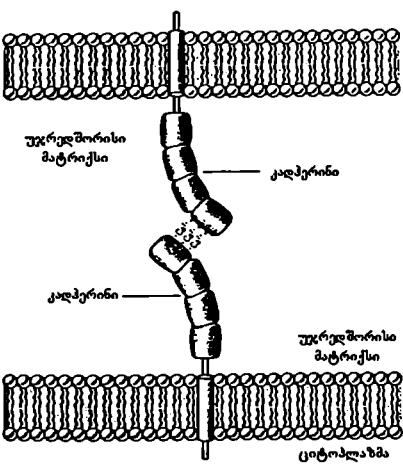
სურ. 4-2. უჯრედული ადეზიური მოლეკულების ძირითადი სახეები (Lodish et al., Molecular Cell Biology, 2001 მიხედვით)

კადპერინები მემბრანული გლიკოპროტეინებია, რომლებიც ადპეზიის განხორციელებისათვის კალციუმის იონების თანაარსებობას საჭიროებენ (სურ. 4-3). კადპერინები ჰომოფილურ ადპეზიაში მონაწილეობენ. სხვადასხვა უჯრედები სხვადასხვა ტიპის კადპერინებს შეიცავენ. დღეისათვის ყველაზე კარგად E-კადპერინი (ეპითელური), N-კადპერინი (ნერვული) და P-კადპერინია (პლაცენტური) შესწავლული. კადპერინის ყოველ მოლეკულას ერთი ციტოპლასმური, ერთი ტრანსმემბრანული და 4 უჯრედგარე სეგმენტი აქვს.

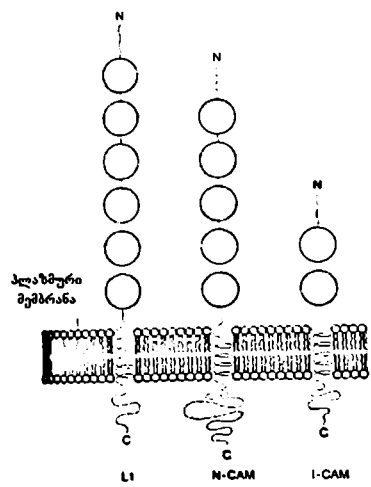
იმუნოგლობულინების ზეოჯახის ადპეზიური მოლეკულები ინტეგრალური ცილებია, რომელთა დიდი უმრავლესობა ლიმფოციტების მემბრანაში მდებარეობს და ლიმფოციტსა და სხვა უჯრედებს (მაკროფაგები, სხვა ლიმფოციტები, სამიზნე უჯრედები) შორის სპეციფიკური ურთიერთობების განხორციელებაში მონაწილეობენ. თუმ-

ცა, ამ ოჯახის ზოგიერთი წარმომადგენელი არაიმუნურ უჯრედებშიც გვხვდება. ერთ-ერთი ასეთი მოლეკულა NCAM (ინგლ. nerve cell adhesive molecule – ნერვული უჯრედის ადპეზიური მოლეკულა) მეტად მნიშვნელოვანია ნერვული სისტემის განვითარებისათვის. თითოეული მათგანი ერთი მოკლე ციტოპლასმური, რამოდენიმე ტრანსმემბრანული და 6 უჯრედგარე სეგმენტისაგან შედგება ამ მოლეკულების უჯრედგარე სეგმენტები იმუნური ცილები – იმუნოგლობულინებია. მათ მიერ განხორციელებული ადპეზია კალციუმის იონების თანაარსებობას არ საჭიროებს (სურ. 4-4).

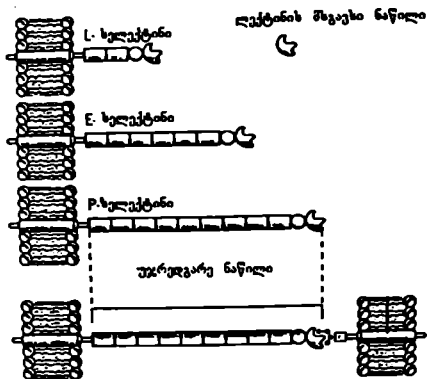
სელექტინები მემბრანული ინტეგრალური გლიკოპროტეინებია, რომლებიც სხვადასხვა უჯრედების მემბრანის ნახშირწყლოვან მოლეკულებს (გლიკოპროტეინებისა და გლიკოლიპიდების ნახშირწყლოვან ნაწილებს) უკავშირდება. სელექტინებს მცირე ზომის ერთი ციტოპლასმური, ერთი ტრანს-



სურ. 4-3. კადპერინების მიერ განხორციელებული უჯრედული ადპეზიის სქემატური გამოსახულება.



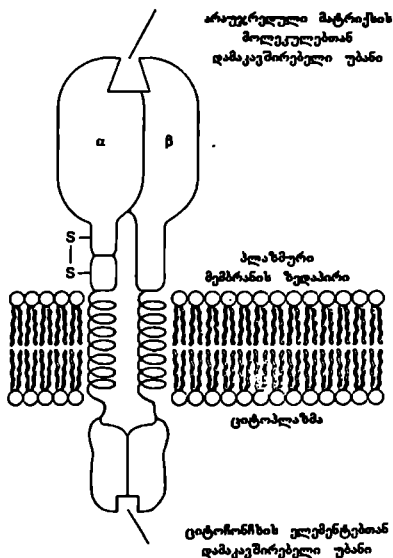
სურ. 4-4. იმუნოგლობულინების ზეოჯახის 3 წარმომადგენელი. იმუნოგლობულინური ნაწილები რგოლებით არის აღნიშნული (Lodish et al., Molecular Cell Biology, 2001 წიხედვით).



სურ. 4-5. სელექტინები.

სელექტინები გლიკოპროტეინებისა და გლიკოლიპიდების ოლიგოსაქარიდული ჯაჭვების სპეციფიკურ ნახშირწყლოვან დაბოლოებებს ცნობენ.

მემბრანული და ძალიან დიდი ზომის ექსტრაცელულური ნაწილი აქვს. ეს უკანასკნელი შედგება რამდენიმე განშტოებული ნაწილისაგან, რომელთაგან უკანასკნელი ლექტინის მსგავსად მოქმედებს (აქედან წარმოდგება თვით ამ ადჰეზიური მოლეკულის დასახელება). დღეისათვის სელექტინების სამი სახეობაა ცნობილი: E-სელექტინი, რომელიც სისხლძარღვების სანათურის ამოფენ უჯრედებში – ენდოთელიოციტებში ევლინდება, P-სელექტინი, რომელიც ენდოთელურ უჯრედებსა და თრომბოციტებში გეხვედება და L-სელექტინი, რომელიც ყველა სახის ლეიკოციტის მემბრანაში მდებარეობს. სელექტინის ყოველი მოლეკულა ცნობს ოთხი ნახშირწყლისაგან შემდგარ ერთიდაიგივე კომბინაციას, რომელიც ზოგიერთი გლიკოპროტეინისა და გლიკოლიპიდის ოლიგოსაქარიდული ჯაჭვების დაბოლოებებს ქმნის (სურ. 4-5). სელექტინების დაკავშირება სპეციფიკურ



სურ. 4-6. ინტეგრინის ოჯახის ადჰეზიური მოლეკულის აგებულების სქემა (S.L. Wolfe, Molecular and Cellular Biology, 1993 მიხედვით).

ნახშირწყლოვან მოლეკულასთან კალციუმ-დამოკიდებულია.

მუცინის მსგავსი ადჰეზიური მოლეკულების ექსტრაცელულური ნაწილი მთლიანად ნახშირწყლოვანი მოლეკულებით იქმნება. ისინი სელექტინებს უკავშირდებიან და პეტეროფილურ სელექციაში მონაწილეობენ.

ინტეგრინები უჯრედების არაუჯრედულ (ექსტრაცელულურ) მატრიქსთან დაკავშირებას უზრუნველყოფს. ინტეგრინები პეტეროფილურია. ისინი ორი ტრანსმემბრანული პოლიპეტიდური ჯაჭვის – α და β სუბერთეულებისაგან შედგება (სურ. 4-6). ინტეგრინის სხვადასხვა მოლეკულაში α სუბერთეული 1000-1200, β სუბერთეული კი – 775-825 ამინომჟავით იქმნება. ინტეგრინების უჯრედგარე ნაწილს, რომელთაც იგი უჯრედშორისი ნივთიერების სპეციფიკურ მოლეკულას უკავშირდება, ორივე სუბერთეული ქმნის.

პაშვირი კლინიკასთან

ლეიკოციტების ადჰეზიის ნაკლოვანება – აუტოსომური რეცესიული დარღვევაა, როდესაც ლეიკოციტებში ინტეგრინის მ-ჯაქვის სინთეზი არ ხდება. ასეთი ლეიკოციტები სისხლძარღვის კედლთან ადჰეზიას ვერ ახდენენ და, შესაბამისად, ანთიზის კერაში მიგრაციას ვერ ახორციელებენ. ასეთ პირებს ბაქტერიულ ინფექციასთან ბრძოლის უნარი დაქვეითებული აქვთ.

ქსოვილებისა და ორგანოების ჩამოყალიბების პროცესში ადჰეზიური მოლეკულებით განხორციელებული უჯრედშორისი ურთიერთობები განაპირობებს დამატებითი სპეციფიური კავშირების ჩამოყალიბებას, რაც ქსოვილის (ან ორგანოს), როგორც ერთი მთლიანი ფუნქციური სისტემის, არსებობისა და მოქმედების საფუძველია.

დანიშნულების მიხედვით ქსოვილის შიგნით არსებული უჯრედშორისი კავშირები შეიძლება 3 ტიპად დაჯიშოს:

➤ I ტიპის კავშირები უჯრედების მემბრანების უშუალო დაკავშირებასა და უჯრედშორისი სივრცის სრულ პერმეტიზაციას განაპირობებს. ასეთ კავშირს **მკერძი კონტაქტი ან ბრმა სარტყელი** ეკუთვნის. ამ ტიპის კავშირი მხოლოდ ეპითელურ ქსოვილში გვხვდება.

➤ II ტიპის კავშირი ადჰეზიური ხასიათისაა და ქსოვილში უჯრედების მოწესრიგებულ სტრუქტურულ ინტეგრაციას განაპირობებს. ამ ტიპის კავშირს **შეწებების სარტყელი, შეწებების ფასცია, დენდოსომა და ჰემიდენდოსომა** ეკუთვნის. ეს კავშირები ეპითელურ და კუნთოვან ქსოვილებში გვხვდება.

➤ III ტიპის კავშირი უჯრედებს შორის ინფორმაციის უშუალო გაცვლას უზრუნველყოფს. ამ ტიპის კავშირს **ნექსუსი ან ნაპრალისებრი კავშირი** ეკუთვნის. ნექსუსები ეპითელურ, კუნთოვან და ნერვულ ქსოვილში გვხვდება. მათი მეშვეობით უჯრედებს შორის დაბალმოლეკულური ნაერთების ცვლა ხორციელდება.

ამ კავშირების აგებულებას შესაბამის თავებში განვიხილავთ.

მრავალჯერდიან ორგანიზმში სხედასხვა ტიპის უჯრედებს (როგორც ერთი ორგანოს შიგნით, ისე სხედასხვა ორგანოებს შორის) შორის ინფორმაციის გაცვლის შესაძლებლობას ძალიან დიდი მნიშვნელობა ენიჭება. როგორც წესი, ასეთ შემთხვევაში ერთი ტიპის უჯრედები ასინთეზებს და გამოყოფს **სასიგნალო მოლეკულებს**, რომლებიც ბიოლოგიური სითხეების (სისხლი, ლიმფა, ქსოვილოვანი სითხე) მეშვეობით სამიზნე უჯრედებთან მიიტანება. სასიგნალო მოლეკულა ლიგანდია (ლათ. ligandus – დამაკავშირებელი), რომელიც შესაბამისი რეცეპტორის გარკვეულ უბანს უკავშირდება. ლიგანდის დაკავშირება რეცეპტორთან ამ უკანასკნელის კონფორმაციულ ცვლილებას იწვევს, რაც უჯრედული პასუხის დაწყებას განაპირობებს. სასიგნალო მოლეკულების მოქმედების საპასუხოდ, სამიზნე უჯრედები თავის მეტაბოლიზმს ცვლის. სასიგნალო მოლეკულების როლს უამრავი სხედასხვა ტიპის ქიმიური ნივთიერება (ამინომჟავები, პეპტიდები, ცილები) ასრულებს. სისხლის მეშვეობით ამ მოლეკულების გადატანა ძალიან შორს მდებარე უჯრედებს შორის კავშირს ხდის შესაძლებელს.

სასიგნალო მოლეკულებით განხორციელებული უჯრედშორისი კავშირი ძირითადად საფეხურს მოიცავს:

- უჯრედში სასიგნალო მოლეკულის სინთეზი.
- უჯრედიდან სასიგნალო მოლეკულის გამოყოფა.
- სამიზნე უჯრედთან სასიგნალო მოლეკულის გადატანა.
- სამიზნე უჯრედის სპეციალური რეცეპტორის მიერ სიგნალის გამოცნობა.
- სამიზნე უჯრედის ცხოველმყოფელობის ცვლილება (ფუნქციის გააქტივება ან დათრგუნვა, მეტაბოლიზმის აქტივობის ცვლილება, დიფერენციაცია და ა.შ.).
- სასიგნალო მოლეკულის მოცილება.

რასაც სამიზნე უჯრედის მხრივ პასუხის შეწყვეტა მოჰყვება.

სასიგნალო მოლეკულის მოქმედების ეფექტურობა სამიზნე უჯრედის ზედაპირზე შესაბამისი რეცეპტორის რაოდენობითა და მასთან დაკავშირების ხარისხით განისაზღვრება.

ზოგიერთი პორმონი (ან სხვა სასიგნალო მოლეკულა) პლაზმური მემბრანის რეცეპტორებს, ზოგი კი უჯრედშიგა რეცეპტორებს უკავშირდება. მაგალითად, სტეროიდული ჰორმონები, თიროქსინი, რეტინოიდები ცილა გადამტანების მეშვეობით პლაზმურ მემბრანაში გადის და ციტოზოლურ ან ბირთვულ რეცეპტორებს უკავშირდება. წყალში ხსნადი სასიგნალო მოლეკულები, როგორებიცაა პოლიპეპტიდური ჰორმონები, კატეპოლამინები და ა.შ., პლაზმური მემბრანის რეცეპტორებს უკავშირდება. ასეთ შემთხვევებში ლიგანდის დაკავშირება რეცეპტორებთან უჯრედშიგა სასიგნალო მოლეკულების კონცენტრაციის ხანმოკლე მატებას ან კლებას იწვევს. ამ უჯრედშიგა სასიგნალო მოლეკულებს *მეორად შუამავლებს (მესენჯერებს)* უწოდებენ. მეორადი შუამავლები დაბალი მოლეკულური წონის ნივთიერებებია. მათ ციკლური ადენოზინმონოფოსფატი (ც-ამფ), გუანოზინმონოფოსფატი (გ-ამფ), 1,2 დიაცილგლიცეროლი (DAG), ინოზიტოლ 1,4,5, ფოსფატი, სხვადასხვა ინოზიტოლფოსფოლიპიდები (ფოსფონინოზიტოლები) და Ca^{2+} ეკუთვნის. პორმონის რეცეპტორთან დაკავშირების შემდეგ მეორადი შუამავლის კონცენტრაციის მატება ერთი ან რამოდენიმე ფერმენტის აქტივობის სწრაფ ცვლილებას იწვევს. ამ გზით ხდება გლუკოზის ათვისება და მოხმარება, ცხიმის დაგროვება, უჯრედში სინთეზირებული პროდუქტების სეკრეცია (გამოყოფა) და ა. შ. აღსანიშნავია, რომ სპეციფიური პორმონის მიმართ უჯრედის ან ქსოვილის პასუხი,

ყოველ კონკრეტულ შემთხვევაში სამიზნე უჯრედის დამახასიათებელი უჯრედშიგა რეაქციებით განისაზღვრება. კონკრეტული ცილა რეცეპტორი კონკრეტული ლიგანდის მიმართ დაკავშირების სპეციფიური უნარით ხასიათდება. ამრიგად, სხვადასხვა უჯრედი ერთიდაიმავე სასიგნალო მოლეკულის მოქმედებას სხვადასხვაგვარად პასუხობს. მაგალითად, აცეტილქოლინის რეცეპტორები ჩონჩხის განივზოლიანი კუნთოვანი ბოჭკოს, გულის კუნთოვანი უჯრედების და ჯირკვლოვანი უჯრედების პლაზმურ მემბრანაში ვლინდება. ნერვული უჯრედიდან აცეტილქოლინის გამოთავისუფლების საპასუხოდ ჩონჩხის კუნთი იკუმშება, გულის კუნთის კუმშვითი აქტივობა ქვეითდება, ხოლო პანკრეასის უჯრედები სეკრეციული გრანულების გამოყოფას იწყებს. ზოგ შემთხვევაში კი პირიქით, სხვადასხვა პორმონი ზოგიერთ უჯრედში ერთნაირ უჯრედულ პასუხს იწვევს. მაგალითად, ლეიძლის უჯრედებში, როგორც გლუკაგონის (პანკრეასის პორმონი), ისე ადრენალინის (თირკმელზედა ჯირკვლის ტეინოვანი ნივთიერების პორმონი) მოქმედებით, გლიკოგენის დაშლა და მიღებული გლუკოზის სისხელში გამოყოფა ხდება. ამ შემთხვევაში, როგორც ადრენალინი, ისე გლუკაგონი ერთიდაიმავე მეორადი შუამავლის (ც-ამფ-ის) წარმოქმნას განაპირობებს, რის გამოც ლეიძლის უჯრედები ამ პორმონების მოქმედებას ერთიდაიგივე სახით პასუხობს.

უჯრედის ზედაპირზე არსებული რეცეპტორები, რომლებიც სასიგნალო მოლეკულებს უკავშირდებიან, ძირითადად, 4 სახისაა:

➤ *G* – ცილასთან დაკავშირებული რეცეპტორები. ამ ტიპის რეცეპტორებთან ლიგანდის დაკავშირება *G* ცილას ააქტივებს. *G* ცილა შედგება სამი, α , β და γ სუბერთეულებისაგან, რომელთაგან ყველაზე დიდი, α სუბერთეული გუანოზინტრიფოსფატთან არის დაკავშირებული.

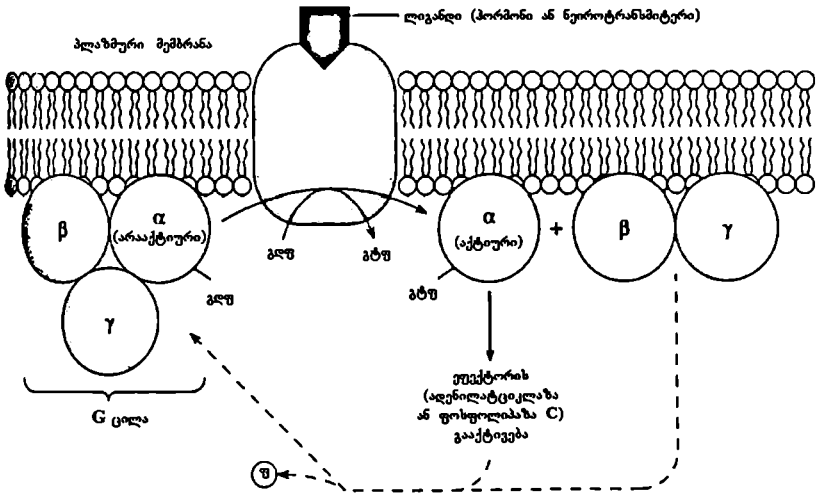
ლი (სურ. 4-7). სწორედ ეს განაპირობებს ამ ცილის დასახელებას. გააქტივებული G ცილა, თავის მხრივ, ააქტივებს ან თრგუნავს ფერმენტს, რომელიც ან მეორადი მესენჯერის წარმოქმნას აკონტროლებს ან იონური არხების გახსნის გზით მემბრანულ პოტენციალს ცვლის. ამ ტიპისაა ადრენალინის, სეროტონინის, გლუკაგონის რეცეპტორები.

➤ **იონურ არხიანი რეცეპტორები.** ეს კომბინირებული ცილებია, რომელთაც რეცეპტორულ თვისებებთან ერთად დაბალმოლეკულური ნივთიერებების გადატანაც შეუძლიათ (სურ. 4-8). ლიგანდთან დაკავშირებისას მათი კონფიგურაცია იცვლება, რაც მათში არსებული იონური არხის გახსნას განაპირობებს. ამის შემდეგ რეცეპტორი სპეციფიური იონებისათვის გამტარი ხდება, რაც მემბრანული პოტენციალის ცვლილებას განაპირობებს. ამ ტიპისაა აცეტილქოლინის რეცეპტორები ნერვ-კუნ-

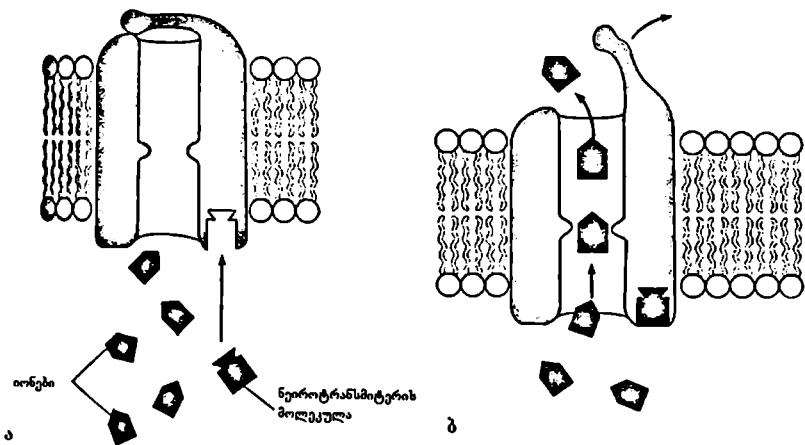
თოვან სინაფსში.

➤ **თიროზინ-კინაზასთან დაკავშირებული რეცეპტორები.** ლიგანდთან დაკავშირების შემდეგ რეცეპტორები ციტოზოლურ ფერმენტ თიროზინკინაზას უერთდება და ააქტივებს მას (სურ. 4-9). ამრიგად, ამ შემთხვევაში უჯრედული პასუხი ფერმენტ თიროზინკინაზას აქტივობით განისაზღვრება. ამ ტიპისაა ციტოკინების უმეტესი ნაწილის, ინტერფერონების, ადამიანის ზრდის ფაქტორების რეცეპტორები. ამ რეცეპტორებს სხვანაირად ციტოკინური რეცეპტორების ზეოჯახსაც უწოდებენ.

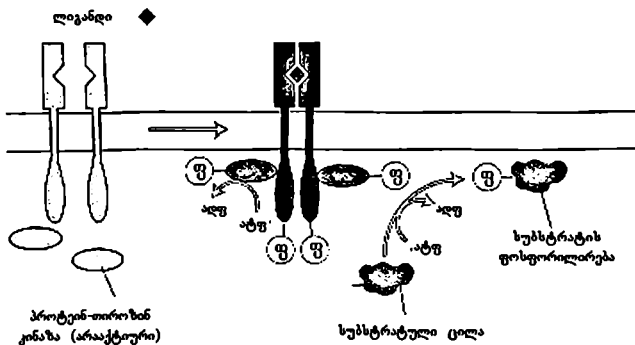
➤ **ფერმენტული აქტივობის მქონე რეცეპტორები.** მათ რეცეპტორულ თვისებებთან ერთად ფერმენტული აქტივობაც აქვთ. ლიგანდთან დაკავშირების შემდეგ ისინი ფერმენტულ აქტივობას იხენს და ციტოზოლში სხვადასხვა ტიპის რეაქციების წარმართვას განსაზღვრავს (სურ. 4-10).



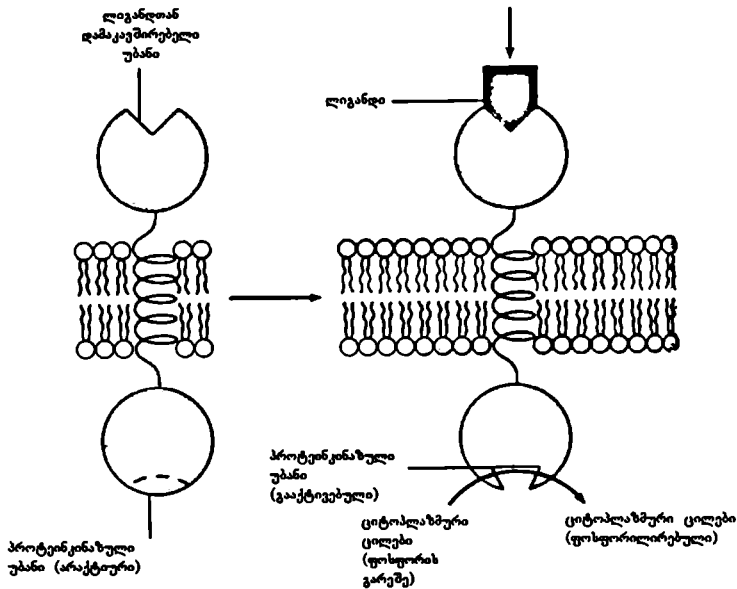
სურ. 4-7. G-ცილასთან დაკავშირებული რეცეპტორის მოქმედების სქემა. რეცეპტორის ლიგანდთან დაკავშირება G-ცილის α სუბერთულს ააქტივებს. ეს უკანასკნელი G-ცილის β და γ სუბერთულებს სცილდება და, თავის მხრივ, ეფექტორს (ადენილათციკლაზას ან ფოსფოლიაზას C) ააქტივებს. (S.L. Wolfe, Molecular and Cellular Biology, 1993 მიხედვით)



სურ. 4-8. იონურ არხიანი რეცეპტორის მოქმედების სქემა. ა. არხი დახურულია. ბ. ლიგანდის დაკავშირება რეცეპტორთან ამ უკანასკნელის ფორმას ცვლის, არხი იხსნება და იონებისათვის გამავალი ხდება. (S.L. Wolfe, Molecular and Cellular Biology, 1993 მიხედვით).



სურ. 4-9. თიროზინ-კინაზასთან დაკავშირებული რეცეპტორის მოქმედების სქემა (Lodish et al., Molecular Cell Biology, 2001 მიხედვით).



სურ. 4-10. ფერმენტული აქტივობის მქონე რეცეპტორის მოქმედების სქემა.

ა. რეცეპტორი არააქტიურ მდგომარეობაში. ბ. ლიგანდთან დაკავშირება რეცეპტორის ფერმენტულ ნაწილს ააქტივებს, რომელიც თავის მხრივ ციტოპლაზმის ცილების ფოსფორირებას იწვევს. აღნიშნული ცილები, როგორც წესი, ფერმენტებია, რომლებიც უჯრედში მნიშვნელოვან პროცესებს წარმართავენ (S.L. Wolfe, Molecular and Cellular Biology, 1993 მიხედვით).

რეცეპტორ-ლიგანდების კომპლექსების დიდ ნაწილში ლიგანდს რეცეპტორის თვისებების შეცვლის გარდა სხვა დანიშნულება არ გააჩნია. სამიზნე უჯრედს ლიგანდის შეცვლის ან დაშლის შესაძლებლობა აქვს, რითაც იგი თავისი პასუხის ცვლილებას ან შეწყვეტას არეგულირებს.

ცხოველურ ორგანიზმებში სასიგნალო მოლეკულები სხვადასხვა მანძილებზე მოქმედებს. სამოქმედო მანძილის მიხედვით სასიგნალო მოლეკულების მოქმედების რამდენიმე ტიპს არჩევენ. ესენია:

- ენდოკრინული
- პარაკრინული
- აუტოკრინული

ენდოკრინული რეგულაციის შემთხვევა-

ში ენდოკრინულ ორგანოებში წარმოქმნილი სასიგნალო მოლეკულები, რომლებსაც პორმონები ეწოდება, შორს მდებარე სამიზნე უჯრედებთან სისხლის მეშვეობით გადაიტანება.

პარაკრინული რეგულაციის დროს სასიგნალო მოლეკულები სამიზნე უჯრედების უშუალო სიახლოვეში მყოფ უჯრედებში გამომუშავდება. პარაკრინული რეგულაციის ერთ-ერთი სახეა **ნეიროკრინული რეგულაცია**.

აუტოკრინული რეგულაციის შემთხვევაში უჯრედი თვითონ არის მის მიერ წარმოქმნილი სასიგნალო მოლეკულის სამიზნე. ამ გზით მოქმედებს ზრდის ფაქტორების დიდი ნაწილი. ამ ტიპის რეგულაცია სიმსივნურ უჯრედებს ახასიათებს.

ეპითელური ქსოვილი

ეპითელური ქსოვილი მოსაზღვრე ქსოვილია. იგი ორგანიზმს გარე გარემოსაგან გამოყოფს. ამასთანავე, ორგანიზმის ჯირკვლების უმრავლესობა ეპითელური ქსოვილით იქმნება.

ეპითელური ქსოვილის ორი სახე არსებობს: მფარავი და ჯირკვლოვანი. მფარავი ეპითელიუმი ორგანიზმს გარედან ფარავს და ღრუ ორგანოებს შიგნიდან ამოფენს. ჯირკვლოვანი ეპითელიუმი ქმნის ორგანოებს – ჯირკვლებს, რომლებიც სხვადასხვა ნივთიერებების სეკრეციას ახორციელებს. უნდა აღინიშნოს, რომ ასეთი დაყოფა გარკვეულად პირობით ხასიათს ატარებს. ორგანიზმის ზოგიერთ უბანში მფარავი ეპითელიუმის ყოველი უჯრედი ახორციელებს სეკრეციას (მაგ. კუჭის ლორწოვანი გარსის მფარავი ეპითელიუმი), ხოლო ზოგიერთი ჯირკვლოვანი უჯრედი მფარავი ეპითელიუმის უჯრედებს შორის არის გაფანტული (მაგ. ფიალისებური უჯრედები ნაწლავის მფარავ ეპითელიუმში).

ეპითელური ქსოვილი სამივე ჩანასახოვანი ფურცლისაგან ვითარდება. კანის, პირისა და ცხვირის ღრუს ეპითელიუმი ექტოდერმული წარმოშობისაა. საჭმლის მომწელებელი, სასუნთქი სისტემებისა და მათთან დაკავშირებული ჯირკვლების ეპითელიუმი ენდოდერმიდან წარმოიქმნება, ხოლო ეპითელიუმის სხვა სახეები (მაგ. სისხლძარღვების ამოფენი ეპითელიუმი, თირკმლის ეპითელიუმი და ა.შ.) მეზოდერმული წარმოშობისაა. აღსანიშნავია, რომ ემბრიონული განვითარების პროცესში თავდაპირველად მფარავი ეპითელიუმი ვითარდება, რომელიც შემდგომში, შესაბამის უბნებში, ჯირკვლოვან ეპითელიუმს აძლევს დასაბამს.

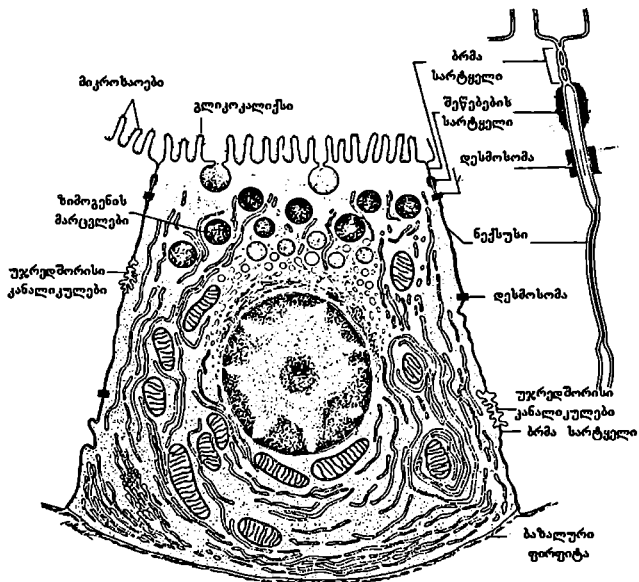
ეპითელური ქსოვილის ძირითადი ფუნქციებია:

- ▶ დამცველობითი (უწყვეტი მფარავი ფენის შექმნა ზედაპირებზე),
- ▶ აბსორბცია – (შეწოვა),
- ▶ სეკრეცია (უჯრედში სინთეზირებული ნივთიერებების გამოყოფა).

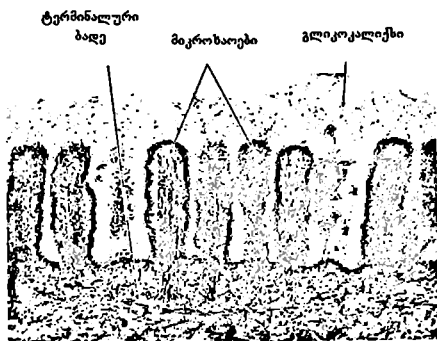
მფარავი ეპითელური ქსოვილი ერთმანეთთან მჭიდროდ განლაგებული უჯრედების ფენებისაგან შედგება. უჯრედებს შორის უმნიშვნელო რაოდენობით უჯრედშორისი ნივთიერებაა. ეპითელური ქსოვილის მოსაზღვრე მდებარეობა მისი შემადგენელი უჯრედების სტრუქტურულ და ფუნქციურ პოლარობას განაპირობებს. ეპითელური უჯრედების ზედაპირს, რომელიც გარე გარემოს ეხება აპიკალურ (*apex - მწვერვალი*) ზედაპირს, ხოლო ქვემდებარე ქსოვილებთან შეხებაში მყოფ ზედაპირს ბაზალურ (*basis - ფუძე*) ზედაპირს უწოდებენ. უჯრედის აპიკალურ და ბაზალურ ნაწილებს განსხვავებული შენება აქვს და, შესაბამისად, მათი ფუნქციური დატვირთვაც განსხვავებულია (სურ. 5-1).

ეპითელური უჯრედის აპიკალურ ზედაპირზე მიკროხაოები, სტერეოცილიები (უძრავი წამწამი) და წამწამები გვხვდება.

მიკროხაო პლაზმური მემბრანის თითის-მაგარი გამონადრეკია. მათი ზომები სხვადასხვა უბანში განსხვავებულია. მიკროხაოები უჯრედის ზედაპირის ფართობს ზრდის. მიკროხაოები განსაკუთრებით მრავალრიცხოვანია იმ უჯრედებში, რომლებიც გარე გარემოდან დიდი რაოდენობით ნივთიერებებს ითვისებენ (მაგ. წვრილი ნაწლავის ან ნეფრონის პროქსიმალური კლაკინილი მილაკის



სურ. 5-1. ტიპური ეპითელური უჯრედის სქემატური გამოსახულება.



სურ. 5-2. ნაწლავის შემწოვი ეპითელური უჯრედის ცოცხისებრი ყათანის ელექტრონოგრაფია.

ეპითელური უჯრედები). ამ უჯრედების ზედაპირზე არსებული მრავალი მიკროხაო ერთიან, მოწესრიგებულ სისტემას ქმნის, რომელსაც ცოცხისებრი ყათანი ეწოდება (სურ. 5-2). ცოცხისებრი ყათანის შემქმნელი მიკროხაო-



სურ. 5-3. სტრეოცილები სათესლის დანამატის სადინრის ეპითელური უჯრედების აპიკალურ ნაწილში. ელექტრონოგრაფია.

ბი ერთნაირი ზომისაა. მიკროხაოების ცილოპლაზმაში სიგრძივი მიმართულებით განლაგებული აქტინის მიკროფილამენტების გროვება. ისინი მეზობელ ფილამენტებსა და პლაზმურ მემბრანას სპეციალური ცილების

მეშვეობით უკავშირდებიან. მათი ბაზალური ბოლოები მიკროხაოს ფუძეში მდებარე ტერმინალური ბადის მიკროფილამენტებს ეხლართება.

სტერეოცილები უჯრედის გრძელი, უმოძრო მორჩები. ისინი, ფაქტიურად, გრძელი და დატოტვილი მიკროხაოებია და ჭეშმარიტ წამწამთან მათ საერთო არაფერი აქვთ. მათი დანიშნულება, მიკროხაოების მსგავსად, უჯრედის ზედაპირის ფართობის გაზრდაა (სურ. 5-3).

პაერგამბარა გზებისა და კვერცხსაველის ამომფენი ეპითელური უჯრედების აპიკალურ ზედაპირზე წამწამები გეხვდება. წამწამის შენება II თავშია განხილული. თითოეული უჯრედი 250-მდე წამწამს შეიცავს (სურ. 5-4).

ეპითელური უჯრედის ბაზალურ ზედაპირზე, სადაც უჯრედი შიგა გარემოს, კერძოდ შემავრთებელ ქსოვილს ეხება, გეხვდება ბაზალური ნაოჭები და ინვაგინაციები, რაც უჯრედის ზედაპირის ფართობის გაზრდასა და, შესაბამისად, ამ უბანში ნივთიერებათა ცვლის მაღალ ინტენსივობას განსაზღვრავს.

ეპითელური ქსოვილის მოსაზღვრე მდებარეობის გამო ნებისმიერი სახის ცელა ორგანიზმსა და გარემოს შორის ამ უკანასკნელის მონაწილეობით ხორციელდება.

ეპითელური უჯრედების ფორმა და ზომები საკმაოდ მერყეობს. არჩვენ ბრტყელ, კუბურ და ცილინდრული ფორმის ეპითელიოციტებს. განიგვეთზე უჯრედებს მრავალკუთხა ფორმა აქვს, რასაც ეპითელურ ფენაში უჯრედების ძალიან მჭიდრო განლაგება განაპირობებს. ბირთვის ფორმა ყოველთვის შეესაბამება უჯრედის ფორმას. მაგალითად, კუბური ფორმის უჯრედებს მრგვალი ფორმის ბირთვები აქვთ, ხოლო ცილინდრული ფორმის უჯრედებს – ოვალური. ბრტყელი ეპითელური უჯრედებისათვის ბრტყელი ბირთვე-

ბის არსებობაა დამახასიათებელი. ბირთვის სიგრძივი ღერძი უჯრედის სიგრძივი ღერძის პარალელურია.

როგორც უკვე აღინიშნა, ეპითელური ქსოვილი მოსაზღვრე ქსოვილია. იგი, ერთი მხრივ, გარე გარემოს, მეორე მხრივ კი – შიგა გარემოს ეხება. ეპითელური ქსოვილის ქვეშ ყოველთვის შემავრთებელი ქსოვილი მდებარეობს. ამ ქსოვილებს ერთმანეთისაგან ბაზალური ფირფიტა გამოყოფს. აღნიშნული სტრუქტურა მხოლოდ ელექტრონულ მიკროსკოპში ჩანს, სადაც მას 20-100 ნმ სისქის ელექტრონულად მკერივი ზოლის (lamina densa) შესახებობა აქვს. ზოგიერთ შემთხვევაში ბაზალური ფირფიტის ერთ-ერთ ან ორივე მხარეს ელექტრონულად ნაკლებად მკერივი ზოლი (lamina lucida, lamina rara) მდებარეობს. ბაზალური ფირფიტა IV ტიპის კოლაგენს, გლიკოპროტეინებს (ლამინინსა და ენტაქტინს) და სხვადასხ-



სურ. 5-4. აღამიანის კვერცხსაველის შიგნითა ზედაპირის სკანოგრამა. განიჩევა წამწამები და უწამწამო უჯრედების ზედაპირები. უწამწამო უჯრედები მოკლე მიკროხაოებს შეიცავს.

ვა სახის პროტეოგლიკანებს შეიცავს (სურ. 5-5).

ქვეშმდებარე შემაერთებელ ქსოვილთან ბაზალური ფირფიტა ე.წ. ღუზა ფიბრილებით არის დაკავშირებული. ეს ფიბრილები სპეციალური VII ტიპის კოლაგენით იქმნება. ზოგიერთ უბანში ამ კავშირის შექმნაში ელასტიკური მემბრანების სისტემის მიკროფიბრილების კონებიც მონაწილეობს.

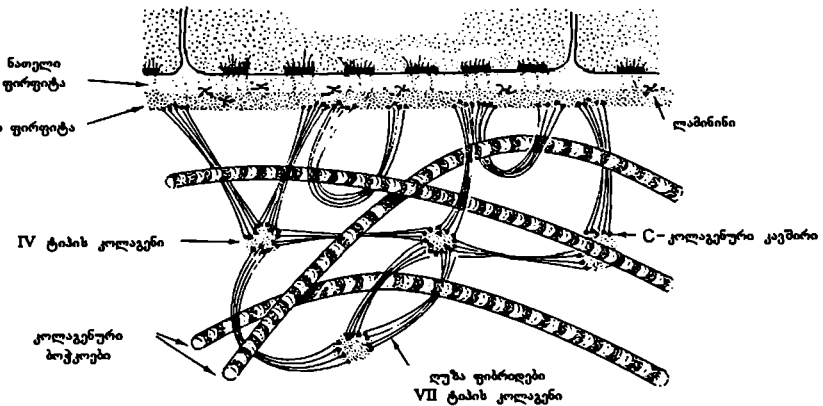
უნდა აღინიშნოს, რომ ბაზალური ფირფიტა გეხედება ყველგან, სადაც კი შემაერთებელი ქსოვილი რომელიმე სხვა ქსოვილს ეხება. ასე რომ, ბაზალური ფირფიტა მხოლოდ ეპითელური ქსოვილისათვის დამახასიათებელ სპეციალურ სტრუქტურას არ წარმოადგენს, თუმცა სახელწოდება ეპითელურ ქსოვილთან მისი დამოკიდებულებით განისაზღვრება. თავისი მოსაზღვრე მდებარეობის გამო ეპითელური უჯრედები შემაერთებელ ქსოვილს მხოლოდ ბაზალური ზედაპირით ეხება და, შესაბამისად, ბაზალური ფირფიტაც მხოლოდ ამ მონაკვეთში მდებარეობს. კუნთოვან, ცხიმოვან ან ნერვულ ქსოვილებში, სადაც

შემაერთებელი ქსოვილი ყოველი მხრიდან აკრავს უჯრედებს, ბაზალური ფირფიტა მთლიანად ფარავს უჯრედების ზედაპირს და მათ ირგვლივ მდებარე შემაერთებელი ქსოვილისაგან გამოყოფს.

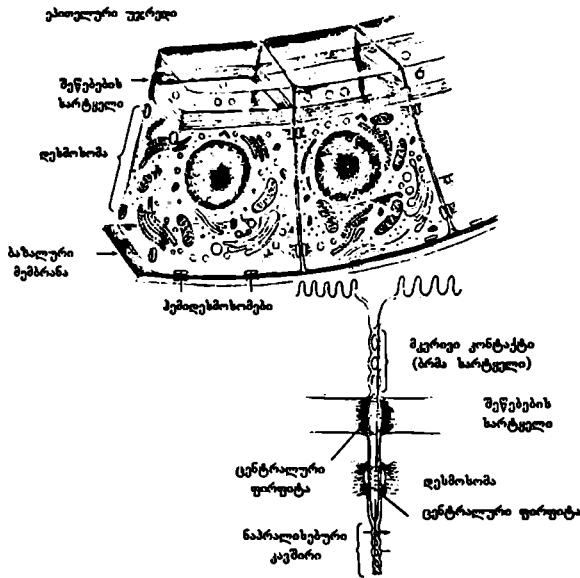
ბაზალური ფირფიტის შემადგენელ კომპონენტებს ეპითელური, კუნთოვანი, ცხიმოვანი და ა.შ. უჯრედები გამოიმუშავენს. ზოგიერთ შემთხვევაში ბაზალურ ფირფიტას შემაერთებელი ქსოვილის მხრიდან რეტიკულური ბოჭკოების კარგად განვითარებული ბადე უკავშირდება, რომელსაც რეტიკულურ ფირფიტას უწოდებენ. რეტიკულურ ბოჭკოებს შემაერთებელი ქსოვილის უჯრედები წარმოქმნიან. ბაზალური მემბრანა რამდენიმე მნიშვნელოვან ფუნქციას ასრულებს:

- წარმოადგენს ქსოვილთა შორის სტრუქტურულ და ფილტრაციულ ბარიერს;
- მონაწილეობს უჯრედის პოლარობის ჩამოყალიბებაში;
- მონაწილეობს უჯრედების პროლიფერაციისა და დიფერენციაციის პროცესების რეგულაციაში;

ეპითელური უჯრდი



სურ. 5-5. ეპითელური უჯრედის ბაზალურ ფირფიტასა და ქვეშმდებარე ქსოვილთან ურთიერთობის სქემატური გამოსახულება.



სურ. 5-6. ეპითელური უჯრედების გვერდით ზედაპირებზე უჯრედშორისი კავშირების განლაგების სქემატური გამოსახულება.

- გაელენას ახდენს უჯრედთა მეტაბოლიზმზე;
- ხელს უწყობს მიმდებარე პლაზმურ მემბრანაში ცილების სპეციალურ განლაგებას;
- არეგულირებს უჯრედთა მიგრაციის პროცესს.

გარდა ამისა, როგორც ვარაუდობენ, ბაზალური მემბრანა შეიცავს ინფორმაციას, რომელსაც თავისი წელიწადი შეაქვს უჯრედშორისი ურთიერთობების ჩამოყალიბების პროცესს. მაგალითად, ცნობილია, რომ კუნთოვან უჯრედებში ბაზალური ფიფიტის არსებობა ახალი ნერვო-კუნთოვანი კავშირის ჩამოყალიბებისათვის არის აუცილებელი.

სინათლის მიკროსკოპში ეპითელური უჯრედების ქვეშ შიმ-დადებითი შრე განირჩევა, რომელსაც ბაზალურ მემბრანას უწოდებენ. ეს უკანასკნელი ბაზალური და რეტისკულური ფიფიტების ერთობლიობას წარმოადგენს. შესაბამისად, ეს სტრუქტურა შე-

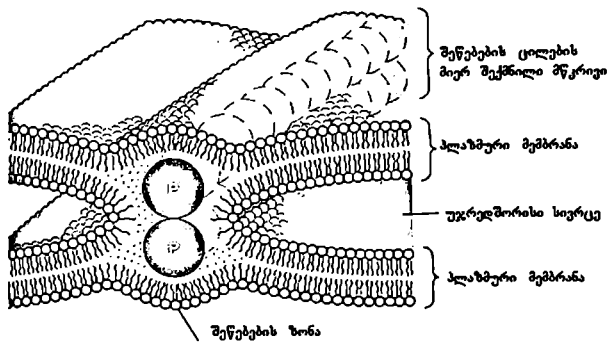
დარებით სქელია, რაც სინათლის მიკროსკოპში შესაძლებელს ხდის მის გარჩევას.

უჯრედშორისი კავშირები

ეპითელური უჯრედები ერთმანეთთან დაკავშირების ისეთი მდიდარი უნარით ხასიათდება, რომ მათ განცალკევებას საკმაოდ დიდი ძალა სჭირდება. ასეთი ურთიერთკავშირების არსებობა ეპითელურ ქსოვილს ბარიერულ ფუნქციას ანიჭებს.

ეპითელური უჯრედების ლატერალურ ზედაპირებზე რამდენიმე სახის სპეციალური (სტრუქტურულად და ფუნქციურად განსხვავებული) კავშირი არსებობს. ეს კავშირები ეპითელური უჯრედების ფენაში აპიკალური ზედაპირიდან ბაზალური ზედაპირის მიმართულებით გარკვეული თანმიმდევრობით არის განლაგებული (სურ. 5-6).

აპიკალურ ზედაპირთან ყველაზე ახლოს

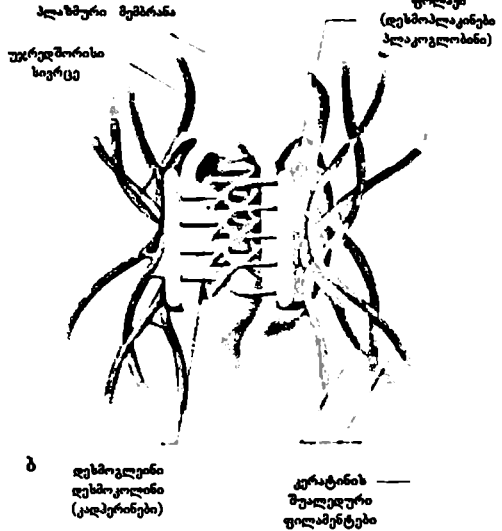


5-7. მემბრანული ცილების საგარაუდო ორგანიზაცია ბრმა სარტყელის მიდამოში

მკერივი კონტაქტი ახ იოთა საოტყელი (zonula occludens) მდებარეობს (სურ. 5-6). ეს კაე-შირი ეპითელურ უჯრედს სარტყელივით აკრავს და მას ეპითელიუმის ფენაში ირგვლივმდებარე ყველა უჯრედთან აკავშირებს. ამ კაეშირის მიდამოში უჯრედები ერთმანეთისაგან დაახლოებით 0,1 – 0,3 მკმ-ით არის დაშორებული. კაეშირის მთელ სიგრძეზე მეზობელი უჯრედების მემბრანები 2-4 ადგილას ერთმანეთს ისე ერწყმის, რომ უჯრედშორისი სივრცის სრული პერმეტიზაცია ხდება (სურ. 5-7). მემბრანის ციტოპლაზმისმხრივ ზედაპირზე მეტ-ნაკლებად პარალელურად განლაგებული მონანატომოზე ფიბრილების ბადეა. ეს ფიბრილები უშუალოდ ან არაპირდაპირი გზით ციტოქონჩის ელემენტებს უკავშირდება. მკერივი კონტაქტი სხვა დანარჩენ კაეშირებს შორის ყველაზე მტკიცეა. მისი ძირითადი დანიშნულება უჯრედშორისი სივრცეების პერმეტული დახშობაა, რაც დიდი და მცირე მოლეკულების პარაუჯრედულ ტრანსპორტს ხელს უშლის. გარდა ამისა, მკერივი კონტაქტები აპიკალურ და ბაზოლატერალურ ნაწილებს შორის მემბრანის ინტეგრალური ცილების დიფუზიას შეუძლებელს ხდის. ეპითელური უჯრედებისათვის, რომლებიც მკვეთრად პოლარული უჯრედებია, ამ ფუნქციას მეტად დიდი მნიშვნელობა აქვს.

ბრმა სარტყელის ქვეშ, ასევე აპიკალურ

ზედაპირთან ახლოს, **შეწებების სარტყელი** (zonula adherens) მოთავსებული. მკერივი კონტაქტის მსგავსად, ეს უანასკნელი წრიულად აკრავს უჯრედს გვერდით ზედაპირზე. მის ჩამოყალიბებაში მემბრანასთან ერთად ციტოპლაზმაც მონაწილეობს. ამ კაეშირის მიდამოში მეზობელი უჯრედები ერთმანეთისაგან გამოყოფილია 15-20 ნმ-ის სიგანის სივრცით, რომელიც დაბალი ელექტრონული სიმკვრივის მქონე მასალითაა ამოვსებული. კაეშირის მიდამოში მემბრანის შიგნითა ზედაპირზე ციტოპლაზმის გამკერივებული უბანია. ძლიერ გადიდებაზე ჩანს, რომ ეს გამკერივებული უბნები იქმნება ნატიფი ფილაამენტების ბადით, რომელიც შემდგომში ციტოპლაზმის აქტინის ფილაამენტებით მდიდარ მონაკეთში გადადის. ეს ეწ **ტერმინალური ბადეა**. იმუნოჰისტოქიმიურად ამ უბნებში აქტინი და მასთან დაკავშირებული ცილები – α -აქტინინი და ვინკულინი ელინდება. შეწებების სარტყელის მიდამოში მემბრანა შეიცავს კადჰერინის მოლეკულების დიმერებს, რაც უჯრედშორისი ადჰეზიის განხორციელების საშუალებას იძლევა. შეწებების სარტყელი ციტოპლაზმის მხრიდან ეპითელური უჯრედების ზედა (აპიკალურ) ნაწილის სპეციალურ სტრუქტურებს (მიკროზომები, შემწოვი ყაეთანი, ტერმინალური ბადე) უკავშირდება. საფიქრებელია, რომ შეწებების სარტყელი აღნიშნული სპეციალური სტრუქტურების



სურ. 5-8. დესმოსომა.
 ა. ელექტრონოგრაფი; ბ. სქემატური გამოსახულება.

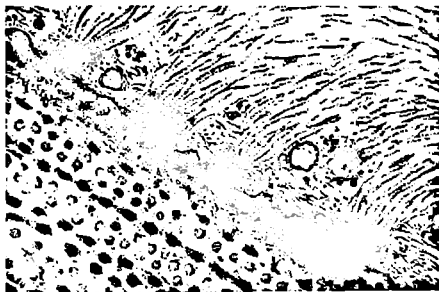
ტურების სტაბილიზაციას განაპირობებს. მესამე ტიპის კავშირს **დესმოსომა** ან **შეწებების ხალი** (macula adherens) ეკუთვნის (სურ. 5-8). ზემოთ განხილული კავშირებისაგან განსხვავებით, დესმოსომა ეპითელური უჯრედის ზედაპირზე უწყვეტ სარტყელს არ ქმნის. იგი შეწებების სარტყლის ქვეშ და უჯრედის გვერდითი ზედაპირის სხვა უბნებში განცალკევებული ფოლაქების (ხალების) სახით არის გაფანტული. დესმოსომა შედგება ორი ნახევრისაგან, რომელთაგან თითოეულს ორი მეზობელი უჯრედის მემბრანა ქმნის. დესმოსომის მიდამოში უჯრედებს შორის 15-20ნმ სიღრმის სივრცეა, რომლის ცენტრალურ ნაწილში განიჭევა თხელი, ელექტრონულად მკერძი ზოლი, რომელსაც ცენტრალური ფირფიტა ეწოდება. დესმოსომის თითოეული ნახევრის მემბრანის შიგნითა ზედაპირს უკავშირდება ელექტრონულად მკერძი „ფოლაქი“, რომელსაც, თავის მხრივ, შუალედური ფილამენტები უმაგრდება. ამრიგად, დესმოსომის უბნებში მეზობელი უჯრედების ციტორონჩების დაკავშირება ეპითე-

ლური ფენის სტაბილურობას განაპირობებს. დესმოსომების მთლიანობა კალციუმდამოკიდებულია, ვინაიდან ადამიანის დესმოსომის მიდამოში კადერინები განაპირობებს. კალციუმის ნაკლებობისას დესმოსომის ორი ნახევარი ერთმანეთს შორდება და კავშირი ირღვევა. დღეისათვის, დესმოსომის შემადგენლობაში გლიკოპროტეინებს: **დესმოგლეინს**, **დესმოკოლინებს** და **დესმოპლაკინებს** არჩევენ. დესმოგლეინი და დესმოკოლინი ადამიური მოლეკულებია (კადერინებია). დესმოკოლინი ყოველთვის დესმოსომის უჯრედ შორის (ნარალინსმხრივ) ზედაპირზე გვხვდება. მეზობელი მემბრანების დესმოკოლინების ერთმანეთთან დაკავშირებით ცენტრალური ფირფიტა იქმნება. ცენტრალური ფირფიტის შექმნაში ნაწილობრივ დესმოგლეინიც მონაწილეობს. ამავე დროს დესმოგლეინი მკერძი ფოლაქის შემადგენლობაშიც გვხვდება. დესმოპლაკინი (პლაკოგლომინი) მხოლოდ დესმოსომის ციტოპლაზმის მხრივ უბანში მკერძი ფოლაქის შემადგენლობაში გვხვდება,

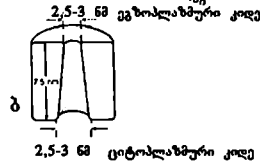
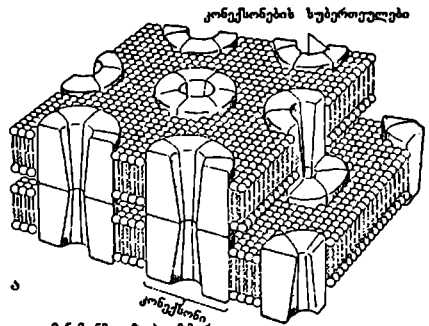
სადაც მას ღუზა შუალედური ფილამენტები უკავშირდება.

უჯრედის ლატერალურ ზედაპირზე განთავსებული დენდროსომების გარდა, ბაზალურ ზედაპირზე გვხვდება *ჰემიდენდროსომები*. მათი მეშვეობით ეპითელური უჯრედები ბაზალურ მემბრანას უკავშირდება. კავშირის ეს სახე დენდროსომის მხოლოდ ერთ ნახევარს შეიცავს (სურ. 5-9).

ზემოთ ჩამოთვლილის გარდა, ეპითელურ უჯრედებს შორის გვხვდება საოცრად ნატიფი კავშირები, რომელთა დანახვა სინათლის მიკროსკოპში არ ხერხდება. ამ კავშირებს *ნაპარალისებრი კავშირებს ან ნექსუსებს* უწოდებენ. კავშირის უბანში უჯრედშორისი სივრცე 36მ-ზე მცირეა. მიუხედავად ამისა, ამ უბანში მემბრანების შერწყმა არ ხდება. ამ კავშირის მიდამოში მეზობელ მემბრანებში ერთმანეთის პირისპირ ორი მემბრანული არხი მდებარეობს. ამ არხების შემქმნელ ცილოვან სტრუქტურებს *კონექსონები* ეწოდება. კონექსონებს განივკვეთზე ექვსკუთხა (ჰექსაგონალური) ფორმა აქვს. ისინი ცილინდრისმაგვარი სტრუქტურებია. ამ ცილინდრის შიგნით რამდენიმე ნმ სიღრმის სივრცეა. მეზობელი კონექსონები ერთმანეთის პირისპირ არის განლაგებული (სურ. 5-10). მათი ცილინდრული ფორები ქმნის ერთიან სივრცეს, რომლის მეშვეობითაც იონ-



სურ. 5-9. ჰემიდენდროსომები უჯრედის ბაზალურ ნაწილში. ელექტრონოგრაფია.



სურ. 5-10. ნაპარალისებრი კავშირის აგებულება. ა. მეზობელი მემბრანების კონექსონები ერთმანეთის პირდაპირ არის განლაგებული და ქმნის ერთიან არხს, რომლის მეშვეობითაც ორი მეზობელი უჯრედის ციტოპლაზმა ერთმანეთს უშუალოდ უკავშირდება. ბ. ნაპარალისებრი კავშირის ზომები.

ები, ციკლური ნუკლეოტიდები, ამინომჟავები და სხვა მცირე მოლეკულები, რომელთა ზომა 26მ-ს არ აღემატება, უჯრედშორისი სივრცის გაუვლელად უჯრედშიდან უჯრედში გადადის. ნექსუსების განვლადობაზე მნიშვნელოვან გავლენას pH და თავისუფალი კალციუმის იონების კონცენტრაცია ახდენს. კალციუმის იონების რაოდენობის მატებამ, შესაძლოა, კონექსონების დეფორმაცია და არხების დახურვა გამოიწვიოს.

აღსანიშნავია, რომ მკერძი კონტაქტი და შეწყობების სარტყელი მხოლოდ ეპითელური ქსოვილისათვის არის დამახასიათებელი. დენდროსომები გულის განივზოლიან და გლუვ კუნთოვან უჯრედებს შორისაც გვხვდება, ხოლო ნექსუსები, ეპითელურის გარდა, დიდი რაოდენობით არის კუნთოვან და ნერვულ უჯრედებს შორის.

ბავშვირი კლინიკასთან

ეულგარული ქემფიგუსი (pemphigus vulgaris) კანის დაავადებაა, რომლის დროსაც ადგილი აქვს აუტოანტიხსეულების გამოშვებას დესმოსომების ცილების მიმართ. აუტოანტიხსეულებთან დაკავშირების უმეტეს შემთხვევაში დესმოსომის ცილების ურთიერთობა ირღვევა, რაც უჯრედშორისი კავშირების დაშლას განაპირობებს. ადგილი აქვს უჯრედშორისი სითხის კარგვას. შესაბამისი მკურნალობის გარეშე დაავადება სიკვდილით მთავრდება.

ეპითელური ქსოვილის ტიპები

როგორც აღნიშნული იყო, ეპითელური ქსოვილის ორი მთავარი სახე არსებობს – მფარავი და ჯირკვლოვანი.

მფარავი ეპითელიუმი. მფარავი ეპითელიუმიში ეპითელური უჯრედები ფენებად არის განლაგებული. ფენების რაოდენობის მიხედვით ერთშრიანი და მრავალშრიანი ეპითელიუმს არჩევენ (სურ. 5-11). ეპითელიუმი ერთშრიანია, თუ ეპითელური ფენის ყველა უჯრედი თავისი ბაზალური ზედაპირით ბაზალურ ფირფიტას ეხება. თუ ეპითელიუმი რამდენიმე ფენისაგან შედგება, რომელთაგან ყველაზე ღრმა ბაზალურ მემბრანას ეხება, ხოლო დანარჩენი ერთმანეთის ზემოთ მდებარეობს, მას მრავალშრიანს უწოდებენ.

უჯრედთა ფორმის მიხედვით ერთშრიანი ეპითელიუმს ბრტყელ, კუბურ და ცილინდრულ ეპითელიუმად ყოფენ (სურ. 5-11).

ერთშრიანი ბრტყელ ეპითელიუმს მფარავი ეპითელიუმი და ენდოთელიუმი ეკუთვნის. ენდოთელიუმი მეზენქიმური წარმოშობისაა და სისხლძარღვების შიგნითა ზედაპირს ამოკფენს. მეზოთელიუმი ცელომის ღრუს მფარავი ეპითელიუმი მეზოთელიუმისაგან წარმოიქმნება და ორგანიზმის ღრუებს (გულ-მკერდის, მუცლის და პერიკარდიუმის ღრუები) ამოკფენს.

ერთშრიანი კუბური ეპითელიუმი შედგება კუბური ფორმის უჯრედებისაგან, რომლებსაც მრგვალი ფორმის ბირთვები

აქვთ. ეპითელიუმის ეს ტიპი გვხვდება თირკმლის მილაკებში, ფარისებრ ჯირკვლაში, ზოგიერთი ჯირკვლის სადინარში და ა.შ.

ერთშრიანი ცილინდრული ეპითელიუმი კუჭისა და ნაწლავების ეპითელურ საფარველს ქმნის.

არსებობს ერთშრიანი ეპითელიუმის განსაკუთრებული ტიპი, რომელსაც, მრავალშრიანი მოციმციმე ეპითელიუმი ან ცრუ მრავალშრიანი ეპითელიუმი ეწოდება. მრავალშრიანი ეპითელიუმში, ერთშრიანი ეპითელიუმის ზემოთ აღნიშნული სახეებისაგან განსხვავებით, უჯრედებს სხვადასხვა ფორმა და ზომები აქვს. მართალია, ყოველი მათგანი ბაზალურ ფირფიტას ეხება, მაგრამ მათი სხვადასხვა სიმაღლის გამო, სანათურის ზედაპირს მხოლოდ ზოგიერთი აღწევს. ამ ტიპის ეპითელიუმის შემადგენლობაში შედის:

► ცილინდრული უჯრედები, რომლებიც ძირითადად, ეპითელიუმის აპიკალურ ზედაპირს ქმნიან; ამ უჯრედების თავისუფალ ზედაპირზე დიდი რაოდენობით წამწამია მოთავსებული.

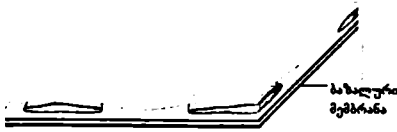
► ფიალისებრი უჯრედები, რომლებიც წამწამიანი უჯრედების მსგავსად ეპითელური ფენის აპიკალური ზედაპირის შექმნაში მონაწილეობს. ისინი ჯირკვლოვანი უჯრედებია, რომლებიც ლორწოს გამომიშუაებენ.

► ბაზალური უჯრედები, რომლებიც წამწამიანი და ფიალისებრი უჯრედების ფუტეში, ბაზალური მემბრანის მახლობლად მდებარეობს. ეს უჯრედები მოკლეა და ეპითელიუმის ზედა ზედაპირს ვერ აღწევს.

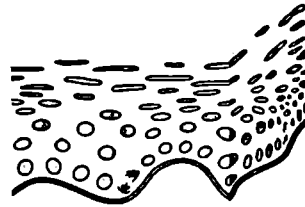
უჯრედების ფორმისა და ზომის განსხვავება მათი ბირთვების სხვადასხვა დონეზე განლაგებას განაპირობებს, რაც ეპითელური ქსოვილის აღნიშნულ ტიპს ცრუ მრავალშრიან შესახედაობას აძლევს.

მრავალშრიანი ეპითელიუმის რამდენიმე სახე არსებობს.

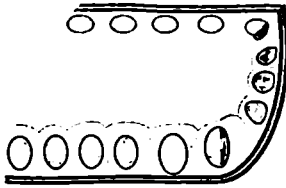
მრავალშრიანი ბრტყელი გარქოვანებული ეპითელიუმი ძირითადად კანში გვხვდება. იგი უჯრედების რამდენიმე ფენისაგან შედგება. უჯრედები, რომლებიც უშუა-



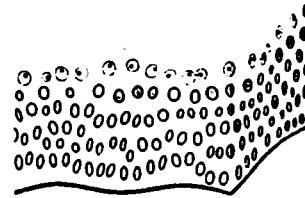
1



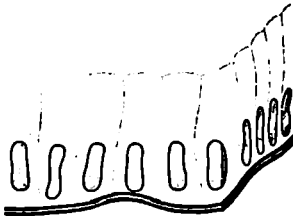
5



2



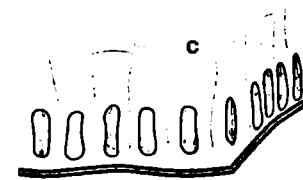
6



3



7



4

- სურ. 5-11. მფარავი ეპითელიუმის სახეები.
1. ერთშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმი;
 2. ერთშრიანი კუბური ეპითელიუმი;
 3. ერთშრიანი ცილინდრული ეპითელიუმი;
 4. ერთშრიანი მოციმციმე ეპითელიუმი;
 5. მრავალშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმი;
 6. მრავალშრიანი გარდამავალი ეპითელიუმი;
 7. ერთშრიანი მრავალრიგიანი მოციმციმე ეპითელიუმი;

ლოდ ბაზალურ ფირფიტას ეხება, ცილინდრული ფორმისაა. ამ შრეს ბაზალური შრე ეწოდება. ბაზალური შრის უჯრედები მალაღი პროლიფერაციული აქტივობით ხასიათდება. მათ ზემოთ მდებარე უჯრედებს შორის დიდი რაოდენობით დემოსომებიცაა, რაც ამ უჯრედებს დამახასიათებელ შესახედაობას აძლევს. ამ შრეს წვეტიანი უჯრედების შრე

უწოდებენ. თანდათანობით უჯრედები ბრტყელ ფორმას იღებს და მათში დამახასიათებელი მარცვლოვანება ჩნდება. ეს კერატოკოილინის მარცვლეობა, რომლისგანაც შემდგომში კერატინი წარმოიქმნება. ამ შრეს მარცვლოვანი შრე ეწოდება. მარცვლოვანი შრის ზემოთ უჯრედები თანდათან კვდება და რქოვანა შრის წარმოქმნაში მონაწილეობს.

მრავალშრიანი ბრტყელი გაურქოვ-
ანებელი ეპითელიუმი ამოჰყენს პირის
ღრუს, საყლაპავს, საშოს და ა.შ. კანისაგან
განსხვავებით, მისი ზედაპირი ყოველთვის
ლორწოთია დაფარული და სველია. მასში
ბაზალური, წვეტიანი და ბრტყელი უჯრედ-
ების შრეებს არჩევენ.

მრავალშრიანი ცილინდრული ეპითე-
ლიუმი შედარებით იშვიათად გვხვდება. იგი
ზოგიერთი ჯირკელის (მაგ. სანერწყვე ჯირ-
კელების) სადინრების გარკვეულ მონაკვეთ-
ებს ამოჰყენს.

მრავალშრიანი გარდამავალი ეპითე-
ლიუმი შარდის გამომტან გზებს (შარდ-
საწვეოს, შარდის ბუშტსა და შარდსადენს)
ამოჰყენს. ამ ტიპის ეპითელიუმის ზედა-
პირული უჯრედები ფორმას შარდის გა-
მომტანი გზების ავსების ხარისხის შესაბამ-
ისად იცვლის.

ზემოთაღნიშნულის გარდა, ეპითელიუმის
ორი განსაკუთრებული ტიპი არსებობს:

➤ ნეიროეპითელიური უჯრედები – ეპითე-
ლური წარმოშობისაა და მგრძობიარე (სენ-
სორული) ფუნქციები აქვს (მაგ. ყნოსვის ან
გემოვნების ეპითელიუმი).

➤ მიოეპითელიური უჯრედები – და-
ტოტეილი უჯრედებია, რომლებიც დიდი
რაოდენობით მიოზინისა და აქტინის ფილა-
მენტებს შეიცავს და შეეკუმშვის უნარით ხა-
სიათდება. ისინი, ძირითადად, სარძევე, სანერ-
წყვე და საოფლე ჯირკელების აცინუსების
ორგელივ მდებარეობს.

ჯირკვლოვანი ეპითელიუმი

ჯირკვლოვანი ეპითელიუმი ჯირკვლებს
წარმოქმნის. ჯირკვლოვანი ეპითელიუმის
უჯრედებს სეკრეციის უნარი გააჩნია.

სეკრეცია უჯრედის მიერ ბიოსინთეზის
გზით მარტივი ნივთიერებების რთულ კომ-

პლექსურ ნაერთებად გარდაქმნისა და მათი
გარეთ გამოყოფის პროცესია. ასეთი უნა-
რის მქონე უჯრედებს ჯირკვლოვანი უჯრე-
დები ან გლანდულოციტები ეწოდება.

ორგანიზმში სეკრეტის გამოყოფის თავისე-
ბურების მიხედვით ჯირკვლებს ეგ-
ზოკრინულ და ენდოკრინულ ჯირკვლე-
ბად ყოფენ.

ეგზოკრინული ჯირკვლები მორფო-
ლოგიურად სეკრეციული ნაწილისა და
გამომტანი სადინრისაგან შედგება. სეკრე-
ციულ ან ტერმინალურ ნაწილში სეკრეტის
წარმოქმნა და გამოყოფა ხდება, სადინარი კი
ამ სეკრეტის ტრანსპორტში მონაწილეობს.

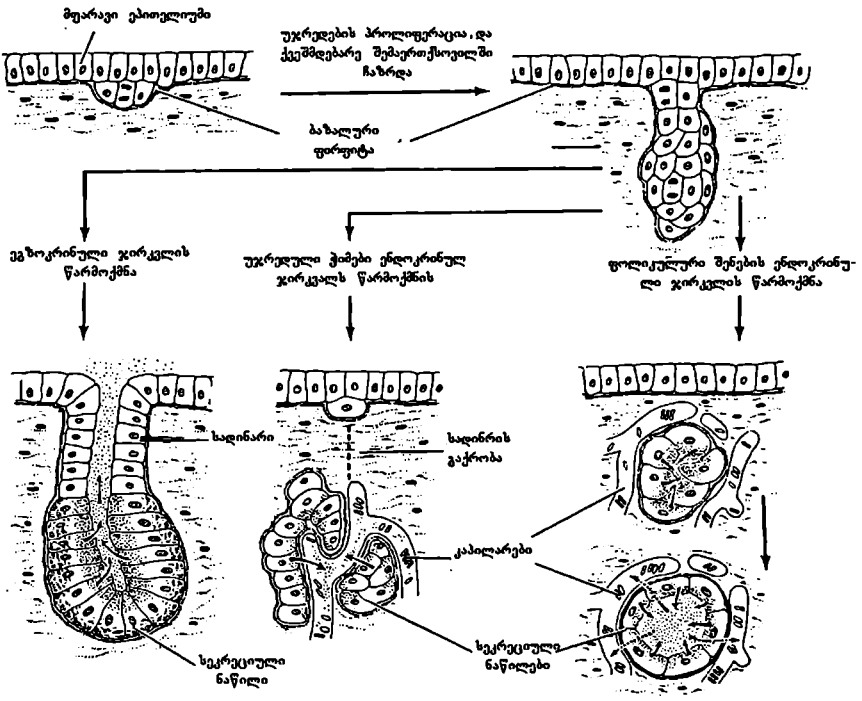
ენდოკრინულ ჯირკვლებს გამომტანი სა-
დინარი არა აქვს და წარმოქმნილ სეკრეტს
გლანდულოციტები უჯრედშორის სივრცე-
ში გამოყოფს, საიდანაც სეკრეტი სისხლში,
იშვიათად კი ლიმფაში ხვდება. ენდოკრინუ-
ლი ჯირკვლების სტრუქტურულ-ფუნქციური
თავისებურებანი მოგვიანებით იქნება განხი-
ლული.

ჯირკვლოვან უჯრედებში სეკრეტის წარ-
მოქმნისა და გამოყოფის პროცესს ციკლური
ხასიათი აქვს. სეკრეციული ციკლი
რამდენიმე ფაზად იყოფა. პირველ ფაზაში
უჯრედები სეკრეტის სინთეზისათვის საჭირო
ნივთიერებების ათვისებას ახდენს. მეორე
ფაზა სინთეზის ფაზაა, რომელიც ენ-
დოპლაზმურ ბადეზე იწყება და გოლჯის
აპარატში სეკრეციული გრანულების ჩამოყ-
ალიბებით მთავრდება. სეკრეციული გრან-
ულები უჯრედის აპიკალურ ნაწილში
გროვდება. ამ ფაზას დაგროვების ფაზა
ეწოდება. შემდეგ სეკრეციული გრანულები
უჯრედიდან გამოიყოფა (სეკრეციის ფაზა)
და ციკლი თავიდან იწყება.

გლანდულოციტის სეკრეციის ხასიათის
მიხედვით ჯირკვლებს მეროკრინულ,
აპოკრინულ და პოლოკრინულ ჯირკვ-

ლებად ყოფენ. მეროკრინული სეკრეციის დროს სეკრეტი უჯრედიდან ეგზოციტოზის გზით, პლასმალემის დაზიანების გარეშე, გამოიყოფა. ადამიანის ჯირკვლების უმრავლესობა (როგორც ეგზოკრინული, ისე ენდოკრინული) მეროკრინული ტიპისაა. აპოკრინული სეკრეციისას სეკრეტის გამოყოფა უჯრედის აპიკალური ნაწილის დაზიანებას იწვევს. ამ შემთხვევაში უჯრედს, სეკრეციულ გრანულულებთან ერთად, ციტოპლაზმის აპიკალური ნაწილიც სცილდება. შემდგომში უჯრედის მთლიანობა აღსდგება და სეკრეციული ციკლი თავიდან იწყება. აპოკრინული სეკრეცია სარძევე ჯირკვალს ახასიათებს. უჯრედის დაზიანების ხარისხის მიხედვით მიკროაპოკრინულ და მაკროაპოკრინულ სეკრეციას არჩევენ.

პოლოკრინული სეკრეციის დროს ჯირკვლოვანი უჯრედი მთლიანად იშლება. ამ გზით გამოყოფს სეკრეტს ქონის ჯირკვლები. ჯირკვლები მფარავი ეპითელიუმის ქვეშ მდებარე შემავრთებელ ქსოვილში ჩაზრდის შედეგად წარმოიქმნება (სურ. 5-12). ამ პროცესში, თანმიმდევრულად ჯერ სადინარი და შემდეგ ტერმინალური (სეკრეციული) ნაწილი წარმოიქმნება. თავდაპირველად ყველა ჯირკვალი ეგზოკრინულია. ეგზოკრინული ჯირკვლები მფარავი ეპითელიუმთან კავშირის სადინრის სახით მუდმივად ინარჩუნებს და წარმოქმნილ სეკრეტს ამ მფარავი ეპითელიუმის ზედაპირზე გამოყოფს. ენდოკრინული



სურ. 5-12. ჯირკვლების წარმოქმნა მფარავი ეპითელიუმიდან. (L. Junqueira, J. Carneiro, R. Kelley, Basic Histology, 1998 მიხედვით)

ჯირკვლების წარმოქმნის პროცესში სადინრის უჯრედები კვდება, სადინარი იხურება, ატროფიას განიცდის და ჯირკვალი მის წარმოქმნელ ზედაპირთან კავშირს კარგავს. ამის შემდეგ ჯირკვლოვანი უჯრედების სეკრეტი უშუალოდ უჯრედშორის სივრცეში გამოიყოფა და ორგანიზმის სხვადასხვა უბანში ბიოლოგიური სითხეების (სისხლი, ლიმფა, ქსოვილოვანი სითხე) მეშვეობით გადაიტანება.

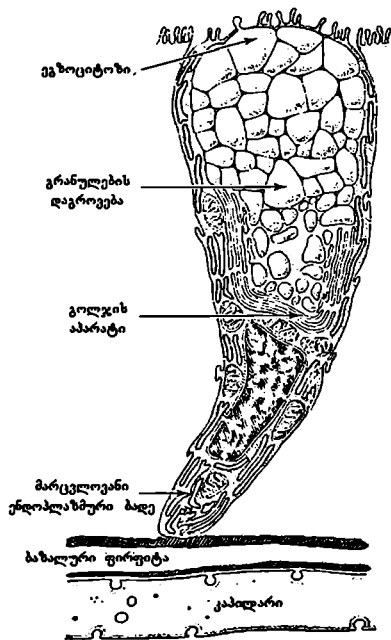
ჯირკვლები ერთუჯრედიანი და მრავალუჯრედიანი შეიძლება იყოს. ერთუჯრედიანი ჯირკვლების ყველაზე გავრცელებულ სახეს ფილისებური უჯრედი წარმოადგენს, რომელიც ნაწლავის, ბრონქების და ა.შ. მფარავი ეპითელიუმის უჯრედებს შორის არის გაფანტული (სურ. 5-13). იგი გამოიმუშავენებს გლიკოპროტეინ მუცინს, რომელიც წებოვანი სითხის – ლორწოს ძირითადი შემადგენელი ნაწილია. ფილისებურ უჯრედს ეიწრო ბაზალური და ფართო აპიკალური ნაწილი აქვს. ბირთვი ბაზალურ ნაწილში მდებარეობს. მის გვერდით და ქვემოთ მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადის პარალელური არხები და თავისუფალი პოლისომები, რაც ციტოპლაზმის ამ ნაწილის ბაზოფილიას განაპირობებს. ბირთვის ზემოთ ძალიან კარგად განვითარებული გოლჯის აპარატი მდებარეობს. უჯრედის აპიკალური ნაწილის ციტოპლაზმა მუცინის შემცველი მემბრანული ბუშტუკებით არის გადავსებული.

ლორწოს სეკრეციას ფილისებური უჯრედები განუწყვეტლივ ახდენს. ამ პროცესის გააქტივება ქიმიური გამღიზიანებლის ან პარასიმპატიკური ნერეული სტიმულის მოქმედებით ხდება.

ფილისებური უჯრედების განახლება საკმაოდ ინტენსიურად მიმდინარეობს. მაგ. ნაწლავის ეპითელიუმში მათი სიცოცხლის ხანგრძლივობა დაახლოებით 4 დღეა.

ეპითელურ ფენასთან დამოკიდებულების მიხედვით ენდო- (ეპითელურ ფენაში მდებარე) და ეგზოეპითელურ (ეპითელური ფენის გარეთ მდებარე) ჯირკვლებს არჩვენენ. ადამიანის ორგანიზმში ენდოეპითელურ ჯირკვლებს ფილისებური უჯრედი ეკუთვნის. დანარჩენი ჯირკვლები – ეგზოეპითელურია.

ადამიანის ორგანიზმში, ფილისებური უჯრედების გარდა, ყველა ეგზოკრინული ჯირკვალი მრავალუჯრედიანია. როგორც აღინიშნა, მრავალუჯრედიანი ეგზოკრინული ჯირკვალი გამომტანი სადინრისა და ტერმინალური სეკრეციული ნაწილისაგან შედგება.

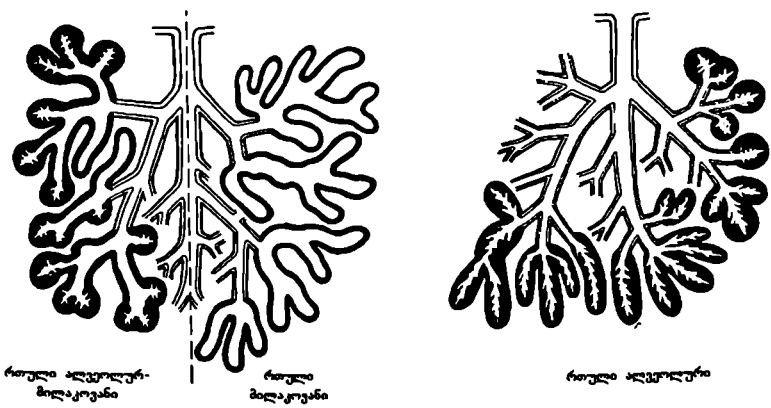
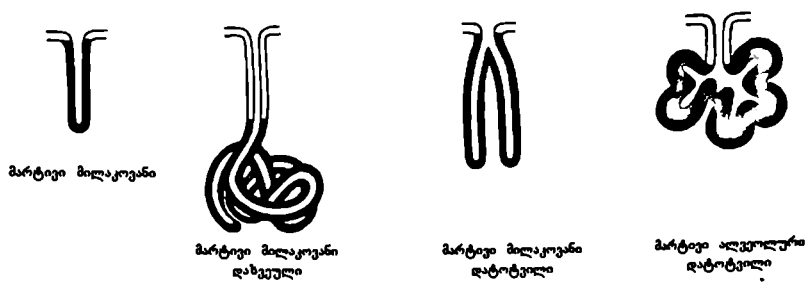


სურ. 5-13. ფილისებური უჯრედის აგებულების სქემა.
(L. Junqueira, J. Carneiro, R. Kelley, Basic Histology, 1998 მიხედვით)

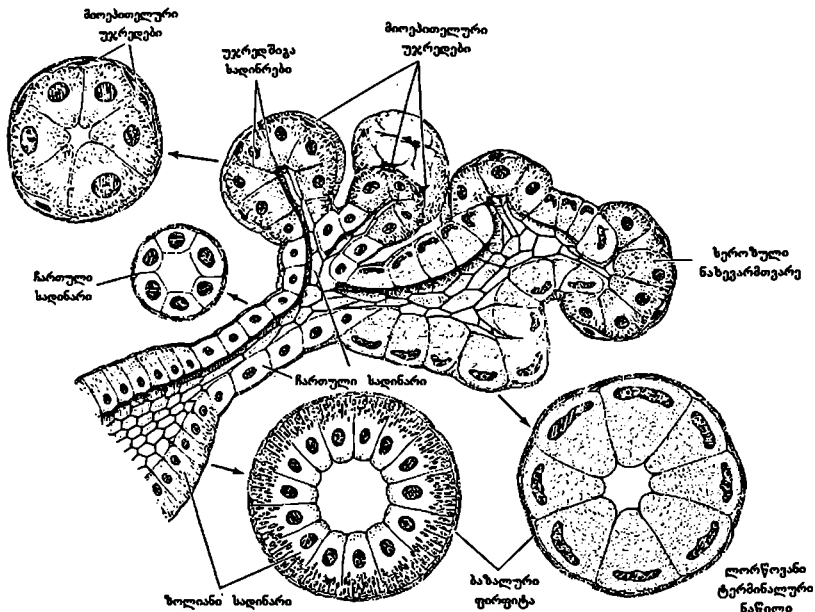
სადინრების რაოდენობის მიხედვით ჯირკვლებს მარტივ და რთულ ჯირკვლებად ყოფენ. მარტივია ჯირკვალი, რომელსაც ერთი სადინარი აქვს. ჯირკვალს, რომელსაც მრავალი სადინარი აქვს, რთულს უწოდებენ (სურ. 5-14). ტერმინალური ნაწილის ფორმის მიხედვით ეს ჯირკვლები შეიძლება იყოს მილაკოვანი ან ალვეოლური, ხოლო ტერმინალური ნაწილის რაოდენობის მიხედვით დატოტვილი და დაუტოტავი. მარტივი მილაკოვანი ჯირკვლები სწორი, მილაკის ფორმისაა, რის გამოც სადინრისა და ტერმინალური ნაწილის ერთმანეთისაგან გარჩევა საკმაოდ ძნელია. ალვეოლურ ჯირკვალს მრგვალი

ფორმის ტერმინალური ნაწილი აქვს. მარტივ დატოტვილ ჯირკვალში გამომყოფ სადინარს რამოდენიმე მილაკოვანი ან ალვეოლური ნაწილი უკავშირდება, ხოლო მარტივ დაუტოტავ ჯირკვლებს ერთი სადინარი და ერთი ტერმინალური ნაწილი აქვს.

ჯირკვალს, რომელსაც მრავალი სადინარი აქვს რთულს უწოდებენ. რთული ჯირკვლები შეიცავს სადინრების სისტემას, რომელთა დამატრი სეკრეციული ნაწილების მიმართულებით პროგრესულად მცირდება სეკრეციული ნაწილების ფორმის მიხედვით რთული ჯირკვალი შეიძლება იყოს ალვეოლური, მილაკოვანი ან შერეული, ალვეოლურ-მილა-



სურ. 5-14. ეგზოკრინული ჯირკვლების ძირითადი ტიპები. (L. Junqueira, J. Carneiro, R. Kelley, Basic Histology, 1998 მიხედვით)



სურ. 5-15. შერეული ეგზოკრინული ჯირკვლის აგებულების სქემა. სეროზული ჯირკვლოვანი უჯრედები პირამიდული ფორმისაა და მრგვალი ფორმის ბირთვებს შეიცავს. ლორწოვანი გლანდულოციტების ბირთვები გაბრტყელებულია და უჯრედის ბაზალურ ნაწილში მდებარეობს. მოკლე ჩართული სადინრები კუბური, ზოლიანი სადინრები კი ცილინდრული ეპითელიუმით არის ამოფენილი.

კოვანი. რთული ალვეოლური ჯირკვლების ტერმინალურ ნაწილებს ეიწრო სანათური აქვს, რომლის ირგვლივ პირამიდული ფორმის უჯრედებია. რთულ მილაკოვან ჯირკვლებში ტერმინალური ნაწილები მეტ-ნაკლებად დახვეული და დატოტილი მილაკებით იქმნება. რთულ შერეულ ჯირკვლებში ჯირკვლოვანი უჯრედები მოკლე მილაკის ფორმის ტერმინალურ ნაწილებს ქმნის, რომელთა დახშულ ბოლოებსა და გვერდებზე მცირე ზომის ალვეოლური ფორმის ტერმინალური ნაწილებია.

გამოყოფილი სეკრეტის ქიმიური ბუნების მიხედვით რთული ჯირკვლები ლორწოვან (მუკოზურ), ცილოვან (სეროზულ) და შერეულ ჯირკვლებად იყოფა.

ლორწოვანი ჯირკვლები მუკოპოლისაქარიდებით მდიდარ ბლანტ სეკრეტს - ლორწოს გამოიმუშავენ. სეროზული ჯირკვლები ფერმენტებით მდიდარ თხიერ სეკრეტს წარმოქმნის. შერეული ჯირკვლები, როგორც სეროზულ, ისე მუკოზურ გლანდულოციტებს შეიცავს და შერეული ხასიათის სეკრეტს გამოყოფს. შერეულ ტერმინალურ ნაწილებში მილაკის ფორმის ტერმინალურ ნაწილს მუკოციტები ქმნის, ხოლო მილაკის დაბოლოებაზე ქუდაკის ფორმის ალვეოლურ ნაწილს - სეროციტები. შერეულ ტერმინალურ ნაწილებში ქუდაკის ფორმის სეროზულ ნაწილებს სეროზულ ნახევარმთვარეებს უწოდებენ (სურ. 5-15).

დიდი ზომის ეგზოკრინულ ჯირკვლებს

აგებულების საერთო გეგმა ახასიათებს. გარედან ეს ჯირკვლები შემაერთქსოვილოვანი კაფსულით არის დაფარული. კაფსულიდან გამოდის შემაერთქსოვილოვანი ხარისები (ტიხრები, სეპტები, ტრაბეკულები), რომლებიც ჯირკვლის ცალკეულ უბნებს ყოველი მხრიდან შემოფარგლავს და მას გამოხატულ სუბერთეულებად – წილებად ყოფს. წილები, თავის მხრივ, უთხველესი შემაერთქსოვილოვანი ტიხრებით წილაკებად იყოფა. წილაკები ჯირკვლების სეკრეციული ბოლოებითა და სადინრების საწყისი ნაწილებით იქმნება. გამომტანი სადინრების წილაკშია ნაწილებს ჩართული და

ზოლიანი სადინრები ეკუთვნის. სადინრების დანარჩენი მონაკვეთები წილაკშორის შერეორთებელ ქსოვილში მდებარეობს. ამგვარად, ჯირკვალში მდებარეობის მიხედვით, წილაკშია, წილაკშორისი, წილოვანი და მთავარი სადინრები განიხრევა. წილაკის შიგნით ტერმინალურ ნაწილებსა და სადინრის მიმდებარე უბნებს რეტრიკულური ბოჭკოების ნაზი ბადე აკრავს. ჯირკვლის შემაერთქსოვილოვან ელემენტებს, რომლებიც საყრდენ ფუნქციას ასრულებს *სტრომა*, ხოლო ეპითელიურ ნაწილს (ფუნქციურ ნაწილს) – *პარენქიმა* ეწოდება.

შემაერთებელი ქსოვილი

შემაერთებელი ქსოვილების ჯგუფში შედის რამდენიმე ქსოვილი, რომლებსაც პირველყოელისა, საერთო წარმოშობა აერთიანებს. ყოველი მათგანი მეზენქიმიდან ეითარდება.

შემაერთებელი ქსოვილი ორგანიზმის ფორმის ჩამოყალიბებასა და შენარჩუნებას უზრუნველყოფს. მისი არაუჯრედული მატრიქსის მეშვეობით უჯრედები, ქსოვილები და ორგანოები ერთმანეთს უკავშირდება, რაც ორგანიზმის *სტრუქტურულ მთლიანობას განაპირობებს*. შემაერთებელი ქსოვილი კავსულებს, ორგანოების სტრომას, მყესებს, იოგებს ქმნის და ორგანოებს შორის სივრცეებს აესებს, რითაც მათ ერთმანეთთან დაკავშირებას უზრუნველყოფს. ქმნის რა ორგანოების სტრომას, შემაერთებელი ქსოვილი პარენქიმას (ფუნქციურ ნაწილს) უქმნის საყრდენს.

შემაერთებელი ქსოვილი *დამცველობით ფუნქციას* ასრულებს, რაც მასში ფაგოციტური აქტივობის მქონე და იმუნოკომპეტენტური უჯრედების არსებობასთან არის დაკავშირებული. ფაგოციტები სხვადასხვა ნაწილაკებსა და მიკროორგანიზმებს შთანთქამს. პლანზური უჯრედები სპეციფიურ იმუნურ ცილებს – ანტისხეულებს გამოიმუშავენს. ანტისხეულები უცხო ნივთიერებებს უკავშირდება და აუენუბელყოფს მათ. ამასთანავე, შემაერთებელი ქსოვილის უჯრედშორისი მატრიქსი, თავისი აგებულების თავისებურებიდან გამომდინარე, ფიზიკურ ბარიერს წარმოადგენს, რომელიც ორგანიზმში ეპითელური ქსოვილის გავლით მოხვედრილი მიკროორგანიზმების გავრცელებას უშლის ხელს.

შემაერთებელი ქსოვილი, სისხლძარღვებთან მჭიდრო კონტაქტის გამო, უჯრედთა კვებაში მნიშვნელოვან როლს ასრულებს. ამრიგად, მას *ტროფიული ფუნქციაც* გააჩნია. შემაერთებელი ქსოვილის მატრიქსი წარმოადგენს იმ გარემოს, რომლის გავლითაც სისხლსა და უჯრედებს შორის ნივთიერებათა ცვლა ხორციელდება. მაღალი რეგენერაციული შესაძლებლობების გამო შემაერთებელი ქსოვილი *პლასტიკურ ფუნქციას* ასრულებს. დაზიანების შემთხვევაში იგი ორგანოების სტრუქტურული მთლიანობის აღდგენას უზრუნველყოფს.

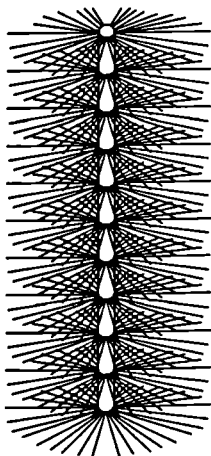
სტრუქტურულად შემაერთებელი ქსოვილი სამი კომპონენტის – *უჯრედების, ბოჭკოებისა და ძირითადი ნივთიერებისაგან* – შედგება. შემაერთებელი ქსოვილის სახეების სტრუქტურული და ფუნქციური მრავალფეროვნება ორგანიზმში ამ სამი კომპონენტის სხვადასხვაგვარი შემადგენლობითა და თანაფარდობით არის განპირობებული.

ძირითადი ნივთიერება. შემაერთებელი ქსოვილის უჯრედები და ბოჭკოები წყლის მაღალი შემცველობის მქონე გელში მდებარეობს, რომელსაც ძირითადი ნივთიერება ეწოდება. მისი თხიერი ნაწილი სისხლსა და უჯრედებს შორის ნივთიერებათა ცვლისათვის ხელსაყრელ გარემოს ქმნის. უჯრედშორისი ძირითადი ნივთიერება *სტრუქტურული გლიკოპროტეინებისა* და *პროტეოგლიკანების* ნარევეს წარმოადგენს. და შემაერთებელი ქსოვილის უჯრედებსა და ბოჭკოებს ერთმანეთთან აკავშირებს. ამრიგად, ძირითადი ნივთიერება შემაერთებელი ქსო-

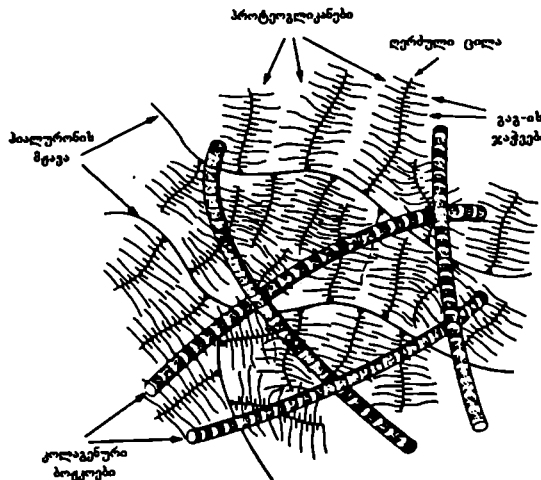
ვილის სტრუქტურულ მთლიანობას განაპირობებს. ძირითადი ნივთიერების ერთ-ერთი მთავარი კომპონენტი პროტეოგლიკანებია, რომლებიც გლიკოზამინოგლიკანებისა და ცილის მოლეკულების კომპლექსს წარმოადგენს. გლიკოზამინოგლიკანები (მეავე მუკოპოლისაქარიდები) ხაზოვანი პოლისაქარიდებია, რომლებიც დისაქარიდული ერთეულების მრავალჯერადი განმეორებით წარმოიქმნება. გლიკოზამინოგლიკანები (გაგ) ცილოვან მოლეკულას უკავშირდება და პროტეოგლიკანის მოლეკულას ქმნის. ამ უკანასკნელს ფორმით ბოთლის სარეცხ ჯაგრისს ადარებენ, სადაც მეტალის ღერძის როლს ასრულებს ცილის მოლეკულა, რომელთანაც მრავლობითი ხაზოვანი პოლისაქარიდია დაკავშირებული (სურ. 6-1). პროტეოგლიკანის მოლეკულაში ნახშირწყლოვანი წილი 80-90% შეადგენს. სხვადასხვა პროტეოგლიკანის მოლეკულაში ღერძული ცილის მოლეკულური წონა 11000-დან 220000

დალტონამდეა. თავად პროტეოგლიკანების მოლეკულური წონა 250 000-დან 3 000 000 დალტონამდე მერყეობს. ზოგიერთ უბანში, ძირითადად ხრტილოვან ქსოვილში, პროტეოგლიკანის მოლეკულები არასულფატირებულ გლიკოზამინოგლიკანს – პიალურონის მგავას უკავშირდება და კიდევ უფრო დიდი ზომის კონგლომერატს ქმნის (სურ. 6-2). თავად პიალურონის მგავას მოლეკულა შეიძლება ათეულობით ნანომეტრის სიგრძის იყოს. პიალურონის მგავას ასობით პროტეოგლიკანის მოლეკულასთან დაკავშირების უნარი აქვს. მიღებული კომპლექსის მოლეკულური წონა ასობით მილიონობით დალტონის ტოლია.

გლიკოზამინოგლიკანები, პიალურონის მგავას გამოკლებით, ამა თუ იმ ხარისხით სულფატირებას განიცდის. პიდროქსილის, კარბოქსილისა და სულფატური ჯგუფების სიჭარბის გამო პროტეოგლიკანების უმრავლესობა პიდროფილურობით ხასიათდება და



სურ. 6-1. პროტეოგლიკანის მოლეკულური სტრუქტურა.



სურ. 6-2. პროტეოგლიკანური კონგლომერატის აგებულების სქემა.

პოლიანონების მსგავსად მოქმედებს. ამის გამო, პროტეოგლიკანები საკმაო რაოდენობის ელექტროსტატიკური (იონური) ხიდებით კათიონებთან (ძირითადად ნატრიუმთან) დაკავშირების უნარით ხასიათდება. პროტეოგლიკანის თითოეულ მოლეკულას ირგვლივ წყლის სქელი ფენა აკრავს. სრული პიდრატაციის შემთხვევაში პროტეოგლიკანი გაცილებით უფრო დიდი მოცულობისაა, ვიდრე წყალთან დაკავშირებამდე. უმეტეს შემთხვევაში, პროტეოგლიკანების ღერძული ცილა ოთხი სახის გლიკოზამინოგლიკანს უკავშირდება. ესენია: დერმატანსულფატი, ქონდროიტინსულფატი, კერატანსულფატი და ჰეპარანსულფატი.

დერმატანსულფატი ძირითადად დერმაში (კანის შემავრთქსოვილოვან ნაწილში), მყესებსა, იოგებსა და ყველა იმ უბანში გვხვდება, სადაც კოლაგენური ბოჭკოები (I ტიპის კოლაგენი) მდებარეობს. ქონდროიტინსულფატი ჰიალინურ და ელასტიკურ ხრტილოვან ქსოვილში ჭარბობს, სადაც II ტიპის კოლაგენური ფიბრილების არსებობაა დამახასიათებელი. კერატან სულფატი თვალის რქოვანა გარსში გვხვდება. ჰეპარანსულფატი რეტიკულურ ბოჭკოებსა (III ტიპის კოლაგენი) და ბაზალურ მემბრანას (IV ტიპის კოლაგენი) უკავშირდება.

პროტეოგლიკანების სინთეზი მარცვლოვან ენდოპლაზმურ ბადეზე იწყება, სადაც მოლეკულის ცილოვანი ნაწილი იგება. იქვე იწყება საწყისი გლიკოზილირება, რომელიც შემდგომ გოლჯის აპარატში გრძელდება და სრულდება.

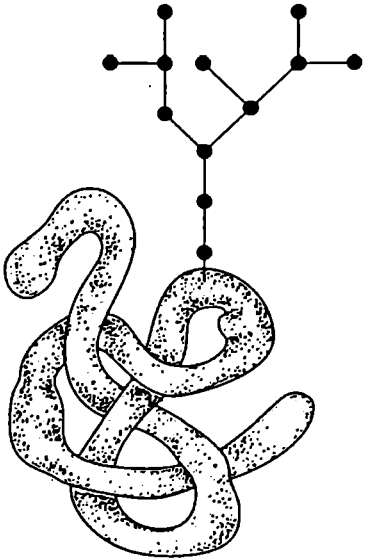
ზოგიერთი ბაქტერია, მაგ. ოქროსფერი სტაფილოკოკი, წარმოქმნის ჰიალურონიდაზას, რომელიც მცირე ფრაგმენტებად შლის ჰიალურონის მჟავას. ჰიალურონის მჟავას დაშლა უჯრედშორისი მატრიქსის გელიდან ზოლის მდგომარეობაში გადასვლას იწვევს, რაც შემავრთებელ ქსოვილში ბაქტერიების სწრაფ გავრცელებას მნიშვნელოვნად უწყობს ხელს.

პაწიში კონიკასობა

მუკოპოლისაქარიდოზები - ლიზოსომური და გროვების პათოლოგიის ერთ-ერთი სახეა, რომელიც გლიკოზამინოგლიკანების დამშლელი ფერმენტების ნაკლოვანებითაა განპირობებული. დეგრადაციის დარღვევის გამო ორგანოში სხვადასხვა სახის გლიკოზამინოგლიკანების დიდი რაოდენობით დაგროვება ხდება. დღეისათვის მუკოპოლისაქარიდოზების 6 განსხვავებულ სახეს არჩვენ მუკოპოლისაქარიდოზები ქრონიკულად მიმდინარე მულტისისტემური დაავადებაა, რომლისთვისაც დამახასიათებელია ორგანოების ზომაში მატება (ორგანომეგალია), სახის გამოშვებული ცელილება, გონებრივი ჩამორჩენა, რქოვანას დაბურება. დიაგნოზის დასმა ადვილად შეიძლება შარდში გლიკოზამინოგლიკანების გაზრდილი კონცენტრაციის განსაზღვრით.

სტრუქტურული გლიკოპროტეინები

პროტეოგლიკანების მსგავსად, შეიცავს ცილოვან ნაწილს, რომელიც ნახშირწყლოვან მოლეკულასთან არის დაკავშირებული (სურ. 6-3). თუმცა მათ შორის მსგავსება ამით მთავრდება. გლიკოპროტეინის მოლეკულის

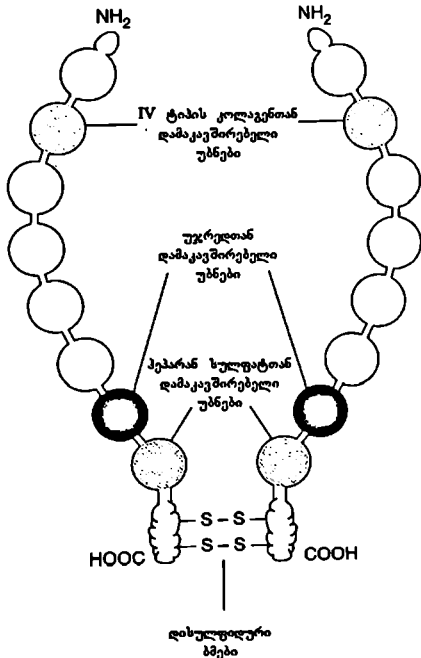


სურ. 6-3. სტრუქტურული გლიკოპროტეინის მოლეკულური შენება.

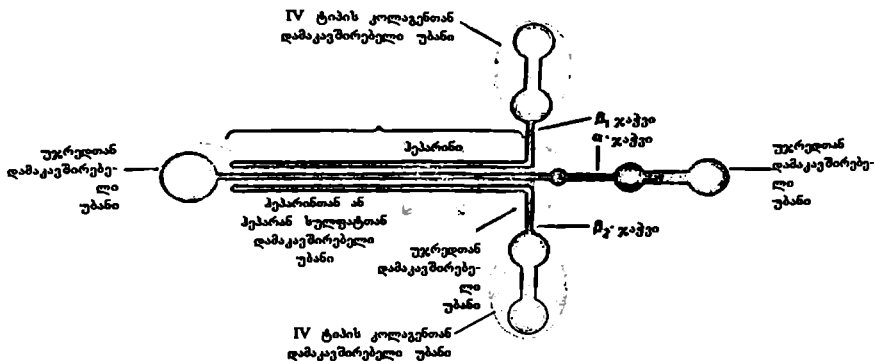
ნახშირწყველოვანი ნაწილი ოლიგოსაქარიდების მოკლე დატოტილი ჯაჭვებით არის წარმოდგენილი. შემავრთებელი ქსოვილის გლიკოპროტეინები ძალიან მნიშვნელოვან როლს ასრულებს როგორც უჯრედშორისი, ისე უჯრედებისა და მატრიქსის ურთიერთობების ჩამოყალიბებასა და შენარჩუნებაში.

დღეისათვის შემავრთებელ ქსოვილში რამოდენიმე გლიკოპროტეინია გამოვლენილი. ერთ-ერთი მათგანი, რომელიც ყველაზე დიდი რაოდენობით არის შემავრთებელ ქსოვილში **ფიბრონექტინია (Fiber, ბოჭკო + nectar, დაკავშირება)**. ფიბრონექტინი ფიბრო-

ბლასტებისა და ზოგიერთი ეპითელური უჯრედის მიერ სინთეზდება. ფიბრონექტინები საკმაოდ დიდი ზომის გლიკოპროტეინებია. მათი საშუალო მოლეკულური წონა დაახლოებით 500 000 დალტონია. ისინი უჯრედებს ფობრილურ მატრიქსთან აკავშირებენ. ფიბრონექტინი უჯრედის ფორმის ჩამოყალიბებასა და ციტოჩონჩხის ორგანიზაციაში მონაწილეობს. ემბრიოგენეზის პროცესში იგი უჯრედული მიგრაციისა და დიფერენციაციის პროცესების ნორმალური წარმართვისათვის არის აუცილებელი. ფიბრონექტინი დიშერია. იგი შედგება ორი ერთნაირი პოლიპეპტიდისაგან, რომლებიც ერთმანეთს C-ბოლოსთან დისულფიდური ბმებით უკავშირდებიან და V-ს ფორმის მოლეკულას წარმოქმნიან (სურ. 6-4). თითოეული მათგანი 60-70მ სიგრძისა და 2-3მ სისქისაა. თითოეული პოლიპეპტიდის შემადგენლობაში ამინომჟავური ჯაჭვი ალაგ-ალაგ მჭიდროდ იხვევა და რიგიდულ უბნებს წარმოქმნის. ეს უბნები ერთმანეთს ამინომჟავური ჯაჭვის შედარებით გაშლილი უბნების მეშვეობით უკავშირდება. თითოეული რიგიდული უბანი სპეციფიურია და უჯრედის მემბრანის ინტეგრალურ ცილებს, I, III ან IV ტიპის კოლაგენს ან გლიკოზამინოგლიკანის მოლეკულას ამორჩევითად უკავშირდება. მრავლობითი მაკავშირებელი უბნების არსებობა ფიბრონექტინის მოლეკულას სხვადასხვა ქსოვილოვანი ელემენტის ერთმანეთთან დაკავშირების საშუალებას აძლევს. გარდა ამისა, ფიბრონექტინის მოლეკულები ერთმანეთს უკავშირდება და ბოჭკოებს ან ბადისებრ სტრუქტურებს წარმოქმნის. აღწერილი თვისებების გამო, ფიბრონექტინი ექსტრაცელულური მატრიქსის უჯრედებთან დაკავშირებასა და ქსოვილის სტრუქტურული მთლიანობის ჩამოყალიბებას უზრუნველყოფს. ამასთანავე, ფიბრონექტინი მთელი რიგი უჯრედების (ფობრობლასტები, ცხიმოვანი უჯრედები) საბ-



სურ. 6-4. ფიბრონექტინის მოლეკულის სტრუქტურული ორგანიზაცია.



სურ. 6-5. ლამინინის მოლექულის სტრუქტურული ორგანიზაცია.

ოლოო ფორმის ჩამოყალიბებაში მონაწილეობს. სიმსივნური უჯრედების დიდი ნაწილი ფიბრონექტინის სინთეზის უნარს კარგავენ, რასაც მათი ფორმის, ზედაპირის აგებულებისა და ციტორონისის ორგანიზაციის ცვლილება ახლავს თან.

შემავრთებელი ქსოვილის ძირითადი ნივთიერების მეორე, ასევე ფართოდ გავრცელებული გლიკოპროტეინი **ლამინინი** განსაკუთრებით დიდი რაოდენობით ბაზალურ მემბრანაში გვხვდება. ეპითელიუმის ადჰეზია ბაზალურ მემბრანასთან სწორედ მისი მეშვეობით ხდება. ლამინინი დიდი ზომის გლიკოპროტეინია, რომელიც სამი პოლიპეტიდური ჯაჭვისაგან შედგება (სურ. 6-5). მისი მოლეკულური წონა დაახლოებით 900 000 დალტონია. ლამინინს დასაკავშირებელი უბნები ბაზალური ფირფიტის IV ტიპის კოლაგენისა და უჯრედების პლაზმური მემბრანის ინტეგრალური ცილებისათვის აქვს. გარდა ამისა, ლამინინის მოლეკულები შეიძლება ერთმანეთს, პეარინს ან პეარანსულფატს დაუკავშირდეს.

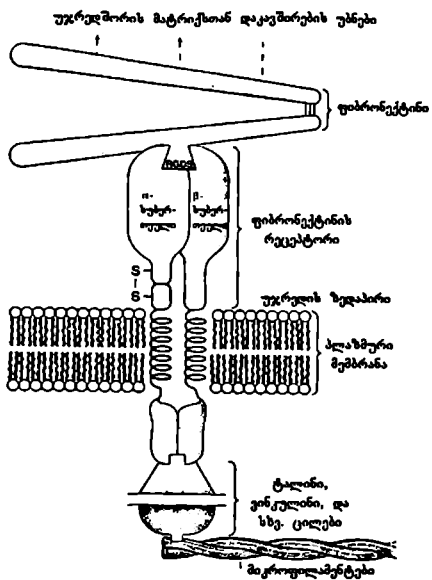
ლამინინი ძირითადად ბაზალური ფირფიტების მიდამოში გვხვდება და ამ უკანასკნელის უჯრედებთან დაკავშირებას უზრუნველ-

ყოფს. ემბრიონული განვითარების პროცესში ლამინინი პირველად 16 ბლასტომერის სტადიაზე ელინდება და უჯრედების ადჰეზიას, მოძრაობას და განვითარებას ასტიმულებს.

ცნობილია, რომ ემბრიონული განვითარების პროცესში ლამინინი აქსონის ზრდას ასტიმულებს, მოზრდილ ორგანიზმში ნერვის დაზიანების შემთხვევაში კი - მის რეგენერაციაზე მნიშვნელოვან გავლენას ახდენს.

ექსტრაცელულური მატრიქსის კომპონენტების (კოლაგენი, ფიბრონექტინი, ლამინინი და ა.შ.) უჯრედებთან დაკავშირებას ამ უკანასკნელთა ზედაპირზე არსებული სპეციალური მატრიქსული რეცეპტორები - **ადჰეზიური მოლეკულები** უზრუნველყოფს (იხ. თავი 4).

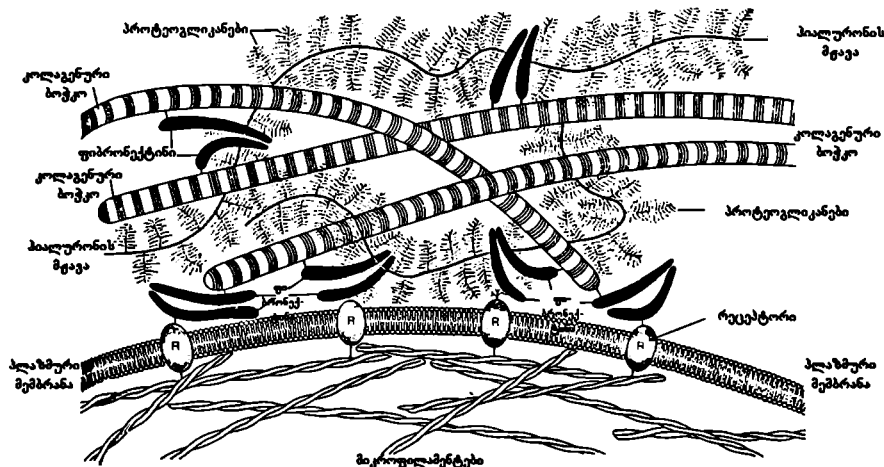
ლამინინისა და ფიბრონექტინის უჯრედული რეცეპტორები ინტეგრინების კლასს ეკუთვნის. თითოეულ უჯრედს ფიბრონექტინის 500 000-მდე რეცეპტორი შეიძლება ჰქონდეს. ინტეგრინების ჯგუფის ზოგიერთი რეცეპტორი პირდაპირ კოლაგენის მოლეკულას უკავშირდება. ინტეგრინები ორი α და β პოლიპეტიდური ჯაჭვისაგან შედგება. ფიბრონექტინისა და ლამინინის მოლეკულასთან



სურ. 6-6. ფიბრონექტინის რეცეპტორთან დაკავშირების სქემა. უჯრედის ზედაპირზე რეცეპტორი უკავშირდება ფიბრონექტინს, რომელიც, თავის მხრივ, უჯრედშორისი მატრიქსის სხვა ელემენტებს უკავშირდება. პლაზმური მემბრანის ციტოპლასმისმხრივ ზედაპირზე რეცეპტორი, ტალღისა და ვინკულინის მეშვეობით ციტოქონის ელემენტებს უკავშირდება.

სპეციფიკურ კავშირს ინტეგრინის მოლეკულის α -სუბერთეული განაპირობებს. ინტეგრინის მოლეკულის ციტოპლასმისმხრივი მონაკვეთი ციტოქონის ელემენტებს (აქტინის მიკროფილამენტებს) შუალედური ფილამენტების – ენკულინისა და ტალინის მეშვეობით უკავშირდება (სურ. 6-6). მომწიფებული უჯრედები, როგორც წესი, შეიცავენ დიდი რაოდენობით ინტეგრინის მოლეკულას, რომლებიც მატრიქსის სხვადასხვა კომპონენტებს უკავშირდებიან. შესაძლოა, ინტეგრინები პირდაპირ კოლაგენის მოლეკულასაც დაუკავშირდეს. ამგვარი კავშირების შექმნის გზით ადგილობრივი მოლეკულები ციტოქონისა და უჯრედშორისი მატრიქსის უწყვეტ დაკავშირებას უზრუნველყოფს (სურ. 6-7).

ემბრიონული განვითარების პროცესში უჯრედულ-მატრიქსული ურთიერთობანი (ისევე როგორც უჯრედულ-უჯრედული ურთიერთობები) ლაბილურია. მათი წარმოქმნა და დაშლა განუწყვეტლოვ მიმდინარეობს. უჯრედების მომწიფებისა და საბოლოო ლოკალიზაციის უზნებში დაკვიდრების შემ-



სურ. 6-7. უჯრედისა და მატრიქსის ურთიერთობის სქემატური გამოსახულება.

დებ, ჩვეულებრივ, უჯრედულ-მატრიქსული კაეშირი მუდმივ ხასიათს ატარებს.

ბოჯაქონაბი. შემეაერთებელი ქსოვილის ბოჯკოები გრძელი ცილოვანი პოლიმერებია, რომლებიც სხვადასხვა სახის შემეაერთებელ ქსოვილში სხვადასხვა თანაფარდობით გვხვდებიან. არჩევენ *კოლაგენურ, ელასტიკურ და რეტიკულურ ბოჯკოებს*. კოლაგენური და რეტიკულური ბოჯკოები ცილა კოლაგენით იქმნება. ელასტიკური ბოჯკოების ძირითადი შემადგენელი ნაწილი ცილა ელასტინია.

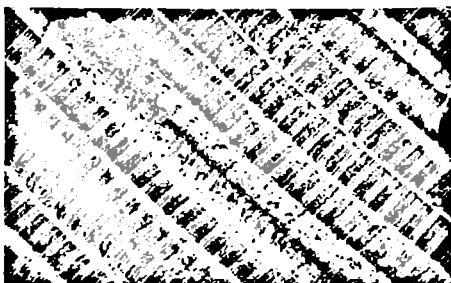
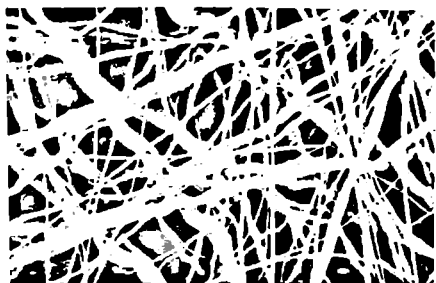
კოლაგენი ადამიანის ორგანიზმში მშრალი წონის დაახლოებით 30%-ს შეადგენს. სტრუქტურულ-ფუნქციური თავისებურებებიდან გამომდინარე, კოლაგენის დაახლოებით 16 ტიპს არჩევენ. აქედან ორგანიზმის კოლაგენის 80-90%-ს I, II და III ტიპის კოლაგენი ქმნის. *I ტიპის კოლაგენი* ყველაზე მრავალრიცხოვანია და ორგანიზმში ფართო გავრცელებით ხასიათდება. იგი ქმნის მსხვილ კოლაგენურ ბოჯკოებს, რომლებიც ძელის, დენტინის, მყესების, ორგანოთა კაფსულების, კანის დერმის და ა.შ. წარმოქმნაში მონაწილეობს (სურ. 6-8). *II ტიპის კოლაგენი* ფიბრილებს ქმნის, რომლებიც კარგად მხოლოდ ელექტრონულ მიკროსკოპში ჩანს. იგი პიალინურ და ელასტიკურ ხრტილში გვხვდება. *III ტიპის კოლაგენი* ქმნის ბოჯკოებს, რომლებიც რეტიკულური ბოჯკოე-

ბის სახელწოდებით არის ცნობილი. სხვაგვარად მათ *არგიროფილურ ბოჯკოებსაც* უწოდებენ. რეტიკულური ბოჯკოები სისხლმბად ორგანოებში, ბაზალური მემბრანების მახლობლად, ცხიმოვან ქსოვილში და ა.შ. გვხვდება.

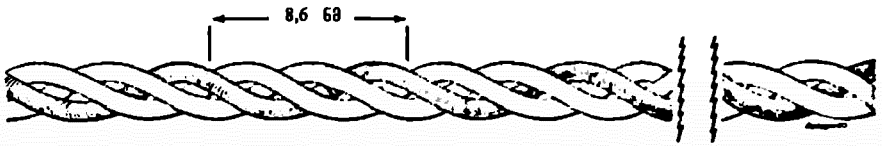
IV ტიპის კოლაგენი ბაზალური მემბრანის შემადგენლობაში გვხვდება. იგი არც ბოჯკოებს ქმნის და არც ფიბრილებს.

კოლაგენის დანარჩენი ტიპები I, II, III და IV ტიპის კოლაგენის ერთმანეთთან ან მატრიქსის სხვა კომპონენტებთან დაკავშირებას უზრუნველყოფს.

I ტიპის კოლაგენი, ორგანიზმში დიდი რაოდენობით არსებობის გამო, ადვილად ხელმისაწვდომია და, ამდენად, ყველაზე უკეთ არის შესწავლილი. მის სტრუქტურულ ერთეულს წარმოადგენს ტროპოკოლაგენის მოლეკულა, რომელიც 280 ნმ სიგრძის და 1,5 ნმ დიამეტრის ფიბრილური ცილაა. იგი სამი (2 α , და 1 α) ჯაჭვით იქმნება (სურ. 6-9). თითოეული მათგანი დაახლოებით 1050 ამინომჟავას შეიცავს. ჯაჭვები ერთმანეთს ეხევა და სამმაგ სპირალს ქმნის. კოლაგენის მოლეკულაში ყველაზე დიდი რაოდენობით ამინომჟავები – გლიცინი, პროლინი და ჰიდროქსიპროლინი შედის. ყველა სახის კოლაგენში თითოეულ ჯაჭვში სამმაგი სპირალის წარმოქმნას განსაზღვრავს იდენტური



სურ. 6-8. ა. კოლაგენური ბოჯკოები თავის მეზენტერიუმის ნაცხში. ბ. კოლაგენური ბოჯკოების ელექტრონოგრაფია.



სურ. 6-9. ტროპოკოლაგენის მოლეკულის აგებულების სქემა. ტროპოკოლაგენის მოლეკულა 2α და 1α ჯაჭვებით იქმნება. თითოეული ჯაჭვის წონა დაახლოებით 100 კილოდალტონია. ტროპოკოლაგენის მოლეკულის სიგრძე 280 ნმ, სიგანე კი - 1,5 ნმ.

სეგმენტები, რომელშიც ამინომჟაეები განსაზღვრული ნიმუშით - გლიცინი-პროლინი-X არის განლაგებული. ამ სამეულში X შეიძლება იყოს ნებისმიერი ამინომჟაეა. კოლაგენის ტიპებს შორის განსხვავებას განაპირობებს ამ სეგმენტებს შორის ჩართული სხვა სეგმენტები, რომლებიც სამმაგი სპირალის ნაცვლად სხვადასხვა სახის სამგანზომილებიან სტრუქტურებს წარმოქმნიან.

I ტიპის კოლაგენის ბიოსინთეზი.

კოლაგენის სინთეზი უჯრედში იწყება და უჯრედგარე მატრიქსში მთავრდება (საეარაუდოა, რომ სხვა ტიპის კოლაგენური ბოჭკოების აწყობაც მსგავსი წესით უნდა მიმდინარეობდეს).

კოლაგენის მოლეკულის სინთეზი იწყება მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადის პოლისომებზე, სადაც პოლიპეპტიდური α ჯაჭვები იკება. α ჯაჭვები ენდოპლაზმური ბადის ცისტერნაში შედის. ეს *პრეკოლაგენია*, რომლისგანაც სასიგნალო პეპტიდის მოცილების შემდეგ *პროკოლაგენის* მოლეკულა ყალიბდება. პრეკოლაგენის მოლეკულის სინთეზის დასრულებამდე მასში შემავალი ამინომჟაეების - ლიზინისა და პროლინის პიდროქსილება იწყება, რასაც ფერმენტები პეპტიდილ პროლინიპიდროქსილაზა და პეპტიდილ ლიზინიპიდროქსილაზა აკატალიზებს. ენდოპლაზმური ბადის ცის-

ტერნაში პროკოლაგენის მოლეკულასთან ნახშირწყლების დაკავშირება იწყება (ე.წ. საწყისი გლიკოზილირება). კოლაგენის მოლეკულაში მონოსაქარიდები (ძირითადად გალაქტოზა და გლუკოზა) პიდროქსილიზინს უკავშირდება, ხოლო გრძელი ოლიგოსაქარიდები პოლიპეპტიდური ჯაჭვის C ბოლოს უკავშირდება. თითოეულ α ჯაჭვს ორივე (როგორც ამინო $/NH_2$, ისე კარბოქსილ $/COOH$) ბოლოზე აქვს დამატებითი პეპტიდები, რომლებსაც *სარეგისტრაციო პეპტიდები* ეწოდება. საეარაუდოა, რომ ეს პეპტიდები α ჯაჭვის სწორი კომბინაციის შექმნას აკონტროლებს. ენდოპლაზმური ბადის ცისტერნაში სამ α ჯაჭვს შორის C ბოლოდან N ბოლოს მიმართულებით დისულფიდური ბმების წარმოქმნა იწყება, რაც სამმაგი სპირალის წარმოქმნას უყრის საფუძველს. გლიკოზილირებისა და სამმაგი სპირალის წარმოქმნის პროცესი გოლჯის აპარატში გრძელდება. სარეგისტრაციო პეპტიდები პროკოლაგენის მოლეკულის ხსნადობას განაპირობებს და მათ უჯრედშია აგრეგაციას უშლის ხელს. ამის გამო, კოლაგენური ფიბრილების წარმოქმნა უჯრედში არ მიმდინარეობს. გოლჯის აპარატის შემდეგ კოლაგენის მოლეკულის სინთეზი უჯრედის გარეთ გრძელდება და სრულდება.

უჯრედის გარეთ ფერმენტები - პროკოლაგენ პეპტიდაზები ა ჯაჭვებს სარეგისტრაციო პეპტიდებს აცილებს, რის შედეგადაც ტროპოკოლაგენის მოლეკულა მიიღება. ტროპოკოლაგენის სამმაგი სპირალის სიმეტრიც განაპირობებს ჰიდროქსიპროლინი, რომელიც მესობელ პოლიპეპტიდებს შორის წყალბადურ ბმებს ქმნის. სარეგისტრაციო პეპტიდების მოცილების შემდეგ ტროპოკოლაგენის მოლეკულებს პოლიმერიზაციის შესაძლებლობა ეძლევა, რის შედეგადაც, მათ შორის ჯვარდინი კოვალენტური ბმების წარმოქმნის გზით, საშუალოდ 50 ნმ სისქის ფიბრილები ყალიბდება. კოლაგენური ფიბრილების დიამეტრი ფართოდ მერყეობს (20-დან - 90 ნმ-მდე). მათთვის დამახასიათებელია განივი დახაზულობა (მუქი და ნათელი არეების მონაცვლეობა), რომლის პერიოდულობა 64 ნმ-ს შეადგენს. მუქი და ნათელი არეების არსებობა ტროპოკოლაგენის მოლეკულების მიერ ერთმანეთის გადაფარვასთან არის დაკავშირებული. I და III ტიპის კოლაგენში ფიბრილები ასოცირდება და ქმნის კოლაგენურ ბოჭკოებს. II ტიპის კოლაგენი, რომელიც ძირითადად ხრტილში გვხვდება, ბოჭკოებს არ წარმოქმნის და ფიბრილების სახით არსებობს. IV ტიპის კოლაგენი არც ფიბრილებს ქმნის და არც ბოჭკოებს. იგი ძირითადად პოლიმერიზებული ფორმით არსებობს. IV ტიპის კოლაგენი ბაზალური ფირფიტის ძირითად ნაწილს ქმნის. IV ტიპის კოლაგენის სამი-სამი მოლეკულა ქმნის დაახლოებით 400 ნმ სიგრძის სამმაგ სპირალს, რომლებიც ერთმანეთს უკავშირდება და ბაზალურ ფირფიტაში ორგანოზომილებიან ბაგეს წარმოქმნის. ბაზალური ფირფიტის IV ტიპის კოლაგენთან დაკავშირებულია ლამინინი, რომლის სიგრძე ბაზალური ფირფიტის სისქეს შეესაბამება. ლამინინი და IV ტიპის კოლაგენი ერთმანეთს გლიკოპრო-

ტეინ ენტაქტინის მეშვეობით უკავშირდება. როგორც IV ტიპის კოლაგენი, ისე ლამინინი უჯრედების პლაზმურ მემბრანაში ინტეგრინების კლასის ადჰეზიურ მოლეკულებს (რეცეპტორებს) უკავშირდება.

კოლაგენური ბოჭკოები შემავრთებელი ქსოვილის ყველაზე მრავალრიცხოვანი ბოჭკოებია. თავად კოლაგენური ბოჭკო უფროა, მაგრამ მათი დიდი რაოდენობით არსებობა ქსოვილს თეთრ შეფერვას აძლევს. კოლაგენი სიმტკიცით ფოლადს აღემატება. ბოჭკოს დიამეტრი მასში ფიბრილების რაოდენობრივ შემცველობასთან არის დაკავშირებული. ორგანიზმის ბევრ უბანში კოლაგენური ბოჭკოები ერთმანეთის მიმართ პარალელურად არის განლაგებული და კონებს ქმნის. კოლაგენი სტაბილური მოლეკულაა და მისი განახლება საკმაოდ ნელა მიმდინარეობს. თუმცა განახლების სიჩქარე სხვადასხვა ანატომიურ უბნებში განსხვავებულია. მყესების კოლაგენი ძალიან იშვიათად ან სულ არ განიცდის განახლებას, ფაშარი შემავრთებელი ქსოვილის კოლაგენი კი საკმაოდ სწრაფად განახლდება.

აპოზიტი კლინიკასთან

ელერს-დანლოსის სინდრომი - კოლაგენის წარმოქმნის დარღვევით გამოწვეული აუტოსომური რეცესიული პათოლოგიაა. სინდრომის რამდენიმე კლინიკურ ტიპს არჩევენ. დაზიანება შეიძლება გამოწვეული იყოს I და III ტიპის კოლაგენის გენის დეფექტით (დომინანტური ტიპი) ან პროკოლაგენის მოლეკულების დაკავშირებისათვის აუცილებელი ფერმენტის ლიზინ ჰიდროქსილაზას ნაკლებობით (რეცესიული ტიპი). ვასკულური ტიპის შემთხვევაში IV ტიპის კოლაგენის სინთეზა დარღვეული. სინდრომისათვის დამახასიათებელია ჰიპერელასტიური კანის არსებობა, სახსრების ჰიპერმობილობა, სისხლძარღვის კედლის მთლიანობის ხშირი და ადვილი დაზიანება, ქსოვილების სისუსტე და დიდი მიდრეკილება დაზიანებისადმი.

დაავადება თანაბარი სისხრით გვხვდება ქალებში და მამაკაცებში. გამოჯანმრთელება არ ხდება, თუმცა სათანადო მკურნალობის ფონზე დაავადებული ადამიანი ნორმალურ ცხოვრებას ეწევა.

რეტიკულური ბოჭკოები ყველაზე წვრილი ბოჭკოებია. მათი დიამეტრი 0,5-დან 2 მკმ-მდე მერყეობს. ისინი, როგორც წესი, ერთმანეთს ეხლართება და კარგად გამოსატულ ბადეს ქმნიან. მათი გამოვლენა მხოლოდ ვერცხლით იმპრეგნაციით არის შესაძლებელი. ვერცხლის მარილების მიმართ მაღალი მიდრეკილების (აფინურობის) გამო, ამ ბოჭკოებს არგოროფილურ ბოჭკოებს უწოდებენ. რეტიკულური ბოჭკოების გამოვლენა შიმრეაქციით არის შესაძლებელი. ბოჭკოების შიმ-დადებითობა და არგოროფილია III ტიპის კოლაგენთან დაკავშირებული გლიკოპროტეინების დიდი რაოდენობით უნდა იყოს განპირობებული. რეტიკულური ბოჭკოები 6-12% ჰექსოზებს შეიცავს, მაშინ როდესაც, კოლაგენურ ბოჭკოებში ჰექსოზების შემცველობა დაახლოებით 1%-ია. იმუნოციტოქიმიური და პისტოქიმიური კვლევით დადგენილია, რომ რეტიკულური ბოჭკოები ძირითადად III ტიპის კოლაგენს შეიცავს, რომელიც სხვა ტიპის კოლაგენთან გლიკოპროტეინებისა და პროტეოგლიკანების მეშვეობით არის დაკავშირებული. რეტიკულური ბოჭკოები ფაშრად განლაგებული თხელი (დაახლოებით 35 ნმ სისქის) ფიბრილებისაგან შედგება, რომლებიც ერთმანეთთან მრავალრიცხოვანი ფიბრილათაშორისი ხიდაკებით არის დაკავშირებული. ვარაუდობენ, რომ ეს ხიდაკები პროტეოგლიკანებითა და გლიკოპროტეინებით არის შექმნილი.

რეტიკულური ბოჭკოები დიდი რაოდენობით გლუვ კუნთში და ენდონევიუმში გვხვდება. ისინი პარენქიმული ორგანოების უჯრედების ირგვლივ (მაგ. ღვიძლში, ენდოკრინულ ჯირკვლებში) კარგად გამოსატულ ბადეს ქმნიან და სისხლმზადი ორგანოების (ელენთასა, ძვლის ტენისა და ლიმფურ

კვანძებში) ჩონჩხს წარმოქმნიან. რეტიკულური ბოჭკოების მცირე ზომა და ფაშარი განლაგება მოქნილი ჩონჩხის შექმნას განაპირობებს, რაც ორგანოების (არტერიების, ელენთის, ღვიძლის, საშვილოსნოს, ნაწლავების და ა.შ.) ფორმისა თუ მოცულობის ცვლილებას მნიშვნელოვნად აადვილებს.

ელასტიკური ბოჭკოების სისტემა საშინაო ტიპის — *ოქსიტალანის, ელაუნინისა და ელასტინის* ბოჭკოებით იქმნება. ამ სისტემის წარმოქმნის (ჩამოყალიბების) პროცესი სამ თანმიმდევრულ სტადიას მოიცავს. I სტადიაზე წარმოიქმნება *ოქსიტალანის* ბოჭკოები, რომლებიც 10 ნმ სისქის მიკროფიბრილებიდან შედგება. მიკროფიბრილებს ქმნიან სხედასხვა სახის გლიკოპროტეინები, რომელთა შორის ყველაზე დიდი ზომის მოლეკულა *ფიბრილინი*ა. *ოქსიტალანის* ბოჭკოები თვალის ზონულურ ბოჭკოებსა და ღერმის იმ უბნებში გვხვდება, სადაც ელასტიკურ ბოჭკოთა სისტემა ბაზალურ მემბრანას უკავშირდება. განვითარების მეორე სტადიაზე *ოქსიტალანის* ბოჭკოებს შორის ცილა *ელასტინი* იწყებს ჩალაგებას. ელასტინის განაწილება არათანაბრად ხდება. ასე წარმოიქმნება *ელაუნინის* ბოჭკოები. ასეთი ბოჭკოები სანერწყვე ჯირკვლებსა და ღერმაში გვხვდება. მესამე სტადიაზე ელასტინის რაოდენობა თანდათანობით მატულობს და საბოლოოდ იგი ბოჭკოთა კონების ცენტრალურ ნაწილს მთლიანად იკავებს (სურ. 6-10). ასეთ ბოჭკოებს *ელასტიკური ბოჭკოები* ეწოდება (სურ. 6-11). *ოქსიტალანის* ბოჭკოები მაღალი სიმტკიცით ხასიათდება, ხოლო ელასტიკურ ბოჭკოებს მაღალი დრეკადობა ახასიათებს და წნევის მოქმედებით ადვილად იჭიმება. ელასტიკურ ბოჭკოთა სისტემა, მიკროფიბრილებისა და ელასტინის

შემცველობის რეგულაციის გზით, ქსოვილებ-ის ადგილობრივი მოთხოვნილებებისადმი ადაპტაციას უზრუნველყოფს. ელასტინის წარმოქმნა ფიბრობლასტების და სისხლძარღვების გლუკუკუნთოვანი უჯრედების მიერ პროელასტინის წარმოქმნით იწყება, რომელიც 70 კილოდალტონი წონის გლობულური მოლეკულაა. პროელასტინის პოლიმერიზაციით მიიღება ელასტინი, რომელიც ამორფული, რეზინის მაგვარი გლიკოპროტეინია. ელასტინი საკმაოდ მდგრადია დუღილის, მკვაბუტოვანი ზემოქმედების და ჩვეულებრივი პროტეაზების მოქმედების მიმართ, თუმცა პანკრეასის ფერმენტი ელასტაზა მის სწრაფ პიდროლიზს იწვევს. ამინომჟავური შემადგენლობით ელასტინი საკმაოდ ახლოს დგას კოლაგენთან, ვინაიდან გლიცინისა და პროლინის შემცველობა მასშიც საკმაოდ მაღალია. მაგრამ, ელასტინი დამატებით ორ ამინომჟავას – დესმოზინსა და იზოდეს-მოზინს შეიცავს. სავარაუდოა, რომ ელასტინის დრეკადობას სწორედ ეს ორი ამინომჟავა განაპირობებს. ფიბრილური სტრუქტურების გარდა, ელასტინის მოლეკულები ქმნის ფენესტრირებულ მემბრანებს (ელას-

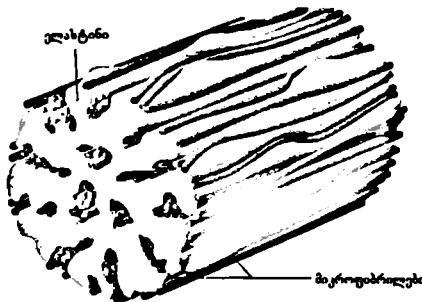
ტიკურ ფირფიტებს), რომლებიც ძირითადად სისხლძარღვების კედელში გვხვდება.

კაფშიჩი კლინიკასთან

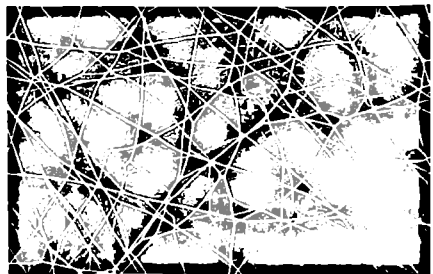
მარფანის სინდრომი – გენეტიკური დაავადებაა, რომლის დროსაც მე-15 ქრომოსომაში ფიბრილინის მაკოდირებელი გენის დეფექტი აღინიშნება. ფიბრილინის არარსებობა არასრულყოფილი ელასტიკური ბოჭკოების წარმოქმნას განაპირობებს. ფიბრილინის მძიმე ნაკლოვანების შემთხვევაში ავადმყოფები აორტის გასკდომის მაღალი რისკის ქვეშ იმყოფებიან.

უჯრედები. შემაერთებული ქსოვილი დიდი რაოდენობით სხვადასხვა სახის უჯრედებს შეიცავს. ზოგიერთი მათგანი, მაგ. ფიბრობლასტები და ცხიმოვანი უჯრედები ადგილობრივი წარმოშობისაა და მუდმივად შემაერთებულ ქსოვილში ბინადრობს. დანარჩენები, მაგ. ლეიკოციტები, სხვა ქსოვილებიდან გადმოდინან და შემაერთებული ქსოვილის არამუდმივი კომპონენტებს წარმოადგენენ.

ფიბრობლასტები. ფიბრობლასტები შემაერთებული ქსოვილის ყველაზე მრავალრიცხოვანი უჯრედებია. ისინი ბოჭკოებისა და ძირითადი ნივთიერების სინთეზში მონაწი-



სურ. 6-10. ელასტიკური ბოჭკოს აგებულების სქემა.



სურ. 6-11. ელასტიკური ბოჭკოები ვირთავას მეზენტერიუმის ნაცხში.

ლევონ. ფიბრობლასტების ორ ფორმას არჩევენ. ახალგაზრდა ფიბრობლასტები მაღალი სინთეზური აქტიუობის მქონე უჯრედებია და მნიშვნელოვნად განსხვავდება მოსვენებულ მდგომარეობაში მყოფი უჯრედული ფორმისაგან, რომლებსაც *ფიბროციტებს* უწოდებენ. აქტიური ფიბრობლასტები მრავლობითი, უსწორმასწორო ციტოპლაზმური გამონაზარდების არსებობით ხასიათდება (სურ. 6-12). ბირთვი დიდი ზომისაა და ნათელი. მასში დიდი რაოდენობით ეუქრომატინი და კარგად გამოხატული ბირთვაცია. მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადე და გოლჯის აპარატი ძალიან კარგად არის განვითარებული. პლაზმალემის ქვეშ მიკროფილამენტების კარგად გამოხატული ბადეა, რომლის შემადგენლობაში აქტინი და α-აქტინინი შედის. მიოზინი მთელ ციტოპლაზმაშია გაბნეული. ცენტრიოლებიდან რადიალური მიმართულებით მიემართება მრავალრიცხოვანი მიკრომილაკები, რომლებიც უჯრედის მოგარძო ფორმის შექმნასა და შენარჩუნებას უზრუნველყოფენ.

ფიბროციტი მცირე ზომის უჯრედია. მას თითისტარისებრი ფორმა აქვს და მორჩების რაოდენობით მნიშვნელოვნად ჩამორჩება ფიბრობლასტს. ფიბროციტის ციტოპლაზმა აციდოფილურია, ბირთვი მცირე ზომისაა და ოვალური ფორმა აქვს. მასში კეტეროქრომტინის შემცველობა საკმაოდ მაღალია, რაც ბირთვის ჰიპერქრომულობას (მუქ შეფერილობას) განაპირობებს.



სურ. 6-12. ფიბრობლასტის ელექტრონოგრაფია.

ფიბრობლასტის ნაირსახეობას წარმოადგენს მიოფიბრობლასტი, რომელსაც ფიბრობლასტისათვის დამახასიათებელი მორფოლოგიური ნიშნები აქვს, და ამავე დროს, აქტინის მიკროფილამენტებისა და მიოზინის უფრო მეტ რაოდენობას შეიცავს, ვიდრე ჩვეულებრივი უჯრედები. ეს უჯრედები ჭრილობის უბნებში ჩნდება და შეხორცებით პროცესებში მონაწილეობს. ფიბრობლასტები ასინთეზებს კოლაგენს, ელასტინს, გლიკოზამინოგლიკანებსა და გლიკოპროტეინებს.

მოზრდილ ორგანიზმში ფიბრობლასტები მაღალი პროლიფერაციული აქტიუობით არ ხასიათდება, თუმცა შემაერთებელი ქსოვილის დაზიანების შემთხვევაში ფიბრობლასტებში მიტოზური ფიგურების მომრავლება ყოველთვის აღინიშნება.

მაკროფაგაზები (ბერძნ. *macros* - დიდი + *phagein* - ჭამა) ფაგოციტოზური აქტიუობის მქონე უჯრედებია. მათი წარმოქმნის პროცესი რამდენიმე ეტაპად მიმდინარეობს. მაკროფაგების ღეროვანი უჯრედები ძელის წითელ ტენში მდებარეობს. აქ ღეროვანი უჯრედები მრავლდება და მონოციტებად (*monos* - ერთი + *kytos* - უჯრედი) დიფერენცირდება. მონოციტები ძელის ტენიდან სისხლში გადადის. განვითარების შემდეგ საფეხურზე მონოციტები სისხლიდან, კაპილარის კედლების გავლით, აღწევს შემაერთებელ ქსოვილს, სადაც მათი მომწიფება და მაკროფაგებად ფორმირება ხდება. საჭიროების შემთხვევაში ქსოვილოვან მაკროფაგებს შემაერთებელ ქსოვილში გამრავლებისა და მსგავსი უჯრედების პოპულაციის რაოდენობის მატების უნარი აქვს.

მაკროფაგები ორგანიზმის ყველა უბანშია გვხვდება და მონონუკლეური ფაგოციტების სისტემას (ძვ. სახელწოდება — რეტკულო-ენდოთელური სისტემა) კმნის.

მონონუკლეური ფაგოციტების სისტემაში ორი ტიპის უჯრედებს არჩევენ:

➤ „**პროფესიულ**“ **მაკროფაგებს**, რომლებიც კორპუსკულური ანტიგენის ფაგოციტოზს ახორციელებენ და

➤ **ანტიგენწარმდგენ უჯრედებს**, რომლებიც ანტიგენს შთანთქამენ, გარდაქნიან და T ლიმფოციტს წარუდგენენ.

მონონუკლეური ფაგოციტების სისტემას სისხლის მონოციტები, შემავრთბელი ქსოვილის ფიქსირებული მაკროფაგები, ლეიძლის კუაფერის უჯრედები, თირკმლის მეზანგიოციტები, ალვეოლური მაკროფაგები, სეროზული გარსების მაკროფაგები, ძელის ოსტეოკლასტები, ნერვული ქსოვილის მიკროგლიური უჯრედები, ელენთისა და ლიმფური კვანძების სინუსების მაკროფაგები ეკუთვნის.

ფუნქციური აქტიუობის ხარისხის მიხედვით მაკროფაგების ფორმა, ზომები და აგებულება მნიშვნელოვნად იცვლება. აქტიური მაკროფაგის პლაზმალემა მრავლობით გამოიხატება და ჩანადრეკს ქმნის (სურ. 6-13). ციტოპლაზმაში კარგად განვითარებული მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადე, გოლჯის აპარატი და მრავლობითი ლიზოსომაა. ასევე კარგად არის განვითარებული ციტოჩონჩხის ელემენტები – მიკრომილაკები და მიკროფილამენტები. ბირთვი ოვალური ან თირკმლის ფორმისაა და, როგორც წესი, ექსცენტრულად მდებარეობს. არააქტიური მაკროფაგი თითისტარის ფორმის უჯრედია, უმეტეს შემთხვევაში, არააქტიური მაკროფაგები მცირე ზომის სისხლძარღვების ირგვლივ იყრიან თავს. მათ მცირე ზომის ჰიპერქრომული ბირთვი აქვთ. ციტოპლაზმაში ვაკუოლები და დიდი რაოდენობით პირველადი ლიზოსომებია. მაკროფაგების პლაზმური მემბრანა დაახლოებით 2 მლნ-მდე იმუნოგლობულინის (ანტისხეულის) რეცეპტორს შეიცავს.

გარდა ამისა იგი კომპლემენტის C₃ ფრაგმენტის რეცეპტორებსაც შეიცავს. კომპლემენტი სისხლის პლაზმის ცილაა, რომელიც ლეიძლში სინთეზდება. კომპლემენტი და იმუნოგლობულინები ბაქტერიის ზედაპირს უკავშირდება, რითაც ამ უკანასკნელს ფაგოციტოზისათვის ადვილად ხელმისაწვდომს ხდის. ამ პროცესს **ოფსონინზაცია** ეწოდება, ხოლო იმ ელემენტებს, რომლებსაც ოფსონინზაციის უნარი აქვთ **ოფსონინები**. ოფსონინზაციის შემდეგ მაკროფაგი თავისი რეცეპტორების მეშვეობით ბაქტერიის ზედაპირზე შესაბამის ლიგანდებს (იმუნოგლობულინებს, კომპლემენტის C₃ ფრაგმენტს) თანმიმდევრულად უკავშირდება, სანამ მთლიანად არ შემოსაზღვრავს ბაქტერიას. ბაქტერია აღმოჩნდება მემბრანულ ვაკუოლში, რომელიც პლაზმალემას წვდება და ციტოპლაზმაში გადაინაცვლებს. აქ იგი პირველად ლიზოსომას უერთდება და მონელეის პროცესი იწყება. ფაგოციტოზი მაკროფაგის მთავარი ფუნქციაა ამასთანავე მაკროფაგებში მთელი რიგი ბიოლოგიურად აქტიური ნივთიერებები გამოიშვება, მათ შორის ინტერლეიკინ-1, ინტერლეიკინ-6, სიმსივნის ნეკროზის ფაქტორი, გრანულოციტებისა და მონოციტების კოლონიის მასტიმულირებელი ფაქტორი და სხვა ციტოკინები,



სურ. 6-13. მაკროფაგის ელექტრონოგრაფია. ციტოპლაზმაში მრავლობითი ლიზოსომაა. ისრებით ფაგოციტური ვაკუოლებია მითითებული.

რომლებიც სხვადასხვა გაელენას ახდენს იმუნურ სისტემაზე. თავის მხრივ, მაკროფაგის პლაზმური მემბრანა ციტოკინების (ინტერლეიკინ-2, ინტერლეიკინ-4, γ ინტერფერონი) რეცეპტორებს შეიცავს. ამ რეცეპტორებზე ზემოქმედებით, T ლიმფოციტები მაკროფაგის გააქტივებას ახდენს. პასუხად მაკროფაგები თვითონ იწყებენ ციტოკინების, პროსტაგლანდინების, რეაქტიული ჟანგბადის, აზოტის ოქსიდის და სხვა აქტიური ნივთიერებების წარმოქმნას. ამ გზით მაკროფაგები ბაქტერიული, ვირუსული, სოკოებით, პროტოზოებით (უმარტივესებით), და ჭიებით გამოწვეული ინფექციების საწინააღმდეგო იმუნური პასუხისა და სიმსივნის საწინააღმდეგო უჯრედული რეზისტენტობის ჩამოყალიბებაში მონაწილეობენ. ისინი ასევე მონაწილეობენ ნაღველის ლეიშმანიაზე წარმოქმნის პროცესში, რკინისა და ცხიმების ცელაში, დაბერებული ერთოროციტების მეტაბოლიზმში და ა.შ.

მაკროფაგების ფუნქციური აქტიუობა, სტრუქტურულ თავისებურებებთან ერთად, მეტაბოლური პროცესების სპეციფიურობასაც განაპირობებს. მაგალითად, ფილტვის ალვეოლურ მაკროფაგებში ძალიან მაღალია აერობული გლიკოლიზის აქტიუობა (რაც სავარაუდოდ, ადგილობრივად ჟანგბადის მაღალი წნევის არსებობით უნდა იყოს განპირობებული), ხოლო პერი-

ტონეუმის მაკროფაგები ანაერობული გლიკოლიზის მაღალი ხარისხით ხასიათდება.

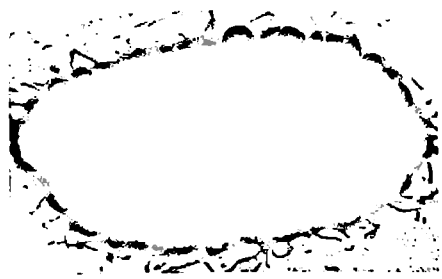
პოხიერი უჯრედები მრგვალი ან ოვალური ფორმის უჯრედებია. მათი დიამეტრი 20–30 ნმ-ია. პოხიერი უჯრედების ციტოპლაზმა ბაზოფილური გრანულებით არის სავსე, რის გამოც ამ უჯრედებს **ქსოვილოვან ბაზოფილებს** უწოდებენ (სურ. 6-14). ბირთვი მცირე ზომისაა და ცენტრალური მდებარეობით ხასიათდება. ხშირად ციტოპლაზმაში არსებული გრანულები მას გადაფარავს. სეკრეციული გრანულები 0,3 – 2,0 მკმ დიამეტრის ქეტეროგენული წარმონაქმნებია. პოხიერი უჯრედების მთავარი ფუნქცია ანტიანთებითი ქიმიური მედიატორების სინთეზი და დაგროვებაა. პოხიერი უჯრედების გრანულები ხასიათდება მეტაქრომაზის უნარით, რასაც მათში გლიკოზამინოგლიკანების (გაგ-ის) მაღალი შემცველობა განაპირობებს. სეკრეციული გრანულების შემადგენლობაში გაგ-ის გარდა **ჰისტამინი, ნეიტრალური პროტეაზები და ანაფილაქსიის ვოზინოფილური ქემოტაქსის ფაქტორი (ECF-A)** შედის. პოხიერი უჯრედები **ლეიკოტრინებსაც** გამოყოფს, მაგრამ მათი დაგროვება უჯრედში არ ხდება. ლეიკოტრინები მემბრანული ფოსფოლიპიდებისაგან შესაბამისი სტიმულაციის შედეგად წარმოიქმნება და უჯრედიდან წარმოქმნისთანავე გამოიყოფა.

ორგანიზმში პოხიერი უჯრედების ორ პოპულაციას არჩევენ:

> **შემავრთებელი ქსოვილის პოხიერი უჯრედები.** მათი გრანულების შემადგენლობაში პროტეოგლიკანი **ჰეპარინი** (ანტიკოაგულაციური თვისებების მქონე ნივთიერება) შედის.

> **ლორწოვანი გარსის პოხიერი უჯრედები.** მათი გრანულები **ჰეპარინის** ნაცვლად **ქონდროიტინსოფორიდმეჟავას** შეიცავს.

შესაბამისად, პოხიერი უჯრედების განსხ-



სურ. 6-14. პოხიერი უჯრედის ელექტრონოგრაფია.

ვაგებელი ტიპები ფარმაკოლოგიური აგენტის მოქმედებას განსხვავებულად პასუხობს. პოხიერი უჯრედები ძელის ტენიში არსებული ღეროვანი უჯრედებისაგან წარმოიქმნება. თუმცა ისინი ბევრი თვისებებით სისხლის ბაზოფილებს განა-
ან, მათი წარმოქმნა სხვადასხვა ღეროვანი უჯრედებიდან ხდება. პოხიერი უჯრედების ზედაპირი შეიცავს საეციტოლურ რეცეპტორებს იმუნო-
გლობულინ E-სათვის.

აღნიშნული ანტიხეულები, ძირითადად, ქსოვილოვანი და სისხლის ბაზოფილების ზედაპირს უკავშირდება და სისხლის პლაზ-
მაში თავისუფალი სახით მხოლოდ უმნიშ-
ვნელო რაოდენობით არსებობს. პოხიერ უჯრედებში დაგროვილი ნივთიერებების გამოყოფა ალერგიული რეაქციის განვითარე-
ბას იწვევს. ეს დაუყოვნებელი ტიპის პიპერ-
მგრძობილობის რეაქციაა, ვინაიდან მისი გან-
ვითარება იმ პირში, რომელიც სენსიბილი-
ზებულია ამავე ან ძალიან მსგავსი ანტიგენ-
ის მიმართ, ანტიგენის შეყვანიდან რამდენ-
იმე წუთში ხდება.

პოხიერი უჯრედები ფართოდ არის გავრ-
ცელებული მთელ ორგანიზმში, მაგრამ გან-
საკუთრებით დიდი რაოდენობით ისინი კა-
ნის შემავრთებელქსოვილოვან ნაწილში
(ღერმაში), საჭმლის მიმწვლელსა და სა-
სუნთქ სისტემებში გვხვდება.

კავშირი კლინიკასთან
თევს ცხელება – ალერგიული დაავადება,
რომელსაც ცხვირის ღორწოვანი გარსის პოხიერი
უჯრედებიდან პისტამინის გამოყოფა იწვევს. პის-
ტამინი ზრდის კაპილარების კედლის განელა-
დობას, რაც ცხვირის ღორწოვანის შეშუპებას
და სუნთქვის გაძნელებას იწვევს.
ასთმა – ბრონქოსპაზმით მიმდინარე ალერგიუ-
ლი დაავადებაა. ბრონქოსპაზმში ფილტვების
პოხიერი უჯრედებიდან გამოყოფილი ჯარბი
ლეიკოტრინების მოქმედებით არის განპირობე-
ბული.

პლაზმური უჯრედი დიდი ზომის,
ოვალური ფორმის უჯრედი. მისი ციტ-
ოპლაზმა დიდი რაოდენობით ენდოპ-

ლაზმური ბადის არხებს შეიცავს. გოლჯის
აპარატი და ცენტრიოლები ბირთვის მახ-
ლობლად მდებარეობს. ეს უბანი ციტოპლაზ-
მის სხვა უბნებთან შედარებით უფრო სუს-
ტად იღებება. ბირთვი სფეროს ფორმისაა, ექს-
ცენტრულად მდებარეობს და პეტეროქრომა-
ტინისა და ეუქრომატინის დაახლოებით თანა-
ბარ რაოდენობას შეიცავს. პეტეროქრომატი-
ნი ძირითადად პერიფერიაზეა, რის გამოც
პლაზმური უჯრედის ბირთვს საათს ადარებენ
(სურ. 6-15). პლაზმური უჯრედები B ლიმფო-
ციტებისაგან წარმოიქმნება და ანტიხეულების
სინთეზში მონაწილეობს. (დაწერილებით იხ.
თავი 16).

პლაზმური უჯრედები იშვიათად იყოფა
მათი სიცოცხლის ხანგრძლიობა საშუალოდ
10-20 დღეა.

ცხიმოვანი უჯრედები – ადიპოციტე-
ბი (ლათ. *adeps*, ცხიმით *kytos*, უჯრედი) –
შემავრთებელი ქსოვილის სპეციალური
უჯრედებია, რომლებსაც ნეიტრალური ცხიმე-
ბის დაგროვების უნარი აქვთ. ისინი დეტა-
ლურად განხილული იქნება თავში „ცხიმო-
ვანი ქსოვილი“.

ლეიკოციტოზი. (leukos, თეთრი + kytos,
უჯრედი) – შემავრთებელ ქსოვილში საკ-
მაოდ ხშირად შეიძლება ლეიკოციტების
ნახვა, რომლებიც აქ, კაპილარებისა და



სურ. 6-15. პლაზმური უჯრედის ელექტრონოგრაფია.

ვენულების კედლის გაელით, სისხლიდან ხედება. ამ პროცესს დიაბედუზი ეწოდება. ამ პროცესის აქტიუობა მნიშვნელოვნად მატულობს ანთების დროს. ლეიკოციტები (ლიმფოციტების გამოკლებით) შემავრთებელი ქსოვილიდან უკან სისხლში აღარ ბრუნდება.

შემავრთებელ ქსოვილში მცირე რაოდენობით მდებარეობს არადიფერენცირებული უჯრედებიც, რომლებიც, საჭიროების შემთხვევაში, სხვადასხვა უჯრედად დიფერენცირდებიან.

შემაართებული ქსოვილის ტიპები

შემავრთებელი ქსოვილის რამდენიმე სახეს არჩევენ. მათ თავისებურებებს შემადგენელი სტრუქტურების უპირატესი განვითარება განაპირობებს.

საკუთრივ შემავრთებელი ქსოვილი ორი სახისაა: *ფაშარი უფორმო ბოჭკოვანი და მეკრივი ბოჭკოვანი შემავრთებელი ქსოვილი*. ამ შემთხვევაში კლასიფიკაციის საფუძველს უჯრედშორისი ნივთიერების კომპონენტების უპირატესი განვითარება წარმოადგენს. თუ შემავრთებელ ქსოვილში ძირითადი ნივთიერება ჭარბობს, ასეთი შემავრთებელი ქსოვილი ფაშარია. ფაშარი შემავრთებელი ქსოვილი ორგანიზმში ფართო გაერცვლებით ხასიათდება. იგი ავსებს სიერცვებს კუნთოვან უჯრედებსა და ბოჭკოებს შორის, საყრდენს უქმნის ეპითელურ ქსოვილს; საფარველს უქმნის სისხლძარღვებსა და ლიმფურ ძარღვებს; ქმნის დერმის დერილოვან (ჰაპილურ) შრეს, სეროზულ გარსებს, გვეხდება ჯირკვლებსა და ლორწოვან გარსებში.

ფაშარი უფორმო ბოჭკოვანი შემავრთებელი ქსოვილი ზემოთ ჩამოთვლილ ყველა სტრუქტურულ ელემენტს შეიცავს. უჯრედებს შორის ყველაზე დიდი რაოდენობით ფიბრობლასტები და მაკროფაგებია,

თუმცა სხვა უჯრედული ელემენტებიც გვხვდება. იგი სამივე სახის ბოჭკოებს შეიცავს.

მეკრივი ბოჭკოვანი შემავრთებელი ქსოვილი დიდი რაოდენობით კოლაგენურ ბოჭკოებს შეიცავს, ხოლო ძირითადი ნივთიერების შემცველობა მასში ძალიან დაბალია. ასევე მცირე რაოდენობით არის მასში უჯრედები. მეკრივი შემავრთებელი ქსოვილი ნაკლები დრეკადობით, მაგრამ ბევრად უფრო დიდი სიმტკიცით გამოიხევა, ვიდრე ფაშარი შემავრთებელი ქსოვილი. არჩევენ *მეკრივ ფორმიან და მეკრივ უფორმო შემავრთებელ ქსოვილს*. მეკრივი ფორმიანი შემავრთებელი ქსოვილი კოლაგენური ბოჭკოების მოწესრიგებული მიმართულებით ხასიათდება, ისე რომ, ყოველ ბოჭკოს ერთი მიმართულება აქვს. ფიბრობლასტები კოლაგენური ბოჭკოს გასწვრივ, სიგრძივად არის ორიენტირებული. მეკრივი შემავრთებელი ქსოვილის შენების განხილვა ყველაზე ადვილია მყესის მაგალითზე. მყესი წაგრძელებული ფორმის სტრუქტურაა, რომელიც კუნთს ძვალთან აკავშირებს. კოლაგენური ბოჭკოების მაღალი შემცველობის გამო მყესს თეთრი ფერი აქვს. მყესში კოლაგენური ბოჭკოები ერთმანეთის პარალელურად არის განლაგებული და მჭიდრო კონებს ქმნის. ალაგ-ალაგ კონებს შორის მცირე რაოდენობით ძირითადი ნივთიერება მდებარეობს. ფიბროციტების წაგრძელებული ბირთვები ბოჭკოების სიგრძივი ღერძის პარალელურად არის მიმართული. ფიბროციტების ციტოპლაზმა მცირე ზომის ნაოჭებს (გამონაზარდებს) ქმნის, რომლებიც კოლაგენურ ბოჭკოებს ნაწილობრივ გადაფარავს. ფიბროციტების ციტოპლაზმის გამოვლენა ჰემატოქსილინ-ეოზინით შედეგისას ძალიან ძნელია, და არა მხოლოდ იმიტომ, რომ იგი მცირე რაოდენობითაა, არამედ იმიტომაც, რომ იგი კოლაგენური ბოჭკოების იდენტურად იღებება. მყესის კოლაგენური ბოჭკოების

კონები (პირველი რიგის კონები) ფაშარი შემავრთქსოვილოვანი ჩანაფენით უფრო მსხვილ (მეორე რიგის) კონებად ერთიანდება. ფაშარ შემავრთქსოვილოვანი ჩანაფენები სისხლძარღვებსა და ნერვებს შეიცავს. გარედან მყესი მკერივი შემავრთებელი ქსოვილით არის დაფარული. ზოგიერთ მყესში ეს საფარველი ორი შრისაგან შედგება. ერთი შრე უშუალოდ მყესს ეხება, მეორე კი – ირგვლივ მდებარე სტრუქტურებს. ამ ორ შრეს შორის რჩება მცირე ღრუ, რომელიც სახსრის სინოვიალური სითხის მსგავსი ნივთიერებით არის ამოვსებული. ეს სითხე წყალს, გლიკოზამინოგლიკანებს, ცილებს, გლიკოპროტეინებსა და იონებს შეიცავს. აღნიშნული სითხე, მისი გარსის ქვეშ მყესის თავისუფალ სრიალს უწყობს ხელს.

მკერივ უფორმო შემავრთებელ ქსოვილში კოლაგენურ ბოჭკოთა კონები სამგანზომილებიან ბადეს ქმნის, რის გამოც ეს უკანასკნელი განსაკუთრებით მაღალი სიმტკიცით გამოირჩევა. კოლაგენურ ბოჭკოებს შორის ელასტიკური ბოჭკოები და ფიბრობლასტებია გაფანტული. მაკროფაგები მცირე რაოდენობითაა. ამ ტიპის შემავრთებელი ქსოვილი ღერმის ბადებრივ შრეში, ელენთის, ლიმფური კვანძებისა და ღვიძლის კაფსულაში გვხვდება. ამასთანავე იგი სათესლის თეთრ გარსს, თავის ტვინის მაგარ გარსსა და დიდი ნერვების შალითებს ქმნის.

ელასტიკური ქსოვილი ელასტიკური ბოჭკოების პარალელურად განლაგებული სქელი კონებისაგან შედგება. ელასტიკურ ბოჭკოებს შორის არსებულ სივრცეებში თხელი კოლაგენური ბოჭკოები და ბრტყელი ფორმის ფიბრობლასტებია მოთავსებული. ელასტიკური ბოჭკოების სიჭარბე ამ ქსოვილს მოყვითალო ფერს აძლევს და, რა თქმა უნდა, მაღალ ელასტიურობას ანიჭებს. ელასტიკური ქსოვილი გვხვდება ხერხემლის ყვი-

თელ იოგსა და სასქესო ასოს იოგში.

რეტეკულური ქსოვილი ფაშარი შემავრთებელი ქსოვილის სპეციალური სახეა, რომელიც მიელოიდური (ძელის ტვინი) და ლიმფოიდური (ელენთა, ლიმფური კვანძები) სისხლმზადი ორგანოების სტრომას ქმნის. ამ ტიპის შემავრთებელ ქსოვილში რეტეკულური უჯრედები (ფიბრობლასტების ნაირსახეობა) წარმოქმნის რეტეკულურ ბოჭკოებსა და ძირითად ნივთიერებას. რეტეკულური ბოჭკოები უჯრედშორის ნივთიერებაშია გაფანტული და თავიანთი მორჩებით რეტეკულურ უჯრედებსა და ძირითად ნივთიერებას შემოსაზღვრავს. საბოლოო ჯამში რეტეკულური უჯრედები და ბოჭკოები ტრანსკულურ სისტემას ქმნის, რომელიც ქსოვილს ღრუბლისებურ შესახედაობას აძლევს. უჯრედშორის სივრცეებში უჯრედებსა და სითხეს თავისუფალი მოძრაობის საშუალება აქვს. რეტეკულურ უჯრედებთან ერთად, რეტეკულურ ქსოვილში დიდი რაოდენობით არის მონონუკლეური ფაგოციტური სისტემის უჯრედები.

შემაერთებელი ქსოვილის ჰისტოფიზიოლოგია

შემაერთებელი ქსოვილი **საყრდენ, ტროფიკულ, დამცველობით, ტრანსპორტულ და რეპარაციულ ფუნქციებს** ასრულებს. საყრდენ ფუნქციას, ძირითადად, შემავრთებელი ქსოვილის ბოჭკოები ასრულებს. ბოჭკოები (ძირითადად კოლაგენური) მყესებს, აპონევროზებს, ორგანოთა კაფსულებს, ცნს-ს მემბრანებს (მენინგეალური გარსები) ქმნის. ისინი ასევე ქმნიან ორგანოსშიგა ტრანსპორტულ და ტიხრებს, რაც ორგანოს საყრდენ ჩონჩხს წარმოადგენს. ორგანოს ამ ნაწილს **სტრომა** ეწოდება. ორგანოს იმ ნაწილს, რომელიც ამ ორგანოს დამახასიათებელ ფუნქციას ასრულებს, **პარენქიმა** ეწოდება.

შემაერთებელი ქსოვილი მნიშვნელოვან როლს ასრულებს ნიეთიერებათა ცვლაში. ცხიმოვანი ქსოვილი აგროვებს ლიპიდებს, რომლებიც ენერგეტიკულად მეტად მნიშვნელოვან რეზერვს წარმოადგენს. დამატებით, ძირითად ნიეთიერებაში გლიკოზამინოგლიკანების მაღალი შემცველობის გამო, შემაერთებელი ქსოვილი წყალს და ელექტროლიტებს აკავებს. განსაკუთრებით დიდი რაოდენობით აქ არის Na^+ . დადგენილია, რომ სისხლის პლაზმის ცილების დაახლოებით 1/3 შემაერთებელი ქსოვილის მატრიქსში მდებარეობს. შემაერთებელი ქსოვილი და მისი უჯრედები მთელი რიგი დამცველობითი მექანიზმების განხორციელებაში მონაწილეობს. ერთ-ერთი ასეთი დამცველობითი რეაქცია, რომელიც შემაერთებელი ქსოვილის უშუალო მონაწილეობით ხასიათდება, არის ანთება.

შემაერთებელი ქსოვილი მაღალი რეგენერაციული შესაძლებლობებით ხასიათდება, რის გამოც, ანთების ან ტრავმის შედეგად დაზიანებული უბნების აღდგენა საკმაოდ სწრაფად ხდება. ამასთან ერთად, სხვა ქსოვილების დაზიანების შემთხვევაში (მაგ. გულის კუნთის), რომლის უჯრედებსაც გამრავლების უნარი არა აქვს, დაზიანებული არის ამოვსება შემაერთებელი ქსოვილით ხდება, რის შედეგადაც ნაწიბური წარმოიქმნება. ძირითადი უჯრედები, რომლებიც ამ პროცესში მონაწილეობს, ფიბრობლასტებია.

შემაერთებელ ქსოვილს, სისხლსა და ლიმფურ ძარღვებს შორის ძალიან მჭიდრო კავშირი არსებობს. სისხლძარღვები და ლიმფური ძარღვები ყველგან, ნერვული სისტემის გარდა, შემაერთებელ ქსოვილშია გახვეული. შესაბამისად ნიეთიერებათა ტრანსპორტი სხვადასხვა ქსოვილებისაკენ და უკან შემაერთებელი ქსოვილის გავლით

ხორციელდება.

შემაერთებელი ქსოვილის მეტაბოლიზმზე მთელი რიგი პორმონები ახდენს გავლენას. მაგალითად, კორტიზოლი (ჰიდროკორტიზონი), რომელიც თირკმელზედა ჯირკვლის ქერქიდან ნიეთიერებაში წარმოიქმნება, ფიბრობლასტებში ბოჭკოების სინთეზს აინჰიბირებს. ადრენოკორტიკოტროპული პორმონი, რომელიც ადენოჰიფიზში გამოშვებულია, ასტიმულირებს კორტიზონის გამოყოფას, ასე რომ, ანალოგიური ეფექტით ხასიათდება. ეს პორმონები აფერხებს ჭრილობის შეხორცებას, თრგუნავს ანთების პროცესს. მათი მოქმედება მიმართულია აგრეთვე შემაერთებელი ქსოვილის ზოგიერთი უჯრედის (მაგ, ლიმფოციტების, პლაზმური უჯრედების) საწინააღმდეგოდ. პიპოთირეოზი (ფარისებრი ჯირკვლის პორმონის უკმარისობა) გაგ-ის აკუმულაციას იწვევს. მოზრდილებში პიპოთირეოზი იწვევს მიქსედემას (ლორწოვანი, მუკოზური შეშუპება), რაც კანის შემაერთებელ ქსოვილში გაგ-ის ჭარბი რაოდენობით დაგროვებისა და შესაბამისად, წყლის შეკავების შედეგია. ვიტამინ C-ს ნაკლებობა შემაერთებელი ქსოვილის დეგენერაციას იწვევს. ასკორბინის მკაფა პროლინჰიდროქსილაზას კოფაქტორია. ეს ფერმენტი კი, როგორც ცნობილია, კოლაგენის ნორმული სინთეზისათვის არის საჭირო. ამ ვიტამინის გარეშე ფიბრობლასტები დეფექტურ კოლაგენს ასინთეზებს და, რაც მთაუარია, ამ დეფექტური ბოჭკოების ჩანაცვლება არ ხდება. ამ პროცესს შემაერთებელი ქსოვილის დესტრუქციამდე მიყვავართ, რაც განსაკუთრებით გამოხატულია იმ უბნებში, სადაც კოლაგენის განახლება ბევრად უფრო სწრაფად ხდება. ასეთ უბნებს მიეკუთვნება პერიოდონტული იოგი, რომელიც კბილს კბილბუდეში ამაგრებს.

ცხიმოვანი ქსოვილი

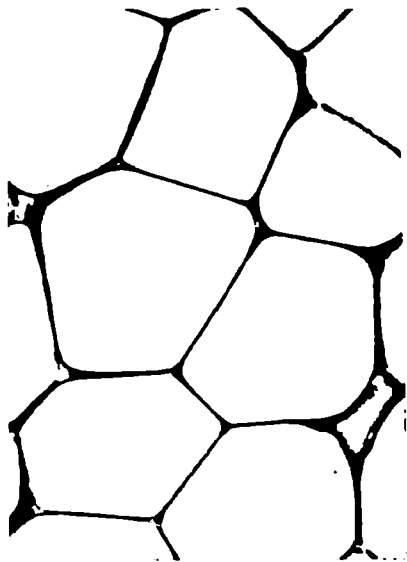
ცხიმოვანი ქსოვილი შემაერთებული ქსოვილის სპეციალური სახეა, რომელსაც უპირატესად ცხიმოვანი უჯრედები – *ადიპოციტები* (ლათ. *adeps*, ცხიმი) ქმნის. ცხიმოვანი უჯრედები ფაშარ შემაერთებულ ქსოვილში მცირე ჯგუფების სახით თითქმის ყველგან გვხვდება, მაგრამ უმეტეს შემთხვევაში ისინი ორგანიზმის სხეადასხეა უბანში (კანქვეშ, ორგანოთა კაფსულებში, ორგანოთა შორის სივრცეებში) ფართო დაჯგუფებებს ქმნიან. ცხიმოვანი ქსოვილი ორგანიზმში ენერჯის უზარმაზარი წყაროა, რომელიც ტრიგლიცერიდების სახით ინახება. ენერჯის მეორე წყარო გლიკოგენია, რომელიც მარაგის სახით ღვიძლსა და ჩონჩხის კუნთში ინახება. საკვების მიღება პერიოდულ პროცესს წარმოადგენს. ორგანიზმი საჭიროებს კალორიების ფართო მარაგის არსებობას, რომელიც საკვების მიღებიდან მიღებამდე შეიძლება იქნეს გამოყენებული. ტრიგლიცერიდების სიმკვრივე ბევრად უფრო დაბალია გლიკოგენთან შედარებით, ხოლო კალორიული ფასეულობა ბევრად უფრო დიდი (9,3 კკაღ/გ და 4,1 კკაღ/გ შესაბამისად). ამდენად, ცხიმოვანი ქსოვილი ენერჯის ძალიან ეფექტურ წყაროს წარმოადგენს. იგი მუდმივ მეტაბოლურ ცვლილებებს განიცდის და როგორც ნერეული, ისე პორმონული რეგულაციის ქვეშ იმყოფება.

კანქვეშა ცხიმოვანი ქსოვილი ორგანიზმის ფორმის წარმოქმნაში მონაწილეობს, ხოლო ხელის გულისა და ფეხის გულის მიდამოში არსებული ცხიმოვანი ჩანაფენები ამორტიზატორის როლს ასრულებს. ცხიმოვანი ქსო-

ვილი დაბალი თბოგამტარობით ხასიათდება, რის გამოც იგი ორგანიზმის თერმულ იზოლაციაში მონაწილეობს. ცხიმოვანი ქსოვილი ორგანოთა შორის არსებულ სივრცეებს ავსებს და ზოგიერთი ორგანოს გარკვეულ მდგომარეობაში ფიქსაციას უწყობს ხელს. არჩევენ ორი სახის – *თეთრ და რუხ ცხიმოვან ქსოვილს*. ისინი ერთმანეთისაგან მდებარეობით, ფერით, აგებულებითა და პათოლოგიის თავისებურებებით განსხვავდებიან.

თეთრი ცხიმოვანი ქსოვილი. მზრდილ ადამიანში მხოლოდ თეთრი ცხიმოვანი ქსოვილი გვხვდება. იგი თვალის ქუთუთოების, სასქესო ასოს, სკროტუმისა და გარეთა სასმენი ხერელის გარდა, ორგანიზმის ყველა უბანში მდებარეობს. ცხიმოვანი ქსოვილის გაერცელება და რაოდენობა ორგანიზმში ასაკითა და სქესით განისაზღვრება. ახალშობილებში თეთრი ცხიმოვანი ქსოვილი მთელ სხეულში თანაბრად არის განაწილებული. ბავშვის ზრდასთან ერთად ზოგიერთ უბანში ცხიმოვანი ქსოვილი ქრება, ზოგან კი მატულობს. მისი განაწილება ნაწილობრივ სასქესო და თირკმელზედა ჯირკვლის პორმონებით რეგულირდება, რაც ცხიმის დაგროვებას აკონტროლებს და ქალისა და მამაკაცის სხეულის ფორმის ჩამოყალიბებას მნიშვნელოვანწილად განსაზღვრავს. თეთრი ცხიმოვანი ქსოვილის ფერი თეთრიდან მუქ ყითლამდე მერყეობს, რასაც მიღებული საკვების თავისებურება განაპირობებს. იგი ძირითადად, ცხიმის წვეთებში კაროტიდების შემცველობაზეა დამოკიდებული.

იზოლირებულ მდგომარეობაში თეთრ



სურ. 7-1. თეთრი ცხიმოვანი ქსოვილი. პრესარატის დამზადების პროცესში ცხიმის ერთი დიდი წვეთი იშლება და უჯრედი თითქმის ცარიელი რჩება. ციტოპლაზმა, ვიწრო ზოლის სახით, მხოლოდ უჯრედის პერიფერიულ ნაწილშია.

ცხიმოვან უჯრედებს სფერული ფორმა აქვს, მჭიდრო განლაგების უბნებში კი - მრავალწახნაგოვანი (სურ. 7-1).

ცხიმოვანი უჯრედის დიამეტრი 50-150 მკმ-ია. უჯრედის ცენტრში ცხიმის ერთი დიდი წვეთია მოთავსებული, რომელსაც გარს ციტოპლაზმის ვიწრო ზოლი აკრავს. ციტოპლაზმა მხოლოდ უჯრედის პერიფერიაზე და რგოლის ფორმა აქვს. ბირთვი ბრტყელია და ექსცენტრულად მდებარეობს. ციტოპლაზმის ყუელაზე მსხვილი უბანი ბირთვის ირგვლივ მიდამოშია. აქ გოლჯის აპარატი, ძაფისებრი და ოვალური მიტოქონდრიები, მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადის ცისტერნები (უმნიშვნელო რაოდენობით), თავისუფალი რიბოსომები და მრავლობითი პინოციტოზური ბუშტუკი მდებარეობს. თითოეული ცხიმოვანი უჯრედი ირგვლივმდებარე ქსოვილებ-

ისაგან ბაზალური მემბრანით არის გამოყოფილი. შემავრთქსოვილოვანი ჩანაფენები ცხიმოვან ქსოვილს არასრულ წილაკებად ყოფს. ეს ჩანაფენები დიდი რაოდენობით სისხლძარღვებსა და ნერვებს შეიცავს. მათი რეტიკულური ბოჭკოები ნაზ, სამგანზომილებიან ბადეს ქმნის, რომელიც თითოეულ ცხიმოვან უჯრედს გარს აკრავს და საყრდენს უქმნის.

ცხიმოვან უჯრედებში ცხიმი ძირითადად ტრიგლიცერიდების ე.ი. ცხიმოვანი მჟაუვებო-სა და გლიცეროლის, სახით ინახება.

ცხიმოვანი მჟაუვები ცხიმოვან უჯრედში ხედება:

> ქილომიკრონების სახით, რომლებიც საკვების სახით მიღებული ცხიმიდან წარმოიქმნება;

> ძალიან დაბალი სიმკვრივის ლიპოპროტეინების სახით;

> გლუკოზიდან, რომლისაგანაც ცხიმოვან უჯრედებში ცხიმოვანი მჟაუვები და გლიცეროლი წარმოიქმნება.

ქილომიკრონები (ბერძნ. *chilos*, წვე-ნი + *micros*, პატარა) 3მკმ დიამეტრის ნაწილაკებია, რომლებიც ნაწლავის ეპითელურ უჯრედებში წარმოიქმნება და სისხლის პლაზმისა და ლიმფის საშუალებით გადაიტანება. ქილომიკრონების ცენტრალურ ნაწილს ძირითადად ტრიგლიცერიდები და მცირე რაოდენობით ქოლესტერინი ქმნის. გარედან მათ **ფოსფოლიპიდების, აპოლიპოპროტეინებისა და ქოლესტერინისაგან** შემდგარი მასტასბილიზებული მონოშრე აკრავს.

ძალიან დაბალი სიმკვრივის ლიპოპროტეინები ლეიძლში წარმოიქმნება. ისინი უფრო მცირე ზომისაა, ვიდრე ქილომიკრონები, ამასთან, მათი ზედაპირი უფრო დიდი რაოდენობით ლიპიდებს შეიცავს. მათში ქოლესტერინის შემცველობაც ბევრად უფრო მაღალია, ვიდრე ქილომიკრონებში.

ქილომიკრონებისა და ძალიან დაბალი

სიმკერვის მქონე ლიპოპროტეინების პიდროლიზი ფერმენტ ლიპოპროტეინ ლიპაზას მეშვეობით ცხიმოვანი ქსოვილის სისხლის კაპილარების სანათურში, ენდოთელური უჯრედების ზედაპირზე მიმდინარეობს. აღნიშნულ ფერმენტს ცხიმოვანი უჯრედები გამოიმუშავენ. ენდოთელიუმიდან ადიპოციტების მიმართულებით ცხიმოვანი მკაეები თანმიმდევრულად შემდეგ გზას გადის:

- კაპილარის ენდოთელიუმი
- კაპილარის ბაზალური მემბრანა
- შემავრთებული ქსოვილის ძირითადი ნივთიერება
- ადიპოციტის ბაზალური მემბრანა
- ადიპოციტის პლაზმური მემბრანა.

გაურკვეველია თუ რა მექანიზმით ხდება ცხიმოვან წვეთში ცხიმოვანი მკაეების ჩართვა. თუმცა შესაძლებელია, ამ პროცესში ტრანსპორტული ცილები მონაწილეობდეს. ადიპოციტის ციტოპლაზმაში ცხიმოვანი მკაეა გლიცეროლფოსფატ მკაეას უკავშირდება და ტრიგლიცერიდის მოლეკულას წარმოქმნის. შემდგომში ეს მოლეკულები ტრიგლიცერიდულ წვეთს ემატება. ამ პროცესში ძალიან აქტიურად მონაწილეობს მიტოქონდრიები და გლუვი ენდოპლაზმური ბადე.

ცხიმოვანი მკაეების სინთეზი ადიპოციტებში შეიძლება გლუკოზიდან მოხდეს, რასაც ინსულინი უწყობს ხელს. მისი საშუალებით ადიპოციტების მიერ გლუკოზის ათვისება და ლიპოპროტეინული ლიპაზას სინთეზი ძლიერდება.

ლიპიდების დაშლა ცხიმოვან მკაეებად და გლიცეროლად, მათი შემდგომი სისხლში გამოყოფით, როგორც ნერვული, ისე კუმორული მექანიზმებით რეგულირდება. ნორადრე-

ნალინით სტიმულაცია ადენილატციკლაზას გააქტივებით ასტიმულირებს ფერმენტ ტრიგლიცერიდ ლიპაზას, რომელსაც სხვაგვარად პორმონმგრძობიარე ლიპაზას უწოდებენ (ნორადრენალინი ცხიმოვან ქსოვილში არსებული პოსტგანგლიური სიმპატიკური ნერვული დაბოლოებებიდან გამოიყოფა). გააქტივებული ფერმენტი ცხიმოვანი წვეთის ზედაპირზე ტრიგლიცერიდებს შლის. სისხლში ცხიმოვანი მკაეები შრატის ალბუმინის მეშვეობით გადაიტანება, ხოლო გლიცეროლი, რომელიც ხსნადობის უფრო მაღალი ხარისხით ხასიათდება, თავისუფალი სახით გადაიტანება. მისი შემდგომი მეტაბოლიზმი ლეიძლში ხდება. ცხიმოვანი ქსოვილის მეტაბოლიზმზე ზრდის პორმონი, გლუკოკორტიკოსტეროიდები, პროლაქტინი, ინსულინი და თირეოიდული პორმონი ახდენს გააყენას.

თეთრ ცხიმოვან ქსოვილში ნერვული დაბოლოებები მხოლოდ სისხლძარღვების კედლებში მდებარეობს. ადიპოციტების უშუალო ინერვაცია არ ხდება.

ორგანიზმში ლიპიდების მობილიზება საჭიროების მიხედვით და არათანაბრად ხდება. თავდაპირველად კანქვეშა, მეზენტერიული და რეტროპერიტონეული ცხიმი იშლება, მაშინ როდესაც ხელის, ფეხის და რეტროორბიტული ცხიმოვანი გროვები ხანგრძლივი შიმშილობის პერიოდშიც კი შენახულია.

მოზრდილებში სიმსუქნე შეიძლება ადიპოციტებში ცხიმის დიდი რაოდენობით დაგროვების შედეგად განვითარდეს. ასეთ შემთხვევაში ცხიმოვანი უჯრედები ზომაში მატულობს. ასეთ სიმსუქნეს ჰიპერტროფიულ სიმსუქნეს უწოდებენ. ასევე, შესაძლებელია, ადგილი ჰქონდეს ადიპოციტების რაოდენობის მატებას, რის შედეგადაც ჰიპერპლაზური სიმსუქნე ვითარდება.



სურ. 7-2. რუხი ცხიმოვანი უჯრედის ცხიმოვანი წვეთებისაგან თავისუფალი ნაწილის ელექტრონოგრაფია. ჩანს ბირთვი და მჭიდროდ განლაგებული მიტოქონდრიები.

ადიპოციტები მეზენქიმური წარმოშობის ლიპობლასტებისაგან წარმოიქმნება. ისინი ძლიერ გავს ფიბრობლასტებს, მაგრამ, მათგან განსხვავებით, ცხიმის დაგროვების უნარი აქვთ. თავიდან ცხიმოვანი ჩანარები ციტოპლაზმაში იზოლირებული სახითაა, მაგრამ წარმოქმნიდან ძალიან მალე ერთმანეთს უერთდება და ცხიმის ერთ დიდ წვეთს ქმნის. ადამიანი ტუტუმწოვრებში ერთ-ერთი იშვიათი გამონაკლისთაგანია, რომელიც ცხიმის მარაგით იზადება. ცხიმის დაგროვება ორსულობის 30-ე კვირაზე იწყება. დაბადების შემდეგ მცირე სისხლძარღვების ირგვლივ, სადაც დიდი რაოდენობით არადიფერენცირებული მეზენქიმური უჯრედებია, ახალი ადიპოციტები წარმოიქმნება. ადიპოციტების რაოდენობის მატება სხვადასხვა ფაქტორების ზემოქმედებით შესაძლოა მოხდეს ადრეულ პოსტნატალურ პერიოდში, მაგრამ შემდგომში მათი გამრავლება აღარ ხდება. ცხიმოვანი უჯრედები დიდი რაოდენობით საკვების მიღების შემთხვევაში უფრო მეტი რაოდენობით ცხიმს აგროვებს, ვიდრე ჩვეულებრივ, რაც სიმსუქნის განვითარების მიზეზი ხდება. ბავშვთა ასაკში ცხიმოვანი უჯრედების რაოდენობრივმა მატებამ, შესაძლოა, მოზრდილ ასაკში სიმსუქნისადმი მიდრეკილება განაპირობოს.

კამფორი კლინიკასთან

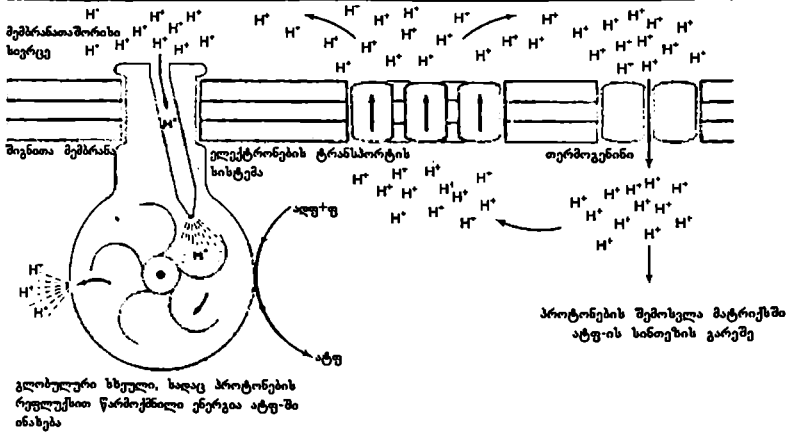
სიმსუქნე – მრავალი დაავადების განვითარების რისკ-ფაქტორს წარმოადგენს. მოზრდილებში სიმსუქნის განვითარების ორი გზა არსებობს. პიკერტროფიული სიმსუქნე თეთრ ცხიმოვან უჯრედებში დიდი რაოდენობით ცხიმის დაგროვების შედეგია. ასეთ შემთხვევაში თითოეულმა ადიპოციტმა ზომაში შეიძლება 4-ჯერ მოიმატოს. პიკერალაზიური სიმსუქნე ადიპოციტების რაოდენობრივი მატებით გამოწვეული სიმსუქნეა. როგორც წესი, პიკერალაზიური სიმსუქნე ბევრად მძიმე მიმდინარეობით ხასიათდება.

ზოგიერთ შემთხვევაში სიმსუქნე გენეტიკური დარღვევითაა გამოწვეული. ლეპტინის გენის მუტაცია ამ პორმონის არააქტიური ფორმის წარმოქმნას განაპირობებს. ლეპტინი პორმონია, რომელიც პიპოთალამუსზე ზემოქმედებით მადან აკონტროლებს. ლეპტინის არარსებობის ან მისი არააქტიური ფორმის წარმოქმნისას ადამიანი თავის მადან ვერ აკონტროლებს და ადვილი აქვს წონის განუსაზღვრელ მატებას.

რუხი ცხიმოვანი ქსოვილი

რუხი ცხიმოვანი ქსოვილის სახელწოდებას მისი შეფერილობა განაპირობებს, რაც, თავის მხრივ, ამ ქსოვილში სისხლძარღვების ფართო ქსელის არსებობით არის განპირობებული. თეთრი ცხიმოვანი ქსოვილისაგან განსხვავებით, რუხი ცხიმოვანი ქსოვილის ლოკალიზაცია ორგანიზმში შეზღუდულ ხასიათს ატარებს. ადამიანის ემბრიონსა და ახალშობილში რუხი ცხიმოვანი ქსოვილი მხოლოდ ზოგიერთ ადგილს მდებარეობს. ადამიანისათვის ამ ქსოვილს მნიშვნელობა მხოლოდ პოსტნატალური ცხოვრების პირველ თვეებში აქვს, როდესაც იგი სითბოს ძირითადი მწარმოებელია, და ამდენად, ახალშობილს სიცოცხისაგან იცავს. ასაკის მატებასთან ერთად, რუხი ცხიმოვანი ქსოვილის რაოდენობა თანდათან მცირდება და საბოლოოდ ქრება.

რუხი ცხიმოვანი ქსოვილის უჯრედები პოლიგონური ფორმისაა ისინი თეთრ ადიპოციტებზე პატარა ზომისაა. მათი ციტოპლაზმა სხვადასხვა ზომის მრავლობით ცხიმის



სურ. 7-3. თერმოგენინის მონაწილეობა სითბოს წარმოქმნაში. თერმოგენინის მეშვეობით წვალბად იონები მიტოქონდრიის მატრიქსში გლობულურ სტრუქტურებში (მარცხნივ) გაუფლელად ბრუნდება.

წეთს შეიცავს. ციტოპლაზმაში დიდი რაოდენობით მიტოქონდრიები (სურ. 7-2). ბირთვი სფერული ფორმისაა და ცენტრალური მდებარეობა აქვს. შემავრთბელი ქსოვილი ცხიმოვან ქსოვილს წილაკებად ჰყოფს. წილაკები აქ უფრო კარგად არის გამოხატული, ვიდრე თეთრ ცხიმოვან ქსოვილში.

რუხი ცხიმოვანი ქსოვილის ფიზიოლოგია ცივისსხლიანებში უფრო კარგად არის შესწავლილი. ნერეული ბოჭკოები უშუალოდ ცხიმოვან უჯრედებზე ბოლოვდება. ნერეული დაბოლოებიდან გამოყოფილი ნორადრენალინი ააქტიუებს ჰორმონ-მგრძნობიარე ლიპაზას, რომელიც ტრიგლიცერიდებს ცხიმოვან მჟავებად და გლიცეროლად შლის. ცხიმოვანი მჟავების მეტაბოლიზმი სითბოს წარმოქმნას იწვევს, რის შედეგადაც ქსოვილის ტემპერატურა მატულობს და მასში გამავალი სისხლი თბება. ამ პროცესში ძალიან დიდ როლს თამაშობს მიტოქონდრიები, რომელთა

შიგნითა მემბრანა ცილა თერმოგენინს შეიცავს (სურ. 7-3). მისი მეშვეობით მიტოქონდრიების მემბრანათაშორისი სივრცედან პროტონების ნაკადი გლობულურ სხეულებში (სადაც ატფ-ს სინთეზი მიმდინარეობს) გავლის გარეშე ბრუნდება. შესაბამისად, პროტონების ნაკადით წარმოქმნილი ენერგია ატფ-ს სინთეზისათვის არ გამოიყენება და სითბოს სახით იფანტება. გამთბარი სისხლი მთელ ორგანიზმში ცირკულირებს, ათბობს მას, და ამასთან, თავისუფალი ცხიმოვანი მჟავები, რომელთა გამოყენება ცხიმოვან ქსოვილში არ მოხდა, სხვადასხვა ორგანოში მიაქვს.

რუხი ცხიმოვანი ქსოვილი მეზენჯიმური წარმოშობისაა. მისი ღეროვანი უჯრედები, ცხიმოვანი ჩანართების დაგროვებამდე, ეპითელურ უჯრედებს გაეს. აშკარაა, რომ დაბადების შემდეგ აღარც რუხი ცხიმოვანი ქსოვილის წარმოქმნა ხდება და იგი არც ცხიმოვანი ქსოვილის სხვა სახედ გარდაიქმნება.

ხრტილოვანი ქსოვილი

ხრტილოვანი ქსოვილი შემაერთებელი ქსოვილის სპეციალური სახეა, სადაც ექსტრაცელულური მატრიქსის მყარი კონსისტენცია ქსოვილს მექანიკური სტრესისადმი გამძლე ხდის. ხრტილოვანი ქსოვილი:

- საყრდენს უქმნის რბილ ქსოვილებს;
- ქმნის სასახსრე ზედაპირებს;
- აადვილებს ძვლების მოძრაობას.

ხრტილი აუცილებელია გრძელი ძვლების განვითარებისა და ზრდისათვის, როგორც დაბადებამდე, ისე დაბადების შემდეგ.

ხრტილი უჯრედებისა და დიდი რაოდენობით უჯრედშორისი ნივთიერებისაგან შედგება. ხრტილოვან უჯრედებს **ქონდროციტები** (ბერძნ. *chondron*, ხრტილი + *kytos*, უჯრედი) ეწოდება. ქონდროციტები უჯრედშორის ნივთიერებას – ბოჭკოებსა და ძირითად ნივთიერებას ასინთეზებს და მდებარეობს მატრიქსულ ღრუებში, რომლებსაც **ლაკუნები** ეწოდება. ძირითადი ნივთიერება დიდი რაოდენობით შეიცავს გლიკოზამინოგლიკანებსა და პროტეოგლიკანებს, რომლებიც კოლაგენურ და ელასტიკურ ბოჭკოებთან არის დაკავშირებული. მათი რაოდენობრივი თანაფარდობა სხვადასხვა სახის ხრტილოვანი ქსოვილის არსებობას განაპირობებს. არჩევენ **ჰიალინურ**, **ელასტიკურ** და **კოლაგენურბოჭკოვან ხრტილს**. კოლაგენი, ჰიალურონის მუავა, პროტეოგლიკანები და ზოგიერთი გლიკოპროტეინი ხრტილის ყველა სახის მუდმივ კომპონენტებს შეადგენს. ელასტიკური ხრტილი, დამატებით, დიდი რაოდენობით ცილა ელასტინს შეიცავს.

ხრტილის მკერვიე, გელის მაგარი კონსისტენცია, ერთის მხრივ, კოლაგენურ ბოჭკოებსა და მატრიქსული პროტეოგლიკანების გლიკოზამინოგლიკანების გვერდით ჯაჭვებს შორის ელექტროსტატიკური ხიდების არსებობით, ხოლო მეორე მხრივ, გლიკოზამინოგლიკანების უარყოფითად დამუხტულ ჯაჭვებთან წყლის დაკავშირებით არის განპირობებული.

გარედან ხრტილოვანი ქსოვილი დაფარულია მკერვიე შემაერთებელი ქსოვილით, რომელსაც **ხრტილსაზრდელა** ეწოდება. ხრტილი სისხლძარღვებს არ შეიცავს. მისი კეება ხრტილსაზრდელას სისხლძარღვებიდან დიფუზიის გზით ხორციელდება. ორგანიზმში ხრტილსაზრდელათი მხოლოდ სასახსრე ზედაპირების ხრტილი არ არის დაფარული. ასეთ უბნებში ხრტილის კეება სინოვიური სითხით ხდება. ხრტილოვანი ქსოვილის ასეთი თავისებურება ხრტილოვანი უჯრედების დაბალ მეტაბოლურ აქტივობას განაპირობებს. ხრტილოვანი ქსოვილი არც ლიმფურ ძარღვებსა და ნერვებს შეიცავს.

ჰიალინური ხრტილი. ჰიალინური ხრტილი მოლურჯო-თეთრი ფერისაა. იგი გამკვირვალეა. ჩანასახში ჰიალინური ხრტილი ქმნის დროებით ჩონჩხს, რომელიც შემდგომში ძვლოვანი ქსოვილით ჩანაცვლდება.

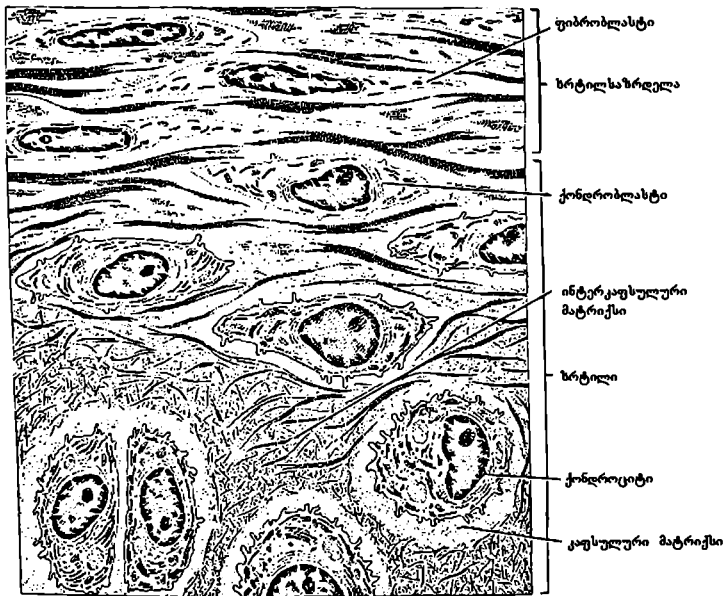
მოზრდილ ადამიანში ჰიალინური ხრტილი ძვლების სასახსრე ზედაპირებზე, სასუნთქი გზების (ცხვირი, ხორხი, ტრაქეა, ბრონქები) კედლებში, ნეკნების მკერდის ძვალ-

თან შეერთების ადგილებში და ეპიფიზურ ფირფიტებში გვხვდება.

სასახსრე ზედაპირების ხრტილის გარდა პიალინური ხრტილი ყველგან დაფარულია ხრტილსაზრდელათი, რომელიც მკერვი შემაერთებელი ქსოვილით არის წარმოქმნილი. იგი დიდი რაოდენობით I ტიპის კოლაგენურ ბოჭკოებს და ფიბრობლასტებს შეიცავს. ხრტილსაზრდელას შიგნითა შრეში, რომელიც უშუალოდ ხრტილს ესაზღვრება, მდებარეობს *ქონდრობლასტები*, რომლებიც ქონდროციტებად დიფერენცირდება. თავიანთი შესახედაობით ისინი ფიბრობლასტების მსგავსია. ქონდრობლასტების ქონდროციტებად დიფერენციაციის პროცესში თავდაპირველად წარმოიქმნება ოვალური უჯრედები, რომელთა სიგრძივი ღერძი ხრტილის ზედა-

პირის პარალელურია. ეს უჯრედები იწყებს არაუჯრედული მატრიქსის სინთეზს, რომელიც თანდათანობით ქონდრობლასტებს მთლიანად ფარავს (სურ. 8-1).

პიალინური ხრტილის მშრალი წონის 40%-ს შეადგენს კოლაგენი, რომელიც პროტეოგლიკანებისა და სტრუქტურული გლიკოპროტეინების მკერვი, პიდრატულ გელშია მოთავსებული. პიალინური ხრტილი შეიცავს II ტიპის კოლაგენს, რომელიც ფიბრილების ფორმით არსებობს. ხრტილოვანი ქსოვილის პროტეოგლიკანებს *ქონდროიტინ-4-სულფატი*, *ქონდროიტინ-6-სულფატი* და *კერატან სულფატი* მიეკუთვნება. დაახლოებით 200-მდე პროტეოგლიკანის მოლეკულა არაკოვალენტური ბმით პიალურონის მჟავას გრძელ მოლეკულას უკავშირდება, რის



სურ. 8-1. პიალინური ხრტილის აგებულების სქემა.
(L. Junqueira, J. Carneiro, R. Kelley, Basic Histology, 1998 მიხედვით)

შედგებადაც პროტოგლიკანური აგრეგატები წარმოიქმნება. ეს აგრეგატები, თავის მხრივ, კოლაგენურ ბოჭკოებთან არის დაკავშირებული. ამ აგრეგატების სიგრძე 4 მკმ-ს აღწევს (სურ. 8-2).

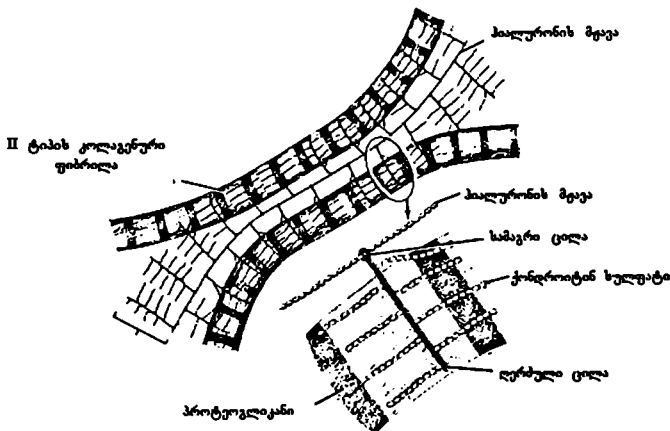
ჰიალინური ხრტილის მატრიქსის ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი კომპონენტი გლიკოპროტეინი ქონდრონექტინია, რომელიც გლიკოზამინოგლიკანებსა და II ტიპის კოლაგენს უკავშირდება და ქონდროციტების ექსტრაცელულურ მატრიქსთან კავშირს უზრუნველყოფს. ხრტილის მატრიქსის ის ნაწილი, რომელიც უშუალოდ ქონდროციტებს აკრავს გარს, დიდი რაოდენობით გლიკოზამინოგლიკანებს შეიცავს, კოლაგენის შემცველობა კი მასში ძალიან დაბალია. ამ უბანს კაფსულური მატრიქსი ეწოდება. პისტოქიმიურად იგი ბაზოფილით, მეტაქრომაზითა და მაღალი PAS-პოზიტიურობით ხასიათდება. კაფსულებს შორის მოთავსებულ მატრიქსს კაფსულათა შორისი (ინტერკაფსულური) მატრიქსი ეწოდება.

კაფსულური მატრიქსის წარმოქმნის პროცესში უჯრედები თანდათან მრგვალ ფორ-

მას ღებულობს. მათი გაყოფის უნარი პროგრესულად კლებულობს. ხრტილის სიდრმეში ქონდროციტები ჯგუფებად არის განლაგებული. ასეთ ჯგუფებს ქონდროციტების იზოგენური ჯგუფები ეწოდება და, როგორც წესი, ისინი ერთი ქონდროციტის გამრავლების შედეგად წარმოიქმნება. ქონდროციტების იზოგენური ჯგუფები მატრიქსის ღრუებში – ლაკუნებში მდებარეობს და გარშემო მათ კაფსულა აკრავს.

ქონდროციტები II ტიპის კოლაგენს, პროტოგლიკანებს, ჰიალურონის მჟავასა და ქონდრონექტინს ასინთეზებს.

ხრტილოვანი ქსოვილი სისხლძარღვებს არ შეიცავს, რის გამოც ქონდროციტებს მოქმედება ჟანგბადის დაბალი წნევის ქვეშ უხდება. ჰიალინური ხრტილის უჯრედებში ძირითადად ანაერობული გლიკოლიზი მიმდინარეობს, რომლის საბოლოო პროდუქტი რძის მჟავაა. საკვები ნივთიერებები და ჟანგბადი ხრტილსაზრდელას სისხლძარღვებიდან ხრტილოვანი ქსოვილის ღრმად მდებარე უჯრედებს აღწევს.



სურ. 8-2. ხრტილის მატრიქსის მოლეკულური ორგანიზაციის სქემატური გამოსახულება. (L. Junqueira, J. Carneiro, R. Kelley, Basic Histology, 1998 მიხედვით)

ქონდროციტების მოქმედება საკუთარ პორმონულ ბალანსზეა დამოკიდებული. სულფატირებული გლიკოზამინოგლიკანების სინთეზი აქტიურდება ზრდის პორმონების, თიროქსინის და ტესტოსტერონის მოქმედებით და ითრგუნება კორტიზონის, პიდროკორტიზონის და ესტრადიოლის მოქმედებით. ხრტილის ზრდა, ძირითადად, პიოფიზის ზრდის პორმონზე – სომატოტროპინზე არის დამოკიდებული. სომატოტროპინი უშუალოდ ქონდროციტებზე არ მოქმედებს. მისი გაელენით ლეიქში სომატომედინ C-ს სინთეზი ხდება. ეს უკანასკნელი კი ქონდროციტებზე მოქმედებს და ხრტილის ზრდას განაპირობებს.

ხრტილი მეზენქიმიდან წარმოიქმნება. ამ პროცესში მეზენქიმოციტები კარგავს მორჩებს, ინტენსიურად მრავლდება და მეზენქიმაში შემკერივებულ უჯრედებს ქნის ახლად წარმოქმნილ უჯრედებს – ქონდრობლასტებს – ბაზოფილური ციტოპლაზმა აქვს, რაც დიდი რაოდენობით რიბოსომების არსებობით არის განპირობებული. ქონდროციტები მატრიქსის წარმოქმნას იწყებს, რომელიც ქონდროციტებს შორის ლაგდება, რის შედეგადაც ქონდროციტები ერთმანეთს შორდება. ხრტილის დიფერენციაცია ყოველთვის ცენტრიდან პერიფერიული მიმართულებით ხდება ასე რომ, ცენტრალურ უბანში ქონდროციტებია მოთავსებული, ხოლო პერიფერიულ ნაწილში – ხრტილსაზრდელას ქვეშ, ქონდრობლასტები. ირგვლივ მდებარე მეზენქიმა ხრტილსაზრდელას ფიბრობლასტებსა და ქონდრობლასტებს აძლევს დასაბამს.

ხრტილის ზრდა ორი გზა არსებობს:

➤ **ინტერსტიციული ზრდა**, რომელიც არსებული ქონდროციტების მიტოზური გამრავლების შედეგია;

➤ **აპოზიციური ზრდა**, რომელიც პერიქონდრიული უჯრედების ქონდროციტებად დიფერენცირების შედეგია.

ორივე შემთხვევაში ახლად წარმოქმნილი

ქონდროციტები ასინთეზებს კოლაგენურ ფიბრილებს და ძირითად ნივთიერებას. ამიტომ ხრტილის მოცულობაში ჭკეშმარიტი ზრდა ყოველთვის უფრო დიდია, ვიდრე უზრალოდ უჯრედების რაოდენობრივი მატება. ამ ორი გზიდან ინტერსტიციულ ზრდას შედარებით ნაკლები მნიშვნელობა აქვს. იგი ხრტილის წარმოქმნის ადრეულ ეტაპზე მხოლოდ ინტენსიური, როდესაც იგი ხელს უწყობს ხრტილის მასის მატებას შიგნიდან. ინტერსტიციულ ზრდას აგრეთვე ადგილი აქვს გრძელი ძელების ეპიფიზურ ფირფიტებში და სასახსრე ხრტილში. ეპიფიზურ ფირფიტაში ინტერსტიციულ ზრდას გრძელი ძელების სიგრძეში ზრდის თვალსაზრისით ძალიან დიდი მნიშვნელობა აქვს. სასახსრე ხრტილში, სასახსრე ზედაპირების მახლობლად მატრიქსისა და უჯრედების მუდმივი ცვლის გამო ხრტილის განახლება უნდა მოხდეს შიგნიდან, ვინაიდან ხრტილსაზრდელას არარსებობის გამო აქ აპოზიციური ზრდა არ მიმდინარეობს.

სხეულის სხვა უბნებში ხრტილოვანი ქსოვილის ზრდა, ძირითადად, აპოზიციური ზრდით ხორციელდება. ხრტილსაზრდელას ქონდრობლასტები მრავლდება, იწყებს უჯრედშორისი მატრიქსის წარმოქმნას, რომელიც გარს აკრავს მათ და ქონდროციტებად დიფერენცირდება.

ყრმობის ასაკის შემდეგ დაზიანებული ხრტილის რეგენერაცია, როგორც წესი, არასრულად მიმდინარეობს. აღდგენა, ძირითადად, ხრტილსაზრდელას ხარჯზე ხდება, რომელიც დაზიანებულ არეში ჩაიზრდება და ახალ ხრტილს ქნის. ძლიერი დაზიანების უბნებში (იშვიათად მსუბუქი დაზიანების შემთხვევაშიც) ხრტილსაზრდელა, ხრტილოვანი ქსოვილის ნაცვლად შემაერთქსოვილოვან ნაწიბურს წარმოქმნის.

ელასტიკური ხრტილი. ელასტიკური ხრტილი ყურის ნივარაში, გარეთა სასმენი



სურ. 8-3. კოლაგენურბოჭკოვანი ხრტილის ელექტრონოგრამა. ჩანს სამი ქონდროციტი. მათ ირგვლივ დიდი რაოდენობით კოლაგენური ბოჭკოებია. (L. Junqueira, J. Carneiro, R. Kelley, Basic Histology, 1998 მიხედვით)

მილის კედლებში, ეესტაქის ლულებში, ხორხსარკველში და ხორხის სოლისებურ ხრტილში გვხვდება. იგი პიალინური ხრტილის მსგავსია, იმ განსხვავებით, რომ II ტიპის კოლაგენურ ბოჭკოებთან ერთად, დიდი რაოდენობით ელასტიკურ ბოჭკოებს შეიცავს. ელასტიკური ხრტილის ქონდროციტები აგებულებით, ღოკალიზაციითა და ფუნქციით პიალინური ხრტილის ქონდროციტების მსგავსია. ხშირად, ელასტიკური ხრტილი პიალინური ხრტილის უშუალო გაგრძელებას წარმოადგენს. ელასტიკური ხრტილი გარედან ხრტილსაზრდელათია დაფარული.

კოლაგენურბოჭკოვანი ხრტილი. ხრტილის ეს ნაირსახეობა მკერდზე შემავრთებელ ქსოვილსა და პიალინურ ხრტილს შორის გარდამავალ ფორმას წარმოადგენს. იგი გვხვდება მალთაშუა დისკოებში, ზოგიერთი იოგის ძვლის ხრტილოვან ზედაპირთან მიმაგრების ადგილებში და ბოქვენის

სიმფიზში. ფიბროზული ხრტილი ქოველთვის მკერდზე შემავრთებელ ქსოვილთან არის დაკავშირებული და მათ შორის საზღვარი არც თუ ისე მკვეთრია. ფიბროზული ხრტილის ქონდროციტები ტიპური შენებით ხასიათდება. ისინი თითო-თითო ან იზოგენური ჯგუფების სახით გვხვდება (სურ. 8-3). ძალიან ხშირად, ქონდროციტები გრძელ სვეტებად არის განლაგებული. მათი მატრიქსი აციდოფილურია, ეინაიდან დიდი რაოდენობით I ტიპის კოლაგენურ ბოჭკოს შეიცავს, რომლებიც კარგად ჩანს სინათლის მიკროსკოპში. კოლაგენური ბოჭკოები ქონდროციტების სვეტებს შორის უსწორმასწორო კონების სახით მდებარეობს. ბოჭკოების ორიენტაცია ხრტილზე მოქმედი ძალის მიმართულებაზე დამოკიდებულია. ბოჭკოები დატვირთვის მიმართულების პარალელურად არის განლაგებული. ფიბროზულ ხრტილს გამოკვეთილი ხრტილსაზრდელა არ გააჩნია.

ქლოვანი ქსოვილი

ძელოვანი ქსოვილი შემავრთებელი ქსოვილის სპეციალური სახეა, რომელიც უჯრედებისა და გაკორული უჯრედშორისი ნივთიერების — ძელოვანი მატრიქსისაგან — შედგება. იგი ქმნის ორგანიზმის ჩონჩხს, საყრდენს უქმნის რბილ ქსოვილებს, იცავს სასიცოცხლო მნიშვნელობის ორგანოებს (თაეის ქალას და გულმკერდის ღრუს ორგანოები) და შემოფარგლავს ძელის ტერის, სადაც სისხლის წარმოქმნა ხდება ძეალი წარმოადგენს კალციუმის, ფოსფორისა და სხვა იონების რეზერვს, რომელთა გამოყოფისა და დაგროვების გზით ორგანიზმის სითხეებში ამ მნიშვნელოვანი ნივთიერებების მუდმივი კონცენტრაციის შენარჩუნებაში მონაწილეობს. ამასთან ერთად, ძელები ასრულებს ბერკეტების როლს, რომლებიც კუნთის შეკუმშვის შედეგად წარმოქმნილ ძალას აძლიერებს და მას სხეულის მოძრაობაში გარდაქმნის.

ძელოვან ქსოვილში სამი სახის უჯრედები: **ოსტეობლასტები** (ბერძ. *osteon*, ძეალი + *blastos*, ნერგი), **ოსტეოციტები** (*osteon* + *kytos*, უჯრედი) და **ოსტეოკლასტები** (*osteon* + *klas-tos*, დაშლა).

ოსტეობლასტები ძელოვანი მატრიქსის ორგანულ კომპონენტებს (I ტიპის კოლაგენი, პროტეოგლიკანები, გლიკოპროტეინები) წარმოქმნის. ძელის უჯრედშორის ნივთიერებაში არაორგანული კომპონენტების ჩალაგებაც ოსტეობლასტებთან არის დაკავშირებული. ოსტეობლასტები ძელის ზედაპირზე უწყვეტი ფენის სახით არის განლაგებული და ეპითელიუმს ჰგავს. აქტიურ ოსტეობლასტებს კუბური ან ცილინდრული ფორმა აქვს და მათი ციტოპლაზმა ბაზოფილით გამოირჩევა. სინთეზური აქტიუობის დაქვეითებასთან ერთად, ოსტეობლასტები ბრტყელდება, ხოლო ციტოპლაზმის ბაზოფილია კლებულობს. ოსტეობლასტი პოლარული უჯრედი. მატრიქსული კომპონენტები უჯრედის იმ ზედაპირიდან გამოიყოფა, რომელიც ძელოვან მატრიქსთან არის შეხებაში. ახლადწარ-

მოქმნილ გაუკირავ ძელოვან მატრიქსს **ოსტეოიდი** ეწოდება. შემდგომში ოსტეოიდი კალციუმის მარილები ჩალაგდება.

უჯრედ შორისი მატრიქსის წარმოქმნის პროცესში ოსტეობლასტები თანდათანობით ახლადწარმოქმნილი მატრიქსით შემოიფარგლება და ოსტეოციტებად გარდაიქმნება. უჯრედ შორისი ნივთიერებით გარ შემორტყმულ სიერცეს, რომელშიც ოსტეოციტები მდებარეობს, **ლაკუნები** ეწოდება. ოსტეობლასტებიდან ოსტეოციტების ჩამოყალიბების პროცესში უჯრედებს უვითარდება ციტოპლაზმური მორჩები, რომლებიც მალე ძელოვანი მატრიქსით შემოიფარგლება. სიერცეებს, რომელშიც ძელოვანი მორჩები მდებარეობს, **ძელოვანი არხები** — **კანალიკულები** (ლათ. *canalis*, არხი) ეწოდება.

ოსტეოციტები ოსტეობლასტებისაგან წარმოიქმნება. ისინი ძელოვან ფირფიტებს შორის ლაკუნებში მდებარეობს (სურ. 9-1). ერთ ლაკუნაში ერთი ოსტეოციტია მოთავსებული. ლაკუნები ერთმანეთს კანალიკულებით უკავშირდება. ოსტეოციტის სხეული ლაკუნებში, მორჩები კი — კანალიკულებში მდებარეობს. მათში მოთავსებულ ძელოვან მორჩებს შორის ნექსუსები, რომელთა მეშვეობით უჯრედებს შორის მოლექულების ტრანსპორტი ხორციელდება. ოსტეოციტებსა და სისხლძარღვებს შორის ნივთიერებათა ცვლა ოსტეოციტებსა და გა-



სურ. 9-1. ოსტეოციტი ძელოვან ლაკუნაში. ელექტრონოგრაფია. უშუალოდ ოსტეოციტის ირგვლივ ძელოვანი მატრიქსის გაუკირავი ფენაა. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 1994 მხედვით)

კირულ უჯრედშორის ნივთიერებას შორის მდებარე უჯრედშორისი მატრიქსის მეშვეობით ხდება. ამ გზით დაახლოებით 15-მდე უჯრედის კეპა შეიძლება განხორციელდეს.

ოსტეოციტები ბრტყელი უჯრედებია. მათი ციტოპლაზმა სუსტად განვითარებულ მარცვლოვან ენდოპლაზმურ ბადესა და გოლაჯის აპარატს შეიცავს. ბირთვში პეტეროქრომატინი ჭარბობს. ოსტეოციტები ძელოვანი მატრიქსის შენარჩუნებას უზრუნველყოფს. მათი სიკვდილის შემთხვევაში მატრიქსის რეზორბცია ხდება.

ოსტეოკლასტები ძალიან დიდი ზომის უჯრედებია მრავლობითი ციტოპლაზმური გამონაზარდებით. მათი სხეულის გაფართოებული ნაწილი 5-დან 50-მდე და ზოგჯერ მეტ ბირთვს შეიცავს. ოსტეოკლასტები ძელოვანი მატრიქსის მონელების შედეგად წარმოქმნილ ღრუებში – *კოუშიფის ლაკუნებში* – მდებარეობს. ოსტეოკლასტები მონონუკლეურ ფაგოციტურ სისტემას ეკუთვნის და მათი ღეროვანი უჯრედები ძელის ტვინში მდებარეობს.

აქტიური ოსტეოკლასტების ზედაპირი, რომელიც ძელის მატრიქსს ეხება, უსწორმასწოროა და მრავლობით, არათანაბარ ციტოპლაზმურ გამონაზარდს შეიცავს. ამ ზედაპირს „დაკბილული კიდე“ ეწოდება. ამ ზედაპირს მიმდებარე ციტოპლაზმა ორგანელებს არ შეიცავს, რის გამოც ამ უბანს „თავისუფად ზონას“ უწოდებენ. თავისუფად ზონაში დიდი რაოდენობით აქტინის ფილაამენტებია. ოსტეოკლასტები გამოიმუშავენ კოლაგენაზსა და სხვა ფერმენტებს, რითაც უჯრედის მიმდებარე არეში კოლაგენის მონელებასა და კალციუმის მარილების დაშლას ახორციელებს. ოსტეოკლასტების მემბრანა კალციტონინის (ფარისებრი ჯირკვლის პორმონი) მიმართ რეცეპტორებს შეიცავს, ოსტეობლასტების მემბრანაში კი – პარათირმონის (ფარისებრახლო ჯირკვლის პორმონის) რეცეპტორებია. ამ უკანასკნელთა გაღიზიანება იწვევს ოსტეობლასტებიდან ციტოკინის გამოთავისუფლებას, რომელ-

საც ოსტეოკლასტის მასტიმულირებელი ფაქტორი ეწოდება.

პაწიშირი ძილინიასთან

ოსტეობლასტოზი პათოლოგიური მდომარეობაა, როდესაც ოსტეოკლასტებს დაკბილული კიდე არ განიხა და, შესაბამისად, ძელის მატრიქსის რეზორბციის უნარი არა აქვს. ასეთ შემთხვევაში ძელის სიმკვრივე მნიშვნელოვნად მატულობს. ოსტეოპეტროზის ხშირად თან ახლავს სხვადასხვა ხარისხის ანემია, რაც ძელის ტვინის სიერეცების შეფეროებით არის განპირობებული. ქალაქ თავის ტვინის ნერვების გამოსავლელი ხერვლების დაფეროების გამო და, შესაბამისად, ნერვებზე სოქლილის გამო შეიძლება განვითარდეს სიბრძვე, სიქრე ან თავის ტვინის სხვა ნერვების დასაწყობთ გამოწვეული სხვადასხვა პათოლოგია.

ძელოვანი მატრიქსის 50%-ს არაროგანული ნივთიერებები შეადგენს. მათ შორის ყველაზე დიდი რაოდენობით კალციუმში და ფოსფორია, თუმცა, მათში ბიკარბონატები, მაგნიუმი, ნატრიუმი და კალიუმიც გვხვდება. კალციუმი და ფოსფორი *ჰიდროქსიპატიტის კრისტალებს* $[Ca_{10}(PO_4)_6(OH)_2]$ ქმნის. კალციუმის ფოსფატი არაკრისტალური (ამორფული) სახითაც დიდი რაოდენობით არის.

ელექტრონულ მიკროსკოპში ჰიდროქსიპატიტის მარცვლები ბრტყელი ფორმისაა და კოლაგენური ბოჭკოების გასწვრივ მდებარეობს. მათ გარს ძირითადი ნივთიერება აკრავს. ჰიდროქსიპატიტის ზედაპირული იონები წყალთან არის დაკავშირებული, რაც კრისტალებს ირგვლივ იონებისა და წყლის ფენის შექმნას განაპირობებს. კრისტალებსა და ორგანიზმის ბიოლოგიურ სითხეებს შორის იონთა ცვლას სწორედ ეს ფენა ხდის შესაძლებელს.

ძელის მატრიქსის ორგანული ნაწილი I ტიპის კოლაგენურ ბოჭკოებსა და ძირითად ნივთიერებას შეიცავს. ძირითადი ნივთიერება, ჩვეულებრივ, პროტეოგლიკანური აგრეგატებისა და ზოგიერთი სპეციფიური სტრუქტურული გლიკოპროტეინისაგან შედგება. ამ გლიკოპროტეინების ნაწილი მხოლოდ ოსტეობლასტების მიერ სინთეზდება და, როგორც

ჰიდროქსიპატიტის მარცვლების, ისე უჯრედების მემბრანის მიმართ აელენს მიდრეკილებას. მათი მეშვეობით ოსტეოციტები და ოსტეოკლასტები ძელოვან მატრიქსს უმაგრდებან. ძელის გლიკოპროტეინები, შესაძლოა, ძელოვანი მატრიქსის გაკირვის პროცესშიც მონაწილეობს. ჰიდროქსიპატიტის მარცვლების კავშირი კოლაგენთან ძელოვანი ქსოვილის სიმტკიცესა და რეზისტენტობას განაპირობებს. დეკალცინირებული ძვალი ფორმას ინარჩუნებს, მაგრამ ისეთივე დრეკადი ხდება, როგორც მყესი. ასევე ინარჩუნებს ძვალი ფორმას მატრიქსის ორგანული ნივთიერების მოცილებისას, მაგრამ ამ შემთხვევაში იგი მყოფა და უბრალო შეხებითაც ტყდება.

პერიოსტაუმი და ენდოსტაუმი

ძელის გარეთა და შიგნითა ზედაპირები დაფარულია შემავრთებელი ქსოვილით, რომლებსაც შესაბამისად *პერიოსტეუმი* და *ენდოსტეუმი* ეწოდება.

პერიოსტეუმი ორი, გარეთა და შიგნითა შრისაგან შედგება. გარეთა შრე კოლაგენურ ბოჭკოებსა და ფიბრობლასტებს შეიცავს. კოლაგენური ბოჭკოების კონები, ე.წ. *შარპის ბოჭკოები*, ძელოვან მატრიქსში შედის და ამ უკანასკნელს პერიოსტეუმთან აკავშირებს. პერიოსტეუმის შიგნითა შრე ფიბრობლასტებისმაგვარი უჯრედებისაგან შედგება, რომლებსაც *ძელის წარმოქმნელ უჯრედებს* (ოსტეოპროგენიტორ უჯრედებს) ეწოდებენ. ეს უჯრედები ინტენსიურად მრავლდება მიტოზის გზით და ოსტეობლასტებად დიფერენცირდება. ისინი ძელის ზრდასა და რეგენერაციაში მნიშვნელოვან როლს ასრულებს. ენდოსტეუმი ძელის შიგნით არსებულ ღრუებს ამოფენს და ძელის წარმოქმნელი უჯრედების მხოლოდ ერთი შრისაგან შედგება. გარედან ამ უჯრედებს

შემავრთებელი ქსოვილის ძალიან თხელი ჩანაფენი აკრავს. ამდენად, ენდოსტეუმი ბევრად უფრო თხელია, ვიდრე პერიოსტეუმი. პერიოსტეუმისა და ენდოსტეუმის ძირითად ფუნქციებს ძელოვანი ქსოვილის კება და ახალი ოსტეობლასტების წარმოქმნა წარმოადგენს.

ძვლის ტიპები

ანატომიურად ორი ტიპის ძვალს არჩევენ. ერთი მათგანი მთლიანია. მას *კომპაქტური ძვალი* ეწოდება. მეორე კი მრავლობით, ერთმანეთთან დაკავშირებულ ღრუებს შეიცავს, რაც მას ღრუბლისებრ შესახედაობას აძლევს. შესაბამისად, მას *ღრუბლისებრ ძვალს* ეწოდებენ (სურ. 9-2). ჰისტოლოგიურად, ორივე მათგანი იდენტური შენებით ხასიათდება.

გრძელ ძვლებში ეპიფიზები იქმნება ღრუბლისებრი ძვლით, რომელიც გარედან კომპაქტური ძელის თხელი ფენით არის დაფარული. გრძელი ძვლების ცილინდრული ნაწილი – დიაფიზი – მთლიანად კომპაქტური ძვლით არის აგებული. მხოლოდ ყველაზე ღრმა ნაწილში, რომელიც უშუალოდ ძელის ტენის ღრუს ეხება, გვხვდება ღრუბლისებრი ძელის მცირე ფენა.

მოკლე ძვლებში ცენტრალური უბანი უჭირავს კომპაქტურ ძვალს, რომელსაც გარე-



სურ. 9-2. კომპაქტური და ღრუბლისებრი ძვალი.

დან მთლიანად ღრუბლისებრი ძვალი ფარავს.

ბრტყელი ძვლები შეიცავს კომპაქტური ძვლის ორ ფენას, რომლებსაც ფირფიტებს უწოდებენ, მათ შორის ღრუბლისებრი ძვლის ფენაა მოთავსებული.

ქსოვილოვანი შენებიდან გამომდინარე, ტლანქოპოკოვან და ფირფიტოვან ძვლოვან ქსოვილებს არჩევენ.

ტლანქოპოკოვანი ძვლოვანი ძსოვილი

ემბრიონული განვითარების პროცესში თავდაპირველად ტლანქოპოკოვანი ძვლოვანი ქსოვილი წარმოიქმნება. შემდგომში, ზოგიერთი ადგილის გამოკლებით (თავის ქალას ბრტყელი ძვლების ნაკერები, კბილბუდე და ზოგიერთი მყესის მიმაგრების ადგილები), იგი მეორადი (ფირფიტოვანი) ძვლოვანი ქსოვილით ჩანაცვლდება. პირველადი ძვალი კოლაგენური ბოჭკოების უწყსრივო განლაგებით ხასიათდება. მისი მინერალიზაციის ხარისხი, ფირფიტოვან ძვალთან შედარებით, ბევრად უფრო დაბალია, ოსტეოციტების რაოდენობა კი - ბევრად უფრო მაღალი.

ფირფიტოვანი ძვლოვანი ძსოვილი

ფირფიტოვანი ძვლოვანი ძსოვილი 3-7მკმ სისქის ძვლოვანი ფირფიტებით იქმნება. თითოეული ფირფიტა პარალელურად განლაგებული კოლაგენური ბოჭკოებისაგან შედგება. თითოეულ ძვლოვან ფირფიტაში კოლაგენურ ბოჭკოებს ერთნაირი მიმართულება აქვს, სხვადასხვა ფირფიტაში კი მათი მიმართულება განსხვავებულია. ფირფიტებს შორის არსებულ ლაკუნებში (იშვითად თვით ფირფიტებში) ოსტეოციტებია მოთავსებული.

ძვლის გარკვეულ უბნებში ძვლოვანი ფირ-

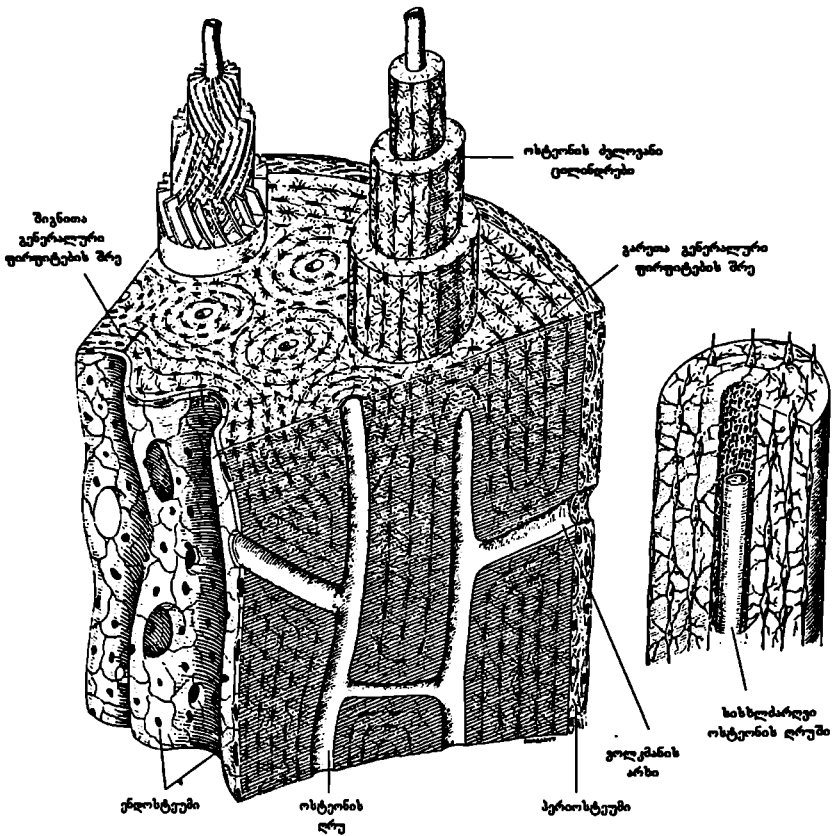
ფიტები კონცენტრული ცილინდრების სახით სისხლძარღვების ირგვლივ არის განლაგებული. კონცენტრული ფირფიტების სისტემის, მასში მდებარე სისხლძარღვებისა და ნერვების ერთობლიობას **პავერსის სისტემა** ან **ოსტეონ** ეწოდება, ხოლო ღრუს, რომელშიც სისხლძარღვი მდებარეობს - **პავერსის ღრუ**. თითოეულ ოსტეონს გარს აკრავს ამორფული ნივთიერება, ე.წ. დუღაბი, რომელიც გაკირული მატრიქსისა და მცირე რაოდენობით კოლაგენური ბოჭკოებისაგან შედგება.

კომპაქტურ ძვალში ძვლოვანი ფირფიტები შემდეგი სახითაა წარმოდგენილი: **გარეთა გენერალური ფირფიტების შრე, პავერსის სისტემა, ინტერსტიციული ფირფიტები და შიგნითა გენერალური ფირფიტების შრე** (სურ. 9-3).

შიგნითა გენერალური ფირფიტების შრე ძვლის ტვინის არხს გარს აკრავს, ხოლო გარეთა გენერალური ფირფიტების შრე უშუალოდ პერიოსტეუმის ქვეშ მდებარეობს. ფირფიტების რაოდენობა გარეთა შრეში უფრო მეტია, ვიდრე შიგნით. გარეთა და შიგნითა გენერალური ფირფიტების შრეებს შორის ოსტეონების ურიცხვი რაოდენობაა მოთავსებული. ოსტეონების ერთმანეთთან დაკავშირებას სამკუთხა ან უსწორმასწორო ფორმის ინტერსტიციული ფირფიტები უზრუნველყოფს.

თითოეული პავერსის სისტემა ცილინდრის ფორმის სტრუქტურაა, რომლის სიგრძივი ღერძი დიაფიზის პარალელურია. იგი შეიცავს ცენტრალურ არხს, რომლის ირგვლივ 4-20 კონცენტრული ფირფიტაა მოთავსებული. ოსტეონის არხი შიგნიდან ენდოსტეუმით არის ამოფენილი. ოსტეონის ღრუს დიამეტრი საკმაოდ ცვალებადია. იგი სისხლძარღვებს, ნერვებსა და ფაშარ შემაერთებულ ქსოვილს შეიცავს. თითოეული ოსტეონის ღრუ ძვლის ტვინის არხს, პერიოსტეუმსა და მეზობელი ოსტეონების ღრუებს უკავშირდება.

არხს, რომლის მეშვეობით ოსტეონის ღრუე-



სურ. 9-3. გრძელი ძელის დიაფიზის აგებულების სქემატური გამოსახულება (L. Junqueira, J. Carneiro, R. Kelley, Basic Histology, 1998 მიხედვით).

ბი ერთმანეთს უკავშირდება, ვოლკმანის არხი ეწოდება. ვოლკმანის არხის კედელი კონცენტრული ფარფიტებისაგან არ შედგება.

ძელის პისტოგენეზი

ძელის წარმოქმნა ორი – პირდაპირი და არაპირდაპირი გზით შეიძლება მოხდეს: პირდაპირი (ინტრამემბრანული) ოსტეოგენეზის დროს ოსტეობლასტების მიერ სინთეზირებული მატრიქსი პირდაპირ იკირება. არაპირდაპირი (ენქოდრული) ოსტეოგენ-

ეზის პირობებში მეზენქიმიდან თავდაპირველად წარმოიქმნება ხრტილი, რომელიც მოგვიანებით გადაიქცევა განიცდის. ორივე შემთხვევაში, თავდაპირველად, ტლანქოტაკოვანი ძეალი წარმოიქმნება. შემდგომში იგი მეორადი ანუ ფირფიტოვანი ძელით იცვლება. ძელის ზრდის პროცესში ერთდროულად ერთმანეთის გვერდით პირველადი ძელის რეზორბციისა და მეორადი ძელის წარმოქმნის კერები არსებობს. ძელის სინთეზისა და დაშლის უზნების ასეთი კომბინაცია არამარტო ძელის ზრდის პროცესში, არამედ მთელი სიც-

ოცხლის მანძილზე გეგვდება, თუმცა მოზრდილ ორგანიზმში ამ ცვლილებების ხარისხი გაცილებით დაბალია.

პირდაპირი ოსტეომოგენეზი

ბრტყელი ძელების უმრავლესობა პირდაპირი ოსტეოგენეზის გზით წარმოიქმნება, კერძოდ: თავის ქალას შუბლისა და თხემის ძელები, კეფისა და საფეთქლის ძელების ნაწილი, ზედაყბა და ქვედაყბა. ამავე გზით ხდება მოკლე ძელების ზრდა და გრძელი ძელების გამახვილება.

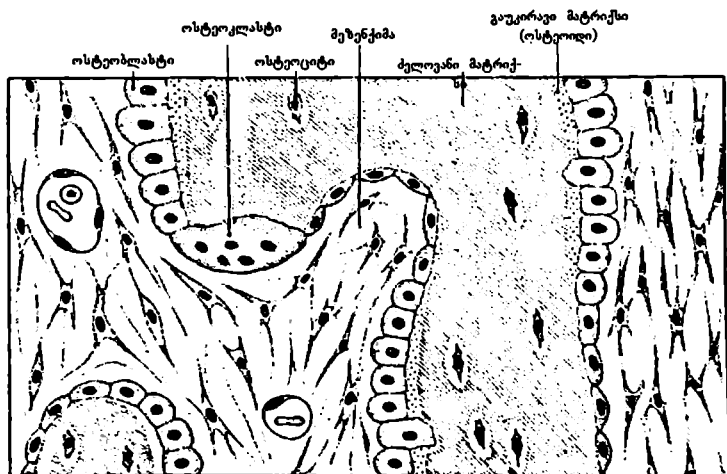
პირდაპირი ოსტეოგენეზი მეზენქიმაში **შემკვრივებული (კონდენსაციის) უბნების** წარმოქმნით იწყება (სურ. 9-4). ამ უბნებს **გაძვალეების (ოსიფიკაციის) პირველადი ცენტრი** ეწოდება. გაძვალეების პროცესში მეზენქიმოციტები ოსტეობლასტებად დიფერენცირდება და ძელოვანი მატრიქსის სინთეზს იწყებს. შემდგომში მატრიქსი იკირება. ოსტეობლასტების ნაწილი გაკირულ მატრიქსში აღმოჩნდება და ოსტეოციტებად

დიფერენცირდება. განვითარებადი ძელოვანი კუნძულები შემოფარგლავს სისხლძარღვებს, რომლებიც ძელოვან არხებში აღმოჩნდება მომწყვდეული.

ოსიფიკაციის ცენტრში ასეთი რამდენიმე ჯგუფი წარმოიქმნება და მათი გაერთიანება ძეალს ღრუბლისებერ შესახედაობას აძლევს. ძელოვან კედლებს შორის დარჩენილ შუამერთებელ ქსოვილში ჩაიზრდება სისხლძარღვები და არადიფერენცირებული მეზენქიმური უჯრედები, რომლებიც ძელის ტინის უჯრედებს აძლევს დასაბამს.

ძელის ოსიფიკაციის ცენტრები რადიალური მიმართულებით იზრდება, საბოლოოდ ერთმანეთს ერწყმის და ადრე არსებულ შემერთებელ ქსოვილს ჩაენაცვლება.

ბრტყელი ძელების, როგორც გარეთა, ისე შიგნითა ზედაპირზე ძელის ფორმირების პროცესი ბევრად უფრო ინტენსიურია, ვიდრე ძელის რეზორბცია. ამიტომაც ბრტყელ ძელებში კომპაქტური ძელის ორი, გარეთა და შიგნითა, შრე წარმოიქმნება, ხოლო ცენტრალური შრე ღრუბლისებრი შენების რჩება.



სურ. 9-4. არაპირდაპირი გაძვალეების მიმდინარების სქემატური გამოსახულება (L. Junqueira, J. Carneiro, R. Kelley, Basic Histology, 1998 მიხედვით).

არაპირდაპირი (ინტონდრული) ბაჰმალეზა.
არაპირდაპირი გაძელება იწყება ხრტილში, რომელიც თავისი ფორმით იმ ძელის მცირე მოდულს წარმოადგენს, რომელიც ამ უბანში უნდა განვითარდეს. ამ გზით მოკლე და გრძელი ძელები წარმოიქმნება. პირდაპირი ოსტეოგენეზი რამდენიმე საფეხურად მიმდინარეობს (სურ. 9-5). ხრტილის ცენტრალურ ნაწილში წარმოიქმნება ძელის ფენა, რომელიც გარს აკრავს ხრტილს. იგი პერიქონდრუმში პირდაპირი ოსტეოგენეზით წარმოიქმნება. შემდგომში, ამ უბნის ირგვლივ ხრტილოვანი ქსოვილის დეგენერაცია იწყება, რაც უჯრედების პიკეტროფიით (ზონაში მატებით), მატრიქსის გაკორეთა და უჯრედების კედლით გამოიხატება. ოსტეოკლასტები ძელოვანი სარტყლის უბნებს შლის და წარმოქმნილი სიერცეებით სისხლძარღვები ხრტილის დეგენერაციის უბნებში აღწევს. ძელის წინამორბედი (ოსტეოპროგენიტორი) უჯრედები ამ უბნებს ამავე გზით აღწევენ. მათგან წარმოქმნილი ოსტეობლასტები ხრტილის გაკორულ მატრიქსს ეკერის და მის ზედაპირზე პირველადი ძელის უწყვეტ ფენას წარმოქმნის. ამ სტადიაზე ხრტილის ნარჩენები მკვეთრი ბაზოფილით ხასიათდება, ხოლო ახლადწარმოქმნილი ძეალი – ეოზინოფილურია. ასე წარმოიქმნება *ოსიფიკაციის (გაძელებების) პირველადი ცენტრი*. ამის შემდეგ ძელის ხრტილოვანი ჩანასახის ბოლოებზე (მომავალი ეპიფიზები) *ოსიფიკაციის მეორადი ცენტრები* ჩნდება. როგორც პირველადი, ისე მეორადი ცენტრების დაშლისა და ხელახალი წარმოქმნის პროცესში მათში ჩნდება ღრუები, რომლებიც ძელის ტვინით ივსება.

მეორადი ოსიფიკაციის ცენტრში ხრტილი მხოლოდ ორ მიდამოში რჩება. პირველი სასახსრე ზედაპირების ხრტილია, რომელიც მთელი სიცოცხლის მანძილზე არსებობს და ძელის ზრდაში არ მონაწილეობს, მეორე კი – ეპიფიზური ხრტილი (ეპიფიზური ფირფიტა), რომელიც დიაფიზის და ეპიფიზების საზღვარზე მდებარეობს. ეს უკანასკნელი ძელის ზრდას უზრუნველყოფს. მოზრდილ ასაკში ეპიფიზური ფირფიტა ქრება, რის გამოც ძელის ზრდა წყდება. ეპიფიზური ფირფიტის დახურვა თანმიმდევრულად ყველა ძეალში მიმდინარეობს. მართალია, ეპიფიზური ფირფიტის გაქრობასთან ერთად ძელების სიგრძეში ზრდა წყდება, მაგრამ მისი სიგანეში ზრდა შესაძლოა გაგრძელდეს. ძელების ზრდა, საშუალოდ, 20 წლის ასაკში მთავრდება.

ეპიფიზური ფირფიტის ხრტილი 5 ზონად იყოფა. ზონების ათელა ეპიფიზის მიმდებარე ნაწილიდან ხდება.

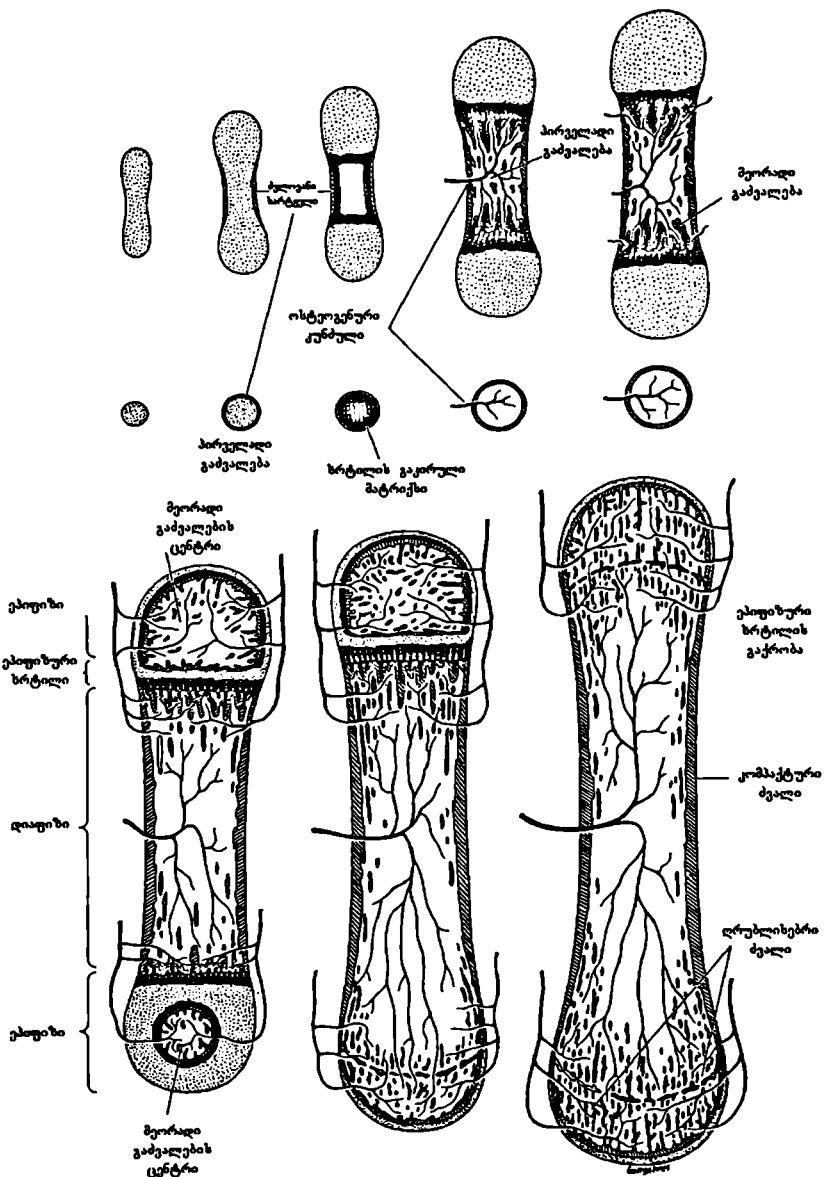
I ზონა *მოსვენების ზონის* სახელწოდებით არის ცნობილი. ამ უბანში ჰიალინური ხრტილის უჯრედები მორფოლოგიურ ცვლილებებს არ განიცდის.

II ზონა *პროლიფერაციის ზონაა*. ამ უბნის ქონდროციტები ინტენსიურად მრავლდება და ქმნის უჯრედების მჭიდროდ განლაგებულ სვეტებს, რომლებსაც ძელის სიგრძივი ღერძის პარალელური მიმართულება აქვს.

III ზონა *პიკეტროფიული ზონაა*. ამ ზონაში ქონდროციტები დიდი ზომისაა, მათი ციტოპლაზმა დიდი რაოდენობით გლიკოგენს შეიცავს. მატრიქსი აქტიურად რეზორბირდება და უჯრედებს შორის თხელი ძვირების სახით არის შემორჩენილი.

IV ზონა *გაკორული ხრტილის ზონაა*. ამ უბანში მატრიქსის თხელ სვეტებში პიდროქსიპატიტის მარცვლები ლაგდება.

V ზონა *გაძელების (ოსიფიკაციის) ზონაა*. ძელის წინამორბედი უჯრედები ქონდროციტების მიერ დატოვებულ ადგილებს იკავებს. ოსტეოპროგენიტორი უჯრედები ოსტეობლასტებს აძლევენ დასაბამს. ისინი გაკორული მატრიქსის ზედაპირზე გან-



სურ. 9-5. არაპირდაპირი ოსტეოგენეზის მიმდინარეობის ძირითადი ეტაპების სქემატური გამოსახულება (L. Junqueira, J. Carneiro, R. Kelley, Basic Histology, 1998 წიხედვით).

ლაგდებიან და მასზე ახალი ძელოვანი მატრიქსის წარმოქმნას იწყებენ.

ამრიგად, ძელის სიგრძეში ზრდას ეპიფიზური ქონდროციტების პროლიფერაცია განაპირობებს. ამასთან, ეპიფიზური ფორფიტის ერთ ბოლოში ქონდროციტების პროლიფერაცია, მეორე ბოლოში კი – დესტრუქცია მიმდინარეობს. ვინაიდან ამ ორი საპირისპირო პროცესის აქტიუობის ხარისხი დაახლოებით თანაბარია, ეპიფიზური ფორფიტის სისქე არ იცვლება. სამაგიეროდ, იგი თანდათან სცილდება დიაფიზის შუა ნაწილს, რაც, საბოლოო ფაზაში, ძელის სიგრძეში ზრდას განაპირობებს.

ძელის მატრიქსში კალციუმის ფოსფატის ჩალაგების მექანიზმი საბოლოოდ დადგენილი არ არის. ცნობილია, რომ გაკირვა კალციუმის მარილების კოლაგენური ბოჭკოების გასწვრივ განლაგებით იწყება. ეს პროცესი პროტეოგლიკანებისა და კალციუმის შებოჭვის მაღალი უნარის მქონე გლიკოპროტეინების მონაწილეობით ხორციელდება. შესაძლოა, კალციუმის მარილების ჩალაგე-

ბას ოსტეობლასტები უწყობს ხელს. მათ ციტოპლაზმურ ბუშტუკებში კალციუმის დაგროვებისა და ექსტრაცელულურ მატრიქსში მათი გამოყოფის უნარი აქვთ. გაკირვის პროცესის ნორმალურ მიმდინარეობაში ოსტეობლასტების ტუტე ფოსფატაზა მნიშვნელოვან როლს ასრულებს.

ძელის ზრდა, ყოველთვის, უკვე წარმოქმნილი ქსოვილის ნაწილობრივ რეზორბციასა და ხელახალ წარმოქმნას უკავშირდება. ამის გამო ზრდის პროცესში ძელის ფორმის დაკარგვა არ ხდება. ძელის ხელახალი წარმოქმნის ინტენსივობა ახალგაზრდა ასაკში ძალიან მაღალია.

ოსტეობლასტებსა და ოსტეოციტებს გაყოფის უნარი არა აქვთ. ოსტეობლასტები ჩვეულებრივ, ოსტეოციტებად ტრანსფორმაციას განიცდის, თუმცა, როგორც აღმოჩნდა, ორივე სახის უჯრედს არადიფერენცირებულ მდგომარეობაში (ოსტეოპროგენიტორ უჯრედად ტრანსფორმაცია) დაბრუნების უნარი აქვს. აღნიშნული თავისებურება ძელის მაღალ პლასტიკურობას განაპირობებს.

კავშირი ძვლისა და ძვლის

ოსტეოპოროზი ძელის მასის შემცირებით მიმდინარე პათოლოგიაა, რომელიც უფრო ხშირად მენოპაუზის ასაკის ქალებში ვითარდება. მენოპაუზის დროს ქალის სასქესო ჰორმონის – ესტროგენის პროდუქცია მნიშვნელოვნად მცირდება. ესტროგენი ოსტეობლასტების მიერ ძელოვანი მატრიქსის სინთეზსა და სეკრეციას ააქტივებს. ესტროგენის რაოდენობის შემცირების შემდეგ ოსტეოკლასტების აქტიუობა ბევრად აზარბებს ოსტეობლასტების აქტიუობას, რაც ძელის მასის შემცირებას განაპირობებს. ასეთი ძვალი მყოფე ხდება და ადვილად ტყდება.

რაქიტი – ბავშვთა ასაკის დაავადებაა, რომელიც ვიტამინის ნაკლებობით არის განპირობებული. ვიტამინის გარეშე ნაწლავის ლორწოვან გარსში კალციუმის შეწოვა არ ხდება. კალციუმის ნაკლებობა ეპიფიზური ხრტილის გამჭალების პროცესს აფერხებს. წარმოქმნილი ძელოვანი მატრიქსი მცირე რაოდენობით კალციუმს შეიცავს, რის გამოც ძვალი ადვილად განიცდის დეფორმაციას. რაქიტით დაავადებულ ბავშვებს განსაკუთრებით გამოხატული აქვთ ქვემო კიდურების დეფორმაცია.

კუნთოვანი ქსოვილი

კუნთოვანი ქსოვილი კუნთოვანი უჯრედებისა და საშუალო რაოდენობით უჯრედშორისი ნივთიერებისაგან შედგება. კუნთოვანი უჯრედები ორგანიზმში მაღალსაქციაციზებულ ფუნქციას – შეკუმშვას ასორციელებს. ხერხემლიანებში სამი სახის კუნთოვანი ქსოვილი არჩევენ:

ჩონჩხის კუნთოვანი ქსოვილი კიდურებისა და ხერხემლის ძვლების ერთმანეთთან დაკავშირებაში მონაწილეობს და უზრუნველყოფს ისეთი კომპლექსური, შეთანხმებული მოძრაობების შესრულებას, როგორცაა სხეულის ან მისი ნაწილების გადაადგილება და წონასწორობის შენარჩუნება. ჩონჩხის კუნთოვანი უჯრედები სწრაფ და ძლიერ შეკუმშვას ასორციელებს. ასეთ შეკუმშვას იზოტონურ შეკუმშვას უწოდებენ.

გულის კუნთოვანი ქსოვილი წაგრძელებული ფორმის დატოტვილი უჯრედებისაგან შედგება, რომლებიც ერთმანეთს სპეციალური, მხოლოდ მათთვის დამახასიათებელი, კავშირებით უკავშირდება. მათი შეკუმშვა ძალიან ძლიერი და რითმულია. გულის კუნთოვანი ქსოვილის შეკუმშვა სისხლძარღვთა სისტემაში სისხლის გადაადგილებას უზრუნველყოფს.

გლუვი კუნთოვანი ქსოვილი შინაგანი ორგანოების კედლის შემადგენლობაში შედის. მისი შეკუმშვა და მოდუნება სისხლძარღვების სანათურის დიამეტრის ზომებს აკონტროლებს, საჭმლის მომწელებელ არხში საკვებს გადაადგილებს და ა.შ. ჩონჩხის კუნთისაგან განსხვავებით, გლუვი კუნთის შეკუმშვა ბევრად უფრო ნელი და ხანგრძლივია.

ჩონჩხისა და გულის კუნთოვანი ქსოვილი

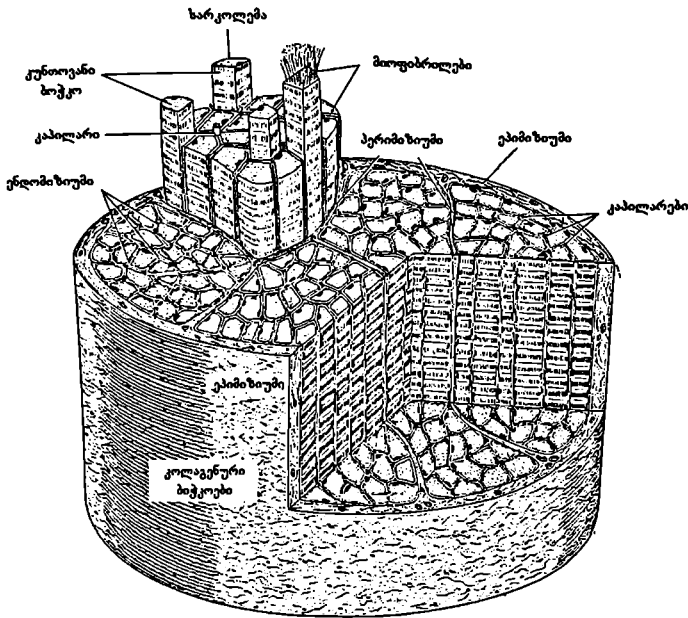
მეზოდერმული წარმოშობისაა. პირველს ქორდისახლო მეზოდერმა, მეორეს კი – ლატერალური მეზოდერმის პირხახის მემბრანასთან მიმდებარე ნაწილი აძლევს დასაბამს. გლუვი კუნთოვანი ქსოვილი მეზენქიმისაგან წარმოიქმნება.

კუნთოვანი უჯრედის – **მიოციტის** ზოგერთ სტრუქტურას სპეციალური სახელი აქვია. ასე მაგალითად, ციტოპლაზმას **სარკოპლაზმა** ეწოდება (ბერძნ. *sarkos*, ხორცი + *plasma*), გლუვი ენდოპლაზმურ ბადეს – **სარკოპლაზმური ბადე**, ხოლო პლაზმალემას – **სარკოლემა**.

ჩონჩხის განივზოლიანი კუნთოვანი ქსოვილი

ჩონჩხის განივზოლიანი კუნთოვანი ქსოვილი ცილინდრული ფორმის კუნთოვანი ბოჭკოების კონებისაგან შედგება. ამ ბოჭკოების სიგრძე 1-40 მმ, ხოლო დიამეტრი 10-50 მკმ-მდეა. თითოეული კუნთოვანი ბოჭკო 100-მდე ბირთვს შეიცავს. მრავალბირთვიანი ბოჭკოების ჩამოყალიბება ემბრიონულ პროცესში კუნთოვანი უჯრედების წინამორბედი უჯრედების – მიობლასტების – ერთმანეთთან შერწყმით მიმდინარეობს. ასეთ მრავალბირთვიან სტრუქტურას **სიმპლასტი** ეწოდება. ბირთვებს პერიფერიული განლაგება აქვს, რაც გულისა და გლუვი კუნთისაგან ჩონჩხის კუნთის დიფერენციაციას აადვილებს.

ჩონჩხის კუნთის ორბანიზაცია. სხვადასხვა სახის კუნთებში კუნთოვანი ბოჭკოები

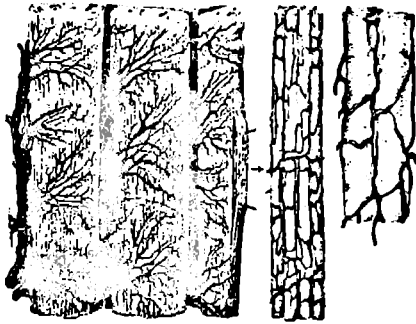


სურ. 10-1. ჩონჩხის კუნთის სტრუქტურული ორგანიზაციის სქემა (L. Junqueira, J. Carneiro, R. Kelley, Basic Histology, 1998 მიხედვით).

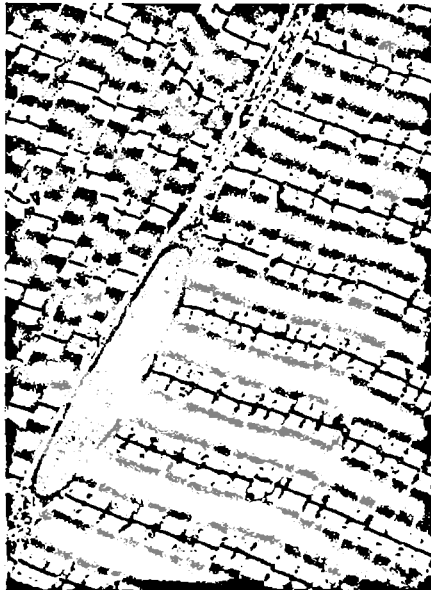
მოწესრიგებული კონების სახით არის განლაგებული (სურ. 10-1). ამ კონებს გარედან ფარავს და აერთიანებს მკერვივი შემაერთებული ქსოვილის შალითა, რომელსაც *ეპიმიზიუმი* ეწოდება (ბერძნ. *epi*, ზემოთ + *mys*, კუნთი).

ეპიმიზიუმიდან, კუნთის შიგნით შემაერთებული ქსოვილოვანი სეპტები მიემართება, რომლებიც ბოჭკოთა ცალკეულ კონებს შემოსაზღვრავენ. ბოჭკოთა კონების მფარავ შემაერთებულ ქსოვილს *პერიმიზიუმი* (*peri*, ირგვლივ + *mys*) ეწოდება. ბოჭკოთა კონის შიგნით თითოეულ კუნთოვან ბოჭკოს აკრავს შემაერთებული ქსოვილის ნაზი ფენა, რომელსაც *ენდომიზიუმი* (*endon*, შიგნით + *mys*) ეწოდება. ენდომიზიუმი ბაზალური ფირფიტისა და რეტიკულური ბოჭკოებისაგან იქმნება. კუნთის შემაერთებული ქსოვილის ერთი

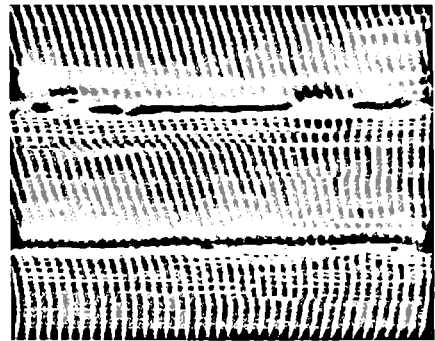
თერთი უმნიშვნელოვანესი ფუნქცია კუნთოვანი უჯრედების შეკუმშვით წარმოქმნილი ძალების მექანიკური ტრანსფორმაციაა, ვინაიდან უმეტეს შემთხვევაში კუნთოვანი უჯრედი კუნთის ერთი ბოლოდან მეორემდე ვერ აღწევს. სისხლძარღვები კუნთოვან ბოჭკოთა შორის შემაერთებული ქსოვილოვან ძვირებში მიიყვება. მათი განლაგება ბოჭკოების სიგრძივი დერძის პარალელურია (სურ. 10-2). კაპილარული ქსელი ნებისმიერ კუნთში ძალიან კარგად არის განვითარებული. კაპილარები უწყვეტი ტიპისაა. კუნთოვანი ბოჭკოების ირგვლივ შემაერთებულ ქსოვილში ლიმფური კაპილარების ქსელიც კარგად არის გამოხატული. ზოგიერთი კუნთი თავისი დაბოლოების ადგილას ვიწროდება და კუნთმყესის შეერთებას ქმნის. ამ მიდამოში მყესის კოლაგენური ბოჭკოები კუნთოვან ბოჭკოებს



სურ. 10-2. ჩონჩხის კუნთის სისხლძარღვები კუნთოვანი ბოჭკოების კონების ირგვლივ, პერიმიზიუმში (მარცხნივ) და თითოეული კუნთოვანო ბოჭკოს ირგვლივ, ენდომიზიუმში (მარჯვნივ) (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 1994 მიხედვით).



სურ. 10-4. განივზოლიანი კუნთოვანი ბოჭკოს ელექტრონოგრაფია. ყველა მიოფიბრილას დიამეტრი ერთნაირია. ბირთვი პერიფერიაზე, უშუალოდ სარკოლემის ქვეშ მდებარეობს (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 1994 მიხედვით).

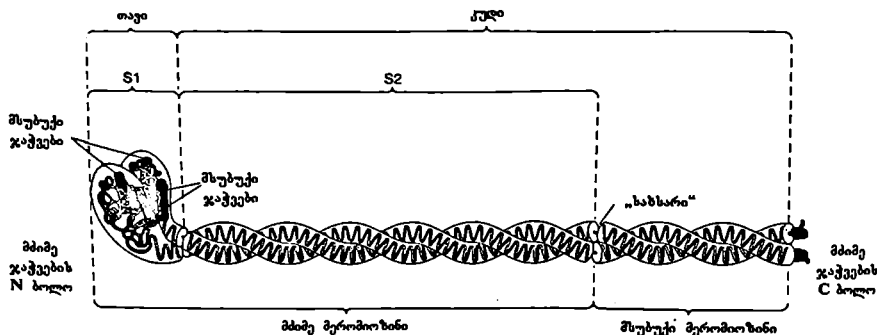


სურ. 10-3. კუნთოვანი ბოჭკოები სიგრძივ ტრილში. განივჩევა მუქი A- და ნათელი I- დისკოების მოწესრიგებული მონაცვლეობა (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 1994 მიხედვით).

შორის აღწევს და მათი პლაზმალემის ღრმა ინვაგინაციებში ბოლოვდება.

ჩონჩხის კუნთოვანი ბოჭკოს აგებულეობა. სინათლის მიკროსკოპში ჩონჩხის კუნთოვან ბოჭკოებს განივზოლიანი შესახედლობა აქვს (სურ. 10-3). სარკოპლაზმა საესევა სიგრძივად მიმართული, ცილინდრული ფორმის ფილამენტების კონებით, რომლებსაც *მიოფიბრილები* ეწოდება. მიოფიბრილების დიამეტრი დაახლოებით 1-2 მკმ-ია, ხოლო სიგრძე ბოჭკოს სიგრძის ტოლია. მათი განლაგება კუნთოვანი ბოჭკოს სიგრძივი ღრძის პარალელურია. ჩონჩხის კუნთის განივზოლიანობა, რომელიც სინათლის მიკროსკოპში თითოეულ მიოფიბრილაში განივჩევა, მათში ერთმანეთის მონაცვლე ნათელი და მუქი არეების არსებობით არის განპირობებული. მუქ ზოლებს *ანიზოტროპული* ანუ *A დისკო* ეწოდება. ეს უბანი პოლარიზაციულ მიკროსკოპში ორმაგი შუქმტეხობით ხასიათდება. ნათელ არეებს *იზოტროპული* ან *I დისკო* ეწოდება (სურ. 10-4). I დისკოებს, პოლარიზაციულ მიკროსკოპში, ორმაგი შუქმტეხობა არ ახასიათებს.

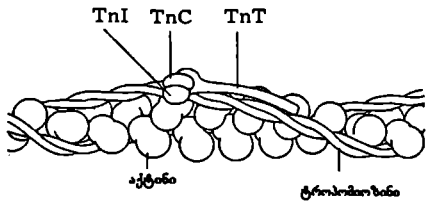
განივზოლიანი მიოფიბრილა სქელი და



სურ. 10-5. მიოზინის მოლეკულის სტრუქტურული ორგანიზაცია (S.L. Wolfe, Molecular and Cellular Biology, 1993 მიხედვით).

თხელი ფილამენტებით იქმნება. *სქელი ფილამენტების* სიგრძე 1,6 მკმ, ხოლო სიგანე – 1,5 ნმ-ია. მათ შემადგენლობაში მიოზინ II-ის უამრავი მოლეკულაა. *მიოზინის* მოლეკულური წონა დაახლოებით 500 კილოდალტონია. იგი ორი მძიმე და ოთხი მსუბუქი ჯაჭვით იქმნება (სურ. 10-5). მიოზინ II-ის შემადგენლობაში თავს და კუდს არჩევენ. მიოზინის მოლეკულის თავის სიგრძე დაახლოებით 6 ნმ, ხოლო სიგანე – 4 ნმ-ია. კუდის სიგრძე და სიგანე შესაბამისად 150 ნმ და 2-3 ნმ-ია. მიოზინის მოლეკულის მძიმე ჯაჭვები α -ჯაჭვის სახით არის წარმოდგენილი. კუდის მიდამოში ისინი ერთმანეთის ირგვლივ იხვევა და ორმაგ სპირალს წარმოქმნის. კუდის ბოლო ნაწილში (C – ტერმინალურ ბოლოზე) თითოეული α -ჯაჭვი მცირე ზომის გლობულური სეგმენტით ბოლოვდება. N ტერმინალურ ბოლოზე მძიმე α -ჯაჭვები უფრო შემსხვილებულია და მიოზინის ორმაგ თავს წარმოქმნის. თითოეულ მათგანს თავის მიდამოში ორი მსუბუქი ჯაჭვი უკავშირდება. მიოზინის მოლეკულის თავის სეგმენტი აქტივან და ატფ-თან დამაკავშირებელ უბნებს შეიცავს. ამ უკანასკნელს ატფ-ს პიდროლიზის უნარი აქვს.

მიოზინის თავი სხვა ატფ-აზებისაგან მნიშვნელოვნად განსხვავდება, ვინაიდან მის პიდროლიზურ მოქმედებას აქტივნი აქტივებს. ტრიპსინის მსუბუქი ზემოქმედების შედეგად მიოზინის მოლეკულის კუდის ნაწილი სიგრძეზე ორ ნაწილად იხსნება. გახსნა კუდის ბოლოდან იწყება და დაახლოებით მის 1/3-ს მოიცავს. გაუხსნელი ფრაგმენტი ატფ-აზურ აქტიუობას ინარჩუნებს. ამ ნაწილს *მძიმე მერომიოზინი* ეწოდება, ხოლო კუდის დანარჩენ (გახსნილ მონაკვეთს) *მსუბუქ მერომიოზინს* უწოდებენ. ვინაიდან ტრიპსინის საწყისი მოქმედებით მიოზინის მოლეკულა ორ ნაწილად მხოლოდ გარკვეულ უბნამდე იხსნება, ვარაუდობენ, რომ ამ უბანში α -ჯაჭვები თავისთავად გაშლილია (არ არის დახვეული). ზოგიერთი მეცნიერი ამ უბანს ადარებს სახსარს, რომელიც მიოზინის მოლეკულას დრეკადობას ანიჭებს და აქტინსა და მიოზინს შორის განივი კავშირების ჩამოყალიბებას აადვილებს. ტრიპსინის ან სხვა პროტეაზების უფრო უხეში მოქმედება კუდის დარჩენილი მონაკვეთის გახსნასაც იწვევს, გახსნის პროცესი თავისა და კუდის შეერთების უბანში ჩერდება. ვარაუდობენ, რომ მიოზინის



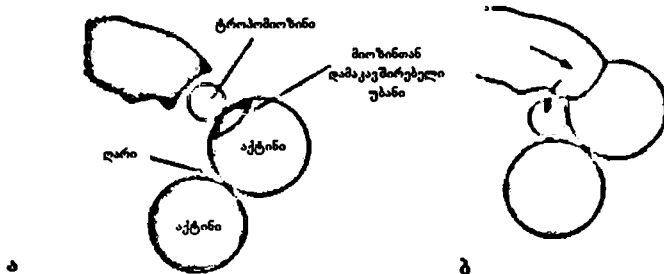
სურ. 10-6. თხელი ფილამენტის მოლეკულური ორგანიზაციის სქემა (S.L. Wolfe, Molecular and Cellular Biology, 1993 მიხედვით).

მოლეკულის ეს უბანიც სახსრის მაგვარია. ასეთი "სახსრის" არსებობა მიოზინის თავსკუდის მიმართ მოძრავს ხდის. ამრიგად, მძიმე მერომიოზინის შემადგენლობაში ორ უბანს განარჩევენ. მათ S_1 და S_2 სეგმენტებს უწოდებენ. S_1 სეგმენტი თავის ნაწილია, ხოლო S_2 სეგმენტი კუდის ის ნაწილია, რომელიც თავსა და მსუბუქ მერომიოზინს შორის მდებარეობს.

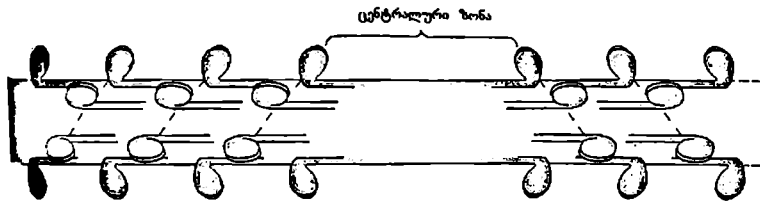
თხელი ფილამენტები 1,0 მკმ სიგრძის და 8 ნმ სისქისაა. თხელი ფილამენტების ძირითადი შემადგენელი კომპონენტი აქტინის ფილამენტია. გარდა ამისა, მის შემადგენლობაში ორი დამატებითი ცილა - ტროპომიოზინი და ტროპონინი შედის, რომლებიც აქტინ-მიოზინის ურთიერთობის რეგულაციაში მონაწილეობს. აქტინის ფილამენტები (F-აქტინი) G აქტინის გლობულური

მონომერების ორი, ერთმანეთის ირგვლივ დახვეული ჯაჭვისაგან შედგება (სურ. 10-6). მათი დიამეტრი დაახლოებით 5,6 ნმ-ია. G აქტინის თითოეულ მონომერს მიოზინთან დამაკავშირებელი უბანი აქვს.

ტროპომიოზინი გრძელი და წვრილი მოლეკულაა. მისი სიგრძე დაახლოებით 40 ნმ-ია და იგი ორი პოლიპეტიდური ჯაჭვისაგან შედგება. ტროპომიოზინის მოლეკულები ერთმანეთს თავით ბოლოსთან უკავშირდება და ქმნის გრძელ ფილამენტებს, რომლებიც აქტინის ფილამენტის ორ ჯაჭვს შორის არსებული ღარის გარეთა კიდეების გასწვრივ მდებარეობს. ერთი ტროპომიოზინის მოლეკულა აქტინის ფილამენტის 7 მონომერიან უბანს გადაფარავს. შესაბამისად, მას აქტინთან დამაკავშირებელი 7 უბანი აქვს და G-აქტინის 7 მოლეკულას უკავშირდება. ტროპომიოზინთან დაკავშირებულია ტროპონინის (Tn) მოლეკულა, რომელიც სამი სუბერთეულის - TnT , TnC , TnI - კომპლექსს წარმოადგენს. TnT სუბერთეული ტროპონინს ტროპომიოზინთან აკავშირებს. ტროპონინის მოლეკულა ტროპომიოზინის თითოეულ მოლეკულას მხოლოდ ერთ სპეციფიურ უბანში უკავშირდება. TnI სუბერთეული აქტინ-მიოზინის ურთიერთობის ჩამოყ-



სურ. 10-7. ა. „გამორთულ“ მდგომარეობაში ტროპომიოზინი აქტინისა და მიოზინის დაკავშირებას ხელს უშლის. ბ. „ჩართულ“ მდგომარეობაში ტროპომიოზინი თხელი ფილამენტის ღარში გადაინაცვლებს და აქტინ-მიოზინის კავშირი ხორციელდება.



სურ. 10-8. მიოზინის მოლეკულების ორგანიზაცია სქელ ფილამენტში.

აღიბებას უშლის ხელს, ხოლო *TnC* სუბერთეული კალციუმის იონს უკავშირდება და აქტინის ფილამენტის ზედაპირზე ტროპომიოზინის მდებარეობას აკონტროლებს.

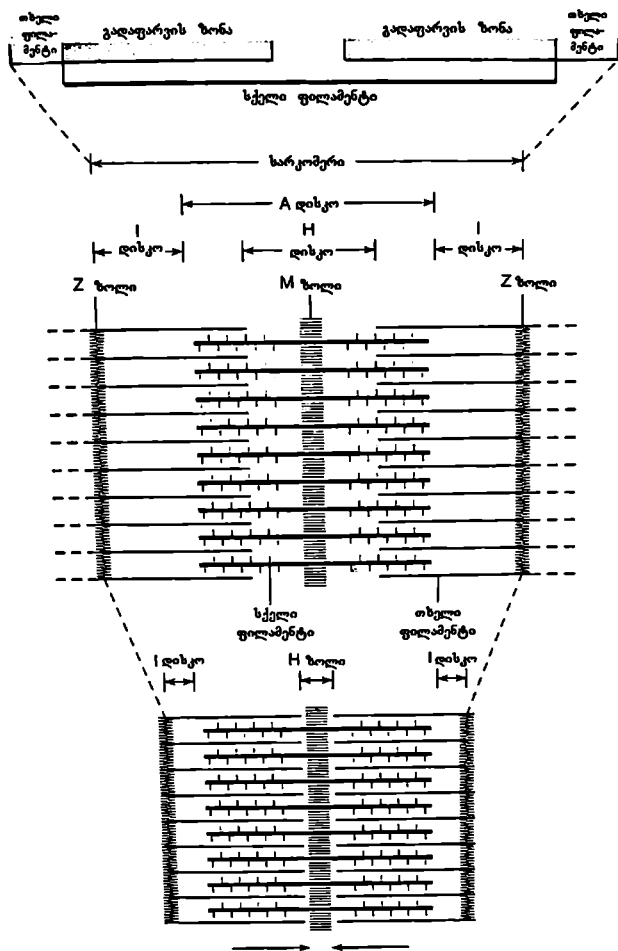
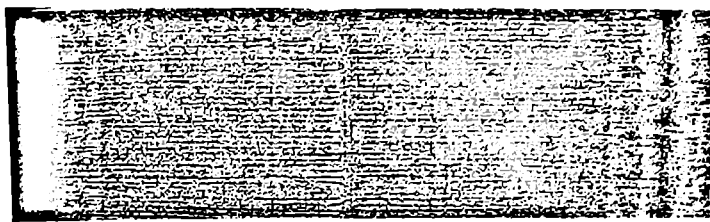
მიიჩნევენ, რომ Ca^{2+} -ის კონცენტრაციისა და ტროპონინის კონტროლის ქვეშ ტროპომიოზინი ორ „ჩართულ“ და „გამორთულ“ მდგომარეობაში შეიძლება იყოს. Ca^{2+} -ის არ არსებობისას იგი „გამორთულ“ მდგომარეობაშია და მიოზინისა და აქტინის დაკავშირებას ხელს უშლის (სურ. 10-7). *TnC* სუბერთეულთან Ca^{2+} -ის დაკავშირებას ტროპომიოზინი „ჩართულ“ მდგომარეობაში გადაჰყავს და აქტინისა და მიოზინის დაკავშირება შესაძლებელი ხდება (დაწერილებით იხ. ქვემოთ).

სქელი ფილამენტები მიოფიბრილაში ანიზოტროპულ დისკოებს ქმნის. თითოეულ დისკოში სქელი ფილამენტები ერთმანეთის პარალელურად არის განლაგებული. სქელ ფილამენტებში მიოზინის მოლეკულები ისე ლაგდება, რომ მათი კუდები A დისკოს ცენტრალური ნაწილისაკენ, თავები კი – გარეთ არის მიმართული (სურ. 10-8). თითოეული სქელი ფილამენტი მიოზინის ასობით მოლეკულისაგან შედგება, რომლებიც თავიანთი კუდებით ერთმანეთს გადაფარავენ. მათი გლობულური თავები სქელი ფილამენტის ყოველი მხრიდან არის გამოშვებული.

თითოეული A დისკოს ცენტრში მოთავსე-

ბულია ნათელი H ზოლი, რომელსაც ეიწრო M ზოლი შუაზე კვეთს (სურ. 10-9). ამ უბანში მუზობელ სქელ ფილამენტებს შორის კავშირები მყარდება. ეს ერთადერთი უბანია, სადაც მიოზინის თავები არ მდებარეობს. M ზოლის ძირითად შემადგენელ კომპონენტს კრეატინკინაზა წარმოადგენს, რომელიც ფოსფორკრეატინინიდან (ენერგიით მდიდარი ფოსფატური ჯგუფების შემცველი ნივთიერება) ფოსფატური ჯგუფის აღფთან გადატანას უზრუნველყოფს და, შესაბამისად, კუნთს შეეუშვებისათვის აუცილებელი ენერგიით ამზარაგებს.

თხელი ფილამენტები იზოტროპულ დისკოს ქმნის და ნაწილობრივ ანიზოტროპული დისკოს შემადგენლობაში შედის. თხელი ფილამენტები, სქელი ფილამენტების მსგავსად პარალელური განლაგებით ხასიათდება. თითოეულ I დისკოს შუაში კვეთს მუქი ზოლი, რომელსაც Z ზოლი ეწოდება. თხელი ფილამენტების ერთი ბოლო ყოველთვის Z ზოლს უკავშირდება, მეორე კი A დისკოში აღწევს და ამ უკანასკნელის ცენტრალური უბნის მახლობლად ბოლოვდება. Z ზოლს ყველა ფილამენტი (+) ბოლოთი უკავშირდება. თხელი ფილამენტის ორივე ბოლოზე ჩამკეტი ცილები მდებარეობს. დღეისათვის ორი ასეთი ცილაა ცნობილი – Z ცილა (*Cap Z*) და ტროპომოდულინი. Z ცილა Z ზოლებში მდებარეობს და (+) ბოლოდან



სურ. 10-9 სქელი და თხელი ფილაგენტების ორგანიზაცია მიოფიბრილაში.

აქტინის ფილამენტების დეპოლიმერიზაციას უშლის ხელს. ვარაუდობენ, რომ ამ ურთიერთობის ჩამოყალიბებაში მნიშვნელოვან როლს Z ცილასთან ერთად α -აქტინინი ასრულებს. შესაძლოა, რომ Z ცილა აქტინის ფილამენტების Z ზოლის სხვა ცილებთან დაკავშირებასაც უზრუნველყოფს.

თხელი ფილამენტების საპირისპირო (-) ბოლოსთან დაკავშირებულია ტროპომოდულინი, რომელიც აქტინის დეპოლიმერიზაციას ამ ბოლოდანაც შეუძლებელს ხდის. ასეთი ორმხრივი ჩაკეტვა აქტინის ფილამენტს მაღალ სტაბილურობას ანიჭებს. I დისკოს შემადგენლობაში ყველა ფილამენტს ერთ სიგრძე აქვს, თუმცა სხვადასხვა კუნთში მათი სიგრძე შეიძლება განსხვავებული იყოს.

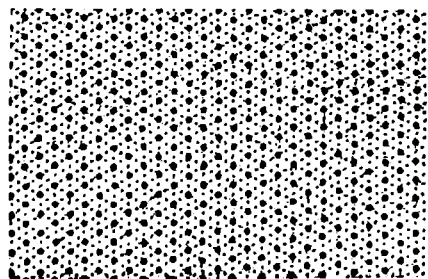
A დისკოში თხელი ფილამენტები სქელი ფილამენტების ირგვლივ განლაგდება. ერთი სქელი ფილამენტი 6 თხელი ფილამენტით არის გარშემორტყმული (სურ. 10-11). ანიზოტროპულ დისკოში მიოზინის მოლეკულების თავები, რომლებიც სქელი ფილამენტის ყოველი მხრიდან არის გამოშვებული, მეზობლად მდებარე აქტინის ფილამენტებთან პორიზონტალურ (განივ) კავშირებს ამყარებს. A დისკოში, თხელი ფილამენტებისაგან, მხოლოდ H ზოლია თავისუფალი. სწორედ ამიტომ, მუქი A დისკოს ცენტრალური ნაწილი, ე.წ. H

ზოლი, შედარებით ნათელია.

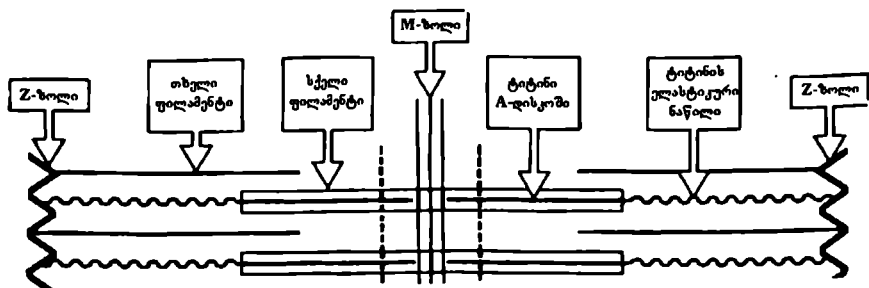
თხელი და სქელი ფილამენტების მოწესრიგებული, სამგანზომილებიანი ორგანიზაციის ჩამოყალიბებასა და შენარჩუნებას სპეციალური, ძალიან გრძელი ცილების არსებობა განაპირობებს. მიოფიბრილის ამ მესამე ფიბრილური სისტემის მთავარი წარმომადგენლები გიგანტური ცილა ტიტინი (*კონექტინი*) და *ნებულინია*. ტიტინის (მოლეკულური წონა $\approx 2\ 700\ 000$) სიგრძე დაახლოებით 1 მკმ-ია. ეს ცილა სქელი ფილამენტების ბოლოებს Z ზოლებთან აკავშირებს. ტიტინი H და Z ზოლებს შორის მდებარეობს. იგი ელასტიკური ჭიმის მსგავსად მოქმედებს და სარკომერში მიოზინს, როგორც შეკუმშულ, ისე მოსვენებულ მდგომარეობაში, ცენტრალურ მდებარეობას უნარჩუნებს. (სურ. 10-12).

ნებულინი (მოლეკულური წონა $\approx 700\ 000$) გრძელ, არაელასტიკურ ფილამენტს ქმნის, რომელსაც აქტინთან დამაკავშირებელი განმეორებადი უბნები აქვს. იგი Z ზოლიდან აქტინის ფილამენტების გასწვრივ მიემართება. მისი სიგრძე მიმდებარე აქტინის ფილამენტის სიგრძის ტოლია. კუნთის დიფერენციაციის პროცესში ნებულინი აქტინის მონომერების რაოდენობისა და, შესაბამისად, თხელი ფილამენტის სიგრძის მაკონტროლებელ როლს ასრულებს.

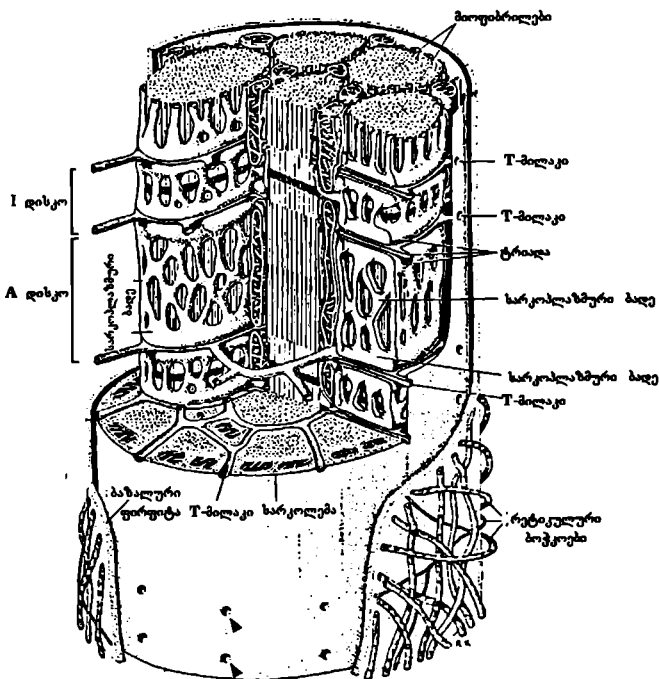
ორ მეზობელ Z ზოლს შორის მოთავსებულ უბანს *სარკომერი* (*sarkos* + ბერძ. *mere*, ნაწილი) ეწოდება. თითოეული მიოფიბრილა მრავალი ასეთი განმეორებადი ერთეულის – სარკომერისაგან შედგება. სარკომერი განივზოლიანი მიოფიბრილას სტრუქტურულ-ფუნქციური ერთეულია. მისი სიგრძე მოსვენებულ კუნთში დაახლოებით 2,5 მკმ-ია. შეკუმშვის პროცესში მისი სიგრძე თითქმის 70%-ით მცირდება. მეზობელ მიოფიბრილებში სარკომერების მოწესრიგებუ-



სურ. 10-11. განივზოლიანი მიოფიბრილას განივჭრილი A დისკოს მიდამოში. თითოეული სქელი ფილამენტი 6 თხელი ფილამენტით არის გარშემორტყმული (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 1994 მიხედვით).



სურ. 10-12. სარკომერში ტიტინის მოლეკულის ორგანიზაციის სავარაუდო სქემა (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 1994 მიხედვით).



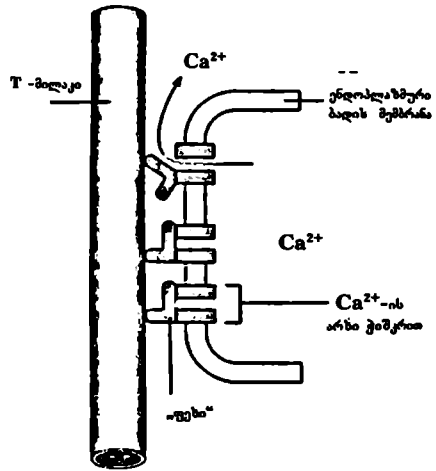
სურ. 10-13. ჩონჩხის კუნთოვანი ბოჭკოს სეგმენტი. სარკოლემა და მიოფიბრილები ნაწილობრივ მოკვეთილია. A და I დისკოს საზღვარზე სარკოლემა ქმნის მილაკის ფორმის ჩანადრეებს (T მილაკები). თითოეული მათგანი ორივე მხრიდან უკავშირდება სარკოლაზმური ბაღის ტერმინალურ ცისტერნებს და ტრიადებს ქმნის.

ლი და შეთანხმებული განლაგება მთლიან კუნთოვან ბოჭკოს განივზოლიან შესახედაობას ანიჭებს.

სარკოპლაზმაში მიოფიბრილების გარდა გლუვი ენდოპლაზმური ბადის (სარკოპლაზმური რეტიკულუმის) კარგად განვითარებული ცისტერნები და დიდი რაოდენობით მიტოქონდრიებიცაა. სარკოპლაზმური რეტიკულუმში Ca^{2+} -ის დეპოს წარმოადგენს და სტიმულის შესაბამისად ციტოზოლში ამ იონის კონცენტრაციას აკონტროლებს.

სხვა მრავალი პროცესის მსგავსად, შეკუმშვაც ციტოზოლში Ca^{2+} -ის რაოდენობის მატებით იწყება. ჩვეულებრივ, ციტოზოლში Ca^{2+} -ის კონცენტრაცია ძალიან დაბალია ($<0,1$ მკმ). არაკუნთოვან უჯრედებში Ca^{2+} -ის დაბალი კონცენტრაციის შენარჩუნებას განაპირობებს ციტოლემაში არსებული Ca^{2+} -ატფაზა, რომელიც კალციუმს უჯრედგარე სივრცეში გადატუმბავს. კუნთოვან უჯრედებში Ca^{2+} -ის დაბალ ციტოზოლურ კონცენტრაციას უნიკალური Ca^{2+} -ატფაზა ინარჩუნებს, რომელიც კალციუმს ციტოზოლიდან სარკოპლაზმურ ბადეში განუწყვეტლივ ტუმბავს.

ჩონჩხის განივზოლიანი კუნთოვანი ბოჭკოს მემბრანა სარკოპლაზმაში მილაკის ფორმის ჩანადრეკებს ქმნის, რომლებსაც განივი (T) მილაკების სისტემას უწოდებენ (სურ. 10-13). ეს მილაკები საკმაოდ დრმად აღწევს სარკოპლაზმაში და A-I დისკოების საზღვარზე, ერთმანეთთან დაკავშირების გზით, ბადისებურ სტრუქტურას ქმნის. მილაკებისაგან შექმნილი ბადე მიოფიბრილას გარს ეხვევა. T მილაკის ორივე მხარეს სარკოპლაზმური ბადის ორი ცისტერნა მდებარეობს. კომპლექსს, რომელიც ერთი T მილაკისა და ორი ლატერალური (L) ცისტერნისაგან შედგება ტრიადა ეწოდება. ტრიადების მეშვეობით სარკოლემის დეპოლარიზაციის ტალღა სარკოპლაზმური ბადის მემბრანას



სურ. 10-14. T მილაკისა და სარკოპლაზმური ბადის ტერმინალური ცისტერნის ურთიერთობის სქემა.

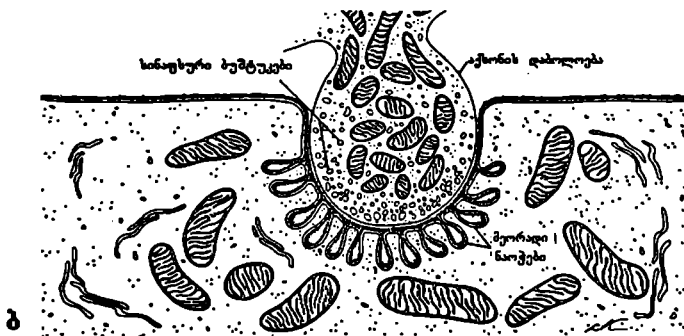
გადაეცემა და მასში შენახული კალციუმის ციტოზოლში გამოყოფას განაპირობებს (სურ. 10-14). სარკოპლაზმური ბადისა და T მილაკების სიახლოვე ციტოზოლში Ca^{2+} -ის რაოდენობის მატების და შეკუმშვის მილიწუთებში განხორციელებას უზრუნველყოფს.

ჩონჩხის კუნთის შეკუმშვის მექანიზმი.

დღეისათვის კუნთის შეკუმშვის ასახსნელად ყველაზე მისაღებია ფილამენტების სრიალის პიოთეზა (პაქსლი- ლიმ - ტეილორის მოდელი), რომლის მიხედვითაც კუნთის დამოკლება შეკუმშვის პროცესში ფილამენტების მიერ ერთმანეთის გადაფარვის გზით ხდება.

კუნთის პერიმიზიუმის შემაერთებელ ქსოვილში მიეღინიანი მოტორული ნერვი შემოდის და იტოტება. კუნთთან უშუალო შეხების ადგილას ნერვეული ბოჭკოები მიეღინის გარსს კარგავს და ტერმინალურ გაგანიერებას ქმნის, რომელიც კუნთოვანი ბოჭკოს სარკოლემის მიერ შექმნილ სპეციალურ ჩაღრმავებაში ჯდება. ამ კომპლექსს ნერვ-კუნთოვანი კავშირი ან მოტორული ბაღ-

ა

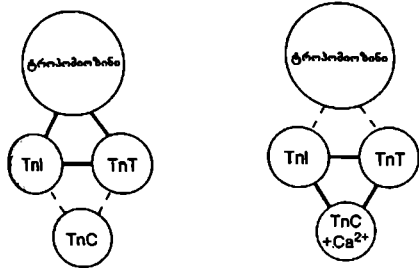


სურ. 10-15. მოტორული ბალთა. ა. სკანოგრამა ბ. სქემა.

თა ეწოდება (სურ. 10-15). ამ უბანში აქსონი მხოლოდ შეანის უჯრედის ციტოპლაზმის თხელი ფენით არის დაფარული. აქსონის ტერმინალური ნაწილის ციტოპლაზმა დიდი რაოდენობით მიტოქონდრიებსა და სინაფსურ ბუშტუკებს შეიცავს. მოტორულ ბალთაში მედიატორი აცეტილქოლინი. სინაფსური ნაპრალი ბაზალური ფირფიტის მსგავს ამორფულ ნივთიერებას შეიცავს. პოსტ-სინაფსური ნაწილის მემბრანა (სარკოლემა) მრავლობით ნაოჭს ქმნის, რომლის ქვეშაც, ციტოპლაზმაში დიდი რაოდენობით მიტოქონდრიები, ბირთვები, რიბოსომები და გლიოგენის გრანულებია.

მოტორულ ბალთაში მოქმედების პოტენციალის წარმოქმნას სინაფსური ბუშტუკებიდან აცეტილქოლინის გამოთავისუფლება მოჰყვება, რომელიც სინაფსური ნაპრალის

გაელით პოსტსინაფსურ მემბრანას აღწევს და აცეტილქოლინის რეცეპტორებს უკავშირდება. ნეიროტრანსმიტერის რეცეპტორთან დაკავშირებას ნატრიუმის არხების გახსნა ახლავს თან, რასაც კუნთოვანი უჯრედის მემბრანის დეპოლარიზაცია მოჰყვება. აცეტილქოლინით გამოწვეული დეპოლარიზაციის ტალღა ბოჭკოს მთელ ზედაპირზე ვრცელდება და განივი მილაკების (T სისტემის) მეშვეობით მის სიღრმეში აღწევს. თითოეული ტრიადის მიდამოში სიგნალი სარკოპლაზმური ბადის ცისტერნებს გადაეცემა და კალციუმის იონების გამოთავისუფლებას იწვევს. ციტოზოლში კალციუმის იონების კონცენტრაციის მატება შეკუმშვის პროცესის დაწყებას განაპირობებს. ტროპონინის TnC სუბერთეულს კალციუმთან დასაკავშირებელი ოთხი და TnI - TnT სუბ-

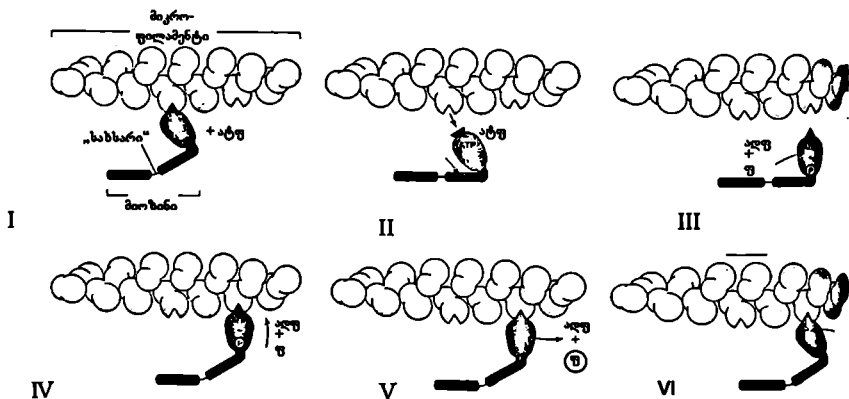


სურ. 10-16. ტროპობლასტი-ტროპობლასტის ურთიერთობის სქემა კალციუმის დაბალი და მაღალი კონცენტრაციის პირობებში. მუტი ხაზებით მოლეკულებს შორის მჭიდრო, წყვეტილი ხაზებით კი - სუსტი კავშირია აღნიშნული.

ერთეულებთან დამაკავშირებელი თითო-თითო უბანი გაანია. TnC სუბერთეული უშუალოდ ტროპობლასტის მოლეკულას არ უკავშირდება. კალციუმის არარსებობისას TnC სუბერთეული TnI და TnT სუბერთეულებთან სუსტად არის დაკავშირებული, ეს უკანასკნელები კი, თავის მხრივ, მჭიდროდ უკავშირდებიან ტროპობლასტს (სურ. 10-16). კალ-

ციუმის იონების თანაობისას TnC სუბერთეული ფორმას იცვლის და TnI და TnT სუბერთეულებს მჭიდროდ უკავშირდება, რაც TnI და TnT სუბერთეულების კავშირს ტროპობლასტთან მნიშვნელოვნად ასუსტებს. ამის შედეგად ტროპობლასტის მოლეკულა, რომელსაც თავისუფალი მოძრაობის საშუალება ეძლევა, აქტივის ფაქტებს შორის არსებულ ღარში გადაინაცვლებს და აქტივის ფილამენტის ზედაპირს ათავისუფლებს.

შეკუმშვის პიოტოტური ციკლის დასაწყისში მიოზინის თავი დაახლოებით 45° კუთხეს ქმნის და აქტივის მოლეკულის შესაბამის უბანს მჭიდროდ უკავშირდება (სურ. 10-17). ატფ-ს მოლეკულასთან დაკავშირება მიოზინის თავის კონფიგურაციას ცვლის, რის შედეგადაც მიოზინის თავი აქტივის მოლეკულას სცილდება. აქტინ-მიოზინის კომპლექსის დაშლის შემდეგ მიოზინის თავთან დაკავშირებული ატფ ადფ-ად და ფოსფორად იშლება, მაგრამ პიდროლიზის პროდუქტები



სურ. 10-17. განივხოლიან მიოფიბრილაში ფილამენტების სრიალის გამარტივებული მექანიზმის სქემა ციკლის დასაწყისში (I) მიოზინის თავი 45°-მდე არის მოხრილი და თხელი ფილამენტის აქტივის სუბერთეულს მჭიდროდ უკავშირდება. ამ მდგომარეობაში მიოზინი ატფ-ს მოლეკულას უკავშირდება, რაც მიოზინის თავის კონფიგურაციას ცვლის (II) და იგი აქტივის სცილდება. ატფ ადფ-ად და ფოსფორად იშლება (III), თუმცა პიდროლიზის პროდუქტები მიოზინის თავთან მჭიდროდ დაკავშირებული რჩება. ატფ-ს დაშლის შემდეგ მიოზინის თავის ფორმა იცვლება და იგი 45°-დან 90°-იან მდგომარეობაში გადადის. მიოზინის თავის აქტინ-დამაკავშირებელი უბანი კვლავ აქტიურდება (IV) და აქტინ-მიოზინის კომპლექსი აღდგება, რასაც მიოზინის თავიდან ადფ-სა და ფოსფორის გამონათვისი უწყობს (V). ატფ-ს პიდროლიზის პროდუქტების გამოყოფა მიოზინის თავის მესამე კონფიგურაციულ ცვლილებას იწვევს. იგი კვლავ 45°-იან მდგომარეობას უბრუნდება და მასთან დაკავშირებულ თხელ ფილამენტსაც შესაბამის მანძილზე გადაადგილებს.

კვლავ მიოზინთან დაკავშირებული რჩება. ატფ-ს დაშლის შემდეგ მიოზინის თავი 90°-იან მდგომარეობაში გადადის. მიოზინის აქტინდამაკავშირებელი უბანი კვლავ ძველებურ ფორმას დებულობს და აქტინის მოლეკულას უკავშირდება. აქტინ-მიოზინის კომპლექსის წარმოქმნა ატფ-ს პიდროლიზის პროდუქტების გამოთავისუფლების საშუალებას იძლევა. ამ დროს გამოთავისუფლებული ენერჯის ხარჯზე მიოზინის თავი 90°-დან კვლავ 45°-იან მდგომარეობაში გადადის და მასთან დაკავშირებული აქტინის უბანი H ზოლის მიმართულებით შესაბამის მანძილზე გადააქვს. ამის შემდეგ მიოზინის თავი ახალი ატფ-ს მოლეკულის დასაკავშირებლად მზად არის და ციკლი თავიდან იწყება.

თანდათანობით აქტინის ფილამენტები სულ უფრო ღრმად შედის A დისკოში, რაც I დისკოს ზომებს მნიშვნელოვნად ამცირებს. ამასთანავე, H ზოლი, რომელიც A დისკოს შუაში მდებარეობს, ვიწროვდება. მანძილი სარკომერებს შორის მოკლდება. აქვე უნდა აღინიშნოს, რომ შეკუმშვის პროცესში თავად სქელი და თხელი ფილამენტების სიგრძე არ იცვლება, ანუ შეკუმშვა ინდივიდუალური ფილამენტების დამოკლების ხარჯზე არ ხდება. ვინაიდან ფილამენტების სრიალი ყველა მიოფიბრილაში ერთდროულად მიმდინარეობს მიოფიბრილები ერთიანად მოკლდება. მიოფიბრილები შუალედური ფილამენტების მეშვეობით სარკოლემასთან არის დაკავშირებული. შესაბამისად, მათი დამოკლება კუნთოვანი ბოჭკოს ფორმას ცელის და მის დამოკლებას განაპირობებს. კუნთის თითოეული შეკუმშვა აქტინსა და მიოზინს შორის გვერდითი ხიდაკების წარმოქმნისა და დაშლის ასობით ციკლის შედეგია.

ატფ ნაკლებობის ან არარსებობის შემთხვევაში აქტინ-მიოზინის კომპლექსი მყარი ხდება. სიკვდილის შემდეგ განვითარებული კუნთების რიგიდობა (*rigor mortis*) ატფ-ს არარსებობით არის განპირობებული.

დეპოლარიზაციის ტალღის შეწყვეტის-

თანავე კალციუმი სარკოპლაზმური ბადის ცისტერნებში ბრუნდება. კალციუმის მოცილების შემდეგ ტროპონინ-ტროპომიოზინის კომპლექსი კვლავ ზედაპირულ მდგომარეობას უბრუნდება და აქტინსა და მიოზინს შორის კავშირს არღვევს. შეკუმშვის პროცესი წყდება. დეპოლარიზაციის ტალღის შეწყვეტას აცეტილქოლინისა და მის რეცეპტორს შორის კავშირის დაკარგვა იწვევს. აცეტილქოლინის შლის ფერმენტი ქოლინესტერაზა, რომელიც სინაფსური ნაპარალის ბაზალურ ფირფიტასთან არის დაკავშირებული. აცეტილქოლინის დაშლა ტრანსმიტერის რეცეპტორთან გახანგრძლივებულ კონტაქტს უშლის ხელს და, შესაბამისად, შეკუმშვის ხანგრძლიობას აკონტროლებს.

ჩონჩხის კუნთში შემაჯავლი ნერვის თითოეული ნერვული ბოჭკო ან ერთ კუნთოვან ბოჭკოს აინერვირებს, ან იტოტება და შეიძლება 160-ზე მეტი კუნთოვანი ბოჭკოს ინერვაციას ახდენდეს. მრავლობითი ინერვაციის შემთხვევაში ნერვულ ბოჭკოს და მასთან დაკავშირებულ კუნთოვან ბოჭკოებს ერთად მოტორული ერთეული ეწოდება. როგორც წესი, ცალკეული კუნთოვანი ბოჭკო არ იკუმშება. კუნთოვანი ბოჭკოები ან ერთად იკუმშება ან არც ერთ არ იკუმშება. იმისათვის რომ შეკუმშვის ძალის კონტროლი იყოს შესაძლებელი, ყველა კუნთოვანი ბოჭკო კონაში ერთდროულად არ უნდა იკუმშებოდეს. ვინაიდან კუნთები მოტორული ერთეულებისაგან შედგება, მოტორული ნერვის ერთი აქსონის მიერ გამოწვეული შეკუმშვის ძალა მოტორულ ერთეულში კუნთოვანი ბოჭკოების რაოდენობაზეა დამოკიდებული. შესაბამისად, მოტორული ერთეულების რაოდენობა და თითოეული ერთეულის ზომები კუნთის შეკუმშვის კონტროლის შესაძლებლობას იძლევა. კუნთის მიერ ნატიფი მოძრაობის შერულება მასში მოტორული ერთეულების ზომაზეა დამოკიდებული. მაგალითად, ვინაიდან თვალის კუნთების მოქმედება ძალიან ნატიფ რეგულაციას საჭიროებს.

თითოეული კუნთოვანი ბოჭკო სხვადასხვა აქსონით ინერვირდება. უფრო დიდი ზომის კუნთებში, სადაც მოძრაობა უფრო უხეშია (მაგ. კიდურებში) ერთი, ინტენსიურად დატრეკილი აქსონი აინერვირებს მოტორულ ერთეულს, რომელიც 100-ზე მეტი ინდივიდუალური კუნთოვანი ბოჭკოსაგან შედგება.

მკვრივი კლინიკასთან

Myasthenia gravis – აუტოიმუნური დაავადება, რომლის დროსაც აუტოანტისხეულები აცეტლქოლინის რეცეპტორებს უკავშირდება და ხელს უშლის მათ დაკავშირებას აცეტლქოლინთან. უჯრუდი დათრეკილი რეცეპტორების ენდოციტოზის ახორციელებს და მათ ახალი რეცეპტორებით ცვლის, მაგრამ აუტოანტისხეულები ახალი რეცეპტორების ინაქტივაციასაც ახდენს. შესაბამისად კუნთის დეპოლარიზაციის გამოწვევი უზენის რაოდენობა სულ უფრო მცირდება და ჩონჩხის კუნთების (მათ შორის დიაფრაგმის) მზარდი სისუსტე ვითარდება. მთელი რიგი ნეიროტოქსინები, მათ შორის ზოგიერთი გველის შხამი, ამავე გზით იწვევს კუნთების პარალიზებას და შემდგომ ორგანიზმის სიკვდილს.

ბოტულიზმი – დაავადებაა, რომელიც მიკრობი *Clostridium botulinum* –ით ინფიცირებული საკვების მიღების შედეგად ვითარდება. ბოტულიზმის ტოქსინი მოტორული ნერვული დაბოლოებებიდან აცეტლქოლინის გამოთავისუფლებას უშლის ხელს, რის შედეგადაც კუნთების პარალიზება ხდება და სათანადო მკურნალობის გარეშე დაავადება სიკვდილით მთავრდება.

მნამბობის წარმოქმნის სისტემა. ჩონჩხის კუნთი ხანგრძლივი და ინტენსიური შეკუმშვითი პროცესის მიმართ არის ადაპტირებული, რომლის დროსაც დიდი რაოდენობით ქიმიური ენერგიის გამოყოფა ხდება და შესაბამისად, ენერგიის დიდ დეპოსაც შეიცავს. ეს ენერგია, ძირითადად ატფ-სა და ფოსფოკრეატინინის სახით არის შენახული. ქიმიური ენერგიის შენახვის ერთ-ერთ ფორმას გლიკოგენიც წარმოადგენს, რომელიც კუნთის წონის დაახლოებით 0,5 – 1%-ს შეადგენს. ატფ-სა და ფოსფოკრეატინინის სახით შენახულ ენერგიას კუნთოვანი უჯრედი ცხიმოვანი მჟავებისა და გლუკოზის დაშლის გზით დღებულობს. მოსვენებულ კუნთში ან მისი რელაქსაციის პირობებში ენერგიის ძირითად წყაროს ცხიმოვანი მჟავები წარ-

მოადგენს. ცხიმოვანი მჟავების დაშლა აცეტატამდე მიტოქონდრიებში β-ოქსიდაციის ფერმენტების მეშვეობით ხდება. შემდგომში აცეტატი ლიმონმჟავა ციკლში იყვანება. ამ პროცესში გამოთავისუფლებული ენერგია ატფ-ს სახით ინახება. ხანმოკლე მოძრაობების შესრულებისას კუნთები ენერგიის წყაროდ გლუკოზას იყენებს, რომელიც რძის მჟავამდე იშლება. წარმოქმნილი რძის მჟავა ამ ტიპის შეკუმშვის პროცესში ჩონჩხის კუნთების ტკივილის მიზეზი ხდება.

მორფოლოგიური, პისტოქიმიური და ბიოქიმიური თავისებურებებიდან გამომდინარე კუნთოვანი ბოჭკოები **I (ნელი)** და **II (სწრაფი)** ტიპის ბოჭკოებად იყოფა. **I ტიპის ბოჭკოები** დიდი რაოდენობით ციტოპლაზმას შეიცავს, რომელშიც მიოგლობინა მოთავსებული (ეს უკანასკნელი ბოჭკოების მუქ შეფერვას განაპირობებს). ისინი ხანგრძლივ შეკუმშვაში მონაწილეობენ და მათი ენერგიის წყარო ცხიმოვანი მჟავების განვითი ფოსფორილებაა. **II ტიპის ბოჭკოები** სწრაფ და ხანმოკლე შეკუმშვებში მონაწილეობს. მათი ციტოპლაზმა გაცილებით ნაკლები რაოდენობით მიოგლობინს შეიცავს, რაც მათ ღია წითელ ფერს აძლევს. **II ტიპის ბოჭკოები**, თავის მხრივ, აქტიუობის ხარისხისა და ქიმიური თავისებურებების მიხედვით (ძირითადად მათი აქტომიოზინ-ატფ კომპლექსის სტაბილურობის მიხედვით) იყოფა **IIA, IIB** და **IIC** ტიპის ბოჭკოებად. **II ტიპის ბოჭკოები** ენერგიის წყაროდ გლუკოზას იყენებს. კუნთოვანი ბოჭკოების კლასიფიკაციას კლინიკური მნიშვნელობა აქვს კუნთის დაავადების ანუ მიოპათიის (*mys* + ბერძნ. *pathos*, ავადობა) დიაგნოსტიკისათვის. ადამიანის ჩონჩხის კუნთები უმეტეს შემთხვევაში სხვადასხვა ტიპის ბოჭკოების ნარევეს წარმოადგენს.

კუნთების დიფერენციაცია წითელ, თეთრ და შუალედურ ტიპებად მათი ინერვაციით არის განპირობებული. კუნთის დენერვაცია კუნთის ატროფიასა და პარალიზს იწვევს.

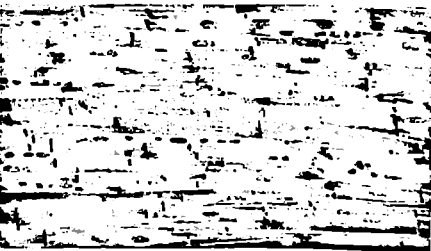
სარკოპლაზმის სხვა კომპონენტები.

სარკოპლაზმა დიდი როლდენობით გლიკოგენს შეიცავს, რომელიც სარკოპლაზმაში უხეში გრანულების სახით მდებარეობს. სარკოპლაზმის მეორე კომპონენტი მიოგლობინია, პემოგლობინის მსგავსი ცილა, რომელიც ჟანგბადს უკავშირდება და ფაქტიურად კუნთის შეფერილობას განაპირობებს. მიოგლობინი პიგმენტიცაა, რომელიც ჟანგბადთან დაკავშირების მაღალი უნარის გამო კუნთოვან ბოჭკოებში ჟანგებითი ფოსფორილების მაღალ დონეს განსაზღვრავს. კუნთები, რომლებსაც ხანგრძლივი შეკუმშვის უნარი აქვს, როგორც წესი, დიდი როლდენობით მიოგლობინს შეიცავს და მათი შეფერილობა მუქი წითელია.

დიფერენცირებული კუნთოვანი უჯრედები შეიცავს უმნიშვნელო რაოდენობით რიბოსომებს და სუსტად განვითარებულ მარცვლოვან ენდოპლაზმურ ბადეს, რაც ამ ქსოვილში ცილის სინთეზის დაბალი დონის მაჩვენებელია.

გულის კუნთოვანი ქსოვილი

ემბრიონული განვითარების პროცესში პირველადი გულის მილის სპლანქნური მეზოდერმის უჯრედები ჯაჭვისებურად განლაგდება. ისინი ერთმანეთთან რთულ კავშირებს ამყარებენ. ჯაჭვის შიგნით უჯრედ-



სურ. 10-18. გულის განივოლიანი კუნთოვანი ქსოვილის აგებულების სქემა.

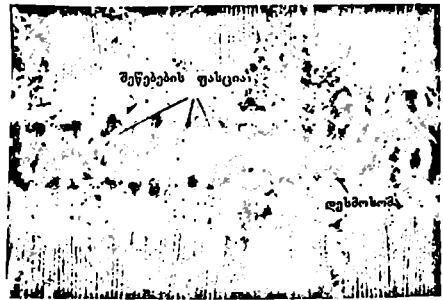
ბი, როგორც წესი, ორად იტოტება და მეზობელი ჯაჭვის უჯრედებს უკავშირდება. შემსაბამისად, გული ერთმანეთთან სტრუქტურულად და ფუნქციურად მჭიდროდ დაკავშირებულ უჯრედთა კონებისაგან შედგება, რაც შეკუმშვის დამახასიათებელი ტალღის წარმოქმნას განაპირობებს.

გულის მომწიფებული კუნთოვანი უჯრედები დაახლოებით 15 მკმ დიამეტრისა და 85-100 მკმ სიგრძისაა. მათ ჩონჩხის კუნთის მსგავსი განივოლიანობა ახასიათებთ. თუმცა ამ უკანასკნელისაგან განსხვავებით მათი უჯრედები მხოლოდ ერთ ან ორ ბირთვს შეიცავს, რომელიც ცენტრალური მდებარეობით ხასიათდება. კუნთოვან უჯრედს გარს ფაშარი შემაერთებული ქსოვილის ნაზი შალთა აკრავს, რომელიც კაპილარული ქსელით არის მდიდარი.

სინათლის მიკროსკოპში გულის კუნთოვანი ქსოვილის დამახასიათებელ მორფოლოგიურ ნიშანს მუქი ხაზები შეადგენს, რომლებიც კარდიომიოციტების კონებს განივად ეკვთს. ამ სტრუქტურას ჩართული დისკო ეწოდება და იგი რამოდენიმე ტიპის კავშირისაგან შექმნილ კომპლექსს წარმოადგენს (სურ. 10-18). ამ კომპლექსის მეშვეობით ორი მეზობელი კარდიომიოციტი ერთმანეთს უკავშირდება. კავშირი შეიძლება ხაზობრივი ან საფეხურებრივი იყოს. საფეხურებრივი კავშირი ორი - განივი და გასწვრივი - ნაწილებისაგან შედგება. განივი ნაწილი მართ კუთხეს ქმნის კუნთოვან ბოჭკოსთან, ხოლო გასწვრივი (ლატერალური) - ბოჭკოს სიგრძივი ღერძის პარალელურია (სურ. 10-19).

ელექტრონულ მიკროსკოპში ჩართული დისკოს შემადგენლობაში სამი განსხვავებული სტრუქტურა განირჩევა:

➤ შეწებების ფასცია - *Fasciae adherentis* - მემბრანული სტრუქტურაა, რომელსაც კუნთოვანი უჯრედის ტერმინალური სარკომერის აქტინის ფილამენტები უკავ-



სურ. 10-19. ჩართული დისკოს ელექტრონოგრაფია.

შირდება. ეს პემი-Z-ზოლებია. იგი კავშირის განიე ფრაგმენტში მდებარეობს.

➤ **დესმოსომა** – *Macula adherentes* – რომელიც ორ მეზობელ კუნთოვან უჯრედს ერთმანეთთან აკავშირებს და შეკუმშვის პროცესში მათ დაცვილებას უშლის ხელს. იგი ასევე კავშირის განიე ფრაგმენტშია მოთავსებული.

➤ **ნაპარალისებრი კავშირი** – *neqsus* – რომლის მეშვეობითაც მეზობელ უჯრედებს შორის იონთა გაცვლა-გამოცვლა ხდება. ნექსუსების არსებობის გამო გულის კუნთი, რომელიც ცალკეული უჯრედებისაგან შედგება, ფუნქციური სინციტიუმის მსგავსად მოქმედებს.

გულის კუნთოვან უჯრედებში კუმშვითი ცილების აგებულება ისეთივეა, როგორც ჩონჩხის კუნთში, თუმცა T-სისტემა და სარკოპლაზმური რეტიკულუმი მსგავსი მოწესრიგებული განლაგებით არ ხასიათდება. T-მილაკები პარკუჭების კუნთოვან ქსოვილში უფრო მრავალრიცხოვანია და განიერი, ვიდრე ჩონჩხის კუნთში. ამასთან, გულის კუნთში, T მილაკები, ძირითადად, Z ზოლების მიდამოშია განლაგებული, განსხვავებით ჩონჩხის კუნთისაგან, სადაც T ზოლები A-I დისკოების საზღვარზე მდებარეობს. სარკო-

პლაზმური რეტიკულუმი უფრო დაბალი განვითარებით ხასიათდება და მიოფიბრილებს შორის უწესრიგოდ არის განლაგებული (სურ.10-20). გულის კუნთისათვის ასევე არ არის დამახასიათებელი ტრიადების არსებობა, ვინაიდან T მილაკები, ძირითადად, სარკოპლაზმური ბადის ერთ ლატერალურ გაგანიერებას უკავშირდება. ამრიგად, გულის კუნთისათვის დამახასიათებელია **დიადების არსებობა**, რომლებიც



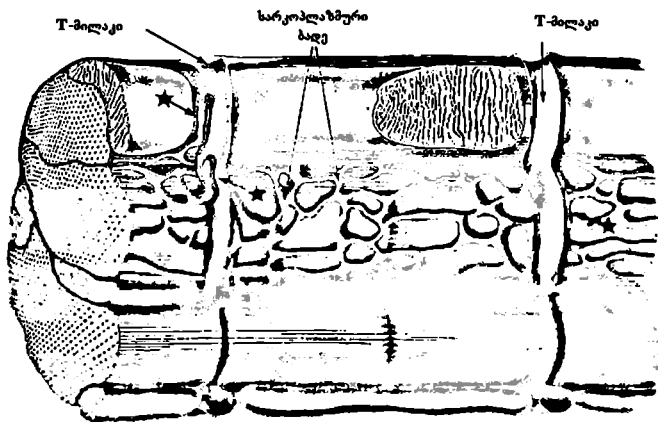
სურ.10-20. გულის კუნთოვანი უჯრედის სარკოპლაზმური ბადის სკანოგრაფია.

T მილაკისა და სარკოპლასმური ბადის ერთი ცისტერნისაგან შედგება (სურ. 10-21)

გულის კუნთოვანი უჯრედები ძალიან დიდი რაოდენობით მიტოქონდრიებს შეიცავს, რომლებსაც ციტოპლასმის მოცულობის დაახლოებით 40% უჭირავს. ისინი გულის კუნთში უწყვეტ აერობულ მეტაბოლიზმს უზრუნველყოფენ (ჩონჩხის კუნთში მიტოქონდრიებს ციტოპლასმის მხოლოდ 2% უჭირავს). ენერჯის ძირითად წყაროს გულის კუნთისათვის ცხიმოვანი მჟავები წარმოადგენს, რომლებიც აქ ლიპოპროტეინების სახით მოიტანება. ცხიმოვანი მჟავები გულის კუნთოვან უჯრედებში მრავლობით ცხიმოვან წვეთში ტრიგლიცერიდების სახით ინახება. ციტოპლასმაში მცირე რაოდენობით გლიკოგენია, რომელიც სტრესულ პირობებში გლუკოზად იშლება და ენერჯის წარმოსაქმნელად გამოიყენება. ბირთვის მახლობლად ლიპოფუსციინის (სიბერის პიგმენტის) გრანულების არსებობაა დამახასიათებელი.

მცირედი სტრუქტურული სხვაობა არსებობს წინაგულებისა და პარკუჭების კუნთოვან ქსოვილს შორის. ორგანიზაციის პრინ-

ციპი ძირითადად ერთნაირია, მაგრამ წინაგულებში T მილაკების რაოდენობა ბევრად უფრო მცირეა, ვიდრე პარკუჭებში. ამასთან ერთად, წინაგულებში, პარკუჭებთან შედარებით, კუნთოვანი უჯრედების ზომები უფრო ნაკლებია. გულის კუნთოვან უჯრედებში გოლჯის აპარატთან დაკავშირებული მემბრანული გრანულები გვხვდება. მათი დიამეტრი დაახლოებით 0,2-0,3 მკმ-ია. ეს გრანულები განსაკუთრებით მრავალრიცხოვანია მარჯვენა წინაგულში (დაახლოებით 600 ერთ უჯრედში), თუმცა მათი არსებობა მარცხენა წინაგულისა და პარკუჭებისთვისაც არის დამახასიათებელი. ეს გრანულები პორმონ ატრიული ნატრიურეტული ფაქტორის (აურიკულინი, ატრიოპეპტინი) წინამორბედს შეიცავს, რომელიც მაღალი მოლეკულური წონის ნივთიერებაა. ატრიოპეპტინი თირკმელზე მოქმედებს და ნატრიუმისა და წყლის გამოყოფას აძლიერებს. შესაბამისად, ეს პორმონი ადლოსტერონისა და ანტიდიურეზული პორმონის ანტაგონისტს (საწინააღმდეგო მოქმედების მქონე) წარმოადგენს, რომელთა ზემოქმედება თირკმელებში წყლისა და ნატრიუმის შეკავებას იწვევს.



სურ. 10-21. გულის კუნთოვანი უჯრედის T-სისტემისა და სარკოპლასმური ბადის ორგანიზაციის სქემატური გამოსახულება. ვარსკვლავით მითითებულია სარკოპლასმური ბადის ცისტერნის კონტაქტი T-მილაკთან.

კაშვირი კლინიკასთან

უჯრედშორის სივრცეში კალციუმის იონების ნაკლებობა 1 წთ-ის შემდეგ იწვევს კარდიომიოციტების შეკუმშვის შეწყვეტას. ჩონჩხის კუნთოვანი ბოჭკო ანალოგიურ პირობებში რამდენიმე საათის მანძილზე ინარჩუნებს შეკუმშვის უნარს.

გლუვი კუნთოვანი ძსოვილი

გლუვი კუნთოვანი ქსოვილი თითის-ტარისებური ფორმის უჯრედებისაგან შედგება, რომლებსაც განივზოლიანობა არ ახასიათებს. თითოეული მათგანი ბაზალურ ფირფიტასა და რეტეკულური ბოჭკოების ბადეშია გახვეული. მათი მეშვეობით თითოეული კუნთოვანი ბოჭკოს მიერ წარმოქმნილი კუმშვითი ძალა შეთანხმებულ მოქმედებად ტრანსფორმირდება.

გლუვი კუნთოვანი უჯრედების ზომები ფართოდ მერყეობს. წერილ სისხლძარღვებში მათი სიგრძე 20მკმ-ია, ორსულ საშვილოსნოში კი – შესაძლოა 500 მკმ-ს მიაღწიოს. თითოეულ უჯრედს ერთი ბირთვი აქვს, რომელიც უჯრედის ცენტრალურ, ყველაზე განიერ ნაწილში მდებარეობს. გლუვი კუნთოვანი უჯრედები ძალიან მჭიდროდ არის განლაგებული (სურ. 10-22). ერთი უჯრედის წერილი ნაწილი მეორე უჯრედის, შუა, მსხვილ ნაწილს ეხება. ასეთი განლაგების გამო განიკვეთზე კუნთოვანი უჯრედების ზომები ძალიან განსხვავებულია. შეკუმშვის დროს კუნთოვანი უჯრედები იგრძობა და ფორმას იცვლის. ასევე იცვლის ფორმას ბირთვიც, რომელსაც მრავლობითი ინვაგინაცია უწოდება და ფორმით კორპსაძრობს მოგვაგონებს. ბირთვის ირგვლივ მიტოქონდრიები, მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადის ცისტერნები, გოლჯის აპარატი მათაყენებული. უჯრედის

ელაპირთან საკმაოდ მრავალრიცხოვანი პონოციტოზური ბუშტუკების ნახვაა შესაძლებელი. გლუვი ენდოპლაზმური ბადე რუდომენტის სახით არის. გლუვი კუნთოვანი ქსოვილისათვის T სისტემების არსებობა დამახასიათებელი არ არის.

შეკუმშვის პროცესის სპეციფიკა გლუვი კუნთოვანი ქსოვილში აქტინისა და მიოზინის სტრუქტურულ თავისებურებასთან არის დაკავშირებული. ჩონჩხის კუნთისაგან განსხვავებით, მათთვის მოწესრიგებული განლაგება არ არის დამახასიათებელი. ისინი სარკომერებს არ ქმნიან, რის გამოც გლუვი კუნთის განივი დახაზულობა არ ახასიათებს. გლუვი კუნთოვანი უჯრედში არსებობს ფილამენტების ფაშარი კონები, რომლებიც ერთმანეთს ირიბად კეფის და უჯრედის შიგნით ბადისებურ სტრუქტურას ქმნის. ეს კონე



სურ. 10-22. შარდის ბუშტის გლუვი კუნთოვანი ქსოვილის მიკროფოტოსურათი. გლუვი კუნთოვანი უჯრედები სიგრძივ ტრილშია.

ბი თხელი და სქელი ფილამენტებისაგან შედგება. ფილამენტების ერთი ბოლო უკავშირდება ციტოზოლის მეორე სხეულაკებს, რომლებიც განივზოლიანი კუნთოვანი მიოფიბრილას Z ზოლის ანალოგიურია. ფილამენტების მეორე ბოლო, უმეტეს შემთხვევაში, ციტოლემის შიგნითა ზედაპირზე მდებარე "მეორე ხალს" უკავშირდება. მეორეი ხალი Z ზოლის მსგავსად α -აქტინის შეიცავს. დამატებით აქ გამოვლენილია ვინკულინი, რომელიც ერთის მხრივ α -აქტინის, ხოლო მეორეს მხრივ ციტოლემის ინტეგრალურ ცილას ძალიან მჭიდროდ უკავშირდება. ამ გზით ვინკულინი აქტინის ფილამენტების ალაზმალემასთან მჭიდროდ კავშირს უზრუნველყოფს.

გლუვი კუნთოვანი უჯრედის თხელი ფილამენტები აქტინითა და ტროპომიოზინით, სქელი ფილამენტები კი - მიოზინით იქმნება. მორფოლოგიური და ბიოქიმიური გამოკვლევები ადასტურებს, რომ შეკუმშვის მექანიზმი გლუვ კუნთოვან ქსოვილში, განივზოლიანის მსგავსია. შეკუმშვის დაწყება კალციუმის იონების რაოდენობის მატებასთან არის დაკავშირებული. თუმცა, გლუვ კუნთოვან უჯრედში მიოზინი აქტინთან მხოლოდ მაშინ ურთიერთქმედებს, როდესაც მისი მსუბუქი ჯაჭვის ფოსფორილირება მოხდება. მეორე მიზეზი, რაც სხვადასხვა კუნთოვანი ქსოვილების შეკუმშვის მექანიზმების განსხვავებას განაპირობებს, გლუვ კუნთოვან ქსოვილში ტროპონინის არარსებობაა. კალციუმში აქ კალმოდულინი უკავშირდება. Ca^{2+} -კალმოდულინის კომპლექსი ააქტივებს მსუბუქი ჯაჭვის კინაზას, რომელიც მიოზინის ფოსფორილირებას უზრუნველყოფს. გლუვი კუნთის შეკუმშვა, თავის მხრივ, პორმონების მოქმედებით შეიძლება განხორციელდეს, რომლებიც ციკლური ამფ-ს საშუალებით ააქტივებს მსუბუქი ჯაჭვის კინა-

ზას. მიოზინი ფოსფორს უკავშირდება და შეკუმშვა ხორციელდება. ცამფ-ის რაოდენობის შემცირებას საპირისპირო ეფექტი აქვს, რაც კუნთის კუმშვით უნარიანობას აქვეითებს.

ამის მაგალითად სასქესო პორმონებით საშეილოსნოს კუნთოვანი გარსის შეკუმშვის რეგულაცია გამოდგება. ესტროგენები ცამფ-ს დონეს ზრდის და, შესაბამისად, კუნთოვანი გარსის შეკუმშვას ააქტივებს, პროგესტერონი კი ცამფ-ის დონეს ამცირებს და, შესაბამისად, საპირისპირო ეფექტით ხასიათდება.

აღნიშნული იყო, რომ გლუვი კუნთოვანი ქსოვილი ნელი და ხანგრძლივი კუმშვითი აქტივობით ხასიათდება. ამ თავისებურებას გლუვი კუნთის რამოდენიმე თვისება განაპირობებს. პირველი მიზეზი აქტინ-მიოზინის უფრო ფაშარი და მოუწყვსრიგებელი განლაგებაა. ამასთანავე, Ca^{2+} -ის კონცენტრაციის ცვლილება გლუვ კუნთში ბევრად უფრო ნელა ხდება, ვიდრე განივზოლიან კუნთოვან ქსოვილში. დაბოლოს, მართალია გლუვი კუნთოვანი უჯრედები ტროპომიოზინს შეიცავს, მაგრამ ისინი არ შეიცავს ტროპონინს, ასე რომ ტროპონინ-ტროპომიოზინის სწრაფი „ჩართვა-გამორთვი“ მექანიზმი, ჩონჩხის კუნთისაგან განსხვავებით, გლუვ კუნთში არ მოქმედებს.

ტროპონინ-ტროპომიოზინის კომპლექსის მაგიერობას გლუვკუნთოვან ქსოვილში ცილა კალდესმონი ასრულებს. კალდესმონი 150000 მოლეკულური წონისა და 756მ სიგრძის მოლეკულაა. Ca^{2+} -ის დაბალი კონცენტრაციის პირობებში კალდესმონი აქტინთან და ტროპომიოზინთან კომპლექსს ქმნის და მიოზინის აქტინთან დაკავშირებისა და, შესაბამისად, შეკუმშვის შესაძლებლობას მნიშვნელოვნად ამცირებს. Ca^{2+} -ის კონცენტრაციის მატების შემდეგ კალდესმონი Ca^{2+} - კალ-

მოდულინის კომპლექსს უკავშირდება. აქტივთან კალდესმონის დაკავშირებაზე ამ უკანასკნელის ფოსფორილირება ახდენს გავლენას, რაც, თავის მხრივ, კინაზების მეშვეობით ხორციელდება. ფოსფორილების შემდეგ, კალდესმონი აქტინს ძნელად უკავშირდება და აქტინ-მიოზინის კავშირის ჩამოყალიბებას ხელს ვეღარ უშლის.

გლუე კუნთოვან უჯრედებში შუალედური ფილამენტების ძალიან კარგად ორგანიზებული სისტემა არსებობს. მათი ძირითადი შემადგენელი ცილა *დესმინია*. სისხლძარღვების კუნთოვან ქსოვილში დამატებით *ვიმენტინია* აღმოჩენილი.

ცალკეული გლუეი კუნთოვანი ბოჭკოს ინერვაციის ხარისხი კუნთის ზომასა და ფუნქციაზეა დამოკიდებული. გლუეი კუნთოვანი ქსოვილი ავტონომიური ნერვული სისტემის ორივე, სიმპათიკური და პარასიმპათიკური, ნაწილით ინერვირდება. ჩონჩხის კუნთისათვის დამახასიათებელი მოტორული ბალთები აქ არ არის. უმეტეს შემთხვევაში, ავტონომიური ნერვების აქსონები ენდომიზიუმის შემაერთებული ქსოვილის მრავლობით გაგანიერებებში ბოლოვდება.

გლუეი კუნთოვანი ქსოვილი შინაგან ორგანოებში გარსების სახით არსებობს. ამ გარსებში კუნთოვანი უჯრედები ერთმანეთთან მრავლობით ნექსუსებს ქმნის და ფუნქციური სინციტიუმის მსგავსად მოქმედებს. ასეთ კუნთებს *ვისცერულ გლუე კუნთებს* უწოდებენ. მისგან განსხვავებით არსებობს მრავალერთეულიანი გლუეი კუნთოვანი ქსოვილი, რომელიც ძალიან კარგი ინერვაციით ხასიათდება და ისეთივე ნატიფი შეკუმშვის შესრულება შეუძლია, როგორც მაგალითად, თვალის ფერადი გარსის კუნთს.

გლუეი კუნთოვანი ქსოვილი როგორც ადრენერგულ, ისე ქოლინერგულ დაბოლოებებს ღებულობს, რომლებსაც ანტაგონისტური მოქ-

მედება აქვთ. ზოგიერთ ორგანოში ქოლინერგული დაბოლოება ააქტივებს, ხოლო ადრენერგული დაბოლოება თრგუნავს კუმშვით აქტივობას. სხვა შემთხვევაში, შესაძლოა საპირისპირო რეგულაცია განხორციელდეს.

კუნთოვანი ძსოვილის რეგენერაცია

დაზიანების შემთხვევაში კუნთოვანი ქსოვილის სხვადასხვა ტიპები მოზრდილ ორგანიზმში რეგენერაციის სხვადასხვა ხარისხით ხასიათდება.

გულის კუნთოვან ქსოვილს, ყრმობის ასაკის შემდეგ, რეგენერაციის უნარი საერთოდ არ გააჩნია. დაზიანების შედეგად წარმოქმნილი დეფექტი (მაგ. გულის კუნთის ინფარქტის შემთხვევაში), ძირითადად, შემაერთებელი ქსოვილით ჩანაცვლდება, რის შედეგადაც მიოკარდიუმში ნაწიბურები წარმოიქმნება.

ჩონჩხის კუნთოვან ბოჭკოს გამრავლების უნარი არა აქვს, რის გამოც ქსოვილი შეზღუდული რეგენერაციის უნარით ხასიათდება. როგორც ვარაუდობენ, რეგენერაციის წყაროს *სატელიტური (თანამგ ზავრი) უჯრედები* წარმოადგენს, რომლებიც ერთბირთვიანი, თითსტარისებრი ფორმის უჯრედებია. სატელიტური უჯრედების არცთუ მრავალრიცხოვანი პოპულაცია კუნთოვანი ბოჭკოს ირგვლივ არსებული ბაზალური ფირფიტის შიგნით მდებარეობს. მათი დანახვა მხოლოდ ელექტრონული მიკროსკოპით არის შესაძლებელი. ვარაუდობენ, რომ სატელიტური უჯრედები მიობლასტებია, რომლებიც კუნთის დიფერენციაციის შემდეგ გარკვეული რაოდენობით რჩება. დაზიანების ან შე-

საბამისი სტიმულაციის შედეგად, ჩვეულებრივ „მთელემარე“ სატელიტური უჯრედები აქტიურდება, მრავლდება და ახალ კუნთოვან ბოჭკოებს წარმოქმნიან. ანალოგიური აქტიუობა შეიმჩნევა კუნთის პიკერტოფიის დროს, როდესაც სატელიტური უჯრედები მრავლდება, ერწყმის კუნთოვან ბოჭკოს და ზრდის მის მოცულობას. უნდა აღინიშნოს, რომ კუნთის მასიური ტრავმის ან დეგენერაციის შემთხვევაში კუნთის რეგენერაციული შესაძლებლობები შეზღუდულია.

გლუვი კუნთოვანი ქსოვილი აქტიური რეგენერაციის უნარით ხასიათდება. დაზიანების შემდეგ გადარჩენილი კუნთოვანი უჯრედები და სისხლძარღვების პერიციტები (იხ. თავი 11) ინტენსიურად მრავლდება და დაზიანებულ კუნთოვან ქსოვილს აღადგენს.

კუნთოვანი ბოჭკოს დიამეტრის ცვალებადობა კუნთის სპეციფიურობით, ასაკით, სქესით, კვების თავისებურებითა და ფიზიკური განვითარებით არის განსაზღვრული. ცნო-

ბილია, რომ ფიზიკური ვარჯიში კუნთოვანი ქსოვილის ზომაში მატებასა და ცხიმოვანი მარაგის შემცირებას იწვევს. ამ დროს ახალი მიოფიბრილების წარმოქმნა და ინდივიდუალური კუნთოვანი ბოჭკოს დიამეტრის ზრდა ხდება. პროცესს, რომლის დროსაც სტრუქტურის (ამ შემთხვევაში კუნთის) ზომაში მატება მისი მოცულობის ზრდით არის განპირობებული პიკერტოფია (ბერძნ. *hyper*, ზემოთ + *trophe*, კვება) ეწოდება; უჯრედების რაოდენობის ზრდის ხარჯზე ქსოვილის ზომაში მატებას პიკერპლაზია (*hyper* + ბერძნ. *plasis*,) ეწოდება. ჩონჩხისა და გულის კუნთის პიკერპლაზია, როგორც წესი, არ ხდება. გლუვი კუნთის პიკერპლაზია ახასიათებს, ეინაიდან მის უჯრედებს მიტოზური გამრავლების უნარი დაკარგული არა აქვს. პიკერპლაზია განსაკუთრებით გამოხატულია საშეილოსნოში, სადაც ორსულობის დროს ერთდროულად კუნთოვანი გარსის პიკერპლაზიაც ხდება და პიკერტოფიაც.

ნერპული ქსოვილი

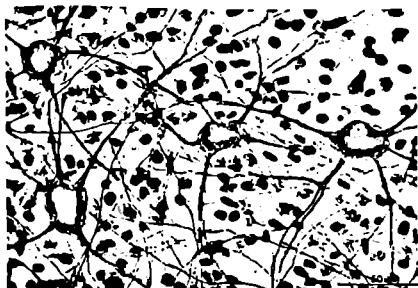
ადამიანის ორგანიზმში ნერეული სისტემა ყველაზე რთული ორგანიზაციით ხასიათდება. იგი დაახლოებით 100 მილიონი ნერეული უჯრედისაგან – *ნეირონისაგან* – შედგება. ნეირონების დამხმარე უჯრედები – გლიური უჯრედები – თავისი რაოდენობით ბევრად აღემატება ნერეულ უჯრედებს. თითოეული ნერეული უჯრედი სხვა ნეირონებთან სულ მცირე 1000-მდე კავშირს ამყარებს, რაც უჯრედშორისი ურთიერთობების ძალიან რთული სისტემის ჩამოყალიბებას განაპირობებს. ამ კავშირების მეშვეობით, ინფორმაციის მიღების, ანალიზის, იდენტიფიკაციისა და ინტეგრაციის გზით ნერეული სისტემა ორგანიზმის შიგა გარემოს მთლიანობას უზრუნველყოფს და გარემოში მის ქცევას განსაზღვრავს.

ნერეული ქსოვილი ორი ტიპის უჯრედებისაგან – *ნეირონებისა და გლიოციტებისაგან* შედგება.

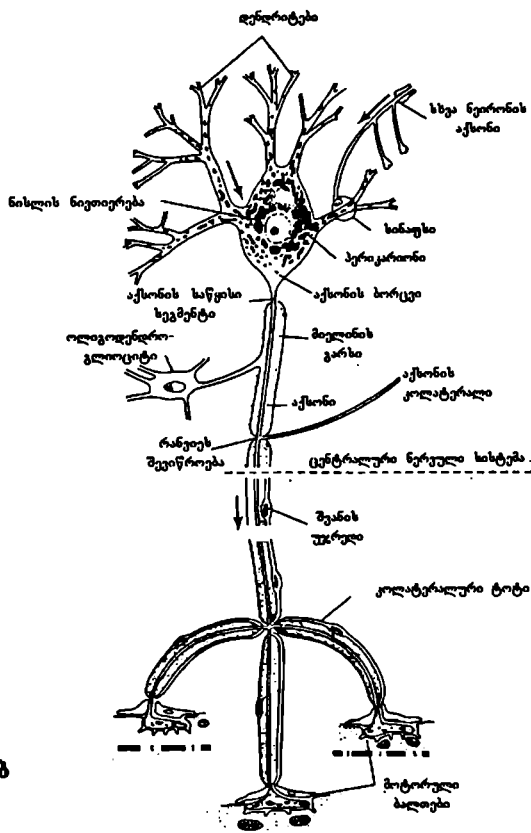
გარემო პირობების ცვლილებებს ნეირონები საკუთარი მემბრანის ბიოპოტენციალების ცვლილებით პასუხობს. ბიოპოტენციალების წარმოქმნის უნარის მქონე უჯრედები აგზნებადი უჯრედების სახელით არის ცნობილი. მათ ნერეული, კუნთოვანი და ზოგიერთი ჯირკვლოვანი უჯრედი მიეკუთვნება. სხვადასხვა გაღიზიანების პასუხად ნერეული უჯრედების პლაზმური მემბრანის ელექტრული პოტენციალი იცვლება. ელექტრული პოტენციალის ცვალებადობა ნეირონის პლაზმური მემბრანის გასწვრივ ვრცელდება, რასაც *მოქმედების პოტენციალი* ან *ნერეული იმპულსი* ეწოდება. ნერეული იმპულსის მეშვეობით ინფორმაცია ერთი ნეირონიდან სხვა ნეირონებს, კუნთებს ან ჯირკვლებს გადაეცემა.

ნეირონი – ნერეული უჯრედი – ინფორმაციის მიღების, გატარებისა და გადაცემის უნარით ხასიათდება. გარკვეული სტრუქტურულ-ფუნქციური თავისებურებების არსებობის მიუხედავად, ყველა სახის ნეირონის შემადგენლობაში ოთხი ძირითადი ნაწილი – *სხეული, დენდრიტები, აქსონი* და *აქსონის დაბოლოება* განირჩევა (სურ. 11-1). ნერეული უჯრედის სხეული – *პერიკარიონი* ნეირონის ის ნაწილია, რომელიც ბირთვს და მის გარშემო მდებარე ციტოპლასმას მოიცავს. უპირველეს ყოვლისა, ეს ნეირონის ტროფიკული ცენტრია. ნეირონის ცილები და ფოსფორიპიდები, რომლებიც მემბრანებისა და სხვა უჯრედული სტრუქტურების განახლებისთვის არის საჭირო, პერიკარიონში სინთეზდება. თუმცა, ცილების სინთეზი უმნიშვნელო რაოდენობით დენდრიტებშიც მიმდინარეობს. პერიკარიონში სინთეზირებული ცილები მიკრომილაკების მეშვეობით აქსონში გადაიტანება. პერიკარიონი სტიმულის მიღების უნართავე ხასიათდება. უმეტეს შემთხვევაში ნერეულ უჯრედთა პერიკარიონზე დიდი რაოდენობით ნერეული დაბოლოებები ბოლოვდება. ნეირონებისა და მათი მორჩების ზომა და ფორმა მნიშვნელოვნად მერყეობს. პერიკარიონი შეიძლება სფერული, ოვალური ან კუთხოვანი ფორმის იყოს. ზოგიერთი უჯრედის პერიკარიონი განიერია. მისი დიამეტრი 150 მკმ-ს აღწევს. სხვა შემთხვევაში პერიკარიონები ძალიან მცირე ზომისაა. მაგ. ნათხემის მარცვლოვანი შრის უჯრედების სხეულების დიამეტრი 4-5 მკმ-ია.

უმეტეს შემთხვევაში პერიკარიონი ერთ დიდი ზომის, სფერული ფორმის, ექვრომატულ ბირთვს შეიცავს. სიმპათიკურ და პარასიმპათიკურ განვლებში ორბირთვიანი



ა



სურ. 11-1. ა. ვირთაგვას ნათხემის ღრმა ბირთვების მულტიპოლარული ნეირონები.
ბ. ტიპური ნეირონის აგებულების სქემა.

ნერეული უჯრედებიც გვხვდება. ბირთვები ყოველთვის კარგად არის გამოხატული. ბირთვის ეუქრომატულობა და დიდი ბირთვების არსებობა ნეირონის მაღალი სინთეზური აქტიუობის მანივენებელია.

ბირთვის ირგვლივ მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადის კარგად განვითარებული პარალელური ცისტერნები და მრავლობითი პოლისომა მდებარეობს. მათი არსებობა ნეირონის მაღალი სინთეზური აქტიუობის დამადასტურებელი კიდევ ერთი მორფოლოგიური ნიშანია. სინათლის მიკროსკოპში რიბოსომებისა და მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადის ასეთი სიუხვე, შესაბამისი შედგენისას, დიდი რაოდენობით ბაზოფილური მარცვლების შემცველი არეების სახით ვლინდება, რასაც *ნისლის ბაზოფილური* ნივთიერება ეწოდება (სურ. 11-2). ნისლის ნივთიერების რაოდენობა და ზომები ნეირონის ტიპსა და ფუნქციურ სტატუსზეა დამოკიდებული. ნისლის ნივთიერება განსაკუთრებით დიდი რაოდენობით მოტორულ ნეირონებში გვხვდება.

გოლჯის აპარატი დიდი რაოდენობით პარალელურად განლაგებული ცისტერნებისაგან შედგება. მიტოქონდრიები პერიკარიონის ყველა უბანშია გაფანტული. აღსანიშნავია, რომ გოლჯის აპარატი და ლიზოსომები მხოლოდ პერიკარიონში მდებარეობს. ნერეული უჯრედის სხეული დიდი რაოდენობით ნეიროფილამენტებს (10ნმ დიამეტრის შუალედური ფილამენტები) შეიცავს. გარკვეული ფიქსატორების მოქმედების შედეგად ისინი ერთიანდებიან კონებად, რომლებსაც ნეიროფიბრილები ეწოდება. ევრცხლით იმპრეგნაციის შემდეგ ისინი სინათლის მიკროსკოპში კარგად განიჩქევა. ნეირონები მიკრომილაკებსაც შეიცავს. ნეიროფიბრილები და მიკრომილაკები პერიკარიონში ბადისებრი განლაგებით ხასიათდება. იშვიათად, ნეირონებში შესაძლებე-

ლია პიგმენტების, ძირითადად, ლიპოფუსცინის ნახეა, რაც ნარჩენი სხეულაქების გროვად და უჯრედის დაბერების მანივენებელია.

დენდრიტიპი და აქსონები

დენდრიტი (ბერძნ. *dendron* – ხე) მოკლე და დატოტილი მორჩია. უჯრედთა უმეტესობას მრავალი დენდრიტი აქვს, რაც მნიშვნელოვნად ზრდის მათი რეცეფციის უნარს. დენდრიტების დატოტილი ფორმა შესაძლებელს ხდის აქსონების ტერმინალების დიდ რაოდენობასთან ურთიერთობას. ასე მაგალითად, დადგენილია, რომ ნათხემის განვლიური შრის პურკინიუს უჯრედების დენდრიტები 200000 აქსონურ დაბოლოებასთან ქმნიან სინაფსურ კავშირს. სხვა ნეირონებში ეს რიცხვი შესაძლოა უფრო დიდიც იყოს. დენდრიტების დიამეტრი დატოტიანებასთან ერთად პროგრესულად მცირდება. დენდრიტების ციტოპლაზმაში მიტოქონდრიები, მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადის არხები და პოლისომები გვხვდება. პერიკარიონის ციტოპლაზმისაგან განსხვავებით, დენდრიტები გოლჯის აპარატის ცისტერნებსა და ლიზოსომებს არ შეიცავენ. მიკრომილაკები და ნეიროფილამენტ-



სურ. 11-2. ნისლის ნივთიერების ელექტრონოგრაფია. ნისლის ბაზოფილური ნივთიერება მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადის პარალელურად განლაგებული მრავალი ცისტერნისაგან შედგება. ფიქსირებული რიბოსომების გარდა, ცისტერნებს შორის თავისუფალი პოლირიბოსომების მრავლობითი გროვებია.

ბი დიდი რაოდენობით არის და პარალელური განლაგებით ხასიათდება.

აქსონი (axis – ღერძი) ცილინდრული ფორმის მორჩია. ყველა ნერვულ უჯრედს მხოლოდ ერთი აქსონი აქვს, რომლის დიამეტრი სხვადასხვა ნეირონში 1 მკმ-დან 1 მმ-მდე მერყეობს. იშვიათია, როდესაც ნეირონს აქსონი არა აქვს. ზოგიერთ ნეირონს, მართალია, მოკლე აქსონი აქვს, მაგრამ ზოგადად იგი გრძელი მორჩია. მაგალითად, ზურგის ტვინის მოტორული ნეირონების (რომლებიც ფეხის კუნთებს აინერვენ) აქსონის სიგრძე შესაძლოა 100 სმ-მდე იყოს. პერიკარიონიდან აქსონის გამოსვლის ადგილი მოკლე პირამიდის ფორმის უბანია, რომელსაც **აქსონის ბორცვს** (შემადლებას) უწოდებენ. აქსონის მყარავე პლაზმურ მემბრანას **აქსოლემბა**, ხოლო მის შიგთავსს **აქსოპლაზმა** ეწოდება. ნეირონებში, სადაც აქსონი მიეღინის გარსით არის დაფარული, აქსონის ბორცვსა და მიეღინის გარსს შორის არის მცირე ზომის მონაკვეთი, რომელსაც **საწყისი სეგმენტი** ეწოდება. ეს ის უბანია, სადაც ნეირონთან მოსული სხვადასხვა სახის იმპულსი იკრიბება და შესაბამისი პასუხი ყალიბდება. საწყისი სეგმენტის მემბრანაში მდებარეობს იონური არხები, რომელთაც ელექტრული პოტენციალის ცვლილებისათვის ძალიან დიდი მნიშვნელობა აქვთ. დენდრიტებისაგან განსხვავებით, აქსონს მუდმივი დიამეტრი აქვს და არ იტოტება. იშვიათად, აქსონის პერიკარიონიდან გამოსვლის ადგილის მახლობლად აქსონს გამოეყოფა პატარა ტოტი, რომელიც ნეირონის სხეულის არეში ბრუნდება. ასეთ ტოტებს **კოლატერალური ტოტები** ეწოდება. აქსონის ციტოპლაზმაში მიტოქონდრიები, და გლუვი ენდოპლაზმური ბადის ერთეული ცისტერნები მდებარეობს. რიბოსომებსა და მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადის ცისტერნებს აქსონი არ შეიცავს. მიკრომილაკუ-

ბი და ნეიროფილამენტები დიდი რაოდენობით არის. მათ პარალელური განლაგება ახასიათებთ.

აქსონის გასწვრივ სხვადასხვა მოლეკულების ტრანსპორტი ორივე მიმართულებით მიმდინარეობს. არჩევნ აქსონური ტრანსპორტის შემდეგ სახეებს:

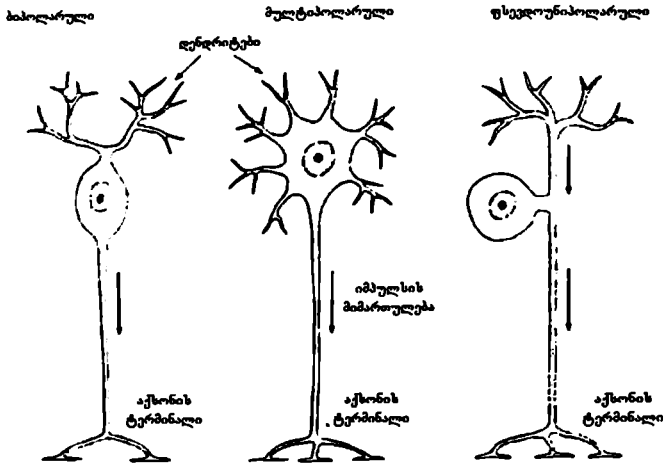
➤ **ანტეროგრადული ტრანსპორტი** – პერიკარიონში წარმოქმნილი მაკრომოლეკულები და ორგანოლები აქსონის დაბოლოების მიმართულებით მუდმივად მოძრაობენ. სხვადასხვა სტრუქტურების გადატანა სხვადასხვა სიჩქარით ხდება: დაბალი სიჩქარით (რამდენიმე მილიმეტრი დღეში) ცილები და მიკროფილამენტები მოძრაობს, საშუალო სიჩქარით – მიტოქონდრიები და ბოლოს, ძალიან სწრაფად (400 მმ დღეში) – მედიატორების შემცველი ბუშტუკები, რომლებიც აქსონის ტერმინალური ნაწილიდან იმპულსის გადაცემისათვის არის აუცილებელი. ანტეროგრადული ტრანსპორტი მიკრომილაკების გასწვრივ ცილა კინეზინის მეშვეობით ხორციელდება.

➤ **რეტროგრადული ტრანსპორტი** აღმაველი გადაადგილებაა. ამ შემთხვევაში სტრუქტურების (მიტოქონდრიები, რეცირკულაციური მემბრანები) გადატანა პერიკარიონის მიმართულებით ხორციელდება. ტრანსპორტი საკმაოდ სწრაფია (300 მმ დღეში). ამ გადაადგილებას მიკრომილაკების სისტემა ცილა დინეინის მეშვეობით ახორციელებს.

ამჟმობი კლინიკასთან

გარკვეული ვირუსები (მაგ. კერპსის ან ცოფის) რეტროგრადულ ტრანსპორტს იყენებს ნერვულ სისტემაში გაურცკლებისათვის. ამავე გზით ხდება მთელი რიგი ტოქსინების (მაგ. ტეტანუსის) გადატანა პერიფერიიდან ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში.

მორჩების ზომა და ფორმა სხვადასხვა ნეირონში მნიშვნელოვნად მერყეობს. მორჩების რაოდენობისა და ფორმის მიხედვით ნერვული უჯრედები **უნიაპოლარულ**,



სურ. 11-3. ნეირონების ძირითადი მორფოლოგიური ტიპები.

ფსევდოუნიპოლარულ, ბიპოლარულ და მულტიპოლარულ ნეირონებად იყოფა (სურ. 11-3). უნიპოლარულ ნეირონს მხოლოდ ერთი მორჩი აქვთ. ეს მორჩი აქსონია. ასეთი უჯრედები მხოლოდ ემბრიონულ პერიოდში გვხვდება. ბიპოლარულ ნეირონს ორი მორჩი აქვს, მათგან ერთი აქსონია და ერთი დენდრიტი. ფსევდოუნიპოლარული ნეირონი (ცრუერთმორჩიანი ნეირონი) განსაკუთრებული ტიპის ორმორჩიანი ნეირონი. მისი სხეულიდან ერთი მორჩი გამოდის, რომელიც პერიკარიონიდან ოდნავ მოშორებით T-ს მაგვარად ორ - მგრძობიარე და მამოძრავებელ მორჩად იყოფა. დენდრიტი პერიფერიისაკენ მიემართება, აქსონი კი - ცენტრალური ნერვული სისტემისაკენ. ფსევდოუნიპოლარული ნეირონის დენდრიტი აქსონის მაგვარი, სწორი და გრძელი მორჩია. სხვა დენდრიტებისაგან განსხვავებით მას დატოტიანება არ ახასიათებს. ფსევდოუნიპოლარულ ნეირონში ნერვული

სტიმული სხეულის გავლის გარეშე დენდრიტიდან პირდაპირ აქსონში გადადის. პერიკარიონი იმპულსის გატარებაში არ მონაწილეობს, მაგრამ მთელი რიგი ნივთიერებებისა და მათ შორის, ნეირომედიატორების სინთეზს უზრუნველყოფს. მულტიპოლარულ ნეირონებს ორზე მეტი მორჩი აქვს, მათგან ერთი აქსონია, ხოლო დანარჩენი დენდრიტები. ადამიანის ორგანიზმში ნერვული უჯრედების უმეტესობა მულტიპოლარულია. ბიპოლარული ნეირონები კოხლეარულ და ექსტრემულურ განგლიებში, ბადურასა და ყნოსვის ორგანოში გვხვდება. ფსევდოუნიპოლარული ნეირონები ზურგის ტეინისა და თავის ტეინის უმეტესი განგლიების შემადგენლობაში შედის.

ორგანიზმში ნერვული უჯრედები ერთმანეთს უკავშირდება და ქმნის ელექტრული წრედის მსგავს სტრუქტურებს, რომლებსაც რეფლექსურ რკალებს უწოდებენ. ასეთი წრედების არსებობა ორგანიზმს გაღიზიანების

საპასუხოდ კოორდინირებული პასუხის ჩამოყალიბების საშუალებას აძლევს.

რეფლექსური რკალების მეშვეობით ინფორმაცია პერიფერიიდან ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში და პირუქუ მიემართება. რეფლექსური რკალის პირველი უჯრედი მგრძნობიარე (სენსორული), ბოლო კი – მამოძრავებელი (მოტორული) ნეირონია. მათ შორის, უმეტეს შემთხვევაში, მრავალი ჩართული (ასოციაციური) ნეირონია.

მოტორული ნეირონები მულტიპოლარული ნეირონებია. მათი პერიკარიონი ყოველთვის დიდი ზომისაა და კარგად განვითარებულ ნისლის ნივთიერებას შეიცავს. პერიკარიონიდან დიდი ზომის აქსონი და ბევრი დენდრიტი გამოდის. არჩევენ ორი ტიპის – სომატურ და ავტონომიურ მოტორულ ნეირონებს. **სომატური მოტორული ნეირონების** სხეულები ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში მდებარეობს. ეს უჯრედები ჩონჩხის კუნთების შეკუმშვას არეგულირებს. **ავტონომიური მოტორული ნეირონები** ჯირკვლების, გულის კუნთისა და შინაგანი ორგანოების გლუვიკუნთოვანი გარსების ფუნქციურ აქტივობას არეგულირებს.

მგრძნობიარე ნეირონები უმეტეს შემთხვევაში ფსევდოუნიპოლარული ნეირონებია. მათი პერიკარიონი დიდი ზომისაა და მრგვალი ფორმა აქვს.

ჩართული ნეირონების დიდი ნაწილი ბიპოლარულია. ისინი მცირე ზომის მოკლე მორჩებიანი უჯრედებია. უმეტეს შემთხვევაში მათი მორჩები თანაბარი სიგრძისაა.

სინაფსური კავშირები

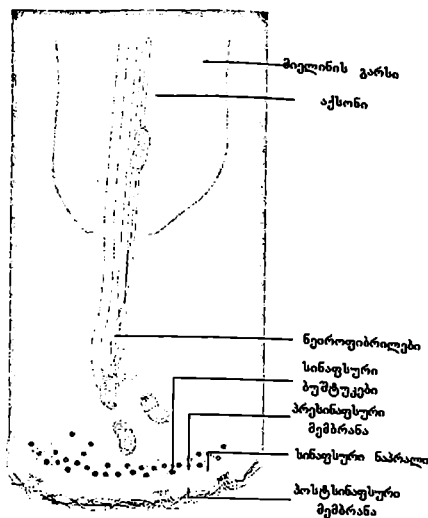
ნეირონებს შორის ინფორმაციის გავრცელებას აკონტროლებს პლაზმური მემბრანის გასწვრივ არსებული ელექტრონული (იონური) გრადიენტი, რომელიც უჯრედის შიგ-

ნით და გარეთ იონთა განსხვავებული კონცენტრაციის არსებობის შედეგია. ნეირონებში ელექტრული გრადიენტი საკმაოდ მაღალია. კერძოდ, მოსვენებულ მდგომარეობაში აქსონის უარყოფითი მემბრანული პოტენციალი -70 mV-ს ტოლია. ნერვული იმპულსის გარეგნობა ნეირონის მემბრანის დეპოლარიზაციასთან არის დაკავშირებული. დეპოლარიზაციის ტალღა აქსონის გასწვრივ საშუალოდ 100 მ/წმ სიჩქარით ვრცელდება. მემბრანის გასწვრივ არსებული ელექტრული გრადიენტის მუდმივობის შენარჩუნებას აკონტროლებს იონური ტუმბოები, რომლებიც ნეირონის მემბრანაში დიდი რაოდენობით არის გაფანტული. ელექტროქიმიური გრადიენტის ცვლილებას კი განაპირობებს იონური არხები, რომლებიც სპეციფიური სიგნალის საპასუხოდ იღება ან იხურება. არჩევენ ლიგანდ-დამოკიდებულ არხებს და ძაბუა-დამოკიდებულ არხებს. ლიგანდ-დამოკიდებული არხები ძირითადად სინაფსებში მდებარეობს. ძაბუა-დამოკიდებული არხები ნეირონის მემბრანის ყველა უბანში დიდი რაოდენობით არის. ამ არხების გახსნას იონების (Na^+ , K^+) კონცენტრაციისა და, შესაბამისად, მემბრანული პოტენციალის მნიშვნელოვანი ცვლილება ახლავს თან. ასე წარმოიქმნება მოქმედების პოტენციალი. მოქმედების პოტენციალის წარმოქმნა აქსონის მემბრანაში ჯაჭურ რეაქციას იწვევს. აქსონის მემბრანაში განლაგებული იონური არხების ჭიშკრები თანმიმდევრულად იხსნება და მოქმედების პოტენციალი აქსონის ტერმინალური ნაწილის მიმართულებით ვრცელდება.

ნეირონები ერთმანეთს უკავშირდებიან სპეციალური კავშირებით, რომლებსაც **სინაფსები** (ბერძნ. *synapsis*, კავშირი) ეწოდება (სურ. 11-4). სინაფსები ნერვული იმპულსის

ერთი მიმართულებით გაერცვლებას უზრუნველყოფს. სინაფსის მიდამოში აქსონის დაბოლოება გაგანიერებულია და ქმნის ტერმინალურ ფოლაქს, რომელიც სამიზნე უჯრედთან ძალიან ახლოს მდებარეობს. აქსონის დაბოლოებას *პრესინაფსური მემბრანა*, ხოლო სამიზნე უჯრედის მემბრანას, რომელიც სინაფსის შექმნაში მონაწილეობს *პოსტ-სინაფსური მემბრანა* ეწოდება. მათ შორის ძალიან მცირე ზომის (დაახლოებით 20 ნმ სიგანის) ნაპრაღია, რომელსაც *სინაფსური ნაპრაღი* ეწოდება. პრესინაფსური და პოსტ-სინაფსური მემბრანა შეიცავს სპეციფიურ რეცეპტორებს, რომლებიც იმპულსის გადაცემასა და მიღებაში მონაწილეობენ. სინაფსის მიდამოში მემბრანები ოდნავ უფრო სქეულია, ვიდრე უჯრედის სხვა უბანში. აქსონის ტერმინალური ნაწილი მიტოქონდრიებს, მიკრომილაკებს, ნეიროფილაამენტებსა და 40-65მმ დიამეტრის მემბრანულ ბუშტუკებს შეიცავს. ზოგიერთი მათგანი მცირე ზომისაა და ნათელი, ზოგიერთი კი მკვრივ ცენტრალურ ზოლს შეიცავს. ამ ბუშტუკებს *სინაფსური ბუშტუკები* ეწოდება.

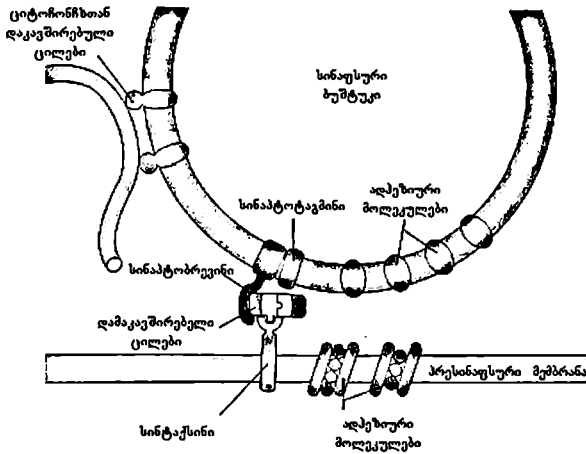
სინაფსური ბუშტუკები პერიკარიონში, კერძოდ გოლჯის აპარატში წარმოიქმნება და ნეირომედიატორებს შეიცავს. პერიკარიონიდან მათი გადატანა აქსონის ტერმინალურ ნაწილში მიკრომილაკების მეშვეობით ხორციელდება. სინაფსური ბუშტუკებისა და პრესინაფსური მემბრანის შემადგენლობაში სპეციფიური ადჰეზიური ცილები შედის (სურ.11-5). სინაფსური ბუშტუკების მემბრანა შეიცავს ცილა *სინაპტოტაქსინს*, რომლის მეშვეობით ბუშტუკები უშუალოდ პრესინაფსური მემბრანის ქვეშ გროვდება და ამ მემბრანის ცილას *სინტაქსინს* უკავშირდება. მოსვენებულ მდგომარეობაში შეწყებების ცილების ურთიერთობას კალციუმ-მგრძნო-



სურ. 11-4. სინაფსის აგებულების სქემა

ბიარე ცილა - *სინაპტოტაგმინი* უშლის ხელს. როდესაც დეპოლარიზაციის ტალღა აქსონის ტერმინალურ ნაწილს აღწევს, ამ მიდამოში მოკლე დროით იღება კალციუმის არხები, რაც აქსოპლაზმაში კალციუმის კონცენტრაციის მატებას იწვევს. კალციუმის იონები სინაპტოტაგმინს უკავშირდება და ამ უკანასკნელს შეწყებების ცილებსაგან ათავისუფლებს. ამის შედეგად სინაფსური ბუშტუკების მემბრანა პრესინაფსურ მემბრანას ერწყმის და ეგზოციტოზი იწყება.

ეგზოციტოზის შედეგად სინაფსური ბუშტუკების შიგთავსი სინაფსურ ნაპრაღში გამოიყოფა, ხოლო მათი მემბრანა პრესინაფსური მემბრანის შემადგენლობაში რჩება. მემბრანის ამ ნაწილს კლათრინი უკავშირდება და ქობიან ორმოებს წარმოქმნის. ქობიანი ორმოები თანდათანობით ციტოპლაზმაში იდრიკება და წარმოქმნის ქობიან ბუშტუკებს, რომლებიც პრესინაფსურ მემბრანას წყდება, აქსოპლაზმაში გადაინაცვლებს და მემბრან-



სურ. 11-5. პრესინაფსური მემბრანიდან სინაფსური ბუშტუკების ეგზოციტოზის სქემა.

ულ რეზერვუარს უკავშირდება. მემბრანული რეზერვუარი ნაწილობრივ ახალი სინაფსური ბუშტუკების წარმოქმნის წყაროა. ამრიგად, აქსონის ტერმინალურ ნაწილში მემბრანების რეციკულაციას აქვს ადგილი (სურ. 11-6). აღნიშნული მოვლენა, მუდმივი ეგზოციტოზის პირობებში პრესინაფსური მემბრანის მოცულობის შენარჩუნებას უზრუნველყოფს.

გამოთავისუფლებული ნეიროტრანსმიტერი *პოსტსინაფსური მემბრანის* რეცეპტორზე მოქმედებს და პოსტსინაფსური მემბრანის დეპოლარიზაციას იწვევს. ასეთ სინაფსებს *აგზნებადი სინაფსები* ეწოდება. ზოგიერთ შემთხვევაში ნეიროტრანსმიტერ-რეცეპტორის ურთიერთქმედება მემბრანის პიპეროლარიზაციას იწვევს, რის შედეგადაც შეკავება ვითარდება. ასეთ სინაფსებს *მინიპიბირებელი სინაფსები* ეწოდება. გამოყენებული ნეიროტრანსმიტერი შესაბამისი ფერმენტების ზემოქმედების შედეგად სწრაფად ალაგდება. ეს პროცესი ფუნქციურად ძალიან მნიშვნელოვანია, ვინაიდან ამით

პოსტსინაფსური მემბრანის ხანგრძლივი და არასატირო გაღიზიანების თავიდან აცილება ხდება.

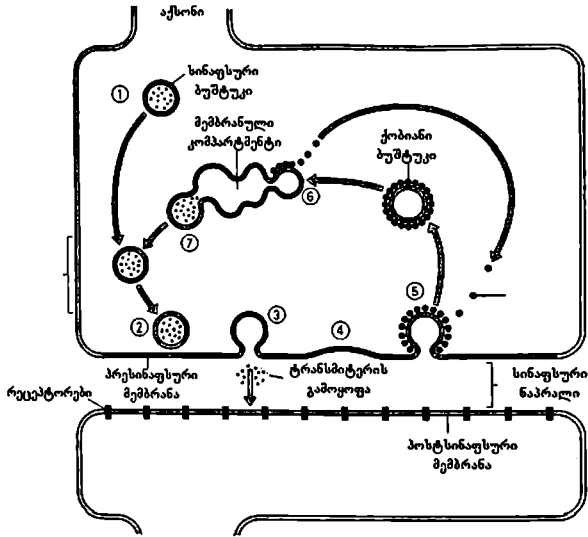
ნეირონთაშორისი კავშირი შესაძლოა *აქსო-სომატური*, *აქსო-დენდრიტული* და *აქსო-აქსონური* სინაფსების მეშვეობით განხორციელდეს (სურ. 11-7).

იმპულსის გადაცემის თავისებურების მიხედვით არჩევენ *ქიმიურ* და *ელექტრულ სინაფსებს*. სინაფსების უმეტესობა ქიმიურია. მათში იმპულსის გადაცემა *ქიმიური შუამავლის* (მესენჯერის, მედიატორის) მეშვეობით ხდება. ქიმიური *მედიატორები* (*მესენჯერები*) ორ ტიპად შეიძლება დაიყოს:

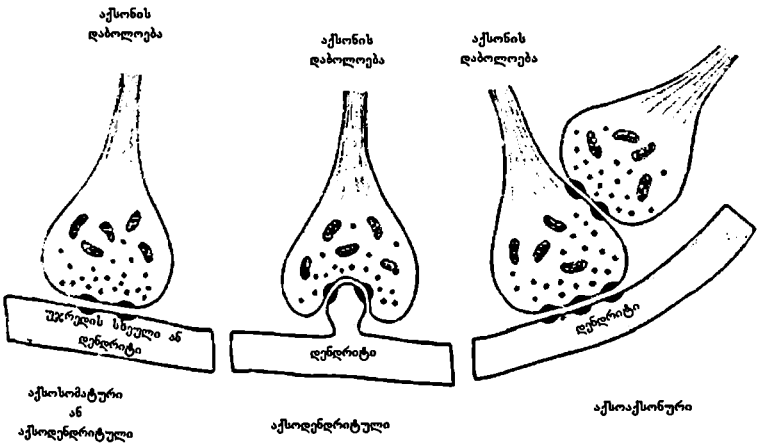
- *ნეიროტრანსმიტერები*
- *ნეირომოდულატორები*

ნეიროტრანსმიტერი ისეთი ქიმიური ნივთიერებაა, რომელიც რეცეპტორულ ცილასთან ურთიერთქმედების შემდეგ იონური არხის გახსნა-დახურვას, ან მეორადი შუამავლის (მესენჯერის) გააქტივებას განაპირობებს.

ნეირომოდულატორები ქიმიური შუამავ-



სურ. 11-6. მემბრანის რეციკლაცია აქსონის პრესინაფსურ ნაწილში (A. Stevens, J. Love, Human Histology, 1999 მიხედვით).



სურ. 11-7. სინაფსების ძირითადი ტიპების სქემატური გამოსახულება. (L. Junqueira, J. Carneiro, R. Kelley, Basic Histology, 1998 მიხედვით)

ლებია, რომლებიც რეცეპტორული ცილების ფუნქციურ მოდიფიკაციას იწვევენ.

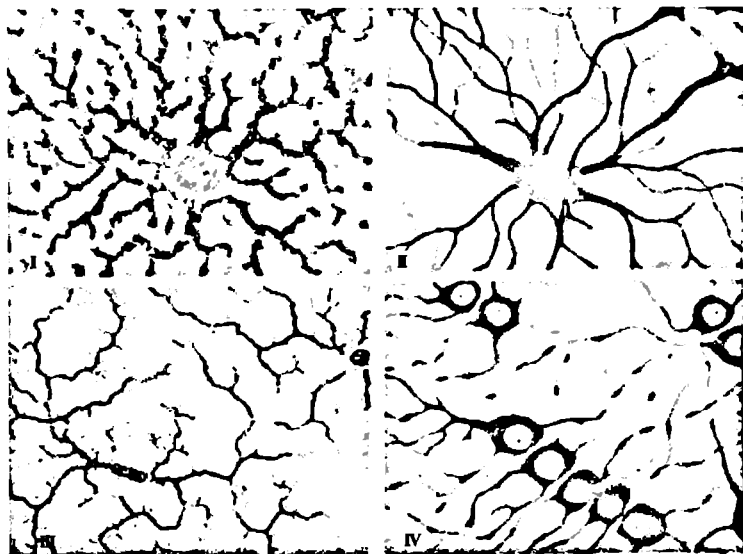
პირველი ნეიროტრანსმიტერები, რომლებიც შესწავლილი იქნა, აცეტილქოლინი და ნორადრენალინი. ამჟამად 35-მდე განსხვავებული ნეიროტრანსმიტერია გამოვლენილი. მათი უმეტესობა ამინები, ამინოჰაყები ან მცირე პეპტიდებია (ნეიროპეპტიდები). ზოგიერთი არაორგანული ნივთიერება, მაგ. აზოტის ოქსიდი, ასევე ხასიათდება ნეიროტრანსმიტერული თვისებით. ნეიროპეპტიდები ძალიან მნიშვნელოვანია ისეთი გრძნობებისა და ქცევის მართვისათვის, როგორცაა შიმშილი, ტკივილი, წყურვილი, სიამოვნება და სქესობრივი ლტოლვა.

ქიმიური სინაფსებისა გარდა, ნერვულ სისტემაში მცირე რაოდენობით ელექტრული სინაფსები – ნექსუსები (ნაპარალისებრი კავშირები) არსებობს.

გლიური უჯრედები

გლიური უჯრედები ნერვული უჯრედების ცხოველმყოფელობის პროცესში მნიშვნელოვან როლს ასრულებს. გლიური უჯრედები, როგორც ნერვული უჯრედების სხეულებს, ისე მათ მორჩებვს გარედან ფარავს. ნერვული ქსოვილი უჯრედშორის ნივთიერებას თითქმის არ შეიცავს და ნერვული აქტიუობისათვის ხელსაყრელ გარემოს სწორედ გლიური უჯრედები ქმნის. გარდა ამისა, გლია საყრდენ, ტროფიკულ და დამცველობით ფუნქციას ასრულებს. არსევენ მაკროგლიას და მიკროგლიას. მაკროგლიის შემადგენლობაში ოლიგოდენდროგლიოციტები, ასტროციტები და ეპენდიმოციტები შედის (სურ. 11-8).

ოლიგოდენდროგლიოციტები (ბერძნ. *oligos*, მცირე + *dendron* + *kytos*) მცირე ზომის უჯრედებია, მოკლე მორჩებით. ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში ოლიგოდენდროგლიო-



სურ. 11-8. ცენტრალური ნერვული სისტემის გლიური უჯრედები. I. პროტოპლაზმური ასტროციტი; II. ფიბროზული ასტროციტი; III. მიკროგლია. IV. ოლიგოდენდროგლია.

ციტები ნერვეული ბოჭკოების მიეღინის გარ-
სის შექმნაში მონაწილეობენ. ოლიგოდენ-
დროგლიოციტების ნაირსახეობას ეკუთვნის
შენის უჯრედები, რომლებიც პერიფერი-
ული ნერვეული სისტემის აქსონების გლიურ
საფარველებს ქმნიან.

ასტროციტები (ბერძ. *astron*, ვარსკვლავი
+ *kytos*) გრძელმორჩებიანი ვარსკვლავისუ-
ბრი ფორმის უჯრედებია. მათი ციტოპლაზ-
მა შეიცავს შუალედური ფილამენტების
კონებს, რომლებიც გლიური ფიბრილური
მკაუა პროტეინით იქმნება. ასტროციტები
ნეირონებს სისხლის კაპილარებთან და თავის
ტვინის რბილ გარსებთან აკავშირებს. ას-
ტროციტები ორი სახისაა:

➤ **ფიბროზული ასტროციტი** – მცირე
ზომის, გრძელი მორჩების მქონე უჯრედია,
რომელიც ძირითადად თეთრ ნივთიერებაში
მდებარეობს.

➤ **პლაზმური ასტროციტი** – მოკლე,
დიდი რაოდენობით დატოტილი მორჩების
მქონე უჯრედია, რომელიც რუხ ნივთიერე-
ბაშია მოთავსებული.

ასტროციტები **საყრდენი ფუნქციის**
გარდა, ნეირონების **იონური და ქიმიური**
გარემოს შექმნასა და რეგულაციაში
მონაწილეობს. ასტროციტების ნაწილი თავი-
სი მორჩებით სისხლის კაპილარის კედელზე
ბოლოვდება, ენდოთელურ უჯრედებს უკავ-
შირდება და **კემა-ენცეფალური ბარიერის**
შექმნაში მონაწილეობს. ამ დაბოლოებების
მეშვეობით ასტროციტს სისხლიდან ნეირონ-
თან მოლკეულები და იონები მოაქვს. მათი
მორჩები ბოლოვდება აგრეთვე ცენტრალური
ნერვეული სისტემის გარეთა ზედაპირზე, სა-
დაც ისინი უწყვეტ ფენას ქმნიან. ცნს-ს და-
ზიანების შემთხვევაში ასტროციტები მრავ-
ლდება და უჯრედულ ნაწიბურს ქმნის. ას-
ტროციტებში ადრენერგული, ამინოჰეაგების
(მაგ. γ-ამინობუტირის მჟავას) და პეპტიდებ-
ის (მათ შორის ნატრიურეტული პეპტიდის,
ანგიოტენზინ II-ის, ენდოთელინების, ეა-
ზონტენსტინური პეპტიდისა და თირეოტრო-

პული ჰორმონის) რეცეპტორებია გამოვლე-
ნილი. ამ რეცეპტორების არსებობა ასტროც-
იტებს სხვადასხვა სტიმულზე რეაგირების
საშუალებას აძლევს.

ასტროციტები ნეირონების ცხოველმყო-
ფელობაზე ახდენს გავლენას. ისინი უჯრედ-
შორისი მატრიქსის შემადგენლობას არგუ-
ლირებენ, ადგილობრივად ნეიროტრანსმი-
ტერების ჭარბ რაოდენობას შთანთქამენ და
მეტაბოლურ და ნეიროაქტიურ მოლეკულებს
(ანგიოტენზინის ჯგუფის პეპტიდებს, ვაზოაქ-
ტიურ ენდოთელინებს, ოპიოიდების წინამორ-
ბედებს – ენკეფალინებს და სომატოსტატინს)
გამოყოფენ. მეორე მხრივ, ისინი სისხლიდან
ნეირონებისაკენ ენერგიით მდიდარი ნიე-
თიერებების ტრანსპორტში მონაწილეობენ.
ასტროციტები გლუკოზის მეტაბოლიზმშიც
მონაწილეობს რძის მჟავას წარმოქმნით,
რომელსაც შემდგომში ნეირონებს აწოდებს.
და ბოლოს, ასტროციტები ნექსუსების მეშე-
ობით ერთმანეთს უშუალოდ უკავშირდება
და ქმნის ერთან ქსელს, რომელშიც ინფორ-
მაცია ერთი ბოლოდან მეორისაკენ შეუფერხ-
ებლად მოძრაობს. სხვადასხვა ციტოკინის
გამოყოფის გზით ასტროციტები ოლიგოდენ-
დროგლიოციტებთან ურთიერთქმედებს და
მიეღინის წარმოქმნაზე ახდენს გავლენას.

ეპენდიმოციტები – ცილინდრული ფორ-
მის ეპითელური უჯრედებია, რომლებიც თავის
ტვინის პარაკრებსა და ზურგის ტვინის არსს
ამოფენს. ზოგიერთ უბანში მათ ზედაპირზე
წამწამებია, რომლებიც თავ-ზურგტვინის სითხის
მოძრაობას უწყობს ხელს.

მიკროგლია მცირე ზომის, წაგრძელებუ-
ლი ფორმისა და მოკლე, უსწორმასწორო
მორჩების მქონე უჯრედებია. მათ მკერივი
და წაგრძელებული ფორმის ბირთვი აქვთ.
მიკროგლია **მონონუკლეური ფაგოციტების**
სისტემის წარმომადგენელია და, შესაბამისად,
მონოციტური წარმოშობისაა. მისი ლეროვანი
უჯრედები ძვლის ტვინში მდებარეობს.

მიკროგლია:

➤ მონაწილეობას იღებს ნერვეულ სისტე-

მაში მიმდინარე ანთებით და რეგენერაციულ პროცესებში;

➤ წარმოქმნის და გამოყოფს ნეიტრალურ პროტეაზებს და რადიკალებს.

➤ გააქტიუების შედეგად ფაგოციტოზს იწყებს და ანტიგენწარმდგენი უჯრედების მსგავსად მოქმედებს.

➤ მიკროგლიის უჯრედები მთელ რიგ იმუნომამოღულირებელ ციტოკინებს გამოყოფს და შთანთქამს უჯრედულ ნარჩენებს, რომლებიც ცნს-ს დაზიანების შემთხვევაში წარმოიქმნება.

კაშვირი კლინიკასთან

გლიური მაკროფაგების რაოდენობის მნიშვნელოვანი მატება თავის ტვინში დამახასიათებელია ადამიანის შექნილი იმუნოდეფიციტის სინდრომისათვის (შიდსი). ადამიანის შექნილი იმუნოდეფიციტის ვირუსი (HIV-1) ნეირონებს არ აზიანებს, მაგრამ აღწევს გლიურ მაკროფაგებში. შემდგომში, გლიურ მაკროფაგებში წარმოიქმნილი ტოქსინები მეორადად აზიანებს ნეირონებს.

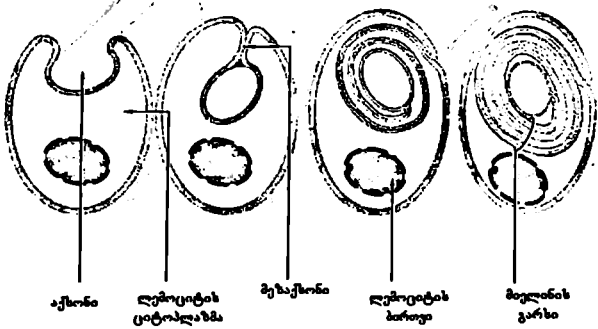
ნერვული გოჭკოევი

აქსონს თავისი გლიური გარსით ნერვეული ბოჭკო ეწოდება. აქსონის გარსს ცენტრალურ ნერვეულ სისტემაში ოლიგოდენ-

დროგლიოციტი, პერიფერიულ ნერვეულ სისტემაში კი - შვანის უჯრედი (ლემოციტი) ქმნის. როგორც წესი, ერთი ოლიგოდენდროგლიოციტი თავისი მორჩებით რამდენიმე აქსონს უჭმის მიელინის გარსს, შვანის უჯრედი კი - მხოლოდ ერთს.

გლიური გარსის შენების თავისებურების მიხედვით ნერვეული ბოჭკო ორი სახისაა: **უმიელინო** და **მიელინიანი**. უმიელინო ნერვეული ბოჭკოები, ჩვეულებრივ, მცირე დიამეტრის მქონე აქსონებს შეიცავენ. დიდი დიამეტრის მქონე აქსონები მიელინის გარსით არის დაფარული.

მიელინური ნერვეული ბოჭკოები. მიელინის გარსი აქსონის ირგვლივ ოლიგოდენდროგლიოციტის (ან შვანის უჯრედის) პლაზმური მემბრანის მრავალჯერადი დახვევის შედეგად წარმოიქმნება (სურ. 11-9). უნდა აღინიშნოს, რომ მიელინის გარსის წარმოქმნა ნერვეული სისტემის ცენტრალურ და პერიფერიულ ნაწილებში განსხვავებულად მიმდინარეობს. პერიფერიულ ნერვეულ სისტემაში თავდაპირველად აქსონი გლიური უჯრედის ზედაპირზე ღარის ფორმის ჩანადრეკს წარმოქმნის.

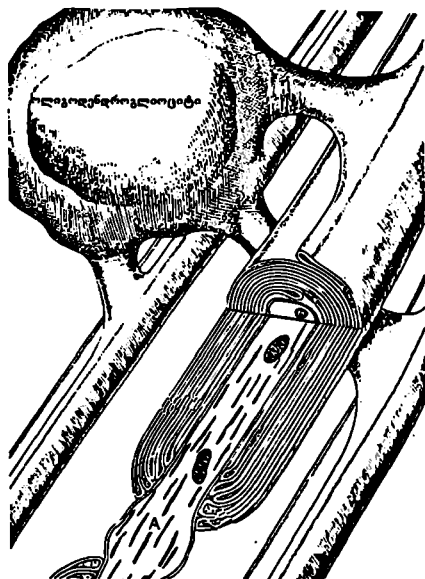


სურ. 11-9. მიელინის გარსის წარმოქმნის თანმიმდევრობა პერიფერიულ ნერვეულ სისტემაში.

ღარი თანდათანობით ღრმავდება და აქსონი მთლიანად უჯრედში ეფლობა. ღარის კიდეები ერთმანეთს უახლოვდება და აქსონს ზემოდან ფარავს. ამ მიდამოში პლაზმური მემბრანის ორი მოპირდაპირე უბანი ერთმანეთს ერწყმის. წარმოქმნილ ორმაგ მემბრანულ სტრუქტურას *მეზაქსონი* ეწოდება. აქსონი, რომელსაც სხვაგვარად ღერძ-ცილინდრს უწოდებენ, თითქოს მეზაქსონზე კივლია. მეზაქსონის წარმოქმნას გლიური უჯრედის პლაზმურ მემბრანაში სპეციალური ადჰეზიური ცილების არსებობა უზრუნველყოფს. რაც უფრო ღრმად ეფლობა აქსონი გლიურ უჯრედში, მით უფრო გრძელა მეზაქსონი. იგი მრავალჯერადად იხვევა აქსონის ირგვლივ და მიეღინის გარსს წარმოქმნის. მეზობელი ნახევრების ერთმანეთთან დაკავშირებას ადჰეზიური ცილები უზრუნველყოფენ. ერთი გლიური უჯრედი მხოლოდ ერთი აქსონის ირგვლივ ქმნის მიეღინის გარსს.

ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში აქსონის ირგვლივ მიეღინის გარს ოლიგოდენდროგლიოციტების მორჩების მემბრანა წარმოქმნის. როგორც წესი, ერთი გლიური უჯრედი რამდენიმე (3-დან 50-მდე) აქსონის მიეღინურ გარსს ქმნის (სურ. 11-10).

მიეღინის გარსის სისქეს აქსონის ირგვლივ მეზაქსონის ნახევრების რაოდენობა განსაზღვრავს. აქსონის სიგრძე მნიშვნელოვნად აღემატება გლიური უჯრედის ზომებს და, შესაბამისად, მის მთელ სიგრძეზე მიეღინის გარსის შექმნაში მრავალი გლიური უჯრედი მონაწილეობს. ამის გამო, გლიური გარსი აქსონის მთელ სიგრძეზე უწყვეტი არ არის. იმ უბნებში, სადაც ორი მეზობელი გლიური უჯრედი ერთმანეთს უკავშირდება, აქსონი მიეღინის გარსით არ არის დაფარული. ამ უბნებს *რანვიეს შევიწროებები* ეწოდება (სურ. 11-11). მანძილი ორ მეზობელ შევიწროებას შორის 1-2მმ-ია.

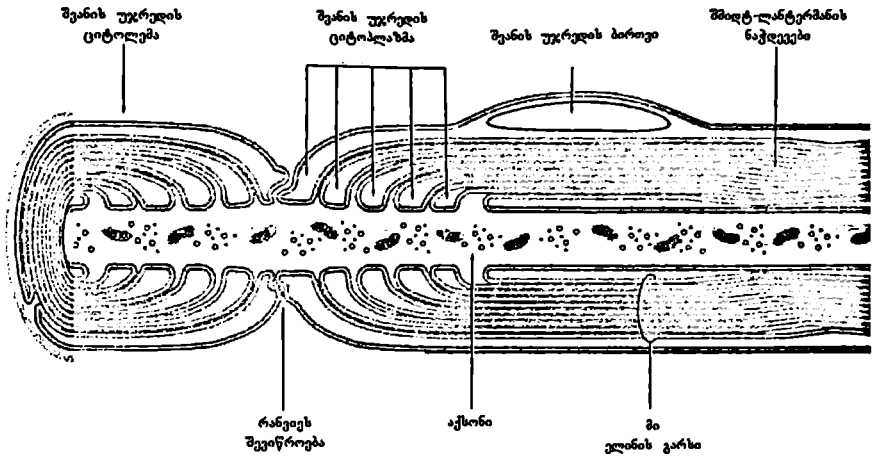


სურ. 11-10. მიეღინის გარსი ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში.

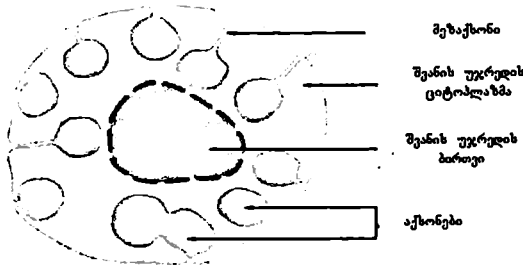
ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში რანვიეს შევიწროების უბნებში აქსონი გაშიშვლებულია, პერიფერიულ ნერვულ სისტემაში კი - მეზობელი შეანის უჯრედების მცირე ზომის ციტოპლაზმური გამონაზარდებით არის დაფარული.

რანვიეს შევიწროების უბნებში აქსონი, სხვა მიდამოებთან შედარებით უფრო სქელა და მისი მემბრანა დიდი რაოდენობით Na^+ -ის არხებს შეიცავს. ეს არხები ციტოპლაზმის მხრიდან ცილა ანკირინის მეშვეობით აქსონის ციტოზონის ელემენტებს უკავშირდება. მიეღინით დაფარულ უბნებში აქსონის მემბრანა იონურ არხებს არ შეიცავს. *ნატრიუმის არხების ლოკალური განლაგების გამო, მიეღინურ ნერვულ ბოჭკოში იმპულსი ნახტომისებურად ვრცელდება.*

ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში მიეღინის გარსი ორ ძირითად ცილას: *მიეღინის*



სურ. 11-11. მიეღლინური ბოჭკოს სიგრძივკვეთის სქემატური გამოსახულება.



სურ. 11-12. უმიეღლინო ნერეული ბოჭკოს აგებულების სქემა.

მთავარ ცილას და პროტეოლიპიდურ ცილას შეიცავს.

უმიეღლინო ნერეული ბოჭკო. როგორც ცნს-ში, ისე პერიფერიაზე საკმაო რაოდენობით არის უმიეღლინო ნერეული ბოჭკოები. უმიეღლინო ნერეულ ბოჭკოში აქსონი გლიური უჯრედის ზედაპირზე მცირე ჩანადრეკს ქმნის და უჯრედის პერიფერიულ ნაწილში

მდებარეობს (სურ. 11-12). შესაბამისად, მეზაქსონიც მოკლეა. იგი აქსონის ირგვლივ არ იხევეა და მიეღლინის გარსს არ წარმოქმნის.

ერთი გლიური უჯრედი, როგორც წესი, რამოდენიმე აქსონს უქმნის საფარველს. მიეღლინის ნერეული ბოჭკოსაგან განსხვავებით, უმიეღლინო ნერეული ბოჭკო იმპულსის ტალღისებრი გავრცელებით ხასიათდება.

ნერვული სისტემა

ანატომიურად ნერვული სისტემა ცენტრალურ (თავისა და ზურგის ტვინი) და პერიფერიულ (ნერვები, ნერვული კვანძები) ნაწილებად იყოფა.

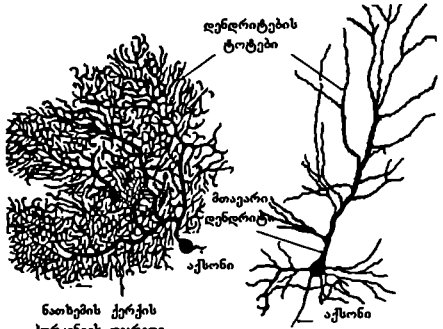
ცენტრალური ნერვული სისტემა

ცენტრალური ნერვული სისტემა (ცნს) თავის ტვინის, ნათხემისა და ზურგის ტვინისაგან შედგება. იგი პრაქტიკულად არ შეიცავს შემავრთებელ ქსოვილს და შედარებით რბილი კონსისტენციისაა. განაკვეთზე ცენტრალური ნერვული სისტემის თითოეულ ორგანოში თეთრი (თეთრი ნივთიერება) და მუქი (რუხი ნივთიერება) ფერის უბნები განიჩევა. რუხი ნივთიერება ნეირონების სხეულების, დენდრიტების, აქსონების საწყისი, არამიელინოზებული უბნებისა და ნეიროგლიისაგან შედგება. ერთმანეთთან ფუნქციურად დაკავშირებული ნეირონების პერიკარიონები ცნს-ში გროვების სახით არის განლაგებული. ამ გროვებს ბირთვებს უწოდებენ. ცნს-ს ზოგიერთ უბანში (თავის ტვინის დიდი პემისფეროების ქერქი, ნათხემის ქერქი, შუა ტვინის სახსურავი) რუხი ნივთიერება თეთრი ნივთიერების ზემოთ კარგად გამოხატული ფენის სახით არის განლაგებული. რუხი ნივთიერების ასეთ ფენას ქერქი ეწოდება.

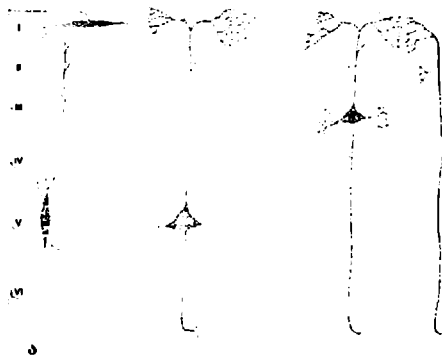
თეთრი ნივთიერება პერიკარიონებს არ შეიცავს. მასში მხოლოდ მიელინური აქსონები მდებარეობს, რომელთა პერიკარიონები რუხ ნივთიერებაში ან პერიფერიული ნერვული სისტემის განგლიებში მდებარეობს. თეთრი ნივთიერების აქსონების უმეტესობა მიელინის გარსით არის დაფარული. თეთრი ნივთიერების შეფერილობას მასში მიელი-

ნის დიდი შემცველობა განაპირობებს. თეთრი ნივთიერებაში მიელინური აქსონების კონცხები, რომლებსაც ტრაქტებს უწოდებენ, კაბელის ტიპის ფუნქციურ ჯგუფებს ქმნის.

ცნს-ს ნეირონები დიდი მრავალფეროვნებით გამოიჩნევა. ისინი ერთმანეთისაგან პერიკარიონის ფორმით, ზომით, მდებარეობით (ციტოარქიტექტონიკა) და მორჩების რაოდენობით, სიგრძით და დატოტიანების ხარისხით (მიელოარქიტექტონიკა) განსხვავდებიან. ზოგიერთი ნეირონი დიდი ზომისაა და ძალიან გრძელი აქსონის არსებობით ხასიათდება. აქსონი რუხი ნივთიერებიდან გამოდის და თეთრი ნივთიერების გაელით ან მოშორებით, რუხი ნივთიერების სხვა უბანში ბოლოვდება, ან ცნს-ს ტოვებს და სინაფსურ კავშირს პერიფერიაზე სხვადასხვა ორგანოში ქმნის. ასეთი დიდი ზომის ნეირონებს გოლჯის I ტიპის ნეირონები ეწოდება (სურ. 12-1). პერიფერიულ ნერვებს და თეთრი ნივთიერების ტრაქტებს სწორედ ამ უჯრე-



სურ. 12-1. თავის ტვინის დიდი პემისფეროების ქერქის პირამიდული უჯრედი — პურკინიეს (მარცხნივ) და ბეცის (მარჯვნივ) ნეირონები. მრავლობითი დატოტილი დენდრიტების არსებობა ამ უჯრედებს მრავალ ნეირონთან დაკავშირების უნარს აძლევს. (Bloom and Fawcett, A Textbook of histology, 1994 მიხედვით)



სურ. 12-2 ა. თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქის აგებულების სქემა ბ. თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქის პისტოლოგიური პრეპარატი. ისრებით მითითებულია პირამიდული უჯრედები.

დების აქსონები ქმნის. მეორე ტიპის ნეირონების აქსონები მოკლეა და პერიკარიონიდან შორს არ მიდის. ასეთ უჯრედებს გოლჯის II ტიპის ნეირონები ეწოდება. უმეტეს შემთხვევაში ისინი მცირე ზომის უჯრედებია. დიდი რაოდენობით გოლჯის II ტიპის ნეირონები ჰემისფეროებისა და ნათხემის ქერქში და თვალის ბადურაში გვხვდება.

ცნს-ს ნეირონებს შეიძლება მრგვალი, ოვალური, თითისტარისებრი, მსხლისებური ან მრავალკუთხა ფორმა ჰქონდეს. მათი ზომა 4მკმ-დან 150მკმ-მდე მერყეობს. ჰემისფეროების ქერქში მდებარეობს გიგანტური უჯრედები – ბეცის ნეირონები, რომელთა დანახვა შეუიარაღებელი თვალით არის შესაძლებელი. ცნს-ს ნეირონების უმეტესობა მულტიპოლარულია. მათი პერიკარიონების ფორმა ძალიან განსხვავებულია. ამ განსხვავებას, ძირითადად, დენდრიტების მორჩების რაოდენობა განაპირობებს.

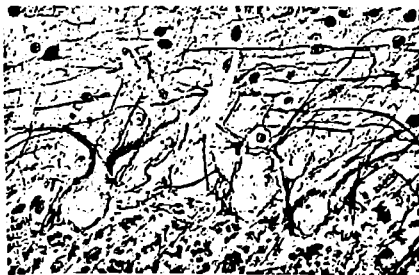
თავის ტვინის ჰემისფეროებში რუხი ნივთიერება, როგორც ქერქის, ისე ბირთვების სახით გვხვდება. ჰემისფეროების ქერქში უჯრედების სტრუქტურული და ფუნქციური მრავალფეროვნების გათვალისწინებით 6 შრე განირჩევა: მოლექულური, გარეთ მარცე-

ლოვანი, პირამიდული, შიგნითა მარცელოვანი, განგლიური და პოლიმორფული უჯრედების (სურ. 12-2).

ჰემისფეროების ქერქში ერთერთი მრავალრიცხოვანი სხვადასხვა ზომის პირამიდული უჯრედებია. გიგანტური პირამიდული უჯრედები (ბეცის უჯრედები) განგლიურ შრეს ქმნის. ისინი სომატური მოტორული ნეირონებია და მათი აქსონები თეთრი ნივთიერების ტრაქტის შექმნაში მონაწილეობენ. პირამიდულ უჯრედებთან ერთად ქერქის შემადგენლობაში მცირე ზომის მარცელოვანი უჯრედები გვხვდება. ეს გოლჯის II ტიპის უჯრედებია. მათი მცირერიცხოვანი მოკლე დენდრიტები სხვადასხვა მიმართულებით მიემართება. აქსონები უშუალოდ პერიკარიონის მახლობლად ან იქვე რუხ ნივთიერებაში ქმნის სინაფსურ კავშირებს.

მოლექულური შრე მცირე ზომის თითისტარისებრი ფორმის ასოციაციური ნეირონებითა და ქვეშეშებარე ნეირონების ნერეული ბოჭკოებით იქმნება. გარეთა მარცელოვან შრეს მრგვალი, პირამიდული და ვარსკვლავისებრი ფორმის ნეირონები ქმნის. ამ უჯრედების დენდრიტები მოლექულურ შრეს აღწევს, აქსონები კი – თეთრი ნივთიერების შემადგენლობაში შედის. პი-

რამიდული შრე ყველაზე კარგად ქერქის პრეცენტრალურ ხეულაშია განვითარებული. იგი 10-40 მკმ ზომის პირამიდული უჯრედებით იქმნება. პირამიდული უჯრედის მწვერვალდიან გამოდის ერთი მთავარი დენდრიტი, რომელიც მოლექულურ შრეს აღწევს. დენდრიტს მრავალი მოკლე გვერდითი განშტოება აქვს, რომლებიც კავშირს პირამიდული შრის უჯრედებთან ამაყარებენ. აქსონი უჯრედის ფუძიდან გამოდის. მცირე ზომის პირამიდული უჯრედების აქსონები ქერქის შემადგენლობაში რჩება, დიდი პირამიდული უჯრედების აქსონები კი თეთრ ნივთიერებას აღწევს. შიგნითა მარცვლოვანი შრე ქერქის ზოგიერთ უბანში (ქერქის მხედველობის ზონა) ძალიან კარგად არის განვითარებული, ზოგან კი (პრეცენტრალური ხეულა) — შეიძლება საერთოდ არ იყოს. განგლიური შრე ბეცის გიგანტური პირამიდული უჯრედებით იქმნება. მათი აქსონები თავისა და ზურგის ტვინის დამაკავშირებელი ტრაქტების ძირითადი ნაწილის შექმნაში მონაწილეობს. პირამიდული უჯრედების აქსონები კოლატერალურ ბოჭკოებს ქმნის. მათი მემუეობით იმპულსი პირამიდული უჯრედებიდან ქერქის სხვა უბნებში, ზოლიან სხეულში, წითელ ბირთვში, რეტიკულურ ფორმაციაში, ხიდის ბირთვებსა და ქვემო ოლივებში მიდის. ამრიგად, პირამიდული შრიდან ინფორმაციას, ზურგის ტვინთან ერთად, ტვინის ღერო, ბაზალური განგლიები



ა

სურ. 12-3. ა. ნათხემის ქერქის პისტოლოგიური პრეპარატი.
ბ. ნათხემის ქერქის. პურკინიეს უჯრედები.

და ნათხემი დებულობს. პოლიმორფული უჯრედების შრე სხვადასხვა ფორმის ნეირონებით იქმნება. მათი აქსონები თეთრი ნივთიერების შემადგენლობაში შედის, დენდრიტები კი — მოლექულურ შრეს აღწევს.

თავის ტვინის დიდი პემისფეროების მსგავსად ნათხემს ორი ტიპის რუხი ნივთიერება აქვს. რუხი ნივთიერების ნაწილი ქერქის, ნაწილი კი ღრმა ბირთვების სახით არის განლაგებული.

ნათხემის ქერქი ნეირონების სამი შრით არის წარმოდგენილი. მათ შესაბამისად მოლექულურ, განგლიურ და მარცვლოვან შრეებს უწოდებენ (სურ. 12-3,ა).

ქერქის უჯრედებს შორის განსაკუთრებულ ყურადღებას განგლიური შრის მსხლისებური ნეირონები — პურკინიეს უჯრედები იმსახურებს. პურკინიეს უჯრედები გოლჯის I ტიპის ნეირონების საუკეთესო მაგალითია. პურკინიეს უჯრედის პერიკარიონიდან გამოდის 1-4 სქელი დენდრიტი, რომელიც ძლიერ იტოტება. თითოეული მათგანი ათი-ათასობით უწერილეს და უნაზეს ტოტს ქმნის. პურკინიეს უჯრედის დენდრიტულ ხეს ძალიან დამახასიათებელი ფორმა აქვს (სურ. 12-3,ბ) იგი მეტწილად ერთ სიბრტყეში იქმნება, მისი სიგანე 300-400 მკმ, სიგრძე კი — მხოლოდ 15-20 მკმ-ია. ასეთი რაოდენობით დენდრიტების არსებობა პურკინიეს უჯრედს ძალიან მაღალ ინტეგრაციულ შესაძლებლობებს ანიჭებს.



ბ

თითოეული უჯრედი 200 000-მდე სინაფსურ კავშირს ქმნის.

პურკინიეს უჯრედის აქსონი თეთრი ნივთიერების გავლით შორს მიდის და ნათხემის ღრმა ბირთვების ან ტენის ღეროს ბირთვების ნეირონებზე ბოლოვდება. პურკინიეს უჯრედები ნათხემის ქერქის განგლიურ შრეს ქმნის.

ნათხემის მოლეკულური შრე ორი ძირითადი ტიპის – **კალათისებრ და ვარსკე-ლავისებრ** ნეირონებს შეიცავს. მორფოლოგიურად ისინი გოლჯის II ტიპის უჯრედებია. **კალათისებრი ნეირონების** აქსონები პურკინიეს უჯრედების სხეულის ირგვლივ კალათის ფორმის ბადეს ქმნის. მათი დენდრიტები მოლეკულურ შრეში იტოტება. **ვარსკელავისებრი უჯრედები** კალათისებრი უჯრედების ზემოთ მდებარეობს. მცირე ზომის ვარსკელავისებრ უჯრედებს მოკლე, წერილი დენდრიტები აქვს. მათი აქსონები სინაფსებს პურკინიეს უჯრედების დენდრიტებთან ქმნის. დიდ ვარსკელავისებრ უჯრედებს გრძელი დენდრიტები და აქსონები აქვთ. მათი აქსონების ნაწილი პურკინიეს უჯრედების დენდრიტებს უკავშირდება, ნაწილი კი პურკინიეს უჯრედის სხეულის ირგვლივ არსებული კალათის შემადგენლობაში შედის.

მარცვლოვანი შრე გოლჯის II ტიპის ნეირონებით იქმნება. ამ შრის შემადგენლობაში **მარცვლოვანი, დიდი ვარსკელავისებრი და თითისტარისებრი ნეირონები** შედის. **მარცვლოვანი ნეირონები** მცირე ზომის (5-8 მკმ დიამეტრის მქონე) უჯრედებია. მათ აქვთ 3-4 მოკლე დენდრიტი, რომლებიც მარცვლოვანი შრის ფარგლებს გარეთ არ გადის. დენდრიტები ნათხემის აფერენტულ (ხაესისებრ) ნერვულ ბოჭკოებს უკავშირდება. ამ უჯრედების აქსონები მოლეკულურ შრეს აღწევს, T-ს მაგვარად იყოფა და ვარსკელავისებრი ნეირონებისა და პურკინიეს უჯრედების დენდრიტებს უკავშირდება. **დიდი ვარსკელავისებრი ნეირონები** აქსონების სიგრძის მიხედვით ორ ტიპად

იყოფა. მოკლე აქსონიანი უჯრედები განგლიური შრის მახლობლად მდებარეობს. მათი დენდრიტები მოლეკულურ შრეს აღწევს და სინაფსებს მარცვლოვანი უჯრედების აქსონებთან ქმნის. გრძელაქსონიანი ვარსკელავისებრ ნეირონებს უხედავ დატოტვილი დენდრიტები აქვს. დენდრიტები მარცვლოვან შრეშივე მდებარეობს, მათი გრძელი ნეიროიტები კი ნათხემის თეთრი ნივთიერების შექმნაში მონაწილეობს. გრძელაქსონიანი ვარსკელავისებრი ნეირონები ნათხემის ქერქის სხვადასხვა უბნებს შორის კავშირს უზრუნველყოფს.

თითისტარისებრი ნეირონები, ძირითადად, მარცვლოვანი და განგლიური შრის სახლ-ვარზე მდებარეობს. მათი წაგრძელებული ფორმის პერიკარიონის ორივე მხრიდან გამოდის გრძელი, პორიზონტალური დენდრიტები, რომლებიც მარცვლოვან და განგლიურ შრეში მდებარეობს. მათი აქსონები ნათხემის თეთრი ნივთიერების შემადგენლობაში შედის.

აფერენტული იმპულსები ნათხემში ორი – ხაესისებრი და მცოცავი ნერვული ბოჭკოებით მოდის. ხაესისებრი ბოჭკოები მარცვლოვან შრეს აღწევს და მარცვლოვანი უჯრედების დენდრიტებს უკავშირდება. მცოცავი ბოჭკოები მარცვლოვანი შრის გავლით განგლიურ შრეში შედის და სინაფსურ კავშირს პურკინიეს უჯრედების დენდრიტებთან ამყარებს.

განსაკუთრებული ტიპის ნეირონები გვხვდება ტენის ღეროს რეტკულურ ფორმაციაში. უმეტესობას დამახასიათებელი წახანაგოვანი პერიკარიონი აქვს. პერიკარიონიდან გრძელი, ნაკლებად დატოტვილი დენდრიტები გამოდის. ამ უჯრედებს, პურკინის უჯრედების მსგავსად, მაღალი ინტეგრაციული შესაძლებლობები აქვს. მათი დენდრიტები რუხ ნივთიერებას ტენის ღეროს სიგრძივი ღერძის მიმართ მართი კუთხით ტოვებს და აქ არსებული მრავლობითი აღმავალი და დაღმავალი ტრაქტების აქსონებს უკავშირდ-

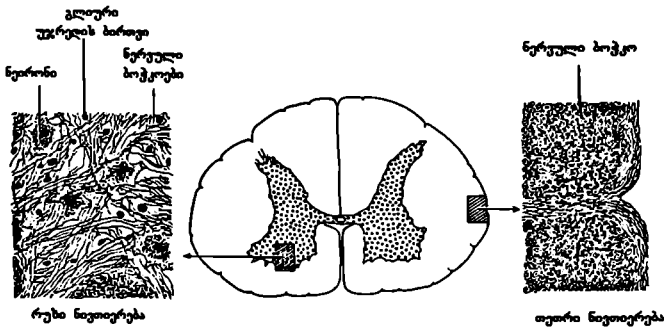
ება. ტვინის ღეროს ნეირონების აქსონებს, როგორც წესი, ორი, აღმაველი და დადმაველი ნაწილი გააჩნია. მორნების დიდი რაოდენობა და, ერთი შეხედვით, თითქოს მოუწყვს-რიგებელი განლაგება დიდი რაოდენობით ინფორმაციის მიღებისა და გაცემის საშუალებას ქნის. გასაკვირი არ არის რომ ტვინის ღეროს ნერვული უჯრედები პომეოსტაზის უამრავი რგოლის ნატივ კონტროლს ახორციელებს.

ტვინის ღეროს სხვა უბნებში განლაგებული ბირთვები მულტიპოლარული ნეირონებით იქნება. მათი უმეტესობა გოლჯის II ტიპის ნეირონებია. პიპოთალამუსის (მხედველობის ბორცვებში) მიდამოში განსაკუთრებული ტიპის – ნეიროსეკრეტული უჯრედები გვხვდება. ამ უჯრედების თავისებურებები მე-17-ე თავში იქნება განხილული.

ზურგის ტვინში რუხი ნივთიერება ზურგის ტვინის არხის ირგვლივ მდებარეობს და მას განივეკეთზე ასო H-ის ან პეპლის ფორმა აქვს (სურ. 12-4). თეთრ ნივთიერებას პერიფერიული უბნები უჭირავს. რუხი ნივთიერების დამახასიათებელი ფორმის გამო საზღვარი რუხ და თეთრ ნივთიერებას შორის არაერთგვაროვანია.

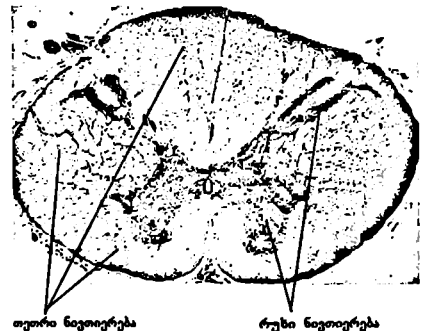
რუხი ნივთიერების წარზიდულ ნაწილებს, რომელიც თეთრ ნივთიერებაში იჭრება, შესაბამისად, წინა და უკანა რქებს უწოდებენ (სურ. 12-5). ზურგის ტვინის გულმკერდის, წელისა და გაის ნაწილში გვერდითი რქების არსებობა არის დამახასიათებელი. ზურგის ტვინის წინა რქებში სომატური მოტონეირონები, გვერდითი რქებში კი – ავტონომიური მოტონეირონები მდებარეობს.

ზურგის ტვინის მოტორული ნეირონები



სურ. 12-4. ზურგის ტვინის განივეკეთი. სქემა.
(L. Junqueira, J. Carneiro, R. Kelley, Basic Histology, 1998 მიხედვით)

სურ. 12-5. ზურგის ტვინის განივეკეთის პისტოლოგიური სურათი. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 1994 მიხედვით)



მულტიპოლარულია და გოლჯის I ტიპს მიეკუთვნება. მათი პერიკარიონები ვარსკელებივით ფორმისაა. მოტონეირონების რუხი ნივთიერებიდან აქსონები ერთიანი კონის სახით გამოდის და ზურგის ტვინის წინა ფესვს ქნის. თეთრი ნივთიერების გაელით აღნიშნული აქსონები ზურგის ტვინის ტოვებს და ზურგის ტვინის ნერვების შექმნაში მონაწილეობს. ზურგის ტვინის უკანა რქაში ასოციაციური (მართული ნეირონები) მდებარეობს. ეს მცირე ზომის ნეირონებია. მათთან კავშირს ზურგის ტვინის კვანძების (მგრანობიარე განვლებების) ნეირონების აქსონები ამყარებს. ეს უკანასკნელები, თეთრი ნივთიერების გაელით, კონის სახით შემოდიან რუხ ნივთიერებაში და ზურგის ტვინის უკანა ფესვს ქნიან.

ცენტრალური ნერვული სისტემის ორგანოები თავის ქალისა და ხერხემლის მალეების ძელოვანი ქსოვილით არის დაცული. გარდა ამისა ისინი გახვეულია შემაერთქსოვილოვან გარსებში, რომლებსაც *მენინგეალურ გარსებს* უწოდებენ. გარედან შიგნით მიმართულებით *მაგარი გარსი, არაქნოიდული გარსი და რბილი გარსი* მდებარეობს. უკანასკნელი ორი, როგორც წესი, ერთმანეთს ეხება, რის გამოც ხშირად მათ ერთ გარსად განიხილავენ (სურ. 12-6).

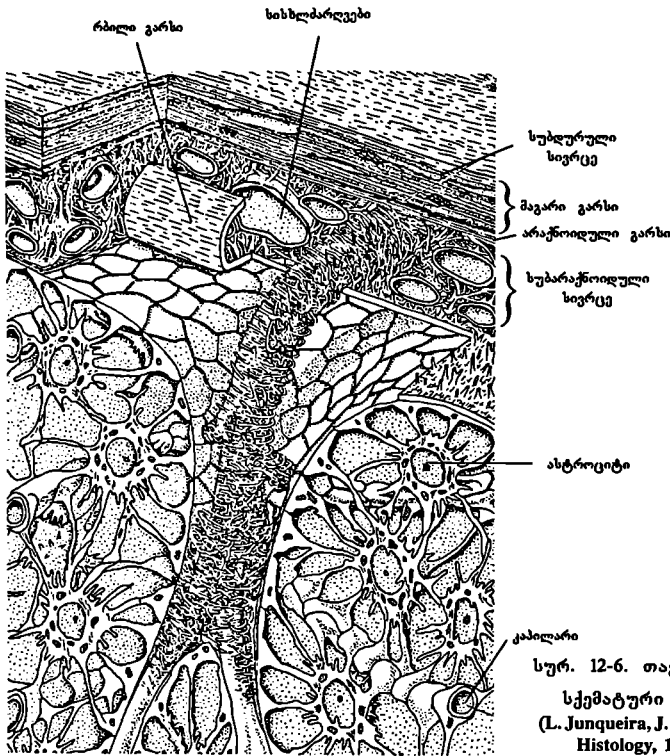
მაგარი გარსი მკერძი შემაერთებული ქსოვილით იქმნება. თავის ტვინის მაგარი გარსი თავის ქალას ძელების ძელისაზრდელაში გრძელდება. ზურგის ტვინის მიდამოში იგი მალეებისაგან გამოყოფილია *ეპიდურული სივრცით*, რომელშიც თხელკედლიანი ენეები, ფაშარი შემაერთებული ქსოვილი და ცხიმოვანი ქსოვილი მდებარეობს. მაგარ გარსსა და არაქნოიდულ გარსს შორის ვიწრო *სუბდურალური* სივრცეა. მაგარი გარსის შიგა ზედაპირი, ზურგის ტვინის მიდამოში კი – გარეთა ზედაპირიც, მეზენქიმური წარმოშობის

ერთშიანი ბრტყელი ეპითელიუმით არის დაფარული.

არაქნოიდული გარსის (ქსელისებრი გარსის) შემადგენლობაში არჩევენ შრეს, რომელიც უშუალოდ მაგარ გარსს ეხება და ტრაბეკულების სისტემას, რომელიც რბილ გარსს უკავშირდება. ტრაბეკულებს შორის სივრცეები ქნის *სუბარაქნოიდულ სივრცეს*, რომელიც თავზურგტვინის სითხით არის სასე და სუბდურალური სივრცისაგან მთლიანად გამოყოფილია.

სუბარაქნოიდული სივრცე ერთგვარ პიდრაგულიურ ბარიერს ქნის, რთაც ცნს-ს ორგანოებს ტრამისაგან იცავს. ქსელისებრი გარსის შემაერთებული ქსოვილი სისხლძარღვებს არ შეიცავს. მისი ზედაპირი, მაგარი გარსის მსგავსად ერთშიანი ბრტყელი ეპითელიუმით არის დაფარული. ზოგიერთ უბანში ქსელისებრი გარსი მაგარ გარსში აღწევს და ქნის წარზიდულობებს, რომლებიც მაგარი გარსის ენურ სინუსებში ბოლოვდება. მათ არაქნოიდულ ხაოებს უწოდებენ. მათი ზედაპირი ენების ენდოთელიუმით არის დაფარული. აღნიშნული ხაოები თავზურგტვინის სითხის რეაბსორბციაში მონაწილეობს.

რბილი გარსი ფაშარი შემაერთებული ქსოვილით იქმნება, რომელიც დიდი რაოდენობით სისხლძარღვებს შეიცავს. მართალია, იგი ძალიან ახლოს მდებარეობს ნეირონებთან და ნერვებთან, მაგრამ მათთან უშუალო კონტაქტს არ ამყარებს. მათ შორის გლიური უჯრედების უწყვეტი ფენაა, რომელიც ცნს-ს პერიფერიაზე ფიზიკურ ბარიერს ქნის. ეს ბარიერი ცნს-ს ორგანოებს თავზურგტვინის სითხისაგან გამოყოფს. რბილი გარსი ცნს-ს ორგანოების კონფიგურაციას იმორებს და ზოგიერთ ადგილებში გარკვეულ სიღრმეებში აღწევს მათში. გარედან რბილი გარსი



სურ. 12-6. თავის ტვინის გარსების სქემატური გამოსახულება. (L. Junqueira, J. Carneiro, R. Kelley, Basic Histology, 1998 მიხედვით)

მეზენქიმური წარმოშობის მეზოთელიუმით არის დაფარული. სისხლძარღვები ცნს-ში რბილი გარსით დაფარული გვირგვინით აღწევს. რბილი გარსი სისხლძარღვებს კაპილარული ქსელის წარმოქმნამდე სცილდება. ცნს-ში კაპილარების კედლები გლიური უჯრედების მორჩების უწყვეტი შრით არის დაფარული.

ცნს-ში სისხლსა და ნერვულ უჯრედებს შორის იქმნება **ქემა-ენცეფალური ბარიერი**. ეს ფუნქციური ბარიერია, რომელიც სისხლიდან ნერვულ ქსოვილში ნივთიერებათა ცვლას აკონტროლებს. ამ ბარიერის კაპილარები სომატური ტიპისაა (იხ. თავი 13). კაპილარების ამომფენი ენდოთელური უჯრედები ერთმანეთს მკვრივი კონტაქტების მეშვეობით უკავშირდება. ენდოთელური უჯრედების მემბრანა ფენესტრებსა და

ფორებს არ წარმოქმნის. მათში პინოციტოზური ბუშტუკების რაოდენობა უმნიშვნელოა. კაპილარის კედელზე გლიური უჯრედების მორჩები უწყვეტ ფენას ქმნის, რაც, თავის მხრივ, კაპილარის დაბალ გამტარუნარიანობას განაპირობებს (სურ. 12-7).

ამოზირი კლინიკასთან
 ქემა-ენცეფალური ბარიერი გაუმტარია ანტიბიოტიკების, მთელი რიგი სამკურნალო წამლო საშუალებების და ზოგიერთი ნეიროტრანსმიტერისათვის (მაგ. დოფამინისათვის).
 ცენტრალური ნერვული სისტემის ზოგიერთი დაავადების დროს ქემა-ენცეფალური ბარიერის მაღალი შერჩევითი განვლადობა უარყოფით როლს ასრულებს, ვინაიდან ხელს უწყობს უჯრედ-შორის სივრცეში ტოქსინებისა და უცხო მებტაოლიტების დაგროვებას. მანიტოლი კაპილარების ენდოთელურ უჯრედებს შორის მკვრივ კონტაქტების დროებით გახსნას უზრუნველყოფს და ქემა-ენცეფალურ ბარიერში სამკურნალო წამლო საშუალებების გასვლას უწყობს ხელს.



სურ. 12-7. პემა-ენცეფალური ბარიერის აგებულების სქემა.

ქოროიდულ წნულში თავზურგტვინის სითხე გამოშუშავდება. ქოროიდული წნული შედგება რბილი გარსის ნაკეცებისაგან, რომლებიც პარაკუჭებში აღწევენ. წნული III და IV პარაკუჭის სახურავში და ლატერალური პარაკუჭების კედლებში მდებარეობს. ეს ვასკულური (სისხლძარღვოვანი) სტრუქტურაა, რომელიც გაფართოებული ფენესტრირებული კაპილარებით იქმნება.

ქოროიდული წნულის სისხლძარღვები რბილი გარსის ფაშარ შემაერთებულ ქსოვილში მდებარეობს და ერთშიინი ბრტყელი ეპითელიუმით არის დაფარული. ამ უჯრედებს იონთა ტრანსპორტი მონაწილე უჯრედების აგებულება აქვს. ქოროიდული წნულის ძირითადი ფუნქცია თავზურგტვინის სითხის წარმოქმნაა, რომელიც პარაკუჭებს, ზურგის ტვინის არხს, სუბარაქნოიდულ სივრცეს და პერივასკულურ სივრცეს ავსებს. თავზურგტვინის სითხე ძალიან მნიშვნელოვანია ცნს-ს ნორმული მეტაბოლიზმისათვის და დამცველობით როლს ასრულებს.

თავზურგტვინის სითხე უფერული, გამჭვირვალე, დაბალი სიმკვრივის ნიეთიერებაა ცილების უმნიშვნელო შემცველობით. მასში მცირე რაოდენობით ჩამოფცქენილი უჯრედები და 1მშ-ში 2-5 ლიმფოციტი შეიძლება იყოს. ეს სითხე ცირკულირებს პარაკუჭებში, საიდანაც სუბარაქნოიდულ სივრცეში გადა-



სურ. 12-8. პერიფერიული ნერვის აგებულება განივკვეთი.

დის. აქ არაქნოიდული ხაოების გაელით სითხე ენურ ცირკულაციაში ხედება.

ნერველ ქსოვილში ლიმფური ძარღვები არ არის.

აპოფიზი კლინიკისათვის
 თავზურგტვინის სითხე ქოროიდული წნულის მიერ მუდმივად გამოშუშავდება. ამიტომ ამ სითხის აბსორბციის დარღვევა თავის ტვინის შეშუპებას განაპირობებს. ამ მდგომარეობას პიდროცეფალია ეწოდება. ნაყოფში და ახალშობილში პიდროცეფალია თავის გაიდდებას იწვევს, რასაც თან ახლავს გონებრივი და კუნთოვანი სისტემის უნუქციის დარღვევები. სათანადო მკურნალობის არარსებობისას დააუადება სიკვდილით შთავრდება.

პერიფერიული ნერვული სისტემა

პერიფერიული ნერვული სისტემა ნერვების, განგლიებისა და ნერვული დაბოლოებებისაგან შედგება. პერიფერიული ნერვული სისტემა სამი ტიპის ნეირონს შეიცავს. ესენია პერიფერიული მგრძნობიარე ნეირონები, რომელთა სხეულები ზურგის ტვინის უკანა ფსვის განგლიაში (მალთაშუა კენაში) მდებარეობს და პარასიმპატიკური და სიმპატიკური პერიფერიული მამოძრავებელი ნეირონები, რომლებიც, შესაბამისად, პარასიმპატიკურ და სიმპატიკურ განგლიებში მდებარეობენ. სამივე

სახის უჯრედები, თანამდე გლიურ უჯრედებთან ერთად, ნერვული ქედის უჯრედებთან ერთად.

წამშობი. ნერვი ნერვულ ბოჭკოთა კონებისაგან შედგება, რომელსაც გარს შემაერთებელი ქსოვილი აკრავს (სურ. 12-8).

მკერძი შემაერთებული ქსოვილის ფიბროზულ შალითას, რომელიც ნერვს გარედან ფარავს, *ეპინევრიუმი* ეწოდება. ეპინევრიუმი ნერვის შიგნით გრძელდება და ნერვულ ბოჭკოთა კონებს შორის სივრცეებს ავსებს. ნერვულ ბოჭკოთა თითოეულ კონას *პერინევრიუმი* აკრავს გარს. იგი ბრტყელი, ეპითელიუმის მაგარი უჯრედების შრეებისაგან შედგება. თითოეული შრის უჯრედები ერთმანეთს მკერძი კონტაქტების მეშვეობით უკავშირდება, რის გამოც პერინევრიუმი მთელი რიგი მაკრომოლეკულებისათვის ფიზიკურ ბარიერს ქმნის და ნერვული ბოჭკოების დაცვაში მონაწილეობს. პერინევრიუმის შიგნით თითოეულ ნერვულ ბოჭკოს თხელი შემაერთებელქსოვილოვანი შალითა – *ენდონევრიუმი* აქვს. ენდონევრიუმი დიდი რაოდენობით ნაზი რეტიკულური ბოჭკოებია, რომლებსაც შვანის უჯრედები წარმოქმნის. ნერვების მეშვეობით თავისა და ზურგის ტვინის ცენტრები გრძნობათა ორგანოებსა და ეფექტორებს (კუნთები, ჯირკვლები და ა.შ.) შორის კავშირს ამყარებს. ნერვის შემადგენლობაში როგორც აფერენტული, ისე ეფერენტული ბოჭკოები შედის. აფერენტულ ბოჭკოებს ინფორმაცია შიგა და გარე გარემოდან ცნებაში მიჰქვით, ეფერენტულ ბოჭკოებს კი იმპულსი ცნება-დან ეფექტორულ ორგანოებთან მოჰქვით. თუ ნერვები მხოლოდ მგრძნობიარე ბოჭკოებისაგან შედგება, მათ *სენსორულ ნერვებს* უწოდებენ, ხოლო თუ მხოლოდ მამოძრავებელ ბოჭკოებს, რომელთაც ინფორმაცია მუშა ორგანოებთან მიჰქვით – *მოტორულ ნერვებს*. ნერვების უმეტესობა *შერეული* ხასიათისაა, ანუ როგორც სენსორულ, ისე მოტორულ ბოჭკოებს შეიცავს. ასეთი

ნერვების შემადგენლობაში, როგორც მიეღინიანი, ისე უმიეღინიო ნერვული ბოჭკოები შედის. ზურგის ტვინიდან 31 წყვილი, თავის ტვინიდან კი 12 წყვილი ნერვი გამოდის. ზურგის ტვინის ნერვები შერეული ხასიათისაა. თავის ტვინის ნერვებიდან I, II და VIII – მგრძნობიარე ბოჭკოებს, III – მოტორულ და პარასიმპათიურ ბოჭკოებს, IV, VI, XI და XII – მოტორულ ბოჭკოებს, VII, IX, და X კი – მგრძნობიარე, მოტორულ და პარასიმპათიურ ნერვულ ბოჭკოებს შეიცავს.

განგლიები. განგლიები ოვალური ფორმის სტრუქტურებია, რომელიც ნეირონთა სხეულებს, მათ მფარავ გლიურ უჯრედებსა და შემაერთებელ ქსოვილს შეიცავს. არჩევენ *სენსორულ (მგრძნობიარე)* და *ავტონომიურ* განგლიებს.

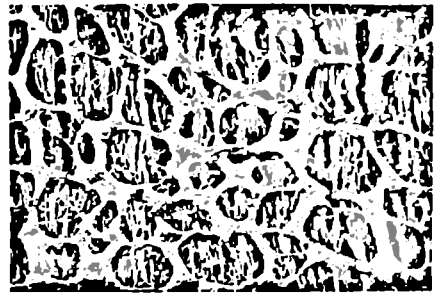
სენსორული ბანალიზმი. სენსორული განგლიები პერიფერიიდან აფერენტულ იმპულსებს იღებს და მათ ცნება-ს გადასცემს. არჩევენ *კრანიალ* ან *თავის ტვინის განგლიებს* და *მალთაშუა* ან *ზურგის ტვინის კვანძებს* (განგლიებს). სენსორული განგლიების ნეირონების სხეულები დიდი ზომისაა. ზურგის ტვინის კვანძები და თავის ტვინის კვანძების ნაწილი ფსევდონიპოლარული ნეირონებით იქმნება. პერიკარიონების ირგვლივ დიდი რაოდენობით გლიური უჯრედებია, რომელთაც *სატელიტურ უჯრედებს* უწოდებენ. განგლიები გარედან დაფარულია შემაერთებელი ქსოვილით, რომელიც ნეირონთა შორისაც ქმნის ჩანაფენებს (სურ. 12-9).

ამტონომიური ბანალიზმი. ავტონომიური განგლიები ავტონომიური ნერვული სისტემის შემადგენელი ნაწილია.

ავტონომიური (ბერძნ. *autos*, საკუთარი + *nomos*, კანონი) ნერვული სისტემა შინაგანი ორგანოების ფუნქციონირებას აკონტროლებს და ორგანიზმის შიგა გარემოს მუდმივობის (ჰომეოსტაზის) შენარჩუნებაში მონაწილეობს. ტერმინი „ავტონომიური“ მთლად სწორი არ არის. მართალია, იგი ფართოდ იხმარება, მაგრამ მას ფუნქციურ მნიშვნელობა უფრო



სურ. 12-9 სენსორული (ზურგის ტენის) განგლის ფსევდოპოლიარული ნეირონები. ჰისტოლოგიური პრეპარატი. (B. Young, J.W. Heath, Wheeler's Functional Histology, Churchill Livingstone, 4-th edition, 2000 მიხედვით).



სურ. 12-10. ნაწლავის კედლის ინტრამუარული კვანძის სკანოგრამა (Bloom and Fawcett, A Textbook of histology, 1994 მიხედვით).

აქვს. ამ სისტემის ფუნქციების უმეტესობა ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში იღებს სათავეს და მის მიერვე რეგულირდება.

ანატომიურად ეს სისტემა ცნს-ში მოთავსებული ნერვული უჯრედების, მათი ბოჭკოების (რომლებიც ცენტრალურ ნერვულ სისტემას თავის ან ზურგის ტენის ნერვების შემადგენლობაში ტოვებს) და სხედასხვა უბანში მოთავსებული განგლიებისაგან შედგება. ამდენად, ავტონომიური ნერვული სისტემა ორ ნეირონიანი სისტემაა. ამ სისტემის პირველი ნეირონი ცნს-ში მდებარეობს. მისი აქსონი უკავშირდება მეორე მულტიპოლარულ ნეირონს, რომელიც პერიფერიულ ნერვულ სისტემის განგლიაში მდებარეობს. პირველი ნეირონის აქსონს *პრეგანგლიური ბოჭკო* ეწოდება, ხოლო მეორე ნეირონის აქსონს, რომელიც მუშა ორგანოზე ბოლოვდება – *პოსტგანგლიური ბოჭკო*.

თირკმელზედა ჯირკვლის ტენიოვანი ნივთიერება ერთადერთი შინაგანი ორგანოა, რომელიც მხოლოდ პრეგანგლიურ ბოჭკოებს ღებულობს. მისგან პოსტგანგლიური ბოჭკოები აღარ გამოდის. ამ ორგანოს განგლიური უჯრედების უმეტესობა სეკრეტულ უჯრედებად დიფერენცირდება და ადრენალინისა და ნორადრენალინის გამოშუშავებას ახდენს.

ავტონომიური განგლიები ავტონომიური

ნერვების გზაზე მდებარე ბოლქვის მაგარი გაბანიერებია. მათი ნაწილი უშუალოდ ორგანოების კედლებში მდებარეობს (ძირითადად, საჭმლის მომნელებელი ტრაქტის ორგანოებში) და მათ *ინტრამუარულ კვანძებს* უწოდებენ (სურ. 12-10) ასეთ კვანძებს საკუთარი შემართქვილილოვანი კაფსულა არა აქვს.

ავტონომიური განგლიების უჯრედები, ჩვეულებრივ, მულტიპოლარულია და სატელიტური უჯრედებით არის დაფარული.

ანატომიურად და ფუნქციურად ავტონომიური ნერვული სისტემა ორ, *სიმპატიკურ* და *პარასიმპატიკურ* ნაწილებად იყოფა. ყველა პრეგანგლიური ბოჭკოსა და პარასიმპატიკური სისტემის პოსტგანგლიური ბოჭკოების სინაფსურ ბუშტუკებში ქიმიური მედიატორი აცეტილქოლინა ნერვული ბოჭკოები, რომლებიც აცეტილქოლინს შვიცავენ *ქოლინერგული ბოჭკოების* სახელით არის ცნობილი. სიმპატიკური სისტემის პოსტგანგლიური ბოჭკოების მედიატორი ნორადრენალინა ასეთ ბოჭკოებს *ადრენერგული ბოჭკოები* ეწოდება.

სიმპატიკური სისტემის ბირთვები (ნერვულ სხეულთა გროვები) ზურგის ტენის გულ-მკერდისა და წელის სეგმენტებში მდებარეობს, რის გამოც ამ ნაწილს ავტონომიური ნერვული სისტემის *თორაკო-ლუმბალურ* ნაწილსაც უწოდებენ. ამ ნეირონების

აკონები ცენტრალურ ნერვულ სისტემას ზურგის ტვინის გულმკერდისა და წელის ნერვების შემადგენლობაში ტოვებს.

პარასიმპატიკური სისტემის ბირთვები შუა და მოგრობ ტვინსა და ზურგის ტვინის გავის სეგმენტებში მდებარეობს. მათი პრეგანგლიური ბოჭკოები ცენტრალურ ნერვულ სისტემას თავის ტვინის III, VII, IX და X წყვილი და გავის I, II, III და IV წყვილი ნერვების შემადგენლობაში ტოვებს. ამ ნაწილს ავტონომიური ნერვული სისტემის კრანო-საკრალურ ნაწილსაც უწოდებენ.

პარასიმპატიკურ ნერვულ სისტემაში ავტონომიური განგლიების ნეირონები უფრო მცირე ზომისაა, ვიდრე სიმპატიკურ სისტემაში. ისინი, როგორც წესი, უშუალოდ მუშაორგანოს სისქეში ან მასთან ძალიან ახლოს მდებარეობს. ასეთ შემთხვევებში პრეგანგლიური ბოჭკოები უშუალოდ ორგანოში აღწევს და მეორე ნეირონზე ბოლოვდება.

ორგანოთა უმეტესობა, როგორც სიმპატიკურ, ისე პარასიმპატიკურ ინერვაციას ღებულობს. თითოეული ორგანოსათვის ავტონომიური ნერვული სისტემის ეს ორი ნაწილი ანტაგონისტური (საპირისპირო) მოქმედებით ხასიათდება.

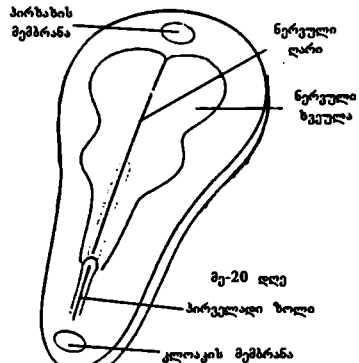
ნერვული სისტემის ბანვითარება

სახელმძღვანელოს III თავში აღწერილია ემბრიონული განვითარების III კეირას როგორ წარმოიქმნება ნერვული ფირფიტა. III კეირის ბოლოს ნერვული ფირფიტა ფართო კრანიული და ვიწრო კაუდალური ნაწილისაგან შედგება (სურ. 12-11). კრანიული ნაწილი თავის ტვინს, კაუდალური ნაწილი კი ზურგის ტვინს აძლევს დასაბამს. უკვე მე-19-ე დღისათვის ნერვული ფირფიტის კრანიულ (თავის ტვინის) ნაწილში ერთმანეთი-

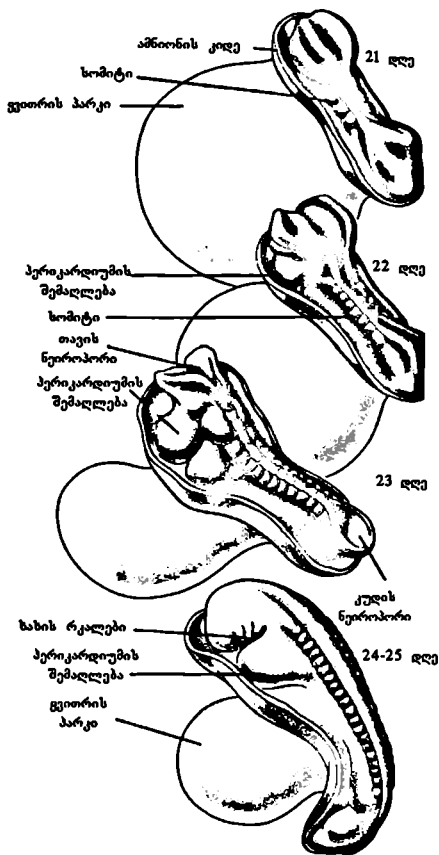
საგან მცირე ღარებით გამოყოფილი სამი ნაწილი განირჩევა, რომლებიც წინა, შუა და უკანა ტვინს აძლევს დასაბამს.

22-ე დღეზე ნერვულაცია (ნერვული ლულის წარმოქმნა) იწყება და 24-ე დღისათვის თავის ნეიროპორი იხურება (სურ. 12-12). ამის შედეგად ნერვული ლულის წინა ნაწილში განირჩევა სამი გავანიერებული უბანი, რომლებსაც ტვინის პირველად ბუშტუკებს უწოდებენ.

ნერვული ფირფიტის კრანიული ნაწილის უჯრედები ძალიან ინტენსიურად მრავლდება, რის გამოც ეს უბანი მნიშვნელოვნად სქელდება. ემბრიონული განვითარების IV-VIII კეირებს შორის ნერვული ლულის თავის ტვინის ნაწილი სამ კარგად გამოხატულ ნაღრეს ქმნის. პირველი მათგანი შუა ტვინის მიდამოში ჩნდება. დაახლოებით 22-ე დღისათვის ნერვული ლულის კრანიული ნაწილი მოხრას იწყებს. მოხრის ადგილი შუა ტვინის (მეზენცეფალონის) მიდამოს შეესაბამება და მას მეზენცეფალური



სურ. 12-11. ემბრიონული განვითარების მე-20-ე დღე. ნერვული ფირფიტა ფართო კრანიული და ვიწრო კაუდალური ნაწილისაგან შედგება. ნერვული ღარი წარმოქმნილია. (W.J.Larsen, Essentials of human embryology, 1998 მიხედვით).



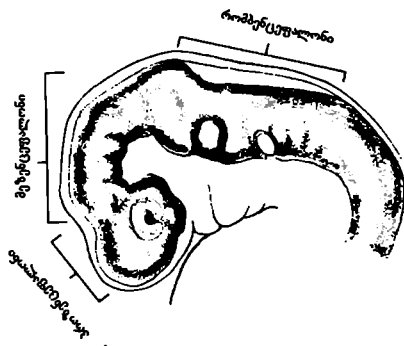
უკანა ტვინს – რომბენცეფალონს წარმოქმნის (სურ. 12-13). თავის ტვინის განვითარების ამ ეტაპს სამბუშტუკოვან სტადიას უწოდებენ.

დაახლოებით 21-ე დღეზე ნერეული ლულის თავის ტვინის ნაწილში ჩნდება მცირე ზომის სეგმენტები, რომლებსაც ნეირომერები ეწოდება. მომავალი პროზენცეფალონის მიდამოში სულ მცირე – 6, მეზენცეფალონის მიდამოში – 1 და რომბენცეფალონის მიდამოში 9 ნეირომერი წარმოიქმნება (სურ. 12-14). უკანა ტვინის 9 სეგმენტიდან 1 ყელის სეგმენტია, რომელიც რომბენცეფალონის შევიწროებულ ნაწილს შეესაბამება და 8 რომბომერია (r1 – r8). ნეირომერები გარდამავალი სტრუქტურებია და დაახლოებით მეექვსე კეირისათვის მათი გარჩევა უკვე შეუძლებელია. როგორც ვარაუდობენ, ნეირომერების წარმოქმნა პარაკსიული მეზოდერმისა და სალაყურე რკალების სეგმენტაციასთან უნდა იყოს დაკავშირებული.

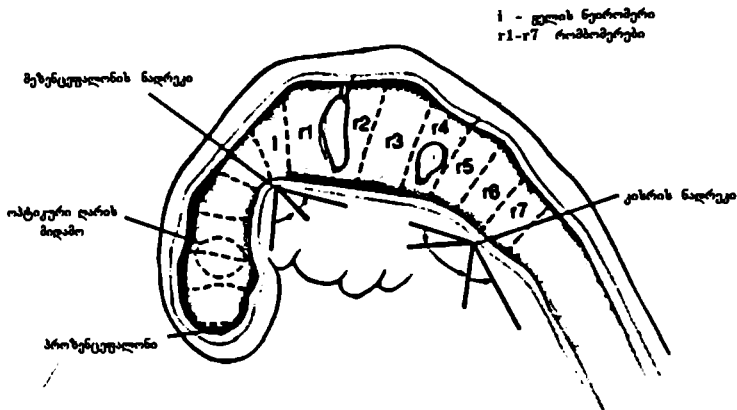
მე-5-ე კვირაზე ზურგის ტვინსა და რომბენცეფალონის კაუდალურ ნაწილს შორის წარმოიქმნება მეორე ენტრალური ნადრეკი,

სურ. 12-12. ნერეული ღარის ლატერალური კიდები ერთმანეთს პირველად 22-ე დღეზე კეფა-კისრის მიდამოში უერთდება. თავისა და კულის ნეიროპორები ღიაა. თავის ნეიროპორი 24-ე, კულის ნეიროპორი კი – 26-ე დღეზე იხურება. (W.J.Larsen, Essentials of human embryology, 1998 მიხედვით).

(თავის) ნახევრი ეწოდება. მე-4-5 კეირის მანძილზე ამ ნახევრის წინ მდებარე უბანი პროზენცეფალონი (წინა ტვინი) ენტრალური და შემდგომ კაუდალური მიმართულებით იხრება და უშუალოდ შუა ტვინის – მეზენცეფალონის ქვეშ განათავსდება. მეზენცეფალონის უკან მდებარე ნაწილი



სურ. 12-13. თავის ტვინის განვითარების სამბუშტუკოვანი სტადია. (W.J.Larsen, Essentials of human embryology, 1998 მიხედვით).

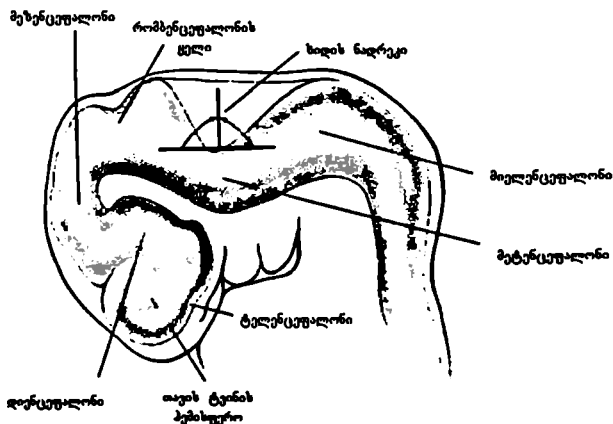


სურ. 12-14. განვითარების 26-ე დღეზე პროზენცეფალონში 6, მეზენცეფალონში 1 და რომბენცეფალონში 8 ნეორომერი (1 ცელის და 7 რომბომერი) განიჩქევა. (W.J.Larsen, Essentials of human embryology, 1998 მიხედვით).

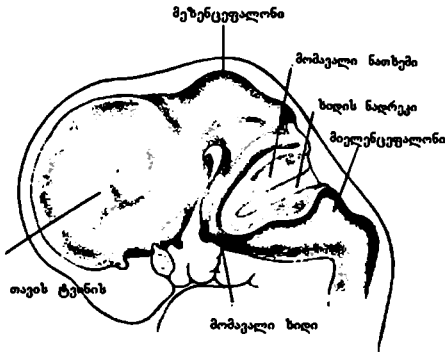
რომელსაც კისრის ნადრეკი ეწოდება. ეს პროცესი VIII კეირისათვის სრულდება. თავისა და კისრის ნადრეკების წარმოქმნა ჩანასახის კრანო-კაუდალური მიმართულებით მოხრასთან არის დაკავშირებული.

მე-5 კეირის განმეფლობაში წინა ტვინი (პროზენცეფალონი) და უკანა ტვინი (რომბენცეფალონი) თავის მხრივ ორ ნაწილად

იყოფა. პროზენცეფალონი ტელენცეფალონსა და დიენცეფალონს, ხოლო რომბენცეფალონი მეტენცეფალონსა და მიელენცეფალონს წარმოქმნის. თავის ტვინის განვითარების ამ ეტაპს ხუთბუშტუკიანი სტადია ეწოდება. (სურ. 12-15). თითოეულ ბუშტუკში ნერვული ლულის არხი წარმოქმნის გაფართოებულ დრუს, რომელსაც პირველადი (პრიმიტიული)



სურ. 12-15. თავის ტვინის განვითარების ხუთბუშტუკიანი სტადია. (W.J.Larsen, Essentials of human embryology, 1998 მიხედვით).



სურ. 12-16. განვითარების 50-ე დღე. ხიდის ნადრეკი ღრმადდება, რის შედეგადაც მეტენცეფალონი მიელენცეფალონის უკან გადაინაცვლებს. (W.J.Larsen, Essentials of human embryology, 1998 მიხედვით).

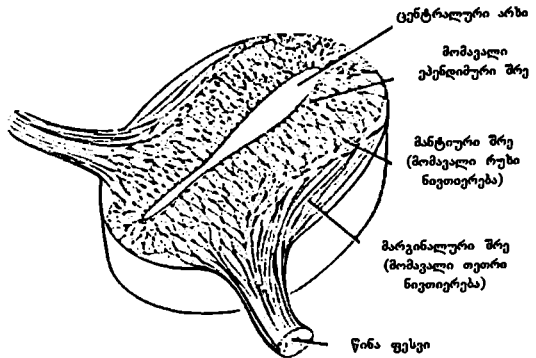
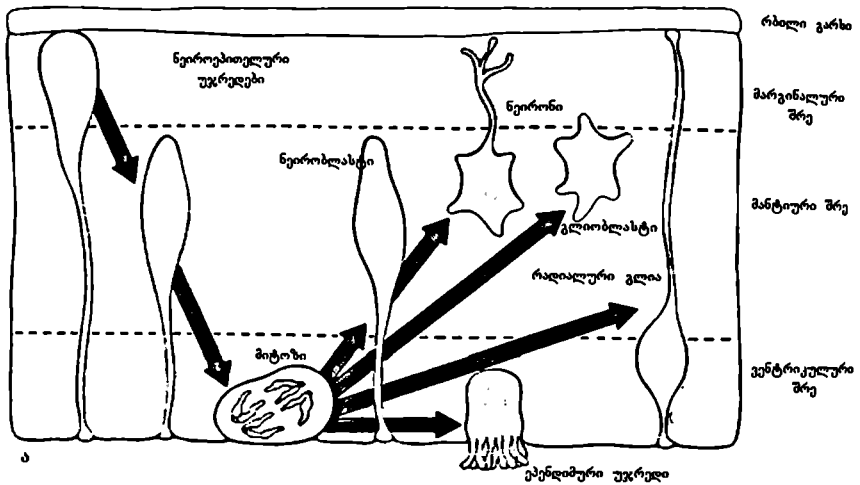
პარაკუტი ეწოდება. შემდგომში ისინი საბოლოო პარაკუტებს წარმოქმნიან.

მეხუთე კვირის მანძილზე მეტენცეფალონში, მომავალი ხიდის მიდამოში, კისრის ნადრეკის საპირისპირო მიმართულებით წარმოიქმნება მესამე ნადრეკი, რომელსაც **ხიდის ნადრეკი** ეწოდება. მე-5-ე კვირისათვის მისი გაღრმავება მეტენცეფალონის შემდგომ ჩადრეკას განაპირობებს, რის შედეგადაც ეს უკანასკნელი მიელენცეფალონის უკან გადაინაცვლებს. მეტენცეფალონის ამ ნაწილიდან ხიდი ვითარდება (სურ. 12-16). ნერვული ლულის ღრუ, რომელიც ამ მიდამოში მდებარეობს, IV პარაკუტს აძლევს დასაბამს.

თავის ტვინში განვითარების პროცესში მიმდინარე ცვლილებების აღწერის გაადვილების მიზნით ამ უკანასკნელს ორ ნაწილად – ტვინის ღეროდ, რომელიც ზურგის ტვინის უშუალო გაგრძელებას წარმოადგენს და უმაღლეს ცენტრებად ყოფენ. ტვინის ღეროს შემადგენლობაში მიელენცეფალონი, მეტენცეფალონის ნაწილი (რომელიც ხიდს წარმოქმნის) და მეზენცეფალონი შედის, უმაღლეს ცენტრებს კი პროზენცეფალონი და მეტენცეფალონის დარჩენილი ნაწილი (საიდანაც ნათხები წარმოიქმნება) ეკუთვნის.

კაფშირი ძვინიკასთან
 ნერვული ლულის დეფექტები – ნეიროლაციის პროცესის დარღვევა ნერვული მილის სხედასხვა სახის დეფექტის განვითარებას იწვევს. ასეთი დეფექტების განვითარება III-IV კვირაზე ხდება. ნერვული ლულის დეფექტი შეიძლება ღია ან დახურული ტიპის იყოს. განსაკუთრებით მძიმეა ღია დეფექტი.
 სრული დიზრაფიზმი (კრანორაქიშიზიზი) ღია დეფექტია, რომელიც თავისა და ზურგის ზედაპირზე ნერვული ლულის მთელ სიგრძეზე გახსნით ხასიათდება. ლოკალური დიზრაფიზმის შემთხვევაში ნერვული ლულის მხოლოდ ქვემო ნაწილია გახსნილი. ასეთი ტიპის დეფექტებს ეკუთვნის ღუმბო-საკრალური მიელოშიზიზი ან ზურგის ტვინის ღია თიაქარი (spina bifida aperta). ღია დეფექტის ერთერთი სახეა აგრეთვე თავის ტვინის ტრალური დიზრაფიზმი, რომელსაც კრანოშიზიზი ან ანენცეფალია ეწოდება. ამ შემთხვევაში ნერვული ლულის ზურგის ტვინის ნაწილი ჩეულებრივ ვითარდება. ასეთი დეფექტის მქონე ნაყოფის უმეტესობა დაბადებიდან რამდენიმე საათში იღუპება.
 ნერვული ლულის დახურული ტიპის დეფექტის შემთხვევაში დაზიანება კანით არის დახურული. ნერვული ლულის ზურგის ტვინის მიდამოში ამ დეფექტს ზურგის ტვინის დახურული თიაქარი (spina bifida occulta) ეწოდება. ასეთი დეფექტის მიდამოში ზურგის კანზე აღინიშნება თმინობა, პიგმენტური ნეკუსი (ხალი), ლიპომა (ცხიმოვანი ქსოვილის მასა). თავის ტვინის მიდამოში ნერვული ლულის დახურულ დეფექტებს ენცეფალოცელეს უწოდებენ, როდესაც თავის ტვინის ქსოვილი ქალაშია გამოსული. დიდი ენცეფალოცელე მნიშვნელოვნად აუარესებს ნეიროლოგიურ ფუნქციებს და საფრთხეს უქმნის სიცოცხლეს.

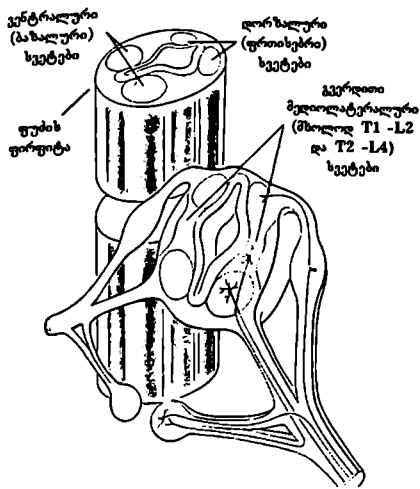
ნერვული მილის უჯრედების დიფერენციაცია პირველად რომენცეფალონის მიდამოში იწყება. ნერვული მილის წარმოქმნის კეალდაკეად ეს პროცესი კრანო-კაუდალური მიმართულებით ვრცელდება. ნეირონები, ოლიგოდენდროგლიოციტები, ასტროციტები და ეპენდიმოციტები უშუალოდ ნერვული ლულის სანათურის ამომყენი უჯრედებიდან ვითარდება. ამ შრეს **ვენტრიკულური შრე** ეწოდება (სურ. 12-17). თავდაპირველად ვენტრიკულური შრის უჯრედებიდან დიფერენცირდება ნეირობლასტები, რომლებიც ცენტრალური ნერვული სისტემის ნეირონებს აძლევს დასაბამს. ახლადწარმოქმნილი ნეირობლასტები ნერვული ლულის პერიფერიაზე



სურ. 12-17. ნერვული ღულის ციტოდიფერენციაცია. ნერვული ღულის უჯრედები თავდაპირველად სიგრძეში მატულობს (აბ), შემდეგ კი მიტოზურ გაყოფას და დიფერენციაციას იწყებს. დიფერენციაციის შედეგად თანმიმდევრობით ჯერ ნეირონები, შემდეგ კი გლიური უჯრედები წარმოიქმნება. ნეირონების დიფერენციაციის შემდეგ (გ) ნერვული მილის კედელში ვენტრიკულური, მანტიური და კიდურა (მარგინალური) შრე განირჩევა. (W.J.Larsen, Essentials of human embryology, 1998 მიხედვით).

განსახლდება და მანტიურ შრეს წარმოქმნის. მანტიური შრე ცენტრალური ნერვული სისტემის რუხ ნივთიერებას აძლევს დასაბამს. ნეირობლასტებს დიფერენციაციის პროცესში უყალიბდება მორჩები, რომლებიც მანტიური შრიდან გამოდის და ნერვული ღულის კიდურა მიდამოებში განლაგდება. ამ შრეს მარ-

გინალური შრე ეწოდება. მარგინალური შრე პერიკარიონებს არ შეიცავს. მასში მხოლოდ ნეირონების მორჩები მდებარეობს და იგი ცენტრალური ნერვული სისტემის თეთრ ნივთიერებას აძლევს დასაბამს. ნეირობლასტების დიფერენციაციის კვალდაკვალ ვენტრიკულური შრის უჯრედები წარმოქმნის



სურ. 12-18. ნერვული ლულის ზურგის ტეინისა და რომენცკუალონის მიდამოს მანტიური შრის უჯრედები ორ, ვენტრალურ და ორ დორზალურ სვეტს ქმნის. მოგვიანებით გვერდითი (მელიო-ლატრალური) სვეტებიც წარმოიქმნება. (W.J.Larsen, Essentials of human embryology, 1998 მიხედვით).

გლიობლასტებს, რომლებიც ოლიგოდენდროგლიოციტებად და ასტროციტებად დიფერენცირდება. ეს უჯრედები დიფერენციაციასთან ერთად მანტიურ და მარგინალურ შრეში განსახლდება. სულ ბოლოს ვენტრიკულური შრის უჯრედები წარმოქმნის ეპენდიმურ უჯრედებს, რომლებიც ზურგის ტეინის არხსა და თავის ტეინის პარაკუჭებს ამოფენს. ნერვული ლულის ღრუ ზურგის ტეინის არხს და პარაკუჭების ღრუებს აძლევს დასაბამს.

მეოთხე კეირის ბოლოს ნერვული ლულის არხის ორივე მხარეს მანტიური შრის ნეირობლასტები დაჯგუფებას იწყებს და თანდათანობით უჯრედთა ოთხ სვეტს წარმოქმნის. წინა ორ სვეტს **ვენტრალური ანუ ბაზალური სვეტები**, ხოლო უკანა ორ სვეტს **დორზალური ანუ ფრთისებრი სვეტები** ეწოდება. ნერვული ლულის ღრუს დორზალურად და ვენტრალურად მდებარე უბნებს, შესაბამისად, **სახურავის და ფუძის ფორიტები** ეწოდება (სურ. 12-18).

ნეირონების აგრეგაცია (დაჯგუფება) პირველად ტეინის ღეროს მიდამოში ბაზალური სვეტების წარმოქმნით იწყება. მეოთხე კეირის ბოლოსათვის ეს პროცესი ნერვული ლულის ზურგის ტეინის მონაკეითის მთელ სიგრძეზე ვრცელდება.

ნეირონების დიფერენციაციის პროცესი თავდაპირველად ვენტრალური (ბაზალური) სვეტების ნეირობლასტებში იწყება.

ზურგის ტეინის ბაზალური სვეტების ნეირონები ზურგის ტეინის ნერვების მოტორულ ბირთვებს ქმნის. ოდნავ მოგვიანებით, ზურგის ტეინის გულმკერდის 12-ე სეგმენტის, წელის I და II სეგმენტისა და გავის II-IV სეგმენტის მიდამოში მანტიური შრის ნეირობლასტები დამატებით გვერდით (მელიოლატრალურ) სვეტებს წარმოქმნის. ამ სვეტების ნეირობლასტები ცენტრალურ ატრონიური მოტორულ ნეირონებს წარმოქმნის. ამასთან, გულმკერდისა და წელის რეგიონში სიმპატიკური სისტემის, ხოლო გავის მიდამოში პარასიმპატიკური სისტემის მოტორული ნეირონები წარმოიქმნება.

ყველაზე ბოლოს დორზალური სვეტების ნეირობლასტები იწყებს დიფერენციაციას და მათგან ჩართული (ასოციაციური) ნეირონები წარმოიქმნება. ისინი თავისა და ზურგის ტეინის ნერვების ასოციაციურ ბირთვებს ქმნიან.

ტეინის ღეროს ბაზალური სვეტების ნეირონები თავის ტეინის ნერვების (I – სასუნთქი და II – მხედველობის ნერვის გამოკლებით) მოტორული ბირთვების წარმოქმნას იწყებს. 28-ე დღისათვის ღეროში თავის ტეინის ნერვების ყველა მოტორული ბირთვი განიჩევა. დორზალური (ფრთისებრი) სვეტები დაახლოებით მეხუთე კეირის შუაში ყალიბდება და მეხუთე კეირის ბოლოსათვის თავის ტეინის ნერვების ყველა ასოციაციური ბირთვის გარჩევა შესაძლებელია.

ტეინის ღეროში ბაზალური და ფრთისებრი სვეტების ბირთვები 7 ჯგუფს ქმნის, რომელთაგან სამი მოტორულ, 4 კი – ასოცი-

კრანიული ნერვების ბირთვების ლოკალიზაცია თავის ტვინში

თავის ტვინის უბანი	შესაბამისი კრანიული ნერვები
ტენტორეალური	I წვეილი (სასუნთქი)
დიენტორეალური	II წვეილი (მხედველობის)
მეტენტორეალური	III წვეილი (თვალის მამოძრავებელი)
მეტენტორეალური	IV წვეილი (ჭალისებრი) წარმოიქმნება მეტენტორეალურში, მაგრამ შემდეგ მეტენტორეალურში გადაინაცვლებს; V (სამწვერა) წვეილი ამ ნერვის მგრძობიარე ბირთვები მეტენტორეალურსა და მიელენცეფალურში წარმოიქმნება და შემდეგ მეტენტორეალურში გადაინაცვლებს; მოტორული ბირთვები მეტენტორეალურში წარმოიქმნება და იქვე რჩება; VI წვეილი (განმზიხველი) VII წვეილი (სახის) VIII წვეილი (კარიბჭე-ლოკოინას)
მიელენცეფალური	IX წვეილი (ენა-სახის) X (ცთომილი) XI (დამატებითი) XII (ენისქვეშა)

აციურ ფუნქციას ასრულებს. აღსანიშნავია, რომ ტვინის ღეროში წარმოქმნილი ბირთვების ნაწილი წარმოქმნის ადგილს ტოვებს და ტვინის სხვადასხვა უბანში გადაინაცვლებს. კრანიული ნერვების ბირთვების განაწილება თავის ტვინის სხვადასხვა უბანში 12-1 ცხრილშია მოცემული.

რომბენცეფალონის დომინანტობა.

როგორც უკვე აღინიშნა, ნერვული ღულის დომინანტობა თავდაპირველად რომბენცეფალონის მიდამოში იწყება და შემდეგ კრანოკაუდალური მიმართულებით ერცვლდება. ნერვული ღულის ზურგის ტვინის მონაკვეთისაგან განსხვავებით, რომბენცეფალონის მიდამოში სახურავის ფირფიტა ძალიან ფართოა და თხელი, რის გამოც ვენტრალური და დორზალური სვეტები თითქმის ერთმანეთის პარალელურად მდებარეობს (სურ. 12-19).

რომბენცეფალონის ნერვული არხი (მომავალი IV პარაკუტი) მრავალწახნაგოვანი ფორმისაა. მისი ყველაზე განიერი უბანი ხიდის ნადრეკის მიდამოშია.

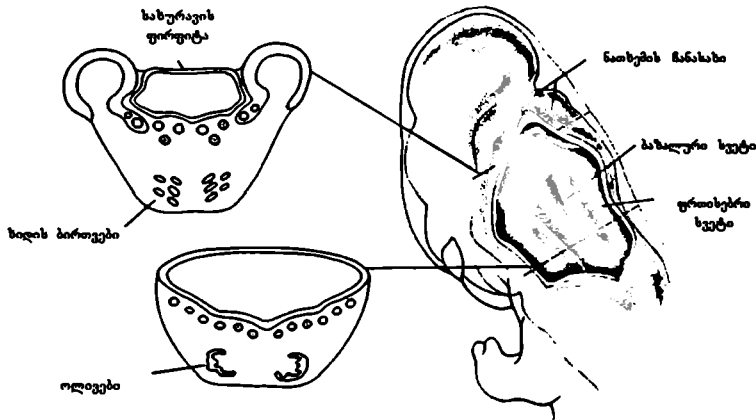
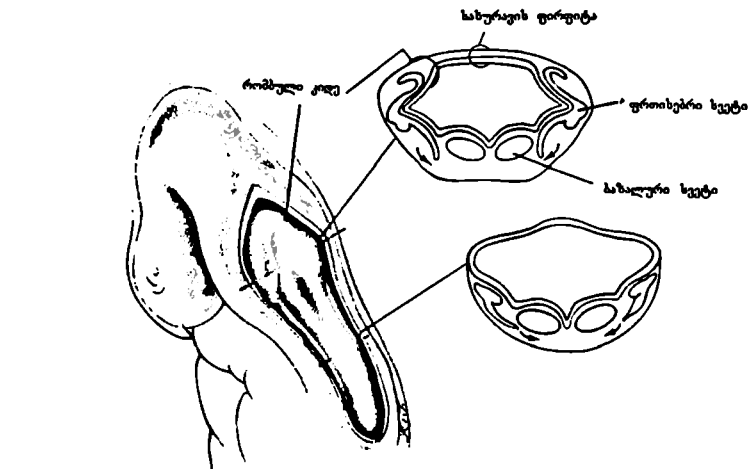
რომბენცეფალონი მოგრძო ტვინს, ხიდს და ნათხემს აძლევს დასაბამს. მოგრძო ტვი-

ნი მიელენცეფალონიდან, ხიდი და ნათხემი კი - მეტენტორეალონიდან ვითარდება.

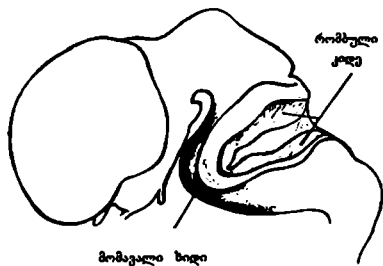
მოგრძო ტვინი ზურგის ტვინის უშუალო გაგრძელებას წარმოადგენს. მასში თავის ტვინის ნერვების ბირთვების დიდი ნაწილი მდებარეობს. აქვე მდებარეობს ნერვული ტრაქტები, რომლებიც ზურგის ტვინს თავის ტვინის უმაღლეს ცენტრებთან აკავშირებს. გარდა ამისა, იგი სუნთქვის, გულისცემის და სხვ. რეფლექსური მოქმედების მარეგულირებელ ცენტრებს შეიცავს.

ხიდი ძირითადად მასიური ტრაქტებისაგან შედგება, რომლებიც ზურგის ტვინს, ნათხემსა და თავის ტვინის დიდი ჰემისფერობის ქერქს შორის ამყარებს კავშირს. ხიდის ტრაქტები მეტენტორეალონის ბაზალური სვეტების მარგინალური შრიდან, ბირთვები კი - მანტიური შრიდან წარმოიქმნება.

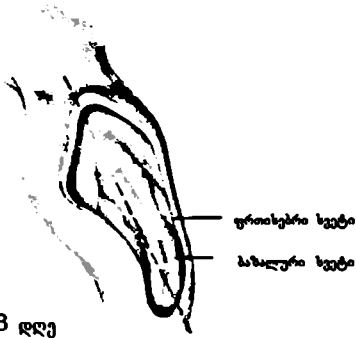
მეტენტორეალონის დორზალური (ფრთისებრი) სვეტები ნათხემს წარმოქმნის. დორზალური სვეტების გვერდითი კიდეები, რომლებიც სახურავის ფირფიტას ესაზღვრება, ხიდის ნადრეკის წინა ნაწილში ძალიან სქელია. აქ მათ რომბული კიდეები ეწოდება. (სურ. 12-20).



სურ. 12-19. რომბენცეფალონის დიფერენციაციის თანმიმდევრული სტადიები. (W.J.Larsen, Essentials of human embryology, 1998 მიხედვით).



სურ. 12-20. ემბრიონული განვითარების მე-8-ე კეირა. ნათხემისა და ხიდის განვითარების დასაწყისი. (W.J.Larsen, Essentials of human embryology, 1998 მიხედვით).



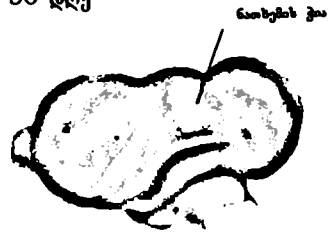
ა. 33 დღე



დ. 90 დღე



ბ. 35 დღე



ე. 120 დღე



გ. 50 დღე



ვ. 150 დღე

სურ. 12-21. ნათხმის განვითარება. ა, ბ. რომბული კიდევების უჯრედების გამრავლების შედეგად ნათხმის ფორფიტები წარმოიქმნება. გ. მოგვიანებით ნათხმის ჭია და ორი ლატერალური პემისფერი ყალიბდება. წარმოიქმნება პირველადი ღარი, რომელიც ნათხმის წინა და შუა ნაწილებად ყოფს. შემდგომში (დ, ე, ვ) ახალი ღარების წარმოქმნა და ნათხმის წილებად დაყოფა გრძელდება. (W.J.Larsen, Essentials of human embryology, 1998 მიხედვით).

დაახლოებით მე-6 კვირის ბოლოს რომ-ბული კიდევები სქედდება და ნათხემის წყვილ ფირფიტას წარმოქმნის (სურ. 12-21). მეორე თვის ბოლოს მზარდი რომბული კიდევები ერთმანეთს შუა ხაზზე უერთდება და წარმოქმნის ერთიან ფირფიტას, რომელიც IV პარკუჭის სახურავის ფირფიტას მთლიანად ფარავს.

მესამე თვის შუაში ნათხემი თანდათან ზომამში მატულობს, უკან იდრიკება და რომბენცეფალონის წინა (კრანიულ) ბოლოზე პანტელის ფორმის შემსხვილებას ქმნის. განვითარების ამ სტადიაზე ნათხემი განივი ლატერალური დარის მეშვეობით წინა (კრანიულ) და უკანა (კაუდალურ) ნაწილებად იყოფა. უკანა ნაწილი სუსტად არის განვითარებული. კრანიული ნაწილი ბევრად უფრო სწრაფად იზრდება და ნათხემის ძირითად კომპონენტს წარმოადგენს. იგი მედიალურ შემსხვილებას (ნათხემის ჭია) და ნათხემის პემისფეროებს აძლევს დასაბამს. მესამე თვის ბოლოს მთავარი პირველადი დარი ნათხემის ჭიასა და პემისფეროებს ორ - წინა და შუა წილად ყოფს. შემდგომი დარების (მეორადი, პირამიდული და ა.შ.) წარმოქმნის გზით თანდათანობით ნათხემის წილები წილაკებად იყოფა, რაც საბოლოოდ ნათხემის ზედაპირის ფართობს მნიშვნელოვნად ზრდის.

ნერვული ლულის სხვა უბნების მსგავსად, მეტენცეფალონის რომბული კიდის ნეიროეპითელიომი ენტრიკულურ, მანტიურ და მარგინალურ შრეებად დიფერენცირდება. მესამე თვის ბოლოს მარგინალურ შრეში ყალიბდება პროლიფერაციული უჯრედების ახალი შრე, რომელსაც გარეთა ჩანასახოვან შრეს უწოდებენ. ენტრიკულური შრის პროლიფერაციულ ზონას ამის შემდეგ შიგნითა ჩანასახოვანი შრე ეწოდება. მეოთხე თვიდან შიგნითა და გარეთა ჩანასახოვანი შრის უჯრედები ინტენსიურად მრავლდება და ნათხემის ნეირობლასტებს წარმოქმნის. შიგნითა ჩანასახოვანი შრე ნათხემის ბირთ-

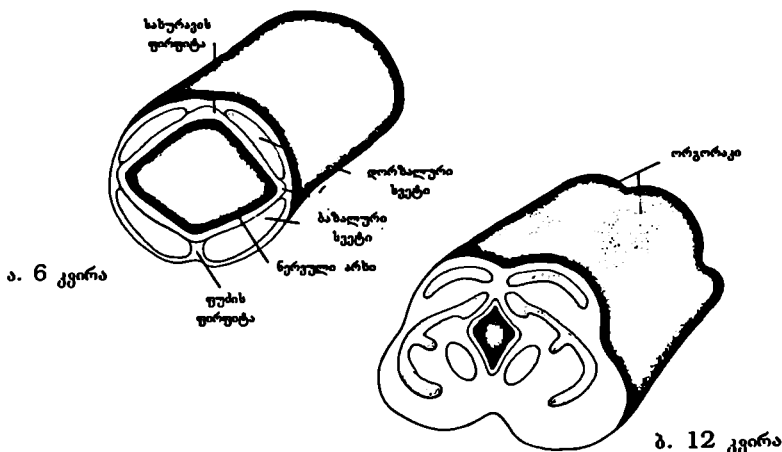
ვულ ნეირობლასტებსა და პურკინიეს ნეირობლასტებს აძლევს დასაბამს. ბირთვული ნეირობლასტები ნათხემის სიღრმეში გადაინაცვლებს და ნათხემის ბირთვებს აძლევს დასაბამს. პურკინიეს ნეირობლასტები ნათხემის ზედაპირს აღწევს და ქერქის განგლიური შრის პურკინიეს უჯრედებს წარმოქმნის. პურკინიეს უჯრედების აქსონები ნათხემის ბირთვების ნეირონებთან ამყარებს კავშირს. ეს აქსონები ნათხემის ერთადერთ დაღმავალ (ეფერენტულ) გზას წარმოქმნის.

გარეთა ჩანასახოვანი შრე პროლიფერაციისა და დიფერენციაციის სამ ტალღას წარმოშობს, რომლის შედეგადაც კალათისებრი, მარცვლოვანი და ვარსკვლავისებრი ნეირობლასტები წარმოიქმნება. მარცვლოვანი ნეირობლასტები, მცირე რაოდენობით კალათისებრ და ვარსკვლავისებრ უჯრედებთან ერთად პურკინიეს უჯრედების ქვემოთ განლაგდება და ნათხემის ქერქის მარცვლოვან შრეს ქმნის. კალათისებრი და ვარსკვლავისებრი უჯრედების ძირითადი ნაწილი ზედაპირულად რჩება და ნათხემის ქერქის მოლუკულურ შრეს წარმოქმნის.

ნეირონების დიფერენციაციის შემდეგ ჩანასახოვანი შრეები ნათხემის გლიობლასტებს - ასტროციტებსა და ოლიგოდენდროგლიოციტებს წარმოქმნის.

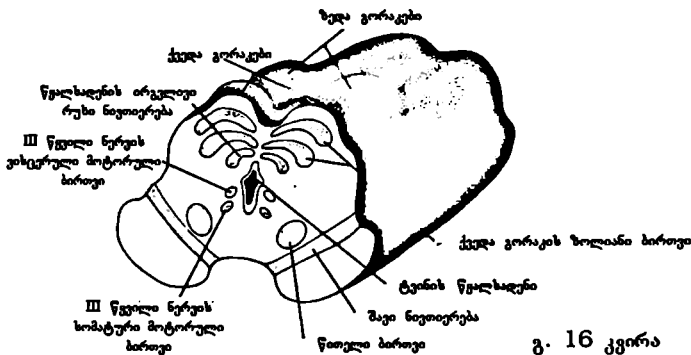
რომბენცეფალონის თხელი სახურავის ფირფიტა მხოლოდ ეპენდიმის შრეს შეიცავს და დაფარული რბილი გარსით, რომელიც დიდი რაოდენობით სისხლძარღვებს შეიცავს. ამ შრეს ქოროიდი (tela choroidea) ეწოდება. სახურავის ფირფიტის შუახაზის ორივე მხარეს რბილი გარსი და ეპენდიმა თითისმაგვარ ჩანადრეკებს ქმნის, რომელიც მეოთხე პარკუჭშია ჩაკიდული. ამ მიდამოს ქოროიდული წნული ეწოდება და იგი თავზურგტეინის სითხეს გამოიმუშავებს.

მეზენცეფალონის დიფერენციაციის შემდეგ მეზენცეფალონის უმეტესი ნაწილი თეთრი ნივთიერებით იქმნება. აქ მდებარეობს მასი-



ა. 6 კვირა

ბ. 12 კვირა



გ. 16 კვირა

სურ. 12-22. მეზენცეფალონის დიფერენციაცია.
(W.J.Larsen, Essentials of human embryology, 1998 მიხედვით).

ური ტრაქტები, რომლებიც წინა ტენის უკანა ტენთან და ზურგის ტენთან აკავშირებს. გარდა ამისა, მეზენცეფალონში თავის ტენის ნერვების ოთხი ბირთვი (თვალის მამოძრავებელი ნერვის ორი, ჭალისებრი ნერვის ერთი და სამწვერა ნერვის სენსორული ბირთვების ნაწილი) მდებარეობს. მეზენცეფალონის ნეირობლასტებიდან მხოლოდ III წველი ნერვის ბირთვები წარმოიქმნება, დანარჩენი ორი მეტენცეფალონში წარმოიქმნება და შემდეგ გადმონაცემებს მეზენცეფალონში.

მეზენცეფალონის დორზალური სექტების უჯრედები მრავლდება და სახურაეის ფირფიტაში გადაინაცემებს, რის გამოც სახურაეის ფირფიტა მნიშვნელოვნად სქელდება. ფირფიტის შუაში წარმოიქმნება ღარი, რომლის ორივე მხარეს ორი ლატერალური შემაღლება ყალიბდება. მოგვიანებით, განივი ღარი ამ შემაღლებებს ზემო და ქვემო გორაკებად ყოფს. მეზენცეფალონის პირველადი პარაკუჭიდან ტენის წყალსადენი ყალიბდება (სურ. 12-22).

პროზენცეფალონის დიფერენციაცია.

პროზენცეფალონი განვითარების ადრეულ ეტაპზე დიენცეფალონად და ტელენცეფალონად იყოფა. ნერვული ღულის წინა ტონის ნაწილში მხოლოდ დორზალური (ფრთხისებრი) სეგმები წარმოიქმნება. წინა ტონში ენტრალური (ბაზალური) სეგმები არ წარმოიქმნება.

დიენცეფალონის დორზალური სეგმები *თალამუსს, პიპოთალამუსსა და ეპითალამუსს* ქმნის. დაახლოებით მე-5-ე კეირის ბოლოს დიენცეფალონის ნერვული არხის შიგნითა ზედაპირზე განიჩქევა ორი შემსხვილება – თალამუსი და პიპოთალამუსი, რომლებიც ერთმანეთისაგან პიპოთალამური ღარით არის გამოყოფილი (სურ. 12-23 ა).

მეექვსე კეირის ბოლოს წარმოიქმნება *დორზალური ღარი*, რომელიც თალამუსს ეპითალამური შემსხვილებისაგან გამოყოფს (სურ. 12-23 ბ). ეპითალამუსი ქმნის მცირე დივერტიკულს, რომელიც ეპიფიზს (ჯღალღუსისებურ სხეულს) აძლევს დასაბამს.

მე-7-ე კეირიდან თალამუსი ზომაში მნიშვნელოვნად მატულობს და დიენცეფალონის ყველაზე დიდ ნაწილს იკავებს. თალამუსის ზომაში მატების შედეგად დორზალური ღარი იხურება, ეპითალამური სტრუქტურები კი დორზალური მიმართულებით გადაინაცვლებს.

ნებისმიერი სახის ინფორმაცია თავის ტონის დიდი ჰემისფეროების ქერქში თალამუსის გავლით მიდის. თალამუსი ინფორმაციას ქერქქვეშა სტრუქტურებიდან ღებულობს, საჭიროებისამებრ გარდაქმნის მას და ქერქის შესაბამის უბანში მიმართავს. მხედველობისა და სმენის ცენტრებიც თალამუსში მდებარეობს.

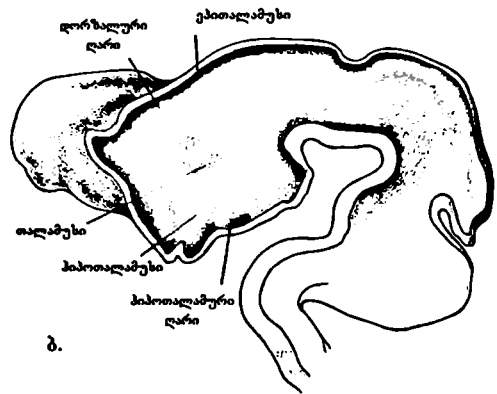
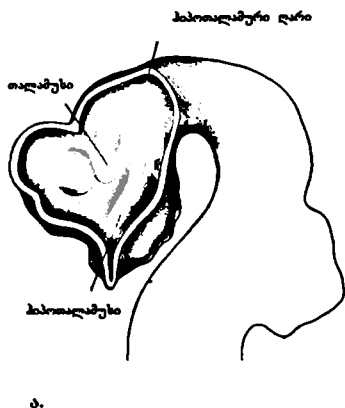
პიპოთალამუსი პიპოფიზის ენდოკრინულ ფუნქციას არეგულირებს, აკონტროლებს ორგანიზმის ემოციურ სტატუსს, ძილისა და

ღვიძილის მდგომარეობას და სხვ. მრავალ ავტონომიურ რეაქციას.

დიენცეფალონის ნერვული ღრუ – მესამე პარაკუსს, სახურავის ფორფიტა და რბილი გარსი კი ქროიდულ წნულს წარმოქმნის. მესამე პარაკუსის ყველა მიდამოში რბილი გარსი წარმოქმნის სეკრეციულ სტრუქტურებს, რომლებიც სპეციფიურ მეტაბოლიტებსა და ნეიროჰეპტიდებს წარმოქმნის და თავზურგტეინის სითხეში გამოყოფს.

მესამე პარაკუსის ფუძეში წარმოიქმნება მცირე ზომის დივერტიკული, რომელსაც *ინფუნდიბულში* (ფეხი) ეწოდება. აღნიშნული დივერტიკული ენტრალურად, სტომადეუმის (პირველადი პირის ღრუ) მიმართულებით იზრდება. ინფუნდიბულში, სტომადეუმის სახურავის ეპიტოდეუმის გამონადრეთან (რატკეს ჯიბე) ერთად, პიპოფიზს წარმოქმნის. პიპოფიზის განვითარება უფრო მოგვიანებით მე-17-ე თავში იქნება განხილული.

ტელენცეფალონი თავის ტონის დიდ ჰემისფეროებს წარმოქმნის. ჰემისფეროები ტელენცეფალონში წყვილი შემსხვილების სახით პირველად 32-ე დღეზე განიჩქევა. ჰემისფეროები ძალიან სწრაფად იზრდება. მე-16-ე კვირაზე მათ ოვალური ფორმა აქვთ და დიენცეფალონის ზემოთ მდებარეობენ. თითოეული ჰემისფეროს თხელი სახურავი და გვერდითი კედლები ტონის ქერქს აძლევს დასაბამს. ფუძის მიდამოში ნეირონების გროვები ჰემისფეროების სამი ბაზალური ბირთვიდან ორს აძლევს დასაბამს (მესამე აქ დიენცეფალონიდან გადმოინაცვლებს). ჰემისფეროების ინტენსიური ზრდის გამო, დიენცეფალონი ზეწოლას განიცდის. თანდათანობით მათ შორის არსებული გარსები ქრება, რის შედეგადაც ჰემისფეროების ფუძის ნერვული ქსოვილი უშუალოდ თალამუსში გრძელდება. ყოფილი საზღვრის ადგილას მდებარეობს ბოჭკოების მასიური კონა, რომელსაც შიგნი-



სურ. 12-23. დიენცეფალონის განვითარება. ა. მეხუთე კვირის განმავლობაში დიენცეფალონში ერთმანეთისაგან ჰიპოთალამური ღარით გამოყოფილი ორი უბანი – თალამუსი და ჰიპოთალამუსი განიჩქევა. ბ. მეექვსე კვირის ბოლოს დორზალური ღარი თალამუსს ეპითალამუსისაგან გამოყოფს. (W.J.Larsen, Essentials of human embryology, 1998 მიხედვით).

თა კახსულას უწოდებენ. შიგნითა კახსულის ბოჭკოების ნაწილი თალამუსიდან ქერქში, ნაწილი კი ქერქიდან თავის ტვინის სხვა რეგიონებსა და ზურგის ტვინში მიემართება.

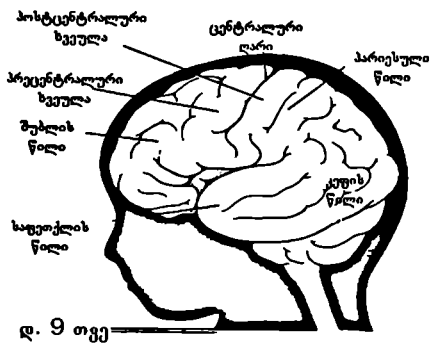
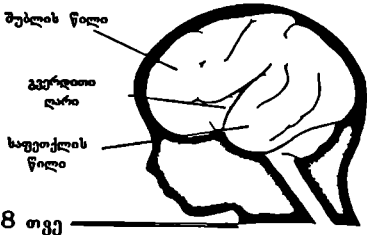
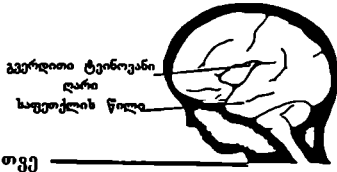
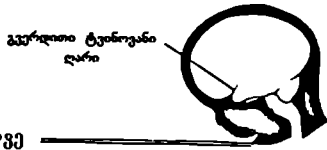
თავის ტვინის ჰემისფეროები თავდაპირველად გლუვია. მეოთხე თვიდან მათ ზედაპირზე, ნათხემის მსგავსად ხვეულებისა და ღარების წარმოქმნა იწყება. თავდაპირველად ჰემისფეროს ლატერალურ ზედაპირზე მცირე ზომის ჩანაჭდევი – ტვინის ლატერალური ფოსო (ღარი) წარმოიქმნება (სურ. 12-24).

თითოეული ჰემისფეროს კაუდალური ნაწილი ეენტრალურად იხრება და ამ ორმოს გასწვრივ იხრდება, რის შედეგადაც ჰემისფეროს საფუტქლის წილი წარმოიქმნება, ლატერალური ფოსო კი ლატერალური ღარით იცვლება. მეექვსე თვისათვის წარმოიქმნება

ცენტრალური ღარი, რომელიც შუბლისა და გვერდით (პარიესულ) წილებს გამოჰყოფს და კეფის ღარი, რომელიც კეფის წილს გამოსაზღვრავს.

თავის ტვინის დიდ ჰემისფეროებში ნეიროეპითელიუმის დიფერენციაცია, ძირითადად, ნერვული ლულის სხვა უბნების მსგავსად მიმდინარეობს. თუმცა, დადასტურებულია, რომ ნეიროეპითელიუმის პროლიფერაციის, მიგრაციისა და დიფერენციაციის პროცესი, რასაც მომწიფებელი ქერქის ჩამოყალიბება მოჰყვება, უნიკალურია. უფრო მეტიც, ეს პროცესები ქერქის სხვადასხვა უბნებში მეტ-ნაკლებად განსხვავებულად მიმდინარეობს და მათი ყველა დეტალი ჯერ კიდევ არ არის ცნობილი.

ეენტრიკულურ შრეში წარმოქმნილი



და ენტრიკულური და მარგინალური შრის საზღვარზე *შუამდებარე შრეს* ქმნის. ამ შრის ნეირონების ნაწილი, ენტრიკულური შრიდან გამოსახლებულ ნეირობლასტებთან ერთად, *შუამდებარე და მარგინალურ შრეებს* შორის განთავსდება და *ქერქოვან (კორტიკულ) ფირფიტას* წარმოქმნის. ამ დროისათვის ენტრიკულურ შრეში ნეირობლასტების წარმოქმნა მთავრდება და ნეირობლასტების ახალი წყარო ენტრიკულურ და *შუამდებარე შრეს* შორის არსებული, ე.წ. *სუბვენტრიკულური შრე* ხდება. აქ წარმოქმნილი ნეირობლასტები, *შუამდებარე შრის* გავლით, პერიფერიაზე გადაინაცვლებს და ქერქოვანი ფირფიტის ქვეშ ახალ ე.წ. *ფირფიტისქვეშა შრეს* ქმნის. თავის ტვინის დიდი პემისფეროების ქერქს ქერქოვანი ფირფიტა და ფირფიტისქვეშა შრე წარმოქმნის. ტვინის ქერქის უჯრედები რამდენიმე შრისაგან შედგება. მათი რაოდენობა 3-დან (ქერქის შედარებით ძველი უბნები) 6-მდე (ნეოკორტექსი) მერყეობს. *შუამდებარე შრე* ნეირონების პერიკარიონებისაგან თანდათანობით იცლება და მის შემადგენლობაში მხოლოდ ნეირონთა მორჩები რჩება. იგი პემისფეროების თეთრ ნივთიერებას წარმოქმნის. აღწერილი ცვლილებების ვადები და თანმიმდევრობა ქერქის სხვადასხვა უბნებში განსხვავებულია.

ტელენცეფალონი ყნოსეის ბოლქესა და ყნოსეის ტრაქტს წარმოქმნის. ტელენცეფალონის ამ უბანს რინენცეფალონს უწოდებენ.

თითოეული პემისფეროს ნერვული არხი ლატერალურ პარაკუტს წარმოქმნის. თავდაპირველად ლატერალურ პარაკუტებს პემისფეროების უმეტესი ნაწილი უჭირავს, მაგრამ თანდათანობით, პემისფეროების ზომაში მატებასთან ერთად, მათი მოცულობა მცირდება. პემისფეროს ფუძისა და მედიალური კედლის საზღვრის მიდამოს გასწვრივ ტვინის კედელი თხელია და ნეიროეპითელიუმისაგან შედგება

სურ. 12-24. თავის ტვინის დიდი პემისფეროების განვითარება ემბრიონულ პერიოდში. (W.J.Larsen, Essentials of human embryology, 1998 მიხედვით).

პირველი ნეირობლასტები თხელ მანტიურ შრეს ქმნის. ეს შრე განვითარებად რბილ გარსს ეკვრის და ქერქის ყველაზე ზედაპირულ შრედ რჩება. მანტიური შრის ნეირობლასტების დიდი ნაწილი უკან ბრუნდება

ეს ხონა დასაბამს აბლევს ქოროიდის ნაპრალს, რომლის გასწვრივ ქოროიდის წნული წარმოიქმნება. ლატერალური პარაკუტი ქემისფეროს მთელ სიგრძეზე მდებარეობს. მისი წინა კედელი - შუბლის წილში, მოხრილი კიდე კი - საფეთქლის წილში მდებარეობს (სურ. 12-25).

ლატერალური პარაკუტი ერთმანეთს და III პარაკუს მონროს ხერხელით უკავშირდება.

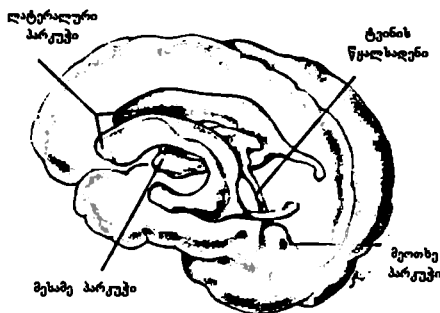
ლატერალური პარაკუტების თავზურგტეინის სითხე მონროს ხერხელით აღწევს მესამე პარაკუს, საიდანაც ტეინის წვალსადენის მეშვეობით - მეთხე პარაკუტში, აქედან კი ზურგის ტეინის არხში აღწევს.

დაბადების მომენტისათვის თავის ტეინი საბოლოო მოცულობის მხოლოდ 25%-ს შეადგენს. შემდგომში თავის ტეინის ზომაში მატება ნაწილობრივ ნეირონების სხეულების ზომაში მატებისა და მორჩების რაოდენობის ზრდით არის განპირობებული. ძირითადად, დაბადების შემდეგ ტეინის მასის მატებას ნერვული ბოჭკოების მიეღინიზაცია განსაზღვრავს.

ცენტრალური ნერვული სისტემის განეი-

თარების კვალდაკვალ პერიფერიული ნერვული სისტემის განვითარება იწყება. პირველი აქსონები, რომლებიც ზურგის ტეინიდან პერიფერიისაკენ იზრდება ვენტრალური სვეტების მოტორული ნეირონების აქსონებია. ეს პროცესი 30-ე დღეზე პირველად კისრის მიდამოში იწყება და შემდეგ კრანო-კაუდალური მიმართულებით ვრცელდება. აქსონის წინა ნაწილს, რომელიც თანდათან გრძელდება და წინ მიიწევს, აქსონის ზრდის კონუსი ეწოდება (სურ. 12-26). აქსონის ეს უბანი შეიცავს სპეციალურ რეცეპტორებს, რომელთა მეშვეობითაც, შეიძლება ითქვას, აქსონი სამიზნე ორგანოსაკენ გზას იკვლევს. როდესაც ზრდის კონუსი უშუალოდ სამიზნე უჯრედს უახლოვდება, იგი სინაფსის ჩამოყალიბებაში მონაწილეობს.

სომატური მოტორული ნეირონების აქსონების კვალდაკვალ პერიფერიისკენ ვენტრომედიალური სვეტების ცენტრალური ავტონომური ნეირონების აქსონები იზრდება. ისინი ზურგის ტეინს სომატური მოტორული ნეირონების აქსონებთან ერთად ტოვებს აქსონების რაოდენობა თანდათანობით მატულობს



სურ. 12-25. თავის ტეინის პარაკუტები. (W.J.Larsen, Essentials of human embryology, 1998 მიხედვით).



სურ. 12-26. აქსონის ზრდის კონუსი. პერიკარიონი, რომელიც სურათზე არ ჩანს, მარცხნივ მდებარეობს. ზრდის კონუსის აქტინის ფილამენტები როდამინით მონიშნული ფალოიდინით არის შეღებილი. (W.J.Larsen, Essentials of human embryology, 1998 მიხედვით).

და მათი სისქეში მზარდი კონა ზურგის ტეინის წინა (ვენტრალურ) ფესვს წარმოქმნის. თავდაპირველად აქსონები ნერვულ ლულას ფართო, ერთიანი ზოლის სახით ტოვებს (სურ. 12-27). სკლეროტომთან მიახლოებისას კი ეს ზოლი სეგმენტურ კონებად იყოფა და სეგმენტური ნერვების წარმოქმნაში მონაწილეობს. როგორც ვარაუდობენ, აღნიშნულ პროცესს განვითარებადი სკლეროტომის უჯრედები არეგულირებს.

სომატური მოტორული ნეირონების აქსონები უშუალოდ სამიზნე ორგანოს უჯრედებთან ქმნის სინაფსებს, ცენტრალური ავტონომიური ნეირონების მორჩები კი პერიფერიული ავტონომიური განგლიების ნეირონებს უკავშირდება.

წინა ფესვის ჩამოყალიბების კვალდაკვალ უკანა ფესვის განგლიის (ზურგის ტეინის კვანძი, მალთაშუა კვანძი) ჩამოყალიბება იწყება. ზურგის ტეინის კვანძს ზურგის ტეინის მიდამოს ნერვული ქედის უჯრედები წარმოქმნის. ნერვული სისტემის განვითარების ადრეულ სტადიაზე, ნეირულაციის პროცესში ნერვულ ლულას ნერვული ქედის უჯრედები სცილდება და ჩანასახის სხედასხვა უბანში გადაინაცვლებს (იხ. თავი 3). მათი ნაწილი ნერვულ ლულასა და სომიტებს შორის არსებულ სიერცეში ჯგუფდება და განვითარებადი ზურგის ტეინის ორივე მხარეს უკანა ფესვის განგლიის წარმოქმნას იწყებს. მალთაშუა კვანძების წვეილები ზურგის ტეინის სეგმენტების დონეზე წარმოიქმნება. გამონაკლისს კისრის პირველი და კუდუსუნის მეორე-მესამე სეგმენტები წარმოადგენს. ამ უბნებში ზურგის ტეინის კვანძების წარმოქმნა არ ხდება. სულ კისრის 7, გულმკერდის 12, წელის 5, გაეის 5 და კუდუსუნის 1 წვეილი კვანძი ყალიბდება. კისრის პირველი წვეილი 28-ე დღეზე წარმოიქმნება. დანარჩენების წარმოქმნა მომდევნო რამდენიმე დღეში ხდება.

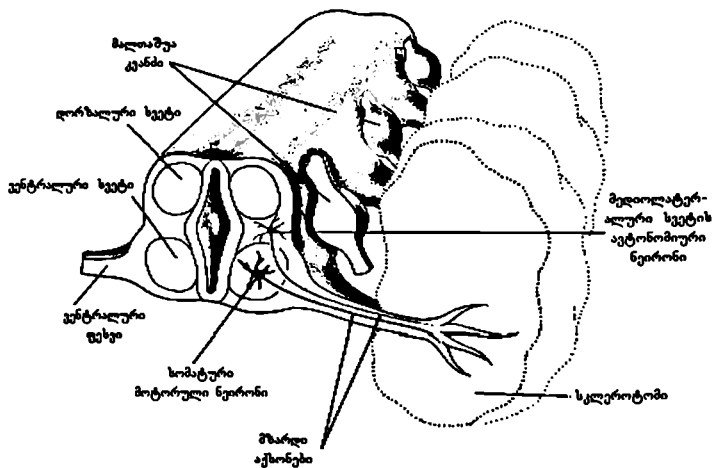
განგლებში ნერვული ქედის უჯრედები ფსე-

დოუნიპოლარულ ნეირონებად დიფერენცირდება. თითოეულ მათგანს ორი მორჩი აქვს, რომელთაგან ერთი ზურგის ტეინის დორზალური სექტის მიმართულებით იზრდება, მეორე კი – ვენტრალურ ფესვს უერთდება და მასთან ერთად პერიფერიაზე მიემართება (სურ. 12-28).

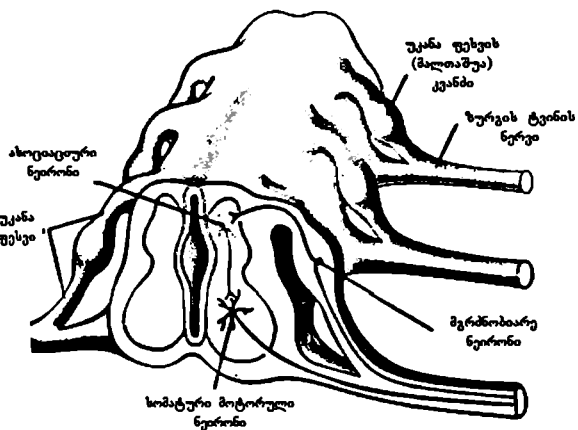
ერთად, მალთაშუა კვანძი და მისი უჯრედების ტოტები, რომლებიც ამ უკანასკნელს ზურგის ტეინთან და წინა ფესვთან აკავშირებს, უკანა ფესვს ქმნის. სენსორული ნეირონების მედიალური ტოტები ზურგის ტეინის უკანა სექტში აღწევს და განვითარებად ასოციაციურ ნეირონებთან ამყარებს სინაფსურ კავშირს. ასოციაციური ნეირონების აქსონები, თავის მხრივ, ან მედიოლატორალური ან ვენტრალური სექტების მოტორულ ნეირონებს უკავშირდება, ან ზურგის ტეინის თეთრ ნივთიერებაში გადადის და ტრაქტების შექმნაში მონაწილეობს. ზოგიერთი ასოციაციური ნეირონის აქსონი იმავე მხარეს (იპსილატერალურ) მდებარე მოტორულ ნეირონებს უკავშირდება, ზოგი კი – სინაფსებს მოპირდაპირე (კონტრალატერალურ) მოტორულ ნეირონებთან ქმნის სინაფსებს. დორზალური და ვენტრალური ფესვების შეერთებით წარმოიქმნება შერეული (მოტორული და სენსორული) ღერო, რომელსაც ზურგის ტეინის ნერვი ეწოდება (სურ. 12-29).

ზურგის ტეინის ავტონომიური განგლიები, მგრძნობიარე განგლიების მსგავსად ნერვული ქედის უჯრედებიდან წარმოიქმნება. ზურგის ტეინის ნერვული ქედის უჯრედების ნაწილი მომავალი უკანა ფესვის განგლიის ვენტრალურად გადაინაცვლებს და ზურგის ტეინის გასწვრივ ძეწკვისებურ შემსხვილებებს ქმნის (სურ. 12-30).

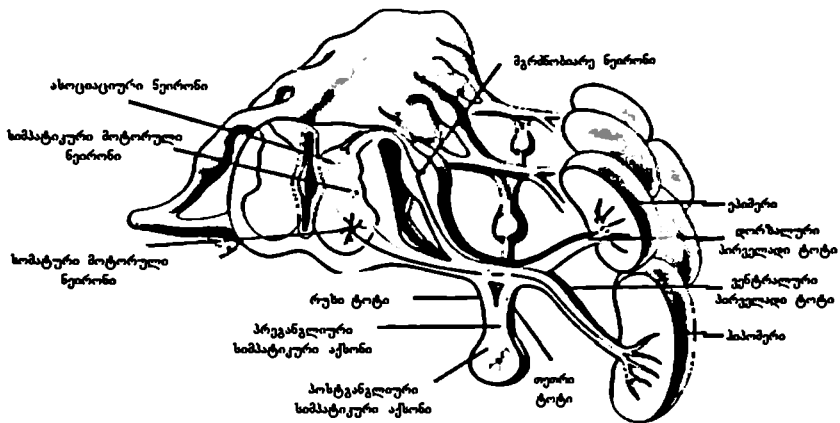
გულმკერდის, წელისა და გაეის მიდამოში თითოეული წვეილი სომიტის გასწვრივ თითო წვეილი განგლია იქმნება. კისრის მიდამოში მხოლოდ სამი დიდი განგლია, კუდუსუნის მიდამოში კი მხოლოდ ერთი განგლია წარ-



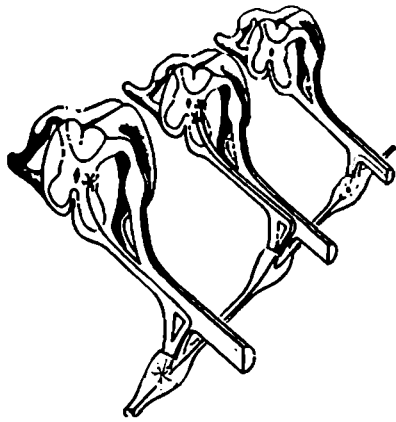
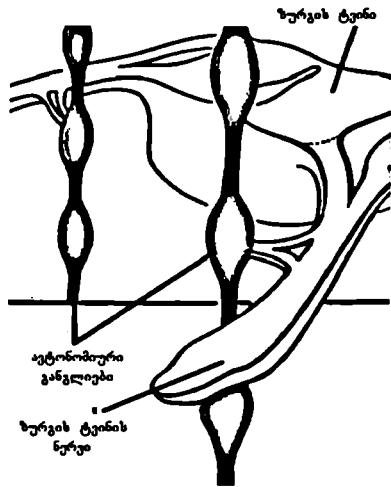
სურ. 12-27. ვენტრალური ფესვისა და უკანა ფესვის კვანძის (მალთაშუა კვანძის) წარმოქმნა. (W.J.Larsen, Essentials of human embryology, 1998 მიხედვით).



სურ. 12-28. უკანა ფესვის კვანძისა და პერიფერიული ნერვის წარმოქმნა. (W.J.Larsen, Essentials of human embryology, 1998 მიხედვით).



სურ. 12-29. ზურგის ტვინის ნერვისა და მასთან დაკავშირებული ავტონომიური განგლიის ორგანიზაციის სქემა T1-L2-ისა და S2-S4-ის დონეზე. (W.J.Larsen, Essentials of human embryology, 1998 მიხედვით).



სურ. 12-30. ავტონომიური განგლიებისა და ზურგის ტვინის ნერვის ურთიერთობის სქემა.

სურ. 12-31. მედიოლატერალური სვეტის უჯრედის პრეგანგლიონურ ბოჭკოს კავშირი შეუძლია დაამყაროს შესაბამის, უფრო მაღალ ან უფრო დაბალ დონეზე მდებარე განგლიის უჯრედთან. (W.J.Larsen, Essentials of human embryology, 1998 მიხედვით).

მოიქმნება. ამ განგლიების ნეირობლასტები სიმპატიკური სისტემის ნეირონებს წარმოქმნის. სიმპატიკური სისტემის ცენტრალური ნეირონები ზურგის ტვინის გულმკერდისა და წელის სეგმენტებში მდებარეობს, რის გამოც ამ სისტემას თორაკო-ლუმბალურ სისტემას უწოდებენ. ნერვული ქედის ზოგიერთი უჯრედი სიმპატიკურ პერიფერიულ განგლიებს ზურგის ტვინიდან მოშორებულ უბნებში ქმნის. მაგ. კისრის ნერვული ქედის უჯრედები პრეპარტულ განგლიას, გულმკერდისა და წელის მიდამოს ნერვული ქედის უჯრედები კი, ჯორჯლის ზემო და ქვემო და თირკმლის არტერიებთან დაკავშირებულ ღრმა განგლიებს აძლევს დასაბამს.

პარასიმპატიკური სისტემის პერიფერიული ნეირონები ვითარდება კეფა-კისრის და გავის მიდამოს ნერვული ქედის უჯრედებიდან, რომლებიც შინაგან ორგანოებში (გული, კუჭი, შარდის ბუშტი და ა.შ.) გადაინაცვლებს. მათი პერიკარიონები შინაგან ორგანოებში პარასიმპატიკურ განგლიებს ქმნის.

სიმპატიკური ბოჭკოები (პრეგანგლიური ბოჭკოები), რომლებიც ზურგის ტვინს (გულმკერდის პირველი სეგმენტიდან წელის II მალის ჩათვლით) წინა ფესვის შემადგენლობაში ტოვებს, ზურგის ტვინის ნერვს მალევე გამოეყოფა და ენტრალურად მდებარე სიმპატიკური წველის შესაბამის განგლიაში მიემართება. ამ ტოტს *თეთრი ტოტი* ეწოდება. პრეგანგლიური ბოჭკოების უმეტესობა ავტონომიური განგლიების ნეირონებს უკავშირდება. ამ ნეირონების აქსონები ქმნის პოსტგანგლიურ ბოჭკოებს, რომელთა ერთობლიობას რუხ ტოტს უწოდებენ. თითოეული განგლიის რუხი ტოტი ზურგის ტვინის ნერვს უბრუნდება. ამრიგად, რუხი ტოტის შეერთების უბნის შემდეგ ზურგის ტვინის ნერვის შემადგენლობაში სომატური მოტორული, სენსორული და პოსტგანგლიური სიმპატიკური ბოჭკოები შედის.

მოტორული და სენსორული ბოჭკოების

ზრდის კონუსები სხეულის კედელსა და კედურებში მდებარე სპეციფიკური სამიზნეების მიმართულებით იზრდება. ზურგის ტვინიდან გამოსვლისთანავე ზოგიერთი აქსონი დორზალური მიმართულებით (ეპიმერისაკენ), ზოგიერთი კი – ვენტრალური მიმართულებით (პიპომერისაკენ) იზრდება. შესაბამისად, ზურგის ტვინის ნერვი ორ – დორზალურ და ვენტრალურ პირველად ტოტად იყოფა. მგრძობიარე ბოჭკოები, მოტორულ ბოჭკოებთან შედარებით ნელა იზრდება. მოტორული და მგრძობიარე ბოჭკოები სხეულის კედლისა და კედურების ინერვაციას სეგმენტური პრინციპით ახორციელებს. მაგალითად, კონკრეტულ ორ ნეკნს შორის მდებარე ნეკნთაშუა კუნთს ზურგის ტვინიდან ამავე დონეზე გამოსული ნერვი აინერვებს. კანის ინერვაციაც სეგმენტურია. თითოეული დერმატომი ინერვაციას შესაბამისი დონიდან გამოსული ნერვის ტოტებით იღებს. მგრძობიარე ბოჭკოები მეზობელ დერმატომებსაც აღწევს. ასე რომ, ამ შემთხვევაში გარკვეულ გადაფარვას აქვს ადგილი.

სიმპატიკური ინერვაცია ნაწილობრივ სეგმენტურ ხასიათს ატარებს. სხეულისა და კედურების ის უბნები, რომლებიც ზურგის ტვინის T1–L2 სეგმენტის შესაბამის დონეზე წარმოიქმნება ამავე დონის განგლიების პოსტგანგლიური ბოჭკოებით ინერვირდება. დანარჩენი განგლიების ინერვაციის მიზნით, T1–L2 სეგმენტის განგლიებში შესული პრეგანგლიური ბოჭკოების ნაწილი ადგილობრივ ნეირონებთან სინაფსებს არ წარმოქმნის. აღნიშნული ბოჭკოები ამ განგლიებს კრანული ან კაუდალური მიმართულებით ტოვებს და სინაფსურ კავშირს ზემოთ ან ქვემოთ მდებარე მეზობელი განგლიის უჯრედებთან ქმნის (სურ. 12-31). სიმპატიკური სისტემის ზემოთ აღწერილი თავისებურებიდან გამომდინარე T1–L2 დონეზე ზურგის ტვინის ნერვებს ორი – თეთრი და რუხი ტოტი, დანარჩენებს კი – მხოლოდ რუხი ტოტები აქვთ.

თავის ტვინის მგრძობიარე და პარასიმ

მატიკური განგლეები მეოთხე კვირის ბოლოს და მეხუთე კვირის დასაწყისში ყალიბდება.

თავის ტვინის სენსორული განგლეების ნაწილს ნერვული ქედი, ნაწილს კი - ნაწილობრივ ან მთლიანად ექტოდერმული პლაკოდები აძლევს დასაბამს. პლაკოდა (ბერძნ. *plakodes* - ფორფიტოვანი, ფრანგ. *plax, plakos*, რაიმე ბრტყელი, ფართო + *eidos*, მსგავსი) ექტოდერმის შემსხვილებული უბნებია, რომლებიც თავის მიდამოში წარმოიქმნება. განვითარების პროცესში ბროლის, ყურის, ცხვირის, ეპიბრანქიულ და სამწვერა პლაკოდებს განარჩევენ. ცხვირის პლაკოდები ქმნის ყნოსვის ეპითელიუმის მგრძობობიარე უჯრედებს, რომლებიც ყნოსვის ნერვს აძლევს დასაბამს. თავის ტვინის ნერვების დანარჩენი ბირთვები (ზოგიერთი გამონაკლისის გარდა) შემდეგი კანონზომიერებით ხასიათდება: თავის ტვინის მახლობლად მდებარე განგლეები - ნერვული ქედიდან, მოშორებით მდებარე კი - შესაბამისი პლაკოდებიდან ვითარდება.

V ნერვის სამწვერა განგლეა შერეული წარმოშობისაა. მისი პროქსიმალური უბანი დინცეფალური და მეზენცეფალური მიდამოს ნერვული ქედიდან, დისტალური უბანი კი - დიფუზური სამწვერა პლაკოდისაგან წარმოიქმნება.

ასევე შერეული წარმოშობა აქვს VII, VIII, IX და X ნერვების სენსორულ განგლეებს. VIII ნერვის დისტალური განგლეა (ვესტიბულური და კოხლეარული) ყურის პლაკოდისაგან ვითარდება. VII და VIII ნერვის ზედა კომბინირებული განგლეა პირველი ეპიბრანქიული პლაკოდისა და რომბენცეფალონის მიდამოს ნერვული ქედის უჯრედებისაგან ვითარდება. VII ნერვის ქვედა განგლეას პირველი ეპიბრანქიული პლაკოდა აძლევს დასაბამს. IX და X ნერვის ზემო განგლეები რომბენცეფალონის მიდამოს ნერვული ქედიდან ვითარდება. IX ნერვის ქვედა განგლეები მეორე ეპიბრანქიული პლაკოდისაგან, X ნერვის ქვედა განგლეი-

ბი კი - III და IV ეპიბრანქიული პლაკოდისაგან წარმოიქმნება.

თავის ტვინის ნერვების პარასიმპატიკური განგლეები ნერვული ქედის კრანული უბნიდან წარმოიქმნება. თითოეული განგლეა ნერვული ქედის იმ უბნიდან ვითარდება, რომელიც ზუსტად ტვინის ღეროს შესაბამისი ბირთვის დონეზე მდებარეობს.

მეზენცეფალონისა და პროზენცეფალონის კაუდალური ნაწილის შესაბამისი ნერვული ქედის უჯრედები თავის ტვინის III წყვილი ნერვის პარასიმპატიკურ განგლეას წარმოქმნის. სახის ნერვის პარასიმპატიკური განგლეები რომბენცეფალონის წინა ნაწილის, ენა-ხახისა და ცთომილი ნერვის პარასიმპატიკური განგლეები კი რომბენცეფალონის კაუდალური ნაწილის შესაბამისი ნერვული ქედიდან ვითარდება.

კაშვირი ძინიძისათვის

ნერვული ქედის უჯრედები ფართო მიგრაციას განიცდის განვითარებად ორგანიზმში. ამიტომ ნერვული ქედის უჯრედების განვითარების დარღვევა მრავალ ორგანოში სხვადასხვა დეფექტის განვითარების მიზეზი ხდება. ნერვული ქედის უჯრედების განვითარების დარღვევით გამოწვეულ დეფექტებს ნეოროკოსისტოპათიებს უწოდებენ. მათ შორის არის ნეიროფიბრომატოზი (ფონ რეკლინგაუზენის დაეადება, პერიფერიული ნერვების სიმსივნეები), შარკო-მარტუტის დაავადება (პერიფერიული ნერვების ქრონიკული დემიელინოზაცია), ალბინიზმი (დეპიგმენტაცია), ფოქრომოციტოზა (თირკმელზედა ჯირკვლის ქრომოფინური უჯრედების სიმსივნე), პირშარუნგიის დაავადება (თანდაყოლილი შეაკოლონი).

ნერვული სისტემის განვითარებას ნეიტროპული ფაქტორები, ნეიტრონულ-გლიური ურთიერთობა, ექსტრაცელულური მატრიქსის მოლეკულები და სასქესო ჰორმონები არეგულირებს.

ნაწველი მსოფილის მახიანება და აღმდბნა. მოზრდილ ფრინველებში ნეირონების გარელების ფაქტი დადასტურებულად ითვლება, მაგრამ ძუძუმწოვრებში ნეირონების გაყოფის არც ერთი შემთხვევა არ არის აღრიცხ-

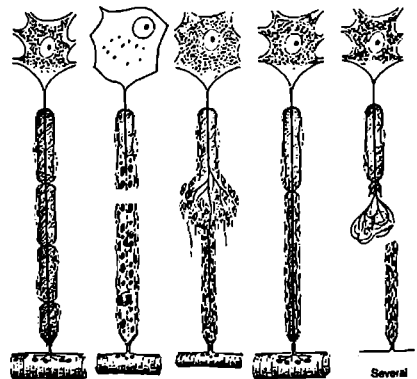
ული. ადამიანში ნეირონების დაზიანება მათი საერთო რაოდენობის პერმანენტულ შემცირებას იწვევს. უნდა აღინიშნოს, რომ ნეირონის სიკვდილი მასთან ფუნქციურად დაკავშირებული სხვა ნეირონის სიკვდილს არ იწვევს, თუ, რა თქმა უნდა, ეს უკანასკნელი მხოლოდ დაზიანებულ ნეირონთან არ არის დაკავშირებული. ნერვული უჯრედებისაგან განსხვავებით, გლიური უჯრედები მრავლდება. ნეირონების დაზიანებისა და დაღუპვის შემდეგ წარმოქმნილი სივრცეები ცნს-ში ნეიროგლიით ივსება.

ნერვების დაზიანება, ორგანიზმში მათი ფართო გაერვლელების გამო, საკმაოდ ხშირია. ნეირონებისაგან განსხვავებით ცალკეული მორჩების დაზიანების აღდგენა შესაძლებელია. ცნს-ში მორჩების აღდგენის ალბათობა საკმაოდ დაბალია, პერიფერიულ ნერვულ სისტემაში კი ბოჭკოების აღდგენა შესაძლებელია, თუ, რა თქმა უნდა, მათი პერიკარიონები არ არის დაზიანებული. როდესაც ნერვის აქსონი ზიანდება იგი დეგენერაციას განიცდის, რასაც უმეტეს შემთხვევაში რეგენერაციული პროცესები მოჰყვება. დაზიანების არის პროქსიმალურ და დისტალურ ნაწილებში განვითარებული ცვლილებები განსხვავებულია (სურ. 12-32). აქსონის პროქსიმული ნაწილი პერიკარიონის გაგრძელებაა და უმეტეს შემთხვევაში რეგენერაციას განიცდის. დისტალური ნაწილი, რომელიც პერიკარიონს მოცილებული აღმოჩნდება, კვდება. აქსონის დაზიანების შედეგად პერიკარიონში ქრომატოლიზი ვითარდება, ე.ი. ნისლის ბაზოფილური ნივთიერება ქრება და ციტოპლაზმის ჩვეული ბაზოფილია კლებულობს. პერიკარიონი ზომაში მატულობს; ბირთვი პერიკარიონის პერიფერიაზე გადაინაცვლებს. პროქსიმალური სეგმენტის დაზიანების ადგილის მიმდებარე ნაწილი დეგენერაციას განიცდის, მაგრამ მაკროფაგების მიერ ნარჩენების აღაგებისთანავე რეგენერაციას იწყებს.

მაკროფაგები გამოიძულებს ინტერლექინ-1-ს, რომელიც შვანის უჯრედების სტიმულაციას განაპირობებს. თავის მხრივ, შვანის უჯრედები გამოიძულებს ნივთიერებებს, რომლებიც ნერვის ზრდას განაპირობებს.

დაზიანების არის დისტალურ ნაწილში აქსონი თავის გლიური გარსით სრულ დეგენერაციას განიცდის და მთლიანად, შემაერთსოვილოვანი გარსის ელემენტებთან ერთად, მაკროფაგების მიერ აღადგება. შვანის უჯრედები მრავლდება და მკვირვ უჯრედულ ჭიმებს წარმოქმნის. აქსონის შემდგომი ზრდის მიმართულებას სწორედ ეს ჭიმები განსაზღვრავს. აქსონის პროქსიმული სეგმენტი იზრდება და იტოტება. ამ ტოტებისაგან მხოლოდ ის ბოჭკო აგრძელებს ზრდას და აღწევს ეფექტორულ ორგანოს, რომელიც შვანის უჯრედებით აღმოჩნდება დაფარული. რეგენერაცია ფუნქციურად ეფექტურია მაშინ, როდესაც ნერვული ბოჭკოები და შვანის უჯრედების სეგმენტი სწორი ორიენტაციით ხასიათდება.

ნეირონების პლასტიკურობა. მიუხედავად მათი სტაბილურობისა, ნერვული სისტემა მოზრდილებში გარკვეულ პლასტიკურობას



სურ. 12-32. დაზიანებულ ნერვულ ბოჭკოში განვითარებული ძირითადი ცვლილებები.

ინენს. პლასტიკურობა ძალიან მაღალია ემბრიონული განვითარების პერიოდში, როდესაც ღიდი რაოდენობით ნერეული უჯრედები წარმოიქმნება. არასწორი სინაფსების წარმომქნელი ნეირონები, როგორც წესი, კედლმას განიცდის. მოზრდილ ძუძუმწოვრებში ჩატარებული ცდები გვიჩვენებს, რომ დაზიანების შემდეგ ნერეული მორჩების ზრდისა და ახალი სინაფსების წარმოქმნის გზით რეფლექსური რკალების რეორგანიზაცია

შესაძლებელია. ამდენად, ახალი კავშირების წარმოქმნა საეხებით რეალურია. ეს უნარი ნეირონების პლასტიკურობის სახელით არის ცნობილი. ნერეულ სისტემაში რეგენერაციული პროცესები ზრდის ფაქტორებით რეგულირდება, რომელსაც ნეირონები, გლიური უჯრედები, შეანის უჯრედები და სამიზნე უჯრედები გამოიმუშავენ ეს ზრდის ფაქტორები ნეიროტროფინების სახელწოდებით არის ცნობილი.

გულ-სისხლძარღვთა სისტემა

გულ-სისხლძარღვთა სისტემას გული, სისხლძარღვები და ლიმფური ძარღვები ქმნის. გული ტუმბოს მსგავსად მოქმედებს და სისხლს ამოძრავებს. გულიდან სისხლი არტერიებს გამოაქვს, რომლებიც თავის გზაზე თანდათანობით იტოტება, ზომაში მცირდება და ბოლოს კაპილარულ ქსელს აძლევს დასაბამს. კაპილარები წერილი მილაკებია, რომლებიც ერთმანეთთან მრავლობით ანასტომოზებს (კავშირებს) ქმნიან. მათი კედელი ძალიან თხელია, რაც სისხლსა და ქსოვილებს შორის ნივთიერებათა ცვლის საშუალებას იძლევა. კაპილარებიდან სისხლი ვენებში გროვდება და გულში ბრუნდება.

ლიმფური ძარღვების სისტემა ლიმფური კაპილარებით იწყება, რომლებიც ერთი ბოლოთი დახშული მილაკებია. ლიმფური ძარღვები ერთმანეთს უკავშირდება, თანდათან მსხვილდება და ბოლოს გულის მახლობლად დრუ ვენებში იხსნება. ლიმფური ძარღვების მეშვეობით სითხე ქსოვილოვანი სიერცხებიდან სისხლში ბრუნდება. ლიმფურ ძარღვებში მოხვედრის შემდეგ ქსოვილოვან სითხეს ეწოდება ლიმფა, რომელიც ლიმფურ ძარღვებში გადაადგილების პროცესში იწმინდება და ლიმფოციტებით მდიდრდება.

სისხლძარღვების ორბანიზაციის ძირითადი გეგმა

კაპილარებისა და ვენულების გარდა, სისხლძარღვების უმეტესობა, ძირითადად, მსგავსი შენებით ხასიათდება. მათი კედელი სამი გარსისაგან შედგება. ამ გარსების ქსოვილოვანი შემაღვენლობა მნიშვნელოვნად არის

დამოკიდებული სისხლძარღვთა მდებარეობასა და მათ ფუნქციურ თავისებურებებზე.

შიგნითა გარსი – Tunica intima – ენდოთელური უჯრედების შრისაგან შედგება, რომლებიც სისხლძარღვის შიგნითა სანათურს ამოყენს; ენდოთელური უჯრედები ბაზალურ მემბრანაზე მდებარეობს, რომლის ქვეშაც სუბენდოთელური შრეა. ეს უკანასკნელი ფაშარი შემაერთებული ქსოვილით იქმნება. ალაგ-ალაგ ამ შრეში გლუვი კუნთოვანი უჯრედებიც გეხვდება. შემაერთქსოვილოვანი ბოჭკოები და გლუვიკუნთოვანი უჯრედები უმეტესად, სისხლძარღვის სიგრძივი ღერძის გასწვრივ არის მიმართული. არტერიებში სუბენდოთელური შრის ქვემოთ მოთავსებულია შიგნითა ელასტიური მემბრანა, რომელიც ელასტინისაგან შედგება და მცირე ზომის ნაპრალებს – ფენესტრებს შეიცავს. მათი მეშვეობით ნივთიერებები სისხლძარღვის კედლის ღრმა შრეებს აღწევს.

შუა გარსი – Tunica media – ძირითადად გლუვიკუნთოვანი ბოჭკოების ირგვლივ მოთავსებული კონებისაგან შედგება. კუნთოვან ბოჭკოებს შორის სხვადასხვა რაოდენობით ელასტიური და რეტიკულური ბოჭკოები და პროტეოგლიკანებია. დიდი ზომის არტერებში შუა და გარეთა გარსს შორის თხელი გარეთა ელასტიური მემბრანის არსებობაა დამახასიათებელი.

გარეთა გარსი – Tunica adventitia – ძირითადად სიგრძივად მიმართული კოლაგენური და ელასტიური ბოჭკოებისაგან შედგება. კოლაგენი I ტიპისაა. ადვენტიცია თანდათანობით ორგანოს (სადაც სისხლძარღვი მდებარეობს) შემაერთებულ ქსოვილში გადადის. დიდ სისხლძარღვებში ადვენტიციასა და

ნაწილობრივ შუა გარსში მცირე ზომის სისხლძარღვები, ე.წ. ძარღეთა ძარღვები (vasa vasorum) და ლიმფური კაპილარები მდებარეობს. სისხლძარღვების არსებობა ადვენტიციონისა და მედიას კეებას იმ სისხლძარღვებში უზრუნველყოფს, რომელთა კედლის სისქე სანათურიდან კეებას შეუძლებელს ხდის. აღსანიშნავია, რომ ძარღეთა ძარღვების რაოდენობა ვენებში არტერიებთან შედარებით ბევრად უფრო მცირეა. არტერიებში ლიმფური კაპილარები მხოლოდ ადვენტიციონშია, ვენებში კი – მედიასაც აღწევს.

სისხლძარღვების აგებულება. ცირკულაციურ სისტემას *მაკრო-* (0,1 მმ-ზე მეტი დიამეტრის მქონე სისხლძარღვები) და *მიკროცირკულაციურ* (სისხლძარღვები, რომლებიც მხოლოდ სინათლის მიკროსკოპში ჩანს) ნაწილებად ყოფენ. მიკროცირკულაციურ ნაწილს არტერიები, ვენები და ლიმფური ძარღვები ქმნის. მიკროცირკულაციურ ნაწილში შედის სისხლძარღვები, რომლებიც შეუიარაღებელი თვალთ არ ჩანს. ამ ნაწილს უწერილესი არტერიოლები, კაპილარები, პოსტკაპილარული ვენულები და ლიმფური კაპილარები მიეკუთვნება. მიკროცირკულაციური ნაწილი სისხლსა და ქსოვილებს შორის ნივთიერებათა ცვლისათვის ხელსაყრელ პირობებს ქმნის.

არტერიები

არტერიებს სისხლი გულიდან ქსოვილებსაკენ შიაკვს. არტერიების კლასიფიკაცია მათი ზომების მიხედვით ხდება. არჩვენ *არტერიოლებს*, საშუალო ზომის, ანუ *კუნთოვანი ტიპის არტერიებს* და დიდი ზომის, ან *ელასტიური ტიპის არტერიებს*. მათ შორის არსებობს გარდამავალი ფორმებიც, რომლებსაც *შერეული, კუნთოვან-ელასტიური არტერიები* ეწოდებათ.

არტერიები, რომლებსაც სისხლი გულიდან გამოაქვს, ელასტიური ტიპისაა. მათ აორტა და მისი დიდი ტოტები ეკუთვნის. ამ სისხ-

ლძარღვების ინიტმა სქელ ენდოთელურ და სუბენდოთელურ შრეებს შეიცავს. სუბენდოთელურ შრეში კოლაგენურ და ელასტიურ ბოჭკოებს სიგრძივი ორიენტაცია აქვს. აორტის რითმული შეკუმშვისა და გაფართოების პროცესში ეს ბოჭკოები ენდოთელური უჯრედების გაჭიმვას არეგულირებს. ინიტმასა და მედიას სასიღვარსე შიგნითა ელასტიური მემბრანაა.

მედია კონცენტრულად განლაგებული სარკმლოვანი (პერფორირებული) ელასტიური მემბრანებისაგან შედგება (სურ. 13-1). ელასტიური მემბრანები ერთმანეთს არასრულად და არათანაბრად გადაფარავს, რაც მათ შორის მცირე ზომის სივრცეების წარმოქმნას განაპირობებს. აღნიშნული სივრცეები მემბრანათა შორის ნივთიერებათა დიფუზიას შესაძლებელს ხდის. მემბრანების რაოდენობა ასაკთან ერთად მატულობს. ელასტიურ მემბრანებს შორის ცალკეული გლუპეკუნთოვანი უჯრედები, რეტიკულური ბოჭკოები და ძირითადი ნივთიერება მდებარეობს. ძირითად ნივთიერებაში დიდი რაოდენობით ქონდროიტინოგლიკოპროტეინები გარეთა ელასტიური მემბრანა არ არის გამოხატული. ადვენტიციური გარსი შედარებით განუვითარებელია და კოლაგენურ და ელასტიურ ბოჭკოებს შეიცავს.



სურ. 13-1. აორტის კედლის სკანოგრაფია. პარალელურად განლაგებული ელასტიური მემბრანები ერთმანეთს ფენესტრირებული ძვირეებით უკავშირდება. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით)

ელასტიური ტიპის არტერიებს სისხლი უშუალოდ გულიდან გამოაქვს. პარკუჭების შეკუმშვის (სისტოლის) დროს სისხლი პარკუჭებიდან მაღალი წნევით გადმოდის, ხოლო პარკუჭების მოღუნებისას (დიასტოლის დროს) წნევა ეცემა. არტერიებში ელასტიური მემბრანების არსებობა სისხლძარღვის შიგნით წნევის დონის შენარჩუნებას უზრუნველყოფს. რაც უფრო შორდება სისხლძარღვი გულს, მით უფრო მცირდება არტერიული წნევა და სისხლის დინების სიჩქარე.

არტერიების დატოტვისთან ერთად მათ კედელში თანდათანობით ელასტიური ელემენტების რაოდენობა მცირდება, გლუვეკუნთოვანი უჯრედები კი მატულობს. საშუალო ზომის არტერიების შუა გარსი ელასტიურ და გლუვეკუნთოვან ელემენტებს დაახლოებით თანაბარი რაოდენობით შეიცავს. ასეთ არტერიებს შერეულ ან კუნთოვან-ელასტიურ არტერიებს უწოდებენ.

არტერიების შემდგომი დატოტვისა და დიამეტრის შემცირების კეალდაკეალ შუა გარსში კუნთოვანი ბოჭკოების რაოდენობა განუხრელად მატულობს. მედიაში ელასტიური მემბრანების არსებობა დამახასიათებელი არ არის, თუმცა კუნთოვანი ბოჭკოების ირგვლივ ელასტიური ბოჭკოების კარგად გამოხატული ქსელია. ასეთ არტერიებს კუნთოვანი ტიპის არტერიებს უწოდებენ. ორგანიზმის არტერიების უმეტესობა კუნთოვანი ტიპისაა. ამ ტიპის არტერიების სუბენდოთელური შრე, შემაერთებელ ქსოვილთან ერთად, მცირე რაოდენობით გლუვეკუნთოვან უჯრედებსაც შეიცავს. ინთიმასა და მედიას საზღვარზე კარგად გამოხატული შიგნითა ელასტიური მემბრანაა (სურ. 13-2). შუა გარსი გლუვი კუნთოვანი უჯრედების 40-მდე შრეს შეიცავს, თუმცა შრეების რაოდენობა არტერიების ზომების კლებასთან ერთად მცირდება. კუნთოვან უჯრედებს შორის ელასტიური და რეტიკულური ბოჭკოები, გლიკოზამინოგლიკანები და გლიკოპროტეინები მდებარეობს. დიდი ზომის კუნთოვან არტერიებში, შუა

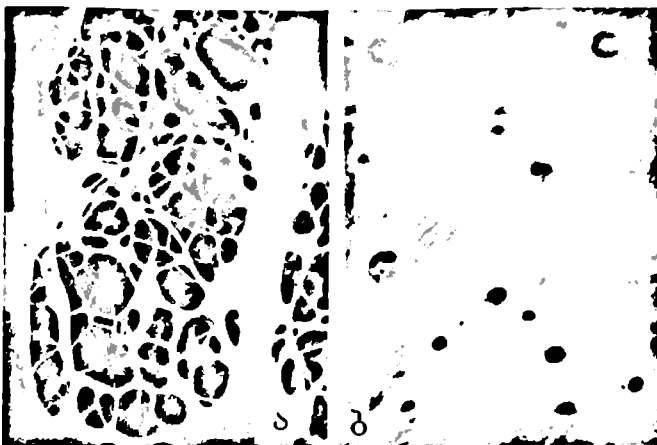
და გარეთა გარსების საზღვარზე, კარგად არის გამოხატული გარეთა ელასტიური მემბრანა ადვენტიციური გარსი კოლაგენურ და ელასტიურ ბოჭკოებს, მცირე რაოდენობით ფიბრობლასტებსა და ცხიმოვან უჯრედებს შეიცავს აქვეა მოთავსებული ძარღვთა ძარღვები, ღირფური კაპილარები და ნერვები. ეს სტრუქტურები შესაძლოა მედიას ზედაპირულ შრეებშიც აღწევდეს.

აათორი კონიქსიონი
ანეირიზმა — არტერიის (იშვითად ვენის) კედლის გაგანიერებაა ანეირიზმის წარმოქმნის სისხლძარღვის კედლის სისუსტე განაპირობებს და, ჩვეულებრივ, ასაკთან არის დაკავშირებული. ანეირიზმა ვითარდება სისხლძარღვის იმ უბანში, სადაც ამა თუ იმ მიზეზით (ათეროსკლეროზი, მარფანის სინდრომი, ელერს-დანლოსის სინდრომი, ათაშანგი) ელასტიური ბოჭკოები კოლაგენური ბოჭკოებით ჩანაცვლდება. ამ ტიპის ანეირიზმა ყველაზე ხშირად მუცლის აორტის კედელში ვითარდება. დაავადების დროულად აღმოჩენის შემთხვევაში ანეირიზმის მკურნალობა შესაძლებელია დაგვიანებულ შემთხვევებში ანეირიზმა შეიძლება გასკდეს. ასეთ შემთხვევაში დიდი რაოდენობით სისხლის დაკარგვა უმეტეს შემთხვევაში სიკვდილის მიზეზი ხდება.
ათეროსკლეროზი — დიდი ზომის არტერიების (მათ შორის გეოგრაფიკული სისხლძარღვები, საძილე არტერიები, თავის ტვინის მთავარი არტერიები და ა.შ.) ინთიმაში არაუჯრედული ცხიმის გროვების (ინფილტრატების) წარმოქმნით ხასითდება. ცხიმოვანმა ინფილტრატებმა შესაძლოა შინშენილოვან შეამციროს სისხლძარღვის სანათური. ათეროსკლეროზი სტენოკარდიისა და გულის კუნთის ინფარქტის განვითარების ერთერთ მნიშვნელოვან რისკფაქტორს წარმოადგენს.

0,5 მმ-ზე მცირე დიამეტრის მქონე არტერიებს არტერიოლებს უწოდებენ. მათი სანათური ენდოთელიუმის უწყვეტი შრით არის ამოფენილი. სუბენდოთელური შრე ძალიან თხელია. შიგნითა ელასტიური მემბრანა მხოლოდ დიდი ზომის არტერიოლებშია. მედია ძირითადად გლუვი კუნთოვანი უჯრედების ერთი ან ორი ირგვლივი შრისაგან შედგება (სურ. 13-3). გარეთა ელასტიური მემბრანა არ არის. ადვენტიციური გარსი ძალიან თხელია.
 არტერიოლები იტოტება და მცირე ზომის სისხლძარღვებს წარმოქმნის, რომლებსაც

სურ. 13-2. ა. აორტის შიგნითა ელასტიური მემბრანა მრავლობითი ფენესტრებით;

ბ. ბარძაყის არტერიის შიგნითა ელასტიური მემბრანა უმნიშვნელო რაოდენობის ფენესტრებით. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით)



სურ. 13-3. არტერიოლას სკანოგრამა. მიჰქვივთ ყურადღება ერთმანეთთან მჭიდროდ განლაგებულ ირგვლიე მიმართულ გლუე კუნთოვან უჯრედებს. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

სურ. 13-4. ტიპური კაპილარის ელექტრონოგრაფია. კაპილარის კედლის გარშემოწერილობას ქმნის ერთი ენდოთელური უჯრედი, რომელიც თხელ ბაზალურ მემბრანაზე მდებარეობს. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

წყვეტილი კუნთოვანი შრე აქვს. მათ მეტარტერიოლებს უწოდებენ. მეტარტერიოლები, თავის მხრივ, კაპილარებად იყოფა. მეტარტერიოლების კუნთოვანი ელემენტების შეკუმშვა, ერთი მხრივ, კაპილარებში სისხლის დინებას არეგულირებს და, მეორე მხრივ, არტერიულ და ვენურ სისტემებს შორის წნევათა სხვაობას ინარჩუნებს. მეტარტერიოლას ტერმინალურ უბანში, საიდანაც კაპილარი იწყება კუნთოვანი უჯრედების ერთი ფენისაგან შექმნილი სფინქტერი მდებარეობს. ამ პრეკაპილარული სფინქტერის შეკუმშვა კაპილარში სისხლის დინებას მთლიანად აჩერებს.

კაპილარი კლინიკასთან
 არტერიოლასკლეროზი – მცირე ზომის არტერიოლისა და არტერიოლების დაავადებაა, როდესაც ამ სისხლძარღვების კედელში ქოლესტეროლის ჩალაგება ხდება. დაავადება, ჩვეულებრივ, ქოლერტენოსითან (წნევის მატება) დაან დიაბეტთან არის დაკავშირებული.

კაპილარები

კაპილარები სისხლსა და ქსოვილებს შორის ნივთიერებათა ცვლას უზრუნველყოფს. კაპილარის კედელი ენდოთელური უჯრედების ერთი შრისაგან შედგება. კაპილარის დიამეტრი 7-დან – 9 მკმ-დე, სიგრძე კი – 0,25მმ-დან 1 მმ-მდე მერყეობს. გრ-

ძელი კაპილარები, როგორც წესი, კუნთოვანი ქსოვილისათვის არის დამახასიათებელი. იშვიათ შემთხვევებში (თირკმელზედას ქერქში, თირკმლის ტვინოვან ნივთიერებაში) კაპილარების სიგრძე შეიძლება 50 მმ-მდე იყოს. ორგანიზმში კაპილარების ჯამური სიგრძე 96000 კმ-ს აღწევს. განივკვეთში კაპილარების კედელი ერთი ან რამოდენიმე ენდოთელური უჯრედისაგან შედგება (სურ. 13-4).

ენდოთელური უჯრედების ბაზალური ნაწილები ბაზალურ ფირფიტაზე მდებარეობს. ენდოთელური უჯრედები პოლიგონური ფორმისაა. მათი სიგრძივი ღერძი სისხლის დინების მიმართულების პარალელურია. უჯრედის ბირთვის შემცველი უბანი ყველაზე განიერია და სისხლძარღვის სანათურშია გამოდრეკილი. ბირთვის მახლობლად პატარა ზომის გოლჯის აპარატი მდებარეობს. ციტოპლაზმაში მცირე რაოდენობით მიტოქონდრიები და რიბოსომებია. მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადე სუსტად არის განვითარებული. ციტოჩონჩხის ელემენტები კარგად არის გამოხატული. ბირთვის ირგვლივ შუალედური ფილა-მენტების ბადეა. ციტოპლაზმაში მრავალრიცხოვანი მიკროფილა-მენტებია. უჯრედი პერიფერიული მიმართულებით მნიშვნელოვნად ვიწროვდება, რის გამოც მას თითისტარისებრი ფორმა აქვს. ენდოთელური უჯრედები ერთმანეთს მკერძივი კონტაქტებით (ბრმა სარტყელით) უკავშირდება (სურ. 13-5). მათ შორის გვხვდება ნაპრალისებრი კავშირებიც. მათი მეშვეობით უჯრედებს შორის მაკრომოლეკულების შერჩევითი გატარება ხდება.

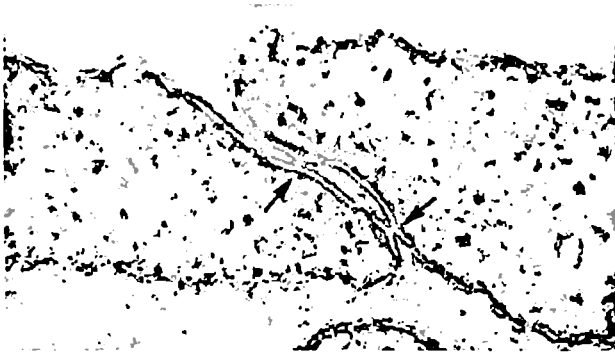
ენდოთელურ უჯრედებს შორის ყველაზე ფაშარი კავშირები ენდოთელურ უჯრედებს შორის სწორედ ამ უბნებში ხდება ანთების დროს სითხის დიდი რაოდენობით კარგვა და შეშუპების განვითარება.

კაპილარებისა და წერილი ენდოთელურ უჯრედების ზოგიერთ უბნებში ენდოთელურ უჯრედებს მუხუნქიშური წარმოშობის უჯრედები აკრავს გარს, რომლებსაც *პერიციტები* ეწოდება (სურ.

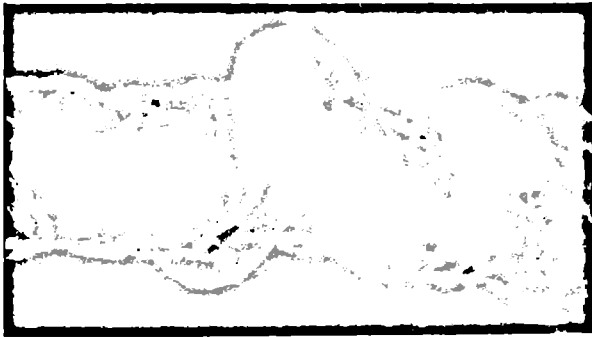
13-6). პერიციტებს გრძელი ციტოპლაზმური მორჩები აქვს, რომლებიც ენდოთელურ უჯრედებს ნაწილობრივ შემოსასაზღვრავს. პერიციტებს აქვს საკუთარი ბაზალური მემბრანა, რომელიც მათ, როგორც ირგვლივ მდებარე შემაერთებული ქსოვილის, ისე ენდოთელური უჯრედებისაგან გამოსასაზღვრავს (სურ. 13-7). ენდოთელურ უჯრედთან კონტაქტის მიდამოში პერიციტის ბაზალური მემბრანა, შესაძლოა, ენდოთელური უჯრედის ბაზალურ მემბრანას ერწყმოდეს. პერიციტებს შემაერთებული ქსოვილის სხვა უჯრედებად ტრანსფორმაციის მაღალი უნარი აქვს. პერიციტების ციტოპლაზმა დიდი რაოდენობით აქტინს, მიოზინს და ტროპომიოზინს შეიცავს, რაც ამ უჯრედების კუმშვითუნარიანობაზე მიუთითებს. ქსოვილის დაზიანების შემთხვევაში, პერიციტები მრავლდება, დიფერენცირდება და ახალ ენდოთელიოციტებსა და შემავრთქსოვილოვან უჯრედებს წარმოქმნის.

აგებულების მიხედვით კაპილარების ოთხ ტიპს არჩევენ:

➤ **უწყვეტი ან სომატური ტიპის კაპილარები** კუნთოვან, შემავრთებელ, ნერვულ ქსოვილში და ეგზოკრინულ ჯირკვლებში გვხვდება. მათი კედელი უწყვეტი ენდოთელიუმისა და უწყვეტი ბაზალური მემბრანისაგან შედგება. კუნთოვანი ქსოვილის სომატური კაპილარების ენდოთელური უჯრედების ციტოპლაზმა დიდი რაოდენობით პინოციტოზურ ბუშტუკებს შეიცავს (სურ. 13-8). მათი ნაწილი ყოველთვის ენდოთელური უჯრედის აპიკალური ან ბაზალური ზედაპირის მემბრანასთანაა, რაც ენდოთელიოციტის გავლით მაკრომოლეკულების აქტიური ტრანსპორტის არსებობის მაჩვენებელია. ამ მხრივ, ნერვული სისტემის კაპილარები გამონაკლისს წარმოადგენს. მათი ენდოთელიუმის ციტოპლაზმაში პინოციტოზური ბუშტუკები უმნიშვნელო რაოდენობითაა. ნერვულ სისტემაში სომატური კაპილარები **ჰემო-ენციფალური ბარიერის** ჩამოყალიბებაში მონაწილეობს.



სურ. 13-5. კუნთოვანი ქსოვილის სომატური კაპილარის ელექტრონოგრაფია. ისრებით ორ მეზობელ უჯრედს შორის არსებული მკერძივი კონტაქტია ნაჩვენები. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით)



სურ. 13-6. კაპილარი მრავლობითი პერიციტით. სკანოგრამა. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით)



სურ. 13-7. სომატური კაპილარის ელექტრონოგრაფია. პერიციტის შორჩები ენდოთელურ უჯრედს ნაწილობრივ შემოსაზღვრავს. მათი ბაზალური მემბრანები ერთმანეთს ერწყმის.

➤ **ფენესტრებიანი ან ვისცერული კაპილარები** ენდოთელური უჯრედებში ფართო ფენესტრების არსებობით ხასიათდება. ფენესტრები ციტოპლაზმის გათხლებული უბნებია. ასეთ ადგილებში უჯრედის შიშირდაპირე ზედაპირები მაქსიმალურად უახლოვდება ერთმანეთს, რაც ტრანს-სუჯრედულ ტრანსპორტს (უჯრედის გავლით) მნიშვნელოვნად აადვილებს. ფენესტრების დიამეტრი 60-80ნმ-ია. ფენესტრები დიაფრაგმით არის დაფარული, რომლის სისქე უჯრედის მემბრანის სისქეზე ნაკლებია და ჩვეულებრივი სამშრინი შესახედაობით არ ხასიათდება (სურ. 13-9). ბაზალური მემბრანა, რომელიც კაპილარებს აკრავს გარს, მთლიანია. ფენესტრირებული კაპილარები ორგანიზმის იმ უბნებში გვხვდება, სადაც სისხლსა და ქსოვილებს შორის ინტენსიური ნივთიერებათა ცვლა მიმდინარეობს, კერძოდ ნაწლავებში, თირკმელსა და ენდოკრინულ ჯირკვლებში.

➤ **ფენესტრებიანი კაპილარები დიაფრაგმის გარეშე**, სადაც ფენესტრები დიაფრაგმით არ არის დაფარული. ბაზალური მემბრანა ძალიან სქელია. ამ ტიპის კაპილარები თირკმლის გორგალში გვხვდება (სურ. 13-10).

➤ **სინუსოიდური ტიპის კაპილარები** დაკლანჩილია და განიერი. ფართო დიამეტრის არსებობა ამ კაპილარებში სისხლის ნელ დინებას განაპირობებს. ენდოთელური უჯრედების კედელი მთლიანია არ არის. იგი შედგება მრავლობითი ფორისაგან, რომლებიც დიაფრაგმით დაფარული არ არის. ასეთ კაპილარებში ენდოთელურ უჯრედებს შორის, ან მათ ბაზალურ ზედაპირებთან მაკროფაგები მდებარეობს. ფორების მიდამოში ბაზალური მემბრანაც წყვეტილია. სინუსოიდური კაპილარები ლეიძლში და სისხლმზად ორგანოებში (ძვლის ტენისა და ელენთაში) გვხვდება.

კაპილარები ერთმანეთს მრავლობითი ანასტომოზებით უკავშირდება და ფართო ქსელს ქმნის (სურ. 13-11). მთლიანი კაპილარული

წნული, როგორც წესი, ერთდროულად სისხლის მიმოქცევაში არ მონაწილეობს. კაპილარების ნაწილი სისხლის მიმოქცევიდან ყოველთვის გამოთიშულია, რასაც, ერთ მხრივ, პრეკაპილარული სფინქტერები განაპირობებს, მეორე მხრივ კი, **არტერიოლო-ვენული ანასტომოზები**, რომლებიც კაპილარული ქსელის გვერდის ავლით, არტერიული სისტემიდან ვენურ სისტემაში სისხლის პირდაპირ დინებას განაპირობებენ. არტერიოლო-ვენულური ანასტომოზები განსაკუთრებით დიდი რაოდენობით არის ჩონჩხის კუნთებსა და ხელისა და ფეხის გულების კანში. ანასტომოზების კუნთოვანი ელემენტების შეკუმშვა მთელი სისხლის კაპილარულ ქსელში გადასვლას იწვევს, ხოლო მათი მოდუნების შემთხვევაში სისხლის გარკვეული ნაწილი ანასტომოზების გავლით არტერიებიდან პირდაპირ ვენურ სისტემაში გადადის. ანასტომოზები ორგანიზმის კონკრეტულ მიკროციკულაციურ უბანში სისხლის დინების სიჩქარის, წნევის, ტემპერატურის და სითბოს შენარჩუნების რეგულაციის საშუალებას იძლევა. გარდა ჩვეულებრივი, პირდაპირი კავშირებისა დამახასიათებელია უფრო რთული, კომპლექსური სტრუქტურების, ე.წ. **გლომუსების** არსებობა. გლომუსები თითებში, ფრჩხილის საწოლში და ყურის ნიჟარაში გვხვდება. გლომუსში შესვლისას არტერიოლა კარგავს შიგნითა ელასტიურ მემბრანას, მისი კუნთოვანი შრე უფრო სქელი ხდება, ხოლო სანათური ვიწროვდება. როგორც ვარაუდობენ, გლომუსები სისხლის დინებას არეგულირებს და სითბოს კონსერვაციას უზრუნველყოფს. არტერიოლო-ვენული ანასტომოზები ძალიან კარგად არის ინერვირებული ავტონომიური ნერვული სისტემის სიმპატიკური და პარასიმპატიკური ნაწილებით.

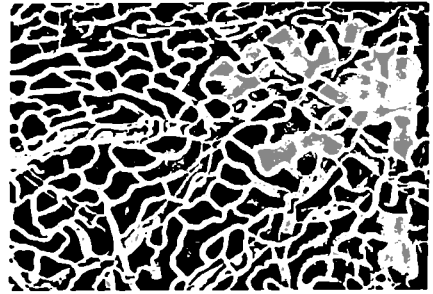
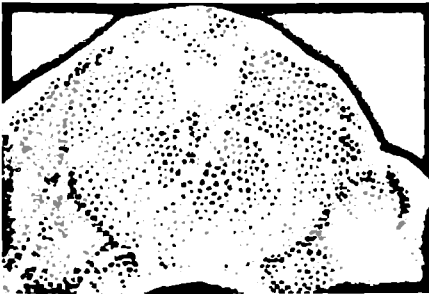
კაპილარული ცირკულაცია ნერვული და პუმორული მექანიზმებით რეგულირდება. ქსოვილებსა და ორგანოებში კაპილარული ქსელის სიხშირე მეტაბოლური პროცესების ინტენსივობით არის განაპირობებული. კაპილა-



სურ. 13-8. კუნთოვანი ქსოვილის სომატური ტიპის კაპილარი. ელექტრონოგრაფა. ისრებით მითითებულია ვეზიკულური ინვაგინაციები. ციტოპლაზმაში პინოციტოზური ბუშტუკებია. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით)



სურ. 13-9. ფენესტრებიანი კაპილარის ელექტრონოგრაფა. ფენესტრები დიაფრაგმით არის დაფარული (ნაჩვენებია ისრებით). (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით)



სურ. 13-10. თირკმლის ფორგლის კაპილარის სკანოგრაფა. მრავლობითი ფორები დიაფრაგმით არ არის დაფარული. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით)

სურ.13-11. ტიპური კაპილარული ქსელის სკანოგრაფა. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით)

რული ქსელი მაღალი (არტერიული) და დაბალი წნევის (ვენურ) არეებს შორის გარდამავალ ზონას წარმოადგენს. მაღალი მეტაბოლური აქტიუობის მქონე ორგანოებში (ღვიძლი, თირკმელი, გული, ჩონჩხის კუნთი) კაპილარული ქსელი ძალიან კარგად არის განვითარებული.

დაბალი მეტაბოლური აქტიუობის უბნებში (გლევი კუნთოვანი ქსოვილი, მკერდის მუცელზე მდებარე ქსოვილი) კაპილარების რაოდენობა ბევრად უფრო მცირეა.

ორგანიზმში კაპილარების მიერ დაკავებული ზედაპირის მთლიანი ფართობი 6000მ²-ია.

ხოლო მთლიანი დიამეტრი დაახლოებით 800-ჯერ აღემატება აორტის დიამეტრს. კაპილარებში სისხლის დინება ძალიან ნელია. მაგალითითათვის, აორტაში სისხლის დინების სიჩქარე 320მმ/წმ-ში, ხოლო კაპილარში – დაახლოებით 0.03მმ/წმ-ში. თხელი კედლებისა და სისხლის დინების დაბალი სიჩქარის გამო, კაპილარები სისხლსა და ქსოვილებს შორის ნივთიერებათა ცვლისთვის საუკეთესო უბანია.

კაპილარები სულ მცირე სამ მნიშვნელოვან ფუნქციას ასრულებს:

➤ **მონაწილეობს ნივთიერებათა შერჩევით გამტარებლობაში** – კაპილარები და პოსტკაპილარული ვენულები ცირკულაციური სისტემის ის ადგილებია, რომელთა კედლის გავლით სისხლსა და ქსოვილებს შორის უნდა გადადის, ნახშირორჟანგისა და სხვა მეტაბოლიტების ცვლა მიმდინარეობს. კაპილარის კედლის განვლადობა ერთი მხრივ, გადასატანი მოლეკულების ზომითა და მუხტით, მეორე მხრივ კი – ენდოთელური უჯრედების სტრუქტურული თავისებურებებით განისაზღვრება. მეკლეფარების აზრით, კაპილარების კედელში ორი სახის, პატარა და დიდი ფორები არსებობს. პატარა ფორების დიამეტრი 9-11 ნმ-ია, ხოლო დიდი ფორების დიამეტრი – 50-70 ნმ. ამ ფიზიოლოგიური ფორების მორფოლოგიურ ექვივალენტებს ენდოთელურ უჯრედებს შორის არსებული კავშირები და ნაპრალები, დიაფრაგმით დაფარული ფენესტრები და მრავლობითი პინოციტოზური ბუშტუკები შეადგენს. მცირე ზომის პიდროფობური და პიდროფილური მოლეკულები ენდოთელური უჯრედების პლანმალუმის მიერ დიფუზიის ან აქტიური ტრანსპორტის გზით გადაიტანება. შემდგომში ეს ნივთიერებები დიფუზიის მეშვეობით უჯრედის საპირისპირო ზედაპირისაკენ ტრანსპორტირდება. წყალი და ზოგიერთი პიდროფილური მოლეკულა, რომელთა დიამეტრი 1,5ნმ-ზე მცირეა, ხოლო წონა 10 kDa-ზე ნაკლები, კაპილარის კედელს უჯრედშორისი შეერთებების მიდამოში (პარაუჯრედული გზა)

გადის. ეს მიდამოები ფიზიოლოგიის მიერ შემოტანილი ტერმინის – მცირე ფორის – მორფოლოგიურ ანალოგად ითვლება. დიდ ფორებს მორფოლოგიურად ენდოთელური უჯრედების ფენესტრები და პინოციტოზური ბუშტუკები შეესაბამება.

➤ **წარმოადგენს სინთეზურ და მეტაბოლურ სისტემას** – კაპილარების ენდოთელური უჯრედები აქტიურად მონაწილეობენ ნივთიერებათა ცვლაში.

ეკროლ, ენდოთელური უჯრედები მონაწილეობს:

❖ ანგიოტენზინ I-ის ანგიოტენზინ II-ად გარდაქმნის პროცესში;

❖ ბრადიკინინის, სეროტონინის, პროსტაგლანდინების, ნორადრენალინის, თრომბინის და სხვ. ბიოლოგიურად არააქტიურ ნივთიერებებად გარდაქმნაში;

❖ ლიპოპროტეინების დაშლაში, რომლისთვისაც საჭირო ფერმენტები ენდოთელური უჯრედების ზედაპირზე მდებარეობს;

❖ სისხლძარღვის ტონუსის მარეგულირებელი ვაზოაქტიური ფაქტორების (მაგ. ენდოთელინების, რომლებიც სისხლძარღვს ავიწროებს და აზოტის ოქსიდის, რომელიც სისხლძარღვს აფართოებს) წარმოქმნაში.

➤ **წარმოადგენს ანტითრომბოგენურ კონტინერს** – ენდოთელური უჯრედების დესქვამაციის (ჩამოფცქენის) შემთხვევაში, სუბენდოთელიუმის გაშიშვლებული შემავრთველი ქსოვილი იწვევს თრომბოციტების აგრეგაციას, რაც, ფიბრინის კოაგულაციასთან ერთად, თრომბის წარმოქმნას განაპირობებს. თრომბის შემდგომი ზრდის შემთხვევაში, შესაძლოა, სისხლძარღვში სისხლის დინება შეფერხდეს. ენდოთელური უჯრედები ნორმაში, თრომბოციტების შემავრთველ ქსოვილთან კონტაქტს ხელს უშლის და, შესაბამისად, მათ ანტითრომბოგენური ეფექტი აქვთ.

კაპილარებიდან სისხლი იკრიბება ვენებში, რომელთა მეშვეობით ეს უპანასკნელი გულში ბრუნდება. ვენების დიამეტრი გულის მიმართულებით თანდათან იზრდება, ხოლო კედელი სქელდება. თანამოსახველ არტერიებთან შედარებით ვენების კედელი უფრო თხელი და ნაკლებად ელასტიურია. ზომების მიხედვით მცირე, საშუალო და დიდი კალიბრის ვენებს არჩევენ. თუმცა ეს დაყოფა პირობით ხასიათს ატარებს. ვენის კედლის სისქე მის დიამეტრს ყოველთვის არ შეესაბამება. ერთი ვენის ფარგლებშიც კი მისი დიამეტრი სხვადასხვა უბანში საკმაოდ ცვალებადობს. ვენების კედლის შემადგენლობაში სამი გარსი – შიგნითა (tunica intima), შუა (tunica media) და გარეთა (tunica adventitia) – განირჩევა. გარსებს შორის საზღვარი ყოველთვის კარგად გამოხატული არ არის. ამავე დროს, მათში კუნთოვანი და ელასტიური ელემენტების რაოდენობა, არტერიებთან შედარებით, ბევრად უფრო ნაკლებია, ხოლო შემაერთებული ქსოვილის – ბევრად უფრო მეტი.

ვენური სისტემა პოსტკაპილარული ვენულებით იწყება. მათი კედლის შენება კაპილარის კედლის შენების მსგავსია. მათ შემადგენლობაში არჩევენ ძალიან თხელ ენდოთელურ შრეს, რომლის ირგვლივ რეტიკულური ბოჭკოები და პერიციტები. კაპილარებისაგან განსხვავებით, პერიციტების მრავლობითი მორჩები ვენულის ზედაპირზე კარგად გამოხატულ ბადეს ქმნის (სურ. 13-12). 50 მკმ-ზე დიდი დიამეტრის მქონე ვენულებში პერიციტები გლუვი კუნთოვანი უჯრედებით ჩანაცვლდება. გლუვი კუნთოვანი უჯრედები ფაშურად არის განლაგებული. სისხლძარღვის ზომავში მატებასთან ერთად, კუნთოვანი უჯრედების განლაგება უფრო კომპაქტური ხდება.

დიდი ზომის ვენულებსა და მცირე ზომის ვენებში კუნთოვანი უჯრედები მეტ-ნაკლებად მთლიან კუნთოვან შრეს ქმნის.

პოსტკაპილარული ვენულები, კაპილარების მსგავსად, სისხლსა და ქსოვილებს შორის ნიუთიერებათა ცვლაში მონაწილეობს. მათი კედლები, კაპილარის კედელთან შედარებით, უფრო მაღალი განვლადობით ხასიათდება.

ლიმფურ კვანძებსა და ლიმფოიდური ქსოვილის ლორწოვან გროვებში (იხ. თავი 16) უნიკალური შენების პოსტკაპილარული ვენულებია. მათ მაღალ ენდოთელიუმთან ვენულებს უწოდებენ, ვინაიდან აქ ენდოთელურ უჯრედებს ჩვეული ბრტყელი ფორმის ნაცვლად კუბური ფორმა აქვს. ამ ვენულების მეშვეობით ლიმფოციტები სისხლიდან ლიმფოიდურ ქსოვილში გადადის. ამ პროცესს ენდოთელური უჯრედების ზედაპირზე სპეციფიური ადჰეზიური მოლეკულების არსებობა უზრუნველყოფს.

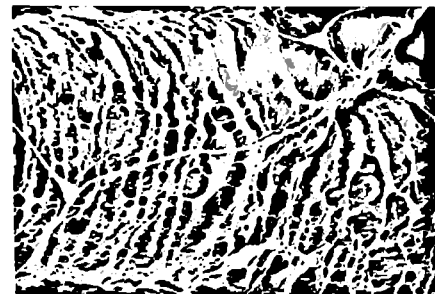
2-9 მმ დიამეტრის მქონე ვენებს საშუალო სიდიდის ვენებს მიაკუთვნებენ. მათი შიგნითა გარსი ენდოთელიუმის, ბაზალური მემბრანისა და მასთან დაკავშირებული რეტიკულური ბოჭკოებისაგან შედგება. ზოგიერთ შემთხვევაში საშუალო რაოდენობით ელას-



სურ. 13-12. პოსტკაპილარული ვენულას სიანოგრამა. ვენულას ზედაპირზე პერიციტების მრავალი ტოტი კარგად გამოხატულ ბადეს ქმნის. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით)

ტიური ბოჭკოებიც გვხვდება, მაგრამ ჭეშმარიტი შიგნითა ელასტიური მემბრანა არასოდეს არ იქმნება. შუა გარსი იქმნება ცირკულარულად განლაგებული გლუვეუთოვანი უჯრედებით, რომლებსაც ფაშარი განლაგება ახასიათებს (სურ. 13-13). მათ შორის ფიბრობლასტები და დიდი რაოდენობით სიგრძივად მიმართული კოლაგენური ბოჭკოებია. ადვენტიციური გარსი ყველაზე სქელია. იგი კოლაგენური ბოჭკოების კონებითა და ელასტიური ბოჭკოებით იქმნება. ადვენტიციასა და მედიას შორის მცირე რაოდენობით სიგრძივად მიმართული გლუვეუთოვანი ბოჭკოებია.

დიდი ზომის ვენებში შიგნითა შრე თავისი შენებით საშუალო ზომის ვენების ინთიმისაგან არ განსხვავდება, მაგრამ სუბენდოთელური შრე ბევრად უფრო სქელია. იგი დიდი რაოდენობით ფიბრობლასტებს შეიცავს. ინთიმისა და მედიის საზღვარზე ელასტიური ბოჭკოების კარგად გამოხატული ბადეა. კუნთოვანი ქსოვილის რაოდენობა დიდი ზომის ვენებში საკმაოდ ცვალებადია. ზოგიერთი გამონაკლისის გარდა (ფილტვის ვენები, საშვილოსნოს ვენები ორსულობის დროს), ვენებში



სურ. 13-13. საშუალო სიდიდის ვენა. სკანოგრამა. ირგვლივად განლაგებული გლუვი კუნთოვანი უჯრედები ერთმანეთისაგან მოშორებით მდებარეობს. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით)

ბის შუა გარსი მცირე რაოდენობით კუნთოვან ბოჭკოებს შეიცავს. ზოგიერთი ვენა (ბადურას, ტეინის გარსების, პლაცენტის, სასქესოს კავერნოზული და სპონგიოზური სხეულების ვენები) კი, კუნთოვან ქსოვილს საერთოდ არ შეიცავს. ასეთ ვენებს უკუნთო ტიპის ვენები ეწოდება. კარგად განვითარებული კუნთოვანი გარსი აქვს ქვემო კიდურების ზედაპირულ ვენებს. ამ ვენებში სისხლი მიზიდულობის ძალის საპირისპირო მიმართულებით მოძრაობს. მათში კარგად განვითარებულ კუნთოვან გარსს ადაპტაციური მნიშვნელობა აქვს. ადვენტიციური გარსი კოლაგენური ბოჭკოების კონებით და ელასტიური ბოჭკოებით არის მდიდარი. კოლაგენურ ბოჭკოებს, ძირითადად, სიგრძივი მიმართულება აქვს. ქვემო ღრუ ვენაში კოლაგენური ბოჭკოები სპირალურად არის განლაგებული. ამ სისხლძარღვის მეორე სტრუქტურული თავისებურება ადვენტიციის სიგრძივად განლაგებული კუნთოვანი ბოჭკოების არსებობაა. დიდი ვენების ადვენტიცია ძარღვთა ძარღვებს შეიცავს. ეს სისხლძარღვები ვენებში უფრო დიდ სიღრმეზე აღწევს, ვიდრე არტერიებში.

საშუალო და დიდი ვენების უმრავლესობა შეიცავს სარქველებს, რომლებიც სისხლის მხოლოდ ერთი (გულის) მიმართულებით ღინებას უზრუნველყოფს. სარქველი შიგნითა გარსის ნახევარმთვარის ფორმის ნაოჭია. გარედან სარქველები ენდოთელიუმით არის დაფარული. ენდოთელიუმის ქვეშ შემავრთებელ ქსოვილში კოლაგენის თხელი შრე და ელასტიური ბოჭკოების ბადეა. ეს ბოჭკოები ინთიმის სხვა უბნის ბოჭკოებს უერთდება. სარქველები ძალიან დიდი რაოდენობით არის ქვემო კიდურების ვენებში. მცირე ან ძალიან დიდი ზომის ვენები სარქველებს არ შეიცავს.

კავშირი ძლიერი სისხლის

ვენების ვარიოლუზული გაგანიერება – უფრო ხშირად ქვემო კიდურის ზედაპირულ ვენებში გვხვდება, რომელიც ვენების ძლიერი გაგანიერებით და ფორმის მნიშვნელოვანი ცვლილებით ხასიათდება. დააუადება ვენების კუნთოვანი გარსის ტონუსის დაქვეითების და სარქველების ნაკლოვანების შედეგად ეითარდება. ვარიოლუზული ვენები ასევე შეიძლება წარმოიქმნას საყლაპავის ქვემო მესამედში და ანუსის მიდამოში.

კაპილარების ქსელი, როგორც წესი, არტერიულ და ვენურ სისხლძარღვებს შორის იქნება. მაგრამ ორგანიზმის ზოგიერთ უბანში, ადგილობრივი ფუნქციური მოთხოვნებიდან გამომდინარე, ამ ურთიერთობის ცვლილებას აქვს ადგილი. ზოგიერთ ორგანოში (ღვიძლი, პიკოფიზი) სისხლი კაპილარული ქსელიდან იკრიბება ვენის აგებულების მქონე სისხლძარღვში, რომელიც მოგვიანებით მეორე კაპილარულ ქსელს ქნის. ამრიგად, ასეთ შემთხვევაში, სისხლის გულში დაბრუნებამდე, ორ ვენას შორის მეორადი კაპილარული ქსელი იქნება. ორ კაპილარულ ქსელს შორის მოქცეულ სისხლძარღვს (ან სისხლძარღვებს) პორტული სისტემის სისხლძარღვები ეწოდება.

თირკმელში ორ კაპილარულ ქსელს შორის არტერიოლის შენების მქონე სისხლძარღვი თავსდება. ამ შემთხვევაში მომტანი არტერიოლა ქმნის დახეულ კაპილარულ ქსელს, რომელსაც გორგალი ეწოდება. გორგლის კაპილარები იკრიბება და ქმნის გამომტან არტერიოლას, რომელიც თავის მხრივ, იტოტება და თირკმლის მილაკების ირგვლივ მეორად კაპილარულ ქსელს ქმნის.

სისხლძარღვების უმეტესობა, რომლებიც გლუვკუნთოვან უჯრედებს შეიცავს, სიმპტიკური (ვაზომოტორული) სისტემის უმიელონო ნერვული ბოჭკოებით ინერვირდება, სადაც ნეიროტრანსმიტერი ნორადრენალინი. ნორადრენალინის გამოყოფა ვაზოკონ-

სტრიქციას (სისხლძარღვის შევიწროებას) იწვევს. როგორც წესი, აღნიშნული ნერვული ბოჭკოები მედიას ვერ აღწევს, რის გამოც მედიატორი კუნთოვან ქსოვილში დიფუზიის გზით შედის. კუნთოვან უჯრედებს შორის არსებული ნაპარალსებრი კავშირები იმპულსის სიღრმეში გაერცვლებას უზრუნველყოფს. ვენებში ნერვები ადვენტიციასა და მედიაში მდებარეობს, თუმცა ინერვაციის საშუალო სიმკერით ვენები მანაც ჩამორჩება არტერიებს. ჩონჩხის კუნთებში არტერიები დამატებით ქოლინერგული ნერვებით ინერვირდება. ამ ნერვების დაბოლოებებიდან გამოყოფილი აცეტილქოლინი ვაზოდილატაციური (სისხლძარღვის გაფართოების) ეფექტით ხასიათდება. იგი მოქმედებს სისხლძარღვების ენდოთელურ უჯრედებზე, სადაც აზოტის ოქსიდის გამოშვებებს იწვევს. ეს უკანასკნელი მოქმედებს გლუვკუნთოვან უჯრედებზე და უჯრედის ციკლური გმფ-ს სისტემის გააქტივების გზით კუნთოვანი უჯრედების მოდუნებას და სისხლძარღვის სანათურის გაგანიერებას განაპირობებს.

აფერენტული (მგრძნობიარე) ნერვული დაბოლოებები არტერიებში მოიცავს *ბარორეცეპტორებს (წნევის რეცეპტორებს)*, რომლებიც კაროტიდულ სინუსსა და აორტის რქალში მდებარეობს და *ქემორეცეპტორებს*, რომლებიც კაროტიდულ და აორტულ სხეულებშია მოთავსებული.

კაროტიდული სხეულები

საძილე არტერიების გაორკაპების უბანში მოთავსებულია უჯრედების გროვა, რომლებიც ქემორეცეპტორების როლს ასრულებს და ჟანგბადის დაბალი წნევის, ნახშირორ-

ჟანგის მაღალი კონცენტრაციისა და არტერიული სისხლის დაბალი pH-ის მიმართ არის მგრძობიარე. ამ სხეულაკებს კაროტიდული სხეულები ეწოდება. კაროტიდული სხეულები ორი ტიპის უჯრედებისაგან შედგება. პირველი ტიპის უჯრედები გლომუსის უჯრედებია, ხოლო მეორე ტიპის უჯრედები – გარსის უჯრედები. უჯრედებს ფენესტრირებული კაპილარების კარგად განვითარებული ქსელი აკრავს. კაროტიდული სხეულის ნერვების უმეტესობა (95%) ეფერენტული ტიპისაა. გლომუსის უჯრედები ნეიროენდოკრინული (APUD – სისტემის) უჯრედებია. მათი ციტოპლაზმა დიდი რაოდენობით ნეიროსეკრეციულ გრანულებს შეიცავს. ადამიანის კაროტიდული სხეულების უჯრედებში ძირითადად ენკეფალინების შემცველი გრანულებია. აორტის რკალზე კაროტიდული სხეულების მსგავსი აორტის სხეულები მდებარეობს, რომლებიც, როგორც ვარაუდობენ, იმავე ფუნქციას ასრულებს.

კაროტიდული სინუსები

კაროტიდული სინუსები შიგნითა საძილე არტერიების მსუბუქად გაგანიერებული სივრცეებია. ეს სინუსები შეიცავენ ქემორეცეპტორებს, რომლებიც სისხლის წნევის ცვლილებას აღიქვამენ და ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში გადასცემენ. სინუსის მიდამოში არტერიის შუა გარსი (მედია) შედარებით უფრო თხელია. ინთიმა და ადვენტიცია დიდი რაოდენობით ნერვულ დაბოლოებებს შეიცავს. აფერენტული ნერვული იმპულსი ანალიზდება თავის ტვინში, საიდანაც სისხლძარღვების შეკუმშვისა და სისხლის წნევის ნერვული რეგულაცია ხორციელდება.

ლიმფურ ძარღვთა სისტემა

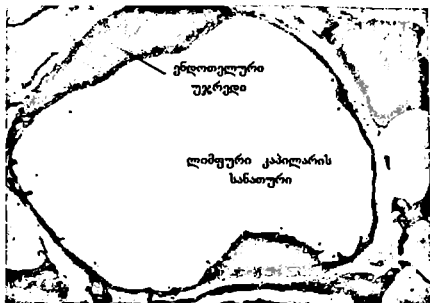
სისხლძარღვთა სისტემასთან ერთად ადამიანის ორგანიზმში ენდოთელიუმით ამოფე-

ნილი თხელკედლიანი მილაკების სისტემა, რომელსაც სითხე ქსოვილთაშორისი სივრცეებიდან გამოაქვს და სისხლში აბრუნებს. ამ სითხეს ლიმფა ეწოდება. ლიმფურ ძარღვთა სისტემა, იშვიათი გამონაკლისის გარდა (ცენტრალური ნერვული სისტემა და ძულის წითელი ტვინი), ორგანიზმის ყველა უბანში არსებობს. ლიმფურ ძარღვთა სისტემის მეშვეობით ლიმფა ყოველთვის ერთი, გულის მიმართულებით მოძრაობს.

ლიმფურ ძარღვთა სისტემის ძირითადი ფუნქციებია:

- სისხლის კაპილარებიდან გამოსული სითხისა და ცილების სისხლში დაბრუნება
- ლიმფოციტების სისხლში დაბრუნება
- ლიმფურ ძარღვებში წარმოქმნილი ანტისხეულების სისხლში გადატანა.

ლიმფურ ძარღვთა სისტემა ლიმფური კაპილარებისა და დიდი ლიმფური სადინრებისაგან შედგება. სისხლის კაპილარებისაგან განსხვავებით, ლიმფური კაპილარები ცვალებადი ფორმითა და დიამეტრით ხასიათდება. მათი ენდოთელიუმი ძალიან თხელია (სურ. 13-14). ენდოთელიური უჯრედები ერთმანეთს გადაფარავს. მიუხედავად ამისა, უჯრედებს შორის მნიშვნელოვანი ნაპრალები რჩება. ბაზალური მემბრანის არსებობა დამახასიათებელი არ არის. ენდოთელურ უჯრედებს საყრდენს უქმნის ელასტიურ ბოჭკოთა სისტემის მრავლობითი მიკროფიბრილა, რომლებიც, ამასთანავე, მათ ირგვლივ მდებარე შემავრთებელ ქსოვილთან აკავშირებს. ლიმფური კაპილარები ქსოვილოვანი სითხიდან გარკვეული ცილებისა და ელექტროლიტების აბსორბციას ახდენს. ისინი, თავის მხრივ, სისხლიდან მუდმივად იფილტრება. ლიმფური კაპილარების ენდოთელიური უჯრედების შეკუმშვა კაპილარის სანათურში დიდი რაოდენობით ქსოვილოვანი სითხის შესვლას განაპირობებს. ლიმფური სადინრები ერთმანეთს უკავშირდება, თანდათანობით მსხვილდება და ბოლოს წარმოქმნის ორ დიდ ლიმფურ ძარღვს – გულმკერ-



სურ. 13-14. ლიმფური კაპილარის ელექტრონოგრაფა. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით)

დის სადინარს და მარჯვენა სადინარს, რომლებიც მარცხენა საერთო საუღლე ვენისა და ლაეიწქეშა ვენის შეერთების ადგილს უერთდება. ლიმფური სადინრების გზებზე მდებარეობს ლიმფური კვანძები, რომელთა აგებულება და დანიშნულება მომდევნო თავში იქნება განხილული. დიდი ლიმფური ძარღვები განიერი სანათურისა და თხელი კედლების არსებობით ხასიათდება. მათში ინთიმა, მედია და ადვენტიცია განირჩევა, თუმცა გარსებს შორის საზღვარი თითქმის წაშლილია. ინთიმაში, ენდოთელიუმის ქვეშ, ელასტიური ბოჭკოების თხელი შრეა. მედია გლუვკუნთოვანი უჯრედების მხოლოდ ერთ ან ორ შრეს შეიცავს. ადვენტიციაში დიდი რაოდენობით კოლაგენური და ელასტიური ბოჭკოებია. მცირე და საშუალო ზომის ლიმფურ ძარღვებში სარქველების არსებობაა დამახასიათებელი (სურ. 13-15). ვენების მსგავსად, მათ სანათურში ერთმანეთის პირისპირ ინთიმის ორი ნაოჭია. მათი ზედაპირები დაფარულია ენდოთელიუმით, რომლის ქვეშ შემავრთბელი ქსოვილის თხელი ფენა მდებარეობს. სარქველები ლიმფის ერთი მიმართულებით დინებას უზრუნველყოფს.

ლიმფურ ძარღვებში, ვენების მსგავსად, ლიმფის ცირკულაციას გარეშე დამხმარე ძალები უწყობს ხელს (მაგ. ირგვლივ არსებული ჩონჩხის კუნთოვანი ქსოვილის შეკუმშვა). ვინაიდან ამ ძალების მოქმედება პერი-

ოდულ ხასიათს ატარებს, ლიმფის ერთი მიმართულებით დინებას, ძირითადად, მრავლობითი სარქველების არსებობა უზრუნველყოფს. დიდი ზომის ლიმფურ ძარღვებში არსებული კუნთოვანი უჯრედების შეკუმშვა, თავის მხრივ, გულის მიმართულებით ლიმფის დინებას უზრუნველყოფს.

დიდი ზომის ლიმფური ძარღვების (გულმკერდისა და მარჯვენა სადინრების) კედელს კუნთოვანი ტიპის ვენის კედლის მსგავსი შენება აქვს. მათი შუა გარსი ცირკულარულად და სიგრძივად განლაგებული კუნთოვანი ბოჭკოებისაგან შედგება. მათ შორის სიგრძივი ბოჭკოები სჭარბობს. ადვენტიცია შედარებით სუსტად არის განვითარებული. არტერიებისა და ვენების მსგავსად, მასში სისხლძარღვები და ნერვები მოთავსებული.



სურ.13-15. ლიმფური ძარღვის სიგრძივი ჭრილი. პისტოლოგიური პრეპარატი. მიაქციეთ ყურადღება სარქველებს, რომლებიც ლიმფის ერთი მიმართულებით დინებას უზრუნველყოფს. ისრებით ლიმფის დინების მიმართულებაა ნაჩვენებია. (L. Junqueira, J. Carneiro, R.L. Kelley, Basic Histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით)

გული კუნთოვანი ორგანოა, რომელიც რითმულად იკუმშება და სისხლს სისხლძარღვთა სისტემაში გადატუმბავს.

გულის კედელი სამი გარისაგან შედგება. შიგნითა გარსი – *ენდოკარდიუმი* ენდოთელიუმით არის ამოფენილი, რომელიც გულში შემავალი და გულიდან გამომავალი სისხლძარღვების ენდოთელიუმის გაგრძელებას წარმოადგენს. ენდოთელიუმის ქვეშ კოლაგენური და ელასტიური ბოჭკოების თხელი შრეა. შემდეგ მოდის მკერძი შემავრთველი ქსოვილის შრე, რომელიც დიდი რაოდენობით ელასტიურ ბოჭკოებს და ცვალებადი რაოდენობით გლუვეკუნთოვან უჯრედებს შეიცავს. ყველაზე დიდი რაოდენობით გლუვეკუნთოვანი უჯრედები პარკუტაშორისი ძგიდის მიდამოშია. ენდოკარდიუმსა და მიოკარდიუმს შორის ფაშარი შემავრთველი ქსოვილის შრეა, ე.წ. *სუბენდოკარდიული შრე*, რომელიც გულის ამ ორ გარსს ერთმანეთთან აკავშირებს. იგი ეწეებს, ნერვებს და გულის გამტარი სისტემის უჯრედებს შეიცავს.

მიოკარდიუმი გულის ყველაზე სქელი გარსია იგი, ძირითადად, იჭნება გულის განივზოლიანი კუნთოვანი ქსოვილით, რომლის შენება და შეკუმშვის თავისებურებანი მე-10 თავში იყო განხილული. შემკუმშავი მიოციტების გარდა, მიოკარდიუმში სერეცოული აქტიუობის მქონე და იმპულსის წარმოქმნისა და გატარების უნარის მქონე კარდიომიოციტები არსებობს.

ენდოკარინული ფუნქციის მქონე კარდიომიოციტები *ნატრიურეტულ ფაქტორს* (ატრიოპეპტინი) გამოიმუშავენ. ეს უჯრედები წინაგულეში და პარკუტაშორისი ძგიდეში მდებარეობს. თავისი აგებულებით ისინი შემკუმშავ კარდიომიოციტებს ჰგავს. ბირთვი უჯრედის ცენტრში მდებარეობს, სიგრძივ მიმართული მიოფიბრილები კი მის გარშემოა მოთავსებული. ციტოპლაზმა დიდი რაოდენობით მიტოქონდრიებს და კარგად განვითარებულ ენდოპლაზმურ რეტიკულუმს შეიცავს.

უჯრედები ერთმანეთს ჩართული დისკოების მეშვეობით უკავშირდება. შემკუმშავი კარდიომიოციტებისაგან განსხვავებით, მათი ციტოპლაზმა დიდი რაოდენობით სერეცოულ გრანულებს შეიცავს. ატრიოპეპტინი, რომელსაც მიონდოკარინოციტები გამოიმუშავენ, ვაზოდილატაციას (სისხლძარღვების გაგანიერებას) იწვევს და სისხლის წნევას აქვეითებს.

გულის კუნთის რითმულ შეკუმშვას გულის იმპულსის წარმომქმნელი და გამტარი სისტემა განაპირობებს. ეს უკანასკნელი რამოდენიმე სტრუქტურული ერთეულით არის წარმოდგენილი, რომლებიც წინაგულებისა და პარკუტების ეფექტურ შეკუმშვას განაპირობებს და გულის, როგორც ტუმბოს, მუშაობას უზრუნველყოფს. ამ სისტემის შემადგენლობაში ორი ტიპის უჯრედებს განარჩევენ. *პრე-მეიკორ უჯრედები* (რიტმის შემქმნელი უჯრედები) სინოატრიულ კვანძში მდებარეობს. სინოატრიული კვანძი 10-20 მმ სიგრძის, 3-5 მმ სიგანის და 1 მმ სისქის წარმონაქმნია, მისი მიოციტები მცირე რაოდენობით უწესრიგოდ განლაგებულ მიოფიბრილებს და დიდი რაოდენობით მიტოქონდრიებს შეიცავს. უჯრედებს შორის დიდი რაოდენობით ნექსუსებია. ამ უჯრედებს იმპულსის გენერირების ყველაზე სწრაფი უნარი აქვს და ისინი გულის შეკუმშვის რითმს განსაზღვრვენ. კვანძის უჯრედები კვანძის არტერიის ირგვლივ კონცენტრულად არის განლაგებული. სინოატრიული კვანძიდან იწყება გამტარი უჯრედებისაგან შემდგომი ტრაქტი, რომელსაც წარმოქმნილი იმპულსი წინაგულებისა და პარკუტების საზღვარზე მდებარე *ატრიოვენტრიკულურ კვანძთან* მიაქვს. ამ კვანძის სპეციალური კუნთოვანი უჯრედები მარჯვენა პარკუტის ძგიდეში სუბენდოკარდიულად მდებარეობს. სტრუქტურულად ეს უჯრედები სინოატრიული კვანძის უჯრედების მსგავსია. მათ ირგვლივ დიდი ზომის არტერიოლები და ცხიმოვანი ქსოვილის გარკვეული რაოდენობაა მოთავსებული.

ატრიოვენტრიკულური კვანძიდან იწყება *პრე-პრე-კონა*, რომელიც *პურკინეს უჯრედებს*

ით იქმნება. პურკინიეს უჯრედების დიამეტრი შემკუმშავი კარდიომიოციტების დიამეტრს თითქმის ორჯერ აღემატება. მათ უსწორმასწორო ფორმა და მრავლობითი ციტოპლაზმური მორჩი აქვთ. ისინი ერთმანეთს ნექსუსების მეშვეობით უკავშირდებიან. პურკინიეს უჯრედები აღწევს გულის ფიბროზულ ჩონჩხში, სადაც ორ, მარჯვენა და მარცხენა ტოტად იყოფა. პურკინიეს უჯრედების კონები სუბენდოკარდიულად გულის მწვერვალის მიდამოსაკენ მიემართება, სადაც იცვლის მიმართულებას და მარცხენა და მარჯვენა პარკუჭის კედლებს ქვემოდან აკეცება. აქ ისინი გვერდით ტოტებს ქმნიან და ნექსუსების მეშვეობით შემკუმშვე კარდიომიოციტებს უკავშირდებიან. გამტარი სისტემის ასეთი ორგანიზაცია პარკუჭების მიმართულებით იმპულსების უსწრაფეს და უმოკლეს გაერცვლებას უზრუნველყოფს. შემდგომში შეკუმშვის ტალღა თანდათანობით გულის ფუძისაკენ ვრცელდება.

გული გარედან დაფარულია *პერიკარდიუმით*, რომელიც ორი, ვისცერული და პარიესული ფურცლისაგან შედგება. პერიკარდიუმის ვისცერული ფურცელი – *ეპიკარდიუმი* ორი, შიგნითა შემაერთქსოვილოვანი და გარეთა, ეპითელური შრისაგან შედგება. შემაერთებელქსოვილოვანი შრე მიოკარდიუმის ენდომიზიუმში გრძელდება. ეპითელური შრე მეზოთელიუმით – ერთშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმით იქმნება. პერიკარდიუმის პარიესულ ფურცელს ანალოგიური შენება აქვს, მხოლოდ მისი შიგნითა შრე ეპითელურია, გარეთა კი – შემაერთქსოვილოვანი. პერიკარდიუმის ვისცერული და პარიესული ფურცლები ერთმანეთისაგან გამოყოფილია ეიწრო სივრცით, რომელსაც *პერიკარდიუმის ღრუ* ეწოდება. იგი შეიცავს მცირე რაოდენობით სითხეს, რომელიც გულის მუშაობის პროცესში გლუვი მეზოთელური ზედაპირების ერთმანეთზე სრიალს უწყობს ხელს.

გულს გააჩნია ფიბროზული ჩონჩხი,

რომელიც, ერთი მხრივ, სარქველების საფუძველს ქმნის, მეორე მხრივ კი, კუნთოვანი ბოჭკოების დიდი უმრავლესობის მიზაგრების ადგილს წარმოადგენს. გულის ფიბროზული ჩონჩხი მკერდის შემაერთებელი ქსოვილით იქმნება. იგი *მემბრანული ძვიდის, ფიბროზული ძაფებისა და ფიბროზული რგოლებისა*გან შედგება. მათში ძალიან მაღალია მსხვილი კოლაგენური ბოჭკოების შემცველობა, რომლებიც სხვადასხვა მიმართულებით არის განლაგებული. ზოგიერთ უბანში ჩონჩხი ბოჭკოვანი ხრტილის უბნებს შეიცავს.

გულის ინერვაციას ავტონომიური ნერვული სისტემის სიმპატიკური და პარასიმპატიკური ნაწილები ახორციელებს., რომლებიც გულის ფუძეზე კარგად გამოხატულ ნერვულ წნულს ქმნიან. ნერვული განგლიები და ბოჭკოები სინოატრიული და ატრიოვენტრიკულური კვანძების მახლობლად მდებარეობს. მართალია ისინი გულისცემის წარმოშობაში არ მონაწილეობენ (ამ პროცესს სინოატრიული კვანძი უზრუნველყოფს), მაგრამ გააღვანას ახდენენ გულის რითმზე. პარასიმპატიკური ნაწილის (ცთომილი ნერვი) გაღვიანება გულის რითმის შენელებას, ხოლო სიმპატიკური ნაწილის სტიმულაცია აჩქარებას იწვევს.

გულის იშემიური დაავადება – ასაკთან პირებს, ძირითადად, გვირგვინოვანი სისხლძარღვების ათეროსკლეროზით არის განპირობებული. ათეროსკლეროზული ფოლაქი ამცირებს არტერიის სანათურს და აფერხებს სისხლის მიმოქცევას, რაც მნიშვნელოვანად აუარესებს გულის კუნთის კვებას. ვანგადის ნაკლებობა ძლიერი ტკივილის შეგრძნებას იწვევს, რაც სტენოკარდიის სახელწოდებით არის ცნობილი. სისხლძარღვის სანათურის შემდგომი შევიწროება გულის შესაბამისი უბნის იშემიას იწვევს, რაც შესაძლებელია კარდიომიოციტების სიკვდილის მიზეზი გახდეს (მიოკარდიუმის ინფარქტი). მკურნალობის გარეშე დაავადება სიკვდილით მთავრდება. ანგიოპლასტიკა მკურნალობის ინვაზიური მეთოდია, რომელიც წარმატებით გამოიყენება ნაწილობრივ დახშული სისხლძარღვების სამკურნალოდ.

სისხლი

სისხლი თხიერი ქსოვილია, რომელიც გულ-სისხლძარღვთა სისტემაში ერთი მიმართულებით განუწყვეტლივ ბრუნავს. იგი უჯრედებისა და უჯრედშორისი ნივთიერებისაგან შედგება. სისხლის უჯრედებს – ფორმიან ელემენტებს, თხიერ უჯრედშორის ნივთიერებას კი პლაზმას უწოდებენ.

სისხლის ფორმიან ელემენტებს *ერთორციტები (სისხლის წითელი უჯრედები), ლეიკოციტები (სისხლის თეთრი უჯრედები) და თრომბოციტები (სისხლის ფირფიტები)* ეკუთვნის.

სისხლძარღვებში ცირკულაციის პროცესში სისხლს ჟანგბადი, ნახშირორჟანგი, მეტაბოლიტები, ჰორმონები და სხვადასხვა ნივთიერებები გადააქვს, და, ამდენად, მას უპირველეს ყოვლისა *ტრანსპორტული ფუნქცია* აქვს. სისხლის მეშვეობით:

- ჟანგბადი ფილტვებიდან – ქსოვილებში, ნახშირორჟანგი კი ქსოვილებიდან ფილტვებში მიიტანება (*სუნთქვითი ფუნქცია*)
- საკვები ნივთიერებები მათი შეწოვის ადგილებიდან ორგანიზმის ყველა უბანს მიეწოდება (*ტროფიული ფუნქცია*);
- მეტაბოლური ნარჩენები ექსკრეტორულ ორგანოებში (ფილტვი, თირკმელი) მიიტანება (*გამომყოფი ფუნქცია*).

სისხლი, რომელსაც ჰორმონები და სხვა ბიოლოგიურად აქტიური ნივთიერებები გადააქვს, სხვადასხვა ორგანოთა შორის ქიმიური ინფორმაციის გაცვლას და ორგანიზმის ფუნქციური მთლიანობის შენარჩუნებას უზრუნველყოფს.

ლეიკოციტებისა და სპეციფიკური პლაზმის ცილების არსებობა სისხლს *დამცველობით ფუნქციას* ანიჭებს. ამასთანავე, სისხლი

სხეულის ტემპერატურის, ოსმოსური და მევატუტოვანი ბალანსის რეგულაციაში მონაწილეობს.

ცირკულაციური სისტემის მიღმა სისხლი, როგორც წესი, დედება. შედეგებული სისხლი ფორმიანი ელემენტებისა და გამჭვირვალე მოყვითალო ფერის სითხისაგან შედგება, რომელსაც შრატის ეწოდება. ცენტრიფუგირებისას (წინასწარ შედელების საწინააღმდეგო ნივთიერებების – ანტიკოაგულანტების – დაბატების შემდეგ) სისხლი რამდენიმე შრედ იყოფა. სინჯარაში ყველაზე ზემოთ სისხლის პლაზმა გამჭვირვალე, მოყვითალო ფერის, ოდნავ წებოვან ფენას ქმნის. ამ ფენის ქვეშ ფორმიანი ელემენტები ადვილად გასარჩევორ შრეს ქმნის. ქვედა შრე წითელი ფერისაა, იგი ერთორციტებისაგან შედგება, უშუალოდ მის ზემოთ მდებარე შრე მოთეთრომორუხო ფერისაა და ლეიკოციტებს შეიცავს. ლეიკოციტების ზემოთ თრომბოციტების უთხელესი ფენაა, რომელიც შეუიარაღებელი თვალთ არ ჩანს. ფორმიანი ელემენტების ასეთ განშრეებას მათი განსხვავებული სიმკვრივე განაპირობებს.

პლაზმა. პლაზმა თხიერი უჯრედშორისი ნივთიერებაა. იგი 90-93% წყლისა და 7-10% მშრალი ნივთიერებისაგან შედგება. მშრალი ნივთიერების 6,6-8,5%-ს ცილები, დაახლოებით 0,9%-ს კი – არაორგანული მარილები შეადგენს. მშრალი ნივთიერების დანარჩენ ნაწილს სხვადასხვა სახის ორგანული ნივთიერება (ამინომჟავები, ვიტამინები, ჰორმონები, ლიპოპროტეინები და ა.შ.) ქმნის.

პლაზმის ცილებს *ალბუმინები, α, β და γ გლობულინები და ფიბრინოგენი* ეკუთვნის. ალბუმინების მოლეკულური წონა დაახლო-

ბით 5000-ია. ალბუმინები ღვიძლში სინთეზდება. რაოდენობრივად ალბუმინები პლაზმის ცილების ძირითად კომპონენტს წარმოადგენს და სისხლის კოლოიდური ოსმოსური წნევის შექმნასა და შენარჩუნებაში მონაწილეობს. ამასთანავე, ისინი მთელი რიგი, მათ შორის წყალში უხსნადი მცირე ზომის მოლეკულების გადატანაში მონაწილეობენ.

გლობულინების მოლეკულური წონა 80000-დან მილიონამდეა. α და β გლობულინები ტრანსპორტული ცილებია. ისინი სხვადასხვა ნივთიერებების გადატანაში მონაწილეობენ. მაგ. ტრანსფერინი – რკინის, ცერულოპლაზმინი კი – სპილენძის გადატანას უზრუნველყოფს. γ გლობულინები ანტისხეულებია (იმუნოგლობულინები). ისინი დაცვით რეაქციებში მონაწილეობენ. ანტისხეულები გლიოპროტეინებია, რომლებიც სპეციფიური იმუნური პასუხის ჩამოყალიბებაში მონაწილეობენ. მათ შესახებ, მოგვიანებით, მე-16 თავში გვექნება საუბარი. პლაზმის დამცველობით ფუნქციას, იმუნოგლობულინებთან ერთად, კომპლემენტის სისტემის ცილები ახორციელებს.

კომპლემენტის სისტემა მრავალი სპეციფიური ცილის ერთობლიობას წარმოადგენს. ტერმინი კომპლემენტი (ინგლ. complement, დამატება, შეესება) შრატის სპეციფიური აქტივობის აღსანიშნავად პირველად ერლიხმა გამოიყენა. მან შენიშნა, რომ ახლად გამოყოფილ შრატში არსებობდა რაღაც „დამატებითი“ ნივთიერება, რომელიც ანტისხეულების მიერ ბაქტერიების ლიზისს განაპირობებდა. კომპლემენტის ცილების უმეტესობა ზიმოგენურია, ანუ ისინი პროფერმენტებია, რომლებიც პროტეოლიზური გახლენის გზით აქტიურ ფორმაში გადადის. კომპლემენტის სისტემის გააქტიურების ორი – კლასიკური და ალტერნატიული გზა არსებობს.

კომპლემენტის სისტემის ეფექტორული, მექანიზმები ხუთ ჯგუფად შეიძლება დაიყოს:



სურ. 14-1. ერითროციტის სკანოგრამა . (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მხედვით).

- მიკროორგანიზმების მოშავდება ფაგოციტოზისათვის (ოფსონინაცია);
- მიკროორგანიზმების პირდაპირი ლიზისი;
- ლეიკოციტების გააქტიურება და ანოუბის კერაში მიზიდვა;
- იმუნური კომპლექსების ფაგოციტოზისათვის მოშავდება;
- ანტისხეულების სპეციფიური პასუხის გამოწვევა.

კომპლემენტის სისტემის გარდა პლაზმის დაცვით სისტემებს ფიბრინოლიზური, კინინური და შემადგეღებელი ცილების სისტემა ეკუთვნის.

სისხლის ფორმიანი ელემენტები. სისხლის ფორმიან ელემენტებს *ერიტროციტები*, *ლეიკოციტები* და *სისხლის ფირფიტები* (თრომბოციტები) ეკუთვნის.

ერიტროციტი. ერითროციტი ორმხრივ-ჩაზნექილი დისკოს ფორმის უჯრედია (სურ. 14-1). იგი სხვადასხვა ნივთიერებების ტრანსპორტში მონაწილეობს. მისი მთავარი ფუნქცია ფილტვებსა და ქსოვილებს შორის ვანგბადისა და ნახშირორჟანგის შეუფერხებელი გადატანაა. ამდენად, ერითროციტი სუნთქვის პროცესში იღებს მონაწილეობას. გარდა ამისა, იგი ამინომჟავების, ანტისხეულების, ტოქსინებისა და სხვადასხვა სამკურნალწამლო ნივთიერებების ტრანსპორტს ახორციელებს.

სისხლის მოცულობის ერთეულში ერთორციტების რაოდენობა ქალის ორგანიზმში 3,9-5,5 მლნ. მამაკაცის ორგანიზმში კი - 4,1-6 მლნ-ია. ადამიანის ერთორციტის დიამეტრი საშუალოდ 7,5 მკმ-ია. 9 მკმ-ზე მეტი დიამეტრის მქონე ერთორციტებს - *მაკროციტები*, 6 მკმ-ზე ნაკლები დიამეტრის მქონეს კი - *მიკროციტები* ეწოდება. სისხლში სხვადასხვა ზომის ერთორციტების მაღალ პროცენტულ შემცველობას *ანიზოციტოზი* ეწოდება.

როგორც აღინიშნა, ერთორციტი ორმხრივ ჩაზნექილი დისკოს ფორმის უჯრედია. ასეთ ერთორციტებს *დისკოციტები* ეწოდება. თუმცა, ერთორციტების პოპულაციაში მცირე რაოდენობით სხვადასხვა ფორმის (წვეტიანი - ექინოციტები, კონუსისებური - სტომატოციტები, მრგვალი - სფეროციტები) ერთორციტებიც გვხვდება. ზემოთ ჩამოთვლილი ფორმები ძირითადად დაბერებული ერთორციტებისათვის არის დამახასიათებელი. სისხლში სხვადასხვა ფორმის ერთორციტების მაღალ შემცველობას *პოიკილოციტოზი* ეწოდება.

ორმხრივ ჩაზნექილი ფორმა ერთორციტის ზედაპირის ფართობს მნიშვნელოვნად ზრდის და, შესაბამისად, ინტენსიურ აირთა ცვლას უწყობს ხელს.

ერთორციტი მაღალი დრეკადობის მქონე უჯრედია. დიდი ზომის მიუხედავად, იგი სისხლის სიბლანტეს არ ზრდის და მის დიამეტრზე უფრო მცირე ზომის კაპილარებშიც თავისუფლად მოძრაობს. ერთორციტის სპეციფი-

ური ფორმის, მაღალი რეზისტენტობისა და დეფორმადობის უნარის არსებობას და შენარჩუნებას მემბრანისა და ციტოქონჩის სპეციფიური შენება და ურთიერთქმედება განაპირობებს.

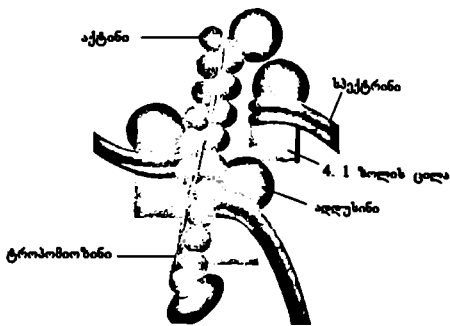
ერთორციტის მემბრანა, ადვილი ხელმისაწვდომობის გამო, ყველაზე უკეთ არის შესწავლილი. იგი 40%-მდე ლიპიდებს (ფოსფოლიპიდები, ქოლესტერინი, გლიკოლიპიდები), 50%-მდე ცილებს და 10%-მდე ნახშირწყლებს შეიცავს. პლაზმური მემბრანის გარეთა ნახევარში ქოლინის შემცველი ფოსფოლიპიდები (ფოსფატიდილქოლინი, სფინგომიელინი), შიგნითა ნახევარში კი - სერინის შემცველი ფოსფოლიპიდები (ფოსფატიდილსერინი, ფოსფატიდილეთანოლამინი) მდებარეობს. მემბრანული ცილების დაახლოებით 50% ინტეგრალური ცილებია, დანარჩენი კი - პერიფერიული ცილები, რომლებიც მემბრანის ჩონჩხის როლს ასრულებს და მემბრანას ციტოქონჩთან აკავშირებს.

ერთორციტის ციტოქონჩის ერთ-ერთ უმთავრეს კომპონენტს ფიბრილური ცილა *სპექტრინი* წარმოადგენს. სპექტრინის მოლეკულა ტეტრამერია. იგი 2 α და 2 β სპექტრინის მოლეკულით იქმნება. სპექტრინის ორი (α და β) პოლიპეპტიდური ჯაჭვი იხვევა, ასეთივე ორი პოლიპეპტიდური ჯაჭვით წარმოქმნილ დიმერს უკავშირდება და სპექტრინის ტეტრამერს წარმოქმნის (სურ. 14-2).

ტეტრამერში პოლიპეპტიდური დიმერები ერთმანეთს თავებით (საწყისი ნაწილებით)



სურ. 14-2 სპექტრინის ტეტრამერის აგებულების სქემა. (S.L. Wolfe, Molecular and Cellular Biology, 1994, მიხედვით)



სურ. 14-3. ერთორციტის ციტოქონჩის მთავარი ცილების ორგანიზაციის სავარაუდო სქემა. (Lodish, Berk, Zipursky et al., Molecular Cell Biology, 4-th edition, 2000 მიხედვით).

უკავშირდება, ტეტრამერის თავისუფალ ბოლოებს კი პოლიპეპტიდური ჯაჭვების კუდის ნაწილები ქმნის. სპექტრინის მოლეკულა (ტეტრამერი) 200 ნმ სიგრძის ელასტიური ფიბრილაა, რომლის მოლეკულური წონა 1 მლნ-ს აღწევს. საშუალოდ ერთი ერთორციტი 100000-მდე სპექტრინის მოლეკულას შეიცავს. სპექტრინის მოლეკულები ბოლოებით ერთმანეთს უკავშირდება და ერთორციტის ციტოპლაზმისა და მემბრანის საზღვარზე მრავალკუთხა ფორმის ერთიან ქსელს წარმოქმნის. სპექტრინის მოლეკულების ერთმანეთთან დაკავშირებას აქტინი, ადღუსინი, ტროპომიოზინი და ტროპომოდულინი უზრუნველყოფს (სურ. 14-3).

სპექტრინის ტეტრამერებს ერთმანეთთან უშუალოდ აქტინი და ადღუსინი აკავშირებს. ამ კავშირს 4.1 ზოლის ცილა ამტკიცებს (ცილის სახელწოდებას გელ-ქრომატოგრაფიის მეთოდით შესწავლისას ცილის კონკრეტული ნომრის ზოლში გამოვლენა განაპირობებს). დადგენილია, რომ 4.1 ზოლის ცილა აქტინისა და სპექტრინის ბმის სიმტკიცეს (აფინურობას) მილიონჯერ ზრდის. ტროპომიოზინი და ტროპომოდულინი აქტინის ფილამენტების დეპოლიმერიზაციას უშლის ხელს. აქტინის ერთ ფილამენტს სპექტრინის რამდენიმე მოლეკულა უმაგრდება, რაც პოლიგონური ქსელის წარმოქმნას განაპირობებს (სურ. 14-4).

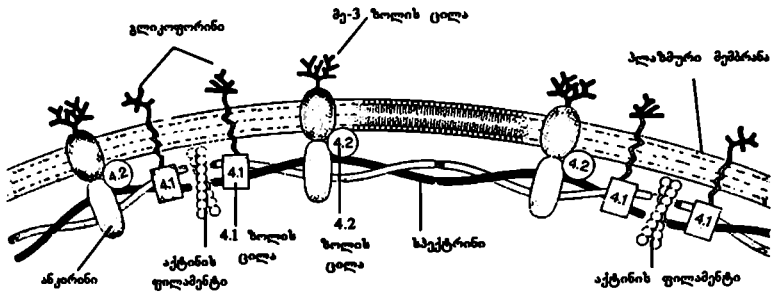
სურ. 14-4. ადამიანის ერთორციტის ციტოქონჩის ელექტრონოგრაფია. (Lodish, Berk, Zipursky et al., Molecular Cell Biology, 4-th edition, 2000 მიხედვით).

სპექტრინ-აქტინისაგან შემდგარი ჩონჩხი ერთორციტის მემბრანას ორი ცილის – ანკირინისა და 4.1 ზოლის ცილის მეშვეობით უკავშირდება (სურ. 14-5). მემბრანის მხრიდან ამ კავშირის ჩამოყალიბებაში მე-3-ე ზოლის ცილა და გლიკოფორინები მონაწილეობს.

ანკირინი სპექტრინის დიმერის ცენტრალურ მონაკეთს მე-3-ე ზოლის ცილასთან აკავშირებს, 4.1 ზოლის ცილა კი, რომელიც სპექტრინის ტეტრამერული მოლეკულებისა და აქტინის კავშირის უბნებში მდებარეობს, გლიკოფორინებს უმაგრდება.

მე-3-ე ზოლის ცილა ინტეგრალური ცილაა, რომელსაც რამდენიმე ტრანსმემბრანული ნაწილი (დომენი) გააჩნია. ცილის ტრანსმემბრანული ნაწილები ქმნის არხებს, რომელთა მეშვეობით Cl^- და HCO_3^- -ის გადატანა ხორციელდება. აღნიშნული გამო ამ ცილას ანიონების გადამტანსაც უწოდებენ.

გლიკოფორინი ერთ პიდროფობურ ტრანსმემბრანულ, ერთ ციტოპლაზმურ და ერთ ეგზოპლაზმურ სეგმენტს შეიცავს. ციტოპლაზმური სეგმენტი 4.1 ზოლის ცილას უკავშირდება. უჯრედგარე სეგმენტი ოლიგოსაქარიდული ჯაჭვებით ბოლოვდება. გლიკოფორინების ცილოვანი და ნახშირწყლოვანი სეგმენტები სისხლის ჯგუფობრიობის განმსაზღვრელ მარკერს წარმოადგენს.



სურ. 14-5. ერითროციტის მემბრანისა და ციტოქოონჩხის ურთიერთობის სქემა. (S.L.Wolfe, Molecular and Cellular Biology, 1994, მიხედვით).

ერითროციტის ციტოქოონჩხისა და მემბრანის დაკავშირების ხარისხს ანკირინისა და 4.1 ზოლის ცილის ფოსფორილირება განსაზღვრავს. ფოსფატური ჯგუფების დამატება მათი ბმის სიმტკიცეს მნიშვნელოვნად ამცირებს, რასაც, შესაბამისად, ციტოქოონჩხის რიგიდობის ხარისხის შემცირება ახლავს თან.

ერითროციტის ციტოქოონჩხის ორგანიზაცია და მემბრანასთან სპეციფიური ურთიერთობა, როგორც ეწრო კაილარებში, ისე სისხლის ტურბულენტური მოძრაობის უბნებში (გულის სარქველები) უჯრედის დამახასიათებელი ფორმის შენარჩუნებას უზრუნველყოფს.

მეორე კონიკა

ერითროციტის ციტოქოონჩხის დეფექტი უჯრედის ფორმის სხვადასხვა სახის ცვლილებას იწვევს. სფეროციტოზი, მაგალითად, დეფექტური ფორმის სპექტრინის სინთეზით არის განპირობებული. ასეთი სპექტრინი 4.1 ზოლის ცილას ვერ უკავშირდება, და შესაბამისად, ვერც ერითროციტის ციტოქოონჩხსთან აწყარებს კავშირს. სფეროციტებს უანგბადთან დაკავშირების უნარი ძლიერ დაქვეითებული აქვთ და სისხლძარღვებში ცირკულაციისას ძალიან ადვილად ზიანდებიან. ამავე დროს სფეროციტები ინტენსიურად იშლება ელენთაში. ყველაფერი ერთად ანემიის განვითარებას განაპირობებს.

ერითროციტების ციტოქოონჩხსა შემოვლობინის 33%-იან ხსნარს შეიცავს. შემოვლობინი მისი ციტოქოონჩხის აციდოფილობას განაპირობებს. ამასთან ერთად, ციტოქოონჩხში გლეუზოს მენტაბოლიზმის გლიკოლიზური და პექსოზო-მონოფოსფატური შუნტის უერმენტები მდებარეობს. O_2 -თან და CO_2 -თან კომბინაციაში შემოვლობინი, შე-

საბამისად, *ოქსი-* და *დეზოქსიმემოგლობინის* წარმოქმნის. სისხლსა და ქსოვილებს შორის აირთა ცვლის შესაძლებლობას ამ ორი მდგომარეობის შექცევადობა განაპირობებს. შემოვლობინის კავშირი ნახშირეანთან (CO) - *კარბოქსიმემოგლობინი* - შეუქცევადია და შესაბამისად მისი წარმოქმნა O_2 -ის ტრანსპორტის შესაძლებლობას მნიშვნელოვნად ამცირებს.

ძელის ტენიდან სისხლში ახლად გადმოსული ერითროციტები ციტოქოონჩხში ყოველთვის შეიცავს რიბოსომულ რნმ-ს. ასეთი ერითროციტების ციტოქოონჩხში მცირე რაოდენობით გრანულებს ან ბადის მავეარ სტრუქტურებს შეიცავს, რის გამოც მათ *რეტკულოციტებს* უწოდებენ. მექანიზმი, რომლითაც რეტკულოციტები ძელის ტენიდან პერიფერიულ სისხლში ხვდება ჯერ-ჯერობით ცნობილი არ არის.

ნორმაში რეტკულოციტები ცირკულაციაში მყოფი ერითროციტების საერთო რაოდენობის 1%-ს შეადგენს, რაც ერითროციტების განახლების სირქარის დღიური მარეწეველია. რეტკულოციტების რაოდენობის მატება ჯანგბადის გადატანის შესაძლებლობების დაქვეითებაზე მეტყველებს, რაც შეიძლება სისხლის დაკარგვით, მალაღმთიან რაიონში ყოფნით და ა.შ. იყოს გამოწვეული.

რეტკულოციტებიდან მწიფე ერითროციტების წარმოქმნის პროცესში, რასაც 24-48 სთ

სჭირდება, ერთთროციტები მიტოქონდრიებს, რიბოსომებს და მთელ რიგ ციტოპლაზმურ ფერმენტებს კარგავს. ამ პროცესში ლიზოსომური ფერმენტები არ მონაწილეობს. ამ მოვლენაზე პასუხისმგებელი ერთთროციტის ციტოპლაზმაში მდებარე ატფ-ზე დამოკიდებული ფერმენტების სისტემაა. ერთთროციტის ენერჯის წყარო გლუკოზაა, რომელიც ანაერობული გზით რბის მუცამდე იშლება.

ადამიანის ერთთროციტების სოცოცხლის ხანგრძლიობა დაახლოებით 120 დღეა. დაბერებული ერთთროციტების მოცილება ძირითადად ელენთასა და ძელის ტენში მაკროფაგების მეშვეობით მიმდინარეობს. დაბერებული ერთთროციტების მემბრანაში მე-3-ე ზოლის ცილის კონფორმაციული ცვლილების შედეგად ამ უკანასკნელს G კლასის ანტისხეულები (IgG) უკავშირდება. მაკროფაგი, მემბრანაში

IgG-სადმი რეცეპტორების არსებობის მეშვეობით, ასეთ ერთთროციტთან კავშირს ამყარებს და შთანთქმის მას.

ნორმის პირობებში ერთთროციტები ცირკულაციური სისტემიდან გარეთ არ გამოდის.

ლეიკოციტები. ამ სახელწოდების ქვეშ რამდენიმე სახის უჯრედია გაერთიანებული, რომლებიც ერთმანეთისაგან აგებულების, წარმოშობისა და ფუნქციის მიხედვით განსხვავდებიან. სისხლში ლეიკოციტების რაოდენობა ასაკის, სქესისა და ფიზიოლოგიური მდგომარეობის მიხედვით მერყეობს. ნორმაში მოზრდილი ადამიანის სისხლის 1 მლ-ში 6000–10000 ლეიკოციტია.

აგებულების მიხედვით *მარცვლოვან (გრანულურ)* და *უმარცვლო (აგრანულურ)* ლეიკოციტებს არჩევენ. აღნიშნულ კლასიფიკაციას ლეიკოციტების ციტოპლაზ-

პაწვირი ძლინიასთან

ერთთროციტების რაოდენობის შემცირება სისხლში ანემიის განვითარებას იწვევს. ანემია პათოლოგიური მდგომარეობაა, როდესაც სისხლში ჰემოგლობინის შემცველობა ნორმაზე დაბალია. ანემია უმეტეს შემთხვევაში ერთთროციტების რაოდენობის შემცირებასთან არის დაკავშირებული, თუმცა შესაძლოა ერთთროციტების ნორმული რაოდენობის ფონზე თავად ჰემოგლობინის რაოდენობა იყოს შემცირებული. ასეთ ანემიას *ჰიპოქრომული ანემია* ეწოდება. ანემიის მიზეზი სისხლდენა (ჰემორაგია), ძელის ტენის მიერ ერთთროციტების არასაკმარისი წარმოება, არარეულფასოვანი ჰემოგლობინის მქონე ერთთროციტების წარმოება, რაც როგორც წესი, რკინის ნაკლებობით არის გამოწვეული ან სისხლის უჯრედების გაძლიერებული დაშლა შეიძლება იყოს. ქსოვილების ჟანგბადით მომარაგების დაქვეითებას – *ჰიპოქსია*, სრულ მიუწოდებლობას კი – *ანოქსია* ეწოდება.

ერთთროციტების რაოდენობის მატებას *ერთთროციტოზი* ან *პოლიციტემია* ეწოდება. ეს უკანასკნელი შესაძლოა კომპენსაციური ხასიათის იყოს. მაგ. ადამიანებს, რომლებიც მაღალმთიან რაიონებში ჟანგბადის დაბალი წნევის პირობებში მუშაობენ ერთთრო-

ციტების შემცველობა ბევრად უფრო მაღალი აქვთ. **ნამგლისებრი ანემია** – ჰემოგლობინის α -ჯაჭვის ერთი ლოკუსის (გლუტამატის ნაცვლად ჯაჭვში ჯდება ვალინი) მუტაციით არის განპირობებული, რის შედეგადაც HBA-ს ნაცვლად HBS ჰემოგლობინი ყალიბდება. ჟანგბადის წნევის დაქვეითებისას HBS-ი ფორმას იცვლის და ერთთროციტის ფორმის ცვლილებასაც განაპირობებს. უჯრედი იღებს ნამგლის ფორმას (აქედან წარმოდგება დაავადების სახელწოდება). ამის შედეგად ერთთროციტი ძალიან ადვილად ზიანდება და ჰემოლისს განიცდის. ნამგლისებრი ანემია გაცილებით უფრო ხშირია შავკანიან მოსახლეობაში.

რკინა-დეფიციტური ანემია კვებითი დეფიციტით განპირობებულ ანემიებს შორის ყველაზე ხშირი ფორმაა. იშვიათად იგი შეიძლება გამოწვეული იყოს საკვებში რკინის ძალიან დაბალი შემცველობით. უმეტეს შემთხვევაში ანემიის ამ სახეს რკინის ათვისების დეფექტი ან ქრონიკული სისხლდენა განაპირობებს. რკინა-დეფიციტური ანემიის პირობებში ერთთროციტები ჩვეულებრივ უფრო მცირე ზომისაა. დაავადებისათვის დამახასიათებელია ზოგადად სისუსტე, ქრონიკული დაღლილობა და ენერჯის ნაკლებობა

მაში სპეციფიური გრანულების არსებობა-
არარსებობა განაპირობებს. მარცვლოვან
ლეიკოციტებს - ნეიტროფილები, ბაზოფილები
და ეოზინოფილები, უმარცვლო ლეიკოცი-
ტებს კი ლიმფოციტები და მონოციტები
ეკუთვნის.

წარმოშობის მიხედვით მიელოიდური და
ლიმფოიდური რიგის ლეიკოციტებს განარ-
ჩევენ. ლეიკოციტები, ისევე როგორც სისხლის
ყველა ფორმის ელემენტი ძელის ტენიში
მდებარე არადიფერენცირებული უჯრედებისა-
გან წარმოიქმნება, იქვე დიფერენცირდება და
მწიფდება. გამონაკლისს წარმოადგენს ლიმ-
ფოციტები, რომლებიც წარმოქმნის შემდეგ საბ-
ოლოო დიფერენციაციისა და მომწიფებისათვის
სხვა ორგანოებში (თირუსი, ელენთა, ლიმფური
კვანძი) მოხვედრას საჭიროებს. შესაბამისად,
ლეიკოციტებს, რომელთა განვითარების სრუ-
ლი ციკლი ძელის ტენიში მიმდინარეობს მიე-
ლოიდური რიგის უჯრედებს, ლიმფოციტებს
კი - ლიმფოიდური რიგის უჯრედებს
აუთენებენ.

მარცვლოვანი ლეიკოციტები. მარცვლო-
ვანი ლეიკოციტები ციტოპლაზმაში სპეციფი-
ური გრანულებისა და წილაკოვანი შენების
ბირთვის არსებობით ხასიათდება. ბირთვის დაბ-
ახასიათებელი ფორმის გამო მათ პოლიმორ-
ფულიბირთვიან ლეიკოციტებსაც უწოდებენ.

მარცვლოვანი ლეიკოციტების ნეიტროფილე-
ბად, ეოზინოფილებად და ბაზოფილებად დაყ-
ოფას მათ ციტოპლაზმაში არსებული გრან-
ულების სხვადასხვა ხაღებულებისადმი მი-
დრეკილება განაპირობებს.

ნეიტროფილური ლეიკოციტები.

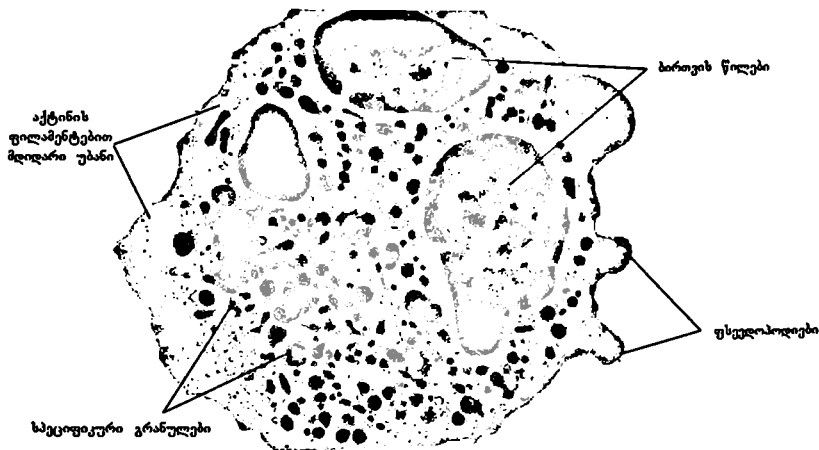
ნეიტროფილური ლეიკოციტები ცირკულაცია-
ში მყოფ ლეიკოციტებს შორის ყველაზე
მრავალრიცხოვანია. მათი რაოდენობა ლეიკოცი-
ტების საერთო რაოდენობის 60-70%-ს შეად-
გენს. ნეიტროფილები მალაღსაქციფიური
უჯრედებია, რომლებიც ინფექციის კერა-

ში მიგრაციის, ბაქტერიების გამოცნობის,
ფაგოციტოზისა და განადგურების უნარით
ხასიათდებიან. მათი დიამეტრი 12-15 მკმ-ია.
ბირთვი 2-5 (ჩვეულებრივ 3) წილისაგან შედგე-
ბა. პეტეროქრომატინი ბირთვის გარსის ში-
ნითა ზედაპირზე განლაგებული, ხოლო ეუ-
ქრომატინი - ბირთვის ცენტრში (სურ. 14-6).
ნეიტროფილებში ბირთვის 5-ზე მეტი წილაკის
არსებობა ამ უკანასკნელის დაბერების მაჩვენე-
ბელია. ქალებში ნეიტროფილის ბირთვის ერთ-
ერთ წილში არაქტიური X ქრომოსომა მდუ-
ბარეობს, რომელსაც დოლის ჩხირის ფორმა
აქვს. თუმცა უნდა ითქვას, რომ ეს მოვლენა
სისხლის ნაცხში ყველა ნეიტროფილში არ
ვლინდება.

ნეიტროფილის ციტოპლაზმა, ძირითადად, ორი
ტიპის - აზუროფილურ (პირველად) და
სპეციფიურ (მეორად) გრანულებს შეიცავს.
აზუროფილური გრანულები ლიზოსომებია.
ნეიტროფილების განვითარების პროცესში ისინი
პრომიელოციტის სტადიაზე წარმოიქმნება
შემდგომ სტადიებზე მათი რაოდენობა ნარჩუნ-
დება, ახლის წარმოქმნა კი აღარ ხდება. გრან-
ულები პოლიმორფულია, მათი დიამეტრი დაახ-
ლოებით 200-500ნმ-ია. ციტოპლაზმაში ისინი
გოლჯის აპარატის შიგნითა ზედაპირის მახ-
ლობლად მდებარეობენ.

აზუროფილური გრანულები ბაქტერიციდ-
ულ ნივთიერებებს (ლიზოციმს, კატეჟინს G-ს,
ელასტაზას, მიელოპეროქსიდაზას), ანტიბაქ-
ტერიულ კატიონურ ცილებს, მჟავე პიდრო-
ლაზებს და ნეიტრალურ პროტეაზებს შეი-
ცავენ. ამ ნივთიერებებს გამოხატული ანტი-
მიკრობული აქტივობა ახასიათებს.

სპეციფიური გრანულები ნეიტროფილის
ციტოპლაზმაში აზუროფილურ გრანულებთ-
ან შედარებით უფრო მოგვიანებით, მიელოცი-
ტის სტადიაზე ჩნდება, რის გამოც მათ მეო-
რად გრანულებსაც უწოდებენ. სპეციფიური
გრანულები ნეიტროფილის გრანულების



სურ. 14-6. ნეიტროფილური ლეიკოციტის ელექტრონოგრაფია. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

საერთო რაოდენობის დაახლოებით 70%-ს ქმნის. მეორადი გრანულები მცირე ზომისაა. მათ შემადგენლობაში ლიზოციმი, ლაქტოფერინი, კოლაგენაზა, პეპარინაზა და მთელი რიგი ბიოლოგიურად აქტიური ნივთიერებები შედის. მათი მეშვეობით ნეიტროფილები ანთებით და იმუნურ რეაქციებში მონაწილე უჯრედებზე ახდენს ზემოქმედებას.

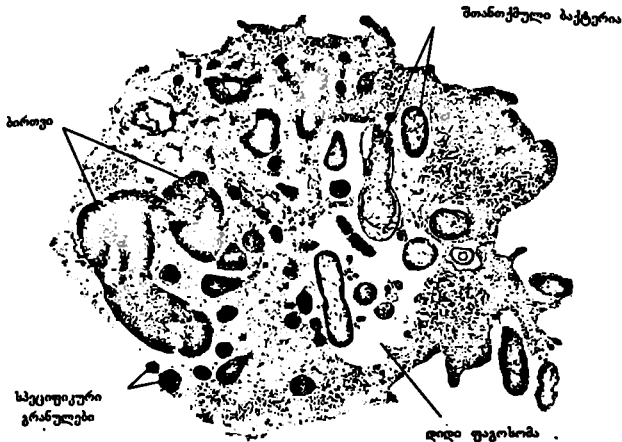
გრანულების ამ ორი ძირითადი ტიპის გარდა ნეიტროფილის ციტოპლაზმაში უმნიშვნელო რაოდენობით მესამეული გრანულები და ფოსფოსომები ვლინდება. მესამეული გრანულები ველატინაზას, ტუტე ფოსფატაზას, ციტოქრომ b-ს და G კლასის ანტისხეულების რეცეპტორებს შეიცავს. ფოსფოსომებში დიდი რაოდენობით ტუტე ფოსფატაზებია.

ნეიტროფილების სისხლში ცირკულაციის ნახევარპერიოდი 6-7სთ-ია, ხოლო ქსოვილებში სიცოცხლის ხანგრძლიობა - 1 - 4 დღე.

ნეიტროფილები მიკროორგანიზმების, ძირითადად ბაქტერიების წინააღმდეგ დაცვით რეაქციებში მონაწილეობს. ისინი მცირე ნაწ-

ილაკების ფაგოციტოზის მაღალი უნარით ხასიათდებიან, რის გამოც მათ მიკროფაგებს უწოდებენ (მაკროფაგებისაგან განსასხევებლად). სისხლში ცირკულაციის პროცესში ნეიტროფილები მრგვალი ფორმის უმოძრაო უჯრედებია, მაგრამ კაპილარის კედელთან ადჰეზიის (შეწებების) შემდეგ ისინი ფორმას იცვლის და ცრუ ფეხების (ფსევდოპოდების) მეშვეობით ენდოთელურ უჯრედებს შორის გადის.

ბაქტერიები თავდაპირველად ნეიტროფილის ზედაპირს ეკერის. თანდათანობით ნეიტროფილის ფსევდოპოდები გარს ეხევა მას და შთანთქამს. უჯრედის სპეციფიური გრანულები ფაგოსომას უერთდება. პროტონული ტუმბოების მეშვეობით ეაკულის pH 5,0-მდე ქვეითდება, რაც ლიზოსომური ფერმენტების აქტივობისათვის სასურველი გარემოა. შემდგომში აზუროფილური გრანულებიდან მუავე გარემოში გამოიყოფა ფერმენტები, რომლებიც კლავს და ინელებს მიკროორგანიზმებს (სურ. 14-7).



სურ. 14-7. ნეიტროფილური ლეიკოციტის ელექტრონოგრაფია. ციტოპლაზმაში ჩანს ფაგოსომა, რომელშიც შთანთქმული ბაქტერიის მონელება მიმდინარეობს. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

ნეიტროფილების სასიცოცხლო ციკლი თანმიმდევრულად ძელის ტეინში, სისხლსა და შემაერთებელ ქსოვილში მიმდინარეობს. მათი სიცოცხლის ხანგრძლიობა 15 დღეა. ამ დროის უმეტეს ნაწილს უჯრედები ძელის ტეინში ატარებს სადაც მათი გამრავლება, დიფერენციაცია და მომწიფება მიმდინარეობს. ძელის ტეინში ნეიტროფილები ორ განყოფილებაშია (კომპარტმენტში) განაწილებული. ერთი მათგანი წარმოქმნის განყოფილებას, სადაც ნეიტროფილების გამრავლება, დიფერენციაცია და მომწიფება მიმდინარეობს. ამ განყოფილებას გამრავლებისა და მომწიფების ქვეგანყოფილებებად ყოფენ. ამ ქვეგანყოფილებებში ნეიტროფილები, შესაბამისად, 3 და 4 დღე ყოყნდება. მომწიფებული ნეიტროფილები თავსდება ძელის ტეინის ე.წ. სამარაგო განყოფილებაში, საიდანაც ისინი მოთხოვნის შესაბამისი სისხირით სისხლში გადადიან. სისხლში გადასვლის შემდეგ ნეიტროფილების დაახლოებით 50% ცირკულაციას განიცდის, დანარჩენი კი ენდოთელურ უჯრედებთან არის შეწყებულნი და სისხლძარღვების სანათურის კიდებებ-

ან არის გაჩერებული. ამის გამო გულ-სისხლძარღვთა სისტემაში პირობითად ცირკულაციურ და კიდურა (მარგინალურ) განყოფილებებს გამოჰყოფენ. აღსანიშნავია, რომ ნეიტროფილების ენდოთელურ უჯრედებთან ადჰეზია შექცევად ხასიათს ატარებს და ცირკულაციურ და კიდურა განყოფილებებს შორის ნეიტროფილების მუდმივი გაცვლა მიმდინარეობს. კიდურა განყოფილების ნეიტროფილები მწიფე ლეიკოციტების მარაგია, რომლებიც ინფექციის შემთხვევაში საჭიროებისამებრ სწრაფად გამოიყენება.

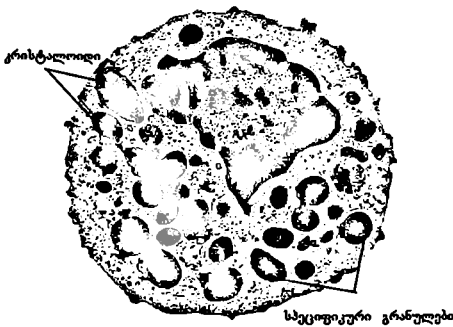
პერიფერიულ სისხლში ნეიტროფილები დაახლოებით 10 საათი ჩერდება. სისხლიდან ნეიტროფილები კანის, ლორწოვანი გარსებისა და სხვა უბნების შემაერთებელ ქსოვილში კაპილარებისა და პოსტკაპილარული ვენულების კედლის გავლით განუწყვეტილად გადადის. შემაერთებელ ქსოვილში ნეიტროფილების სიცოცხლის ხანგრძლივობა რამდენიმე საათიდან 7 დღე-ღამემდეა (საშუალოდ 1-2 დღე-ღამე).

ეოზინოფილური ლეიკოციტები. ეოზინოფილები ცირკულაციაში მყოფი ლეიკოციტების 2-4% -ია. მათი დიამეტრი 12-15 მკმ-ია. ეოზინოფილის ბირთვი ორი წილაკისაგან შედგება. ციტოპლაზმაში სუსტად განვითარებული ენდოპლაზმური ბადე, გოლჯის აპარატი და მიტოქონდრიებია. ამავე დროს, საკმაოდ დიდი რაოდენობითაა გლიოკენის გრანულები. მთავარ საიდენტიფიკაციო ნიშანს დიდი ზომის, წაგრძელებული ფორმის სპეციფიური ეოზინოფილური გრანულები წარმოადგენს (სურ. 14-8). ეოზინოფილურ გრანულებს კრისტალოიდის გული აქვს, რომელიც გრანულის სივრცითი ღერძის გასწვრივ არის მიმართული. იგი შეიცავს ცილას, რომელსაც მთავარ ბაზისურ ცილას უწოდებენ. უჯრედის ციტოპლაზმის ეოზინოფილიას სწორედ ეს ცილა განაპირობებს. მთავარი ბაზისური ცილა პარაზიტული ჭიების კედლამს იწვევს. კრისტალოიდის ირგვლივ ნაკლებად მკერძო ნივთიერებაა, რომელიც მატრიქსის სახელწოდებით არის ცნობილი. იგი სხვადასხვა ფერმენტს შეიცავს. ეოზინოფილების რაოდენობის მატება ალერგიულ პროცესებთან ან ჭიებით ინფილაციასთან არის დაკავშირებული. ამასთან ერთად, ეოზინოფილები გამოიწვევენ ნივთიერ-

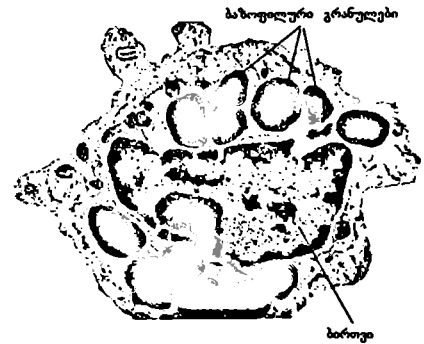
ებებს, რომლებიც სხვა უჯრედებში წარმოქმნილი ლეიკოტრინებისა და ჰისტამინის გაუწყობილებლი გზით ანთებითი პროცესის მოღუღირებაში მონაწილეობს.

კორტიკოსტეროიდები სისხლში ეოზინოფილების რაოდენობის მკვეთრ შემცირებას იწვევს. ვარაუდობენ, რომ ეს კორმოზები ძეღლის ტენიდან ეოზინოფილების სისხლში გადმოსვლას აფერხებს.

ბაზოფილური ლეიკოციტები. ბაზოფილები ლეიკოციტების 1%-ზე ნაკლებს შეადგენს. შესაბამისად, მათი იდენტიფიკაცია სისხლში გარკვეულ სიმკვლეებთან არის დაკავშირებული. მათი დიამეტრი დაახლოებით 12-15 მკმ-ია, ბირთვი უსწორო ფორმის წილაკებს შეიცავს და სხვა გრანულოციტების ბირთვთან შედარებით ნაკლებად პეტეროქრომატულია. ბირთვის წილები ყოველთვის სპეციფიური გრანულებით არის გადაფარული. სპეციფიური გრანულები (დახლოებით 0,5 მკმ დიამეტრის) მეტაქრომაზის უნარს იჩენს, რაც მათში პეპარინის შემცველობით არის გამოწვეული. ბაზოფილები უფრო მცირე რაოდენობით გრანულებს შეიცავს, ვიდრე სხვა გრანულოციტები. ამასთან, მათი ზომები და ფორმა საკმაოდ ცვალებადია (სურ. 14-9). გრანულებ-



სურ. 14-8. ეოზინოფილური ლეიკოციტის ელექტრონოგრაფია. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).



სურ. 14-9. ბაზოფილური ლეიკოციტის ელექტრონოგრაფია. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

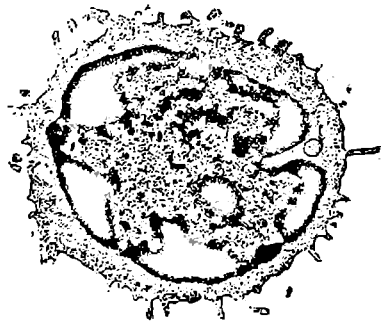
ში *ჰეპარინი* და *ჰისტამინი*. ამასთან ერთად, ბაზოფილებში ლეიკოტრინების წარმოქმნა ხდება, რაც თავის მხრივ, გლუვი კუნთოვანი ქსოვილის შეკუმშვას იწვევს. ბაზოფილები აგებულებით და ფუნქციური დანიშნულებით შემავრთბელი ქსოვილის პოხიერ უჯრედებს პავს. ორივე უჯრედის გრანულები მეტაქრომაზის უნარით ხასიათდება და ჰეპარინსა და ჰისტამინს შეიცავს. ბაზოფილი, პოხიერი უჯრედის მსგავსად, თავის ზედაპირზე ანტიგენ-ანტიხეულის კომპლექსთან დაკავშირების საპასუხოდ გრანულების შიგთავსს გარეთ გამოჰყოფს და ალერგიულ რეაქციებში მონაწილეობს. ამ მსგავსების მიუხედავად სისხლისა და ქსოვილოვანი ბაზოფილები სხვადასხვა უჯრედებია. მათი დიფერენციაცია ძელის ტერინში სხვადასხვა პოლიპოტენტური ღეროვანი უჯრედიდან მიმდინარეობს.

უმატცვლო ლეიკოციტები. უმარცვლო ლეიკოციტებს მრგვალი, დაუნაწევრებელი ფორმის ბირთვი აქვს. მათ ციტოპლაზმაში სპეციფიური გრანულების არსებობა დამახასიათებელი არ არის. უმარცვლო ლეიკოციტებს ლიმფოციტები და მონოციტები ეკუთვნის.

ლიმფოციტები. ლიმფოციტი მრგვალი

ფორმის უჯრედია. პერიფერიულ სისხლში ლიმფოციტების ორი მორფოლოგიური ტიპი – *მცირე და დიდი მარცვლოვანი (გრანულოური) ლიმფოციტი* განიხილება. მცირე ლიმფოციტი პატარა უჯრედია. მისი დიამეტრი დაახლოებით 4,5–6 მკმ-ია. მცირე ლიმფოციტს დიდი მომრგვალო ფორმის ბირთვი აქვს, რომლის ირგვლივ ციტოპლაზმა ვიწრო ზოლის სახით მდებარეობს (სურ. 14-10). მცირე ლიმფოციტის ბირთველ-ციტოპლაზმური ფარდობის ინდექსი ძალიან მაღალია. ბირთვი შეიცავს დიდი რაოდენობით ჰეტეროქრომატინს, რომელიც უპირატესად ბირთვის გარსის მახლობლად მდებარეობს. ციტოპლაზმაში სუსტად განვითარებული მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადე და გოლჯის აპარატი, მცირე რაოდენობით თავისუფალი რიბოსომები, მიტოქონდრიები და ვეზიკულებია.

დიდი მარცვლოვანი ლიმფოციტის დიამეტრი 10 მკმ-მდეა. ამ უჯრედის ბირთველ-ციტოპლაზმური ფარდობის ინდექსი დაბალია. იგი შეიცავს აზუროფილურ გრანულებს, რომლებიც მთელ ციტოპლაზმაშია გაფანტული. გოლჯის აპარატი კარგად არის განვითარებული. დამახასიათებელია დიდი



სურ. 14-10. მცირე ლიმფოციტის სკანოგრამა (მარცხნივ) და ელექტრონოგრამა (მარჯვნივ). (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

რაოდენობით მიტოქონდრიების არსებობა (სურ. 14-11).

ფუნქციურად ლიმფოციტებს T, B და NK უჯრედებად ყოფენ. T და B ლიმფოციტებს ანტიგენის გამოცნობის უნარი აქვთ. NK უჯრედებს ანტიგენის გამომცნობი რეცეპტორები არა აქვთ და მათ ბუნებრივ მკვლევებს (ინგლ. Natural Killers) უწოდებენ.

T ლიმფოციტები წინამორბედი უჯრედებისაგან მკერდუკანა ჯირკვალში – თიმუსში ყალიბდება, რის გამოც მათ თიმუს-დამოკიდებულ უჯრედებს (T უჯრედებს) უწოდებენ. B ლიმფოციტები – ნაყოფის ღვიძლში, დაბადების შემდეგ კი ძელის ტენში წარმოიქმნება. ფრინველებში B უჯრედები ფაბრიციუსის ჩანთაში (ლათ. bursa, ჩანთა) დიფერენცირდება. ფაბრიციუსის ჩანთა ფრინველების კლოაკაში მდებარე ლიმფოიდური ქსოვილის გროვია. B ლიმფოციტებმა თავიანთი სახელწოდება (ბურსა დამოკიდებული უჯრედები) ამ ორგანოსთან მიმართებაში მიიღეს.

NK უჯრედები ანუ ბუნებრივი მკვლევები ძელის ტენში წარმოიქმნება.

ლიმფოციტების წარმოქმნასა და განვითარებაზე უფრო დაწერილებით მე-16-ე თავში გვექნება საუბარი.

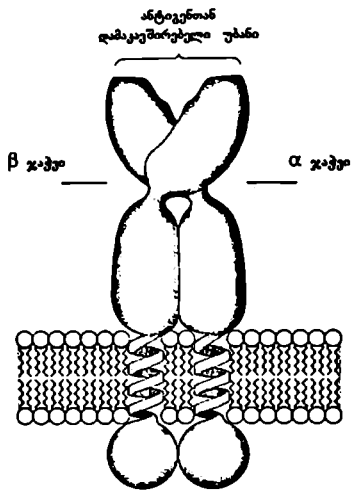
მორფოლოგიურად ლიმფოციტების ფუნქციური სახეების ერთმანეთისაგან გარჩევა თითქმის შეუძლებელია. მათ დიფერენციაციას ზედაპირული მარკერების მიხედვით ახდენენ. ლიმფოციტების (ისევე როგორც სხვა ლეიკოციტების) პლაზმალემა დიდი რაოდენობით სხვადასხვა სახის სპეციფიურ მოლეკულებს შეიცავს, რაც უჯრედების ქვეტიპების გამოვლენის საშუალებას იძლევა. დღეისათვის მონოკლონური ანტისხეულების გამოყენებით ამ სპეციფიკური მოლეკულების უმეტესობა იდენტიფიცირებულია. შემუშავებულია სპეციალური ნომენკლატურა, სადაც ტერმინი CD (ინგლ. Cluster Designation – ჯგუფური



სურ. 14-11. დიდი მარცვლოვანი ლიმფოციტის ელექტრონოგრაფია. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

ნიშანი) გამოიყენება იმ სპეციფიური მოლეკულის აღსანიშნავად, რომელსაც მონოკლონური ანტისხეულების თითოეული ჯგუფი გამოიცნობს.

T ლიმფოციტების პლაზმალემაში სპეციფიური რეცეპტორებია, რომელთაგან მთავარი TCR-ია (ინგლ. T Cell Receptor – T უჯრედის რეცეპტორი). TCR ორი, ერთმანეთთან დისულფიდური ბმებით დაკავშირებული პოლიპეპტიდური ჯაჭვით იქმნება. დღეისათვის TCR –ის ორი განსხვავებული ჯგუფია ცნობილი. ერთი მათგანი α და β პოლიპეპტიდური ჯაჭვით იქმნება (სურ. 14-12). ასეთი რეცეპტორის მქონე უჯრედებს $\alpha\beta$ უჯრედებს უწოდებენ. მეორე ტიპის რეცეპტორს γ და δ პოლიპეპტიდური ჯაჭვი ქმნის და ამ რეცეპტორის მატარებელ უჯრედებს $\gamma\delta$ უჯრედები ეწოდება. პერიფერიული სისხლის ლიმფოციტების 90-95% – $\alpha\beta$ უჯრედები, 5-10% კი $\gamma\delta$ უჯრედებია. $\gamma\delta$ უჯრედები ბევრად უფრო დიდი რაოდენობით ლორწოვანი გარსების ეპითელური ფირფიტის უჯრედებს შორის გვხვდება. მათ



სურ. 14-12. T უჯრედის რეცეპტორის აგებულების სქემა. (S.L. Wolfe, Molecular and Cellular Biology, 1994, მიხედვით)

ბაქტერიული და ვირუსული ანტიგენების მიმართ სპეციფიური რეცეპტორები აქვთ და, როგორც ვარაუდობენ, მნიშვნელოვან როლს ასრულებენ ლორწოვანი გარსების დაცვაში.

ორივე ტიპის TCR ყოველთვის დაბაკეშირებულია 5 პოლიპეტიდისაგან შემდგარ რეცეპტორულ ჯგუფთან, რომელსაც CD3 ეწოდება და TCR-CD3 რეცეპტორულ კომპლექსს წარმოქმნის.

αβT უჯრედების ორი, ერთმანეთისაგან განსხვავებული ქვეტიპი არსებობს. ერთი ტიპის უჯრედების პლაზმალურა CD4 მარკერს შეიცავს. ეს უჯრედები იმუნური პასუხის გამოწვევაში მონაწილეობენ და მათ T ხელკერებს (T_H) ეწოდებენ (ინგლ. help, დახმარება). განსხვავებული ციტოკინების წარმოქმნის უნარის მიხედვით CD4⁺ უჯრედების ორი ფუნქციური ჯგუფი განიხილება. T_{H1} უჯრედები – ინტერლეიკინ-2-ს და ინტერფერონ-γ-ს, T_{H2} უჯრედები კი ინტერლეიკინ-4-ს, 5-ს, 6-ს და 10-ს გამოიმუშავენ. T_{H1} უჯრედები ციტოტოქსიური ან ანთებითი რეაქციების მედიატორად გვევლინება. T_{H2} უჯრედები კი B უჯრედების სტიმულაციას (გამრავლება და ანტიხეულელების წარმოქმნა) განაპირობებს.

კავშირი კლინიკასთან
 ადამიანის იმუნოდეფიციტის ვირუსი (აივ) შექნილი იმუნოდეფიციტის სინდრომის განვითარებას განაპირობებს. აივ T ქელკერების CD4 მოლეკულას უკავშირდება და უჯრედში აღწევს. უჯრედში ვირუსი მრავლდება და სხვა T_H უჯრედს აინფიცირებს. ამ გზით T_H უჯრედების რაოდენობა სულ უფრო მცირდება, რის გამოც დაავადებული ორგანიზმი ვერ უსრუენველყოფს სათანადო იმუნური პასუხის ჩამოყალიბებას ბაქტერიული ან ვირუსული ინფექციის წინააღმდეგ.

მეორე ტიპის უჯრედები თავიანთ ზედაპირზე CD8 მარკერის მატარებელია და ციტოტოქსიური აქტივობით გამოირჩევა. მათ ციტოტოქსიურ უჯრედებს ეწოდებენ.

T ლიმფოციტების გარკვეულ ნაწილს იმუნური პასუხის დათრგუნვის (სუპრესიის) სპეციფიური უნარი გააჩნია. თუმცა საეჭვოა, რომ ასეთი უნარის მქონე ლიმფოციტები T უჯრედების დამოუკიდებელ ქვეტიპს წარმოადგენდეს. კვლევები ადასტურებს, რომ სუპრესორული აქტივობა, როგორც CD4⁺, ისე CD8⁺ უჯრედებს გააჩნია.

არსებობს αβT უჯრედების მცირერიცხოვანი პოპულაცია, რომელიც არც ერთ ზემოაღნიშნულ მარკერს არ შეიცავს. ცირკულაციაში მყოფი γδT უჯრედები ასევე „ორმაგად ნეგატიურია“ (CD4⁺, CD8⁻). მხოლოდ მათი უმნიშვნელო რაოდენობა შეიცავს CD8⁺ მარკერს.

მორფოლოგიურად CD4⁺ T უჯრედების 95% და CD8⁺ T უჯრედების 50% მცირე ლიმფოციტებია, დანარჩენი კი – დიდი მარცვლოვანი ლიმფოციტები. მცირე ლიმფოციტების T უჯრედული პოპულაციის ციტოპლაზმაში დამახასიათებელია ე.წ. გოლის სხეულების არსებობა. გოლის სხეულებს ქმნის ლიზოსომების ჯგუფი, რომლებიც ცხიმის წვეთის ირგვლივ მდებარეობს.

აღსანიშნავია, რომ გარდა ზემოთ ჩამოთვლილი მარკერებისა, T უჯრედები შეიცავს სპეციფიურ მოლეკულებს, რომლებიც ყველა T უჯრედისათვის საერთოა (ე.წ. პან T უჯრედული მარკერები), ზოგიერთი მათგანი კი სხვა ტიპის ლიმფოციტებში ელინდება. მაგ. CD7 მარკერი NK უჯრედებსა და T ლიმ-

ფოციტებში, CD5 T უჯრედებსა და B ლიმფოციტების პოპულაციაში გვხვდება და ა.შ.

B ლიმფოციტები. B ლიმფოციტები ცირკულაციაში მყოფი ლიმფოციტების 5-15%-ს შეადგენს. B ლიმფოციტების სპეციფიურ რეცეპტორებს იმუნოგლობულინები (ანტი-სხეულები) წარმოადგენს. ადამიანის B უჯრედების უმეტესობის ზედაპირზე M და D კლასის იმუნოგლობულინური (იხ. თავი 16) რეცეპტორები გვხვდება.

იმუნოგლობულინები B უჯრედების მემბრანის „დამატებით“ სპეციფიურ მოლეკულებთან ერთად B უჯრედულ-ანტიგენურ კომპლექსს ქმნის. დამატებითი მოლეკულები ერთმანეთთან დისულფიდური ბმებით დაკავშირებული Igα (CD79a) და Igβ (CD79b) პეტეროდიმერებისაგან შედგება. დამატებითი მოლეკულები რეცეპტორული იმუნოგლობულინის ტრანსმემბრანულ მონაკვეთებთან აზარებს კავშირს და უჯრედის გააქტიურების პროცესში მონაწილეობს. გარდა ამისა, B უჯრედების ზედაპირზე მთელი რიგი სპეციფიური რეცეპტორებია (MHC II კლასის, კომპლემენტის C₃ და C_{3b} ფრაგმენტებისათვის და ა.შ.), რომლებიც B უჯრედების გააქტიურებას, რეცეპტორულ, წარმოშობის ადგილებში დაბრუნებას, T უჯრედებთან ურთიერთქმედებას და ა.შ. უზრუნველყოფენ.

მორფოლოგიურად B უჯრედები მცირე ლიმფოციტებია. T უჯრედებისაგან განსხვავებით მათში გოლის სხეულების არსებობა დამახასიათებელი არ არის.

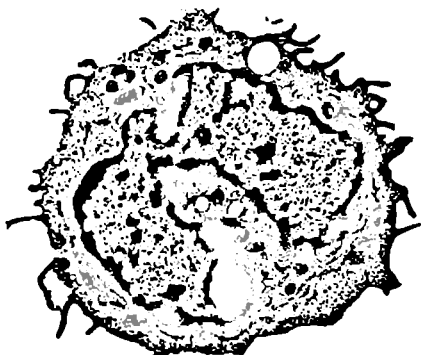
NK უჯრედები. NK უჯრედები ცირკულაციაში მყოფი ლიმფოციტების დაახლოებით 15%-ს შეადგენს. მათ ზედაპირზე T ან B უჯრედებისათვის დამახასიათებელი ანტიგენის გამომცნობი რეცეპტორები არ არსებობს. NK უჯრედებს T უჯრედებთან ან მონოციტ-მაკროფაგებთან საზიარო რეცეპტორები აქვს.

ადამიანში NK უჯრედების გამოსავლენად, ძირითადად, CD16 და CD56 გამოიყენება.

მორფოლოგიურად NK უჯრედები დიდი მარცვლოვანი ლიმფოციტებია. ასეთივე აგებულების T უჯრედებისაგან განსხვავებით, მათი ციტოპლაზმა მეტი რაოდენობით აზუროფილურ გრანულებს შეიცავს.

NK უჯრედებს გარკვეული სიმსივნური უჯრედების გამოცნობისა და განადგურების უნარი აქვს. მათ მემბრანაში მდებარეობს იმუნოგლობულინების სუპეროჯახის მოლეკულები, რომლებიც მათ კილერულ აქტიუობას აკონტროლებს. NK უჯრედების ზედაპირზე KIR (ინგლ., Killer cell inhibitory receptor, მკელელი უჯრედის დამორგუნაეი რეცეპტორი) და KAR (ინგლ., Killer cell activatory receptor, მკელელი უჯრედის გამააქტიურებელი რეცეპტორი) რეცეპტორებია გამოვლენილი. KAR რეცეპტორების ურთიერთქმედება სამიზნე უჯრედის ზედაპირზე არსებულ შესაბამის მოლეკულასთან უჯრედის გააქტიურებას იწვევს, ხოლო KIR რეცეპტორის დაკავშირება შესაბამის მოლეკულასთან (მისტოშეთაესე-ბადობის მთავარი კომპლექსის (MHC) I კლასის მოლეკულასთან) სამიზნე უჯრედს სიკვდილისაგან იცავს. ამრიგად, სათანადო მოლეკულების (MHC I კლასის მოლეკულების) არსებობა ორგანიზმის უჯრედებს NK უჯრედების აგრესიისაგან იცავს. KIR სპეციფიური ლიგანდების (MHC I კლასის მოლეკულების) მოდუფიკაცია, რაც სიმსივნურ და ეირუს-ინფიცირებულ უჯრედებში სპონტანურად წარმოიქმნება, NK უჯრედების კილერული აქტიუობის განხორციელების საშუალებას იძლევა.

IgG-ს მიმართ რეცეპტორების არსებობის გამო, NK უჯრედების სამიზნეს, თავის ზედაპირზე IgG ანტისხეულების მატარებელი უჯრედებიც წარმოადგენს. ასეთ თვისებას ან-



სურ. 14-13. მონოციტის ელექტრონოგრაფია. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 წიხედვით).

ტის ხეულ-დამოკიდებული უჯრედული ციტოტოქსიურობა ეწოდება. NK უჯრედები სხვადასხვა ციტოკინებს (ინტერფერონ γ -ს, ინტერლეიკინ-2-ს და ა.შ.) გამოყოფს, რასაც პემოპოზისა და იმუნური პასუხის რეგულაციისათვის დიდი მნიშვნელობა აქვს.

ლიმფოციტების სიცოცხლის ხანგრძლიობა განსხვავებულია. ზოგიერთი მათგანი რამდენიმე დღე ცოცხლობს, ზოგი კი სისხლში წლების განმავლობაში ცირკულირებს. ლიმფოციტები ლეიკოციტების ერთადერთი სახეობაა, რომლებიც რეციკულაციას განიცდის, ანუ სისხლიდან ქსოვილებში გადასვლის შემდეგ უკან ბრუნდება სისხლში.

მონოციტები. მონოციტები დიდი ზომის აგრანულოციტებია. მათი დიამეტრი 12 მკმ-დან 20 მკმ-მდე მერყეობს. ბირთვი ოვალური, ნაღისებრი ან თირკმლის ფორმის შეიძლება იყოს და, როგორც წესი, ექსცენტრულად მდებარეობს (სურ. 14-13). ქრომატინის კონდენსაციის ხარისხი უფრო დაბალია, ვიდრე ლიმფოციტში, რის გამოც ბირთვი შედარებით ნათელი შეფერილობისაა. ელექტრონული მიკროსკოპით ბირთვში 1-2 ბირთვბირთვი გარჩევა შესაძლებელი.

მონოციტის ციტოპლაზმა ბაზოფილურია და ხშირად აზუროფილურ გრანულებს შეიცავს. გრანულები მთელ ციტოპლაზმაშია მოფანტული. ციტოპლაზმაში სუსტად განვითარებული მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადე, პოლისომები, გოლჯის აპარატი და მრავალი მცირე ზომის მიტოქონდრია მდებარეობს. უჯრედის ზედაპირზე დიდი რაოდენობით მიკროხაოები და პინოციტოზური ბუშტუკებია.

მონოციტები მონონუკლეური ფაგოციტური სისტემის უჯრედების წინამორბედი უჯრედებია. კაპილარის კედლის გაელისა და შემავრთებელ ქსოვილში მოხვედრის შემდეგ ისინი მაკროფაგებად დიფერენცირდება.

სისხლის ფირფიტები. სისხლის ფირფიტები – თრომბოციტები – უბირთვო, დისკოს ფორმის უჯრედული ფრაგმენტებია, რომელთა დიამეტრი 2-4 მკმ-ია. სისხლის ფირფიტები ძელის წითელ ტენში არსებული გიგანტური უჯრედების მუცაკარიოციტების მცირე ზომის ფრაგმენტებია. ნორმაში მათი რაოდენობა 1 მიკროლიტრ სისხლში 200 000–400 000-ია. თრომბოციტების სიცოცხლის ხანგრძლიობა დაახლოებით 10 დღეა.

სისხლის ფირფიტები სისხლძარღვის კედლის დაზიანების უბნებში თრომბის წარმოქმნაში მონაწილეობს და ორგანიზმს მასიური სისხლის დაკარგვისაგან იცავს.



სურ. 14-14. სისხლის ფირფიტის განივიკვეთის ელექტრონოგრაფია. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 წიხედვით).

თრომბოციტის შემადგენლობაში მორფოლოგიურად განსხვავებულ პერიფერიულ ზონას – *პიალომერს* და ცენტრალურ უბანს – *გრანულომერს* არჩევენ. პიალომერი ირგვლივად განლაგებულ მიკრომილაკებს და აქტინის ფილამენტების ორგანოზომილებიან ბადეს შეიცავს (სურ. 14-14). თრომბოციტის პერიფერიული ზონა ორგანულებს არ შეიცავს.

გრანულომერის მიდამოში მიტოქონდრიები, მცირე რაოდენობით რიბოსომები, სუსტად განვითარებული გოლჯის აპარატი მდებარეობს. გრანულომერის ძირითად ნაწილს თრომბოციტების გრანულები ქმნის. არჩევენ შემდეგი სახის გრანულებს:

➤ *მკერივი სხეულაკები – დელტა გრანულები* – 250-300 ნმ დიამეტრისაა, შეიცავს კალციუმის იონებს, პიროფოსფატს, ადფს და ატფს. ეს გრანულები ასევე შეიცავს სეროტონინს, რომელსაც თრომბოციტები პლაზმიდან ითვისებს.

➤ *ალფა გრანულები* – ოდნავ უფრო დიდი ზომისაა (300-500 ნმ დიამეტრის). მათ შემადგენლობაში ფიბრინოგენი, სისხლის ფირფიტების ზრდის ფაქტორი და თრომბოციტების სხედასხვა სპეციფიური ცილა შედის.

➤ *ლამბდა გრანულები* – მცირე ზომის (175-250 ნმ დიამეტრის) ბუშტუკებია, რომლებიც ლიზოსომურ ფერმენტებს შეიცავს.

➤ *პეროქსისომები*

აზუროფილური გრანულების უმეტესობა, რომელიც თრომბოციტებში სინათლის მიკროსკოპით განირჩევა ალფა გრანულებია.

სისხლის ფირფიტების მონაწილეობა სისხლდენის შეჩერების პროცესში შემდეგნაირად ელინდება:

➤ *პირველადი აგრეგაცია* – ენდოთელიუმის მთლიანობის დარღვევას პლაზმის პროტეინების კოლაგენურ ბოჭკოებზე ადსორბცია მოსდევს. სისხლის ფირფიტები მომენტალურად იწყებს აგრეგაციას ამ დაზიანებ-

ულ არეში და თრომბოციტურ საცობს ქმნის (სურ. 14-15).

➤ *მეორადი აგრეგაცია* – თრომბოციტები α და λ გრანულების შიგთავსის გამოთავისუფლებას იწყებს. ადფ ფირფიტების აგრეგაციის პოტენციური ინდუქტორია.

➤ *სისხლის კოაგულაცია*. თრომბოციტების აგრეგაციის პროცესში სისხლის პლაზმის ფაქტორები, დაზიანებული სისხლძარღვი და თრომბოციტები დაახლოებით პლაზმის 13 ცილის ურთიერთქმედებას იწყებს, რასაც კასკადური რეაქციების ფორმა აქვს. ამ რეაქციებს შედეგად ფიბრინის წარმოქმნა მოჰყვება. ფიბრინი სამგანზომილებიან ბადეს ქმნის, რომელშიც ერითროციტები, ლეიკოციტები და სისხლის ფირფიტები იხ-



სურ. 14-15. თრომბოციტების აგრეგაცია სისხლძარღვის დაზიანების უბანში



სურ. 14-16. ერთოციტები და თრომბოციტები ფიბრინის ბადეში თრომბის ფორმირების პროცესში (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

ლართება. ასე წარმოიქმნება თრომბი (სურ. 14-16).

➤ **თრომბის რეტრაქცია.** თავდაპირველად თრომბი სისხლძარღვის სანათურშია გამოდრეკილი. შემდგომში სისხლის ფირფიტები აქტინის, მიოზინისა და ატფ-ს ურთიერთქმედების შედეგად იკუმშება, რასაც, შესაბამისად, თან ახლავს თრომბის ზომაში შემცირება.

➤ **თრომბის მოცილება.** თრომბი ფარავს სისხლძარღვის კედლის დეფექტს. თანდათანობით ახალი ქსოვილი წარმოიქმნება, რომელიც სისხლძარღვის კედლის მთლიანობას აღადგენს. ამის შემდეგ თრომბის მოცილება იწყება, რასაც პროტეოლიზური ფერმენტი პლაზმინი განაპირობებს. პლაზმინი პლაზმის პროფერმენტ პლაზმინოგენის გააქტიურების შედეგად წარმოიქმნება. ამ უკანასკნელს კი ენდოთელური უჯრედების მიერ გამოშუშავებული პლაზმინოგენის აქტივატორი ახორციელებს. თრომბის მოცილების პროცესში გ გრანულების შიგთავსიც მონაწილეობს.

სისხლძარღვებში ცირკულაციისა და თრომბის წარმოქმნის პროცესში თრომბოციტი მნიშვნელოვან კონფორმაციულ ცვლილებებს განიცდის. ასეთი ცვლილების განხორციელებას ციტოჩონჩხის სპეციფიური აგებულება განაპირობებს. თრომბოციტის ციტოჩონჩხი

პილომერის მიკრომილაკების, აქტინის ფილამენტების პერიფერიული (პლაზმური მემბრანის ქვეშმდებარე) ბადისა და ციტოპლაზმური ბადისაგან იქმნება. აქტინის ფილამენტების პერიფერიული ბადე ორგანოზომილებიანია. აქტინის ფილამენტები ერთმანეთთან სპექტრინის მოლეკულების მეშვეობით არის დაკავშირებული. აღსანიშნავია, რომ თრომბოციტების სპექტრინი ერთოციტის სპექტრინისაგან განსხვავებული იზოფორმაა. აქტინის ფილამენტების პერიფერიული ბადე თრომბოციტების მემბრანის ინტეგრალურ ცილას – Na^+/K^+ ტუმბოს ანკირონის მეშვეობით უკავშირდება. თრომბოციტის ციტოჩონჩხის ამ ნაწილის ორგანიზაცია ერთოციტის ციტოჩონჩხის ორგანიზაციას ჰგავს. ერთოციტისაგან განსხვავებით, თრომბოციტის ციტოზოლში აქტინის ფილამენტების მეორე, ამჯერად სამგანზომილებიანი ბადე იქმნება. ამ ბადის ფილამენტები ერთმანეთს გრძელი ცილის – ფილამინის მეშვეობით უკავშირდება (იხ. თავი 2). აქტინის ფილამენტების მეორადი ბადე მთელ ციტოზოლს ავსებს და ფილამინის მეშვეობით თრომბოციტის მემბრანის ინტეგრალურ ცილებს უკავშირდება. აღნიშნული ინტეგრალური ცილა (Ib-IX) გლიკოპროტეინია. მისი უჯრედგარე ნაწილი სისხლის შედედების სისტემის ორი ცილის რეცეპტორს წარმოადგენს. შესაბამისად ამ ცილის მეშვეობით თრომბოციტის ციტოჩონჩხი უშუალოდ თრომბს უკავშირდება. ამგვარი კავშირის მეშვეობით ციტოჩონჩხის უჯრედშიცა ცვლილება უჯრედის გარეთ მდებარე, თრომბს გადაეცემა.

კაჟიში პლინიასთან
 ფონ-ვილბერანდის დაავადება – მეკეიდრული დაავადებაა, რომლის დროსაც თრომბოციტებს დარღვეული აქვთ ადჰეზიის უნარი, ხოლო კოაგულაციის დრო გახანგრძლივებულია. დაავადებულ პირებში დაზიანების უბნებში ძლიერი სისხლდენა ვითარდება.

სისხლის წარმოქმნა — ჰემოპოეზი

მომწიფებული სისხლის უჯრედების სიცოცხლის ხანგრძლიობა საკმაოდ მოკლეა, ამიტომ ორგანიზმში მათი პოპულაციის მუდმივი განახლების საჭიროება არსებობს. განახლება სისხლმად (ჰემოპოეზურ) ორგანოებში ღეროვანი უჯრედების გამრავლების გზით მიმდინარეობს. განვითარების ადრეულ ეტაპზე სისხლის პირველადი უჯრედები პირველად ექტოდერმაში (ეპიბლასტში) წარმოიქმნება და შემდეგ ყვითლის პარკის მეზოდერმაში გადაინაცვლებს. V კვირამდე ჰემოპოეზი ყვითლის პარკში მიმდინარეობს. V კვირიდან სისხლის წარმოქმნა ემბრიონის ღვიძლსა და ელენტაში გრძელდება. ემბრიონული განვითარების მეორე თვის ბოლოს ლაევის ძვალი იწყებს გაძვლებას და მასში ძელის ტენი წარმოიქმნება. ჩონჩხის თანდათანობით გაძვლებასთან ერთად, ძელის ტენი სისხლის წარმოქმნის ცენტრალური ორგანო ხდება.

დაბადების შემდეგ ერთროციტების, გრანულოციტების, მონოციტებისა და სისხლის ფირფიტების წარმოქმნა მხოლოდ ძელის წითელ ტენიში არსებული ღეროვანი უჯრედებისაგან ხდება. ამ უჯრედების წარმოქმნისა და მომწიფების პროცესს, შესაბამისად, **ერთროციტოპოეზი, გრანულოციტოპოეზი, მონოციტოპოეზი** და **თრომბოციტოპოეზი** ეწოდება. ლიმფოციტების საწყისი ღეროვანი უჯრედები, რომლებიც ლიმფობლასტებს აძლევენ დასაბამს ასევე ძელის ტენიში მდებარეობს. შემდგომში ლიმფობლასტები ლიმფოიდურ ორგანოებში გადაინაცვლებს და სხვადასხვა სახის ლიმფოციტებს აძლევენ დასაბამს. **ლიმფოპოეზი**, მნიშვნელოვანი თავისებურებების გამო ცალკე თავში იქნება განხილული.

ძელის ტენის ღეროვანი უჯრედები თვით-განახლების მაღალი უნარის მქონე პოლიპოტენტური უჯრედებია. მათი შეიღწეული უჯრედების ნაწილი სპეციფიურ, დიფერენცირებულ უჯრედულ ფორმებს ქმნის, ნაწილი კი ღეროვან უჯრედად რჩება.

დღეისათვის დადგენილია, რომ სისხლის ყველა უჯრედი ერთი ღეროვანი უჯრედიდან ვითარდება, რის გამოც ამ უჯრედს **პლურპოტენტური** (პოლიპოტენტური) უჯრედი ეწოდება. ეს უჯრედები განუწყვეტლოე მრავლდება და უჯრედთა ორ რიგს ქმნის:

➤ **მიელოიდური რიგი**, რომელიც მიელოიდურ უჯრედებს – ერთროციტებს, გრანულოციტებს, მონოციტებს და თრომბოციტებს აძლევს დასაბამს;

➤ **ლიმფოიდური რიგი**, რომელიც ლიმფოციტების წარმოქმნას უზრუნველყოფს.

მიელოიდური რიგის უჯრედები განვითარების ყველა საფეხურს ძელის ტენიში გადის, ლიმფოიდური რიგის უჯრედები კი თიმუსში, ელენტასა და ლიმფურ კვანძებში გადაინაცვლებს, სადაც ლიმფოციტების საბოლოო ჩამოყალიბება მიმდინარეობს.

ღეროვანი უჯრედების გამრავლების პროცესში წარმოიქმნება შეიღწეული უჯრედები, რომლებსაც შედარებით შეზღუდული პოტენციური შესაძლებლობები აქვს. მათ **უნიპოტენტური წინამორბედი (პროგენიტორი)** უჯრედები ეწოდება. ეს უჯრედები დასაბამს აძლევენ **ბლასტებს**, რომლებშიც კონკრეტული რიგის უჯრედისათვის დამახასიათებელი სტრუქტურული დიფერენციაციის პირველი ნიშნები ჩნდება. ღეროვანი უჯრედების გამრავლების ინტენსივობა მათი შედარებით მცირე რიცხოვანი პოპულაციის მუდმივობის შენარჩუნების საშუალებას იძლევა უნიპო-

ტენტურ და ბლასტურ ფორმებში პროლიფერაციული აქტივობა უფრო მაღალია, რაც გაცილებით დიდი რაოდენობით დიფერენცირებული უჯრედების წარმოქმნის საშუალებას იძლევა. უნიპოტენტური უჯრედების გამრავლების პროცესში, როგორც ანალოგიური უნიპოტენტური, ისე ბლასტური ფორმების წარმოქმნა ხდება, ხოლო ბლასტური ფორმები მხოლოდ მოწიფე ბულ უჯრედებს აძლევს დასაბამს.

ამრიგად, ჰემოპოეზი ღეროვანი უჯრედებისაგან წარმოქმნილი უჯრედების პერმანენტული (მუდმივი) პროლიფერაციისა და დიფერენციაციის პროცესია, რომლის დროსაც დიფერენციაციის ხარისხის მატებასთან ერთად, უჯრედების პროლიფერაციული შესაძლებლობები თანდათან კეითდება, ხოლო ფუნქციური შესაძლებლობები თანდათანობით იზრდება.

ღეროვანი უჯრედები და მათი შთამომავლობა უჯრედთა კოლონიებს ქმნის, რომელთა შიგნით ერთი ან რამდენიმე ტიპის სისხლის უჯრედის წარმოქმნა ხდება ასეთ უჯრედებს კოლონიის შემქმნელი უჯრედები ან კოლონიის შემქმნელი ერთეულები ეწოდება.

ჰემოპოეზის მიმდინარეობა მნიშვნელოვნად არის დამოკიდებული ზრდის ფაქტორებსა და იმ მიკროგარემოზე, რომელშიც განვითარებადი უჯრედები იყოფება. სისხლის უჯრედებს მიკროგარემოს სისხლმბადი ორგანოების სტრომის უჯრედები ქმნის. სისხლის უჯრედების განვითარება ზრდის ფაქტორების მოქმედებაზეა დამოკიდებული. ზრდის ფაქტორები ადგილობრივად ან ორგანიზმის სხვა უბნებში გამოიშვება. ისინი სისხლის უჯრედების გამრავლებას, დიფერენციაციასა და მოწიფებას აკონტროლებენ. თითოეულ ფაქტორს შესაძლოა სამივე პროცესზე ჰქონდეს გავლენა. ამ ფაქტორებს სხვანაირად კოლონიის მასტიმულირებელ ფაქტორებს ან ჰემოპოეტინებს უწოდებენ.

ძმლის ტვინი

ძმლის ტვინი ჰემოპოეზის ცენტრალური ორგანოა. ამავე დროს, იგი იმუნოპოეზის ცენტრალური ორგანოცაა, ვინაიდან მასში პრე-T ლიმფოციტების წარმოქმნა, B და NK უჯრედების მომწიფება მიმდინარეობს. გარდა ამისა, ძმლის ტვინში დიდი რაოდენობით ფიქსირებული მაკროფაგებია, რომლებიც სისხლის დაბერებული უჯრედების ფაგოციტოზს ასორციელებს.

ძმლის ტვინი ლულისებრი ძვლების არხებში და ღრუბლისებრი ძვლების სიერცხეებში მდებარეობს. არჩევენ ორი სახის ძმლის ტვინს: წითელ ანუ ჰემატოგენურ ძმლის ტვინს და ყვითელ ძმლის ტვინს. პირველის შეფერილობას მასში არსებული სისხლის უჯრედები განსაზღვრავს, მეორისას კი – დიდი რაოდენობით ცხიმოვანი უჯრედები. ახალშობილებში მხოლოდ წითელი ძმლის ტვინი გვხვდება. ბავშვის ზრდასთან ერთად, ძმლის ტვინის უმეტესი ნაწილი თანდათან ყვითელი ხდება. განსაკუთრებულ შემთხვევებში (მაგ. სისხლდენის ან ჰიპოქსიის დროს) ყვითელი ძმლის ტვინის წითლად გარდაქმნა შესაძლებელია.

ძმლის ტვინს ძმლის არტერიების მედულური ტოტები ეკება. არტერიების წვრილი ტოტები იძლევა კაპილარულ ქსელს, რომელიც თხელკედლიან სინუსოიდურ კაპილარებში გრძელდება. სინუსოიდური კაპილარები დიდ ცენტრალურ სინუსში ბოლოვდება, საიდანაც ვენური სისხლძარღვები იღებს სათავეს. ძმლის ტვინის სინუსოიდების კედელი თხელი წყვეტილი ენდოთელური შრისა და წვეტილი ბაზალური მემბრანისაგან შედგება.

სისხლძარღვებს შორის რეტიკულური უჯრედები მდებარეობს, რომლებიც თავიანთი მორჩებით კაპილარის კედლების ზედაპირის 50%-ზე მეტს ფარავს. ამასთანავე, რეტიკულური უჯრედები ერთმანეთს უკავშირდება და ქმნის სამგანზომილებიან ბაგეს,

რომელიც განვითარებად სისხლის უჯრედებს საყრდენს უქმნის. რეტიკულური უჯრედები ექსტრაცელულური მატრიქსის კომპონენტებს – I და III ტიპის (რეტიკულურ) კოლაგენურ ბოჭკოებს, გლიკოზამინოგლიკანებს (ქონდროტინ სულფატი, ჰიალურონის მჟავა, ჰეპარან სულფატი), გლიკოპროტეინებს (ლამინინი, ფიბრონექტინი, ჰემონექტინი) გამოიმუშავენ და სისხლის უჯრედების არსებობისა და განვითარებისათვის ხელსაყრელ მიკროგარემოს ქმნის. რეტიკულურ უჯრედებში გარკვეული ზრდის ფაქტორებიც გამოიმუშავდება.

რეტიკულური უჯრედები სისხლის განვითარებად უჯრედებთან უშუალო კონტაქტს ამყარებს. საეარაუდოა, რომ ასეთი უჯრედ-უჯრედული ურთიერთობანი ქემოქაიზის მიმდინარეობისათვის ძალიან მნიშვნელოვანია.

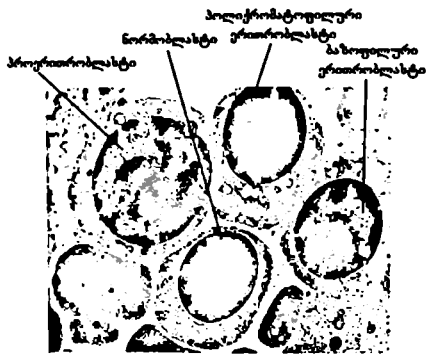
მწიფე უჯრედების გადასვლა სისხლში სპეციალური ფაქტორებით კონტროლდება, რომლებიც ორგანიზმის მოთხოვნილებების შესაბამისად გამოიმუშავდება. ასეთი აქტიუობის რამდენიმე ნივთიერებაა ცნობილი, მათ შორის კომლემენტის C₃, კომპონენტი, პორმონები (გლუკოკორტიკოიდები და ანდროგენები) და ზოგიერთი ბაქტერიული ტოქსინი.

კაშვირი კლინიკასთან

ლეიკემიის ზოგიერთ ფორმის ან დიდი რაოდენობით სისხლის დაკარგვის შემთხვევაში ყვეთელ ძელის ტინში ცხიმის შემცველობა უჯრედებში მცირდება და ქრება, რის შედეგადაც უჯრედები ზომაში კლებულობს. გამოთავისუფლებულ არეებში ქემოპეზური უბნები ჩნდება, რის შედეგადაც ყვეთელი ძელის ტინი წითელი ძელის ტინით იცვლება.

ერიტროციტოპოეზი. ერიტროციტების დიფერენციაცია და მომწიფება თანმიმდევრულად პროერიტრობლასტის, ბაზოფილური ერიტრობლასტის, პოლიქრომატოფილური ერიტრობლასტის, ორთოქრომატოფილური ერიტრობლასტის (ნორმო-ბლასტის), რეტიკულოციტისა და

ერიტროციტის სტადიებს მოიცავს. ერიტროციტული რიგის I უჯრედი, რომელიც სხვა უჯრედებისაგან გამოირჩევა პროერიტრობლასტია. ღეროვანი უჯრედიდან პროერიტრობლასტის ჩამოყალიბებას ერიტროპოეტინი განაპირობებს. პროერიტრობლასტი დიდი ზომის უჯრედი. მას დიდი ბირთვი, ნაზი ქრომატინი და კარგად გასარჩევი ბირთვაკი აქვს. მისი ციტოპლაზმა ბაზოფილურია. შემდეგ სტადიაზე, დაახლოებით 20 სთ-ის შემდეგ, ბაზოფილური ერიტრობლასტი წარმოიქმნება, რომელსაც მკვეთრად ბაზოფილური ციტოპლაზმა და კონდენსირებული ბირთვი გააჩნია. მასში ბირთვაკი აღარ განიჩევეა. ამ ორი უჯრედის ბაზოფილიას პოლისომების დიდი რაოდენობა განაპირობებს. ბაზოფილური ერიტრობლასტი 3 მიტოზური გაყოფის შემდეგ ქემოგლობინის სინთეზს იწყებს. თანდათანობით, უჯრედში პოლისომების რაოდენობა კლებულობს, ხოლო ქემოგლობინის რაოდენობა მატულობს. ამ სტადიაზე უჯრედი სხედასხეაფრად იღებება, რის გამოც მას პოლიქრომატოფილური ერიტრობლასტს უწოდებენ. ამ უჯრედს გაყოფის უნარი აღარ გააჩნია. ნელ-ნელა ბირთვის კონდენსაციის ხარისხი მატულობს, ბაზოფილია ქრება და ციტოპლაზმა მთლიანად აციდოფილური ხდება. ასეთ უჯრედს ორთოქრომატოფილური ერიტრობლასტი (ნორმობლასტი) ეწოდება (სურ. 15-1). ეს პროცესი დაახლოებით 5 დღეს მოიცავს. ნორმობლასტი მრავლობით გამოწარმარს ქმნის და ბირთვის ციტოპლაზმის ვიწრო ზოლთან ერთად გარეთ აძევენ (სურ. 15-2). ბირთვის მაკროფაგი შლის. ამ უჯრედს რეტიკულოციტი ეწოდება და მას ჯერ კიდევ შერჩენილი აქვს პოლისომების მცირე რაოდენობა, რომლებიც ბრილიანტ-კრუხილ ლურჯით შეღებებისას ნაზი ბადისებრი სტრუქტურის სახით ელინდება. რეტიკუ-



სურ. 15-1. განვითარების სხვადასხვა სტადიაზე მყოფი ერითროციტების ელექტრონოგრაფია (L-Junqueira, J. Carneiro, R.L. Kelley, Basic Histology, 1998 მიხედვით).

ლოციტის დასახელებას ამ ბადისებრი სტრუქტურის არსებობა განაპირობებს. რეტრიკულოციტი მალე პოლისომებსაც კარგავს და მწიფე ერითროციტად გადაიქცევა. ბაზოფილური ერითროზლასტის საშუალო სიცოცხლის ხანგრძლიობა 20 სთ-ია, პოლიქრომატოფილურის - 25 სთ, ნორმოზლასტის - 30სთ, ხოლო რეტრიკულოციტის 3 დღე.

ძულის ტენში ერითროციტების განვითარება მაკროფაგის მახლობლად ხდება, რომელიც რკინის მარაგს შეიცავს. მაკროფაგის ირგვლივ ერითროზლასტური კუნძული ყალიბდება (სურ. 15-3). მაკროფაგები დაბურებულ ერითროციტებს შლის და რკინის შემცველი კომპლექსი - ფერიტინი - ახალგაზრდა ერითროზლასტებთან გადააქვს. ამასთან ერთად, მაკროფაგები ასევე გამოიმუშავებს ზრდის ფაქტორებს, რომლებიც კემოპოუზს ასტიმულირებს.

კემოპოუზის ასტიმულირება

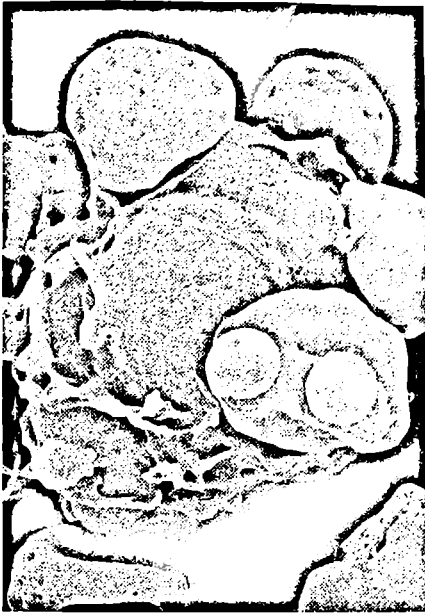
კემოპოუზის ზარბი რაოდენობით გამოყოფა პოლიციტემიის (ერითროციტების რაოდენობის მატება) განვითარებას იწვევს, რაც ზრდის სისხლის სიბლანტეს და აწილებს სისხლის ცირკულაციას. კემოპოუზის ზარბი სეკრეცია ერითროპოეტინმაპროდუცირებელი უჯრედების სიმსივნით არის განპირობებული. ასეთ აუადგილოებში ერითროციტების რაოდენობა 1 მწ შეესაძლებელია 10 მლნ-ს აღწევდეს.

ბრანულოციტოპოეზი. მიელოიდური რიგის პირველი უჯრედი *მიელობლასტია*. მისი ბირთვი ნაზ ქრომატინს შეიცავს და მასში ბირთვები კარგად განირჩევა. მიელობლასტისაგან *პრომიელოციტი* წარმოიქმნება, რომელიც ბაზოფილური ციტოპლაზმითა და აზუროფილური გრანულების წარმოქმნით ხასიათდება (სურ. 15-4). ეს გრანულები ლიზოსომურ ფერმენტებს და მიელოპეროქსიდაზას შეიცავს. პრომიელოციტი *სამივე ტიპის გრანულოციტს* აძლევს დასაბამს. დიფერენცირების პირველი ნიშნები, სპეციფიური გრანულების სახით, *მიელოციტში* ჩნდება.

ნეიტროფილური მიელოციტის ბირთვი, პრომიელოციტთან შედარებით, მეტად კონდენსირებულია. ბირთვის გარსი ინვაგინაციებს წარმოქმნის. ჩნდება სპეციფიური გრანულეზი, რომლებიც აზუროფილურ გარანულებთან

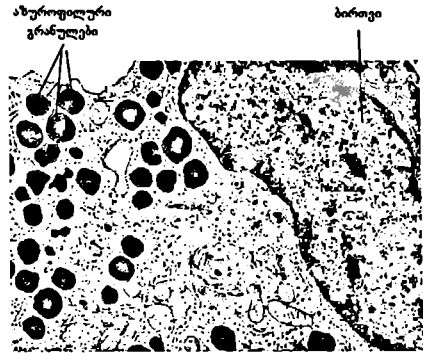


სურ. 15-2. ადამიანის ნორმოზლასტი ბირთვის გამოძვების პროცესში (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).



სურ. 15-3. ერთობლასტური კუნძული მაკროფაგის ირგვლივ. სკანოგრამა

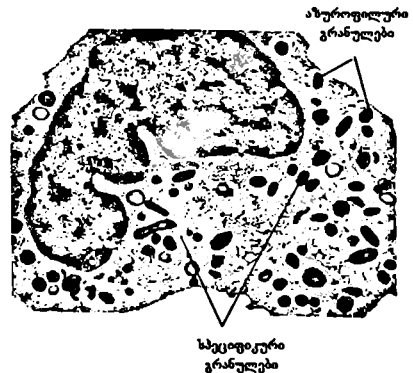
ნაწილებული. ზემოთ აღწერილი პროცესები წარმოქმნის განყოფილებაში მიმდინარეობს, რასაც დაახლოებით 7 დღე სჭირდება. მომწიფებული ნეიტროფილები განთავსდება სამარაგო განყოფილებაში, საიდანაც ორგანიზმის მოთხოვნის შესაბამისად პერიფერიულ სისხლში გადადის (იხ. თავი 14).



სურ. 15-4. პრომიელოციტის ელექტრონოგრამა (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

შედარებით ნაკლები ელექტრონული სიმკვრივით ხასიათდება (სურ. 15-5).

მეტამიელოციტის სტადიაზე პრომატინის კონდენსაციის ხარისხი და ბირთვის ინვაგინაციების რიცხვი კიდევ უფრო მატულობს. ბირთვი დამახასიათებელ წაგრძელებულ ფორმას იღებს, რის გამოც ამ უჯრედებს **ჩხირბირთვიან ნეიტროფილებს** უწოდებენ. ციტოპლაზმაში აზუროფილური და სპეციფიური გრანულებია. გრანულების 80%-ს სპეციფიური გრანულები ქმნის. განვითარების საბოლოო სტადიაზე ბირთვი რამდენიმე წილაკად იყოფა და **სეგმენტბირთვიან ნეიტროფილ** უკლებდება. ძუღლის ტვინში ნეიტროფილები ორ – წარმოქმნისა და სამარაგო განყოფილებაშია გა-



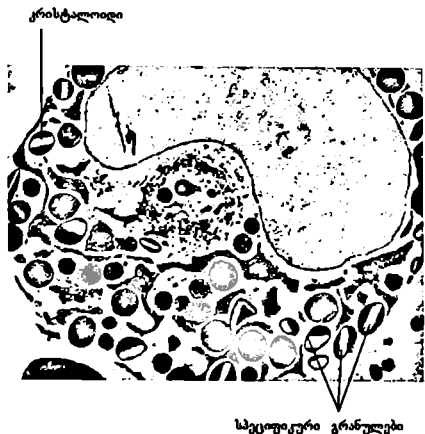
სურ. 15-5. ნეიტროფილური მიელოციტის ელექტრონოგრამა (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

ეოზინოფილური და ბაზოფილური ლეი-
 კოციტების განვითარება ანალოგიურად მიმ-
 დინარეობს.

ეოზინოფილური მიელოციტის ციტ-
 ოპლაზმა სუსტად ბაზოფილური, სპეციალ-
 ური გრანულები კი – მკვეთრად ეოზინოფი-
 ლურია. სპეციფიური გრანულები, აზურო-
 ფილურ გრანულებთან შედარებით ოდნავ
 ნაკლები ელექტრონული სიმკვრივით გამ-
 ოირსევა. მათ ცენტრში კრისტალოიდის გული
 მდებარეობს (სურ. 15-6). მარცვლოვანი ენ-
 დოპლაზმური ბადე და გოლჯის აპარატი
 კარგად არის განვითარებული. ბირთვში
 ქრომატინის კონდენსაციის ხარისხი არ არის
 მაღალი.

ეოზინოფილურ ლეიკოციტს ჩხირბირთვი-
 ანი ფორმა არ გააჩნია. მეტამიელოციტის
 სტადიაზე ბირთვი ფორმას მსუბუქად იცე-
 ლის და, ჩვეულებრივ, მწიფე ეოზინოფილი
 მხოლოდ ორი წილისაგან შემდგარ ბირთვს
 შეიცავს.

ბაზოფილური მიელოციტების რაოდე-



სპეციფიური გრანულები

სურ. 15-6. ეოზინოფილური მიელოციტის
 ელექტრონოგრაფია. (Bloom and Fawcett, A Textbook
 of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

ნობა ძეგლის ტვინში ყოველთვის უმნიშ-
 ენელოა. მათ შესწავლას ისიც აძნელებს, რომ
 მათი გრანულების შიგთავსი წყალში ხსნა-
 ღია და პრეპარატის დამზადების პროცესში
 ნაწილობრივ ან სრულიად ირეცხება. მათი
 ბირთვი, სხვა მიელოციტების ბირთვთან შე-
 დარებით ნაკლებ კონდენსირებულია. ციტ-
 ოპლაზმა სუსტად ბაზოფილურია და სხვა-
 დასხვა ზომის ბაზოფილურ გრანულებს შე-
 იცავს.

მონოციტოაოზი. მონოციტებს და გრან-
 ულოციტებს საერთო პოლიპოტენტური
 კოლონიის წარმოქმნელი წინამორბედი
 უჯრედი აქვთ. ეს უჯრედები (შესაბამისი
 ზრდის ფაქტორის მოქმედებით) ან მიელო-
 ბლასტებს, ან მონობლასტებს აძლევს დასა-
 ბამს. მორფოლოგიურად მიელობლასტისა და
 მონობლასტის გარჩევა თითქმის შეუძლებე-
 ღია. **მონობლასტი** რამდენჯერმე იყოფა და
 წარმოქმნის **პრომონოციტს**, რომელიც დიდი,
 (დაახლოებით 18 მკმ დიამეტრის მქონე) ზო-
 მის ბაზოფილური უჯრედაა. მისი ბირთვი
 ეუქრომატულია, ბირთვაკი კარგად არის
 გამოხატული. პრომონოციტი ორჯერ იყოფა
 და **მონოციტს** წარმოქმნის. მთელ ამ პრო-
 ცესს დაახლოებით 55 სთ სჭირდება. ძეგლის
 ტვინში მონოციტების მარაგის შექმნა არ
 ხდება. ისინი წარმოქმნისთანავე სინუსებში
 გადადიან. სისხლში მონოციტები რამდენიმე
 საათი ცირკულირებს, რის შედეგადაც ისინი
 შემაერთებელ ქსოვილში გადადიან და მაკ-
 როფაგებს წარმოქმნიან. მაკროფაგებს გამ-
 რაელების უნარი აქვს, მაგრამ მისი ხარისხი
 საკმაოდ დაბალია და უჯრედული პოპულაცი-
 ის განახლებისათვის არსებითი მნიშვნელო-
 ბა არა აქვს.

ლიმფოციტოაოზი. ლიმფოციტების
 წინამორბედი ლეროვანი უჯრედები ძეგლის
 ტვინში მდებარეობს. ისინი **ლიმფობლასტ-**
ებს წარმოქმნიან. ლიმფობლასტი დიდი ზო-

მის უჯრედია. იგი 2-3-ჯერ იყოფა და წარმოქმნის *პროლიმფოციტს*. ეს უკანასკნელი უფრო მცირე ზომისაა, მაგრამ მწიფე ლიმფოციტისათვის დამახასიათებელ არც ერთ ზედაპირულ მარკერს არ შეიცავს. პროლიმფოციტების ნაწილი (ე.წ. პრე-T ლიმფოციტები) თიმუსში გადაინაცვლებს და მათგან T ლიმფოციტები ყალიბდება. დარჩენილი ნაწილი B ლიმფოციტებსა და NK უჯრედებს აძლევს დასაბამს. როგორც T, ისე B ლიმფოციტები თიმუსიდან და ძელის ტვინიდან პერიფერიულ ლიმფოიდურ ორგანოებში (ელენთა, ლიმფური კვანძი, თავისუფალი ლიმფოიდური ქსოვილი) გადაინაცვლებს, სადაც მათი შემდგომი მომწიფება მიმდინარეობს (ეს პროცესი დაწვრილებით მომდევნო თავში იქნება განხილული).

თრომბოციტოპოეზი. სისხლის ფირფიტები ძელის ტვინში მწიფე *მეგაკარიოციტების* ციტოპლაზმის ფრაგმენტაციის გზით წარმოიქმნება. მეგაკარიოციტებს, თავის მხრივ, დასაბამს *მეგაკარიობლასტები* აძლევს.

მეგაკარიობლასტი 15-50 მკმ დიამეტრის მქონე უჯრედია, ოვალური ან თირკმლის ფორმის ბირთვით, რომელიც მრავლობით ბირთვას შეიცავს. ბირთვი პოლიპლოიდურია (დაახლოებით 30-ჯერ უფრო მეტ დნმ-ს შეიცავს, ვიდრე ნორმული უჯრედი). ციტოპლაზმა პომოკენური და ბაზოფილურია.

მეგაკარიოციტი გიგანტური უჯრედია (35-150 მკმ დიამეტრით), უსწორმასწორო ფორმის ბირთვით და უხეში ქრომატინით. ბირთვაკი არ განირჩევა. ციტოპლაზმა ღიდი რაოდენობით მიტოქონდრიებს, კარგად განვითარებულ ენდოპლაზმურ ბადეს და გოლჯის აპარატს შეიცავს. მეგაკარიოციტების მომწიფებასთან ერთად მისი პლაზმური მემბრანა ციტოპლაზმაში უსწორმასწორო ფორმის მრავალ ინვაგინაციას (ჩანადრეკს) ქმნის. თანდათანობით ეს ჩანადრეკები ციტოპლაზმას ემიჯნება და ე.წ. *დემარკაციულ მემბრანებს* წარმოქმნის. დემარკაციული მემბრანები მეგაკარიოციტების ციტოპლაზმის ნაწილს გამოყოფს. მეგაკარიოციტები ძელის ტვინის სინუსოიდური კაპილარების გასწვრივ მდებარეობს. მათი გრძელი მორჩები ენდოთელურ უჯრედებს შორის არსებული სივრცეების გავლით უშუალოდ სინუსოიდის სანათურში მდებარეობს. ამ წანაზარდებს ხშირად პროთრომბოციტებს უწოდებენ. მათი ფრაგმენტაციის გზით თრომბოციტები უშუალოდ სისხლძარღვის სანათურში წარმოიქმნება.

ერთი მეგაკარიოციტი 4000-დან 8000-მდე სისხლის ფირფიტას წარმოქმნის. ამ პროცესში იგი თანდათანობით ციტოპლაზმას კარგავს და საბოლოოდ კედომას განიცდის. ძელის ტვინში მეგაკარიოციტების საერთო რაოდენობის დაახლოებით 10%-ს დეკენერაციული უჯრედები ქმნის.

**იმუნური სისტემა
და ლიმფოიდური ორგანოები**

იმუნური სისტემა ორგანოების (ძელის წითელი ტენი, თიმუსი, ელენთა, ლიმფური კვანძი). სხედასხვა ორგანოში მოთავსებული ლიმფოიდური ქსოვილისა და დამოუკიდებელი უჯრედების (ლიმფოციტები, მონონუკლეური ფაგოციტების სისტემის უჯრედები, გრანულოციტები) ერთობლიობაა. იმუნური სისტემა ორგანიზმს მიკრობებისა და გარემოს სხვა დამაზიანებელი აგენტებისაგან იცავს. იმუნური სისტემის უჯრედებს „საკუთარისა“ და „უცხო“ განსხვავების უნარი აქვს, რის გამოც ისინი „უცხო“ მოლეკულების და თვით ორგანიზმში წარმოქმნილი სიმსივნური უჯრედების გაუვნებლყოფას უზრუნველყოფენ.

იმუნური სისტემის მთავარ სპეციალიზებულ უჯრედებს ლიმფოციტები წარმოადგენს, მაგრამ სრულყოფილ იმუნურ პასუხს ისინი სხვა უჯრედებთან კოოპერაციაში ახორციელებენ. გრანულოციტები (ნეიტროფილები, ბაზოფილები, ეოზინოფილები) იმუნოლოგიურად აქტიური ნივთიერებების წარმოქმნისა და ბაქტერიული ინფიცირების უბნებში დიდი როლდენობით დაგროვების უნარით ხასიათდება. ნეიტროფილების მაღალი ფაგოციტური აქტივობა მიკრობებისა და კონკრეტული ანტიგენების რაოდენობის შემცირებას უზრუნველყოფს. ამასთანავე, ნეიტროფილები სხედასხვა, იმუნოლოგიურად აქტიურ ნივთიერებებს (სიმსივნის ნეკროზის ფაქტორს, ინტერლეიკინ -12-ს და ა.შ.) გამოიშვავებს, რაც მათ იმუნორეგულაციურ თვისებებს ანიჭებს. მონოციტები და მაკროფაგები მიკრობებისა და სხედასხვა ნარჩუნების აქტიური ფაგოციტოზის უნარით ხასი-

ათდება. ამრიგად, იმუნური პასუხი ყოველთვის დიდი როლდენობით სხედასხვა უჯრედების შეთანხმებული მოქმედების შედეგია. სრულყოფილი იმუნური პასუხის განხორციელების პროცესში უჯრედები ერთმანეთთან უშუალოდ ან სპეციალური შუამავლების – ციტოკინების მეშვეობით ურთიერთქმედებს.

ციტოკინები მცირე ზომის (8-დან 80 კილოდალტონამდე წონის) ცილებია, რომლებიც აუტოკრინული ან პარაკრინული გზით მოქმედებს. დღეისათვის ადამიანის ორგანიზმში 100-მდე ციტოკინია იდენტიფიცირებული. ციტოკინებს ინტერლეიკინები (ილ-1-დან ილ-18-მდე), ინტერფერონები, კოლონიის მასტიმულირებელი ფაქტორები, სიმსივნის ნეკროზის ფაქტორები, ზრდის ფაქტორები და ქემოკინები (ქემოტაქსისური ციტოკინები) ეკუთვნის.

ციტოკინები ანტიგენ-სპეციფიურობით არ ხასიათდება, მაგრამ მათი წარმოქმნა ყოველთვის ანტიგენის მოქმედებით არის განპირობებული. ციტოკინები სამიზნე უჯრედების ზედაპირზე სპეციფიურ რეცეპტორებს უკავშირდება და რეაქციათა კასკადის წარმოქმნის გზით შესაბამისი გენების აქტივობის ინდუქციას, გაძლიერებას ან დათრგუნვას იწვევს.

ეუოლეუციის პროცესში სპეციფიური იმუნური დაცვის ორი განსხვავებული, მაგრამ ამავე დროს მჭიდროდ დაკავშირებული ტიპი – *უჯრედული და ჰუმორული იმუნიტეტი* – აღმოცენდა. *უჯრედული იმუნიტეტის* შემთხვევაში იმუნოკომპეტენტური უჯრედები მიკრობებთან, უცხო (სიმსივნურ ან გადანერგილ) და ვირუს-ინფიცირებულ უჯრედებთან უშუ-

ალოდ ურთიერთქმედებს და ანადგურებს მათ. **ჰუმორული იმუნიტეტი** ანტიხეულებთან არის დაკავშირებული. ანტიხეულები უცხო ნივთიერებებს აუვნებელყოფს და მათ დაშლაში მონაწილეობს.

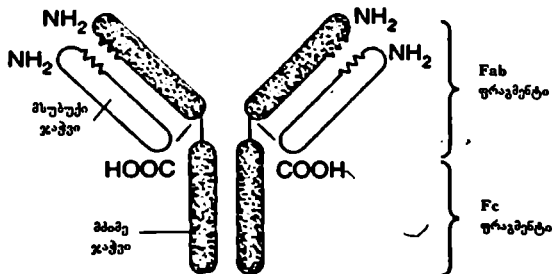
ორგანიზმში მოხვედრისას უცხო ნივთიერება იმუნურ სისტემაზე მოქმედებს როგორც იმუნოგენი, ე.ი. ნივთიერება, რომელსაც მასპინძლის მხრიდან იმუნური პასუხის გამოწვევა შეუძლია. პასუხი შეიძლება იყოს უჯრედული, ჰუმორული, ან უმეტეს შემთხვევაში, კომბინირებული. იმუნოგენობა ანტიგენის თვისებაა. შესაბამისად, ანტიგენს ანტიხეულების წარმოქმნისა და/ან T ლიმფოციტების გააქტივების უნარი გააჩნია. როგორც წესი, იმუნურ პასუხს იწვევს არა მთლიანად ანტიგენი, არამედ მისი გარკვეული უბნები, რომლებსაც **ეპიტოპებს** ან **ანტიგენურ დეტერმინანტებს** უწოდებენ. ეპიტოპები ანტიგენის იმუნოლოგიურად აქტიური უბნებია, რომლებსაც T უჯრედის ანტიგენურ რეცეპტორებთან ან ანტიხეულებთან სპეციფიური ურთიერთობის უნარი აქვთ.

იმუნური პასუხის ჩამოყალიბების პროცესში ანტიგენის გამოცნობა რეცეპტორების ორი განსხვავებული ჯგუფის – ანტიხეულეებისა და T ლიმფოციტის ანტიგენ-სპეციფი-

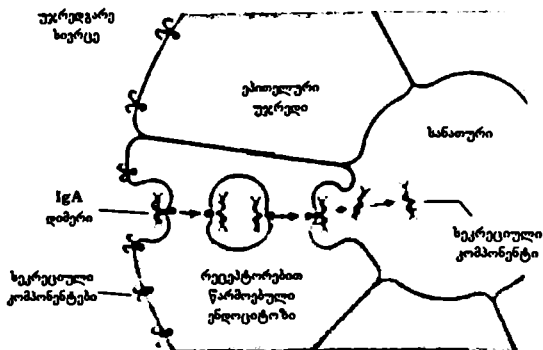
ური რეცეპტორების მიერ ხორციელდება.

ანტიხეული სპეციფიური ცილაა, რომელიც გააქტივებულ B ლიმფოციტებში (პლაზმურ უჯრედებში) კონკრეტული ანტიგენის მოქმედების პასუხად გამოიწვევება და აჩვენებს ანტიგენის ეპიტოპებთან ურთიერთქმედების უნარი გააჩნია. ანტიხეულები გლობულური ცილებია. მათ ასევე იმუნოგლობულინებს უწოდებენ. ანტიხეულის მოლეკულას ასო Y-ს ფორმა აქვს. იგი ორი იდენტური მსუბუქი და ორი იდენტური მძიმე ჯაჭვისაგან შედგება (სურ. 16-1).

იმუნოგლობულინის მოლეკულაში **ცვალებადი (ვარიანტული)** და **მუდმივი (კონსტანტური)** შენების უბნები განირჩევა. თითოეულ მსუბუქ ჯაჭვს ერთი ცვალებადი და ერთი მუდმივი, მძიმე ჯაჭვს კი – ერთი ცვალებადი და სამი ან ოთხი მუდმივი უბანი აქვს. იზოლირებული მძიმე ჯაჭვების COOH ბოლოები ადვილად კრისტალდება, რის გამოც ამ მონაკვეთს Fc ფრაგმენტს (ინგლ. fragment crystallizable, კრისტალიზებადი ფრაგმენტი) უწოდებენ. სხვადასხვა ანტიხეულების Fc ფრაგმენტები სხვადასხვა უჯრედის სპეციფიურ ზედაპირულ რეცეპტორებს უკავშირდება. ანტიხეულის ოთხი N ბოლო (2 მსუბუქი და 2 მძიმე ჯაჭვის) ქმნის **Fab ფრაგმენტს**



სურ. 16-1. ანტიხეულის მოლეკულის აგებულების სქემა.



სურ. 16-2. სეკრეტორული IgA-ს ტრანსპორტის მექანიზმი (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით)

(ინგლ. fragment antigen-binding, ანტიგენის შემბოჭველი უბანი). ანტიგენდამაკავშირებელი უბანი მსუბუქი და მძიმე ჯაჭვის ცვალებადი უბნების ზედაპირზე მდებარე 2 ნმ სიგრძისა და 3 ნმ სიგანის ჩაღმავებაა. ანტიგენურ ეპიტოპებს ანტისხეულები Fab ფრაგმენტით უკავშირდება. მძიმე ჯაჭვების მუდმივი უბნები α -, γ -, δ -, ϵ - და μ - ჯაჭვებით იქმნება. შესაბამისად, 5 - A, G, D, E და M კლასის ანტისხეულებს არსივენ. მსუბუქი და მძიმე ჯაჭვების ვარიანტული უბნები იმუნური პასუხის სპეციფიურობას, მძიმე ჯაჭვების მუდმივი უბნები კი - ანტისხეულის კლასს განსაზღვრავს.

G კლასის ანტისხეულები (IgG) ცირკულაციაში მყოფ ანტისხეულებს შორის ყველაზე მრავალრიცხოვანია. ადამიანის შრატში IgG იმუნოგლობულინების საერთო რაოდენობის 70-75%-ს ქმნის. როგორც წესი, ანტისხეულების შენებას IgG-ს მაგალითზე განიხილავენ. IgG ერთადერთი იმუნოგლობულინია, რომელიც პლაცენტურ ბარიერს გადის და ახალშობილობის პერიოდში პასიური იმუნიტეტის არსებობას უზრუნველყოფს.

A კლასის ანტისხეულები (IgA) სისხლში მცირე რაოდენობით არის. ძირითადად, IgA ცრემლში, ხსენში, ნერწყვში, ცხვირის,

ბრონქების, ნაწლავისა და პროსტატის სეკრეტში გვხვდება. მას სეკრეტორულ IgA-საც უწოდებენ. სეკრეტორულ IgA-ს საჭმლის მომნელებელი, სასუნთქი და საშარდე გზების ლორწოვანი გარსის პლაზმური უჯრედები გამოიმუშავენ. სეკრეტორული IgA დიმერია. იგი IgA-ს ორი მონომერის, დამაკავშირებელი J ცილისა და სეკრეტორული (ტრანსპორტული) კომპონენტისაგან შედგება. IgA-ს დიმერებს (IgA-ს მონომერებსა და J ცილას) ეპითელური უჯრედები თავიანთი ბაზალური ზედაპირიდან რეცეპტორებით წარმოებული ენდოციტოზის გზით ითვისებს. რეცეპტორის როლს სეკრეტორული კომპონენტი ასრულებს (სურ. 16-2). მიღებული კომპლექსი ეპითელურ უჯრედს გადასერავს და აპიკალური ზედაპირიდან სანათურში გამოიყოფა. აქ იგი მიკროორგანიზმების გამრავლებას უშლის ხელს. თავად IgA ფერმენტების მოქმედების მიმართ საკმაოდ მდგრადია.

M კლასის ანტისხეულები (IgM) ცირკულაციაში მყოფი იმუნოგლობულინების დაახლოებით 10%-ს ქმნის. IgM პენტამერის ფორმის მოლეკულაა. მისი მოლეკულური წონა 900 KDa-ია. IgM-ის დიდი რაოდენობა B ლიმფოციტის მემბრანასთან არის დაკავშირებული. იგი B ლიმფოციტის ზედაპირულ მარკ-

ერს წარმოადგენს და სპეციფიური ანტიგენების რეცეპტორების როლს ასრულებს. ცირკულაციაში მყოფი IgM კომპლემენტის სისტემის გააქტივებაში მონაწილეობს.

E კლასის ანტისხეულები (IgE) ჩვეულებრივ მონომერის სახით არსებობს. IgE-ს რეცეპტორები დიდი რაოდენობით პოხიერი უჯრედებისა და ბაზოფილების მემბრანაში მდებარეობს. პლაზმურ უჯრედებში გამოუმუშავებული IgE-ს უმეტესი რაოდენობა ამ რეცეპტორებს უკავშირდება და, შესაბამისად, სისხლის პლაზმაში ამ ანტისხეულის შემცველობა უმნიშვნელოა. სისხლისა და ქსოვილოვანი ბაზოფილების ზედაპირზე რეცეპტორებთან IgE-ანტიგენის კომპლექსის დაკავშირება ბიოლოგიურად აქტიური ნივთიერებების (ჰისტამინი, ჰეპარინი, ლეიკოტრინები და ანაფილაქსიის ეოზინოფილური ქემოტაქსის ფაქტორი ECF-α) წარმოქმნას და გამოთავისუფლებას იწვევს. IgE ალერგიული რეაქციების მიმდინარეობაში მონაწილეობს. ამავე დროს, იგი მნიშვნელოვან როლს ასრულებს ჭიების საწინააღმდეგო იმუნიტეტში.

D კლასის ანტისხეულები (IgD) პლაზმაში ძალიან მცირე რაოდენობითაა (დაახლოებით 0,2%). IgD-ს მოლეკულური წონა 180 კილოდალტონია. ამ ანტისხეულის თვისებები და შესაძლებლობანი ბოლომდე გარკვეული არ არის. IgD (IgM-ის მსგავსად) B ლიმფოციტის ზედაპირულ მარკერს წარმოადგენს. ვარაუდობენ, რომ IgD B ლიმფოციტების ანტიგენ-დამოკიდებულ დიფერენციაციაში მონაწილეობს.

იმუნოგლობულინების მონაწილეობა იმუნურ პასუხში სამი - ნეიტრალიზაციის, ოფსონიზაციისა და კომპლემენტის სისტემის გააქტივების - გზით ხორციელდება.

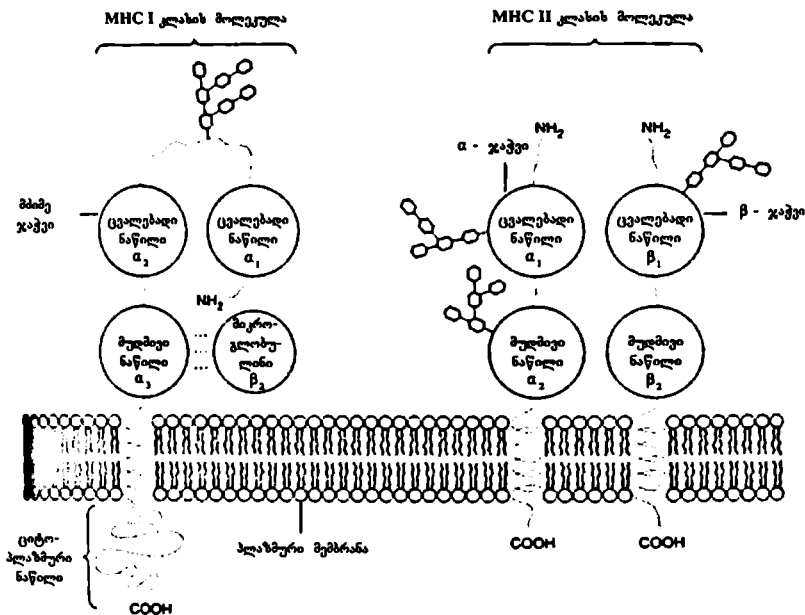
ვირუსები და უჯრედშიგა ბაქტერიები გარავლებისათვის უჯრედში მოხვედრას საჭი-

როებენ. ამისათვის ისინი სამიზნე უჯრედის ზედაპირზე სპეციფიურ მოლეკულებს უკავშირდებიან. იმუნოგლობულინებთან დაკავშირება ანტიგენს სამიზნე უჯრედთან დაკავშირების საშუალებას აღარ აძლევს. შესაბამისად, ადგილი აქვს ანტიგენის ნეიტრალიზაციას. ანტიგენის ნეიტრალიზაცია ბაქტერიული ტოქსინებისაგან დაცვისთვისაც მეტად მნიშვნელოვანია. იმ შემთხვევაში, როდესაც ბაქტერიები უჯრედშორის სივრცეში მრავლდება, იმუნოგლობულინები, ოფსონიზაციისა ან კომპლემენტის სისტემის გააქტივების გზით, მათ ფაგოციტოზს და განადგურებას უწყობს ხელს. **ოფსონიზაციის შემთხვევაში** იმუნოგლობულინები იმუნოგენს გარედან ფარავს. თავის მხრივ, ფაგოციტები, რომელთა მემბრანაში ანტისხეულების F₂ ფრაგმენტის რეცეპტორები მდებარეობს, იმუნოგლობულინებს უკავშირდება და ბაქტერიას შთანთქამს.

კომპლემენტის სისტემის გააქტივების შემთხვევაში, კომპლემენტის ცილების ნაწილი ოფსონიზაციას, ნაწილი ინფექციის უბანში ფაგოციტების მოზიდვას, ნაწილი კი ბაქტერიის მემბრანაში ფორების წარმოქმნას და მის ლიზის განაპირობებს.

ანტიგენ-სპეციფიური ლიმფოციტების გააქტივებისათვის მხოლოდ ანტიგენის არსებობა საკმარისი არ არის. B ლიმფოციტების გააქტივებისათვის საჭირო დამატებით სიგნალებს T ქელპერები ან, ზოგიერთ შემთხვევაში, უშუალოდ მიკროორგანიზმები წარმოქმნიან.

ანტიგენის გამოცნობა T უჯრედის მიერ. T უჯრედის დამცველობითი ეფექტი პათოგენების მატარებელი ან მშთანთქმელი უჯრედების გამოცნობაზეა დამოკიდებული. T უჯრედი მხოლოდ უჯრედების ზედაპირზე სპეციფიურ მოლეკულებთან დაკავშირებულ ან-



სურ. 16-3. MHC I და II კლასის მოლეკულების აგებულების სქემა (Stephen L. Wolfe, Molecular and cellular biology, Wadsworth Publishing Company, Belmont, California, 1993 მიხედვით).

ტიგენს გამოიცნობს. ამ უჯრედებს ანტიგენ-წარმდგენი უჯრედები ეწოდება. ანტიგენ-წარმდგენი უჯრედები პათოგენური აგენტის ცილების მცირე ფრაგმენტებს – პეპტიდებს თავის ზედაპირზე განათავსებს და T უჯრედს მათი გაცნობის საშუალებას აძლევს. ანტიგენ-წარმდგენი უჯრედის ზედაპირზე პეპტიდები დაკავშირებულია სპეციალურ მემბრანულ გლიკოპროტეინებთან, რომლებსაც მასპინძელი უჯრედის გენების გარკვეული კომპლექსი აკოდირებს. აღნიშნული გენები თავდაპირველად ქსოვილების გადანერგვასთან დაკავშირებულ კელეგებში გამოვლინდა. გადანერგვის დროს ქსოვილთა შეთავსებაზე გაუღწევის არსებობის გამო, მათ ჰისტოშეთავსების მთავარი კომპლექსი – MHC (Major Histocompatibility Complex), ხოლო მათ მიერ კოდირებულ ცილებს, რომლებიც ანტიგენურ

პეპტიდებს უკავშირდება, – ჰისტოშეთავსების კომპლექსის მოლეკულები უწოდეს. ვინაიდან აღნიშნული მოლეკულები პირველად ადამიანის ლეიკოციტების ზედაპირზე იქნა ნანახი, მათ HLA სისტემის (Human leukocyte antigen – ადამიანის ლეიკოციტური ანტიგენი) მოლეკულებსაც უწოდებენ.

არჩევნ MHC I და II კლასის მოლეკულებს. ორივე მათგანი სტრუქტურულად და ფუნქციურად ძალიან მსგავსი მემბრანული გლიკოპროტეინია. ამავე დროს, მათი სუბერთეულების განსხვავებული შენება ანტიგენის წარდგენაში მათ განსხვავებულ მონაწილეობას განაპირობებს.

MHC I კლასის მოლეკულა ორი პოლიპეტიდური ჯაჭვისაგან შედგება. ერთი მათგანი MHC გენებით კოდირებული მძიმე α ჯაჭვია, მეორე კი მცირე ზომის β_2 -მიკროგლობული

ლინი. ტრანსმემბრანული სეგმენტი მხოლოდ α ჯაჭვს გააჩნია (სურ. 16-3). მოლეკულას ოთხი ნაწილი (α , α_2 , α_3 და β_2 -მიკროგლობულინი) გააჩნია. α_3 და β_2 -მიკროგლობულინი თავისი შენებით იმუნოგლობულინების მსგავსია. α და α_2 ნაწილები ერთად იხევა და მოლეკულის ზედაპირზე ქმნის ღარს, რომელშიც პეპტიდური მოლეკულა თავსდება.

MHC II კლასის მოლეკულა ორი - α (34000 დალტონი წონის) და β (29000 დალტონი წონის) ჯაჭვით იქმნება. ორივე ტრანსმემბრანული გლიკოპროტეინია. MHC II კლასის მოლეკულა ოთხი - α_1 , α_2 , β_1 და β_2 - ნაწილისაგან შედგება. α_2 და β_2 ნაწილები იმუნოგლობულინების მუდმივი უბნების მსგავსი შენებით ხასიათდება. α_1 და β_1 ნაწილები ერთმანეთთან არაკოვალენტურად არის დაკავშირებული და პეპტიდთან დამაკავშირებელ ღარს ქმნის.

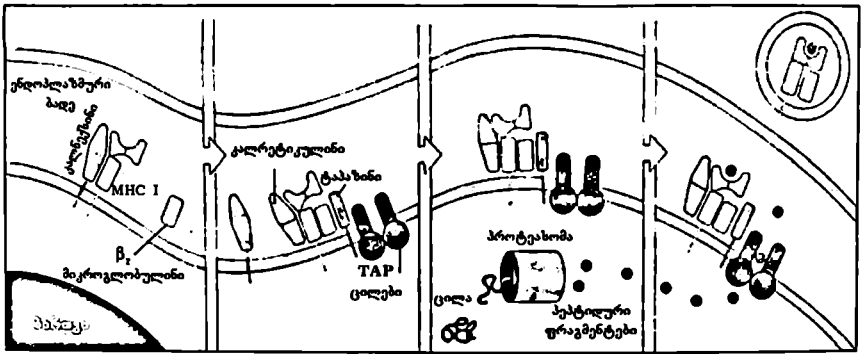
MHC I კლასის მოლეკულები 8-10 ამინომჟეური ნაშთისაგან შემდგარ პეპტიდებს იკავშირებს. პეპტიდები, რომლებსაც MHC II კლასის მოლეკულები უკავშირდება, სულ მცირე 13 ამინომჟეური ნაშთისაგან მაინც შედგება, თუმცა მათი სიგრძე შეიძლება ბევრად უფრო დიდიც იყოს. შეიძლება ითქვას, რომ ამ პეპტიდების სიგრძის ზედა ზღვარი არ არსებობს.

MHC I და II კლასის მოლეკულები სხვადასხვა უჯრედებზე სხვადასხვანაირი განაწილებით ხასიათდება.

ორგანიზმში მოხვედრილი პათოგენური აგენტის ციტოპლაზმაში ან ეეზიკულურ (ბუშტუოვან) კომპარტმენტში შეიძლება არსებობდეს. ვირუსები და ზოგიერთი უჯრედშიგა ბაქტერია გამრავლებისათვის მასპინძელ უჯრედში მოხვედრას საჭიროებს. ასეთ უჯრედებს $CD8^+$ T უჯრედები ანადგურებს. ციტოპლაზმაში არსებული პათოგენური აგენტების ცილების დაშლის შედეგად მიღებული

პეპტიდები უჯრედის ზედაპირზე MHC I კლასის მოლეკულებს ამოაქვს და მათ $CD8^+$ T უჯრედს წარუდგენს. ეინაიდან ვირუსები ნებისმიერ, ბირთვის მქონე უჯრედში აღწევს, MHC I კლასის მოლეკულები ორგანიზმის ნებისმიერი უჯრედის მემბრანაში მდებარეობს. აქვე უნდა აღინიშნოს, რომ მათი გამოვლენის ხარისხი საკმაოდ განსხვავებულია. მაგალითად, იმუნური სისტემის უჯრედების ზედაპირზე MHC I კლასის მოლეკულები ძალიან დიდი, ეპატოციტების ზედაპირზე კი - უმნიშვნელო რაოდენობით ელინდება. უბირთვო უჯრედები, მაგ. ადამიანის ერითროციტები, MHC I კლასის მოლეკულებს ძალიან მცირე რაოდენობით, ან სულ არ შეიცავენ. შესაბამისად, ამ უჯრედებში არსებული ინფექციური აგენტი T უჯრედებისათვის შეუმჩნეველი რჩება. ეინაიდან ვირუსები მხოლოდ ბირთვიან უჯრედში მრავლდება, ეს ფაქტი, ასე თუ ისე, დიდი მნიშვნელობისა არ არის. თუმცა, ერითროციტში, მაგალითად, MHC I კლასის მოლეკულების არარსებობა მაღარის გამოწვევს ცხოვრებისათვის შესაბამის პირობებს უქმნის.

ვირუსებისაგან განსხვავებით, პათოგენური აგენტების უმეტესობას მაკროფაგები შთანთქამს და ისინი უჯრედის შიგნით მემბრანით შემოსაზღვრულ ბუშტუკებში (ფაგოსომებში) მრავლდება. აქვე უნდა აღინიშნოს, რომ რეცეპტორებით წარმოებული ენდოციტოზით, პათოგენურ აგენტის ათვისებას B ლიმფოციტებიც ახორციელებს. უცხო ცილების დაშლის შედეგად წარმოქმნილ პეპტიდებს MHC II კლასის მოლეკულები უკავშირდება და $CD4^+$ T უჯრედს წარუდგენს. T ჰელპერები, თავის მხრივ, მაკროფაგებს (T_H) და B ლიმფოციტებს (T_H) ააქტივებს, რასაც, შესაბამისად, ინფიცირებული უჯრედის ფაგოციტოზი და ანტიხეულების წარმოქმნა მოჰყვება. ამრიგად, MHC II კლასის მოლეკულები, ძირითადად,



სურ. 16-4. MHC I კლასის მოლეკულის მონაწილეობა ანტიგენის წარდგენაში (A. Janeway, P.Travers, M.Wallport, J.D.Capra, Immunobiology, 1999, მიხედვით).

მაკროფაგებისა და B ლიმფოციტების ზედაპირზე მდებარეობს.

MHC I და II კლასის მოლეკულები ინტეგრალური ცილებია. მათი წარმოქმნა და მემბრანაში ჩართვა ზოგადად ინტეგრალური ცილების წარმოქმნისათვის დამახასიათებელი გზით მიმდინარეობს (იხ. თავი 2). ენდოპლაზმური ბადის მემბრანაში ჩართვის შემდეგ MHC I და II კლასის მოლეკულების მომავალი უჯრედგარე მონაკეთები, რომლებსაც პეპტიდები უკავშირდება, საბოლოო ფორმირებას ენდოპლაზმური ბადის ცისტერნაში განიცდის.

MHC I კლასის მოლეკულები ენდოპლაზმურ ბადეს პეპტიდთან დაკავშირების გარეშე არ ტოვებს.

ვირუსის ან სხვა უჯრედშიდა პათოგენის ცილები მასპინძელი უჯრედის ციტოპლაზმაში თავისუფალ რიბოსომებზე სინთეზდება. აღსანიშნავია, რომ ნებისმიერ უჯრედში ციტოპლაზმაში წარმოქმნილი ცილების ნაწილი მუდმივად იშლება. მათ დაშლას პროტეასომები უზრუნველყოფს. ვირუსული ცილების პეპტიდებად დაშლასაც ციტოპლაზმის პროტეასომები ახორციელებს. პროტეასომა მულტიკატალიზატორული აქტივობის

მქონე პროტეაზებით იქმნება. იგი 28 სუბერთეულისაგან შემდგარი ცილინდრის ფორმის სტრუქტურაა. ცილინდრის შიგნით სივრცეა, რომლის კედლებს პროტეოლიზური სუბერთეულების აქტიური უბნები ქმნის. ცილების დაშლა პროტეასომების ღრუში მიმდინარეობს. პროტეასომებში წარმოქმნილი პეპტიდები სპეციფალური ტრანსპორტული ცილების TAP₁-ისა და TAP₂-ის (ინგლ. Transporter Associated with Antigen Processing – ანტიგენის გარდაქმნასთან დაკავშირებული გადამტანი) მეშვეობით ენდოპლაზმური ბადის ცისტერნაში ხვდება (სურ. 16-4).

პეპტიდებთან დაკავშირებამდე, MHC I კლასის მოლეკულის მომავალი უჯრედგარე ნაწილი ენდოპლაზმური ბადის არხში ნაწილობრივ დახვეულია. ასეთ მდგომარეობაში მას ცილა კალნექსინი აჩერებს (სურ. 16-4). β₂-მიკროგლობულინის დაკავშირების შემდეგ, α ჯაჭვი კალნექსინის სცილდება და კალრეტკულინისა და ტაპაზინის კომპლექსს უკავშირდება. კალრეტკულინი კალნექსინის მსგავსი ცილაა. ტაპაზინის მეშვეობით MHC I კლასის მოლეკულა პეპტიდების ტრანსპორტს – TAP-ს უკავშირდება. პეპტიდის მოლეკულასთან დაკავშირება MHC I კლასის

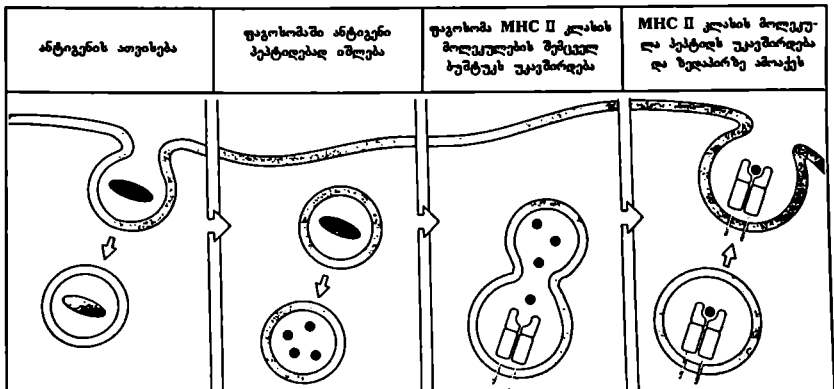
მოლეკულას TAP-ტაპაზინ-კალრეტიკულისის კომპლექსისაგან ათავისუფლებს. MHC – პეპტიდის კომპლექსის შემცველი მემბრანული ბუშტუკი ენდოპლაზმურ ბადეს სცილდება და მემბრანის ზედაპირთან გადაიტანება. ამ გზით MHC I კლასის მოლეკულას პეპტიდები უჯრედის ზედაპირზე ამოაქვს და T ციტოტოქსიურ უჯრედს წარუდგენს.

MHC II კლასის მოლეკულის დანიშნულება ლიმფოციტების, მაკროფაგებისა ან სხვა ანტიგენ-წარმდგენი უჯრედების მემბრანულ ბუშტუკებში წარმოქმნილი პეპტიდური ფრაგმენტების CD4⁺ T უჯრედებისათვის წარდგენაში მდგომარეობს. MHC II კლასის მოლეკულები, MHC I კლასის მოლეკულებისაგან განსხვავებით, ენდოპლაზმურ ბადეს ტრანსპორტული ვეზიკულების შემადგენლობაში ტოვებს და ენდოსომას (ლიზოსომას უერთდება). ლიზოსომები, თავის მხრივ, ფაგოსომებს უკავშირდება და, მყავე პროტეაზების მეშვეობით, მათში არსებული პათოგენების დაშლას ახორციელებს. დაშლის შედეგად წარმოქმნილი პეპტიდური მოლეკულები MHC II კლასის მოლეკულებს უკავშირდება და მათთან ერთად უჯრედის ზედაპირზე ამოიტანება (სურ. 16-5). MHC II – პეპტიდური

კომპლექსი CD4⁺ T უჯრედების რეცეპტორულ აპარატს უკავშირდება.

MHC მოლეკულების სტრუქტურა თითოეულ ინდივიდში უნიკალურია. გამონაკლისს მხოლოდ პომოზოგოტური ტყუპები ქმნის.

ანტიგენწარმდგენი უჯრედები. ამ უჯრედების ნახვა ორგანიზმის უმეტეს ქსოვილებში არის შესაძლებელი. ისინი ძელის ტვინში წარმოიქმნება. მათ მაკროფაგები, ლანგერჰანის უჯრედები, დენდრიტული უჯრედები, B ლიმფოციტები და თიმუსის ეპითელურ-რეტიკულური უჯრედები მიეკუთვნება. დენდრიტული უჯრედები ან ინტერდიგიტაციული უჯრედები საკუთარი წინამორბედი უჯრედებისაგან ძელის ტვინში წარმოიქმნება, თუმცა მათი წარმოქმნა უშუალოდ მონოციტებისგანაც შესაძლებელია. ისინი დიდი რაოდენობით. ლიმფოიდური ორგანოების T ზონებში, სხედასხვა ორგანოს ინტერსტიციუმში და კანში გვხვდება. კანში დენდრიტული უჯრედები ლანგერჰანის უჯრედების სახელით არის ცნობილი. დენდრიტული უჯრედების წინამორბედი ძელის ტვინიდან სისხლის მეშვეობით მიიტანება არალიმფოიდურ ორგანოებში, სადაც ისინი უმწიფარი



სურ. 16-5. MHC II კლასის მოლეკულების მონაწილეობა ანტიგენის წარდგენაში (A. Janeway, P.Travers, M.Wallport, J.D.Capra, Immunobiology, 1999, მიხედვით).

დენდრიტული უჯრედების სახით სახლობს. ამ უჯრედებს ანტიგენის დაკავებისა და გარდაქმნის (პროცესინგის) მაღალი უნარი აქვს. ანთების განვითარების შემთხვევაში დენდრიტული უჯრედები სისხლის ან ლიმფის მეშვეობით ლიმფოიდურ ორგანოებში ხვდება და T ზონებს იკავებს. აქ ისინი პერიფერიული ქსოვილებიდან წამოღებულ ანტიგენებს T ლიმფოციტებს წარუდგენენ. მაკაინის გზით მოხვედრილი ანტიგენი ლანგერჰანის უჯრედებს უკავშირდება და ლიმფური ძარღვების მეშვეობით მიიტანება რეგიონულ ლიმფურ კვანძებში, სადაც იმუნური პასუხის ჩამოყალიბება იწყება. სხვა შემთხვევაში დენდრიტულ უჯრედებს ანტიგენი სისხლის მეშვეობით ელენთაში მიაქვს.

თიმუსი

თიმუსი ლიმფო-ეპითელური ორგანოა, რომელიც მკერდის ძელის უკან, შუასაყარში მდებარეობს. ადამიანის თიმუსი დაბადების მომენტისათვის სრულად არის დიფერენცირებული. თიმუსი ორი ემბრიონული ნერგისაგან წარმოიქმნება. მისი ლიმფოციტები მეზენქიმური უჯრედებიდან, ეპითელური სტრომა კი ხახის მესამე და მეოთხე ჯიბის ენდოდერმიდან ვითარდება.

თიმუსი გარედან დაფარულია შემაერთებულ ქსოვილოვანი კაფსულით, რომელიც ჯირკელის პარენქიმაში აღწევს და მას არასრულ წილაკებად ყოფს. თითოეულ წილაკში პისტოლოგიურ პრეპარატზე მუქი პერიფერიული უბანი (*ქერქი*) და ნათელი ცენტრალური უბანი (*ტინი*) განირჩევა (სურ. 16-6). ქერქოვანი ნივთიერება დიდი რაოდენობით მოუმწიფებელ ლიმფოციტებს და უმწიფელო რაოდენობით მაკროფაგებს შეიცავს. ლიმფოციტების დიდი რაოდენობა და კომპაქტური განლაგება თიმუსის ქერქის მუქ შეფერი-

ლობას განაპირობებს. *თიმუსის ლიმფოციტებს თიმოციტები ეწოდება.*

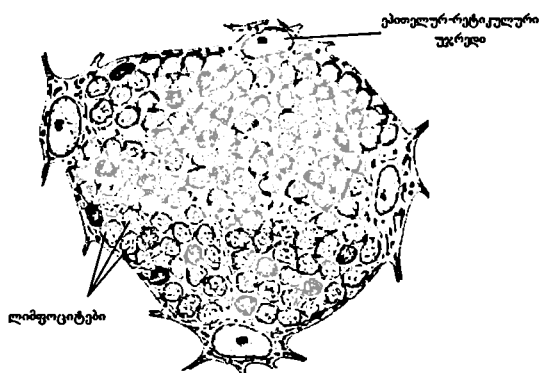
თიმოციტები ეპითელურ-რეტიკულური უჯრედებით წარმოქმნილ სამგანზომილებიან ბადეში მდებარეობს (სურ. 16-7). ეპითელურ-რეტიკულური უჯრედები, რომლებიც თიმუსის ეპითელურ სტრომას წარმოქმნის, ვარსკვლავისებური ფორმის უჯრედებია. ისინი ერთმანეთს დესმოსომების მეშვეობით უკავშირდებიან. ციტოპლაზმაში კერატინის ფიბრილების (ტონოფიბრილების) კონებია. ციტოპლაზმაში ნათელი, ოვალური ფორმის ბირთვი მდებარეობს.

ტინოვანი ნივთიერების ეპითელურ სტრომაში, ქერქთან შედარებით, მცირე რაოდენობით მწიფე ლიმფოციტები, დიდი რაოდენობით დენდრიტული უჯრედები და მაკროფაგებია. თითოეული წილაკის ტინოვან ნივთიერებაში *ჰასალის სხეულაკები* მდებარეობს (სურ. 16-8). *ჰასალის სხეულაკი* ერთმანეთზე დაშრევებული ბრტყელი ეპითელური უჯრედებისაგან შედგება. ამ უჯრედების ციტოპლაზმა კერატინის ფილამენტებით არის სავსე. *ჰასალის სხეულაკის უჯრედები* თანდათანობით დეგენერაციას განიცდის, ხანდახან კი იკირება. მათი დანიშნულება უცნობია.

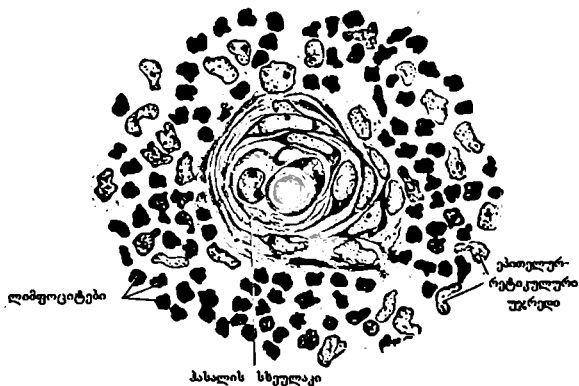
არტერიები თიმუსში კაფსულიდან შედის, იტოტება და შემაერთქსოვილოვან ტიხრებს მიჰყვება. შემაერთქსოვილოვანი ძგიდეების არტერიები ქმნის არტერიოლებს, რომლებიც წილაკში შედის და ქერქოვანი და ტინოვანი ნივთიერების საზღვარს მიჰყვება. თითოეულ წილაკში არტერიოლები ორ კაპილარულ ქსელს ქმნის. არტერიოლების ნაწილი ქმნის რკალისებრ კაპილარებს, რომლებიც ქერქოვან ნივთიერებაში შედის და შემდეგ ტინოვან ნივთიერებაში ბრუნდება. მეორე კაპილარული ქსელის კაპილარები ქერქოვან ტინოვანი საზღვრიდან პირდაპირ ტინოვან ნივთიერებაში შედის. ტინოვან ნივთიერე-



სურ. 16-6. თიმუსის ჰისტოლოგიური პრეპარატი



სურ. 16-7. ეპითელურ-რეტიკულური უჯრედებისა და თიმოციტების ურთიერთობის სქემა (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით).



სურ. 16-8. ქსოვილის სხეულაის აგებულების სქემა (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით)

ბაში ორივე წუნლის კაპილარები ერთდება და პოსტკაპილარულ ვენულებს წარმოქმნის. თიმუსის კაპილარები უწყვეტი ენდოთელური შრისა და ძალიან სქელი ბაზალური მემბრანის არსებობით ხასიათდება. ენდოთელურ უჯრედებს წვრილი მორჩები აქვს, რომლებიც ბაზალურ მემბრანაში გადის და ეპითელურ-რეტაკულურ უჯრედებთან კავშირს ამყარებს. ქერქოვან ნივთიერებაში კაპილარების ზედაპირი ეპითელურ-რეტაკულური უჯრედებით არის დაფარული. ასე იქმნება *პემა-თიმუსური ბარიერი*. მის შემადგენლობაში თანმიმდევრულად *ენდოთელური უჯრედები, კაპილარის ბაზალური მემბრანა, პერიციტები, ეპითელურ-რეტაკულური უჯრედის ბაზალური მემბრანა და თავად ეპითელურ-რეტაკულური უჯრედი* შედის. ეს ბარიერი განვითარების პროცესში მყოფ T ლიმფოციტებს სისხლში ცირკულაციაში მყოფ ანტიგენთან შეხვედრისაგან იცავს.

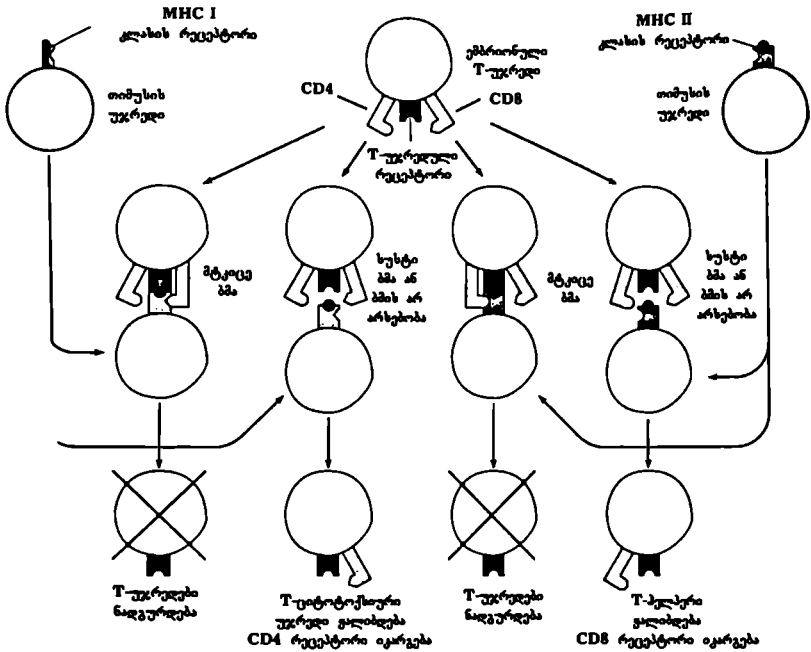
ტინოვანი ნივთიერებიდან ენები ტრამბეკულების შემავრთებელ ქსოვილში მიემართება და კაფსულის გავლით თიმუსს ტოვებს. ტინოვან ნივთიერებაში პემა-თიმუსური ბარიერი არ არის.

თიმუსში მცირე რაოდენობით აფერენტული ლიმფური სადინრებია. ისინი სისხლძარღვების კედელში, კაფსულისა და ტრამბეკულების შემავრთებელ ქსოვილში მდებარეობს.

თიმუსში T ლიმფოციტების გამრავლება და მომწიფება მიმდინარეობს. თიმოციტები დიფერენციაციის პროცესში რამდენიმე სტადიას გადის, რაც T-უჯრედული რეცეპტორის თანარეცეპტორებისა (CD3, CD4 და CD8) და სხვა ზედაპირული მოლეკულების ექსპრესიასთან არის დაკავშირებული. T უჯრედების განვითარების ეტაპების უმეტესი ნაწილი ქერქოვან ნივთიერებაში მიმდინარეობს.

თიმოციტების წინამორბედი უჯრედები, რომლებიც თიმუსში ძვლის ტერინიდან მოდის, მწიფე T ლიმფოციტისათვის დამახასიათებელ არც ერთ ზედაპირულ მარკერს არ შეიცავენ. თიმუსში, ეპითელურ-რეტაკულურ უჯრედებთან ურთიერთქმედების შედეგად, ლიმფობლასტები დიფერენციაციასა და პროლიფერაციას განიცდის და მათ ზედაპირზე T ლიმფოციტისათვის სპეციფიური პირველი მოლეკულები (მაგ. CD2) ჩნდება. თუმცა, აღნიშნული უჯრედები მწიფე T უჯრედისათვის დამახასიათებელ მარკერებს (TCR-CD3 კომპლექსი, CD4 და CD8) არ შეიცავენ. ასეთ უჯრედებს *ორმაგად უარყოფითი (CD4, CD8) T უჯრედები* ეწოდება. ისინი ქერქოვან ნივთიერებაში უშუალოდ კაფსულის ქვეშ მდებარეობენ. მათ მაღალი პროლიფერაციული აქტივობა ახასიათებს.

თანდათანობით თიმოციტები ქერქოვანი ნივთიერების სიღრმეში გადაინაცვლებს და მათ მცირე რაოდენობით TCR-თან ერთად, CD4 და CD8 რეცეპტორები უვითარდება. ასეთ უჯრედებს *ორმაგად დადებითი (CD4, CD8) უჯრედები* ეწოდება. აღსანიშნავია, რომ T უჯრედების განვითარების პროცესში უჯრედის ზედაპირზე თავდაპირველად *წ* TCR ჩნდება. შემდგომში *აწ* TCR-ის ექსპრესია ძლიერდება და დაბადების შემდეგ, T ლიმფოციტების 90% *აწ* TCR-ის მატარებელია. *ორმაგად დადებითი* თიმოციტები დიფერენციაციის შემდგომ საფეხურზე ე.წ. *დადებითი (პოზიტიური) სელექციას* გადის. ამ პროცესზე გავლენას თიმუსის ქერქოვანი ნივთიერების ეპითელურ-რეტაკულური უჯრედები ახდენს. დადებითი სელექციის პროცესში თიმუსის ეპითელურ-რეტაკულური უჯრედების MHC მოლეკულები *ორმაგად დადებით* თიმოციტებს სხვადასხვა სახის პეპტიდებს წარუდგენს. ამასთან, MHC I კლასის მოლეკულები



სურ. 16-9. ლიმფოციტების დიფერენციაცია თიმუსში (Stephen L. Wolfe, Molecular and cellular biology, Wadsworth Publishing Company, Belmont, California, 1993 მიხედვით).

თიმოციტის CD8, MHC II მოლეკულები კი CD4 რეცეპტორს უკავშირდება (სურ. 16-9). ყველა T უჯრედი, რომელიც ან ძალიან მაღალი აფინურობით უკავშირდება, ან საერთოდ ვერ ცნობს თიმუსის ეპითელურ-რეტიკულური უჯრედის MHC მოლეკულებს, აპოპტოზის გზით ნადგურდება. დადებითი სელექციის დროს გადარჩება მხოლოდ ის თიმოციტები, რომლებიც აღნიშნულ მოლეკულებს საშუალო აფინურობით უკავშირდება. დადებითი სელექცია დაახლოებით 3-4 დღე გრძელდება. გადარჩენილი უჯრედები სელექციის მეორე ეტაპს გადის, რომელსაც *უარყოფითი (ნეგატიური) სელექცია* ეწოდება. უარყოფითი სელექციაში ძირითადად დენდრიტული უჯრედები და მაკროფაგები მონაწილეობს. ყველა T უჯრედი, რომელიც დენდრიტული უჯრედების ან მაკროფაგების ზედაპირზე

MHC მოლეკულებთან დაკავშირებულ პეპტიდურ მოლეკულას ცნობს, აპოპტოზის გზით იღუპება. ნეგატიური სელექცია ქერქოვანი და ტეინოვანი ნიეთიერების საზღვარზე მიმდინარეობს და გადარჩენილი T ლიმფოციტები ტეინოვან ნიეთიერებაში გადინაცვლებს. გადარჩევის დამთავრების შემდეგ T ლიმფოციტს მხოლოდ ერთი, ან CD4, ან CD8 რეცეპტორი რჩება.

პოზიტიური და ნეგატიური სელექციის პირობებში თიმოციტების 95-98% იღუპება გადარჩენილი ლიმფოციტების ძირითადი ნაწილი საკუთარი ანტიგენების მიმართ აქტივობას არ იჩენს (აუტოტოლერანტულია) და საკუთარ უჯრედებს არ აზიანებს. თიმუსში შექმნილ ტოლერანტობას *ცენტრალური ტოლერანტობა* ეწოდება. აქვე უნდა აღინიშნოს, რომ T უჯრედების მცირე ნაწილი ნეგატი-

ურ სელექციას უსხლტება და პერიფერიას აღწევს. აუტორეაქტიული T უჯრედების ინაქტივაცია, ჩვეულებრივ, პერიფერიაზე მიმდინარეობს. ასეთ ტოლერანტობას *პერიფერიული ტოლერანტობა* ეწოდება. ცენტრალური და პერიფერიული ტოლერანტობის მექანიზმების დარღვევა აუტოიმუნური დაავადების განვითარებას იწვევს.

T უჯრედების პროდუქცია ყველაზე ინტენსიური პუბერტულ ასაკამდეა. პუბერტული პერიოდის შემდეგ თიმუსი თანდათან უკუგანვითარებას (ინვოლუციას) განიცდის. ძელის წითელი ტვინიდან თიმუსში ახალი ლიმფობლასტების მიგრაცია მუდმივად მიმდინარეობს, თუმცა ასაკთან ერთად ამ პროცესის ინტენსივობა თანდათან ქვეითდება.

თიმუსში მიმდინარეობს რამდენიმე ზრდის ფაქტორის წარმოქმნა, რომლებიც T უჯრედების დიფერენციაციისა და პროლიფერაციის პროცესებს პარაკრინული გზით არეგულირებს. ამჟამად თიმუსში ოთხი ასეთი ფაქტორი – *α-თიმოზინი*, *თიმოპოეტინი*, *თიმოლინი* და *თიმუსის პუშორული ფაქტორია* გამოყოფილი.

თიმუსი მთელი რიგი პორმონების ზეგავლენას განიცდის. ასე მაგალითად, ადრენოკორტიკოსტეროიდები თიმუსში ლიმფოციტების რაოდენობისა და მიტოზური აქტიუობის შემცირებას და ქერქის ატროფიას იწვევს. ადრენოკორტიკოტროპული პორმონი, თირკმელზედა ჯირკელის სტიმულაციის გზით, იგივე ეფექტით ხასიათდება. ქალისა და მამაკაცის სასქესო პორმონები თიმუსის ინვოლუციას (უკუგანვითარებას) აჩქარებს, ხოლო კასტრაცია საპირისპირო ეფექტით ხასიათდება.

კაპშიტი კლინიკასთან

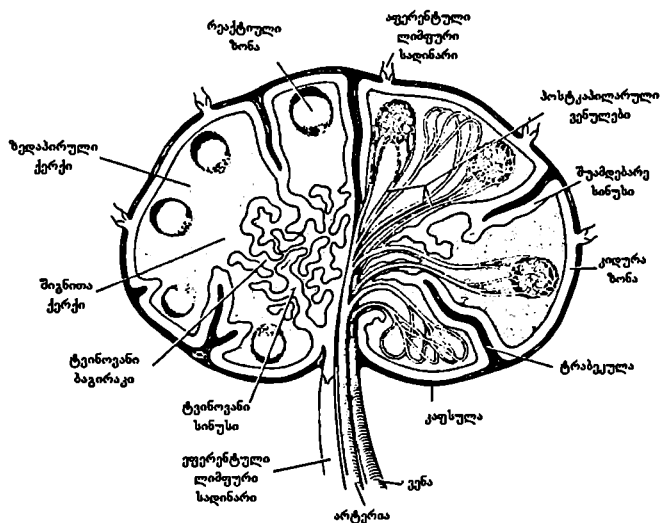
თიმუსის თანდაყოლილი განუვითარებლობა დი-ჯორჯის სინდრომის სახელწოდებით არის ცნობილი. ასეთ შემთხვევაში T ლიმფოციტების წარმოქმნა არ ხდება, რის გამოც უჯრედული იმუნური პასუხი ვერ ყალიბდება. დაავადებული ადრულ ასაკში კვდება ამა თუ ინფექციის გამო.

ლიმფური კვანძი

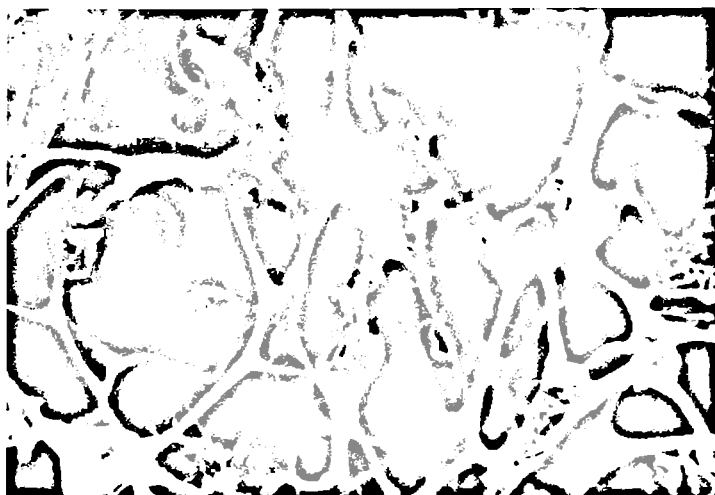
ლიმფური კვანძი სფერული ან თირკმლის ფორმის მცირე ზომის ორგანოა, რომელიც ლიმფოიდური ქსოვილისაგან შედგება. ლიმფური კვანძები ლიმფური სადინრების გზებზე მდებარეობს და ორგანიზმის თითქმის ყველა უბანში გვხვდება. ლიმფური კვანძები ლიმფის ფილტრს წარმოადგენს. ისინი ორგანიზმს მიკროორგანიზმების, სიმსივნური უჯრედებისა და სხვა პათოგენური აგენტის გაფრცელებისაგან იცავს.

ლიმფურ კვანძს ერთი მხრივ ამოზნექილი, მეორე მხრივ კი, ჩაზნექილი ზედაპირი აქვს. ამ უკანასკნელს *ლიმფური კვანძის კარი (hilum)* ეწოდება. გარედან ლიმფური კვანძი შემაერთებელქსოვილოვანი კაფსულით არის დაფარული, რომელიც კვანძის შიგნით შემართქსოვილოვან ხარისხებს (ტრაბეკულებს) გზავნის. კვანძში არჩევენ *გარეთა* – *ქერქოვან* და *შიგნითა* – *ტიმონოვან ნივთიერებას* (სურ. 16-10). ლიმფური კვანძის ყველა უბანში ანტიგენწარმდგენი დენდრიტული უჯრედები დიდი რაოდენობით არის.

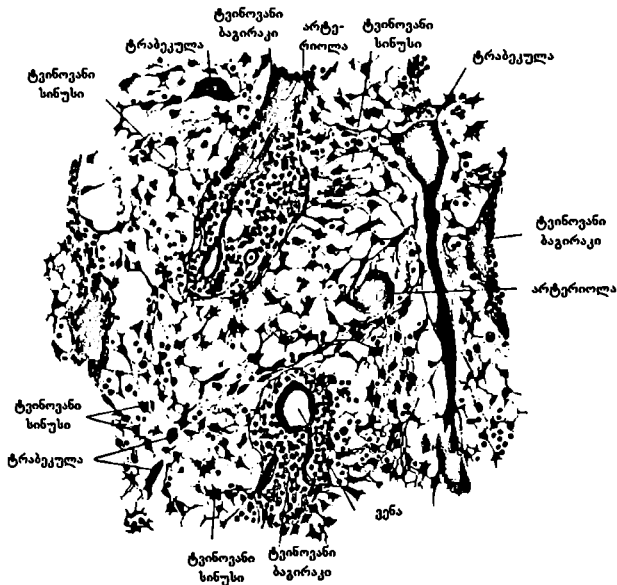
ლიმფური კვანძის ქერქოვან ნივთიერებაში ორ – *გარეთა* და *შიგნითა* – შრეს არჩევენ. გარეთა შრე უშუალოდ კაფსულის ქვეშ მდებარეობს. ამ შრესა და კაფსულას შორის თაღისებრი სივრცეა, რომელსაც *კიდის სონუსი* ეწოდება. რეტიკულური უჯრედების მორჩები სინუსის კედლის გაელით სანათურში აღწევს, ერთმანეთს უკავშირდება და ბადის მაგვარ სტრუქტურას წარმოქმნის (სურ. 16-11). გარეთა შრე მაკროფაგებს, რეტიკულურ უჯრედებსა და რეტიკულური ბოჭკოების ნაზბადეს შეიცავს. მათ შორის ლიმფოიდური ქსოვილის გროვებია, რომლებსაც *ლიმფური ფოლიკულები* ეწოდება. ლიმფური ფოლიკულის ცენტრში მდებარეობს *რეაქტიული ცენტრი (გამრავლების ზონა)*, სადაც



სურ. 16-10. ლიმფური კვანძის ორგანიზაციის სქემა (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).



სურ. 16-11. ლიმფური კვანძის სინუსის სანათურის სკანოგრამა. რეტკულუმი უფერენტული მორჩები სანათურში ქმნის ბადეს, რომელიც ლიმფის ტურბულენტურ მოძრაობას განაპირობებს და მაკროფაგებისათვის ადამეზიური ზედაპირის ფართობს ზრდის (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).



სურ. 16-12. ლიმფური კვანძის ტენიოვანი ნივთიერების სქემატური გამოსახულება (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

ლიმფოვლასტების გამრავლება მიმდინარეობს. პისტოლოგიურ პრეპარატზე რეაქტიული ცენტრი ნათელი შეფერვით ხასიათდება. ლიმფოვლასტები დიდი ზომის უჯრედებია. მათში ბირთვულ-ციტოპლაზმური ფარდობის ინდექსი საკმაოდ დაბალია. ფოლიკულის პერიფერიული ზონა უფრო მუქი შეფერილობისაა. ამ უბანში B ლიმფოციტები მდებარეობს.

გარეთა შრე განსაკუთრებული საზღვრის გარეშე შიგნითა შრეში გადადის. შიგნითა შრეში ლიმფური ფოლიკულები არ არის. აქ არსებული ლიმფოიდური ქსოვილი T ლიმფოციტებს შეიცავს. ამ შრეს **პარაკორტიკულ** (ქერქთან ახლოს მდებარე) შრეს უწოდებენ. კიდის სინუსიდან გამოდის **შუამდებარე სინუსები**, რომლებიც ტრაბეკულებს მიჰყვება და ტენიოვან ნივთიერებაში გადადის. აქ მათ **ტენიოვანი სინუსები** ეწოდება. ტენიოვანი ნივთიერება **ტენიოვანი ბაგირაკებით** არის

წარმოდგენილი (სურ. 16-12). ტენიოვანი ბაგირაკების ლიმფოიდური ქსოვილი ქერქოვანი ნივთიერების შიგნითა შრის გაგრძელებას წარმოადგენს. ბაგირაკებს დატოტეილი ფორმა აქვს. ისინი B ლიმფოციტებსა და პლაზმურ უჯრედებს შეიცავენ. ტენიოვან ბაგირაკებს შორის ტენიოვანი სინუსები მდებარეობს. ყველა სინუსი ლიმფით არის სავსე. მათი კედელი, ნაწილობრივ, რეტეკულური უჯრედებითა და მაკროფაგებით არის ამოფენილი. ალაგ-ალაგ რეტეკულური უჯრედები ბოჭკოებთან ერთად სინუსის შიგნით ხიდაკებს ქმნიან.

ლიმფისა და სისხლის ცირკულაცია. ლიმფური კვანძის გამორეკილი ზედაპირიდან ლიმფურ კვანძში აფერენტული ლიმფური სადინრები შედის, საიდანაც ლიმფა კიდის სინუსში ხედება. აქედან ლიმფა შუამდებარე სინუსებში გადადის და ტენიოვან სინუსებს აღწევს. სინუსების შენება ლიმ-

ფის ნელ დინებას განაპირობებს, რაც მაკროფაგებისა და ანტიგენწარმდგენი უჯრედების მიერ უცხო ნივთიერებათა ათვისებასა და გარდაქმნას უწყობს ხელს. ტინოვანი სინუსებიდან ლიმფა კარის სინუსში იკრიბება, საიდანაც ეფერენტული ლიმფური სადინარი გამოდის. როგორც მომტან, ისე გამომტან სადინრებში სარქველების არსებობა ლიმფის ერთი მიმართულებით დინებას უზრუნველყოფს.

ლიმფური კვანძის კარში მცირე ზომის არტერიები შედის და ლიმფურ ფოლიკულებში კაპილარულ ქსელს ქმნის. აქვე წარმოიქმნება მცირე ზომის ვენები, რომლებიც ლიმფურ კვანძს კარიდან ტოვებს.

ლიმფოციტების რეციკლაცია. ლიმფოციტები ლიმფურ კვანძს ეფერენტული ლიმფური ძარღვების მეშვეობით ტოვებს და ლიმფასთან ერთად სისხლს უერთდება. მათი დაბრუნება ლიმფურ კვანძებში სპეციალური სისხლძარღვების – პოსტკაპილარული ვენულების მეშვეობით ხდება. ამ ვენულებს *მაღალ ენდოთელიუმიან ვენულებს* უწოდებენ, ვინაიდან ისინი, ჩვეული ბრტყელი ენდოთელიუმის ნაცვლად, მაღალი, ცილინდრული ფორმის ენდოთელიუმით არის ამოყენილი. მაღალი ენდოთელიოციტები ლიმფოციტებისათვის სპეციფიურ, ე.წ. „ჰომინგის“ რეცეპტორებს (ინგლ. homing, სახლში დაბრუნება) შეიცავს. აღნიშნული რეცეპტორები სისხლის ნაკადიდან ლიმფოციტების გამოცალკეებას და ლიმფოიდურ ორგანოებში გადასვლას უზრუნველყოფს.

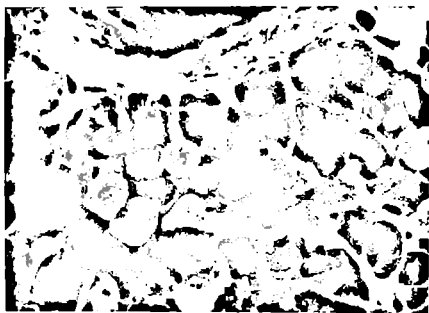
ლიმფოციტების სიცოცხლის ხანგრძლიობა საკმაოდ დიდია. ამ ხნის მანძილზე ისინი მრავალჯერ ბრუნდებიან ლიმფურ კვანძებში. რეციკლაცია ყველა ლიმფოიდურ ორგანოში ხდება, მაგრამ ლიმფურ კვანძში ეს პროცესი ყველაზე ინტენსიურია. ლიმფოციტების

რეციკლაციას უზარმაზარი მნიშვნელობა აქვს. ერთ რომელიმე რეგიონში გააქტივებული ლიმფოციტები რეგიონული ლიმფური კვანძების გავლის გზით სისხლში ხვდება, აქედან კი რეციკლაციის გზით ინფორმაციას სხვა ლიმფოიდურ ორგანოებს აწოდის, რაც ორგანიზმში გენერალიზებული იმუნური პასუხის ჩამოყალიბების საშუალებას ქმნის. ლიმფოციტების უწყვეტი რეციკლაცია იმუნური სისტემის მხრივ ორგანიზმის მდგომარეობის მუდმივი მეთვალყურეობის საფუძველს ქმნის.

ელენთა

ელენთა ყველაზე დიდი ლიმფოიდური ორგანოა. იგი ძალიან დიდი რაოდენობით ლიმფოიდურ ქსოვილს შეიცავს. ელენთაში ლიმფოციტების გამრავლება მიმდინარეობს. *ლიმფოციტების პროდუქცია* ელენთის ერთერთი მთავარი ფუნქციაა. T და B ლიმფოციტების, ანტიგენწარმდგენი უჯრედებისა და ფაგოციტების შემცველობის გამო, ელენთას იმუნური პასუხის ჩამოყალიბებაში მნიშვნელოვანი როლი ენიჭება და იგი *დამცველობით ფუნქციას* ასრულებს. ელენთა ისეთივე ფილტრია სისხლისათვის, როგორც ლიმფური კვანძი – ლიმფისათვის. ამავე დროს, ელენთაში *ერითროციტების და შლა* მიმდინარეობს. ელენთის მაკროფაგებს დაბერებული ერითროციტები სისხლის მიმოქცევიდან გამოჰყავს და მათ ფაგოციტოზს ახორციელებს.

ელენთის მედიალურ ზედაპირზე ოდნავ შედრეკილი უბანია, რომელსაც *ელენთის კარი* ეწოდება. აქედან ელენთაში არტერია და ნერვები შედის, ხოლო ვენა გამოდის. ელენთაში აფერენტული ლიმფური სადინრები არ შედის. გარედან ელენთა დაფარულია სეროზული გარსით, რომლის ქვეშ შემავთქსოვილოვანი კაფსულაა. ადამიანის ელენთის კაფსულისა და ტრაბეკულების შემა-



სურ. 16-13. ელენთის სკანოგრამა. ჩანს რეტრიკული უჯრედების მიერ შექმნილი სამგანზომილებიანი ბადე.

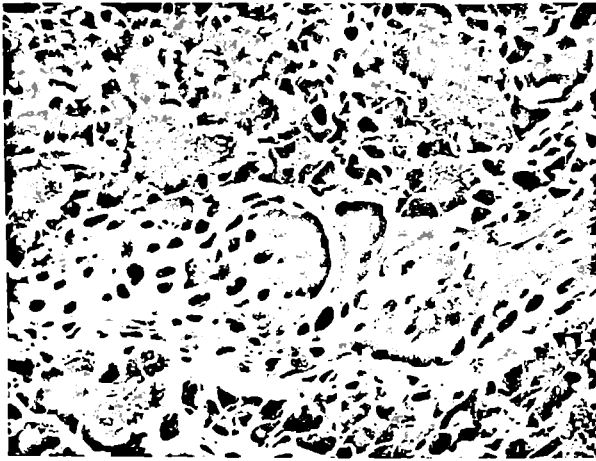
ერთბელ ქსოვილში მცირე რაოდენობით გლუვი მიოციტებია.

კარის მიდამოში კაფსულა ქმნის რამდენიმე ტრაბეკულას, რომელშიც არტერიის, ვენის, ნერვის ტოტები და ეფერენტული ლიმფური სადინრები მდებარეობს. ეფერენტული ლიმფური სადინრები კაფსულასა და ტრაბეკულაში წარმოიქმნება. ელენთის პულპაში ლიმფური სადინრები არ არის. ტრაბეკულები ერთმანეთს უკავშირდება და სამგანზომილებიან ბადეს წარმოქმნის. ტრაბეკულებს შორის მდებარეობს ელენთის პარენქიმა, რომელსაც პულპა ეწოდება. პულპის უშუალო საყრდენს რეტრიკული ბოჭკოები-საგან შექმნილი ნაზი ბადე ქმნის (სურ. 16-13).

ანატომიურად ელენთის პარენქიმა წითელი ფერისაა, რომელშიც ალაგ-ალაგ თეთრი წერტილები განიხრევა. ამ უბნებს ლიმფური ფოლიკულები და ლიმფოიდური ქსოვილის გროვები ქმნის და მათ თეთრი პულპა ეწოდება. პულპის დანარჩენ ნაწილს წითელი პულპა ეწოდება. წითელი პულპის შეფერილობას ელენთის პარენქიმაში სისხლის დიდი რაოდენობით შემცველობა განაპირობებს. ელენთის აგებულება მისი სისხლის მიმოქცევის თავისებურებებთან მჭიდროდ არის დაკავშირებული.

ელენთის არტერია კარში შესვლისთანავე რამდენიმე ტოტად იყოფა და ტრაბეკულურ არტერიებს ქმნის (სურ. 16-14). ტრაბეკულური არტერიები კუნთოვანი ტიპის არტერიებია. ტრაბეკულების დატოტვასთან ერთად არტერიებიც იტოტება. როდესაც მათი დიამეტრი 0,2 მმ-მდე მცირდება, არტერიები ტრაბეკულებს ტოვებს და ელენთის პულპაში გადაინაცვლებს. მათი ადვენტიციური გარსი მნიშვნელოვნად თხელდება. ადვენტიციის ფაშარი შემაერთებული ქსოვილი თანდათანობით რეტრიკული ქსოვილით იცვლება და მასში დიფუზურად ლიმფოციტები გროვდება. ალაგ-ალაგ ლიმფოციტები არტერიის ირგვლივ ლიმფურ ფოლიკულებს ქმნის. ამ არტერიებს ცენტრალური არტერიები ეწოდება. ცენტრალური არტერია რამდენიმე ტოტს იძლევა და წარმოქმნის ფუნჯისებურ არტერიოლებს, რომლებიც თეთრი პულპიდან წითელ პულპაში გადადის. ფუნჯისებრი არტერიები წარმოქმნის კაპილარებს, რომლებიც წითელი პულპის ვენურ სინუსებში გრძელდება. ზოგიერთი ავტორი თვლის, რომ კაპილარები პირდაპირ სინუსოიდებში იხსნება, ზოგიერთი კი მიიჩნევს, რომ კაპილარებიდან სისხლი ჯერ წითელი პულპის ჭიმებს შორის თავისუფლად იღვრება, შემდეგ კი სინუსოიდებში იკრიბება. სინუსოიდებიდან სისხლი წითელი პულპის ვენებში გადადის, რომლებიც ერთდება, ტრაბეკულაში შედის და ტრაბეკულურ ვენას ქმნის. ტრაბეკულური ვენები უკუნთო ტიპის ვენებია. ისინი ელენთის ვენას წარმოქმნიან.

თეთრი პულპა. თეთრი პულპა ლიმფოიდური ქსოვილით იქმნება, რომელიც ცენტრალური არტერიის ადვენტიციაში დიფუზურად გროვდება და შალითებს (ე.წ. მუფთებს) ქმნის. ალაგ-ალაგ ლიმფოიდური ქსოვილი ლიმფურ ფოლიკულებს წარმოქმნის. აღსანიშნავია, რომ დასახელების მი-



სურ. 16-15. ელენთის წითელი პულპის სკანოგრამა. ჩანს ფორებიანი კაპილარები და ბილროთის ჭიმები (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით).

ბების თელაზარისით, დიდი მნიშვნელობა აქვს. გააქტივებული B ლიმფოციტები თეთრი პულპის ლიმფური ფოლიკულის ცენტრისაკენ მიემართება, მრავლდება და პლაზმურ უჯრედებსა და მეხსიერების უჯრედებს აძლევს დასაბამს.

წითელი პულპა. წითელი პულპა ელენთის ბაგირაკებს (ბილროთის ჭიმები) და სინუსოიდებს შეიცავს (სურ.16-15). ელენთის ბაგირაკები რეტიკულური უჯრედებისა და რეტიკულური ბოჭკოების ნატიფი ბადისაგან შედგება. გარდა ამისა, ისინი მაცროფაგებს, ლიმფოციტებს, პლაზმურ უჯრედებსა და დიდი რაოდენობით სისხლის ფორმიან ელემენტებს შეიცავს.

ელენთის სინუსოიდები ენდოთელური უჯრედებით არის ამოფენილი. გარედან მათ აკრავს რეტიკულური ბოჭკოები, რომლებსაც ძირითადად განივი მიმართულება აქვს. რეტიკულური ბოჭკოები სინუსოიდის ირგვლივ ქმნის ბადისებრ ჩონჩხს, რომელშიც ენდოთელურ უჯრედებთან ერთად მაცროფაგებიც მდებარეობს. ენდოთელური უჯრედების ირ-

გვლივ წყვეტილი ბაზალური მემბრანაა. უჯრედებს შორის არსებული სივრცეები 2-3 მკმ სიდიდისაა, რის გამოც ამ სივრცეებში მოძრაობა მხოლოდ ძალიან მოქნილ უჯრედებს შეუძლია.

ააშშ-ში კლინიკასთან

მარცხენა ზედა აბდომინალური კუადრანტის მიდამოს ტრავმამ შეიძლება ელენთის გასკდომა გამოიწვიოს. უმეტეს შემთხვევაში გამსკდარ ელენთას ქირურგიული წესით აშორებენ. ასეთ შემთხვევაში დაზარებული ერთოციტების დაშლა ღეძელსა და ძელის ტვინში ხორციელდება.

თავისუფალი ლიმფოციტური ძსოვილი

ზოგიერთი ორგანოს ფაშარ შემადგენთებელ ქსოვილში ლიმფური ფოლიკულები თავისუფალი ქსოვილის სახით მდებარეობს. თავისუფალ ლიმფურ ფოლიკულებს ლიმფოციტური ორგანოების ფოლიკულების მსგავსი შენება აქვს. ისინი, ძირითადად, B ლიმფოციტებისაგან შედგება.

სხედასხვა ორგანოების ლორწოვან გარსში არსებული ლიმფური ფოლიკულები **ლორწოვანთან დაკავშირებული ლიმფოიდური ქსოვილის (mucose associated lymphoid tissue - MALT)** სახელით არის ცნობილი. მათ შორის ყველაზე კარგად საჭმლის მომნელებელი სისტემის, ე.წ. **ნაწლავთან ასოცირებული ლიმფოიდური ქსოვილი (gut associated lymphoid tissue - GALT)** და **ბრონქებთან დაკავშირებული ლიმფოიდური ქსოვილია (bronchi associated lymphoid tissue - BALT)** განვითარებული.

ნუშები. ნუშები ნაწილობრივ ინკაფსულირებული ლიმფური ფოლიკულების ერთობლიობაა და საჭმლის მომნელებელი სისტემის დასაწყის ნაწილში უშუალოდ ეპითელიური ფირფიტის ქვეშ მდებარეობს. ლოკალიზაციის მიხედვით არჩევენ სასის, ხახისა და ენის ნუშებს. ნუშებში ლიმფოციტების გამრავლება მიმდინარეობს.

ხახის ნუში. ხახის პირის ნაწილის ლატერალურ კედელში ორი სასის ნუში მდებარეობს. მრავალშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმის ქვეშ ლიმფოიდური ქსოვილი მრავლობით ლიმფურ ფოლიკულს ქმნის. მათი

უმრავლესობა გამრავლების ცენტრს შეიცავს. ნუშის ეპითელიუმი 10-20 ინეპინაციას ქმნის, რომლებიც საკმაოდ დრმა და მათ კრიპტები ეწოდება. ნუშის ლიმფოიდურ ქსოვილს ირგვლივმდებარე ქსოვილებისგან გამოყოფს მკერძი შემავრთბელი ქსოვილი, რომელსაც **ნუშის კაფსულა** ეწოდება. კაფსულა ნუშიდან ინფექციის გავრცელებას უშლის ხელს.

ხახის ნუში. ხახის ნუში კენტია. იგი ხახის უკანა-ზედა ნაწილში მდებარეობს. მისი მფარავი ეპითელიური ფირფიტა მრავალშრიანი ცილინდრული მოციმიციმე ეპითელიუმით იქმნება. თუმცა ალაგ-ალაგ მრავალშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმით გვეხდება. ხახის ნუში შეიცავს დიფუზურად განლაგებულ ლიმფოიდურ ქსოვილს და ფოლიკულებს, რომლებსაც ირგვლივ ნაზი, თხელი კაფსულა აკრავს. კრიპტების არსებობა დამახასიათებელი არ არის.

ენის ნუში. ენის ნუში მცირე ზომისაა და უფრო მრავალრიცხოვანია, ვიდრე სასის და ხახის ნუშები. იგი ენის ძირზე მდებარეობს და მრავალშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმით არის დაფარული. თითოეულ ნუშს ერთი კრიპტა აქვს.

ენდოკრინული სისტემა

მრავალუჯრედიანი ორგანიზმის სტრუქტურულ-ფუნქციურ მთლიანობას ნერვული, ენდოკრინული და იმუნური სისტემა აკონტროლებს. აღნიშნული პროცესი ქიმიური სიგნალების გაცემის გზით ხორციელდება. ამ მიზნით ნერვული სისტემა – ნეიროტრანსმიტერებს, იმუნური სისტემა – ციტოკინებს, ენდოკრინული სისტემა კი ჰორმონებს იყენებს. ჰორმონი ორგანული ბუნების ბიოლოგიურად აქტიური ქიმიური ნივთიერებაა, რომელიც ენდოკრინულ უჯრედებში მცირე რაოდენობით გამოთქმავდება და მოშორებით მდებარე სამიზნე ორგანოებთან, უმეტეს შემთხვევაში, სისხლის მეშვეობით მიიტანება.

ენდოკრინული სისტემა ცენტრალურ და პერიფერიულ ნაწილებად იყოფა. ცენტრალურ ნაწილებს ჰიპოთალამო-ჰიპოფიზური სისტემა და ეპიფიზი ეკუთვნის. პერიფერიული ნაწილი ცენტრალურ ორგანოებთან დამოკიდებულების მიხედვით ჰიპოთალამო-ჰიპოფიზ-დამოკიდებულ და დამოუკიდებელ ორგანოებად იყოფა. ფარისებრი ჯირკვალი, თირკმელზედა ჯირკვლის ქერქოვანი ნივთიერება და გონადები ჰიპოთალამო-ჰიპოფიზ-დამოკიდებული ორგანოებია, ხოლო ფარისებრახლო ჯირკვალი, პანკრეასის ენდოკრინული ნაწილი და თირკმელზედა ჯირკვლის ტვინოვანი ნივთიერება – დამოუკიდებელი.

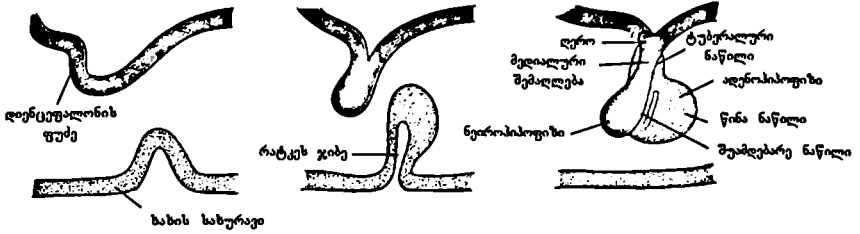
ჰიპოფიზი

ჰიპოფიზი ქალას ფუძეზე თურქულ კეხში მდებარეობს და ჰიპოთალამუს, რომელთანაც

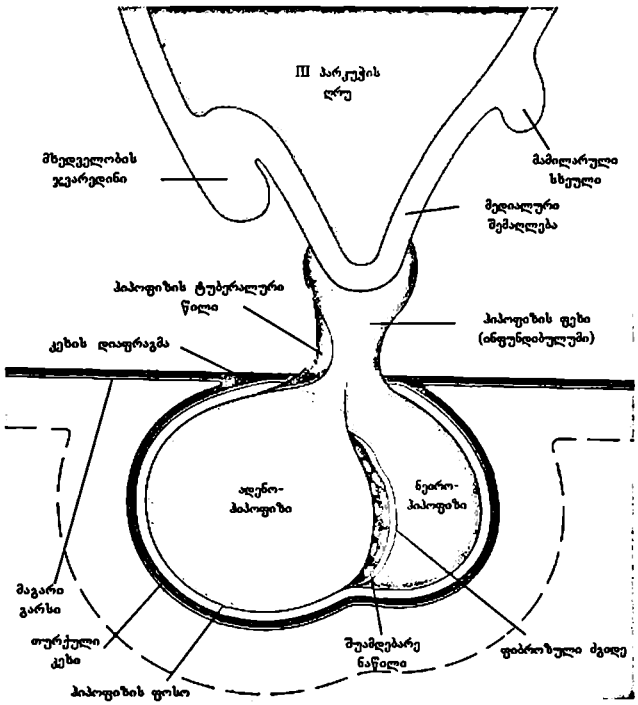
მჭიდრო სტრუქტურული და ფუნქციური კავშირი აქვს, ფეხის მეშვეობით უკავშირდება.

ჰიპოფიზი ორი ემბრიონული ნერვიდან ვითარდება (სურ. 17.1). დიენცეფალონის ფუძეზე წარმოიქმნება გამოდრეკილობა, რომელიც უჯრედული ჭიმის სახით პირის ღრუს მიმართულებით იზრდება. მის საპირისპიროდ ჩანასახის პირის ღრუს სახურავის ექტოდერმა ქმნის ჯიბის ფორმის გამონადრეკს, რომელსაც *რატკეს ჯიბე* ეწოდება. მოგვიანებით, ჯიბის საწყისი უბანი ვიწროვდება, იხურება და ატროფიას განიცდის. ამის შედეგად რატკეს ჯიბე მის წარმომქმნელ ექტოდერმასთან კავშირს კარგავს. ამასთან ერთად, ჯიბის წინა კედელი სქელდება და ჯიბის სანათურს მცირე ზომის ნაპარლამდე ავიწროებს. დიენცეფალური გამონაზარდი რატკეს ჯიბის უკანა კედელთან განთავსდება. ნერვული და ეპითელური წარმონაქმნები საერთო შემავრთქსოვილოვან შალითაში ეხვევა და ჰიპოფიზს წარმოქმნის. ჰიპოფიზის ნერვული ქსოვილისაგან წარმოქმნილ ნაწილს *ნეიროჰიპოფიზი* ეწოდება. იგი ფართო, ნერვული ნაწილისა (*pars nervosa*) და ფეხისაგან (*infundibulum*) შედგება. ფეხის მეშვეობით ნეიროჰიპოფიზი თავის ტვინთან კავშირს ინარჩუნებს. პირის ექტოდერმისაგან განვითარებულ ნაწილს *ადენოჰიპოფიზი* ეწოდება. იგი სამი: წინა, შუამდებარე და ტუბერალური ნაწილებისაგან შედგება (სურ. 17-2).

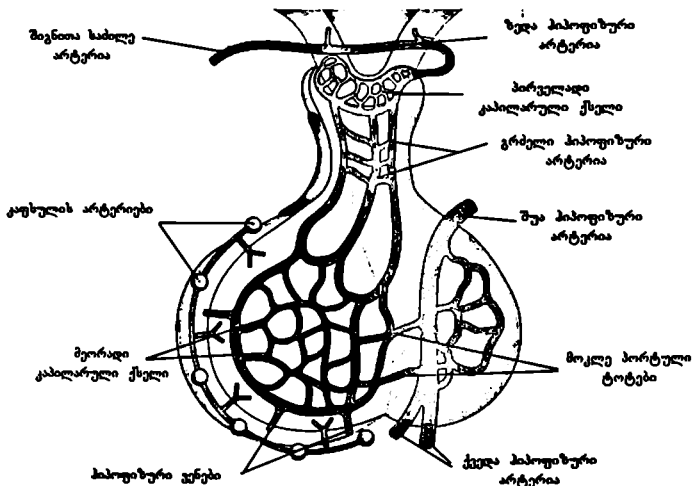
ჰიპოფიზს ჰიპოთალამუსთან უშუალო სტრუქტურულ-ფუნქციური კავშირი აქვს. მათი ურთიერთობის გასაგებად აუცილებელია



სურ. 17-1. პიპოფიზის განვითარების სქემა. (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით).



სურ. 17-2. პიპოფიზის აგებულებისა და მიმდებარე სტრუქტურებთან ურთიერთობის სქემა (Alan Stevens, James S. Lowe Human Histology, second edition, Mosby, 1999 მიხედვით).



სურ.17-3. პიპოფიზის სისხლმომარაგების სქემა (Alan Stevens, James S. Lowe Human Histology, second edition, Mosby, 1999 მიხედვით).

პიპოფიზის სისხლმომარაგების თავისებურებას გავეცნოთ (სურ. 17-3).

პიპოფიზს სისხლით ამარაგებს ორი სისხლძარღვი, რომლებიც შიგნითა საბილე არტერიის ტოტებია. ზემოდან მარჯვენა და მარცხენა ზედა პიპოფიზური არტერიები სისხლით მედიალურ შემადღებას (ემინენციას) და ნეიროპიპოფიზის ფეხს ამარაგებს. ქვემოდან, მარჯვენა და მარცხენა ქვემო პიპოფიზური არტერიები სისხლით, ძირითადად, ნეიროპიპოფიზს ამარაგებს. ზედა პიპოფიზური არტერია ფეხისა და მედიალური შემადღების უბანში პირველად კაპილარულ ქსელს ქმნის. ეს კაპილარები ფენესტრული ტიპისაა. ისინი ქმნიან ვენებს, რომლებიც აღწევენ რა ადენოპიპოფიზს, კვლავ იტოტებიან და მეორად კაპილარულ ქსელს წარმოქმნიან. ასე იქმნება პიპოფიზის პორტული სისტემა. პორტულ ვენებს მედიალური შემადღებიდან პიპოთალამუსის პორმონები ადენოპიპოფიზში მოაქვს. ამრიგად ადენოპიპოფიზსა და პიპოთალამუსს შორის კავშირი სისხლძარღვების მეშვეობით ხორციელ-

დება. პიპოფიზის ორივე ნაწილიდან სისხლი კავერნოზული სინუსების მეშვეობით პიპოფიზის ვენებში იკრბება.

ნეიროპიპოფიზსა და პიპოთალამუსს შორის კავშირი ნერეული ბოჭკოების მეშვეობით ხორციელდება. პიპოთალამუსის ნერეული უჯრედების აქსონები პიპოფიზის ფეხის გავლით ნეიროპიპოფიზში აღწევენ და კაპილარებზე ბოლოვდება. ნეიროპიპოფიზი ჯირკვავი არ არის. მასში მხოლოდ პიპოთალამური ნეიროპორმონების დაგროვება და სისხლში გადასვლა ხდება.

პიპოთალამო-პიპოფიზურ სისტემაში გამოქმუნებული პორმონები ორ ჯგუფად შეიძლება დაიყოს. პირველი ჯგუფის პორმონები უპტიდები ან მცირე მოლეკულური წონის მქონე ცილებია, რომლებიც პიპოთალამუსის ნეიროსეკრეციულ უჯრედებში გამოქმუნდებიან. ამ პორმონების ნაწილი ნეიროსეკრეციული უჯრედების აქსონების მიერ მედიალურ შემადღებაში, ნაწილი კი – ნეიროპიპოფიზის ნერეულ ნაწილში გამოიყოფა და ინახება. პორმონების მეორე ჯგუფი ადენოპიპოფიზის

წინა წილის უჯრედების მიერ სინთეზირებული ცილოვანი ან გლიკოპროტეინული ბუნების ნივთიერებებია. ეს პორმონები ადენოციტებში (ადენოპიპოფიზის უჯრედებში) გამოიშვება.

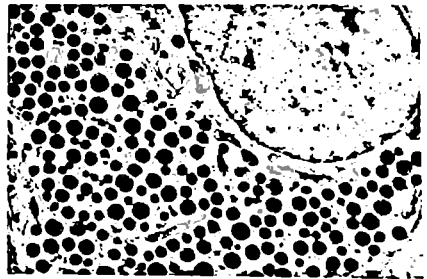
ადენოპიპოფიზი. ადენოპიპოფიზი სამი: წინა, შუამდებარე და ტუბერალური ნაწილისაგან შედგება.

წინა ნაწილი. წინა ნაწილი პიპოფიზის ყველაზე დიდი ნაწილია. იგი მთელი მასის 75%-ს შეადგენს. ადენოპიპოფიზის ჯირკვლევან უჯრედებს ადენოციტები ეწოდება. წინა წილში ისინი წარმოქმნიან უჯრედულ ჭიმებს (ხარისხებს), რომელთა შორის კაპილარები მდებარეობს. ადენოციტების ჭიმებს საყრდენს რეტიკულური ბოჭკოები უქმნის. შედგების უნარიანობის მიხედვით ადენოციტებს ქრომოფობურ და ქრომოფილურ უჯრედებად ყოფენ. ქრომოფობური უჯრედები საღებავებით ცუდად იღებება. ისინი მცირე ზომის უჯრედებია. ქრომოფობური უჯრედები ადენოპიპოფიზის ჭიმების ცენტრალურ უბნებში მდებარეობს. ელექტრონული მიკროსკოპით გამოკვლევით ჩანს, რომ ქრომოფობური ადენოციტების პოპულაციას ორი ტიპის უჯრედები ქმნის. I ტიპის უჯრედები ციტოპლაზმაში მცირე რაოდენობით სეკრეციულ გრანულებს შეიცავს და გრძელი, დატოტილი მორჩების არსებობით ხასიათდება. მათ ფოლიკულურ უჯრედებს უწოდებენ. ამ უჯრედების მორჩები ქრომოფილურ ადენოციტებს შორის აღწევს და საყრდენს უქმნის მათ. ზოგიერთ უბანში ფოლიკულური უჯრედები მცირე ზომის ბუშტუკებს – ფოლიკულებს ქმნის. მათი აპიკალური ნაწილები, რომლებიც ფოლიკულის სანათურისკენ არის მიქცეული, მიკროხაოებს და, იშვიათად, წამწამებს შეიცავს. მეორე ტიპის უჯრედები სეკრეციულ გრანულებს საერთოდ არ შეიცავს. ეს არადიფერენცირებული კამბიური უჯრედე-

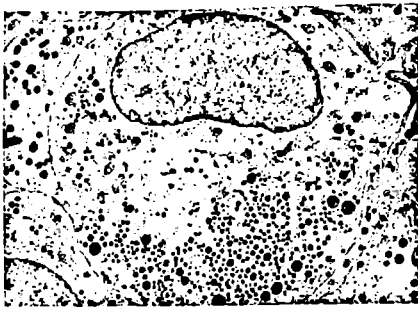
ბია, რომლებიც ადენოპიპოფიზის უჯრედული პოპულაციის რაოდენობრივი მუდმივობის შენარჩუნებას უსრუნველყოფს.

ქრომოფილური უჯრედები, თავის მხრივ, ბაზოფილურ ადენოციტებად (რომლებიც ძირითადი საღებავებით იღებება) და აციდოფილურ ადენოციტებად (რომლებიც მკავე საღებავებით იღებება) იყოფა. ბაზოფილური ადენოციტები ადრენოკორტიკოტროპულ, თირეოტროპულ, ფოლიკულმასტიმულირებელ და მალუთინინზებელ პორმონებს, აციდოფილური ადენოციტები კი ზრდის პორმონს და პროლაქტინს გამოიშვებენ. ამ პორმონებს ფართო ფიზიოლოგიური მოქმედება აქვს. მათი საშუალებით პიპოფიზი სხვა ენდოკრინული ჯირკვლების ფუნქციას, რძის სეკრეციას, კუნთების, ძელოვანი ქსოვილისა და ცხიმოვანი ქსოვილის მეტაბოლიზმს აკონტროლებს.

აციდოფილები ყველაზე დიდი რაოდენობით წინა წილის უკანა-გვერდით მიდამოში გვხვდება. მათი ციტოპლაზმა დიდი ზომის სეკრეციულ გრანულებს შეიცავს. ელექტრონული მიკროსკოპით აციდოფილების პოპულაციაში ორი განსხვავებული უჯრედი განიჩნევა. I ტიპის უჯრედებს სომატოტროპოციტებს უწოდებენ. მათი ციტოპლაზმა 300–350 ნმ დიამეტრის მქონე სფერული ფორ-



სურ. 17-4. კატის ადენოპიპოფიზის სომატოტროპოციტის ელექტრონოგრაფია. (L.C. Junqueira, J. Carneiro, R.O. Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით).



სურ. 17-5. ვირთაგვას ადენოიპოფიზის გონადოტროპიციტის ელექტრონოგრაფია. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

მის გრანულებს შეიცავს (სურ. 17-4). სეკრეციულ გრანულებში ზრდის ჰორმონი – სომატოტროპინია. ზრდის ჰორმონი ძვლოვანი, ხრტილოვანი, ცხიმოვანი და კუნთოვანი ქსოვილის განვითარებაზე ახდენს გავლენას. სომატოტროპიციტების სტიმულაციას ჰიპოთალამუსის ზრდის ჰორმონის რილიზინგ ჰორმონი, ინჰიბიტორი კი – სომატოსტატინი ახდენს.

II ტიპის უჯრედები – მამოტროპიციტები (ლაქტოტროპიციტები) პროლაქტინს გამოიმუშავენ. ეს უკანასკნელი ორსულობის პერიოდში სარძევე ჯირკვლის განვითარებასა და შემდგომში ლაქტაციის პროცესზე ახდენს გავლენას. მამოტროპიციტები შედარებით მცირე ზომის უჯრედებია. მოხუცებულ მდგომარეობაში მათ ციტოპლაზმაში ენდოპლაზმური ბადე და გოლჯის აპარატი სუსტად არის განვითარებული. თუმცა ლაქტაციის პერიოდში მათი ცისტერნების რაოდენობა და ზომები მნიშვნელოვნად მატულობს. შესაბამისად იზრდება გრანულების რაოდენობაც. ლაქტოტროპული გრანულების დიამეტრი 500–900 ნმ-ია. ლაქტაციის შეწყვეტის მომენტისათვის ლაქტოტროპიციტები უკუგანვითარებას განიცდის.

ბაზოფილური ადენოციტები სამი სახისაა: თირეოტროპიციტები, კორტიკოტროპიციტები და გონადოტროპიციტები.

თირეოტროპიციტები წინა წილის წინა-შუა ნაწილში მდებარეობს და ადენოციტების საერთო რაოდენობის 15%-ს ქმნის. მათი ციტოპლაზმა 140–160 ნმ დიამეტრის სეკრეციულ გრანულებს შეიცავს. თირეოტროპიციტები თირეოტროპინს (ფარისებრი ჯირკვლის მასტიმულირებელ ჰორმონს) გამოიმუშავენ. თავის მხრივ, თირეოტროპიციტების აქტივაციას ჰიპოთალამუსის თირეოტროპინ-რელიზინგ ჰორმონი განაპირობებს.

კორტიკოტროპიციტები მრგვალი ან ოვალური ფორმის უჯრედებია. მათ ციტოპლაზმაში მცირე ზომის გრანულებია. მათში ადრენოკორტიკოტროპინი გამოიმუშავდება. სეკრეციის პროცესს ჰიპოთალამუსის კორტიკოტროპინ-რელიზინგ ჰორმონი აკონტროლებს. კორტიკოტროპინი თირკმელზედა ჯირკვლის ქერქოვანი ნივთიერების უჯრედებზე მოქმედებს და ჰორმონ კორტიზონის გამოყოფას ასტიმულირებს.

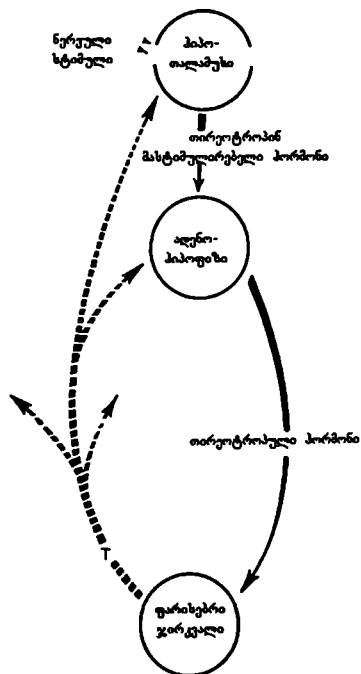
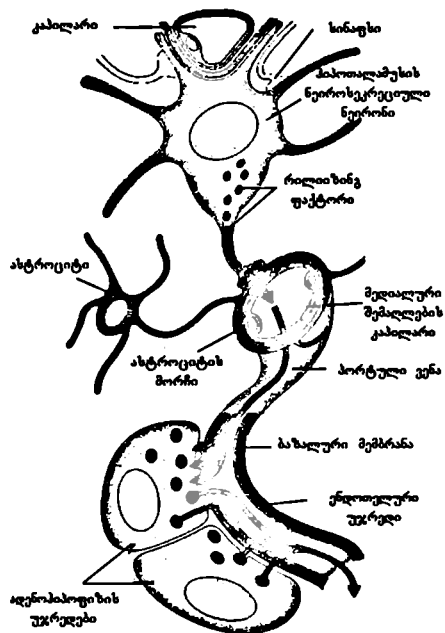
გონადოტროპიციტები მრგვალი ფორმის უჯრედებია (სურ. 17-5). ისინი, ჩვეულებრივ, სისხლის კაპილარების უშუალო სიახლოვეში მდებარეობენ. მათი ციტოპლაზმა კარგად განვითარებულ გოლჯის აპარატსა და ენდოპლაზმურ ბადეს შეიცავს. სეკრეციული გრანულების ზომა 200-დან 400 ნმ-მდე მერყეობს. გონადოტროპიციტები ფოლიკულ-მასტიმულირებელ ჰორმონსა და მალუთენინზებელ ჰორმონს გამოიმუშავენ. ქალის ორგანიზმში ფოლიკულ-მასტიმულირებელი ჰორმონი საკვერცხის ფოლიკულის მომწიფებას უზრუნველყოფს, მალუთენინზებელი ჰორმონი კი ოვულაციისა და შემდგომში ყვითელი სხეულის განვითარებისათვის არის აუცილებელი. მამაკაცში ფოლიკულ-მასტიმულირებელი ჰორმონი ძალიან მნიშვნელოვანია პუბერტულ პერიოდში სპერმატოგენეზის ინიციაციისათვის. მალუთენინზებელი ჰორმონი სათვის-

ლის სერტოლის უჯრედებზე ახდენს გაელენას და მამაკაცის სასქესო პორმონის გამოყოფას აკონტროლებს.

ადენოციტებში პორმონის წარმოქმნისა და გამოყოფის პროცესს უპირველეს ყოვლისა პიპოთალამუსი აკონტროლებს. პიპოთალამუსის ნეიროენდოკრინულ უჯრედებში გამოიშვადეება პეპტიდური პორმონები, რომლებიც აქსონების მეშვეობით მედიალურ ემინენციაში პირველად კაპილარულ ქსელთან მიიტანება. აქედან პეპტიდური პორმონები პორტული ვენების სისტემისა და მეორადი კაპილარული ქსელის მეშვეობით წინა წილს აღწევს (სურ. 17-6). წინა წილის უჯრედების ფუნქციურ აქტიუობას ამ პორმონების ნაწილი ააქტიუებს, ნაწილი – თრგუნავს. შესაბამისად, მათ პიპოთალამუსის

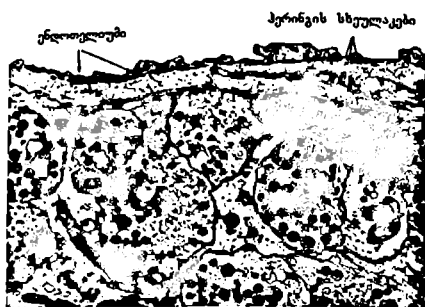
რილიზინგ პორმონებს და პიპოთალამურ მინიმორებულ პორმონებს უწოდებენ. თავის მხრივ, წინა წილის, ისე როგორც, პიპოთალამუსის შესაბამისი უჯრედების ფუნქციურ აქტიუობაზე, მათი სამიზნე უჯრედების მდგომარეობა ახდენს გაელენას ორგანოთა შორის კავშირის ამ ფორმას უარყოფითი უკუკავშირი ეწოდება (სურ. 17-7).

ტუბერალური ნაწილი. ტუბერალური ნაწილი ნეიროპიპოფიზის ინფუნდიბულურ ნაწილს უპირატესად წინა მხრიდან ეხევეა გარს. ტუბერალური ნაწილის უჯრედები სისხლის კაპილარების გასწვრივ ჰიმების სახით არის განლაგებული. თუმცა მათ ფოლიკულის მსგავსი სტრუქტურების წარმოქმნაც შეუძლიათ. როგორც ვარაუდობენ, მათი უმეტესობა ფო-



სურ. 17-6. პიპოთალამუსის მიერ ადენოპიპოფიზის ფუნქციის კონტროლის სქემატური გამოსახულება. (Alan Stevens, James S. Lowe Human Histology, second edition, Mosby, 1999 მიხედვით).

სურ. 17-7. პიპოთალამუსის, პიპოფიზისა და ფარისებრი ჯირკვლის ურთიერთკავშირის სქემა. (L.C. Junqueira, J. Carneiro, R.O. Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით).



სურ. 17-8. ვირთაგვას ნეიროპიოფიზის ელექტრონოგრაფია. კაპილარის კედლის მახლობლად აქსონის დაბოლოება დიდი რაოდენობით ნეიროსეკრეციულ გრანულებს შეიცავს. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

ლიკულმასტიმულირებელ და მალუთეინიზებელ (გონადორტროპულ) ჰორმონებს გამოიმუშავებს.

შუამდებარე ნაწილი. შუამდებარე ნაწილი რატკეს ჯიბის დორსალური კედლიდან ვითარდება. ადამიანში იგი რუდინენტის სახით არის. მისი უჯრედები სუსტად ბაზოფილურია და მცირე ზომის გრანულებს შეიცავს. ისინი ჰიმებსა და ფოლიკულებს ქმნიან. ამ უჯრედების დანიშნულება უცნობია.

ადენოპიოფიზს აინერეებს კაროტიდული წნულის ნერვები, რომლებიც არტერიოლურ ტოტებს მაკვება თან. მათ ვაზომოტორული მნიშვნელობა აქვთ და წინა წილის უჯრედების მოქმედებაზე უშუალო გავლენას არ ახდენენ.

ნეიროპიოფიზი. ნეიროპიოფიზი ნერვული ნაწილისა და პიოფიზის ფეხისაგან შედგება. ნერვული ნაწილი ჯირკვლოვან უჯრედებს არ შეიცავს. მასში, ინფუნდიბულუმის გავლით, პიოთალამუსის სუპრაოპტიკური და პარაენტრიკულური ბირთვების ნეიროსეკრეციული უჯრედების 100 000-მდე უმიეღონო ნერვული ბოჭკო შემოდის. პიოთალამუსის ნეიროსეკრეციული უჯრედები

ტიპური ნერვული უჯრედებია. მათ ბიოპოტენციალების გენერირებისა და გატარების უნარიც აქვთ. ჩვეულებრივ ნეირონებთან შედარებით, ისინი უფრო დიდი რაოდენობით ნისლის ნივთიერებას შეიცავენ. აღნიშნული თავისებურება მათში ნეიროსეკრეტის წარმოქმნასთან არის დაკავშირებული. ელექტრონული მიკროსკოპით ნეიროსეკრეციულ უჯრედში 200-300მმ დიამეტრის, მემბრანით შემოსაზღვრული ნეიროსეკრეციული გრანულები ელინდება. გრანულების რაოდენობა განსაკუთრებით ბევრია აქსონების ტერმინალურ ნაწილებში, რომლებიც ფენესტრირებულ კაპილარებზე ბოლოვდება. ნეიროპიოფიზში ნეიროსეკრეტის გროვები სინათლის მიკროსკოპშიც ჩანს. ამ გროვებს *ჰერიგის სხეულაკებს* უწოდებენ (სურ. 17-8). ნეიროპიოფიზში მრავალრიცხოვან ნერვულ ბოჭკოებს შორის მოთავსებულია სპეციალური ტიპის, უხედა დატოტილი გლიური უჯრედები, რომლებსაც *პიტუიტებს* უწოდებენ. პიტუიტები ნეიროპიოფიზის მთლიანი მოცულობის 25%-ს შეადგენს.

პიოთალამუსის ნეიროსეკრეციულ უჯრედებში ორი ჰორმონი – *ოქსიტოცინი* და *ვაზოპრესინი* – ანტიდიურეზული ჰორმონი და შემბოჭავი ცილა-*ნეიროფიზინი* გამოიმუშავდება.

ჰორმონები რგოლისებრი სტრუქტურის მქონე, 9 ამინომჟავური ნაშთისაგან შემდგარი პეპტიდებია. მცირე სტრუქტურული განსხვავების არსებობის მიუხედავად, ჰორმონებს შორის მნიშვნელოვანი ფუნქციური სხვაობაა. ჰორმონისა და ნეიროფიზინის კომპლექსი მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადის რიბოსომებზე ერთი გრძელი პეპტიდის სახით სინთეზდება. მისი ნაწილობრივი გლიკოზილირება ენდოპლაზმური ბადის სანათურში ხდება, საიდანაც ეს კომპლექსი გოლჯის აპარატში გადაიტანება. აქ კომპლექსის საბოლოო

გლიკოზილირების შედეგად, სეკრეციული გრანულები ყალიბდება. აქსონში გადაადგილების პროცესში ამ კომპლექსის პროტეოლიზი ათავისუფლებს პორმონსა და ნეოროფინს. ოქსიტოცინი და ვაზოპრესინი გროვდება ნეიროპიოფიზში და ნეიროსეკრეციულ უჯრედებში იმპულსის გენერირების შედეგად გამოიყოფა სისხლში. სუპრაოპტიკური ბირთვების აქსონები, ძირითადად, ვაზოპრესინის სეკრეციას ახორციელებენ, ხოლო პარავენტრიკულური ბირთვების აქსონებიდან ოქსიტოცინის გამოყოფა ხდება. აქვე უნდა აღინიშნოს, რომ ასეთი გაყოფა აბსოლუტური არ არის და ბირთვებს შორის გარკვეულ ფუნქციურ გადაფარვას აქვს ადგილი.

ვაზოპრესინი სისხლძარღვების კედლის გლუვი კუნთოვანი უჯრედების შეკუმშვას და არტერიული წნევის მატებას განაპირობებს. ძირითადად, იგი გავლენას ახდენს მცირე ზომის არტერიებისა და არტერიოლების კუნთოვან ელემენტებზე. საეჭვოა, რომ ენდოგენური ვაზოპრესინის ის რაოდენობა, რაც ნორმაში გამოიშვება, ორგანიზმში საკმარისი იყოს არტერიული წნევის პოზოსტაზის ცვლილებისათვის. ვაზოპრესინი სისხლის ოსმოსური წნევის გაზრდისას გამოიყოფა. პიოთალამუსის ოსმორეცეპტორული უჯრედების გაღიზიანება სუპრაოპტიკური ბირთვებიდან ვაზოპრესინის გამოყოფას ასტიმულირებს. ვაზოპრესინი ნეფრონის შემკრებ მილაკებზე მოქმედებს და წყლის მიმართ მათი კედლის განედლადობას ზრდის. ამის შედეგად მილაკებში წყლის აბსორბცია ძლიერდება და შარდი ჰიპერტონული ხდება.

ოქსიტოცინი მშობიარობის პროცესში საშვილოსნოს გლუვი კუნთოვანი უჯრედების შეკუმშვას არეგულირებს. ამავე დროს, იგი ხარბევე ჯირკელის ალვეოლებისა და სადინრების ირგვლივ მოთავსებულ მიოეპითე-

ლურ უჯრედებზე მოქმედებს და მათი შეკუმშვის გზით ლაქტაციის პერიოდში რძის გამოყოფას უწყობს ხელს.

კამფირი კონინასთან

უშპრო დიბატი - პიოთალამუსის ან ნეიროპიოფიზის დაზიანებით გამოწვეული დაავადებაა, რასაც თან ახლავს ანტიდორეზული პორმონის სეკრეციის დაქვეითება. ამის შედეგად, თირკმლის მილაკებში სითხის რეზორბცია ირღვევა და პოლიურია (დიდი რაოდენობით შარდის გამოყოფა) ვითარდება.

ეპიფიზი

ეპიფიზი ანუ ჯალღუზისებრი სხეული კონუსის ფორმის, გაბრტყელებული ორგანოა, რომელიც დინცეფალონის ქვემოთ, მესამე პარაკუზის უკან მდებარეობს. დინცეფალონს იგი მოკლე ფეხით უკავშირდება.

ეპიფიზი თავის ტენის რბილი გარსით არის დაფარული. აქედან წარმოქმნილი შემავრთქსოვილოვანი სექტები, რომლებსაც სისხლძარღვები და ნერვები მიჰყვება, ეპიფიზში შედის და მას უსწორმასწორო ფორმის წილაკებად ყოფს. წილაკებში პარენქიმული უჯრედები ჭიმებისა და ფოლიკულების სახით არის განლაგებული. ეპიფიზი რამდენიმე სახის უჯრედს შეიცავს, რომელთა შორის ყველაზე მრავალრიცხოვანი პინეალოციტები და ასტროციტებია. პინეალოციტები გრძელი და დატოტვილი მორჩების მქონე უჯრედებია. მათი მორჩები შემავრთქსოვილოვანი სექტების სისხლძარღვების მახლობლად ტერმინალურ გაგანიერებებს ქნის. მათი ციტოპლაზმა სუსტად ბაზოფილურია, ბირთვი დიდი ზომისაა და უსწორმასწორო. ბირთვები ყოველთვის კარგად არის გამოხატული. ეს უჯრედები გამოიშვება მელატონინს და რამდენიმე პეპტიდს, რომელთა დანიშნულება ბოლომდე შესწავლილი არ არის.

ასტროციტები სპეციფიური უჯრედებია. ისინი პინეალოციტებს შორის და პერიფერულ

ლურ სიერცეებში გეხედება. მათ გრძელი ციტოპლაზმური მორჩები აქვთ, რომლებიც დიდი რაოდენობით შუალედურ ფილაამენტებს შეიცავს.

ეპიფიზში შესვლისას ნერეული ბოჭკოები მიელინის გარსს კარგავს და პინეალოციტებს შორის ბოლოვდება. ზოგიერთ მათგანთან ისინი სინაფსებს ქმნიან. ამ ნერეულ დაბოლოებებში დიდი რაოდენობით ნორადრენალინის შემცველი სინაფსური ბუშტუკებია. როგორც ნერეულ დაბოლოებებში, ისე პინეალოციტებში სეროტონინის არსებობაა დამახასიათებელი.

ეპიფიზი, ვიზუალური (სინათლის) სტიმულის საპასუხოდ (რომელიც ეპიფიზს სიმპატიკური ნერეების მეშვეობით აღწევს), მელატონინს და რიგ პეპტიდებს გამოიმუშავებს. სეკრეციული აქტივობა ღამის საათებში ძლიერდება. თავის მხრივ, ეს ნივთიერებები გონადებისა და სხვა ორგანოების სეკრეციულ აქტივობას ზრდის.

აკუმირი კლინიკასთან

არსებობს მოსაზრება, რომ მელატონინი ოქსიდაციური სტრესის პირობებში წარმოქმნილი თავისუფალი რადიკალებისაგან იცავს ნერეულ სისტემას. მელატონინი გააუმჯობესებს ადამიანის გუნება-განწყობას. არასაკმარისი ბუნებრივი განათების პირობებში (მაგ. ზამთრის მოკლე დღეებში) მელატონინი შესაძლოა დეპრესიის განვითარების მიზეზი გახდეს. ცნობილია, რომ ძლიერ კაშკაშა ხელოვნური სინათლის გააუმჯობესებს მელატონინის სეკრეცია მცირდება, რაც ასევე დეპრესიის განვითარების მიზეზი შეიძლება გახდეს.

ფარისებრი ჯირკვალნი

ფარისებრი ჯირკვალი ყელის მიდამოში, ხახის წინ მდებარეობს. იგი შედგება ორი წილისაგან, რომლებიც ერთმანეთისაგან ყელით არის გამოყოფილი. გარედან ფარისებრი ჯირკვალი დაფარულია შემაერთქსო-

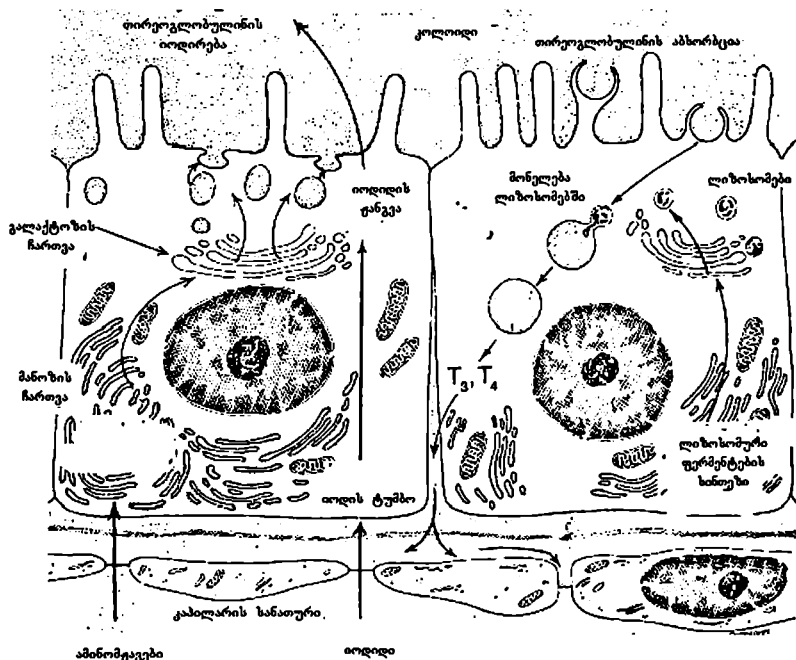
ვილოვანი კაფსულით, რომელიც ჯირკვლის შიგნით შემაერთებულქსოვილოვან ხარისხს (ტრაბეკულებს) გზავნის და ჯირკვლის პარენქიმას წილაკებად ყოფს. ჯირკვლის პარენქიმა ფოლიკულებისაგან შედგება. ფოლიკულები სფეროსებრი სტრუქტურებია, რომელთა კედელი ერთშირიანი კუბური ეპითელიუმით არის შექმნილი, ხოლო სანათური შეიცავს ჟელატინის მაგვარ ნივთიერებას, რომელსაც კოლოიდი ეწოდება (სურ. 17-9).

ფოლიკულების დიამეტრი სხვადასხვა ზომისაა. მათი ამოფენი უჯრედების ფორმა კი სხვადასხვა უბანში კუბურიდან ცილინდრულამდე მერყეობს. ფოლიკულებს გარს აკრავს ფაშარი უფორმო შემაერთებელი ქსოვილის თხელი ჩანაფენი, რომელიც დიდი რაოდენობით რეტიკულურ ბოჭკოებს შეიცავს. ფარისებრი ჯირკვალი უკიდურესად კარგი სისხლმომარაგებით ხასიათდება. ასე რომ, თითოეული ფოლიკულის ირგვლივ, შემაერთებულ ქსოვილში დიდი რაოდენობით სისხლისა და ლიმფური კაპილარები მდებარეობს (სურ. 17-10). კაპილარების ენდოთელიუმში, ისევე, როგორც სხვა ენდოკრინულ ჯირკვლებში, ფენესტრირებულია. ენდოთელიუმის ასეთი შენება სისხლძარღვის კედელში პორმონის ტრანსპორტს აადვილებს. ფოლიკულური უჯრედები ბაზალურ მემბრანაზე მოთავსებული. მათი ბაზალური ნაწილი მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადის არხების დიდ რაოდენობას შეიცავს. ბირთვი, ძირითადად, მრგვალი ფორმისაა და უჯრედის ცენტრში მდებარეობს. ციტოპლაზმის აპიკალურ ნაწილში კარგად განვითარებული გოლჯის აპარატი და სეკრეციული გრანულებია განთავსებული. ამავე უბანში დიდი რაოდენობით პირველადი და რამდენიმე მეორადი ლიზოსომაა. უჯრედის აპიკალური ზედაპირის მემბრანაზე მიკროხაობის ზომიერი რაოდენობაა. მიტოქონდრი-



სურ. 17-9. ფარისებრი ჯირკვლის სკანოგრამა ჩანს ფოლიკულების კედლის კუბური უჯრედები. ფოლიკულის დრუ კოლოიდიტაა სახსე.

სურ. 17-10. მაიმუნის ფარისებრი ჯირკვლის სკანოგრამა. თითოეული ფოლიკულის ირგვლივ კაპილარების ზშირი წნულია. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).



სურ. 17-11. ფოლიკულური თიროციტების სეკრეციული ცილის სქემატური გამოსახულება (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით).

ბი მთელ ციტოპლაზმაშია მიმოფანტული.

ფარისებრი ჯირკვალე ერთადერთი ენდოკრინული ორგანოა, რომელიც სეკრეციულ პროდუქტს დიდი რაოდენობით აგროვებს. ასევე უსეულოა პორმონის დაგროვება უჯრედის გარეთ, კოლოიდში. ადამიანის ფარისებრ ჯირკვალეში დაგროვილი პორმონის რაოდენობა ორგანიზმის 3 თვის მარაგს წარმოადგენს. ფოლიკულის ღრუში დაგროვილი კოლოიდი თირეოგლობულინის შეიცავს, რომელიც მაღალი მოლეკულური წონის (660 kDa) გლიკოპროტეინია.

თირეოიდული პორმონების სინთეზი და დაგროვება ოთხ ფაზად მიმდინარეობს (სურ.17-11):

➤ **თირეოგლობულინის სინთეზი** მარცვლოვან ენდოპლაზმურ ბადეზე იწყება ცილის მოლეკულის სინთეზით, რომელსაც შემდგომში გოლჯის აპარატში ნახშირწყლოვანი კომპონენტი ემატება. გოლჯის აპარატში ფორმირებული სეკრეციული გრანულები უჯრედის აპიკალური ზედაპირიდან ფოლიკულის ღრუში კოლოიდში გამოიყოფა.

➤ **სისხლიდან იოდის ათვისება** აქტიური ტრანსპორტით იოდის ტუმბოს მონაწილეობით ხდება. იოდის ტუმბო ფოლიკულური უჯრედის ბაზალური ნაწილის მემბრანაშია მოთავსებული და მის მოქმედებას თირეოტროპული პორმონი არეგულირებს.

➤ **იოდის გააქტივება** თირეოიდული პეროქსიდაზას მეშვეობით ხორციელდება.

➤ **თიროზინულ ნაშთებთან იოდის დაკავშირება.** დაქანგული იოდი კოლოიდში თირეოგლობულინის თიროზინულ ნაშთებს უკავშირდება. პირველი სამი საფეხურისაგან განსხვავებით, აღნიშნული პროცესი უჯრედის გარეთ, კოლოიდში, უშუალოდ ფოლიკულური უჯრედების აპიკალური ნაწილის მემბრანაზე მიმდინარეობს.

კაჟური ძლიანასთან

საკვებში იოდის ნაკლებობა ფარისებრი ჯირკვლის გადიდება იწვევს, რასაც **მარტიფიფი** უწოდებენ. ასეთი ჩივიის მკურნაობა, ჩვეულებრივ, საკვებში იოდის დამატებით ხდება.

ფარისებრი ჯირკვლის ფუნქციურ აქტივობას ადენოჰიპოფიზის წინა წილის თირეოტროპული პორმონი არეგულირებს. თირეოტროპინით სტიმულაციის შედეგად ფოლიკულური უჯრედები პინოციტოზის გზით შთანთქამენ კოლოიდს. პინოციტოზური ბუბტუკები ფოლიკულური უჯრედების ციტოპლაზმაში პირველად ლიზოსომებს უკავშირდება. ლიზოსომური პროტეაზების მეშვეობით თირეოგლობულინის მოლეკულასა და იოდირებულ ნაშთებს შორის არსებული პეპტიდური ხიდები იშლება, რის შედეგადაც გამოთავისუფლებული **ტრიიოდთირონინი (T3)**, **თიროქსინი (T4)** **დიიოდთიროზინი (DIT)** და **მონოიოდთიროზინი (MIT)** ციტოპლაზმაში გამოდის. თავისუფალი T3 და T4 უჯრედის ბაზალური ზედაპირიდან სისხლში გამოიყოფა. მონო- და დიიოდთიროზინი სისხლში არ გამოიყოფა, ვინაიდან უჯრედის იოდთიროზინ დეკალოგენაზას მოქმედებით იოდად და თიროზინად იშლება. დაშლის პროდუქტებს უჯრედი პორმონის ეკლავარ-მომებისათვის იყენებს. სისხლში ცირკულაციაში მყოფი პორმონის 90%-ს T4 შეადგენს, თუმცა T3 პოტენციურად უფრო ძლიერი და ბევრად უფრო სწრაფი მოქმედებით ხასიათდება.

თირეოიდული პორმონების მოქმედებით:

➤ აქტიურდება მიტოქონდრიული სუნთქვა და ჯანგვითი ფოსფორილირება.

➤ იზრდება, როგორც მიტოქონდრიების, ისე კრისტების რაოდენობა, ძლიერდება მიტოქონდრიული ცილების სინთეზი, ხოლო მათი დაშლის ინტენსივობა ქვეითდება.

➤ ძლიერდება ნახშირწყლების ათვისება წერილ ნაწლავში;

► ემბრიონულ პერიოდში ლიპიდების მეტაბოლიზმი, სხეულის ზრდა და ნერეული სისტემის განვითარება რეგულირდება.

ფოლიკულური ეპითელიუმის გვერდით მოთავსებულია პარაფოლიკულური უჯრედები, რომლებსაც სხვაგვარად C უჯრედებს უწოდებენ (სურ. 17-12). პარაფოლიკულური უჯრედები უფრო დიდი ზომისაა, ვიდრე ფოლიკულური უჯრედები და უფრო ინტენსიურად იღებება. მათ ციტოპლაზმაში სუსტად განვითარებული ენდოპლაზმური ბადე, მცირე რაოდენობით მიტოქონდრიები და კარგად გამოხატული გოლჯის აპარტია. ყურადღებას იპყრობს მრავალრიცხოვანი სერეციული გრანულები, რომლებიც პორმონს შეიცავენ (სურ. 17-13). ამ უჯრედებში პორმონ კალციტონინის სინთეზი ხდება. კალციტონინი ძელის რეზორბციის დაქვეითების გზით, სისხლში კალციუმის დონეს ამცირებს. კალციტონინის სერეციას სისხლში კალციუმის შემცველობის მატება ასტიმულირებს.

ჰაიპოტიპიქსიზმი

გრძობის დაავადება აუტოიმუნური დაავადებაა, როდესაც ფარისებრი ჯირკვლის ფოლიკულური უჯრედების ზედაპირზე მყოფი თირეოტროპული პორმონის რეცეპტორები ანტიგენად აღიქმება აუტოანტისხეულები უკავშირდება თირეოტროპული პორმონის რეცეპტორებს და ფოლიკულური უჯრედებიდან თირეოიდული პორმონის ჭარბი რაოდენობის გამოყოფას განაპირობებს. გრძობის დაავადება ხასიათდება ფოლიკულური უჯრედების პიპერპლაზით (რაოდენობრივი მატებით), რაც მნიშვნელოვნად ზრდის ფარისებრი ჯირკვლის ზომას. ფოლიკულური უჯრედები დიდი რაოდენობით თირეოიდულ პორმონს წარმოქმნის, რის შედეგადაც პიპერტირეოზი ვითარდება.

ჰიპოტირეოზი – ფარისებრი ჯირკვლის პორმონის ნაკლებობაა, რომელიც ზოგადი სისუსტით, კუნთების მოღუნებით, გულის რთობის დაქვეითებით, სისხლის მოცულობის შემცირებით, ორგანოს ფუნქციის დაქვეითებით, თმის ცვენით, გონების მოღუნებით ხასიათდება. მიხედვით პიპოტირეოზის შემთხვევაში ვითარდება მიქსედემა, რომელსაც თან ახლავს ზოგადი შეშუპება, დიდი რაოდენობით გლიკოზამინოგლიკანებისა და პროტეოგლიკანების დაგროვების გამო. ემბრიონულ პერიოდში და ადრეულ ბავშვობაში მიხედვით პიპოტირეოზი კეტონიზმს იწვევს, რაც ზრდას შეფერხებით და განვითარების განვითარების ჩამორჩენით ხასიათდება.

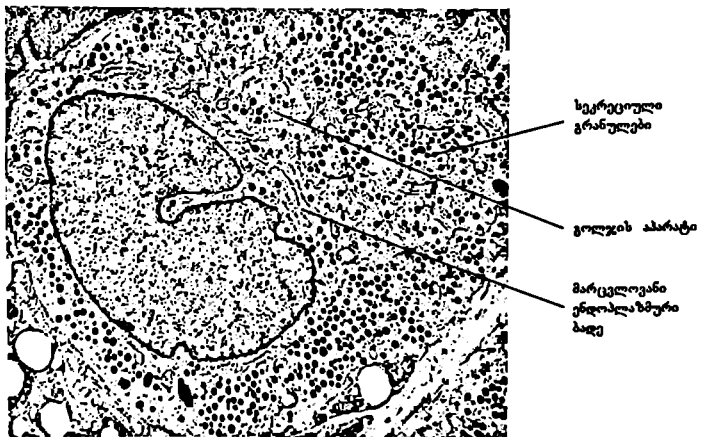
ფარისებრი ჯირკვლის ჯირკვლი

ფარისებრი ჯირკვლის უკან, ზედა და ქვედა პოლუსის ორივე მხარეს თითო-თითო, მცირე ზომის (3X6მმ) ჯირკვლი მდებარეობს, რომელთაც **ფარისებრახლო (პარათირეოიდული)** ჯირკვლები ეწოდებათ. მათი ტოტალური წონა დაახლოებით 0,4 გ-ია. ჩვეულებრივ, ფარისებრახლო ჯირკვლები ფარისებრი ჯირკვლის კაფსულაში მდებარეობს. თუმცა, იშვიათად, ფარისებრახლო ჯირკვლები ფარისებრი ჯირკვალშია ჩაფლული. ფარისებრახლო ჯირკვლები ხალაყუნე ჯიბეებისაგან ეითარდება. ზედა ფარისებრახლო ჯირკვლებს მეოთხე წყვილი ხალაყუნე ჯიბეები აძლევს დასაბამს, ხოლო ქვედას – მესამე წყვილი ხალაყუნე ჯიბეები.

თითოეული ფარისებრახლო ჯირკვალი დაფარულია საკუთარი კაფსულით, რომელიც ჯირკვლის პარენქიმაში სეპტებს გზავნის. სეპტები გადადის რეტიკულური ბოჭკოების ნახ ბადეში, რომლებიც ჯირკვლის პარენქიმულ უჯრედებს საფრენს უქმნის. პარენქიმის უჯრედები ჭიმების სახით არის განლაგებული. მათ შორის ორი სახის უჯრედებს არჩვენ. I ტიპის უჯრედები **მთავარი უჯრედებია**. ისინი მცირე ზომის მრავალკუთხა უჯრედებია, სუსტად შეღებილი, ოდნავ აციდოფილური ციტოპლაზმით. ელექტრონული მიკროსკოპით მათ ციტოპლაზმაში ჩანს არასწორი ფორმის სერეციული გრანულები, რომლებიც **პარათირეოიდულ პორმონს (პარათიპორმონს)** შეიცავენ. II ტიპის უჯრედებს **ოქსიფილურ უჯრედებს** უწოდებენ. ოქსიფილური უჯრედები უფრო დიდი ზომის პოლიგონური ფორმის უჯრედებია. მათ ციტოპლაზმაში დიდი რაოდენობით მიტოქონდრია, რომლებიც მრავლობით კრის-



სურ. 17-12. თირიღი ფოლიკულის ნაწილის ელექტრონოგრაფია. ჩანს პარაფოლიკულური უჯრედები. (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით).



სურ. 17-13. პარაფოლიკულური უჯრედის ელექტრონოგრაფია. (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით).

ტას შეიცავენ. ოქსიფილური უჯრედების დანიშნულება უცნობია.

ასაკთან ერთად სეკრეციული უჯრედები ადიპოციტებით იცვლება. ასაკოვან პირებში ადიპოციტები უჯრედული პოპულაციის 50%-ს შეადგენს.

პარათიროიდული ჰორმონი ოსტეოკლასტის რეცეპტორებს უკავშირდება, რის შედეგადაც **ოსტეოკლასტების მასტიმულირებელი ფაქტორი** წარმოიქმნება. ეს ფაქტორი იწვევს ოსტეოკლასტების რაოდენობისა და აქტიუობის ზრდას, რასაც ძელის მატრიქსის რეზორბცია და სისხლში კალციუმის გამოთავისუფლება ახლავს თან. სისხლში კალციუმის კონცენტრაციის მატება, თავის მხრივ, პარათჰორმონის პროდუქციას თრგუნავს. ფარისებრი ჯირკვლის კალციტონინი პარათჰორმონის ანტაგონისტური მოქმედებით ხასიათდება. იგი ოსტეოკლასტების აქტიუობას თრგუნავს, ძელის დაშლას ამცირებს და, შესაბამისად, სისხლში კალციუმის შემცველობას აქვეითებს. კალციუმის შემცველობა სისხლში ამ ორი ჰორმონის ანტაგონისტური მოქმედებით რეგულირდება.

კალციუმის დონის მატებასთან ერთად, პარათჰორმონი სისხლში ფოსფატების კონცენტრაციას ამცირებს. ეს ეფექტი თირკმლის მილაკებზე ზემოქმედების შედეგია, რაც ფოსფატების რეაბსორბციის დაქვეითებას და შარდთან ერთად მათი გამოყოფის გაძლიერებას იწვევს. თირეოიდული ჰორმონი, არაპირდაპირ გზით, კუჭ-ნაწლავის ტრაქტში კალციუმის ათვისებას ზრდის. კერძოდ, იგი აძლიერებს ვიტამინის სინთეზს, რომელიც კალციუმის ათვისებისათვის არის აუცილებელი. პარათირეოიდული ჰორმონის სეკრეციის ინტენსიუობას სისხლში კალციუმის შემცველობა არეგულირებს.

აქაშობი კლინიკასთან

პირველადი ბიპერპარათირეოიდიზმი – ხშირად გამოწვეულია ფარისებრახლო ჯირკვლის სიმსივნით. დამახასიათებელია სისხლში კალციუმის დონის მატება, ძელის მინერალიზაციის ხარისხის დაქვეითება და ზოგჯერ თირკმელში კენჭოვანი დაავადების განვითარება.

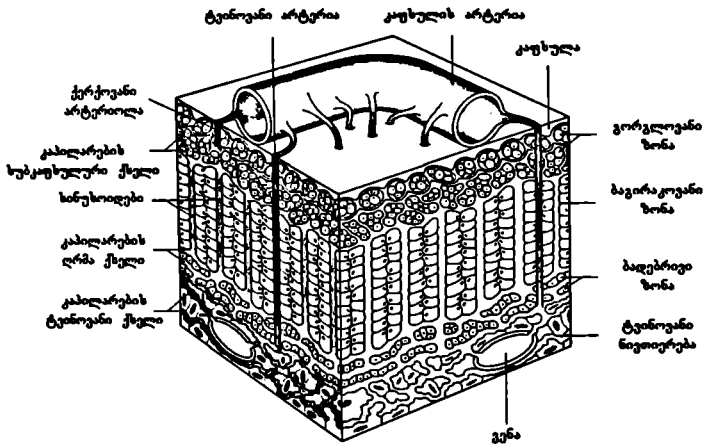
მეორადი ბიპერპარათირეოიდიზმი – შეიძლება განვითარდეს რაქიტით დაავადებულებში ეინაიდან D ვიტამინის ნაკლებობის გამო ნაწლავში კალციუმის შეწოვა არ ხდება. კალციუმის ნაკლებობა პარათირეოიდული ჰორმონის ჭარბი რაოდენობით გამოყოფის იწვევს მოუხდევად ამისა, სისხლში კალციუმის დონე დაბალი რჩება.

პლპარათირეოიდიზმი – ფარისებრახლო ჯირკვლის პორმონის ნაკლებობაა, რაც უფრო ხშირად ფარისებრი ჯირკვალზე ოპერაციული ჩარევის დროს პარათირეოიდული ჯირკვლის დანიშნულებით ან მთლიანად ამოკვეთით არის განპირობებული.

ჰიპოპარათირეოიდიზმი სისხლში კალციუმის დონის დაქვეითებით, ძელოვანი ქსოვილიდან კალციუმის გამოყოფის შეფერხებით, თირკმელში ფოსფორის რეზორბციის გაზრდით ხასიათდება. კლინიკურად დამახასიათებელია კიდურების კუნთების სასაში (კრამპი), სახის და ხორხის კუნთების კანკალი, მესხიერების დაკარგვა.

თირკმელზედა ჯირკვალი

თირკმელზედა ჯირკვალი წვეილი ორგანოა. იგი თირკმლის ზედა პოლუსზე მდებარეობს. მისი წონა და ზომები ასაკთან და პიროვნების ფიზიოლოგიურ მდგომარეობასთან დაკავშირებით იცვლება. გარედან თირკმელზედა ჯირკვალი შემაერთქსოვილოვანი კაფსულითაა დაფარული. განაკვეთზე, მაკროსკოპულად, თირკმელზედა ჯირკვლის პარენქიმაში ორი განსხვავებული ფენა განიჩნევა. გარეთა ფენას მოყვითალო ფერი აქვს და მას თირკმელზედა ჯირკვლის ქერქოვანი ნივთიერებას უწოდებენ. ცენტრალურ ფენას მოწითალო-მოყავისფრო შეფერილობა აქვს და მას ტენიოვანი ნივთიერებას უწოდებენ. შეიძლება ითქვას, რომ თირკმელზედა ჯირკვლის ტენიოვანი და ქერქოვანი ნივთიერება ორი დამოუკიდებელი ორგანოა, რომლებიც



სურ. 17-14. თირკმელზედა ჯირკვლის სისხლმომარაგების სქემა. (Alan Stevens, James S. Lowe, Human Histology, second edition, Mosby, 1999 მიხედვით).

ერთი საერთო კაფსულის ქვეშ მდებარეობს. ისინი ერთმანეთისაგან წარმოშობით, აგებულებითა და ფუნქციით განსხვავდებიან. კერქოვანი ნაწილი შუამდებარე მეზოდერმიდან წარმოიქმნება. ტენიონი ნაწილი ნერვული ქედის უჯრედებისაგან ვითარდება. თირკმელზედა ჯირკვლის ორივე ნაწილის უჯრედები ჰიმების სახით არის განლაგებული. თავისი აგებულებითა და ფუნქციით თირკმელზედა ჯირკვლის ორივე ნაწილი ტიპური ენდოკრინული ჯირკვალაა.

თირკმელზედა ჯირკვლის კაფსულას ქმნის ბოჭკოვანი შემაერთებული ქსოვილი, რომელიც ჯირკვლის შიგნით ტრამბეკულებს გზავნის. სტრომა შეიცავს დიდი რაოდენობით რეტიკულურ ბოჭკოებს, რომლებიც ჯირკვლოვან უჯრედებს უქმნის საყრდენს.

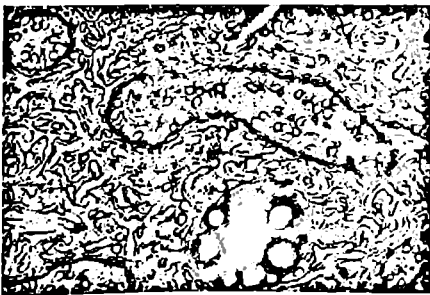
თირკმელზედა ჯირკვალს სისხლით ზემო, შუა და ქვემო თირკმელზედა არტერიები ამარაგებს (სურ. 17-14). არტერიების ტოტები სუბკაფსულურ წნულს ქმნის, რომელთაგან სისხლძარღვების სამი ჯგუფი წარმოიქმნება: კაფსულის არტერიები, კერქის არტერიები, რომლებიც თანდათანობით იტოტება და

პარენქიმულ უჯრედებს შორის კაპილარულ ქსელს ქმნის (ეს კაპილარები შემდგომ ტენიონი ნივთიერების კაპილარულ ქსელს უერთდება) და ტენიონი ნივთიერების არტერიები, რომლებიც კერქის გაელით ტენიონი ნივთიერებაში აღწევენ და მხოლოდ შემდეგ კმნიან ინტენსიურ კაპილარულ ქსელს. ტენიონი ნივთიერების ორმაგი სისხლმომარაგების გამო იგი, როგორც არტერიულ (მედულარული არტერიების მეშვეობით), ისე ვენურ (კორტიკული კაპილარული წნულის მეშვეობით) სისხლს იღებს. კაპილარების ენდოთელიუმი ფენესტრირებულია. ფენესტრები თხელი დიაფრაგმით არის დახურული. ენდოთელიუმის ქვეშ უწყვეტი ბაზალური მემბრანაა. ტენიონი ნივთიერების კაპილარები კერქოვანი ნივთიერების კაპილარებთან ერთად მედულურ ვენებს ქმნის, რომელთა შეერთების გზით თირკმელზედა ვენა წარმოიქმნება.

თირკმელზედა ჯირკვლის ძირძოვანი ნივთიერება. თირკმელზედა ჯირკვლის ამ ნაწილში უჯრედების მიხედვით სამ ზონას არჩევენ. ადამიანის თირკმელზედა ჯირკვალში

ეს ზონები ერთმანეთისაგან მკვეთრი საზღვრებით გამოყოფილი არ არის.

თირკმელზედა ჯირკელის ქერქოვან ნივთიერებაში სამი სახის სტეროიდული პორმონი გამოიშვადება, რომელთაც, ძირითადი ფიზიოლოგიური მოქმედების შესაბამისად, გლუკოკორტიკოიდები, მინერალკორტიკოიდები და ანდროგენები ეწოდება. თირკმელზედა ჯირკელის უჯრედები სეკრეციულ გრანულებს არ აგროვებს. ისინი სტეროიდულ პორმონებს ორგანიზმის მოთხოვნილების შესაბამისად ასინთეზებენ და გამოყოფენ. სტეროიდული პორმონები დაბალი მოლეკულური წონის ცხიმში ხსნადი მოლეკულებია, რომლებიც ადვილად გადის მემბრანაში და, შესაბამისად, მათი უჯრედოდან გამოყოფა ვეზოციტოზის სპეციალურ პროცედურას არ საჭიროებს. ქერქოვანი ნივთიერების უჯრედებს სტეროიდმასინთეზებელი უჯრედებისათვის დამახასიათებელი ტიპური ულტრასტრუქტურული შენება აქვს. მათში კარგად განვითარებული გლუვი ენდოპლაზმური ბადე და დიდი რაოდენობით მიტოქონდრია. მიტოქონდრიებს დამახასიათებელი მილაკოვანი ფორმის კრისტები აქვს (სურ. 17-15).

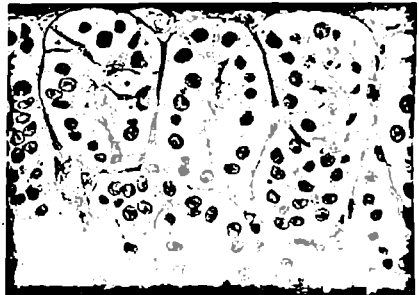


სურ. 17-15. ადამიანის თირკმელზედა ჯირკელის ქერქოვანი ნივთიერების უჯრედის ელექტრონოგრაფია. გლუვი ენდოპლაზმური ბადე ძალიან კარგად არის განვითარებული. მიტოქონდრიებს მილაკოვანი კრისტები აქვს. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

უშუალოდ კაუსულის ქვეშ გორგლოვანი ზონა მდებარეობს, სადაც ცილინდრული ან პირამიდული ფორმის უჯრედები მჭიდროდ არის განლაგებული და მომრგვალებულ ან თაღის ფორმის გროვებს ქმნის (სურ. 17-16).

გორგლოვან ზონაში მინერალკორტიკოიდები, ძირითადად, ალდოსტერონი გამოიშვადება. ისინი ელექტროლიტებისა და წყლის ბალანსს განსაზღვრავენ ორგანიზმში. მინერალკორტიკოიდები თირკმლის დისტალურ კლაკინლ მილაკებზე მოქმედებს და ნატრიუმის რეაბსორბციას უწყობს ხელს. ეს პორმონები ასევე არეგულირებენ ნატრიუმის აბსორბციას სანერწყვე ჯირკელის სადინრიბიდან და კუჭის ლორწოვანი გარსიდან. ამასთან ერთად, მინერალკორტიკოიდებს კუნთებსა და თავის ტვინის უჯრედებში კალიუმის კონცენტრაციის გაზრდა და ნატრიუმის კონცენტრაციის შემცირება შეუძლია.

შემდგომი ზონა ბაგირაკოვანი ზონის სახელით არის ცნობილი, ვინაიდან უჯრედები ჭიმების სახით არის განლაგებული. თითოეული ჭიმის სისქეში ერთი ან ორი უჯრედია მოთავსებული. ამ ჭიმებს ჯირკ-



სურ.17-16. გორგლოვანი ზონის ქისტოლოგიური სურათი. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

ლის ზედაპირის მიმართ პერპენდიკულარული მიმართულება აქვს და მათ შორის სიგრძივ მიმართული სისხლის კაპილარები მდებარეობს. ბაგირაკოვანი ზონის უჯრედები მრავალკუთხა ფორმისაა და ციტოპლაზმაში დიდი რაოდენობით ცხიმის წვეთებს შეიცავს. ამის გამო, ჰისტოლოგიურ პრეპარატებზე, უმეტეს შემთხვევაში, მათ ციტოპლაზმას ეაკუოლური შესახედება აქვს (სურ. 17-17).

ბაგირაკოვანი ზონა გლუკოკორტიკოიდებს, კორტიზონსა და კორტიზონს გამოიმუშავებს. გლუკოკორტიკოიდები ორგანიზმში ნახშირწყლების, ცილებისა და ცხიმების მეტაბოლიზმს აკონტროლებს. დეიძლში გლუკოკორტიკოიდები ცხიმოვანი მჟავების, ამინომჟავებისა და ნახშირწყლების ათვისებას აძლიერებს, რაც გლუკონეოგენეზისა და გლიკოგენეზისათვის გამოიყენება. დეიძლის გარეთ, ეს ჰორმონები საპირისპირო, კატაბოლურ, ეფექტს აქვს. პერიფერიულ ორგანოებში ისინი არათუ ამცირებენ სინთეზურ აქტივობას, არამედ ცილებისა და ლიპიდების დეგრადაციასაც უწყობენ ხელს. დაშლის პროდუქტები, ამინომჟავები და ცხიმოვანი მჟავები სისხლიდან პეპატოციტების მიერ ათვისება და ახალი ნივთიერებების სინთეზისათვის გამოიყენება. გლუკოკორტიკოიდები იმუნური სისტემის აქტივობას თრგუნავენ. მათი იმუნოსუპრესორული აქტივობა ცირკულაციაში მყოფი ლიმფოციტების დაშლითა და იმუნურ ორგანოებში ლიმფოციტების პროლიფერაციული აქტივობის დაქვეითებით ვლინდება.

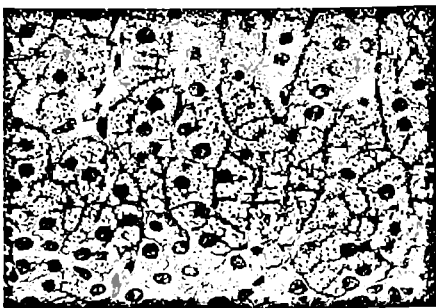
გორგლოვან და ბაგირაკოვან ზონებში, გლუკოკორტიკოიდებთან ერთად, ანდროგენები და, შესაძლოა, ძალიან მცირე რაოდენობით ესტროგენები გამოიმუშავდება. მათ შორის დეჰიდროეპიანდროსტერონი ერთადერთი ჰორმონია, რომელიც ფიზიოლოგიურად მნიშვნელოვანი რაოდენობით გამოიყოფა. ამ ჰორმონს ანაბოლური მოქმედება აქვს. თუმცა, პოტენციურად მისი ეფექტი სათესლეს ანდროგენების აქტივობის 1/5-ს შეადგენს. ამის

გამო, და ალბათ მისი მცირე რაოდენობით სერეციის გამოც, ნორმაში მას ძალიან უმნიშვნელო ფიზიოლოგიური ეფექტი გააჩნია.

მესამე ზონა, რომელიც ქერქოვანი ნივთიერების ყველაზე ღრმა ფენაა, ბადისებრი ზონის სახელწოდებით არის ცნობილი. მისი უჯრედები წარმოქმნის უსწორმასწორო ჭიმებს, რომლებიც ერთმანეთთან კავშირებს ამყარებენ და ბადისებურ სტრუქტურას ქმნიან. ამ ზონის უჯრედები, ზედა ორი ზონის უჯრედებთან შედარებით, უფრო მცირე ზომებით ხასიათდება. მათში ლიმფოციტის გრანულები ყოველთვის დიდი რაოდენობითაა. ამ ზონაში ხშირია უსწორმასწორო ფორმის უჯრედები პინოზური ბირთვებით, რაც ამ უჯრედების დეგრადაციის მაჩვენებელია.

თირკმელზედა ჯირკელის ქერქოვანი ნივთიერების ფუნქციურ აქტივობას ჰიპოთალამუსის ადრენოკორტიკოტროპინ-რილიზინგ ჰორმონი და თავად ადრენოკორტიკოტროპინი აკონტროლებს. თავის მხრივ, ქერქის ჰორმონები, როგორც ჰიპოფიზურ, ისე ჰიპოთალამურ დონეზე ახდენს გავლენას.

ფუტალური ანუ პარაფორული ძირი.
აღამიანისა და ზოგიერთი ცხოველის ორგანიზმში ახალშობილების თირკმელზედა



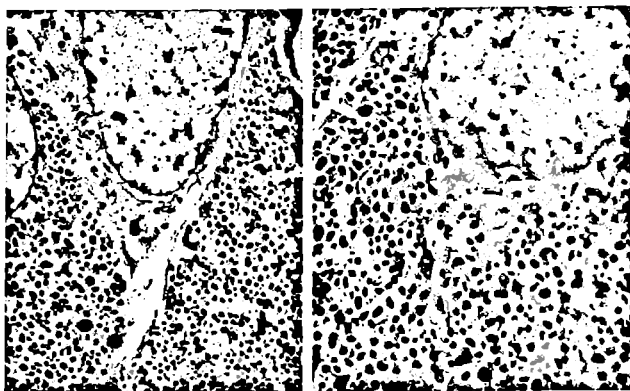
სურ. 17-17. ბაგირაკოვანი ზონის ჰისტოლოგიური პრეპარატი. უჯრედები დიდი რაოდენობით ცხიმის წვეთებს შეიცავს. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

ჯირკვალის პროპორციულად უფრო დიდი, ვიდრე მოზრდილ ასაკში. ამ ასაკობრივ პერიოდში ტვინოვანი ნივთიერებასა და თხელ, პერმანენტულ ქერქს შორის ფეტალური ანუ პროვიზორული ქერქი მდებარეობს. ეს ფენა საკმაოდ სქელია და მისი უჯრედები ჭიმების სახით არის განლაგებული. დაბადების შემდეგ პროვიზორული ქერქი ინვოლუციას განიცდის, პერმანენტული ქერქი კი თანდათან ვითარდება და სამ ზონად დიფერენცირდება. ფეტალური ქერქის ძირითადი ფუნქცია ანდროგენების სულფატური ნაერთების სეკრეციაა, რომლებიც შემდგომში პლაცენტაში აქტიურ ანდროგენებად და ესტროგენებად გარდაიქმნება და დედის სისხლში გადადის.

თვინოვანი ნივთიერება. ტვინოვანი ნივთიერება შედგება პოლიგონური ფორმის პარენქიმული უჯრედებისაგან, რომლებიც გროვების ან ჭიმების სახით არის განლაგებული. უჯრედებს შორის რეტიკულური ბოჭკოების ნაზი ბადეა, რომელიც ენდოკრინოციტებს საყრდენს უქმნის. მეზობელ ჭიმებს შორის კარგად გამოხატული კაპილარული ქსელია. აქვე მდებარეობს მცირე რაოდენობით პარასიმპატიკური განვლიური უჯრედები. ტვინოვანი ნივთიერება ნერუ-

ლი ქედის უჯრედებიდან ვითარდება. მისი პარენქიმული უჯრედები სახეცვლილი სიმპატიკური პოსტგანგლიური ნეირონებია, რომლებმაც ემბრიონული განვითარების პროცესში აქსონები და დენდრიტები დაკარგეს და სეკრეციულ უჯრედებად ჩამოყალიბდნენ.

ტვინოვანი ნივთიერების პარენქიმული უჯრედების ციტოპლაზმა შეიცავს დიდი რაოდენობით სეკრეციულ გრანულებს, რომლებიც მაღალი ელექტრონული სიმკვრივით გამოირჩევა (სურ. 17-18). მათი დიამეტრი 150-350 ნმ-ია. ისინი **კატექოლამინებს: ადრენალინს ან ნორადრენალინს** შეიცავენ. ამასთან ერთად, სეკრეციული გრანულები ატფუ-ს, ქრომოგრანინს (რომელიც სავარაუდოდ კატექოლამინების შემოვლავი ცილაა), დოფამინ მ-პიდროქსილასას (რომელიც დოფამინს კატექოლამინად გარდაქმნის) და ოპიატების ჯგუფის პეპტიდებს (ენკეფალინებს) შეიცავს. ადრენალინისა და ნორადრენალინის სინთეზი სხვადასხვა უჯრედების მიერ ხდება. ადრენალინის მასინთეზებელი უჯრედები შეიცავს უფრო მცირე ზომის სეკრეციულ გრანულებს, რომლებიც მთლიანად არის ამოვსებული სეკრეციით. ნორადრენალინის მასინთეზებელი უჯრე-



სურ. 17-18. კატის თირკმელზედა ჯირკვლის ტვინოვანი ნივთიერების უჯრედების ელექტრონოგრაფია. უჯრედების ციტოპლაზმა დიდი რაოდენობით ელექტრონულად მკვრივ სეკრეციულ გრანულებს შეიცავს. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

დები შეიცავს უფრო დიდი ზომის გრანულებს, რომლებშიც ელექტრონულად მეტად მკეროვი შიგთათვი შემოსასზღვრელი მემბრანისაგან ელექტრონულად შედარებით ნაკლებად მკეროვი ზონით არის გამოყოფილი. თირკმელზედა ჯირკვლიდან გამოყოფილი კატექოლამინების საერთო რაოდენობის 80%-ს ადრენალინი შეადგენს.

თირკმელზედა ჯირკვლის ტეინოვანი ნივთიერების უჯრედები პრეგანგლიური სიმპატიკური ნეირონების ქოლინერგული დაბოლოებებით ინერვირდება. ქერქოვანი ნივთიერების უჯრედებისაგან განსხვავებით, ტეინოვანი უჯრედები თავიანთ სეკრეტს გრანულებში აგროვებს და ინახავს.

კაპილარი ქოლინასთან

ადისონის დაავადება – უმეტეს შემთხვევაში აუტოიმუნური დაზიანებით არის გამოწვეული და თირკმელზედა ჯირკვლის ქერქოვანი ნივთიერების პორმოზების ნაკლებობით არის განპირობებული. სტეროიდებით მკურნალობის გარეშე დაავადება სიკვდილით მთავრდება.

კუშინგის დაავადება – ჰიპოფიზის წინა წილის ბაზოფილური ადენოციტების მცირე ზომის სიმსივნეებით არის გამოწვეული, რასაც ადრენოკორტიკოტროპული პორმოზის ჭარბი რაოდენობით გამოყოფა ახლავს თან. აქტპ-ს სიჭარბე თირკმელზედა ჯირკვლის ქერქოვანი ნივთიერების ზომაში მატებას და დიდი რაოდენობით კორტიზოლის პროდუქციას განაპირობებს.

ლიფოზური

ნეირო-ენდოკრინული სისტემა

ორგანიზმში, ენდოკრინული ორგანოების მიღმა, არსებობს ცალკეული ნეიროენდოკრინული უჯრედების ფართო სისტემა. ამ სისტემის უჯრედები თითქმის ყველა ძირითადი ორგანოს შემადგენლობაში გვხვდებით. ნეიროენდოკრინული უჯრედები პორმონებს და აქტიურ პეპტიდებს გამოიმუშავენს. უმეტეს შემთხვევაში ამ უჯრედების მიერ გამოიმუშავებული აქტიური ნივთიერებები ადგილობრივი მნიშვნელობისა და შესაბამისი ორგანოსა ან ორგანოთა სისტემის

ლოკალურ პომოსტაზს არეგულირებს. მიუხედავად იმისა, რომ აღნიშნული უჯრედები სხვადასხვა ორგანოში მდებარეობს და სხვადასხვა ბიოლოგიურად აქტიურ ნივთიერებებს გამოიმუშავენს, მათ მთელი რიგი საერთო ნიშან-თვისებები ახასიათებთ. თითოეული მათგანი ბიოამინებს, პეპტიდებსა და პორმონებს ამინების წინამორბედების ათვისებისა და დეკარბოქსილირების გზით ამზადებს. აღნიშნული თავისებურების გამო ამ უჯრედებს *APUD-სისტემის* (ინგლ. Amine Precursor Uptake and Decarboxylation – ამინების წინამორბედების ათვისება და დეკარბოქსილირება) სახელწოდებით აერთიანებენ. სისტემის უჯრედები ნერვული ქედის წარმონაქმნებია, რის გამოც მათ ნეიროენდოკრინულ უჯრედებს უწოდებენ. თითოეულ მათგანს ციტოპლაზმაში დამახასიათებელი ელექტრონულად მკეროვი გულის მქონე ნეიროსეკრეციული გრანულების არსებობა ახასიათებს. სეკრეციული გრანულები მემბრანით არის შემოსასზღვრული. გრანულის ცენტრი ელექტრონულად მკეროვია. ცენტრალურ უბანსა და შემოსასზღვრელ მემბრანას შორის ნათელი ზოლი მდებარეობს. როგორც წესი, ცენტრალური უბნის ფორმის მიუხედავად, მთლიან გრანულას სფერული ან ოვალური ფორმა აქვს. ნეიროსეკრეციული ეაკულოების ზომები 60–100 ნმ-ის ფარგლებში მერყეობს.

ნეიროენდოკრინული სისტემის უჯრედები მდებარეობს თავად ენდოკრინულ ჯირკვლებში (ფარისებრი ჯირკვლის პარაფოლიკულური უჯრედები, თირკმელზედა ჯირკვლის ტეინოვანი ნივთიერების უჯრედები), თირკმელში (რენინწარმოქმნელი იუქსტაგლომერულური უჯრედები), საჭმლის მომნელებელ სისტემაში, სასუნთქ სისტემაში, გულ-სისხლძარღვთა სისტემის კაროტიდულ და აორტულ სხეულებში და ა.შ.

თითოეული მათგანის სტრუქტურულ-ფუნქციური თავისებურებანი შესაბამის თავისი იქნება განხილული.

საქმლის მომწელებელი სისტემა

საქმლის მომწელებელი სისტემა საქმლის მომწელებელი მილისა და მასთან დაკავშირებული ჯირკვლებისაგან შედგება. იგი ორგანიზმს ზრდის, ენერჯისა და შინაგანი მუდმიეობის შენარჩუნებისათვის აუცილებელი მოლეკულებით უზრუნველყოფს. დიდი ზომის მოლეკულები (ცილები, ნახშირწყლოვანი კომპლექსები, ცხიმები, ნუკლეინის მუაგები) საქმლის მომწელებელ არხში ბეერად უფრო მკირე ზომის მოლეკულებად იშლება, რომელთა ათვისება ორგანიზმისათვის ბეერად უფრო ადვილია. ორგანულ ნიეთიერებებთან ერთად, წყლის, ეიტამინებისა და მინერალური მარილების შეწოვაც საქმლის მომწელებელი მილიდან ხდება. დამატებით უნდა აღინიშნოს, რომ საქმლის მომწელებელი არხის შიგნითა ზედაპირი წარმოდგენს საიმედო ბარიერს, რომელიც ორგანიზმის შიგა გარემოს საქმლის მომწელებელი არხის შიგთავსისაგან გამოყოფს.

საქმლის მომწელება რთული და კომპლექსური პროცესია, რომელიც დასაბამს პირის ღრუში იღებს. აქ საკვები სვედება და ნერწყვით ივლინდება, ხოლო კბილების მეშეობით წერილად ქუცმაცდება. აქვე მიმდინარეობს ნაწილობრივი ქიმიური მომწელებაც. კერძოდ, ნერწყვში არსებული ფერმენტების მეშეობით ნახშირწყლების დაშლა იწყება. საქმლის ქიმიური დამუშავება კუჭში, შემდგომ კი ნაწლავებში გრეგდება, სადაც საკვების ძირითადი კომპონენტების (ამინომუაგების, მონოსაქარიდების, თავისუფალი ცხიმოვანი მუაგების, მონოგლიცერიდებისა და ა.შ.) შეწოვა ხდება. წყლის ძირითადი მასა მსხვილ ნაწლავში შეიწოვება, რაც მომწელებელი

საკვების გამკვირებასა და ფეკალური მასების ჩამოყალიბებას განაპირობებს.

საქმლის მომწელებელი არხის კედელი მთელ სიგრძეზე აგებულების საერთო გეგმით ხასიათდება. არხის კედლის უმეტეს უბანში ოთხი – *ლორწოვანი, ღორწქეშა, კუნთოვანი და სეროზული გარსი* განირჩევა.

ლორწოვანი გარსის პირველ შრეს *ეპითელური ფირფიტა* ქმნის. ღორწოვანი გარსის ეპითელური ფირფიტა:

- ნაწლავის ღრუს შიგთავსსა და ორგანიზმის შიგა გარემოს შორის შერჩევითი გამტარებლობის მქონე ბარიერია;
- საკვების მომწეებასა და შეწოვაში მონაწილეობს;
- წარმოქმნის მთელ რიგ პორმონებს, რომლებიც საქმლის მომწელებელი სისტემის ორგანოების მუშაობაზე ახდენს გავლენას;
- გამოიმუშავებს ღორწოს, რომელიც ღორწოვანი გარსის ზედაპირს ასველებს და იცავს.

ეპითელური ფირფიტის ქვეშ *ლორწოვანი გარსის საკუთარი ფირფიტა* მდებარეობს. ეს უკანასკნელი ფაშარი უფორმო ბოჭკოვანი ქსოვილით იქმნება. იგი სისხლძარღვებით, ლიმფური ძარღვებითა და ნერვებით არის მდიდარი. აქა-იქ გლუეკუნთოვანი უჯრედებიც გეხდება. საქმლის მომწელებელი მილის უმეტეს ნაწილში საკუთარი ფირფიტის ქვეშ მდებარეობს კუნთოვანი ბოჭკოებისაგან შექმნილი შრე, რომელსაც *ლორწოვანი გარსის კუნთოვანი ფირფიტა* ეწოდება. ჩვეულებრივ, მასში კუნთოვანი ბოჭკოების ორი შრე განირჩევა. შიგნითა შრე შედარებით თხელია და კუნთოვანი ბოჭკოების ირგვლივ

(ცირკულარული) განლაგებით ხასიათდება. გარეთა შრე გასწვრივ განლაგებული კუნთოვანი ბოჭკოებით იქმნება. ლორწოვანი გარსის კუნთოვანი ფირფიტა უზრუნველყოფს ლორწოვანი გარსის მოძრაობას, რაც საჭმლის მომწელებელი მილის კედლის საერთო მოძრაობისაგან დამოუკიდებელია. კუნთოვანი ფირფიტის შეკუმშვა ლორწოვან გარსში ნაოჭების წარმოქმნასა და, შესაბამისად, საკვებთან შეხების ზედაპირის გაზრდას უზრუნველყოფს. კუნთოვანი ფირფიტა ლორწოვან გარსს ლორწვევა ჩანაფენისაგან გამოჰყოფს.

ლორწვევა ჩანაფენი იქმნება მკერძის შემაერთებელი ქსოვილით, რომელშიც დიდი რაოდენობით სისხლისა და ლიმფური ძარღვებია. აქვე მდებარეობს **ლორწვევა ან მვისნერის ნერვული წნული**.

აღსანიშნავია, რომ ანატომიურად (შეუიარაღებელი თვალთ) ლორწოვან გარსსა და ლორწვევა ჩანაფენს შორის საზღვრის გარჩევა პრაქტიკულად შეუძლებელია, რის გამოც მათ ერთი, ლორწოვანი გარსის სახელწოდებით აერთიანებენ.

ლორწოვანი გარსის საკუთარ ფირფიტასა და ლორწვევა ჩანაფენში მდებარეობს დიდი რაოდენობით **ლიმფური ფოლიკულები**, რომლებიც ორგანიზმს ბაქტერიული ინვაზიისაგან იცავს. საკუთარ ფირფიტაში დიდი რაოდენობით მაკროფაგები და ლიმფოციტებია, რომელთა ნაწილი აქტიურად გამოიმუშავენს ანტისხეულებს. აქ წარმოქმნილი ანტისხეულების უმეტესობა A კლასის იმუნოგლობულინებია (IgA), რომლებიც ეპითელიური უჯრედების მიერ გამოიმუშაებულ სეკრეციულ ცილას უკავშირდება და ამ სახით ნაწლავის სანათურში გამოიყოფა. ეს კომპლექსი ორგანიზმს ბაქტერიებისა და ვირუსების ინვაზიისაგან იცავს. IgA პროტეოლიზური ფერმენტების მოქმედების მიმართ მდგრადობით ხასიათდება და, ამდენად, ნაწლავის

სანათურში პროტეაზებთან თანაარსებობა შეუძლია.

ლორწვევა გარსის ქვეშე **კუნთოვანი გარსი** მდებარეობს, რომელიც კუნთოვანი ბოჭკოების **ორგელივი (შინთია)** და **სივრძივი (გარეთა)** კონებისაგან შექმნილ შრეებს შეიცავს. კუნთოვანი გარსის შეკუმშვა საჭმლის მომწელებელი მილის გასწვრივ საკვების გადაადგილებას უზრუნველყოფს. საჭმლის მომწელებელი არხის კუნთოვან გარსში მეორე ნერვული წნული მდებარეობს, რომელსაც **აუერბახის ნერვული წნული** ეწოდება. ეს წნულები ნერვული უჯრედების გროვებს შეიცავს, რომლებიც მცირე ზომის პარასიმპატიკურ განგლიებს წარმოქმნის. ავტონომიური ნერვული სისტემის პრე- და პოსტგანგლიური ნერვული ბოჭკოების კარგად განვითარებული ქსელი და ვისცერული მგრძობიარე ნერვული ბოჭკოები განგლიებს შორის კავშირებს უზრუნველყოფს. განგლიების რაოდენობა საჭმლის მომწელებელი სისტემის სხვადასხვა უბანში სხვადასხვაა. მათი მაქსიმალური რაოდენობა მოძრაობის მძლავრი აქტივობის უბნებში შეინიშნება. კუნთოვანი გარსის შრეებს შორის სისხლისა და ლიმფური ძარღვებით მდიდარი შემაერთებულ ქსოვილოვანი ჩანაფენი მდებარეობს.

და ბოლოს, **გარეთა გარსი**, რომელიც საჭმლის მომწელებელი მილის დიაფრაგმის ქვემოთ მდებარე ნაწილში **სეროზული გარსის** სახით გვხვდება. ეს თხელი, შემაერთებული კონიანი წარმონაქმნია, რომელიც გარედან ერთშირიანი ბრტყელი ეპითელიუმით – მეზოთელიუმით არის დაფარული. დიაფრაგმის ზემოთ გარეთა გარსი მხოლოდ შემაერთებული ქსოვილოვანი წარმონაქმნია და მას **ადვენტიციური გარსი** ეწოდება.

საჭმლის მომწელებელი მილის შენების ერთიანი კანონზომიერების არსებობის მიუხედავად, მისი ცალკეული უბნები შენების

გარკვეული სპეციფიკით ხასიათდება, რაც ამ უბნებში საჭმლის მონელების პროცესის სპეციფიურ მიმდინარეობას განაპირობებს.

პირის ღრუ

პირის ღრუს ლორწოვანი გარსის ეპითელიური ფირფიტა მრავალშრიანი გაურქოვანებელი ეპითელიუმით იქმნება. ტუჩების მიდამოში ეპითელიუმი თანდათანობით რქოვანდება. საკუთარი ფირფიტა დერილებს ქმნის და შეუქმნევლად გადადის ლორწქეშა ჩანაფენში, რომელშიც წვრილი სანერწყვე ჯირკვლები მდებარეობს.

პირის ღრუს სახურავს ქმნის მაგარი და რბილი სასა, რომლებიც ასევე მრავალშრიანი ეპითელიუმით არის დაფარული. მაგარი სასის ლორწოვანი გარსი პირდაპირ ძვალზე მდებარეობს. რბილი სასის მიდამოში ლორწოვანი გარსის ქვეშ ლორწქეშა ჩანაფენია, რომელშიც დიდი რაოდენობით სეროზული სანერწყვე ჯირკვლები მდებარეობს. ლორწქეშა ჩანაფენის ქვეშ ჩონჩხის კუნთოვანი ქსოვილის ბოჭკოთა კონებია. რბილი სასის ქვემო კიდის ცენტრალურ ნაწილში მცირე ზომის, კონუსის ფორმის გამონაზარდია, რომელსაც *სასის ნაქი* ეწოდება. ნაქის საფუძველს ჩონჩხის კუნთოვანი ქსოვილი და ფაშარი შემაერთებული ქსოვილი ქმნის. გარედან ნაქი მრავალშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმით არის დაფარული.

იშა

ენა კუნთოვანი ორგანოა. მის ძირითად სისქეს ქმნის ჩონჩხის განივზოლიანი კუნთოვანი ქსოვილი, რომელიც გარედან ლორწოვანი გარსით არის დაფარული. ლორწოვანი გარსის ეპითელიური ფირფიტა მრავალშრიანი ბრტყელი გაურქოვანებელი ეპითელიუმით იქმ-

ნება, რომელიც ენის ზოგიერთ უბანში გარქოვანებას განიცდის. ლორწოვანი გარსის შენება ენის სხედასხვა უბანში სხედასხვანაირია. ენის ქვედა ზედაპირზე ლორწოვანი გარსი სადაა, ზედა ზედაპირზე კი მას უსწორმასწორო ფორმა აქვს. ამ მიდამოში ლორწოვანი გარსი მრავლობით შემადგენლობას ქმნის, რასაც *დერილები* ეწოდება (სურ. 18-1).

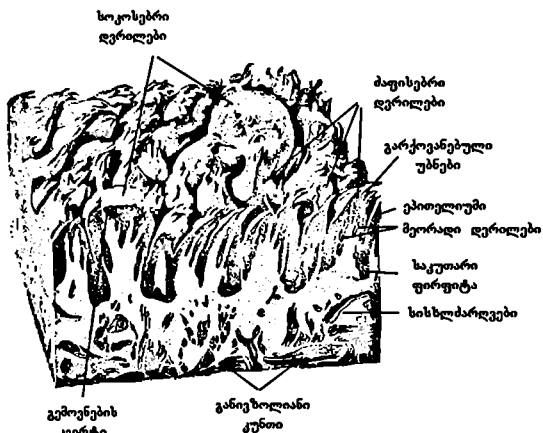
ენის ზედაპირზე არსებული დერილები ფორმის მიხედვით ოთხ ტიპად იყოფა.

➤ *მაფისებრი დერილები* – მათ წაგრძელებული, კონუსის მაგვარი ფორმა აქვთ. მათი რაოდენობა საკმაოდ მაღალია და ისინი ენის მთელ ზედაპირზე გვხვდება. მათი მფარავი ეპითელიუმი ნაწილობრივ გაურქოვანებას განიცდის (სურ. 18-2);

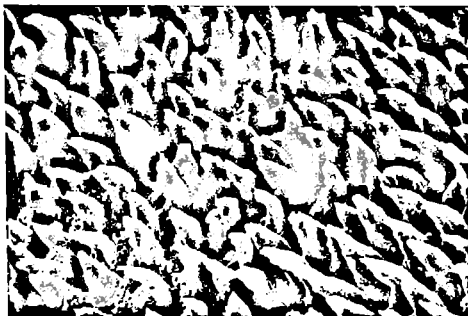
➤ *სოკოსებრი დერილები* – ფორმით სოკოს წააგავს, ვინაიდან ეიწრო ფეხი და გლუვი ზედაპირის მქონე გაფართოებული ზედა ნაწილი აქვს. მათ ზედა ზედაპირზე გემოვნების კერტები მოთავსებულია. აღნიშნული დერილები მაფისებრი დერილებს შორის არარეგულარულად გვხვდება (სურ. 18-3);

➤ *ფოთლისებრი დერილები* – ადამიანში სუსტად არის განვითარებული. ისინი ძირითადად, ენის დორსო-ლატერალურ ზედაპირზე გვხვდება. მათ ფუძეში სეროზული სანერწყვე ჯირკვლების სადინრები იხსნება.

➤ *შემოზღუდული დერილები* – 7-12 დერილისაგან შემდგარი ჯგუფების სახით, ძირითადად, ენის უკანა ნაწილის V-ს მაგვარ რაიონში გვხვდება. ამ დერილებს მრგვალი ფორმა აქვს და მათი ზედაპირი სხვა დერილების ზედაპირთან შედარებით უფრო მაღლა მდებარეობს. მათ გარშემო ღარია, რომელშიც *სეროზული (ფონ ებნერის) სანერწყვე ჯირკვლების* მრავალი სადინარი იხსნება. ასეთი აგებულება გემოვნების კერტების ზედაპირზე სითხის მუდმივ დინებას უწყობს



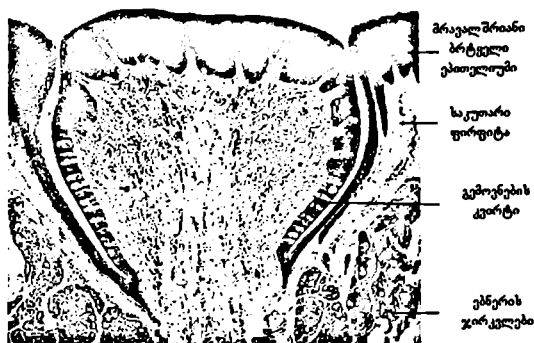
სურ. 18-1. ენის ზედა ზედაპირის აგებულების სქემა (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით)



სურ. 18-2. ბოცვერის ენის ძაფისებრი ღერილების სკანოგრამა (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994)



სურ. 18-3. ბოცვერის ენის ღორწოვანი გარსის ქისტოლოგიური პრეპარატი. ჩანს სოკოსებრი ღერილები გემოვნების კეირტებით (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994)



სურ. 18-4. შემოზღუდული დერილის ჰისტოლოგიური პრეპარატი (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994)

ხელს. ამ დერილების კიდების გასწვრივ დიდი რაოდენობით გემოვნების კვირტებია მოთავსებული (სურ. 18-4). აქვე გამოჩნდება ფერმენტი *ლიპაზა*, რომელიც საგარაუდოდ ხელს უშლის გემოვნების კვირტების ზემოთ პიდროფობური შრის წარმოქმნას. სითხის მუდმივი დინება გემოვნების კვირტების მახლობლად საკვების ნამცეცების მოშორებას უწყობს ხელს, რის გამოც ისინი ახალი გემოვნებითი სტიმულის წარმოსაქმნელად ყოველთვის მზადყოფნაში არიან.

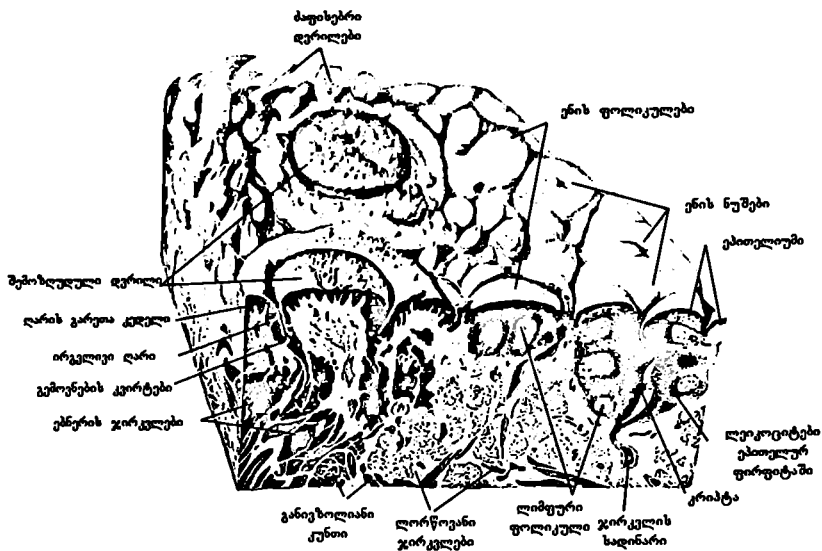
ენის ღორწოვანი გარსი კუნთოვან ფორფიტას არ შეიცავს. ენაში არც ღორწიქვეშა გარსი არ არის. საკუთარი ფორფიტის შემადგენელი ქსოვილი ღრმად ჩადის კუნთოვან გარსში, რის გამოც ღორწოვანი გარსი მჭიდროდ უკავშირდება კუნთოვან გარსს. ღორწიქვეშა გარსის არსებობა მხოლოდ ენის ძირში, ქვემო ზედაპირზეა დამახასიათებელი.

კუნთოვან გარსში კუნთოვანი ბოჭკოები სამი მიმართულებით კვეთს ერთმანეთს და ენის სისქეში სამ შრეს ქმნის. შრეები ერთმანეთისაგან გამოყოფილია შემადგენელ ქსოვილოვანი ჩანაფენებით, რომელშიც დიდი რაოდენობით ენის სანერწყვე ჯირკვლები მდებარეობს.

ენის ღორსალური ზედაპირის უკანა ერთი მესამედი წინა ნაწილისაგან V-ს ფორმის საზღვრით არის გამოყოფილი. ამ საზღვრის უკან ენის ზედაპირი მცირე შემადლებას ქმნის, რომელშიც ორი ტიპის ლიმფური გროვაა: ლიმფური ფოლიკულების მცირე დაჯგუფებები და ენის ნუშები, სადაც ლიმფური ფოლიკულები ღორწოვანი გარსის ჩაღრმავებების (კრიპტების) ირგვლივ არის დაგროვილი (სურ. 18-5).

ს ა ს ბ

ხახა პირის ღრუსა და საკმლის მომწვანებელ (ერთი მხრივ) და სასუნთქ (მეორე მხრივ) სისტემებს შორის გარდაამავალი უბანია. ხახის ზედაპირი, რესპირაციული ნაწილის გამოკლებით, მრავალშრიანი ბრტყელი გაურქოვანებელი ეპითელიუმით არის დაფარული. რესპირაციულ ნაწილში ზედაპირს მრავალრიგიანი, მოციმციმე ეპითელიუმი ქმნის. ხახის კედელში ნუშები და მრავალი წვრილი სანერწყვე ჯირკვლი მდებარეობს. ღორწოვანი გარსის ქვეშ კუნთოვანი გარსის ირგვლივ და გასწვრივ შრეებია მოთავსებული.

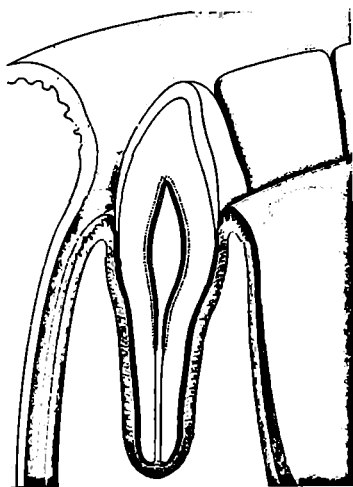


სურ. 18-5. ენის უკანა ნაწილის ზედა ზედაპირის აგებულების სქემა (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994)

კბილი

მოზრდილ ადამიანს 32 ძირითადი (მუდმივი) კბილი აქვს. ისინი ზედა და ქვედაყბის ძელების ბილატერალურ რკალებში სიმეტრიულად (8 კბილი თითოეულ კვადრანტში) არის განლაგებული. მათ შორის 2 საჭრელი, 1 ეშვი, 2 პრემოლარი და სამი მუდმივი მოლარია. 20 მუდმივ კბილს წინამორბედი მოსაცვლელი კბილები აქვს. დანარჩენებს (ე.წ. მუდმივ კბილებს) წინამორბედები არა აქვს.

თითოეული კბილი გეირგეინის, ყელისა და ფესვისაგან შედგება (სურ. 18-6). გეირგეინი კბილის ის ნაწილია, რომელიც ღრძილის ზემოთ მდებარეობს. ფესვი (რომელიც შეიძლება რამოდენიმე იყოს) კბილს ამაგრებს ძვლოვან ღრუში, რომელსაც ალვეოლა



სურ. 18-6. კბილის აგებულების სქემა. (Alan Stevens, James S. Lowe Human Histology, second edition, Mosby, 1999, მიხედვით).

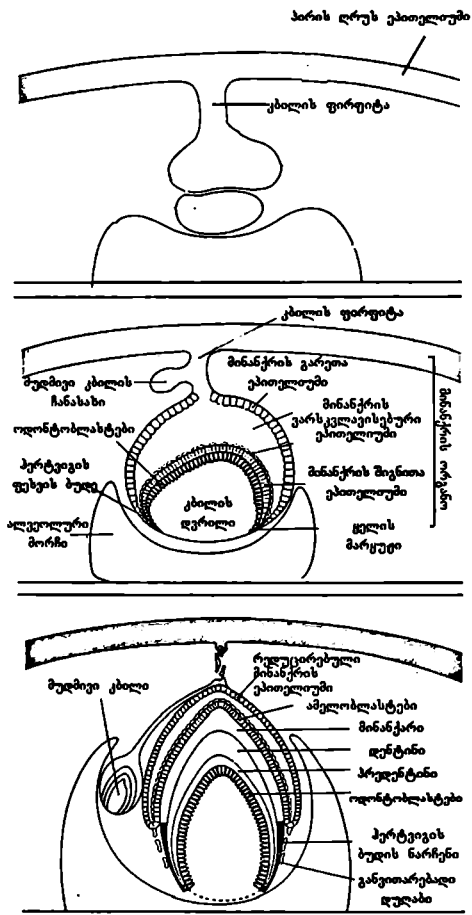
ეწოდება. თითოეულ ალვეოლაში მხოლოდ ერთი კბილი მდებარეობს. გვირგვინსა და ფესვს შორის გარდამაეალ უბანს *ყელი* ეწოდება. გვირგვინი გარედან მინანქრით, ხოლო ფესვი დულაბით არის დაფარული. ისინი ერთმანეთს ყელის მიდამოში უკავშირდება მინანქარ-დულაბის შეერთებით. კბილის მთელ სიგრძეზე მინანქრისა და დულაბის ქვეშ მდებარეობს დენტინი, რომელიც კბილის ცენტრში არსებულ ღრუს, ე.წ. *პულპის კამერას* შემოსაზღვრავს. კბილის ღრუ *პულპით* არის ამოვსებული. იგი კბილის მთელ სიგრძეს იკავებს და კბილის ფესვის მწვერვალზე არსებულ კბილის არხს უერთდება. ამ არხის მეშვეობით პულპაში სისხლძარღვები, ლიმფური ძარღვები და ნერვები შემოდის. კბილი კბილბუდეში (ალვეოლაში) პერიოდონტული იოგის მეშვეობით მაგრდება. ეს უკანასკნელი კოლაგენურ-ფიბროზული წარმონაქმნია. კბილის შემადგენელი ნაწილებიდან მინანქარი ექტოდერმული წარმოშობისაა, კბილის დანარჩენი კომპონენტები კი – მეზოდერმისა და ნერვული ქედის უჯრედებისაგან წარმოიქმნება.

კბილის ბანშითარმბა. ემბრიონული განვითარების დაახლოებით მე-6-ე კვირაზე პირის ღრუს ეპითელიუმის (ექტოდერმის) ბაზალური შრის უჯრედები მრავლდება და ქვეშმდებარე მეზოდერმაში ჩაიდრიკება (ეს უკანასკნელი ნერვული ქედის წარმონაქმნია). ამ ჩანაზარდს ნალის ფორმა აქვს და მას *კბილის ფირფიტა* ეწოდება. კბილის ფირფიტა სიმეტრიულად ორივე ყბაში წარმოიქმნება. მოგვიანებით თითოეულ ფირფიტაში წარმოიქმნება 10 მაღალი მიტოზური აქტივობის მქონე უბანი, ე.წ. *კბილის კვირტი*, რომელიც კბილის ნერვებს აძლევს დასაბამს. თითოეული კბილის კვირტი ექტომეზენქიმაში ჩაიზრდება, რომელიც, თავის მხრივ, საპირისპირო მიმართულებით იზრდება. ამის გამო

კბილის ნერგი თავდაპირველად ქუდაკის (*ქუდაკის სტადია*), ხოლო მოგვიანებით ზარის (*ზარის სტადია*) ფორმას ღებულობს. განვითარების ამ სტადიაზე კბილის ნერვს *მინანქრის ორგანო* ეწოდება. მის შემადგენლობაში *გარეთა*, *შუამდებარე* და *შიგნითა* უჯრედების შრეებს არჩევენ. ექტომეზენქიმის ნაწილს, რომელიც მინანქრის ორგანოშია მოქცეული და უშუალოდ შიგნითა ეპითელიუმს ეხება, *კბილის დერილი* ეწოდება. მინანქრის ორგანოს გარშემო არსებული მეზენქიმა მკვერიდება და *კბილის ჩანთას* ქმნის (სურ. 18-7).

მინანქრის ორგანო კბილის ფირფიტასთან დაკავშირებული რჩება წერილი ფეხით. რომელსაც *მინანქრის ორგანოს ყელს* უწოდებენ. მინანქრის ორგანოს *გარეთა ეპითელიუმი* მრავლობითი წერილი სისხლძარღვით არის გარშემორტყმული. *შუამდებარე უჯრედებს ეარსკელაგის ფორმა* აქვს და ამ ნაწილს *მინანქრის ორგანოს პულპას* უწოდებენ. *შიგნითა უჯრედები მაღალი, ცილინდრული ფორმისაა*. ეს უჯრედები მოგვიანებით *ამელობლასტებად* (მინანქრის უჯრედებად) დიფერენცირდება.

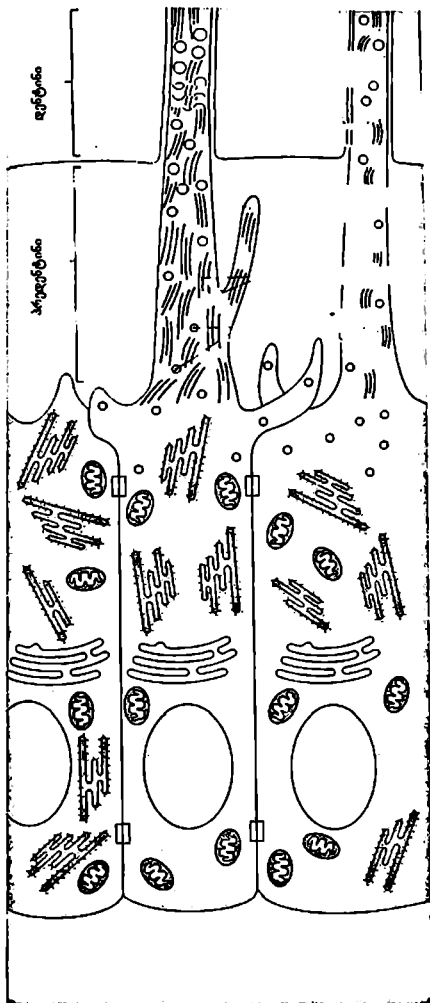
გარეთა ეპითელიუმი ირგვლივ მდებარე მეზენქიმისაგან უწყვეტი ბაზალური მემბრანით არის გამოყოფილი. ეს ბაზალური მემბრანა შემდგომში იდრიკება და შიგნითა ეპითელიუმს კბილის დერილის მეზენქიმისაგან გამოყოფს. იმ უბანს, სადაც გარეთა ეპითელიუმი შიგნითა ეპითელიუმში გადადის ყელის მარუევი ეწოდება. შიგნითა ეპითელიური უჯრედები კბილის დერილის მიმდებარე უჯრედების დიფერენციაციას აინდუცირებს. აღნიშნული უჯრედები ფორმას იცვლის და *ოდონტობლასტებად* (დენტინის უჯრედებად) დიფერენცირდება. *ოდონტობლასტები* პრედენტინის წარმოქმნას იწყებს, რომელიც, თავის მხრივ, ამელობლასტების დიფერენციაციასა



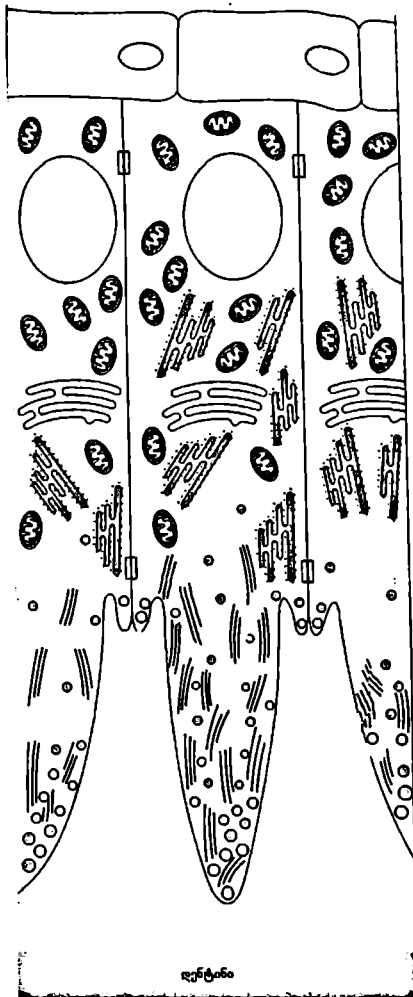
სურ. 18-7. კბილის განვითარების თანმიმდევრული სტადიები (Alan Stevens, James S. Lowe Human Histology, second edition, Mosby, 1999, მიხედვით).

და მინანქრის წარმოქმნას აინდუცირებს. ოღონტობლასტები გამოყოფს პროკოლაგენს, რომელიც პრედენტინის კოლაგენურ ბოჭკოებს წარმოქმნის (სურ. 18-8). ისინი კოლაგენური ფიბრილების მინერალიზაციაშიც მონაწილეობენ, რასაც დენტინის წარმოქმნამდე მიეყვართ. დენტინის წარმოქმნას-

თან ერთად, ოღონტობლასტების სხეულები პულპაში რჩება, ხოლო მათი მორჩევი დენტინის შემადგენლობაში შესაბამის მილაკებში განთავსდება. დენტინის წარმოქმნა ამელობლასტების დიფერენციაციასა და მინანქრის სეკრეციას განაპირობებს (სურ. 18-9). ამელობლასტები



სურ. 18-8. ოლონობლასტებისა და დენტინოგენების სქემა. (Alan Stevens, James S. Lowe Human Histology, second edition, Mosby, 1999, მიხედვით).



სურ. 18-9. ამელობლასტებისა და ამელოდენტოციტების სქემა. (Alan Stevens, James S. Lowe, Human Histology, second edition, Mosby, 1999, მიხედვით).

დიფერენციაციის პროცესში თავის პოლარობას იცვლის. მათი ბაზალური ნაწილი, რომელიც ბაზალურ მემბრანაზე მდებარეობს აპიკალური ხდება და პირიქით. მინანქრის ორგანული მატრიქსის გამოყოფა ყოფილი ბაზალური ზედაპირიდან იწყება. როგორც ბაზალური, ისე აპიკალური ზედაპირების ირგვლივ ბრმა სარტყლები მდებარეობს. გოლჯის აპარატი და მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადე ბირთვსა და ფუნქციურ აპიკალურ (ყოფილ ბაზალურ) ნაწილს შორის მდებარეობს. დენტინისაკენ მიმართული ზედაპირის მხრიდან ციტოპლაზმური მორჩი წარიზიდება, საიდანაც მინანქრის მატრიქსის სეკრეცია ხდება. ამ მორჩის ტომესის მორჩი ეწოდება. მორჩის ლატერალური ზედაპირიდან პრიზმათაშორისი მატრიქსის, ხოლო მწვერვლიდან პრიზმების მატრიქსის ჩალაგება ხდება. ამელობლასტების როლი მინანქრის გაკირვის პროცესში ბოლომდე ნათელი არ არის. ფაქტია, რომ პიდროქსიაპატიტის მარცვლები თავდაპირველად სწორედ მატრიქსში ლაგდება. ეს უკანასკნელი შემდგომში მთლიანად იშლება, საეარაუდოდ თვითონ ამელობლასტების მიერ. მინანქრის წარმოქმნის დამთავრებისათვის მინანქრის ორგანო წარმოდგენილია მრავალშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმით, რომელიც კბილის ამოჯრის შემდეგ სწრაფად განილევა.

კბილის გეორგინის სრული ჩამოყალიბების შემდეგ კბილის ამოჯრამდე კბილის ყელის მარჯუი აპიკალური მიმართულებით იზრდება და კბილის ღეროლს გარს ეკერის. მისგან ყალიბდება კბილის ფესვის კერტეგის ბუდე, რომელიც მინანქრის გარეთა და შიგნითა ეპითელიუმის შერწყმის შედეგს წარმოადგენს. შიგნითა შრე ოდონტობლასტების დიფერენციაციას აინდუცირებს, რომლებიც თავის მხრივ, ფესვის დენტინის წარმოქმნას იწყებს. დენტინის წარმოქმნის შემდეგ კერტეგის ბუდე ირ-

ღვევა და კბილის ჩანთის მეზენქიმოციტები ცემენტობლასტებად დიფერენცირდება. ამ პროცესს დენტინი აინდუცირებს. ცემენტობლასტები დულაბის წარმოქმნას იწყებს.

მინანქარი ადამიანის სხეულში ყველაზე მაგარი კომპონენტია. მასში კალციუმის შემცველობა 95-97%-ს აღწევს. კალციუმის მარილები, ძირითადად, პიდროქსიაპატიტის მარცვლების სახით არის წარმოდგენილი. დანარჩენ ნაწილს წყალი და ორგანული ნივთიერება ქმნის. მინანქრის ორგანული მატრიქსი კოლაგენურ ბოჯკოებს არ შეიცავს. მის შემადგენლობაში შედის ორი განსხვავებული კლასის ცილა, რომელთაც *ამელოგენებსა* და *ენამელინებს* უწოდებენ. ამ ცილების როლი მინანქრის მინერალური შემცველობის ჩამოყალიბებაში აშკარად ინტენსიური კვლევის საგანს წარმოადგენს.

მინანქარი შედგება პიდროქსიაპატიტის კრისტალების წაგრძელებული ფორმის სეეტებისაგან, რომლებსაც *მინანქრის პრიზმებს* უწოდებენ (სურ. 18-10). ისინი ერთმანეთს *პრიზმათაშორისი მინანქრით* უკავშირდება, რომლის შემადგენლობაში ასევე პიდროქსიაპატიტის მარცვლები შედის. მათ შორის განსხვავებას მხოლოდ კრისტალების სხვადასხვა მიმართულებით განლაგება ქმნის. თითოეული პრიზმა მინანქრის მთელ სისქეს იკავებს.

მინანქრის მატრიქსს *ამელობლასტები* წარმოქმნის. მინანქრის უჯრედები მაღალი ცილინდრული ფორმისაა (სურ. 18-11). ბირთვის მიმდებარე უბანში დიდი რაოდენობით მიტოქონდრიები მდებარეობს. ბირთვის ზემოთ გოლჯის კომპლექსი და მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადის არხებია. ამელობლასტების აპიკალურ ზედაპირზე ერთი გრძელი ციტოპლაზმური გამონაზარდია, რომელსაც *ტომესის მორჩი* ეწოდება. ეს მორჩი შეიცავს დიდი რაოდენობით სეკრეციულ გრანულებს,

რომლებშიც მინანქრის მატრიქსის ცილებია მოთავსებული.

დენტინი ძელის მაგარ ქსოვილებს ეკუთვნის, თუმცა იგი მინანქართან შედარებით კალციუმის უფრო დაბალი შემცველობით ხასაითდება. მისი ორგანული მატრიქსი I ტიპის კოლაგენითა და გლიკოზამინოგლიკანებით, ხოლო არაორგანული – პიდროქსიაპატიტის მარცვლებით იქმნება. ორგანულ მატრიქსს დენტინის უჯრედები – **ოდონტობლასტები** წარმოქმნის. ოდონტობლასტები დენტინისა და პულპის საზღვარზე მდებარეობს. ისინი პოლარული უჯრედებია და ორგანული მატრიქსის სეკრეციას მხოლოდ ერთი, დენტინისაკენ მიმართული ზედაპირიდან აწარმოებს. მათი სეკრეციული გრანულები პროკოლაგენს შეიცავს. ოდონტობლასტების დენტინისაკენ მიმართულ ზედაპირზე მდებარეობს მცირედ დატოტილი ციტოპლაზმური მორჩები (**ტომისის მორჩი**), რომლებიც დენტინის სისქეში ზედაპირის პერპენდიკულარულად შედის (სურ. 18-12). ეს მორჩები დენტინის გასქელებასთან ერთად თანდათან გრძელდება. ისინი მდებარეობენ დენტინში მცირე ზომის მილაკებში (სურ. 18-13), რომლებიც დენტინ-მინანქრის საზღვარზე იტოტება. უჯრედის სხეულის მახლობლად ოდონტობლასტის მორჩი 3-4მკმ სისქისაა და მთელ სიგრძეზე თანდათანობით ვიწროვდება.

ოდონტობლასტის მიერ გამოშუშავებული მატრიქსი თავიდან გაუკირავია და მას **პრედენტინი** ეწოდება. პრედენტინის გაკირავისათვის საჭირო მინერალური ნივთიერებები ოდონტობლასტებში ე.წ. მატრიქსული ვეზიკულების სახით მდებარეობს. ეს ვეზიკულები შეიცავს პიდროქსიაპატიტის ნაზ კრისტალებს, რომლებსაც უჯრედი პრედენტინის მიდამოში გამოყოფს.

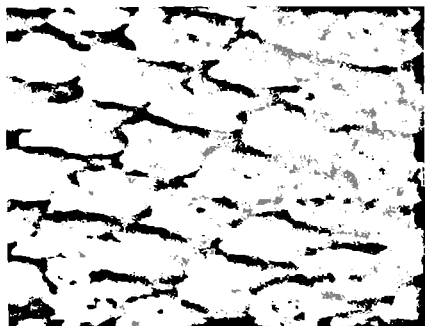
ძელისაგან განსხვავებით, დენტინი ოდონტობლასტების დესტრუქციის შემდეგაც გაკირული რჩება. შესაბამისად, კბილის შენარჩუნების შესაძლებლობა პულპისა და ოდონტობლასტების დაზიანების შემთხვევაშიც არსებობს.

პულპა კბილის ფაშარი შემაერთქსოვილოვანი წარმონაქმნია. მისი ძირითადი შემადგენელი კომპონენტები ოდონტობლასტები, ფიბრობლასტები, თხელი კოლაგენური ფიბრილები და გლიკოზამინოგლიკანებით მდიდარი უჯრედშორისი ნივთიერებაა. პულპა კარგი სისხლმომარაგებითა და ინერვაციით ხასიათდება. სისხლძარღვები და მიეღინური ნერვული ბოჭკოები პულპაში კბილის ხერხულით აღწევს და აქ მრავლობით ტოტს ქმნის. ზოგიერთი ნერვული ბოჭკო მიეღინის გარსს კარგავს და დენტინის მილაკებში აღწევს.

კბილის საყრდენ აპარატს, რომელიც მას კბილბუდეში ამაგრებს, **დულაბი**, **პერიოდონტეუმი**, **ალვეოლური ძვალი** და **ღრძილი** ეკუთვნის.

დულაბი დენტინის ფესვის მიდამოში ფარავს და შემადგენლობით ძელის მსგავსია. აქვე უნდა აღინიშნოს, რომ მასში კაეერისის სისტემის არსებობა დამახასიათებელი არ არის. დულაბი უფრო სქელია ფესვის აპიკალურ ნაწილში, სადაც დულაბის უჯრედები – **ცემენტოციტები** მდებარეობს. ცემენტოციტები ოსტეოციტების მსგავსად მდებარეობს ლაკუნებში, რომლებიც ერთმანეთს უწერილესი არხების – კანალიკულების მეშვეობით უკავშირდება. დულაბი ლაბილური სტრუქტურაა და მასზე სხვადასხვა ფაქტორების მოქმედებას, შესაბამისად, ძველი ქსოვილის რეზორბციით ან ახალი ქსოვილის წარმოქმნით პასუხობს. პერიოდონტის იოგის დარღვევის შემთხვევაში, დულაბი ნეკროზს განიცდის და, შესაძლებელია, მისი რეზორბცია მოხდეს.

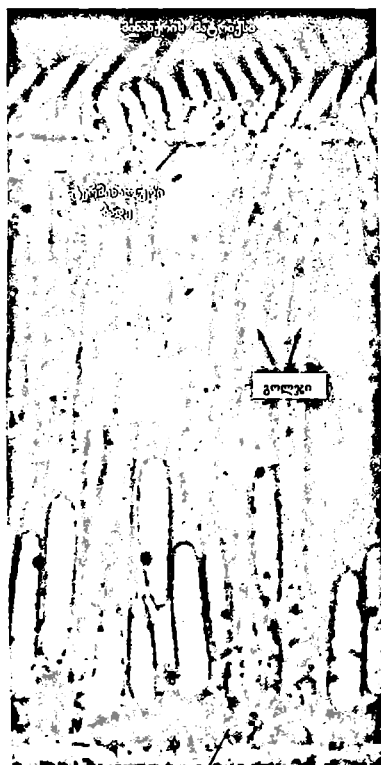
პერიოდონტული იოგი მეორეი ბოჭკოვანი შემაერთებელი ქსოვილით იქმნება. მისი კოლაგენური ბოჭკოები დულაბში აღწევს და კბილს კბილბუდის კედელთან ამაგრებს. ამავე დროს, იგი ალვეოლური ძელის პერიოსტეუმის როლს ასრულებს. პერიოდონტული იოგის მეშვეობით ღეჭვის დროს წარმო-



სურ. 18-10. ადამიანის მინანქრის პრიზმების სკანოგრამა (Alan Stevens, James S. Lowe Human Histology, second edition, Mosby, 1999, მიხედვით).

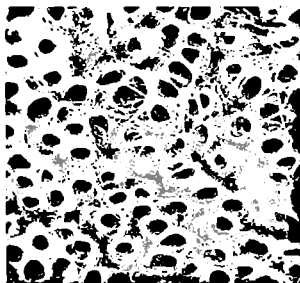


სურ. 18-12. ოდონტობლასტის აპიკალური ნაწილის ელექტრონოგრამა. ჩანს ტომისის მორჩი და პრედენტი. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994)



მიტოქონდრიები

სურ. 18-11. ამელობლასტების ელექტრონოგრამა (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994)



სურ. 18-13. დენტინის მილაკების სკანოგრამა (Alan Stevens, James S. Lowe Human Histology, second edition, Mosby, 1999, მიხედვით).

ქმნილი მექანიკური ძალა პირდაპირ ძვალზე არ მოქმედებს და, შესაბამისად, იცავს მას ლოკალური რეზორბციისაგან. პერიოდონტული იოგის კოლაგენი განახლების მაღალი ხარისხით ხასიათდება. კოლაგენურ ბოჭკოებს შორის არსებული სივრცე გლიკოზამინოგლიკანებით არის სავსე.

ალეგოლური ძვალი უშუალოდ პერიოდონტულ იოგს ეხება. იგი ტლანტბოჭკოვანი ძვლოვანი ქსოვილით იქმნება. პერიოდონტული იოგის ბოჭკოების კონები, ერთი მხრივ, ალეგოლური ძვლის მატრიქსს უკავშირდება, მეორეს მხრივ, კი - დულაბში აღწევს და ამ ორ სტრუქტურას ერთმანეთთან აკავშირებს. ალეგოლური ძვლის გავლით სისხლძარღვები და ნერვები კბილში აღწევს.

ღრძილი გარედან დაფარულია ლორწოვანი გარსით, რომელიც ზედა და ქვედაყბის ძვლების პერიოსტუმს მჭიდროდ უკავშირდება. ლორწოვანი გარსი მრავალშრიანი ბრტყელი გაურქოვანებელი ეპითელიუმითა და საკუთარი ფირფიტით იქმნება. ეს უკანასკნელი მრავლობით დერილს ქმნის. დერილის ეპითელიუმში მინანქარს უკავშირდება კუტიკულის მეშვეობით, რომელიც **გოტლობის ეპითელურ მიმაგრებას** ქმნის. ეპითელური უჯრედები კუტიკულას კემიდესმოსომების მეშვეობით უმაგრდება. მინანქარსა და ეპითელიუმს შორის მცირე ჩაღრმავებაა, რომელიც გვირგვინს უფლის გარს.

პირითადი (მუდმივი) კბილები. კბილის ფირფიტის ტუჩის მხრივ ზედაპირზე, ეპტოდერმული უჯრედების გროვა წარმოქმნის დამატებით ფირფიტას, რომელიც მუდმივი კბილის ჩანასახს წარმოადგენს. მათი განვითარება ისეთივე თანმიმდევრობით ხდება, როგორც მოსაცვლელი კბილების. მეორე და მესამე მოლარების ნერვები მხოლოდ დაბადების შემდეგ ყალიბდება.

აანშირი კლინიკასთან

კარეხი (ღრუ) - მინანქრის ზედაპირზე მკორე დონეებზე მიკროორგანიზმების დაგროვების შედეგად ვითარდება. ბაქტერიები მეტაბოლიზმის პროცესში შექვას გამოყოფენ, რომელიც კიდევ უფრო აზიანებს მინანქარს და ზრდის ღრუს. ფტორი მნიშვნელოვნად ზრდის მინანქარის სიმტკიცეს და რეზისტენტულს ხდის მას კარეხის მიმართ. განსაკუთრებით ეფექტურია ფტორის მოქმედება ბავშვთა ასაკში.

სანერწყვე ჯირკვლები

სანერწყვე ჯირკვლები ეგზოკრინული ჯირკვლებია, რომელთა სადინრები პირის ღრუში იხსნება. მათი სეკრეტი - ნერწყვი ასველებს პირის ღრუს ზედაპირს და საჭმლის მომნელებელ და დამცველობით ფუნქციებს ასრულებს.

პირის ღრუს კედელში უამრავი წერილი სანერწყვე ჯირკვალი და სამი წვეილი (ყბურა, ყბისქვეშა და ვინსქვეშა) დიდი სანერწყვე ჯირკვალი მდებარეობს.

წერილი სანერწყვე ჯირკვლები ლორწოვან გარსშია მოთავსებული და მათი მოკლე სადინრები პირდაპირ პირის ღრუს ეპითელიუმის ზედაპირზე იხსნება.

დიდი სანერწყვე ჯირკვლები პირის ღრუს ეპითელიუმისაგან საკმაოდ მოშორებით მდებარეობს და მას სადინრების რთული სისტემის მეშვეობით უკავშირდება. დიდი სანერწყვე ჯირკვლები აგებულების საერთო გემით ხასიათდება. მათ შორის არსებულ განსხვავებას სეკრეციული ნაწილების უჯრედული შემადგენლობა, და შესაბამისად, გამოყოფილი სეკრეტის ქიმიური შედგენილობა განსაზღვრავს.

დიდი სანერწყვე ჯირკვლები გარედან დაფარულია შემავრთქსოვილოვანი კაფსულით, რომელიც დიდი რაოდენობით კოლაგენურ ბოჭკოებს შეიცავს. კაფსულიდან შემავრთქსოვილოვანი ხარისხები ჯირკვლის სისქეში შედის და მას წილაკებად ყოფს. სისხ-

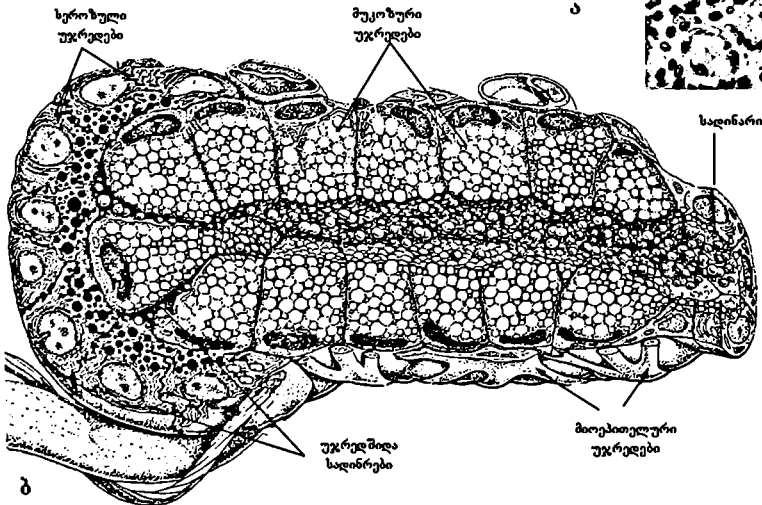
ლძარღვები და ნერვებიც ამავე გზით აღწევს ორგანოში. ჯირკვლის თითოეული სეკრეციული ნაწილი და სადინარი კარგად განეთარებული სისხლძარღვოვანი და ნერვული წნულითაა გარშემორტყმული.

მზისძვევა ჯირკვალში. ყბისქვეშა სანერწყვე ჯირკვალი დატოტილი ალვეოლურ-მილაკოვანი ჯირკვალთა შიშვითაა შექმნილი და შერეული (ლორწოვან-სეროზული) ტერმინალური ბოლოები შედის. სეროზული ტერმინალური ბოლოები ალვეოლური ტიპისაა. სეროციტები პირამიდული ფორმის უჯრედებია. მათი ფართო ბაზალური ნაწილები ბაზალურ ფირფიტაზე მდებარეობს, ხოლო ვიწრო აპიკალური ნაწილები სასათურშია გამოდრეკილი და ზედაპირზე

მიკროხაობებს შეიცავს. სეროციტებს ცილის მასინთეზებელი უჯრედისათვის დამახასიათებელი აგებულება აქვთ (იხ. თავი 5). შერეული ტერმინალური ბოლოს ლორწოს მასინთეზებელი უჯრედებისაგან (მუკოციტებისაგან) შექმნილი ნაწილი მილაკოვანი ფორმისაა. მუკოციტები კუბური ან ცილინდრული ფორმის უჯრედებია. მათი ბირთვები ოვალურია და უჯრედის ბაზალურ ნაწილში მდებარეობს. ციტოპლაზმაში კარგად განეთარებული გოლჯის აპარატი და დიდი რაოდენობით ლორწოს შემცველი ბუშტუკებია. მილაკოვანი ტერმინალური ნაწილების ბოლოებზე სეროზული ნახევარმთვარეები მდებარეობს (სურ. 18-14).

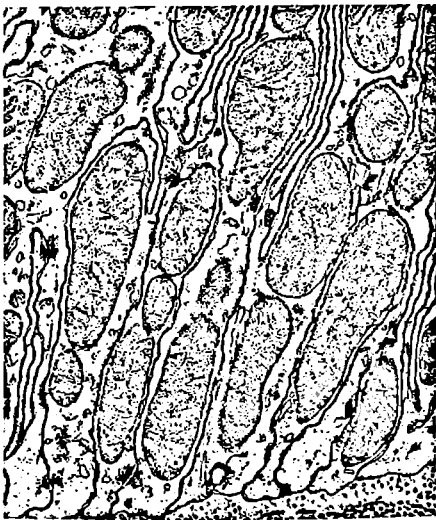
ჯირკვლოვანი უჯრედების ირგვლივ ბა-

სურ. 18-14. ა. ადამიანის ყბისქვეშა ჯირკვლის ჰისტოლოგიური პრეპარატი. განირჩევა სეროზული (მარცხნივ) და შერეული (მარჯვნივ) ტერმინალური ნაწილები მუკოზური უჯრედებითა და სეროზული ნახევარმთვარეებით. ბ. ადამიანის ყბისქვეშა სანერწყვე ჯირკვლის შერეული ტერმინალური ბოლოს აგებულების სქემა (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით)



ზალური მემბრანის სისქეში *მიოეპითელური უჯრედებია*. სეროზული აცინუსების ირგვლივ მდებარე მიოეპითელურ უჯრედებს დატოტვილი ფორმა აქვს. მათ *კალათისებურ უჯრედებსაც* უწოდებენ. ლორწოვან ტერმინალურ ბოლოებთან და სადინრებთან დაკავშირებულ მიოეპითელურ უჯრედებს თითისტარისებრი ფორმა აქვს და სადინრის სიგრძივი ღერძის გასწვრივ მდებარეობს.

სადინრების სისტემა *ჩართული სადინრებით* იწყება. მათი კვლელი კუბური ფორმის ეპითელური უჯრედებითაა ამოფენილი. ჩართული სადინრები *ზოლიან სადინრებში* გადადის, რომლებშიც ცილინდრული ფორმის ეპითელური უჯრედებია. ამ უჯრედების ბაზალურ ნაწილში მემბრანა ქმნის მრავლობით ნაოჭებს, რომელთა შორის დიდი რაოდენობით



სურ. 18-15. ებისქევა ჯირკვლის ზოლიანი სადინრის უჯრედების ბაზალური ნაწილის ელექტრონოგრაფია. ბაზალურ ინვაგინაციებში მრავალი მიტოქონდრიაა. შიაკციეთ ყურადღება დგმოსომებს, რომლებიც მეზობელი უჯრედების ბაზალურ ნაკეცებს აკავშირებს ერთმანეთთან. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით)

ნობით სიგრძივად მიმართული მიტოქონდრია (სურ. 18-15). ასეთი აგებულება იონთა ტრანსპორტში მონაწილე უჯრედებისათვის არის დამახასიათებელი. ზოლიანი სადინრები ერთიანდება და გადადის წილაქშორის შებენურთებელ ქსოვილში სადაც წილაქშორის სადინარს ქმნის. აღნიშნული სადინრები, თავდაპირველად ამოფენილია მრავალშრიანი კუბური ეპითელიუმით, რომელიც თანდათანობით მრავალშრიანი ცილინდრულით იცვლება. მთავარი სადინარი, რომელიც პირის ღრუში იხსნება, მრავალშრიანი ბრტყელი გაურქოვანებული ეპითელიუმით არის ამოფენილი.

უბაყურა ჯირკვალი. უბაყურა ჯირკვალი რთული, დატოტვილი ალკეოლური ჯირკვალია. მისი სეკრეციული ნაწილები *მხოლოდ სეროციტებით* იქმნება. ამ უჯრედების ციტოპლაზმა შეიცავს დიდი რაოდენობით ცილებს, რომელთა უმრავლესობა ამილაზებია. ჯირკვლის კაფსულაში დიდი რაოდენობით პლაზმური უჯრედები და ლიმფოციტებია. პლაზმური უჯრედები გამოიმუშავენ IgA-ს, რომლებიც სეკრეციულ კომპონენტს უკავშირდება. სეკრეციული კომპონენტი, თავის მხრივ, სეროციტებში და ჩართული და ზოლიანი სადინრების უჯრედებში გამოიმუშავდება. აღნიშნული კომპლექსი ნერწყვთან ერთად გამოიყოფა. იგი ფერმენტების მოქმედების მიმართ მაღალი მდგრადობით გამოირჩევა და პირის ღრუს პათოგენური აგენტის შემოქმედების საწინააღმდეგო იმუნურ დაცვით მექანიზმს ქმნის.

ენისქევა ჯირკვალი. ენისქევა ჯირკვალი დატოტვილი, ალკეოლურ-მილაკოვანი ჯირკვალია, რომელშიც *ლორწოვანი და შერეული ტერმინალური ნაწილები* გვხვდება. სუფთა სეროზული ტერმინალური ნაწილები ამ ჯირკვალში არ არსებობს. უჯრედებს შორის მუკოციტები ჭარბობს. სეროზული უჯრედები მხოლოდ სეროზულ ნახე-

ვარმთვარეებს ქმნის. ორივე ჯირკვალს ყბისქვეშა ჯირკვლის ანალოგიური სადინრების სისტემა აქვს.

საყლაპავი

საყლაპავი კუნთოვანი მილია, რომელიც ხახას კუჭთან აკავშირებს. მისი მეშვეობით საკვები პირის ღრუდან კუჭში ხვდება. საყლაპავის კედელი ოთხი გარსისაგან შედგება. ლორწოვანი გარსის ეპითელური ფირფიტა მრავალშრიანი ბრტყელი გაურქოვანებული ეპითელიუმით იქმნება (სურ. 18-16). საკუთარი ფირფიტა ფაშარი უფორმო ბოჭკოვანი ქსოვილით არის წარმოდგენილი, რომელშიც კუჭის მახლობლად *საყლაპავის კარდიული ჯირკვლები* მდებარეობს. ეს მარტივი ჯირკვლებია, რომლებიც ღორწოს გამოყოფს. მათ დასახელებას კუჭის კარდიულ ჯირკვლებთან მსგავსება განაპირობებს. ღორწოვანი გარსის კუნთოვანი ფირფიტა ორი თხელი შრისაგან შედგება. ღორწქვეშა ჩანაფენში საყლაპავის *საკუთარი ჯირკვლების* გროვებია, რომლებიც ასევე ღორწოს გამოყოფს.

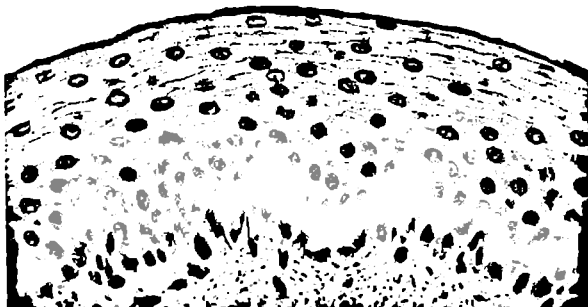
კუნთოვანი გარსი ორი, ირგვლივი და გასწვრივი შრეებისაგან შედგება. ამასთან დასაწყის ნაწილში იგი ჩონჩხის განივზოლიანი კუნთოვანი ქსოვილით არის წარმოდ-

გენილი, შუა ნაწილში განივზოლიან კუნთოვან ქსოვილთან ერთად გლუვი კუნთოვანი ქსოვილიც გვხვდება, ხოლო ბოლო ნაწილში კუნთოვანი გარსი მხოლოდ გლუვი კუნთოვანი ქსოვილისაგან შედგება. საყლაპავი გარედან დაფარულია შემაერთებულქსოვილოვანი გარსით – ადვენტიციით, რომელიც ირგვლივმდებარე შემაერთებულ ქსოვილში გადადის (სურ. 18-17). საყლაპავის დიფერენციაციის ქვეშ მდებარე ნაწილი სეროზული გარსით არის დაფარული.

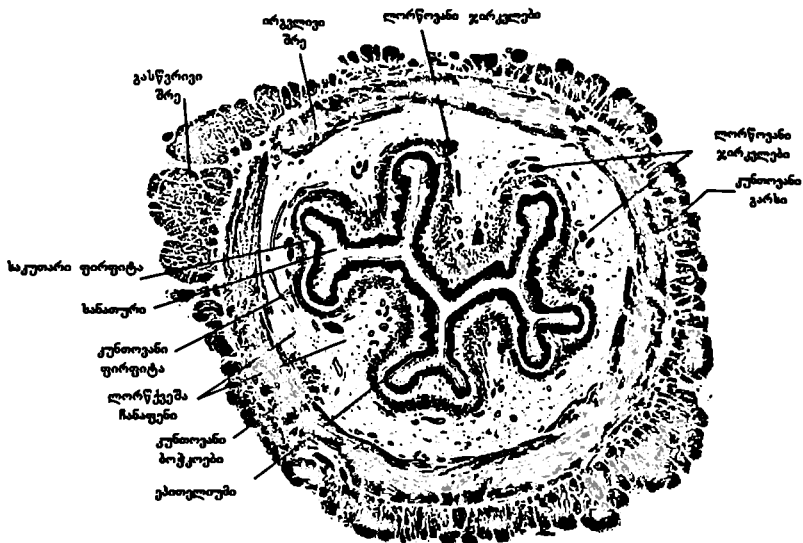
კუჭი

კუჭი საჭმლის მომნელებელი სისტემის გაგანიერებული სეგმენტია, რომელშიც საჭმლის ქიმიური დამუშავება მიმდინარეობს. ანატომიურად კუჭში *კარდიას (შესავალს), ფუნდუსს (ძირს), სხეულსა და პილორულ ნაწილებს* არჩევენ. მიკროსკოპის ქვეშ ფუნდუსისა და სხეულის უბნები შენებით ერთმანეთისაგან არ განირჩევა, რის გამოც პისტოლოგიურად კუჭს მხოლოდ სამ ნაწილად (კარდია, სხეული, პილორუსი) ყოფენ.

ღორწოვანი გარსი ქმნის *ნაოჭებს, ორმოებსა და ველებს* (სურ. 18-18). ღორწოვანი გარსის ეპითელური ფირფიტა მაღალი ცილინდრული ჯირკვლოვანი ეპითელიუმით იქ-

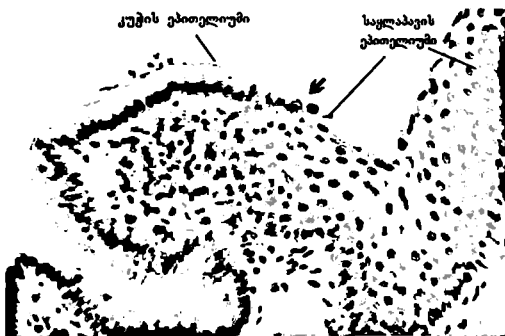


სურ. 18-16. მაიმუნის საყლაპავის ღორწოვანი გარსის ეპითელური ფირფიტის პისტოლოგიური სურათი (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).



სურ. 18-17. ადამიანის საყლაპავის ჰისტოლოგიური პრეპარატი (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

სურ. 18-18. კუჭის ლორწოვანი გარსის ზედაპირის სკანოგრამა. ჩანს ნაოჭები, ორმოები და მფარავი ჯირკვლოვანი უჯრედების ამობურცული აპიკალური ნაწილები (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით)



სურ. 18-19. კუჭისა (მარცხნივ) და საყლაპავის (მარჯვნივ) საზღვარი. ჰისტოლოგიური პრეპარატი. საყლაპავის მრავალ შრიანი ეპითელიუმში კუჭის ერთშრიანი ეპითელიუმით შეკვეთად იცვლება (მითითებულია ისრით) (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

ნება მფარავი ეპითელიუმის თითოეული უჯრედი ლორწოს გამოიმუშავებს. გამოყოფილი ლორწო ამ უჯრედების ზედაპირზე სქელ ფენას ქმნის და მათ მარილმჟავას მოქმედებისაგან იცავს. ეპითელიუმში სხვადასხვა ხარისხით იჭრება საკუთარ ფორფიტაში და კუჭის ორმოებს ქმნის. საკუთარი ფორფიტა იქმნება ფაშარი შემავრთი ბელი ქსოვილით, რომელშიც ამა თუ იმ რაოდენობით გლუკუკუნიოვანი და ლიმფოიდური რიგის უჯრედები მდებარეობს. საკუთარი ფორფიტის ქვეშ კარგად გამოხატული კუნთოვანი ფორფიტაა, რომელიც გლუვი კუნთოვანი ქსოვილით არის შექმნილი.

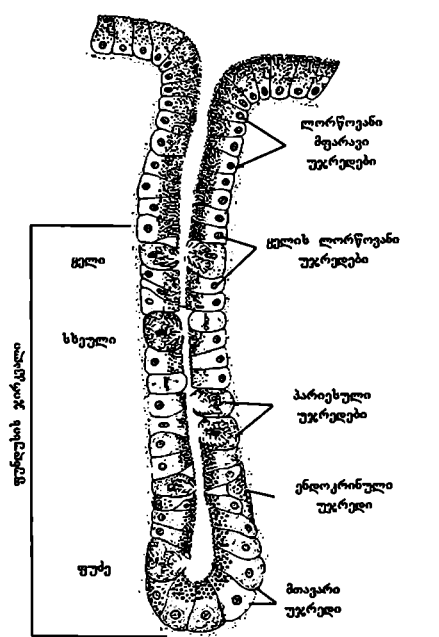
ლორწოვან გარსს კუჭის სხვადასხვა უბანში მეტნაკლებად განსხვავებული შენება აქვს.

კუჭის შესავალი საყლაპავსა და კუჭს შორის გარდამავალ ნაწილს წარმოადგენს (სურ. 18-19). მისი საკუთარი ფორფიტა **მარტივ დატოტილი მილაკოვან კარდიულ ჯირკვლებს** შეიცავს. იშვიათად, ჯირკვლის ტერმინალური ნაწილები შეიძლება დაიხვეს. მათი სერეციული უჯრედების უმრავლესობა ლორწოსა და ლიზოციმს (ფერმენტი, რომელსაც ბაქტერიების კვლის დაშლის უნარი აქვს) გამოიმუშავებს. ჯირკვლის ეპითელიუმში მცირე რაოდენობით **პარიესული უჯრედებიც** გვხვდება (იხ. მოგვიანებით), რომლებიც მარილმჟავას წარმოქმნაში მონაწილეობს. ეს ჯირკვლები საყლაპავის ტერმინალური სეგმენტის კარდიული ჯირკვლების მსგავსია.

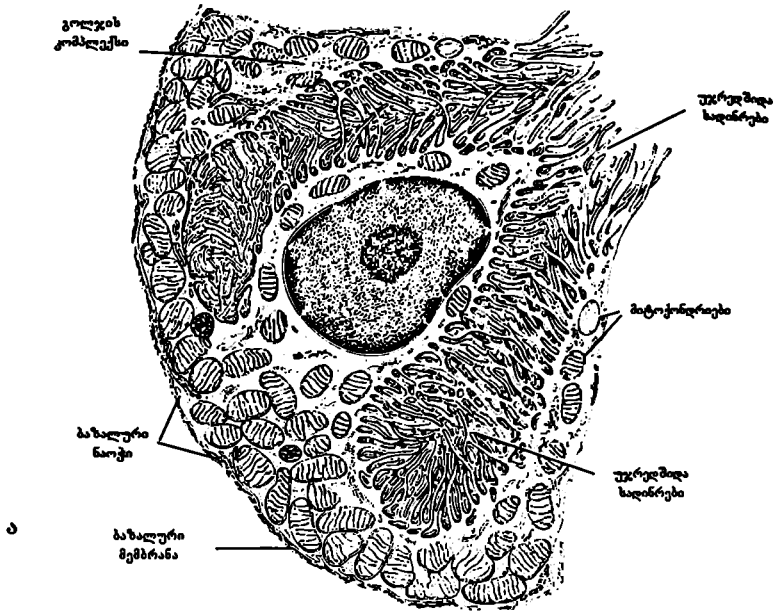
კუჭის ძირისა და სხეულის მიდამოში ლორწოვანი გარსის საკუთარი ფორფიტა დიდი რაოდენობით **ფუნდუსის ჯირკვლებს** შეიცავს. ეს **მარტივი, მილაკოვანი დატოტილი** ჯირკვლებია. კუჭის თითოეული ორმოს ძირზე 3-7 ჯირკვლის სადინარი იხსნება. ჯირკვლის შემადგენლობაში **ყვლს, სხეულსა და ძირს** არჩვენ (სურ. 18-20). ყვლის მიდამოში **ღეროვანი, ლორწოვანი და პარიესული** უჯრედები მდებარეობს, სხეულისა და ძირის მიდამოს კი **მთავარი (ხიმოვანის), პარიესული და ენტეროენდოკრინული უჯრედები** ქმნის.

ღეროვანი უჯრედები მცირე რაოდენობით გვხვდება. ეს დაბალი, კუბური ფორმის უჯრედებია ოვალური ფორმის ბირთვით, რომელიც უჯრედის ფუძეში მდებარეობს. ამ უჯრედებს მაღალი პროლიფერაციული აქტივობა ახასიათებს. მათი ნაწილი კუჭის ორმოსა და მფარავი ზედაპირის ლორწოვან უჯრედებად დიფერენცირდება. მათი განახლების სიჩქარე 4-7 დღეა. უჯრედების მეორე ნაწილი ჯირკვლის ყვლისა და სხეულის მიმარ-თულებით გადაინაცვლებს და ამ მიდამოს ლორწოვანი, პარიესული, მთავარი და ენტეროენდოკრინული უჯრედების განვითარების წყაროს წარმოადგენს. აღსანიშნავია, რომ ამ უჯრედული პოპულაციის განახლება ბევრად უფრო ნელა მიმდინარეობს.

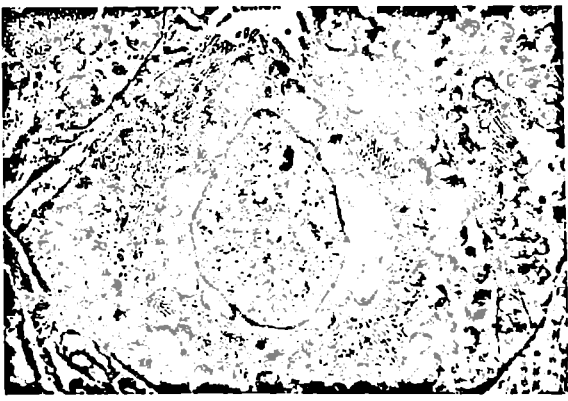
ყვლის ლორწოვანი უჯრედები პარიესულ უჯრედებს შორის გროვების, ან



სურ. 18-20. კუჭის ფუნდუსის ჯირკვლის აგებულების სქემა (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).



ა



ბ

სურ. 18-21. ა. პარიესული უჯრედის აგებულების სქემა. ბ. პარიესული უჯრედის ელექტრონოგრაფია. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

ცალკეული უჯრედების სახით გვხვდება. მათი ლორწოვანი სეკრეტი საკმაოდ განსხვავდება ზედაპირული მუკოციტების სეკრეტისაგან. ამ უჯრედებს უსწორმასწორო ფორმა და ბაზალურად განლაგებული ბირთვი აქვს. სეკრეციული გრანულები უჯრედის აპიკალურ ნაწილს იკავებს და შიშ რეაქციით ინტენსიურად იღებენ.

პარიეტული უჯრედები, ძირითადად, ჯირკჭლის ზემო ნახევარში გვხვდება. ჯირკჭლის ფუძეში მათი რაოდენობა უმნიშვნელოა. ამ უჯრედებს მრგვალი ან პირამიდული ფორმა აქვს. ბირთვი უჯრედის ცენტრში მდებარეობს. ციტოპლაზმა მკვეთრად ეოზინოფილურია. ელექტრონულმიკროსკოპული შესწავლით ყურადღებას იპყრობს მიტოქონდრიების დიდი რაოდენობა. უჯრედის აპიკალური ზედაპირის მემბრანა ციტოპლაზმის მიმართულებით ქმნის მრავლობით, ღრმა, მრგვალი ფორმის ინვაგინაციას, რომლებსაც უჯრედშიგა სადინრებს უწოდებენ. მოსვენებულ მდგომარეობაში ამ სადინრების რიცხვი არც თუ ისე დიდია, მაგრამ სტიმულაციის შემდეგ მათი რაოდენობა და სიღრმე მატულობს (სურ. 18-21). პარიეტული უჯრედები მარილმჟავას ($0,16\text{მოლ/ლ}$), კალიუმის ქლორიდს ($0,07\text{მოლ/ლ}$), მცირე რაოდენობით სხვა ელექტროლიტებს და კუჭის შიგნითა ფაქტორს გამოყოფს. პარიეტული უჯრედების მთავარ სეკრეტს წყალბადოანი (H^+) წარმადგენს, რომელიც კარბონ-პიდრაზას მოქმედებით H_2CO_3 -ის დაშლის შედეგად წარმოიქმნება. აღნიშნულ ფერმენტს პარიეტული უჯრედები დიდი რაოდენობით შეიცავენ. კუჭის შიგნითა ფაქტორი გლიკოპროტეინია, რომელიც ვიტამინ B_{12} -ს უკავშირდება და მის შეწოვას ხელს უწყობს. პარიეტული უჯრედების სეკრეციულ აქტივობას, ერთი მხრივ, ქოლინერგული ნერვული დაბოლოებები არეგულირებს, მეორე მხრივ კი - პისტამინი და გასტრინი, რომლებიც ადგილობრივად, კუჭის ლორწოვან გარსში გამოიშუადება.

მთავარი უჯრედები ყველაზე დიდი

რაოდენობით ჯირკჭლების ფუძის მიდამოში მდებარეობს. მათ ცილის მასინთეზებელი უჯრედებისათვის დამახასიათებელი აგებულება აქვთ (სურ. 18-22). მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადის სიჭარბე უჯრედის ბაზოფილიას განაპირობებს. ციტოპლაზმაში დიდი რაოდენობით სეკრეციული გრანულებია, რომლებიც არააქტიურ ფერმენტ **პეპსინოგენს** შეიცავენ. კუჭის მჯაეე არეში პეპსინოგენი აქტიურდება და მაღალი პროტეოლიზური აქტიუობის მქონე ფერმენტ **პეპსინად** გარდაიქმნება. ადამიანის ორგანიზმში მთავარი უჯრედები ფერმენტ ლიპაზასაც გამოიშუადება.

ენტეროენდოკრინული უჯრედები ძირითადად ფუნდუსის ჯირკჭლების ფუძეში გვხვდება. ენტეროენდოკრინული უჯრედები დიფუზური ენდოკრინული სისტემის წარ-



სურ. 18-22. მთავარი უჯრედების ელექტრონოგრაფია. უჯრედის ბაზალური ნაწილი მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადის არხებით არის სავსე. აპიკალურ ნაწილში სეკრეციული გრანულებია დაგროვილი (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

მომადგენლებია. ისინი საჭმლის მომწოდებელი სისტემის ყველა უბანში გვხვდება, თუმცა მათი განაწილების სიხშირე არათანაბარია. ძირითადად, ენდოკრინული უჯრედები კუჭისა და წერილი ნაწლავის მიდამოში მდებარეობს. თუმცა მათი მცირე რაოდენობა საყლაპავის ქვედა ნაწილში, მსხვილ ნაწლავში, ნაღვლისა და პანკრეასის სადინრებშიც ვლინდება.

საჭმლის მომწოდებელ არხში ორი ტიპის ენდოკრინული უჯრედებს გამოყოფენ:

➤ **ღია ტიპის უჯრედები** აპიკალური ზედაპირით საჭმლის მომწოდებელი არხის სანათურს ეხება და მიკროხაოებს შეიცავს;

➤ **დახურული ტიპის უჯრედები** სხვა სახის ეპითელიური უჯრედებით არის გადაფარული და სანათურთან შეხებაში არ იმყოფება.

ენდოკრინული უჯრედები **პეპტიდურ პორმონებს** (გასტრინი, გლუკაგონი, სეკრეტინი, ვაზინტესტინური პეპტიდი, მოტილინი, სუბსტანცია P, სომატოსტატინი, ნეოტენზინი და ა.შ.) გამოიმუშავენს, რითაც საჭმლის მომწოდებელი ტრაქტის მოქმედებას ლოკალურად არეგულირებს.

პილორუსის მიდამოში ლორწოვანი გარსი ქმნის ღრმა ორმოებს, რომლის ფუძეზეც პილორული ჯირკვლების სადინრები იხსნება. ეს დატოტილი, მილაკოვანი ჯირკვლებია, რომლებიც კარდიული ჯირკვლების მსგავსია, თუმცა მათთან შედარებით ისინი ბევრად უფრო მოკლეა. პილორული ჯირკვლები, ძირითადად, ლორწოს გამოიმუშავენს. ჯირკვლოვანი უჯრედებს შორის ენდოკრინული უჯრედებია გაფანტული, რომელთაგან ე.წ. G უჯრედები **გასტრინს**, ხოლო D უჯრედები **სომატოსტატინს** გამოიმუშავენს. **გასტრინი** პარისული უჯრედების მიერ მარილმჟავას სეკრეციას ასტიმულირებს, ხოლო **სომატოსტატინი** ზოგიერთი პორმონის, მათ შორის გასტრინის გამოყოფას თრგუნავს.

ლორწოვანი გარსის ქვეშ ლორწვეშა ჩანაფენი მდებარეობს, რომელიც მკერვი

შემადგენელი ქსოვილით, სისხლძარღვებით და ნერვებით იქმნება. იგი ლიმფოიდური უჯრედების, მაკროფაგებისა და პოხიერი უჯრედების ინფილტრატებს შეიცავს.

კუჭის კუნთოვანი გარსი სამი შრისაგან შედგება. გარეთა შრე გასწერივია, შუა – ირგვლივი, ხოლო შიგნითა – ირიბი. პილორუსის მიდამოში ირგვლივი შრე განსაკუთრებით სქელა და პილორუსის სფინქტერს ქმნის. სეროზული გარსი თხელია და მეზოთელიუმით არის დაფარული.

კაჟიმირი კლინიკასთან

კუჭის შინაგანი ფაქტორი – გლიკოპროტეინია, რომელიც კუჭში გამოიყოფა და თქვის ნაწლავში ვიტამინ B₁₂ - ის აბსორბციას უზრუნველყოფს. ამ ფაქტორის არარსებობა ვიტამინ B₁₂ - ის ნაკლებობას იწვევს, რაც, თავის მხრივ, პერნიციოზული ანემიის განვითარებას განაპირობებს. ვიტამინი B₁₂ დიდი რაოდენობით ინახება დედში, რის გამოც ვიტამინის ნაკლებობა შინაგანი ფაქტორის სეკრეციის შეწყვეტიდან რამდენიმე თვის შემდეგ ვითარდება.

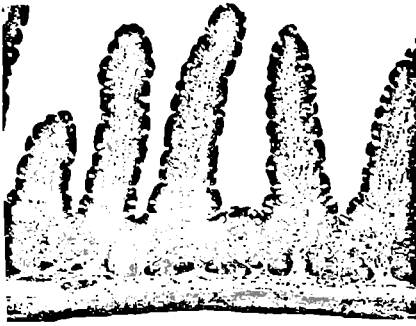
წერილი ნაწლავი

წერილ ნაწლავში საკვების საბოლოო მონელება და შეწოვა ხდება. წერილი ნაწლავის სიგრძე დაახლოებით 5 მ-ია, რაც მონელებული საკვებისა და ფერმენტების ხანგრძლივ კონტაქტს უწყობს. იგი სამი – **თორმეტგოჯა, მლივი** და **თქობს** – სეგმენტისაგან შედგება. პისტოლოგიურად ეს ნაწილები ძალიან მსგავსია, რის გამოც მათ შენებას ერთად განვიხილავთ.

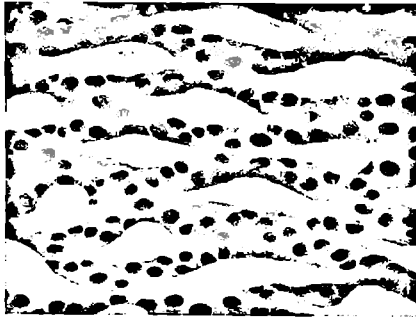
საჭმლის მომწოდებელი არხის სხვა უბნების მსგავსად, წერილი ნაწლავის კედელიც ოთხი გარსისაგან შედგება.

ლორწოვანი გარსი ნაოჭებს, კრიპტებსა და ხაოებს ქმნის.

ნაოჭები (რომელთა არსებობა არამუდმივ ხასიათს ატარებს) ლორწოვანი და ლორწვეშა ჩანაფენით იქმნება და შეიძლება ნახევარმთვარისებრი, ირგვლივი ან კონუსის ფორმისა იყოს. ყველაზე კარგად ნაოჭები



სურ. 18-23. ვირთაგვას წვრილი ნაწლავის პისტოლოგიური პრეპარატი. ლორწოვანი გარსი გრძელ, თითისმაგვარ ხაოებს ქმნის (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).



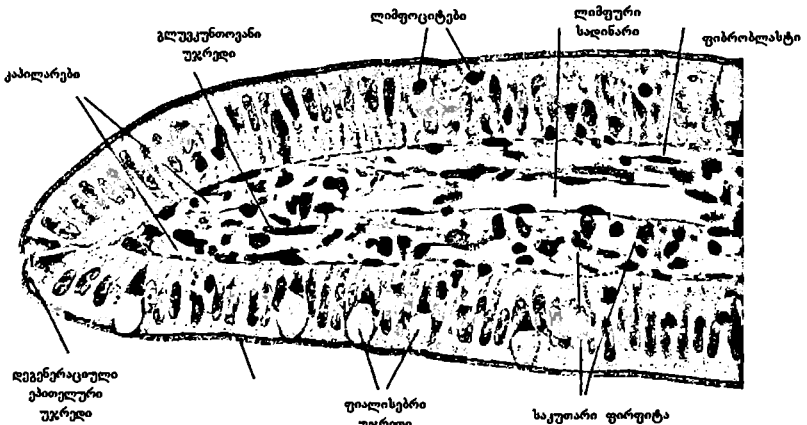
მლივ ნაწლაეშია განეთარებული.

ნაწლაეის ლორწოვანი გარსი სანათურის მიმართულებით ქმნის მრავლობით გამონადრეკს, რომელთა სიგრძე წვრილი ნაწლაეის სხედასხეა უბანში დაახლოებით 0,5-1,5 მმ-ია. მათ ნაწლაეის ხაოები ეწოდება. ხაოების შექმნაში ლორწოვანი გარსის ეპითელიუმი და საკუთარი ფირფიტა მონაწილეობს. თორმეტგოჯა ნაწლაეში ხაოებს ფოთლის ფორმა აქვს. თეძოს ნაწლაეის მიმართულებით ისინი თანდათანობით თითის ფორმას ღებულბენ (სურ. 18-23).

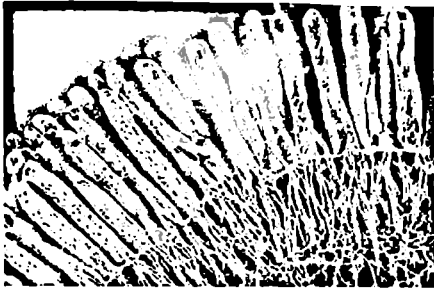
ხაოებს შორის იხსნება მარტივი მილაკოვანი ჯირკვლების სადინრები, რომელთაც ნაწლაეის (ლიბერკიუნის) ჯირკვლებს ან კრიპტებს უწოდებენ (სურ. 18-24).

ხაოს ეპითელიუმი კრიპტის ეპითელიუმში უწყებდა გრძელდება. ნაწლაეის ეპითელიურ ფირფიტაში ყაეთნოვანი, უყაეთნო ანუ ღეროვანი, ფიალსებრი, პანეთისა და ენტეროენდოკრინული უჯრედები გეხედება (სურ. 18-25).

სურ. 18-24. ვირთაგვას ლორწოვანი გარსის სკანოგრამა. ეპითელიური ფირფიტა მოცილებულია. ხაოებს შორის ნაწლაეის კრიპტები ჩანს. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

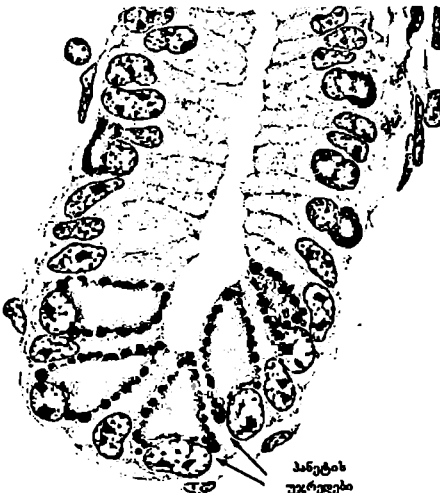


სურ. 18-25. ხაოს პისტოლოგიური სურათი (სიგრძივი კვეთა) (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).



სურ. 18-26. ცოცხისებრი ყავთანის სკანოგრაფია. მიკროსაოების აქტინის ფილაგენტები უჯრედის აპიკალურ ნაწილში მდებარე ტერმინალურ ბადეს უკავშირდება (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

ყავთნოვანი უჯრედები მაღალი ცილინდრული ფორმის უჯრედებია. მათი ოვალური ფორმის ბირთვი უჯრედის ბაზალურ ნაწილში მდებარეობს. თითოეული უჯრედის მწვერვალზე პლასმალემა წარმოქმნის მრავლობით გამონაზარდს – მიკროსაოებს, რომელთა ერთობლიობა ე.წ. ცოცხ-



სურ. 18-27. კრიპტის ბაზალური ნაწილის აგებულების სქემა (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

ისებრ ყავთანს ქმნის. ყავთანში მიკროსაოები ძალიან მჭიდროდ არის განლაგებული. თითოეული მათგანის სიგრძე დაახლოებით 1 მმ, ხოლო სიგანე 0,1 მკმ-ია. მიკროსაოების შემადგენლობაში აქტინისა და სხვა ცილებისაგან შექმნილი ბადე მდებარეობს (სურ. 18-26). თითოეული შემწოვი უჯრედი საშუალოდ 3000-მდე მიკროსაოს შეიცავს, ხოლო ლორწოვანი გარსის 12მ² -ზე დაახლოებით 200 მილიონამდე მიკროსაოა განთავსებული. მიკროსაოები ნაწლავის ზედაპირსა და მოსანელებელ საკვებს შორის შეხების არეს მნიშვნელოვნად ზრდის. მიკროსაოებთან დაკავშირებული დისაქარიდაზები და პეპტიდაზები დისაქარიდებსა და პეპტიდებს მონოსაქარიდებად და ამინომჟავებად შლის, რაც ამ უკანასკნელთა შეწოვას აადვილებს.

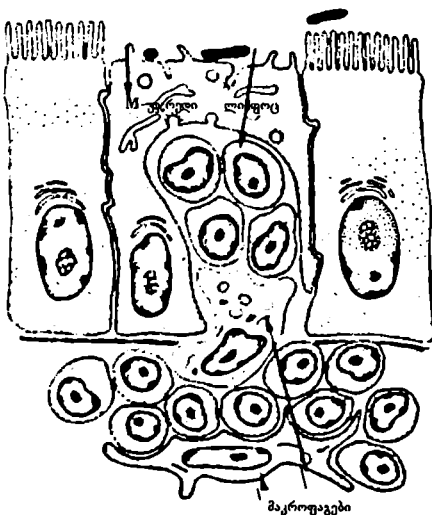
ყავთნოვან უჯრედებს შორის ფიადისებრი უჯრედებია გაბნეული. მათი რაოდენობა თორმეტგოჯა ნაწლავიდან თეოს ნაწლავის მიმართულებით განუხრელად მატულობს. ეს უჯრედები გამოყოფს ლორწოს, რომელიც ნაწლავის შიგნითა ზედაპირს ასევეებს და იცავს.

პანეთის უჯრედები კრიპტების ბაზალურ ნაწილში გეხვდება. ეს ეგზოკრინული უჯრედებია, რომელთა ციტოპლაზმა აპიკალურ ნაწილში დიდი რაოდენობით ეოზინოფილურ სეკრეტულ გრანულებს შეიცავს (სურ. 18-27). იმუნოციტოქიმიური კვლევით მათში ლიზოციმი აღმოჩენილი. ლიზოციმს ანტიბაქტერიული მოქმედება აქვს და, ამდენად, შესაძლოა, პანეთის უჯრედები ნაწლავის ბაქტერიული ფლორის გაკონტროლებაში იღებს მონაწილეობას.

M (მიკრონაოტიანი) უჯრედები სპეციალიზებული ეპითელური უჯრედებია, რომლებიც პეიერის ფოლაქების ლიმფური ფოლიკულების მფარავ ეპითელიუმში გეხვდე-

ბა (სურ. 18-28). ეს უჯრედები შეიცავს მემბრანის მრავლობით ინვაგინაციას, რომელშიც ინტრაკითელური ლიმფოციტები და ანტიგენწარმდგენი უჯრედები (მაკროფაგები მდებარეობს). M უჯრედები ანტიგენის ენდოციტოზს ახორციელებს და ეს უკანასკნელი ლიმფოციტებთან და მაკროფაგებთან გადააქვს. M უჯრედები იმუნური სისტემის ნაწლავური რგოლის ერთ-ერთი უმნიშვნელოვანესი კომპონენტია. M უჯრედების ქვეშ ბაზალური მემბრანა წყვეტილია, რაც M უჯრედებსა და საკუთარ ფირფიტას შორის ცვლის პროცესს აადვილებს.

ლორწოვანი გარსის უმეტესი ნაწილი პოტენციურად ინვაზიურ მიკროორგანიზმებთან მჭიდრო შეხებაში იმყოფება. IgA კლასის იმუნოგლობულინები დაცვის I ბარიერს ქმნის. მეორე ბარიერულ სისტემას ეპითელურ უჯრედებს შორის არსებული მჭიდრო კავშირები წარმოადგენს. მთავარ დამცველობით ბარიერს კი საჭმლის მომხელელებელი



სურ. 18-28. M-უჯრედის ურთიერთობა ლიმფოციტებთან და მაკროფაგებთან.

ტრაქტის პლაზმური უჯრედები, მაკროფაგები და დიდი რაოდენობით ლიმფოციტები წარმოადგენს, რომლებიც ლორწოვან გარსსა და ლორწვეშა ჩანაფენში მდებარეობს. ერთად ეს უჯრედები ნაწლავთან დაკავშირებულ ლიმფოიდურ ქსოვილს ქმნის.

ლორწოვანი გარსის მეორე შრე – საკუთარი ფირფიტა ფაშარ შემავრთებელ ქსოვილს, სისხლისა და ლიმფურ ძარღვებს, ნერვულ ბოჭკოებს და გლუვეკუნთოვან უჯრედებს შეიცავს. საკუთარი ფირფიტა ნაწლავების ხაოს საფუძველს ქმნის. მისი კუნთოვანი უჯრედების შეკუმშვა ხაოების მოძრაობას განაპირობებს, რაც აბსორბიციისათვის არის აუცილებელი. ლორწოვანი გარსის კუნთოვანი ფირფიტა გლუვეკუნთოვანი ბოჭკოების ორი – გასწერივი და ირგვლივი შრით არის წარმოდგენილი.

თორმეტგოჯა ნაწლავის დასაწყისი ნაწილის ლორწვეშა გარსში მდებარეობს მილაკოვანი დატოტილი ჯირკვლები, რომლებსაც *თორმეტგოჯას, ან ბრუნერის ჯირკვლებს* უწოდებენ. ეს ჯირკვლები ლორწოს გამოიმუშავენ. მათი სეკრეტი ტუტე ბუნებისაა და თორმეტგოჯას ლორწოვანს კუჭის წვენის მოქმედებისაგან იცავს. მეორეს მხრივ, იგი პანკრეასის ფერმენტების გასააქტივებლად ოპტიმალურ გარემოს ქმნის.

ლორწოვანი გარსის საკუთარი ფირფიტა და ლორწვეშა ჩანაფენი დიდი რაოდენობით ლიმფური ფოლიკულების აგრეგატებს შეიცავს. ამ წარმონაქმნებს *კეიერის ფოლაკებს* უწოდებენ. ისინი ნაწლავთან დაკავშირებული ლიმფოიდური ქსოვილის მნიშვნელოვან ნაწილს წარმოადგენენ. თითოეული ფოლაკი 10-დან 200-მდე ლიმფურ ფოლიკულს შეიცავს. ადამიანის ორგანიზმში დაახლოებით 30-მდე ფოლაკია. მათი უმეტესობა თეძოს ნაწლავში მდებარეობს. მისი მფარავი ეპითელიუმი შემწოვი უჯრე-



სურ. 18-29. წვრილი ნაწლავის ღორწოვანი გარსის სკანოგრამა. ჩანს მრავლობითი ხაოები და პეიერის ფოლაქი (ცენტრში). ფოლაქის მფარავი ღორწოვანი გარსი ხაოებს არ შეიცავს.

დების ნაცვლად M უჯრედებს შეიცავს (სურ. 18-29).

ღორწიქვეშა გარსის სისხლძარღვები ქმნის კარგად გამოხატულ წნულს, საიდანაც წვრილი ტოტები კუნთოვანი და საკუთარი ფირფიტების გაელით ხაოებში აღწევს. თითოეული ხაო, ზომის შესაბამისად, კაპილარული ქსელის ერთ ან რამოდენიმე ტოტს იღებს (სურ. 18-30). ხაოს მწვერულზე ეს კაპილარები დასაბამს აძლევს ერთ ან რამოდენიმე ვენულას, რომლებიც საპირისპირო მიმართულებით მიემართება. აქვე იწყება ლიმფური კაპილარები. ლიმფური კაპილარები საკუთარ ფირფიტაში წნულს ქმნიან, საიდანაც ღორწიქვეშა გარსში გადადიან და ლიმფურ ფოლიკულებს გარს ეხევიან. ისინი მრავ-

ლობით ანასტომოზს ქმნიან და ნაწლავის კედელს სისხლძარღვებთან ერთად ტოვებენ.

ნაწლავის კედელში ნერეული უჯრედების ორი წნული მდებარეობს. ერთი მათგანი (აუერბახის წნული) კუნთოვანი გარსის შრეებს შორის მდებარეობს, მეორე კი (მეისნერის წნული) – ღორწიქვეშა გარსში. ეს წნულები მგრძნობიარე და მამოძრავებელ ნეირონებს შეიცავს. მგრძნობიარე ნეირონები ინფორმაციას ნაწლავის კედელში არსებული ქემო- (ნაწლავის ღრუს ქიმიური შემადგენლობის შესახებ) და მექანორეცეპტორებისაგან (ნაწლავის კედლის გაჭიმვის ხარისხის შესახებ) იღებს. მოტორული ნეირონები კუნთოვან გარსსა და კორმონ-წარმოქმნელ უჯრედებს აინერეებს. გარდა ამისა, ნაწლავის ინერვაცია პარასიმპატიკური ქოლინერგული, (რომლებიც ნაწლავის გლუკუნთოვანი ელემენტების შეკუმშვას ასტიმულირებს), და ადრენერგული (რომლებიც გლუკუნთოვანი ბოჭკოების შეკუმშვას აქვეითებს) ნერეული ბოჭკოებით ხორციელდება.

ნაოჭების, ხაოებისა და კრიპტების არსებობა მნიშვნელოვნად ზრდის ნაწლავის ზედაპირის ფართობს, რასაც დიდი მნიშვნელობა აქვს შეწოვის ინტენსივობისათვის. გამოთვლილია, რომ ნაწლავის ზედაპირის ფართობს ნაოჭები 3-ჯერ, ხაოები – 10-ჯერ, ხოლო მიკროხაოები 20-ჯერ ზრდის. სულ ჯამში ნაწლავის ზედაპირის ფართობი 600-ჯერ იზრდება და იგი დაახლოებით 200მ²-ია. მონელების პროცესის დამთავრების შემდეგ ყვეთინიანი უჯრედები დაბალმოლეკულურ ნაერთებს იწოვს. ლიპიდების უმეტესი ნაწილის შეწოვა თორმეტგოჯასა და მღვიე ნაწლავის დასაწყისში ხდება. მათი მონელებისათვის ნაღველი და პანკრეასის ლიპაზა საჭირო. ამინომჟავებისა და მონოსაქარიდების ათვისება (რომლებიც ცილებისა და ნახ-



სურ. 18-30. ხაოების მიკროციტოკულაციური ქსელის სკანოგრამა

შირწყლების დაშლის შედეგად მიიღება) აქტიური ტრანსპორტის გზით ნაწლავის მთელ სიგრძეზე მიმდინარეობს. ათვისებული ნივთიერებები, ცხიმების გამოკლებით, ხაოს სისხლის კაპილარებში ხედება. ცხიმის ტრანსპორტი ხაოს ლიმფური კაპილარებით მიმდინარეობს. ამ თვალსაზრისით ძალიან მნიშვნელოვანია ხაოების რიტმული მოძრაობა, რაც გლუვკუნთოვანი უჯრედების შეკუმშვის შედეგია. ეს კუნთოვანი უჯრედები თითოეულ ხაოში, მწვერვლიდან კუნთოვან ფირფიტამდე ვერტიკალურად მიემართება. ეს უჯრედები წუთში რამდენიმეჯერ იკუმშება და ლიმფას ხაოს ლიმფური კაპილარებიდან მეზენტერიუმის ლიმფურ სადინრებში გადადენის.

აპოზიტი კლინიკასთან

მეკელის დიეტრიკული თანდაყოლილი განვითარების მანკია, რომელიც უფრო ხშირად კაქასიურ მოსახლეობაში გვხვდება. დიეტრიკული თემოს ნაწლავის დისტალურ უბანში მდებარე მოკლე, ფართოდ გახსნილი გაგანიერებაა. იგი ყვითრის სადინრის ნარჩენია, რომელიც ემბრიონულ პერიოდში შუა ნაწლავს და ყვითრის პარკს აკავშირებს ერთმანეთთან. უმეტეს შემთხვევაში მეკელის დიეტრიკული უსიმპტომო მიმდინარეობით ხასიათდება, თუმცა, შესაძლებელია სისხლდენის და ნაწლავის ობსტრუქციის (დახშობის) მიზეზი გახდეს.

მსხვილი ნაწლავი

მსხვილი ნაწლავის ლორწოვანი გარსი ხაოებს არ ქმნის და მხოლოდ კრიპტებს შეიცავს (სურ. 18-31). კრიპტები საკმაოდ ღრმაა. მსხვილი ნაწლავის ეპითელური ფირფიტა, წერილი ნაწლავის მსგავსად, ხუთივე სახის უჯრედებს შეიცავს, თუმცა მათი განაწილება მეტად განსხვავებულია. კრიპტებში დიდი რაოდენობით ფილისებური და შემწოვი უჯრედებია. ასევე დიდი რაოდენობით არის უყაეთო უჯრედები. შემწოვი უჯრედები ცილინდრული ფორმისაა და მოკლე უსწორმასწორო ფორმის მიკროხაოებს შეიცავს. მიკროხაოს შემადგენელი აქტინის ფილაგენტები უმთავრესად საყრდენ ფუნქციას ასრულებს. ენტეროენდოკრინული უჯრედების რაოდენობა უმნიშვნელოა. პანეტის უჯრედები კრიპტის ფუძეში მდებარეობს. მსხვილ ნაწლავში წყლის შეწოვა, ფეკალური მასების ფორმირება და ლორწოს წარმოქმნა მიმდინარეობს.

წყლის აბსორბცია პასიურია. წყალი მი-

კვება ნატრიუმს, რომელიც ეპითელიური უჯრედების ბაზალურ ნაწილში აქტიური ტრანსპორტით გადაიტანება.

საკუთარ ფირფიტაში ძალიან დიდი რაოდენობით ლიმფოციტები და ლიმფური ფოლიკულებია, რაც მსხვილი ნაწლავის სანათურში ფართო ბაქტერიული პოპულაციის არსებობით არის განპირობებული. კუნთოვანი გარსი სიგრძივი და ირგვლივი შრეებისაგან შედგება. ამასთან, სიგრძივი შრის კუნთოვანი ბოჭკოები სამ სიგრძივ კონად არის შეკრული, რომლებსაც *teniae coli* ეწოდება. მსხვილი ნაწლავის ინტრაპერიტონეული ნაწილის სეროზულ გარსში ციმბოვანი ქსოვილის გროვებია – *appendices epiploicae*.

ანუსის მიდამოში ღორწოვანი გარსი ქმნის დიდი რაოდენობით სიგრძივ ნაოჭებს, რომლებსაც მორგანის რექტალური სეპტები ეწოდება. ანუსის ხერედიდან 2 სმ-ით დაშორებით ერთშირიანი ეპითელიუმი მრავალშირიანი ბრტყელი ეპითელიუმით იცვლება. ამ მიდამოში საკუთარი ფირფიტა დიდი ვენების წნულს შეიცავს.

ჭინაყელა დანამატი

ჭიაყელა დანამატი (აპენდიქსი) ბრმა ნაწლავის კედლის გამონაზარდია. მას შედარებით მცირე ზომის, ეიწრო და უსწორმასწორო ფორმის სანათური აქვს. კედლის აგებულება მსხვილი ნაწლავის სხვა უბნის მსგავსია, თუმცა ამ მიდამოში კრიპტები უფრო მოკლეა და ისინი მცირე რაოდენობითაა. *Teniae coli*-ს არსებობა დამახასიათებელი არ არის. ჭიაყელა დანამატის ყველაზე დამახასიათებელი თავისებურება მის კედელში დიდი რაოდენობით ლიმფოიდური ფოლიკულების არსებობაა. ლიმფოიდური ფოლიკულები ღორწქემა ჩანაფენში სანათურის ირგვლივ არის განლაგებული (სურ. 18-32).

საჭმლის მომნელებელ ტრაქტთან დაკავშირებული ჯირკვლები

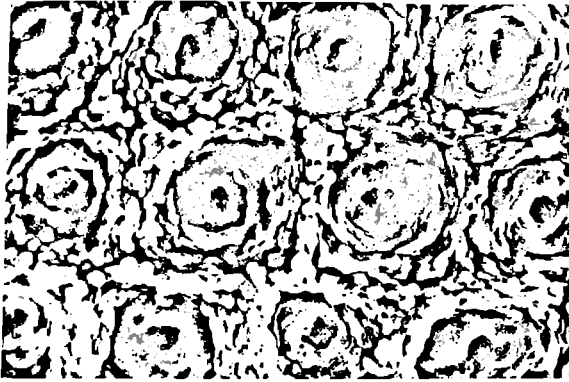
საჭმლის მომნელებელ ტრაქტთან დიდი სანერწყვე ჯირკვლები, პანკრეასი, დიდი და ნალვის ბუშტია დაკავშირებული.

ქუჭუქანა ჯირკვლი

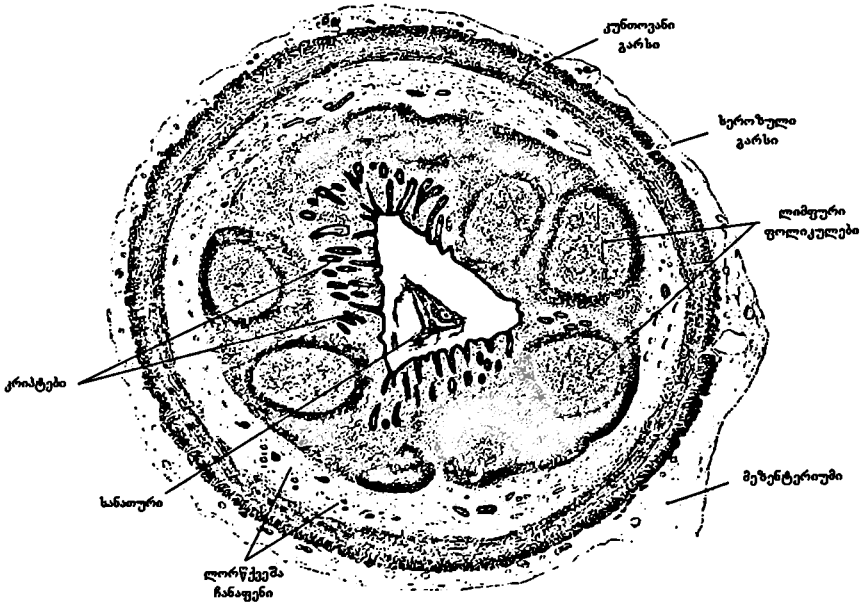
პანკრეასი შერეული, ეგზო-ენდოკრინული ჯირკვლია, რომელიც საჭმლის მომნელებელ ფერმენტებსა და პორმონებს წარმოქმნის. საჭმლის მომნელებელი ფერმენტები ეგზოკრინულ ნაწილში გამოშვადება, პორმონები კი ენდოკრინული გლანდულოციტების გროვებში – *ლანგერჰანისის კუნძულებში* წარმოიქმნება.

პანკრეასი გარედან დაფარულია შებენით ბელქსოვილოვანი კაფსულით, რომელიც ჯირკვლის შიგნით ტრაბეკულებს გზავნის. ტრაბეკულები ჯირკვალს წიდაკებად ყოფს.

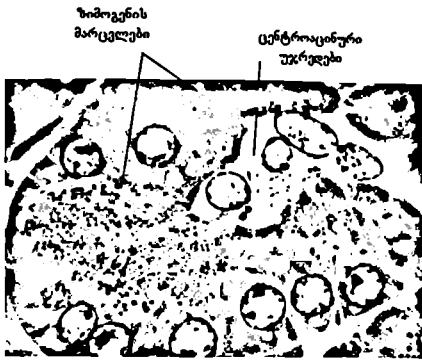
პანკრეასის ეგზოკრინული ნაწილი რთული ალვეოლური (აცინური) ჯირკვლებით არის წარმოდგენილი და თავისი შენებით ძალიან კვავს ყბაყურა ჯირკვალს. სადიაგნოსტიკო ნიშანს ამ შემთხვევაში ზოლიანი სადინრების არარსებობა და ლანგერჰანისის კუნძულების არსებობა წარმოადგენს. ჯირკვლების ტერმინალური ნაწილები *პირამიდული ფორმის სეროზული აცინოციტებით* იქმნება. ეს უჯრედები მკვეთრი პოლარობით ხასიათდება. ბირთვი, ენდოპლაზმური ბადე და გოლჯის აპარატი უჯრედის ბაზალურ ნაწილში მდებარეობს. ენდოპლაზმური ბადის არხებზე დიდი რაოდენობით რიბოსომების არსებობა უჯრედის ბაზალური ნაწილის მკვეთრ ბაზოფილიას განაპირობებს. აპიკალურ ნაწილში *სკერეციული (ზიმოგენის) გრანულები* მდებარეობს (სურ. 18-33). მათი რაოდენობა



სურ. 18-31. მსხვილი ნაწლავის ლორწოვანი გარსის ზედაპირის სკანოგრამა. ჩანს კრიპტების შესაფერი ნაწილები (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).



სურ. 18-32. ადამიანის ჰიალენა დანამატის განივი კვეთი (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).



სურ. 18-33. ადამიანის პანკრეასის აცინუსის ჰისტოლოგიური სურათი (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

სხვადასხვა უჯრედში საჭმლის მონელების ფაზის მიხედვით ცვალებადობს. შესაბამისად, სხვადასხვა უჯრედში ამ ზონის შეფერილობაც ცვალებადია. უჯრედის აპიკალურ ნაწილს ზიმოგენურ ზონას უწოდებენ.

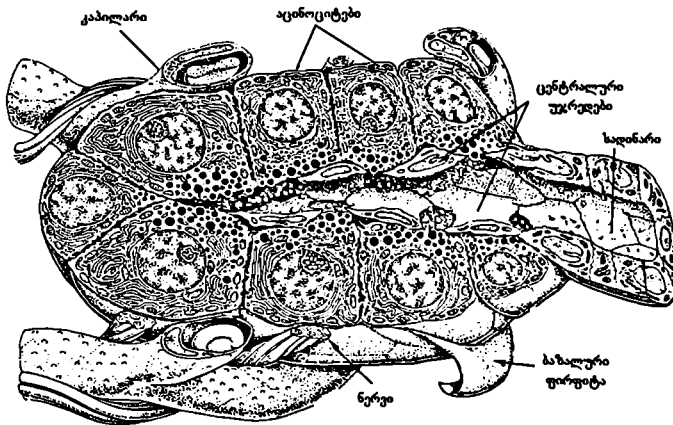
ტერმინალური ნაწილიდან დასაბამს იღებს ჩართული სადინრები, რომლებიც გამოსე-
ლისთანავე ჯირკელის სანათურში იდ-
რიკება. ჩართული სადინრების ამ მონაკვე-

თის უჯრედებს ცენტროცინური უჯრედები ეწოდება. ჩართული სადინრები წილაკ-
შიგა სადინრებში გრძელდება, რომლებიც შემდეგ წილაკშორის სადინარს ქნის (სურ. 18-34).

ეგზოკრინული პანკრეოციტები წყალსა და იონებთან ერთად, ტრიპსინოგენს, ქიმოტრიპსინოგენს, კარბოქსიპეპტიდაზებს, რიბონუკლეაზებს, დეზოქსირიბონუკლეაზას, ტრიაცი-
ლგლიცეროლ ლიპაზას, ფოსფოლიპაზა A₂-ს, ელასტაზას და ამილაზას გამოყოფს.

პანკრეასის სეკრეციას ძირითადად ორი პორმონი – სეკრეტინი და ქოლეცისტოკინინი (პანკრეოზიმინი) – არეგულირებს. ისინი თორმეტგოჯა ნაწლავის ლორწოვანი გარსის ენტეროენდოკრინული უჯრედების მიერ გამოიშუშავენ.

სეკრეტინის ზემოქმედებით პანკრეასის ეგზოკრინულ ნაწილში დიდი რაოდენობით თხიერი სეკრეტი გამოიშუშავენ. მასში მცირე რაოდენობით ფერმენტები და დიდი რაოდენობით ბიკარბონატებია. როგორც ვარაუდობენ, ამ სახის სეკრეტს ჩართული სადინრის უჯრედე-



სურ. 18-34. პანკრეასის აცინუსის აგებულების სქემა (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

ბი გამოყოფს და არა პანკრეოციტები. ამ სეკრეტის მეშვეობით კუჭიდან გადმოსული მჟავე ქიმუსი ნეიტრალიზდება, რაც პანკრეასის ფერმენტების ოპტიმალური pH-ის პირობებში მოქმედების შესაძლებლობას უქმნის.

ქოლევცისტოკინინის გავლენით ფერმენტებით მდიდარი და ნაკლები სითხის შემცველი სეკრეტი გამოიყოფა. ეს პორმონი, ძირითადად, პანკრეოციტებიდან ზიმოგენის გრანულების გამოყოფას იწვევს. ორივე პორმონის კომბინირებული მოქმედება პანკრეასიდან ბლანტი და ფერმენტებით მდიდარი სეკრეტის გამოყოფას განაპირობებს.

პანკრეასის ენდოკრინული ნაწილი ღანგერპანსის კუნძულებით იქმნება. ღანგერპანსის კუნძულები პანკრეასის ეგზოკრინულ ნაწილებს შორის ჯგუფების სახით არის განლაგებული (სურ. 18-35). მათი დიამეტრი დაახლოებით 100-200მკმ-ია. თუმცა უფრო მცირე ზომის კუნძულებიც გვხვდება. ადამიანის პანკრეასში 1 მლნ-ზე მეტი კუნძული შეიძლება იყოს. ამასთან მათი რაოდენობა შედარებით მეტია პანკრეასის კულში.

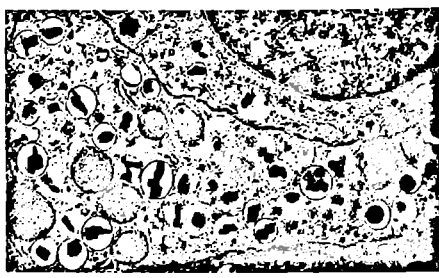
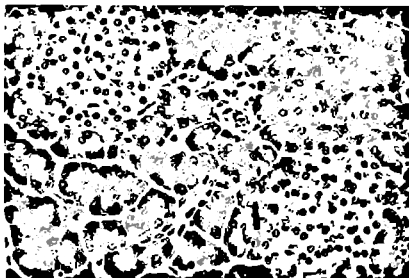
ღანგერპანსის კუნძულები ნათელი, პოლიგონური ან მრგვალი უჯრედებისაგან შედგება, რომლებიც ჰიმების სახით არის განლაგებული. მათ შორის ფენესტრირებული კაპილარების კარგად გამოხატული ქსელია. როგორც ჯირკვლოვანი უჯრედების, ისე კაპილარების ინერვაცია ავტონომიური ნერ-

ვული ბოჭკოებით ხდება. თითოეულ კუნძულს გარს რეტიკულური ბოჭკოებისაგან შექმნილი კაფსულა აკრავს.

იზონოციტოქიმიური მეთოდების გამოყენებით პანკრეასის კუნძულებში 4 ტიპის **A**, **B**, **D** და **F** — უჯრედებია აღმოჩენილი. ადამიანის პანკრეასის **A** უჯრედების გრანულები მემბრანით არის შემოსაზღვრული. მათ ელექტრონულად მკერფი ცენტრი და ნაკლებად მკერფი პერიფერიული უბანი გააჩნია. **A** უჯრედები საერთო რაოდენობის დაახლოებით 20%-ს შეადგენს. ისინი, ჩვეულებრივ, კუნძულის პერიფერიაზე გვხვდება. მათში გამოუმუშავდება პორმონი **გლუკაგონი**, რომელიც გლიკოლისა და ლიპოლის განაპირობებს და სისხლში გლუკოზის რაოდენობას ზრდის.

B უჯრედები ყველაზე მრავალრიცხოვანია ($\approx 70\%$). ისინი კუნძულის ცენტრალურ ნაწილში მდებარეობს. მათში წარმოიქმნება პორმონი **ინსულინი**, რომელიც სისხლში გლუკოზის რაოდენობის შემცირებასა და ქსოვილებში ენერგიით მდიდარი ნერთების დაგროვებას უწყობს ხელს. **B** უჯრედების გრანულები უსწორმასწორო ფორმისაა. მათ ცენტრში ელექტრონულად მკერფი კრისტალები მდებარეობს. ეს კრისტალები ინსულინისა და თუთიის კომპლექსებით იქმნება (სურ. 18-36).

D უჯრედები კუნძულის უჯრედების საერთო რაოდენობის 5%-ზე ნაკლებია. ეს



სურ. 18-35. პანკრეასის პისტოლოგიური სურათი. ჩანს ორი ღანგერპანსის კუნძული. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

სურ. 18-36. ღანგერპანსის კუნძულის **B** უჯრედების ელექტრონოგრაფია. ჩანს სეკრეციული გრანულები ელექტრონულად მკერფი კრისტალებით (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

უჯრედები შესაბამისი უჯრედების მიერ ინსულინისა და გლუკაგონის გამოყოფას თრგუნავენ. მათი განლაგება კუნძულში ცვალებადია.

F უჯრედების პროცენტული შემცველობა უცნობია. ეს უჯრედები გამოიშუშავენს **პანკრეასულ პოლიპეპტიდს**, რომლის როლი შემდგომ გამოკვლევას საჭიროებს.

აბაზოი კლინიკათა

შაქრიანი დიაბეტი – პიპერგლიკემით (სისხლში: გლუკოზის დონის მატებით) მიმდინარე მეტაბოლური დარღვევაა, რომელიც გამოწვეულია (1) ლანგერჰანის კუნძულების მ უჯრედების მიერ ინსულინის სეკრეციის შემცირება/შეწყვეტით ან (2) სამიზნე უჯრედების ინსულინის რეცეპტორის დეფექტით. არსებობს I და II ტიპის შაქრიანი დიაბეტი. I ტიპის დიაბეტი (ინსულინ-დამოკიდებული დიაბეტი), ჩვეულებრივ, 20 წლამდე ასაკში ეთარდება და სამი ძირითადი ნივინთ ხასიათდება – პოლიდიფსია (გაძლიერებული წყურვილი), პოლიფაგია (გაძლიერებული მადი) და პოლიურია (დიდი რაოდენობით შარდის გამოყოფა). II ტიპის დიაბეტი (ინსულინ-დამოკიდებული) უფრო ხშირად გვხვდება. დიაბეტის ეს სახე 40 წელზე მეტი ასაკის პირებში ეთარდება. ორივე ტიპის შემთხვევაში სათანადო მკურნალობის გარეშე დაავადება იწყებს მრავლობითი სხვადასხვა ტიპის გართულების განვითარებას, კერძოდ, სისხლის მიმოქცევის დარღვევას, თირკმლის უკმარისობას, სიბრძავეს, ვანგრენას, ინსულტს და მიოკარდიუმის ინფარქტს.

ლვიძლი

ლეიძლი ორგანიზმის უდიდესი ჯირკვალა. მოზრდილებში მისი წონა დაახლოებით 1,5 კგ-ია.

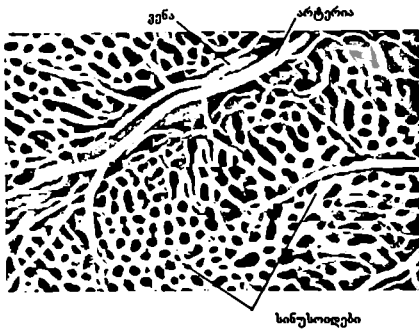
გარქდან ლეიძლი დაფარულია სეროზული გარსით (პერიტონეუმის ეისცერული ფურცლით), რომლის ქვეშ შემაერთქსოვილოვანი კაფსულა (გლისონის კაფსულა) მდებარეობს. საჭმლის მომწელებელ სისტემაში ათვისებული საკვები ნივთიერებები ორგანიზმში გავრცელებამდე საბოლოო გადამშუშაებას (გარდაქმნას) ლეიძლში გადის. შეიძლება ითქვას, რომ ლეიძლი საჭმლის მომწელებელ სისტემასა და მთელ ორგანიზმს შორის შუალედური რგოლია. ლეიძლის ამგვარ დანიშნულე-

ბას მისი სისხლისმიმოქცევის თავისებურება განაპირობებს. ლეიძლი სისხლს ლეიძლის არტერიისა (დაახლოებით 20-25%) და კარის (პორტული) ვენის (დაახლოებით 75-80%) მეშვეობით იღებს. ნაწლავში შეწოვილი ნივთიერებები, ლიპიდების გამოკლებით, ლეიძლში კარის ვენის მეშვეობით ხედება. ლეიძლის უჯრედები მიღებულ ნივთიერებებს გარდაქმნის, აგროებს, აუნეგებლყოფს, ორგანიზმისათვის საჭირო ნაერთებს წარმოქმნის და ა.შ. ამასთანავე, ლეიძლში გამომშუშადება ნაღველი, რომელიც ცხიმების მონელებისათვის არის აუცილებელი.

ლეიძლის შემაერთქსოვილოვანი კაფსულა ოდნავ სქელია კარის მიდამოში, საიდანაც ლეიძლში კარის ვენა და ლეიძლის არტერია შედის, ლეიძლის ვენები, ნაღველის საერთო სადინარი და ლიმფური სადინარი კი – გამოდის.

კაფსულიდან გამოსული შემაერთქსოვილოვანი ხარისხები ლეიძლის პარენქიმას წილაკებად ყოფს. წილაკი ლეიძლის სტრუქტურულ-ფუნქციურ ერთეულს წარმოადგენს. ადამიანში შემაერთებელი ქსოვილის შემცველობა უმნიშვნელოა. შესაბამისად, პარენქიმის წილაკოვნებაც სუსტად არის გამოხატული. მცირე ზომის, ნაზი შემაერთქსოვილოვანი ჩანაფენები მხოლოდ იმ ადგილებში შეიმწევა, სადაც სისხლძარღვები, ლიმფური ძარღვები, ნაღველის სადინარი და ნერვები მდებარეობს. ამ უბნებს **პორტული სივრცეები** ეწოდება. აღსანიშნავია, რომ პორტულ სივრცეებში კარის ვენის ტოტი (წილაკშორისი ვენა), ლეიძლის არტერიის ტოტი (წილაკშორისი არტერია) და ნაღველის სადინარი ყოველთვის ერთად მდებარეობს. ამ სამი სტრუქტურის ერთობლიობას **პორტული ტრიადა** ეწოდება.

ლეიძლის სტრუქტურულ-ფუნქციური ორგანიზაციის გასაგებად ლეიძლის სისხლმომარაგების თავისებურებებს უნდა გავეცნოთ. ლეიძლის არტერია და კარის ვენა კარში შესვლის შემდეგ თანმიმდევრულად იყოფა



სურ. 18-37. მაიმუნის ღვიძლის სკანოგრაფია. პეპატოციტები მოცილებულია. ჩანს წილაკშორისი არტერია, წილაკშორისი ვენა და სინუსოიდური კაპილარების ქსელი (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით) და ჯერ წილთაშორის, შემდეგ კი წილაკშორის სისხლძარღვებს წარმოქმნის. წილაკშორისი არტერია და ვენა პორტულ სივრცეებში მდებარეობს. ისინი დასაბამს აძლევენ ტერმინალურ წილაკრგვლივ ტოტებს, რომლებიც პორტული სივრცეებიდან ლატერალურად მიემართება და ღვიძლის პარენქიმაში სინუსოიდურ კაპილარულ ქსელს წარმოქმნის (სურ. 18-37). სინუსოიდური კაპილარები ერთმანეთთან მრავლობით ანასტომოზს ქმნის, იკრიბება და ცენტრალურ ვენას უერთდება. ცენტრალური ვენები წილაკქვეშა ვენებში იკრიბება, საიდანაც ღვიძლის ვენები იღებს დასაბამს.

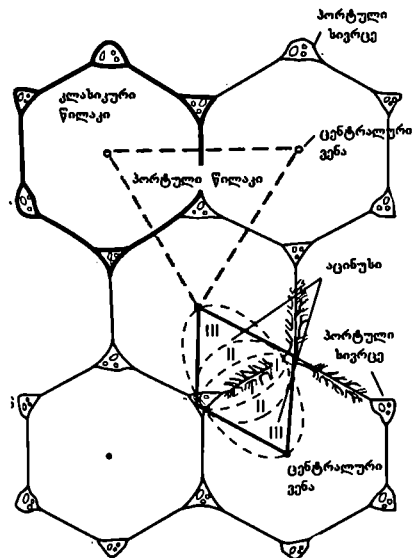
ადამიანის ღვიძლში შემაერთებელი ქსოვილის სუსტი განვითარების გამო წილაკები გამოკეეტილი არ არის. მიუხედავად ამისა, პისტოლოგიურ პრეპარატზე შესაძლებელია ექვსკუთხა ფორმის არეების გარჩევა, რომელთა ცენტრში ცენტრალური ვენა მდებარეობს. ამ არეებს ღვიძლის კლასიკურ წილაკებს უწოდებენ. კლასიკური წილაკის კუთხეებში პორტული ტრიადები მდებარეობს. ადამიანის ღვიძლში ერთი კლასიკური წილაკის ირგვლივ 3-ნ პორტული ტრიადაა. კლასიკურ წილაკში სინუსოიდური კაპილარე-

ბი პერიფერიიდან ცენტრისაკენ რადიალური მიმართულებით მიემართება და ცენტრალურ ვენას უერთდება.

კლასიკური წილაკის გარდა ღვიძლის აგებულების დახასიათებისათვის ორი ალტერნატიული სტრუქტურულ-ფუნქციური ერთეული - პორტული წილაკი და ღვიძლის აცინუსი იქნა შემოღებული.

პორტული წილაკის ქვეშ მოისახლეობა ღვიძლის პარენქიმის ნაწილი, რომელიც თითოეული პორტული ტრიადის ირგვლივ მდებარეობს. პისტოლოგიურ პრეპარატზე პორტულ წილაკს სამკუთხედის ფორმა აქვს და სამი მეზობელი კლასიკური წილაკის სექტორს მოიცავს. სამკუთხედის წვეროები ამ წილაკების ცენტრალურ ვენებზე მდებარეობს (სურ. 18-38).

გასული საუკუნის 50-იანი წლებიდან მეულეერთა უმრავლესობა ღვიძლის ყველაზე



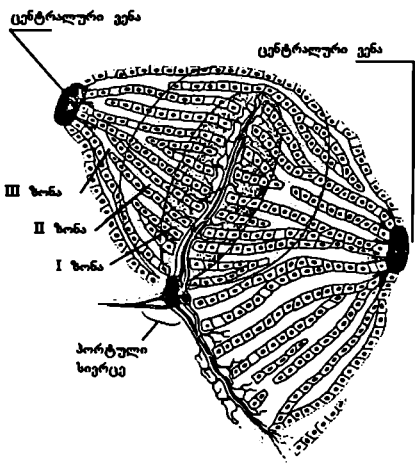
სურ. 18-38. ღვიძლის კლასიკური წილაკის, პორტული წილაკისა და აცინუსის აგებულების სქემა. (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით)

სრულყოფილ სტრუქტურულ-ფუნქციურ ერთეულად **ღვიძლის აცინუსს** მიიჩნევენ. ღვიძლის აცინუსი იმ ჰეპატოციტების ჯგუფს მოიცავს, რომელიც პორტული ტრიადის არტერიის, ვენისა და ნაღველის სადინრის თითოეული ლატერალური ტერმინალური ტოტის ირგვლივ მდებარეობს. აცინუსის თითოეულ ბოლოზე ცენტრალური ვენა მდებარეობს. აცინუსი მცირე ზომის სტრუქტურაა და ორი მეზობელი კლასიკური წილაკის სექტორს მოიცავს (სურ. 18-39).

მომბან სისხლძარღვთან დამოკიდებულების მიხედვით აცინუსს I, II და III ზონებად ყოფენ. I ზონის უჯრედები სისხლძარღვებთან ყველაზე ახლოს მდებარეობს და, შესაბამისად, სისხლით მოტანილი ნივთიერებების უმეტესი ნაწილის გარდაქმნაში მონაწილეობს. II და III ზონის უჯრედები კი მოშორებით მდებარეობს და ნაკლებქტორ მდგომარეობაში იმყოფება. მაგალითად, საკვების მიღების შემდეგ კარის ვენით მოტანილ სისხლში გლუკოზის შემცველობა ძალიან მაღალია. გლუკოზის ათვისებას

თავდაპირველად I ზონის უჯრედები ახდენს და მას გლიკოგენის სახით ინახავს. II ზონის უჯრედებს გლუკოზის მხოლოდ ის რაოდენობა რჩება, რომლის ათვისება I ზონის უჯრედებმა ვერ მოახერხა. საკვების მიღების შორის პერიოდებში, ღვიძლში გლუკოზით ღარიბი სისხლის მოსვლას, გლიკოგენის დაშლითა და სისხლში გლუკოზის გამოყოფით, ისევ I ზონის უჯრედები პასუხობს. ამის შედეგად სისხლში გლუკოზის შემცველობა მატულობს და II და III ზონის უჯრედები სისხლში გლუკოზის შემცველობაზე აღარ რეაგირებს. საყარაუდოა, რომ სხვადასხვა აცინუსის ზემოქმედებისას ღვიძლის პარენქიმის შერჩევითი დაზიანება ჰეპატოციტების ასეთ ზონურ მოწყობასთან უნდა იყოს დაკავშირებული.

ღვიძლის პარენქიმის 80%-ს ღვიძლის უჯრედები – **ჰეპატოციტები** ქმნის. ჰეპატოციტები მრავალკუთხა ფორმის უჯრედებია. წილაკში ისინი ერთმანეთს უკავშირდებიან და ღვიძლის ფირფიტებს ქმნიან. თითოეული ფირფიტის სისქეში მხოლოდ ერთი ან ორი უჯრედი მდებარეობს. ფირფიტები ყოველი მხრიდან ერთმანეთს ისე უკავშირდება, რომ ლაბირინთისმაგვარ სტრუქტურას ქმნის. ფირფიტებს შორის არსებულ სივრცეებში სინუსოიდური კაპილარები მდებარეობს. ჰეპატოციტის ზედაპირს, რომლითაც იგი სისხლის კაპილარს ეხება, **ვასკულური (სისხლძარღვოვანი)** ზედაპირი ეწოდება. ზედაპირის დანარჩენი უბნებით ჰეპატოციტები ერთმანეთს უკავშირდება. ამ ზედაპირებს **ლატერალური ზედაპირები** ეწოდება. ორ მეზობელ ჰეპატოციტს შორის, შეხების უბნის მთელ სიგრძეზე, ძალიან მცირე ზომის სივრცეა, სადაც უჯრედები ნაღველს გამოყოფს. ეს სივრცეები **პირველადი ნაღველის კაპილარებია**. ლატერალური ზედაპირების იმ ნაწილს, რომელიც პირველადი ნაღველის კაპილარებს



სურ. 18-39. ღვიძლის აცინუსის ორგანიზაციის სქემა. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

კედელს უქმნის, ბილიური ზედაპირი ეწოდება (სურ. 18-40).

თითოეული ჰეპატოციტი შეიცავს ეუქრომატულ ბირთვს, რომელშიც ერთი ან ორი კარგად გამოხატული ბირთვაცია. ჰეპატოციტების დაახლოებით 25% ორბირთვიანია. ციტოპლაზმა კარგად განვითარებულ მარცვლოვან და უმარცვლო ენდოპლაზმურ ბადეს, დიდი რაოდენობით რიბოსომებს და მიტოქონდრიებს შეიცავს (სურ. 18-41). გოლჯის აპარატიც კარგად არის განვითარებული.

ჰეპატოციტების ციტოპლაზმაში დიდი რაოდენობით ლიზოსომები და პეროქსისომები. პლაზმალემის ქვეშ აქტინისა და ციტოკერატინის ფილამენტების კარგად გამოხატული ბადეა. ციტოპლაზმის ორგანოებისაგან თავისუფალ უბნებში გლიკოგენის მარცვლები და ცხიმის წვეთებია. ციტოპლაზმური ორგანოების სრულყოფილი განვითარება ჰეპატოციტის მრავალმხრივ ფუნქციურ აქტიუობაში აისახება. ჰეპატოციტებში მიმდინარეობს;

➤ ცილების სინთეზი. დეიქლში დიდი რაოდენობით სხვადასხვა ცილები, მათ შორის პლაზმის ალბუმინები, ფიბრინოგენი და პროთრომბინი სინთეზდება.

➤ გლუკონეოგენეზი

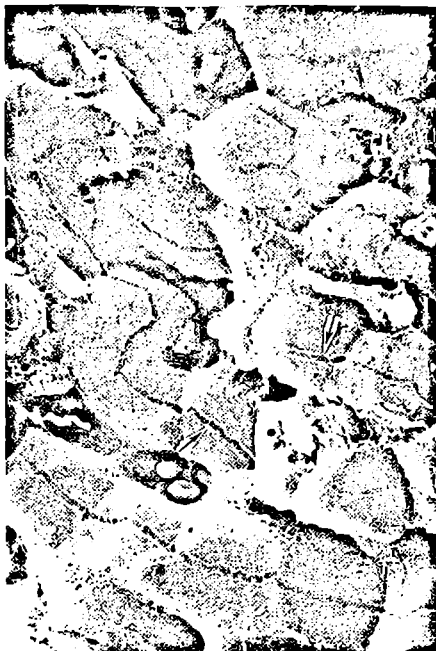
➤ შარდოვანას წარმოქმნა. ამინომჟავებისაგან ამინოჯგუფების მოცილების გზით წარმოიქმნება შარდოვანა, რომელიც შარდთან ერთად თირკმლიდან გამოიყოფა.

➤ გლიკოგენის, ლიპიდებისა და ზოგიერთი ვიტამინის მარაგის შექმნა.

➤ ტოქსინების კონიუგაცია და ქიმიური დაშლა.

➤ ნადეულის წარმოქმნა.

ბილიური ზედაპირის მიდამოში, ჰეპატოციტებს შორის დაახლოებით 15 ნმ სიღიძის სივრცე მდებარეობს, რომელიც ნადეულის პირველადი კაპილარის სანათურს წარმოადგენს. ადინზული სივრცეები, როგორც ფირფიტის შიგნით, ისე ფირფიტებს შორის ერთმან-



სურ. 18-40. დეიქლის სკანოგრამა. ჩანს დეიქლის ფირფიტები. ისრით მითითებულია მეზობელ ჰეპატოციტებს შორის არსებული ნადეულის პირველადი კაპილარები. დეიქლის ფირფიტებს შორის სინუსოიდური კაპილარები მდებარეობს.



სურ. 18-41. ორი მეზობელი ჰეპატოციტის ელექტრონოგრაფია. (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით).



სურ. 18-42. ნაღვლის პირველადი კაპილარის ელექტრონოგრაფია. მკერძი კონტაქტის უბნები მითითებულია ისრებით .

ნეთს უკავშირდება, რის შედეგადაც წილაკში ნაღვლის კაპილარების ერთიანი ფართო ქსელი იქმნება. ნაღვლის კაპილარის სანათურის ზედაპირების გასწვრივ ბრმა სარტყელის მსგავსი მკერძი კონტაქტები მდებარეობს. ეს სტრუქტურები ნაღვლის კაპილარის მიდამოში უჯრედშორისი სივრცის სრულ პერმეტიზაციას უზრუნველყოფს და წილაკში ნაღვლის გაერცვლებას უშლის ხელს (სურ. 18-42).

აპოზირი კლინიკასთან

ბილირუბინის ძალიან მაღალი კონცენტრაცია სისხლში კანისა და ღორწოვანი გარსების მოყვითალო შეფერვას განაპირობებს, რაც სიყვითლის სახელწოდებით არის ცნობილი. სიყვითლის განვითარება შეიძლება განპირობებული იყოს ა) ბილირუბინის კონიუგაციის დარღვევით, რასაც ჰეპატოციტების დაზიანება (მაგ. ჰეპატიტების დროს) ან სანაღველ გზების დაზიანება იწვევს; ბ) ერთროციტების პემფილიზით, როდესაც დიდი რაოდენობით თავისუფალი ბილირუბინი წარმოიქმნება. ჰეპატოციტები ეერ უზრუნველყოფენ ასეთი დიდი რაოდენობით ბილირუბინის ელიმინაციას. ასეთ სიყვითლეს პემფილიზური სიყვითლე ეწოდება.

კლასიკური წილაკის პერიფერიაზე ნაღვლის კაპილარები ქმნის წილაკშორის ნაღვლის სადინარს, რომლის კედელს ერთშიანი კუბური ეპითელური უჯრედები ამოფენს (სურ. 18-43).

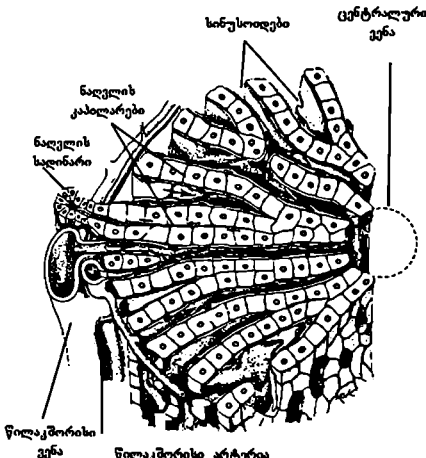
ჰეპატოციტების ვასკულური ზედაპირი სინუსოიდურ კაპილარებს ეხება. ჰეპატოციტებსა და კაპილარებს შორის არსებულ

სივრცეს დისეს სივრცე ეწოდება. სინუსოიდები არათანაბარი დიამეტრის მქონე კაპილარებია. მათი კედელი ფენესტრებიანი ენდოთელური უჯრედებით იქმნება (სურ. 18-44). ფენესტრების დიამეტრი დაახლოებით 100 ნმ-ია.

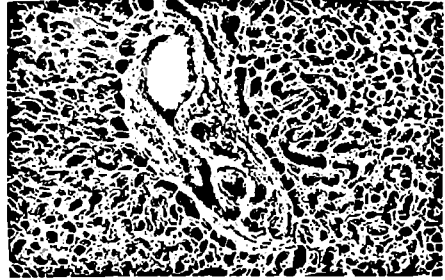
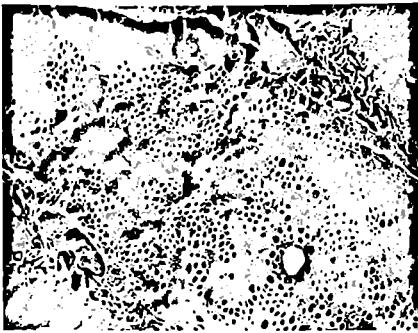
ენდოთელური შრე წყვეტილია. ადამიანის ღვიძლში სინუსოიდების ენდოთელურ უჯრედებს ბაზალური მემბრანა არა აქვს.

ჰეპატოციტების ვასკულურ ზედაპირზე დიდი რაოდენობით მიკროზაოგებია. ენდოთელიოციტებისა და ჰეპატოციტების აღწერილი სტრუქტურული თავისებურებანი მათ შორის მაკრომომლეკულების გაცვლის ინტენსიუობას მნიშვნელოვნად ზრდის.

ენდოთელურ უჯრედებთან ერთად სინუსოიდების კედელში კუპფერის უჯრედები მდებარეობს. კუპფერის უჯრედები მონოციტური წარმოშობის ტიპური მაკროფაგებია. ისინი დაბერებულ ერთროციტებს შლიან, პემოგლობინს ინელებენ და იმუნურ პროცესებში მონაწილე ციტოკინებს გამოიმუშავენ. ამასთან ერთად, დისეს სივრცეში მიოფიბრობლასტებიც გვხვდება.



სურ. 18-43. ჰეპატოციტების, ნაღვლის კაპილარებისა და სინუსოიდების ორგანიზაცია კლასიკურ წილაკში.



სურ. 18-44. ვირთაგვას ღვიძლის სინუსოიდური კაპილარის ენდოთელური უჯრედის სკანოგრამა. ჩანს მრავლობითი ფორები (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით)

სურ. 18-45. ადამიანის ღვიძლის სკანოგრამა. კეპატოციტები მოცილებულია. ცენტრში მდებარეობს პორტული სივრცე პორტული ტრიადით. პორტული სივრცის კოლაგენური ბოჭკოები სინუსოიდების ირგვლივ არსებული რეტიკულური ბოჭკოების ბადეს უკავშირდება (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

სინუსოიდურ კაპილარებს და კეპატოციტებს საყრდენს უქმნის ნაზი რეტიკულური ბოჭკოები, რომლებიც პორტულ სივრცეებს შორის მოანასტოზოზე ქსელს ქმნის (სურ. 18-45).

კაჟონი კლინიკასთან
ვილსონის დაავადება – თანდაყოლილი დაავადება, რომლის დროსაც ღვიძელში სპილენძის ნორმალური მეტაბოლიზმი ირღვევა, ამის გამოც სპილენძი ორგანიზმის სხვადასხვა უბანში, უპირატესად თვალის რქოვანაში, თავის ტვინში და ღვიძელში გროვდება. სპილენძის დაგროვება იწვევს თავის ტვინის ფუნქციის დარღვევას და ღვიძლის ციროზის განვითარებას. მეურანალობის გარეშე დაავადება სიკვდილით მთავრდება.

წოვანი, კუნთოვანი და სეროზული გარსებისაგან შედგება. ლორწოვანი გარსი მრავლობით ნაოჭს ქმნის. ლორწოვანი გარსის ეპითელური ფორფიტა ერთშიანი ცილინდრული ეპითელიუმით იქმნება. მათში დიდი რაოდენობით მიტოქონდრიაა. ეპითელური უჯრედები მცირე რაოდენობით ლორწოს გამოიმუშავენს. პლასმური მემბრანა დიდი რაოდენობით მიკროზოომებს ქმნის.

ბუშტის სადინრის საკუთარ ფორფიტაში შერეული ალვეოლურ-მილაკოვანი ჯირკვლები მდებარეობს. მათი უჯრედები ლორწოს გამოიმუშავენს.

კუნთოვანი გარსი თხელია და უპირატესად ირგვლივ მიმართული ბოჭკოებით იქმნება.

ნაღვლის ბუშტს ღვიძლთან სქელი შემაერთებელქსოვილოვანი ჩანაფენი აკავშირებს. საპირისპირო მხარეს ნაღვლის ბუშტი სეროზული გარსით არის დაფარული.

ნაღვლის ბუშტი

ნაღვლის ბუშტი მსხლის ფორმის ღრუ ორგანოა, რომელშიც ნაღველი გროვდება. იგი ღვიძლის სადინარს ბუშტის სადინრის მეშვეობით უკავშირდება. მისი კედელი ლორ-

გამოყოფილი სისტემა

გამომყოფი სისტემა თირკმლების, შარდსაწვეთების, შარდის ბუშტისა და შარდსადენისაგან შედგება. ეს სისტემა შარდის წარმოქმნასა და გამოყოფაში მონაწილეობს. მისი მეშვეობით ორგანიზმიდან მეტაბოლიზმის ნარჩენი პროდუქტები გამოიყოფა. კომპლექსური პროცესის მეშვეობით, რომელიც ფილტრაციას, აქტიურ რეაბსორბციას, პასიურ რეაბსორბციას და სეკრეციას მოიცავს, თირკმელი ორგანიზმის შიგა გარემოს ქიმიური შემადგენლობის მუდმივობას არეგულირებს. ამასთან ერთად, თირკმელში ბიოლოგიურად აქტიური ნივთიერებები – რენინი და ერითროპოეტინი გამოიშვება. რენინი ჰორმონია, რომელიც სისხლის წნევის რეგულაციაში მონაწილეობს, ერითროპოეტინი კი გლიკოპროტეინული ბუნების ზრდის ფაქტორია, რომელიც ერითროციტების წარმოქმნას ასტიმულირებს.

თირკმელში წარმოქმნის შემდეგ, შარდი შარდსაწვეთების გაელით შარდის ბუშტს აღწევს, სადაც იგი დროებით გროვდება და ბოლოს შარდსადენის გზით გარეთ გამოიყოფა.

თირკმელი

თირკმელი ღობიოს მარცვლის ფორმის ორგანოა. მას ორი, შეზნექილი (მედიალური) და ამოზნექილი (ლატერალური) ზედაპირი აქვს. მედიალურ ზედაპირზე მდებარეობს თირკმლის კარი, საიდანაც ორგანოში არტერია და ნერვები შედის, ხოლო ვენები, ლიმფური ძარღვები და შარდსაწვეთი გამოდის. თირკმლის მეორე, ლატერალურ ზედა-

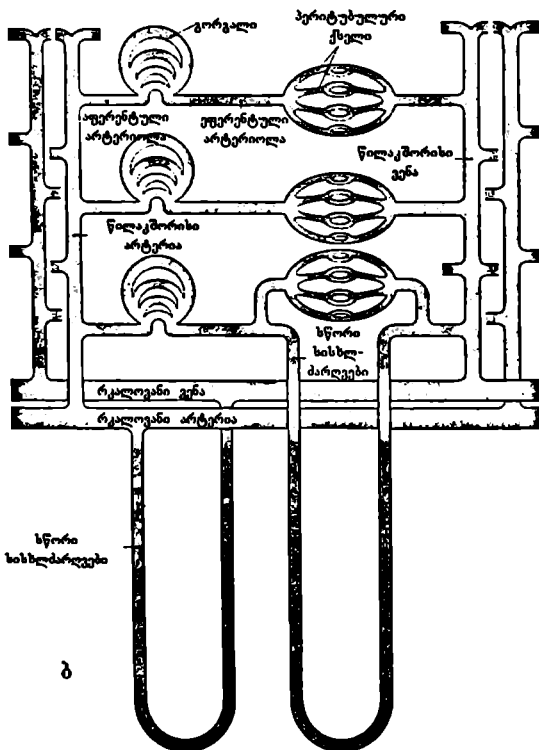
პირს ამოზნექილი ფორმა აქვს. თირკმლიდან შარდსაწვეთის გამოსვლის ადგილას მდებარეობს გაგანიერებული სივრცე, რომელსაც თირკმლის მენჯი ეწოდება. ეს უკანასკნელი ორ-სამ მთავარ ფილადა იყოფა, რომლებიც, თავის მხრივ, მრავლობითი მცირე ზომის ფილებისაგან შედგება.

ანატომიურად თირკმელი *ქერქოვანი (გარეთა)* და *ტეინოვანი (შიგნითა)* ნივთიერებებისაგან შედგება. ადამიანის თირკმლის ტეინოვანი ნივთიერება იქმნება პირამიდული სტრუქტურებით, რომლებსაც *ტეინოვანი პირამიდები* ეწოდება. მათი ფუძეები ქერქოვანი ნივთიერებისაგან არის მიმართული. თითოეული პირამიდის ფუძიდან ქერქოვანი ნივთიერებაში მიემართება ტეინოვანი ნივთიერების ჭიმები, რომლებსაც *პირამიდული სხივები* ეწოდება. თავის მხრივ, ქერქოვანი ნივთიერება ტეინოვანი ნივთიერებაში იჭრება სვეტების სახით, რომლებსაც *ბერტინის სვეტები* ეწოდება. ქერქოვანი ნივთიერების ის ნაწილი, რომელიც თითოეულ ტეინოვან პირამიდას გარს აკრავს, *თირკმლის წილაკს* ქვნი.

სისხლის მიმოქცევა. თირკმელი სისხლს თირკმლის არტერიით იღებს (სურ. 19-1). თირკმლის არტერია ორგანოში შესვლამდე ორ ტოტად იყოფა, რომელთაგან ერთი თირკმლის წინა, მეორე კი – უკანა ნაწილს ამარაგებს სისხლით. დაყოფის შემდეგ ეს არტერიები წარმოქმნის წილთაშორის არტერიებს, რომლებიც პირამიდებს შორის მიემართება. ქერქოვანი და ტეინოვანი ნივთიერების საზღვარზე ისინი ქმნიან რკალოვან არტერიებს, საიდანაც აფერენტული (მომტანი) არტერიოლა იღებს დასაბამს. ეს უკანასკნელი წარ-

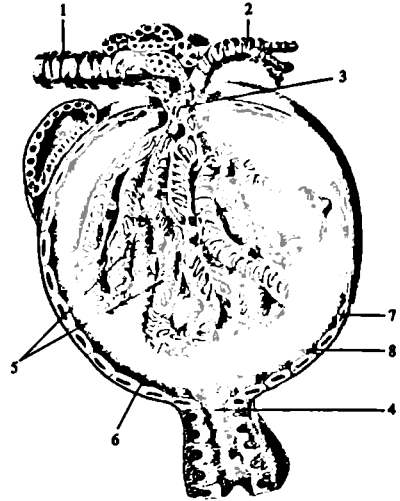
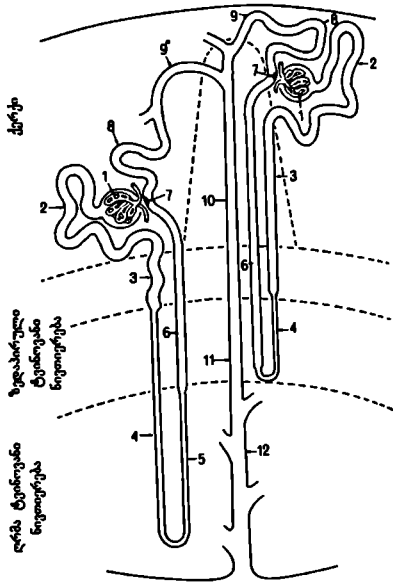


ა



ბ

სურ. 19-1. თირკმლის სისხლის მიმოქცევა. ა. ადამიანის თირკმლის არტერიოგრამა. 1. თირკმლის არტერია. 2. თირკმლის არტერიის ზედა ტოტი. 3. თირკმლის არტერიის ქვედა ტოტი. ბ. თირკმლის მიკროცირკულაციის სქემა (Alan Stevens, James S. Lowe Human Histology, second edition, Mosby, 1999 მიხედვით).



სურ. 19-2. იუქსტამედულური (მარცხნივ) და ქერქოვანი (მარჯვნივ) ნეფრონის აგებულების სქემა. 1. გორგალი 2. პროქსიმალური კლანილი მილაკი; 3. პენლეს მარყუეის მსხვილი დასწერიე ტოტი; 4. პენლეს მარყუეის წვრილი დასწერიე ტოტი; 5. პენლეს მარყუეის წვრილი ასწერიე ტოტი; 6. პენლეს მარყუეის მსხვილი ასწერიე ტოტი; 7. იუქსტაგლომერულური აპარატი; 8. დისტალური კლანილი მილაკი; 9,10,11,12 - შემკრები მილაკების სისტემა. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

სურ. 19-3. თირკმლის სხულაის აგებულების სქემა. 1. მომტანი არტერიოლა; 2. გამომტანი არტერიოლა; 3. ვასკულური პოლუსი; 4. საშარდე პოლუსი; 5. გორგალი; 6. კაფსულის შიგნითა ფურცელი; 7. კაფსულის გარეთა ფურცელი; 8. კაფსულის ღრუ. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

მოქმნის გორგალს, რომლის კაპილარები ეფერენტულ (გამომტან) არტერიოლაში იკრიბება. გამომტანი არტერიოლა მაშინვე იტოტება და მეორად კაპილარულ ქსელს წარმოქმნის. ამ ქსელს **პერიტუბულურ კაპილარულ ქსელს** უწოდებენ, ვინაიდან ის პროქსიმალურ და დისტალურ მილაკებს გარს ახვევია და მათ მიერ აბსორბირებული ნივთიერებების ტრანსპორტს უზრუნველყოფს.

ვანი და ტენიოვანი ნივთიერების საზღვარზე მდებარეობს და მათ **იუქსტამედულურ ნეფრონებს** უწოდებენ. დანარჩენ ნეფრონებს, რომლებიც ქერქოვანი ნივთიერების სისქეშია განთავსებული, **ქერქოვანი ნეფრონები** ეწოდება. თითოეულ თირკმელში 1-4 მილიონამდე ნეფრონია. ნეფრონის შემადგენლობაში **თირკმლის სხულაი და მილაკების სისტემა** შედის (სურ. 19-2).

თირკმლის სტრუქტურულ-ფუნქციურ ერთეულს **ნეფრონი** წარმოადგენს. ნეფრონები ფილტრაციის, რეაბსორბციისა და სეკრეციის გზით შარდის წარმოქმნაში მონაწილეობს. ნეფრონების დაახლოებით 1/7 ქერქო-

ვანი და ტენიოვანი ნივთიერების საზღვარზე მდებარეობს და მათ იუქსტამედულურ ნეფრონებს უწოდებენ. დანარჩენ ნეფრონებს, რომლებიც ქერქოვანი ნივთიერების სისქეშია განთავსებული, ქერქოვანი ნეფრონები ეწოდება. თითოეულ თირკმელში 1-4 მილიონამდე ნეფრონია. ნეფრონის შემადგენლობაში თირკმლის სხულაი და მილაკების სისტემა შედის (სურ. 19-2). თირკმლის სხულაი დაახლოებით 200 მკმ დიამეტრის მქონე წარმონაქმნია (სურ. 19-3). იგი შედგება კაპილარული წნულისაგან, რომელსაც გარს ორშიანი კაფსულა აკრავს. კაპილარულ წნულს დამახასიათებ-

ლი დახვეული ფორმა აქვს, რის გამოც მას გორგალი ეწოდება. კაპილარული გორგალი ორ არტერიოლას შორის იქმნება, რომლებსაც, შესაბამისად, მომტან და გამომტან არტერიოლებს უწოდებენ (სურ. 19-4). ორშრიან კაფსულას, რომელიც კაპილარულ გორგალს გარს აკრავს, ბოუმანის კაფსულა ეწოდება. კაფსულის შიგნითა (ვისცერული) ფურცელი გორგლის კაპილარებს ეხვევა გარს, ხოლო გარეთა (პარიესული) ფურცელი თირკმლის სხეულაკის კედელს ქმნის. კაფსულის ფურცლებს შორის ღრუა, რომელსაც კაფსულის ღრუ ეწოდება. ფილტრაციის შედეგად წარმოქმნილი პირველადი შარდი კაფსულის ღრუში გროვდება და აქედან მილაკების სისტემაში გადადის. თირკმლის სხეულაკს ორი, ვასკულური (სისხლძარღვოვანი) და ურინარული (საშარდე) პოლუსი გააჩნია. ვასკულური პოლუსიდან მომტანი არტერიოლა შემოდის, ხოლო გამომტანი არტერიო-

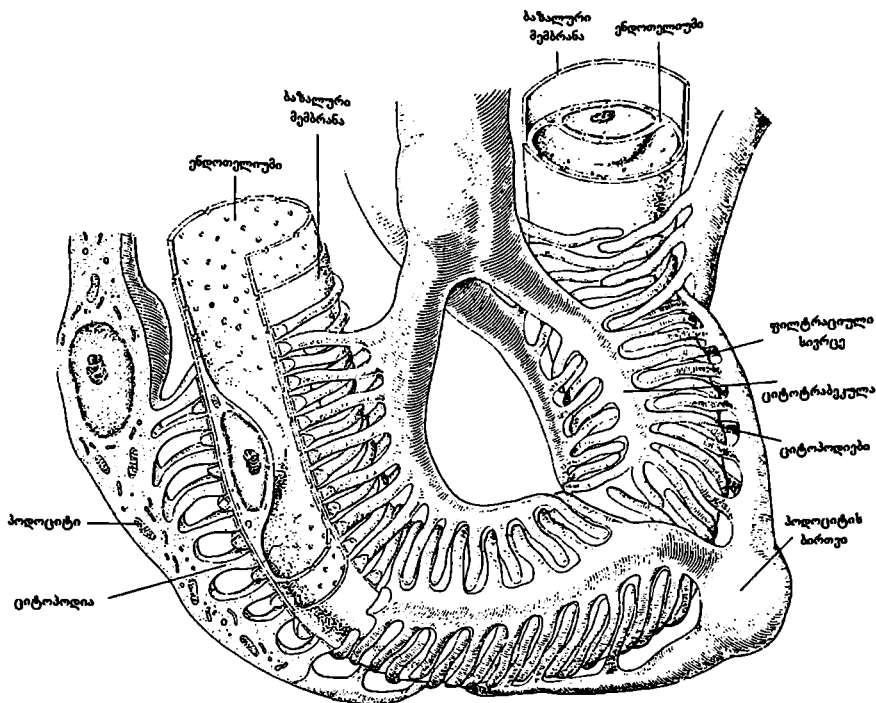
ლა გამოდის. მომტანი, სფერენტული არტერიოლა ორიდან ხუთამდე პირველად ტოტს ქმნის, რომლებიც შემდეგ კაპილარებად იყოფა და ქმნის კაპილარულ გორგალს. გორგლის კაპილარები გამომტან არტერიოლად იკრიბება. საშარდე პოლუსიდან მილაკების სისტემა იღებს სათავეს.

ბოუმანის კაფსულის პარიესული ფურცელი წარმოდგენილია ერთშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმით, რომელიც ბაზალურ მემბრანაზე და რეტიკულური ბოჭკოების ბაღეზე მდებარეობს. საშარდე პოლუსთან ბრტყელი ეპითელიუმი ერთშრიან ცილინდრულ ეპითელიუმში გადადის.

კაფსულის შიგნითა ფურცლის ბრტყელი ეპითელიური უჯრედები ემბრიონული განვითარების პროცესში მნიშვნელოვან სტრუქტურულ ცვლილებებს განიცდის. ამ ფურცლის უჯრედებს პოდოციტები ეწოდება. პოდოციტების სხეულიდან რამდენიმე პირველადი მორჩი წარიზიდება, რომელთაც ციტოტრაბეკულები ეწოდებათ. თითოეული პირველადი მორჩი მრავლობით მეორად მორჩს – ციტოპოდოებს აძლევს დასაბამს. ისინი უშუალოდ ბაზალურ მემბრანას ეხებიან. თავად პოდოციტები და მათი ციტოტრაბეკულები ბაზალურ მემბრანას არ ეხება (სურ. 19-5). როგორც წესი, თითოეული პოდოციტის მეორადი მორჩები ერთზე მეტ კაპილართან ამყარებს კავშირს. ამავე დროს, ერთიადიმავე კაპილარის ზედაპირზე ერთმანეთის გვერდიგვერდ ორი პოდოციტის ციტოპოდიები ბოლოვდება (სურ. 19-6). ციტოპოდიები ძალიან მცირე რაოდენობით, ან სულ არ შეიცავს ორგანელებს, თუმცა ციტოქონჩის ელემენტები მათში დიდი რაოდენობითაა. ციტოპოდიებს შორის 25 ნმ სივანის წაგრძელებული სივრცეები – ფილტრაციული ნაპარაკებია, რომლებიც ერთმანეთთან კავშირშია და ერთიან, ლაბირინთის მავარ სივრცეს ქმნის. მოსაზღვრე ციტ-



სურ. 19-4. გორგლის სკანოგრამა.



სურ. 19-5. გორგლის კაპილარისა და პოუმანის კაფსულის შიგნითა ფურცლის ურთიერთობის სქემა.



სურ. 19-6. პოლოციტისა და გორგლის კაპილარის ურთიერთობა. სკანოგრამა. ისრებით მითითებულია პოლოციტის პირველადი მორჩები, საიდანაც მრავალი მეორადი მორჩი გამოდის (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).



სურ. 19-7. პოლოციტების ციტორაბეკულებსა და ციტოპოდიების სკანოგრამა. ძლიერი გადიდება (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

ოპოდიები ერთმანეთს გადაფარავს და სივრცეების შიგნით ტიხრებს ქმნის (სურ. 19-7). პოდოციტების ციტოპლაზმა დიდი რაოდენობით თავისუფალ რიბოსომებს, მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადის სუსტად განვითარებულ ცისტერნებს, მცირე რაოდენობით მიტოქონდრიებს და კარგად განვითარებულ გოლჯის აპარატს შეიცავს. ამასთან ერთად, ციტოპლაზმაში აქტინის ფილამენტების კარგად განვითარებული ბაღა, რაც პოდოციტებს კუმშვით აქტივობას ანიჭებს.

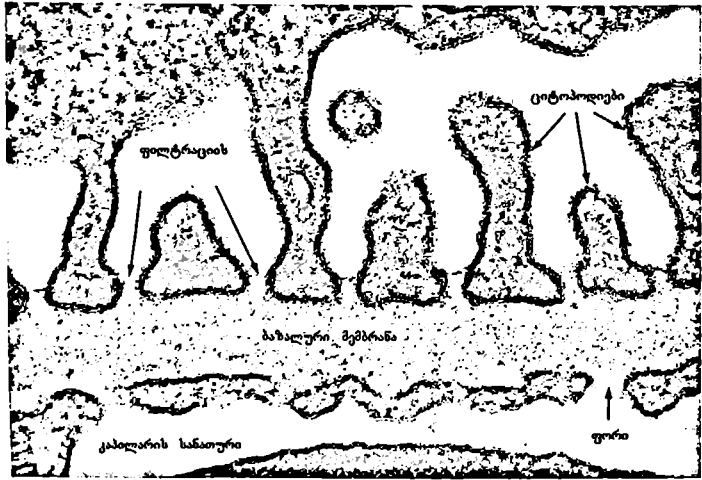
პოდოციტებსა და გორგლის კაპილარების კედელს შორის სქელი ბაზალური მემბრანაა. ეს ბაზალური მემბრანა წარმოადგენს საფილტრაციო ბარიერს, რომელიც კაფსულის ღრუს კაპილარების ღრუსაგან გამოყოფს (სურ. 19-8). ბაზალური მემბრანა პოდოციტების ბაზალური ფირფიტისა და კაპილარების ბაზალური ფირფიტის შერწყმის (გაერთიანების) შედეგად წარმოიქმნება. ელექტრონულ მიკროსკოპში ამ მემბრანას სამშრიანი შესახედაობა აქვს. მასში ერთი ცენტრალური მკვერივი ფირფიტა (lamina densa) და პერიფერიებზე მდებარე ორი ნათე-

ლი ფირფიტა (lamina rara) განირჩევა; ნათელი ფირფიტები შეიცავს ფიბრონექტინის მოლეკულებს, რომლებიც ენდოთელიოციტებსა და პოდოციტებს მკვერივი ფირფიტასთან აკავშირებს. მკვერივი ფირფიტა IV ტიპის კოლაგენისა და ლამინინის მოლეკულებსაგან შექმნილ ბაღეს შეიცავს, რომელიც პროტეოგლიკან ჰეპარან სულფატის შემცველ მატრიქსშია მოთავსებული.

კაფორი კონიკასთან

ალპორტის სინდრომი - აუტოსომური რეცესიული დაავადება, რომლის დროსაც ადგილი აქვს IV ტიპის კოლაგენის α₃ და α₄ ჯაჭვების მუტაციას. ამ სინდრომისათვის დამახასიათებელია სმენისა და მხედველობის დაქვეითება და ნეფრიტი (თირკმლის ანთება), რომელსაც თან ახლავს მიკროპმატურია. ალპორტის სინდრომით დაავადებულებს ხშირად უვითარდებათ თირკმლის უკმარისობა და სტირდბათ თირკმლის გადაწევა.

გლომერულური ბაზალური მემბრანა სელექციური მაკრომოლეკულური ფილტრია, რომელშიც მკვერივი ფირფიტა ფიზიკური ფილტრის როლს ასრულებს, ხოლო ნათელი ფირფიტის ანიონური უბნები იონურ ბარიერს წარმოქმნის. 1056-ზე მეტი დიდი ზომის ნაწილაკები ბაზა-



სურ. 19-8. საფილტრაციო ბარიერის ელექტრონოგრაფია

ლურ მემბრანაში ადვილად ვეღარ გადის, ხოლო უარყოფითად დამუხტული ცილები, რომელთა მოლეკულური წონა ალბუმინის მოლეკულურ წონაზე მაღალია (60 kDa), ბაზალურ მემბრანას მხოლოდ სპარინგის გზით გადის.

კაჟური კლინიკასთან

ალბუმინურია – შარდში ალბუმინის არსებობა გორგლის კაპილარების ენდოთელიუმის განვლადობის გაზრდით არის განპირობებული. ენდოთელიუმის დაზიანება შესაძლოა გამოწვეული იყოს სისხლძარღვების დაზიანებით, მიკრტეზით (წნევის მატებით), ბაქტერიული ტოქსინების მოქმედებით და ა.შ.

გორგლის კაპილარები ფუნესტრული ტიპისაა. ენდოთელიური უჯრედები მცირე რაოდენობით ციტოპლაზმას შეიცავს, რომლის შედარებით სქელი უბანი ბირთვის ირგვლივ მდებარეობს. ორგანოებიც ამავე უბანშია თავმოყრილი. ენდოთელიუმში მრავლობითი ფუნესტრებია. ისინი ბევრად უფრო დიდი ზომისაა (70-90 ნმ) და უფრო მრავალრიცხოვანია, ვიდრე სხვა ორგანოების ფუნესტრივულ კაპილარებში. ამასთანავე, ფუნესტრები თხელი დიაფრაგმით არ არის დაფარული, რაც, უმეტეს შემთხვევაში, ფუნესტრული ტიპის კაპილარებისათვის დამახასიათებელი არ არის.

ენდოთელიური უჯრედებისა და პოდოციტების გვერდით გორგლის შემადგენლობაში *მეზანგიოციტები* გვხვდება. ეს უჯრედები იმ უბნებში მდებარეობს, სადაც ბაზალური მემბრანა საფარველს რამდენიმე კაპილარს უქმნის (სურ. 19-9). მეზანგიოციტების ციტოპლაზმური მორჩები ენდოთელიურ უჯრედებს შორის არსებული სივრცეებით კაპილარების სანათურამდე აღწევს. ისინი წარმოქმნიან უჯრედშორის ნივთიერებას, კაპილარების კედელს გარკვეულ საყრდენს უქმნის. მეზანგიოციტები ფაგოციტოზის უნარით ხასიათდება და ბაზალურ მემბრანას ასუფთავენს სხვადასხვა ნაწილაკებისაგან, რომლებიც აქ ფილტრაციის პროცესში გროვდება.

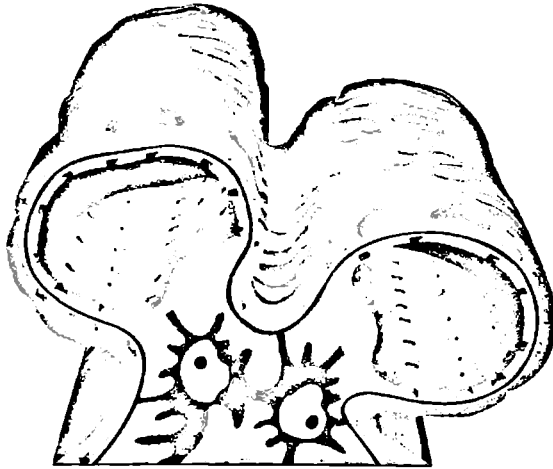
თირკმლის სხეულაკში ფილტრაციის პრო-

ცესი მიმდინარეობს. გორგლის კაპილარებში პიდროსტატიკური წნევა ბევრად უფრო მაღალია (45 მმ ვწყ სვეტის), ვიდრე ზეულებზე კაპილარებში. წნევის აღნიშნული მაღალი მაჩვენებელი მომტანი და გამომტანი არტერიოლების დიამეტრების სხვაობით არის განპირობებული: კერძოდ, მომტანი არტერიოლა უფრო განიერია, ვიდრე გამომტანი. გლომერული ფილტრატი იქმნება პიდროსტატიკური წნევის საპასუხოდ, რომელსაც პლაზმის ცილების ონკოსური წნევა (20 მმ ვწყ სე) და ბოუმანის კაფსულის სითხის პიდროსტატიკური წნევა (10 მმ ვწყ.სე) უპირისპირდება. გლომერულურ ფილტრატს, ცილების გამოკლებით, სისხლის პლაზმის მსგავსი ქიმიური შემადგენლობა აქვს. ცილების გასვლას ფილტრაციული ბარიერი უშლის ხელს. მრავლობითი დიდი ზომის ფუნესტრების არსებობა ენდოთელიუმს სითხისა და დაბალმოლეკულური ნაერთების მიმართ ადვილად განვლადს ხდის.

თირკმლის სხეულაკის საშარდე პოლუსიდან მილაკების სისტემა იწყება. მათ შორის თანმიმდევრულად არჩევენ: *პროქსიმალურ კლაკნილ მილაკს, პენლეს მარყუჟს, რომელსაც ორი დღამაგალი და აღმაგალი ტოტი გააჩნია, და დისტალურ კლაკნილ მილაკს.* დისტალური კლაკნილი მილაკიდან იწყება სწორი ან შემკრები მილაკების სისტემა, რომლებსაც ნეფრონში წარმოქმნილი შარდი თირკმლის მენჯში გამოაქვთ.

პროქსიმალური კლაკნილი მილაკი. თირკმლის სხეულაკის საშარდე პოლუსზე კაფსულის გარეთა ფურცელი პროქსიმალურ კლაკნილ მილაკში გადადის და მისი ბრტყელი ეპითელიუმი ცილინდრული ეპთელიუმით იცვლება. ეს მილაკი უფრო გრძელია, ვიდრე დისტალური კლაკნილი მილაკი და მისი ნახევა, უფრო ხშირად, თირკმლის სხეულაკების მახლობლად შეიძლება.

პროქსიმალური კლაკნილი მილაკი



სურ. 19-9. გორგალში მეზანგიოციტების განლაგების სქემა. (Alan Stevens, James S. Lowe Human Histology, second edition, Mosby, 1999 მიხედვით).



სურ. 19-10. პროქსიმალური კლაკნილი მილაკის უჯრედების სქემატური გამოსახულება (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით).

ერთშრიანი კუბური ან ცილინდრული ეპითელიუმით არის ამოფენილი (სურ. 19-10). უჯრედების ციტოპლაზმა აციდოფილურია, რაც მასში დიდი რაოდენობით მიტოქონდრიების არსებობით არის განპირობებული. მიტოქონდრიებს მოგრძო ფორმა აქვს. უჯრედების აპიკალურ, სანათურისმხრივ ზედაპირზე მრავლობითი მიკროხაოა, რომლებიც ცოცხისებრ ყათანს ქმნის. მიკროხაოების სიგრძე დაახლოებით 12მკ-ია. უჯრედის აპიკალურ ნაწილში, მიკროხაოების ფუძეებს შორის, ციტოპლაზმა დიდი რაოდენობით მილაკებს შეიცავს. აქვეა დიდი რაოდენობით პინოციტოზური ბუშტუკები. ეს ბუშტუკები მაკრომოლეკულებს (ძირითადად 70 kDa-ზე ნაკლები წონის ცილებს) შეიცავს. პინოციტოზური ბუშტუკები ლიზოსომებს უერთდება, სადაც მაკრომოლეკულები იშლება და წარმოქმნილი მონომერები უჯრედის გავლით ცირკულაციაში ბრუნდება. უჯრედების ბაზალურ ნაწილში პლაზმური მემბრანა დიდი რაოდენობით ინვაგინაციასა და ნაოჭს ქმნის. ეს ჩანადრეკები და ნაოჭები უჯრედის ბაზალური ნაწილის ზედაპირის ფართობს მნიშვნელოვნად ზრდის. მათ შორის მრავლობითი მიტოქონდრიაა, რომლებიც უჯრედის სიგრძივი ღერძის პარალელურად არის განთავსებული. ბაზოლატერალური ნაწილების მემბრანაში დიდი რაოდენობით ნატრიუმის ტუმბოებია. ისინი ამ იონთა აქტიურ ტრანსპორტს უზრუნველყოფენ. უჯრედის ბაზალურ ნაწილში დიდი რაოდენობით მიტოქონდრიებისა და ბაზალური ნაოჭების არსებობაც ამ უბანში იონთა აქტიური ტრანსპორტის არსებობაზე მეტყველებს.

პროქსიმალურ კლაკნილ მილაკში უკუშეწოვის (რეაბსორბციის) და ექსკრეციის პროცესები იწვება. პროქსიმალურ კლაკნილ მილაკში გლუკოზისა და ამინომჟავების სრული აბსორბცია მიმდინარეობს. წყლისა და

მინერალური მარილების 85%-ც აქვე იწოვება. ნატრიუმის ათვისება აქტიური ტრანსპორტით ხდება, რასაც ეპითელიური უჯრედების ბაზოლატერალური ნაწილის მემბრანაში არსებული მრავალრიცხოვანი ნატრიუმის ტუმბოები უზრუნველყოფს. წყალი ოსმოსური გრადიენტის მიმართულებით პასიური დიფუზიით გადაიტანება. როდესაც ამა თუ იმ მიზეზით ფილტრატში გლუკოზის რაოდენობა პროქსიმალური მილაკის აბსორბციულ შესაძლებლობებს აღემატება, გამყოფილი შარდის რაოდენობა მნიშვნელოვნად მატულობს და იგი გლუკოზას შეიცავს. ფილტრატში უმნიშვნელო რაოდენობით არსებული ცილების აბსორბცია პინოციტოზის გზით ხდება. მათი მონელება ლიზოსომებში წარმოებს და მიღებულ ამინომჟავებს უჯრედი საკუთარი საჭიროებისათვის იყენებს. აბსორბციასთან ერთად, პროქსიმალური კლაკნილი მილაკების უჯრედები კვატინინის და ორგანიზმისათვის უცხო ნივთიერებების (პენიცილინი, პარამინოპიურის მჟავა და სხვ) ექსკრეციაც მონაწილეობს.

პენლეს მარყუში. პროქსიმალური კლაკნილი მილაკი პენლეს მარყუშში გადადის. პენლეს მარყუე მსხვილი და წერილი დაღმავალი და წერილი და მსხვილი აღმავალი ტოტებისაგან შედგება. იუქსტამედულურ ნეფრონებს ძალიან გრძელი პენლეს მარყუე აქვს, რომელიც ტეინოვანი ნივთიერების სიღრმეში აღწევს. ეს მარყუეები მოკლე და სქელი დაღმავალი უბნის, გრძელი და წერილი დაღმავალი უბნის, წერილი აღმავალი ტოტისა და სქელი აღმავალი ტოტისაგან შედგება. ქერქოვან ნეფრონებს, პირიქით, ძალიან მოკლე დაღმავალი წერილი ტოტი აქვს, ხოლო აღმავალი წერილი ტოტი საერთოდ არა აქვს.

პენლეს მარყუეის მსხვილი დაღმავალი ტოტი შენებით პროქსიმალურ კლაკნილ მილაკს წააგავს, ხოლო აღმავალი ტოტის მსხ-

ვილი უბანი – დისტალურ კლაკნილ მილაკს წვრილი დასწვრივი ტოტი ამოყენილია ბრტყელი ეპითელიუმით, რომლის ზედაპირზეც მცირე რაოდენობით მიკროხაოები. ქერქოვან ნეფრონებში დასწვრივი და ასწვრივი ტოტების წვრილი ნაწილები მთელ სიგრძეზე ერთნაირი ბრტყელი უჯრედებით არის ამოყენილი. იუქსტამედულური ნეფრონების დასწვრივ ტოტში საში განსხვავებული უჯრედი შეინიშნება. დასწვრივი მილაკის საწყის უბანში ბრტყელ უჯრედებს გრძელი, თითისმაგვარი გამოწარადები აქვს, რომლებიც მეზობელი უჯრედების ანალოგიურ გამოწარადებს ეხლართება (სურ. 19-11.) მათი ბაზალური ნაწილები ნაოჭიანია. დასწვრივი ტოტის მომდევნო ნაწილში უჯრედები მორჩებს კარგავს. ასწვრივი ნაწილის წვრილ ნაწილში უჯრედებს მორჩები კვლავ უჩნდება, თუმცა ბაზალური ნაოჭები მათთვის დამახასიათებელი არ არის.

პენლეს მარყუვი წყლის რეტენციაში (შეკაებაში) მონაწილეობს. ნეფრონის ამ მონაკვეთში თირკმლის ტენოვანი ნივთიერების ინტერსტიციუმში ჰიპერტონულობის გრადიენტის შექმნა ხდება, რაც მილაკებში არსებული შარდის კონცენტრაციაზე ახდენს გაეუნას. მარყუვის დაღმავალი ტოტი წყალს თავისუფლად ატარებს, მაგრამ აღმავალი ტოტი აბსოლუტურად გაუმტარია წყლის მიმართ. ასწვრივი ტოტის მსხვილ უბანში უჯრედებს მილაკის სანათურიდან ინტერსტიციუმში ნატრიუმის ქლორიდი აქტიურად გადააქვს, რითაც ჰიპერტონულობის გრადიენტს ქმნის. ინტერსტიციუმის ოსმოლარობა პირამიდების მწვერვალზე დაახლოებით 4-ჯერ უფრო მაღალია, ვიდრე სისხლში.

ტენოვან ნივთიერებაში ჰიპერტონულობის გრადიენტის შექმნის თვალსაზრისით განსაკუთრებული მნიშვნელობა იუქსტამედულურ ნეფრონებს აქვს.

დისტალური კლაკნილი 80ლპი. პენლეს

მარყუვი დისტალურ კლაკნილ მილაკში გრძელდება. დისტალური კლაკნილი მილაკის ამომხენი უჯრედები უფრო მცირე ზომისაა, ვიდრე პროქსიმალური კლაკნილი მილაკებისა. მათ აპიკალურ ზედაპირზე ცოცხისებრი ყაეთანის არსებობა დამახასიათებელი არ არის. ციტოპლაზმა მკვეთრად აციდოფილურია. უჯრედების შედარებით მცირე ზომის გამო, დისტალური კლაკნილი მილაკის სანათური, პროქსიმალურთან შედარებით, ბევრად უფრო განიერია. უჯრედების აპიკალური ნაწილის ციტოპლაზმაში ციტოპლაზმური არხებისა და პინოციტოზური



სურ. 19-11. იუქსტამედულური ნეფრონის პენლეს მარყუვის წვრილი ტოტის სკანოგრამა. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).



სურ. 19-12. დისტალური კლაკილი მილაკის ეპითელური უჯრედის ბაზალური ნაწილის ელექტრონოგრაფა (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

ბუშტუკების არსებობა დამახასიათებელი არ არის. უჯრედების ბაზალურ ნაწილებში მემბრანა ქნის ბაზალურ ინვაგინაციებს, რომელთა შორის დიდი რაოდენობით მიტოქონდრები (სურ. 19-12).

დისტალურ კლაკილ მილაკში, ალდოსტერონის საკმარისი კონცენტრაციის არსებობისას, ნატრიუმის აბსორბცია და კალციუმის გამოყოფა ხდება. ნეფრონის ეს უბანი ორგანიზმში წყლისა და მარილების ტოტალურ შემცველობას აკონტროლებს. აქვე ხდება შარდში წყალბადისა და ამონიუმის იონების გამოყოფაც. ეს პროცესი სისხლის მჟავა-ტოვანი ბალანსის შენარჩუნებისა და რეგულაციისათვის ძალიან მნიშვნელოვანია.

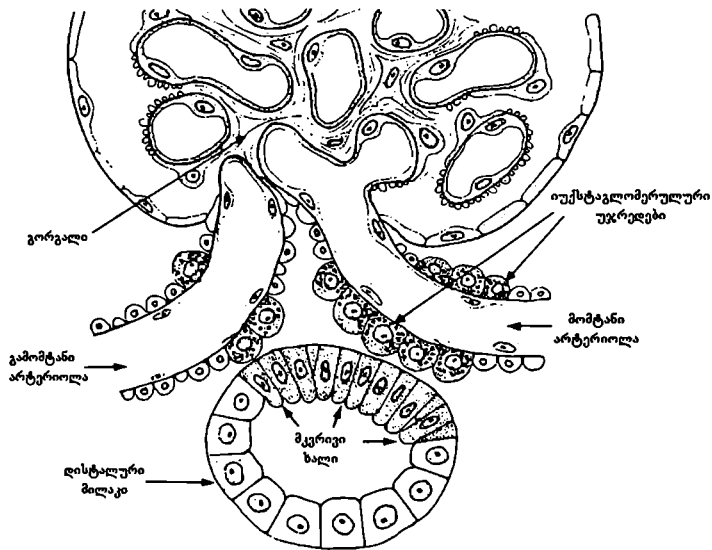
შემაჯობი მილაკები. დისტალური კლაკილი მილაკიდან შარდი გადადის შემკრებ მილაკებში, რომლებიც სწორი ფორმისაა და პირამიდების მწვერვალების მიმართულებით თანდათან ფართოვდება. წერილი შემკრები მილაკები კუბური ეპითელიუმით არის ამოფენილი და დაახლოებით 40მკმ სივანის დიამეტრი აქვს. თანდათანობით მათი დიამეტრი ფართოვდება (პირამიდის მწვერვალების მიდამოში 200მკმ-ს აღწევს), ხოლო უჯრედები ცილინდრული ხდება. შემკრები მილაკების უჯრედები სუსტად იღებება. მათი ციტოპლაზმა ელექტრონულად ნაკლებად მკერევიანა და მცირე რაოდენობით ორგანელებს შეიცავს. მათ შორის ალაგ-ალაგ შეინიშნება ჩართული უჯრედები,

რომელთა დასწრელება უცნობია.

შემკრები მილაკების ეპითელიუმზე არგინინ-ნაზოპრესინი ახდენს გავლენას. მისი მოქმედებით შემკრები მილაკების ეპითელიუმი წყლის მიმართ გამტარი ხდება, რის შედეგადაც წყალი აბსორბირდება და სისხლში ბრუნდება.

თირკმლის ენდოკრინული (ინტრატალუმ-მრულური) აპარატი. დისტალური კლაკილი მილაკების გარკვეული მონაკვეთი საკუთარი ნეფრონის მომტან და გამომტან არტერიოლას შორის თავსდება. არტერიოლის კედელთან შეხებაში მყოფი უჯრედები მოდოფიციას განიცდის. ისინი მკვეთრად ეოწრო, ცილინდრული ფორმით და ბირთვების ძალიან მკიდრო განლაგებით ხასიათდება (სურ. 19-13). გოლჯის აპარტი ბაზალურ ნაწილშია განთავსებული. ამ მოდოფიციურულ უბანს მკერივი ხალს ეწოდება. მკერივი ხალსის უჯრედები დისტალურ მილაკში გამაყად სოთხეში ქლორის იონების კონცენტრაციის მიმართ არის მგრძობიარე და, შესაბამისი სივანლების წარმოქმნის გზით, გორგლის აფერენტული არტერიოლის შეკუმშვას განაპირობებს.

თირკმლის სხეულაკის მახლობლად, მკერივი ხალსის მიდამოში, აფერენტული არტერიოლა სახეცკვილ გლუეკუნთოვან უჯრედებს შეიცავს. მათ *იუქსტაგლომერულურ უჯრედებს* ეწოდებენ. არტერიოლას იმ უბანში, სადაც იგი მკერივი ხალს ეხება, შიგნითა ელასტიური მემბრანა ქრება. იუქსტაგლომერულურ უჯრედებს ელიფსოიდური ფორმის ბირთვი და დიდი რაოდენობით სკერეციული გრანულებით სავსე ციტოპლაზმა აქვს. ციტოპლაზმაში კარგად განვითარებული მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადე და გოლჯის აპარტი მდებარეობს. სკერეციული გრანულები შეიცავს რენინს, რომელიც სისხლის ცილაზე – ანგიოტენზინოგენზე მოქმედებით ამ უკანასკნელს ანგიოტენზინ I-ად გარდაქმნის. იგი შემდგომში აქტიურ ფორმაში – ანგიო-



სურ. 19-13. იუქსტაგლომერულური აპარატის აგებულების სქემა

ტენზინ II-ში გადადის. ამ გარდაქმნისათვის აუცილებელი ფერმენტი დიდი რაოდენობით არის ფილტვის კაპილარების ენდოთელურ უჯრედებში.

ააშოიიიიიიიიიიიიიიიიიი

ანგიოტენზინ II-ს რაოდენობის მატება ქრონიკული ჰიპერტენზიის განვითარებას იწვევს, რაც, თავის მხრივ, რენინის სეკრეციის გაზრდით უნდა იყოს განპირობებული. თუმცა, დადგენილია, რომ ანგიოტენზინის მატების მიზეზი უშუალოდ ანგიოტენზინ-გარდამქმნელი ფერმენტის აქტიუობის მატებაა და არა რენინის სეკრეციის გაზრდა.

იუქსტაგლომერულური უჯრედები მკერვი ხალის უჯრედებთან ერთად ქმნის თირკმლის ენდოკრინულ აპარატს, რომელსაც იუქსტაგლომერულურ აპარატს უწოდებენ.

თირკმლის ინტარსტიციუმი. თირკმლის მილაკებს, სისხლისა და ლიმფურ ძარღვებს შორის არსებულ შემაერთებელ ქსოვილს თირკმლის ინტერსტიციუმი ეწოდება. ფაზარი შემაერთებელი ქსოვილის ჩვეულ ელემენტებთან ერთად აქ სპეციფიური ინ-

ტერსტიციული უჯრედები მდებარეობს. ინტერსტიციული უჯრედების რაოდენობა გაცილებით მეტია ტენიოვან ნივთიერებაში. მათი ციტოლაზმა ცხიმის წვეთებს შეიცავს. ვარაუდობენ, რომ ეს უჯრედები გამოიმუშავენს მედულიპინ I-ს, რომელიც ღვიძლში მედულიპინ II გარდაიქმნება. ეს ჰორმონი სისხლძარღვებს აფართოვებს (პოტენციური ვაზოდilatატორია) და სისხლის წნევას აქვეითებს.

ნეფრონის სხვადასხვა ნაწილში მიმდინარე პროცესების რეგულაციაში მთელი რიგი ჰორმონები მონაწილეობს. წყლის ბალანსის კონტროლი ხდება ანტიდიურეზული ჰორმონის მეშვეობით, რომელიც სისხლში ნეიროპიპოფიზიდან გამოიყოფა. წყლის დიდი რაოდენობით ამსორბცია ამცირებს ჰორმონის გამოყოფას, რის შედეგადაც, შემკრები მილაკების კედლები წყლისთვის გაუმტარი ხდება. აღნიშნული დიდი რაოდენობით პიპოტონური შარდის წარმოქმნას განაპირობებს.

წყალი გამოიყოფა, მაგრამ ოსმოსური ბალანსისათვის აუცილებელი იონები ორგანიზმში შეკავდება. წყლის მიღებული რაოდენობის შემცირების, ან წყლის დიდი რაოდენობით დაკარგვის შემთხვევაში, შემკრები მილაკების კედლები პორმონის მოქმედებით წყლისათვის გამტარი ხდება, რასაც წყლის რეაბსორბცია და ჰიპერტონული შარდის წარმოქმნა მოჰყვება.

თირკმელზედა ჯირკვლის სტეროიდული პორმონების, ძირითადად ალდოსტერონის მოქმედებით დისტალურ კლაკნილ მილაკებში ფილტრატრიდან ნატრიუმის აბსორბცია იზრდება. ალდოსტერონი ასევე კალიუმისა და წყალბად იონების ელიმინაციას (გამოყოფას) უწყობს ხელს. ამ პორმონს ორგანიზმში ელექტროლიტური ბალანსის შენარჩუნებისათვის ძალიან დიდი მნიშვნელობა აქვს.

შარდის გამომტანი გზები

შარდის გამომტანი გზები მრავალშრიანი გარდამავალი ეპითელიუმით არის ამოფენილი. ლორწოვანი გარსის ეპითელიური ფირფიტა საშარდე გზების სხვადასხვა უბანში სხვადასხვა სისქისაა. თირკმლის მენჯში ეპითელიუმის სისქეში უჯრედების 1-2, ხოლო შარდსაწვეთში – 4-5 შრე განირჩევა. საკუთარი ფირფიტის შემაერთებელი ქსოვილი დიდი რაოდენობით ელასტიურ ბოჭკოებს შეიცავს. ალაგ-ალაგ მცირე ზომის ლიმფური ფოლიკულებია. ლორწვექეშა გარსი სუსტად არის გამოხატული, რის გამოც საკუთარი ფირფიტა უშუალოდ კუნთოვანი გარსის მფარვე შემაერთებელ ქსოვილში ერქმედება. კუნთოვანი გარსი კარგად არის განვითარებული, მაგრამ, ნაწლავისაგან განსხვავებით, მასში სიგრძივი და ირგვლივი შრეები გამოკვეთილი არ არის. კუნთოვანი გარსი, აქ, სხვადასხვა მიმართულების მქონე მონასტომოზე კუნთოვანი ბოჭკოებით იქმნება. თუმცა, შიგნითა შრეში სიგრძივი მიმართული,

ხოლო გარეთა შრეში ირგვლივი ბოჭკოები ჭარბობს.

შარდსაწვეთის კუნთოვანი გარსი შარდის ბუშტის მიმართულებით, თანდათან სქელდება და შარდსაწვეთის ქვემო მესამედში ჩრდობა მესამე შრე, რომელშიც კუნთოვან ბოჭკოებს, ძირითადად, სიგრძივი ორიენტაცია აქვს.

გარედან შარდსაწვეთი შემაერთებული ქსოვილით არის დაფარული.

შარდის ბუშტი

შარდის ბუშტის კედელი სამი გარსისაგან შედგება. ლორწოვანი გარსი მრავლობით ნაოჭს ქმნის (სურ. 19-14). ლორწოვანი გარსის ეპითელიური ფირფიტა მრავალშრიანი გარდამავალი ეპითელიური ქსოვილით იქმნება. მის სისქეში უჯრედების 6-8 შრეა. ზედაპირული შრის უჯრედები დიდი ზომისაა და სანათურშია გამოდრეკილი. გადაესებულ შარდის ბუშტში ეპითელიური ფირფიტის სისქე მნიშვნელოვნად კლებულობს და ზედაპირული უჯრედები ბრტყელ ფორმას იღებს. ამ უჯრედების პლასმური მემბრანა ჩვეულებრივზე უფრო სქელია (12 ნმ ნაცვლად 7 ნმ-ისა). ციტოპლასმის აპიკალურ ნაწილში დიდი რაოდენობით ელიფსის ფორმის ბუშტუკებია. მათი მემბრანა პლასმური მემბრანის მსგავსია. ეს ბუშტუკები მხოლოდ შარდის ბუშტის გარდამავალი ეპითელიუმისათვის არის დამახასიათებელი. შარდის ბუშტის სანათურის მახლობლად ეპითელიური უჯრედები ერთმანეთს მკერძი კონტაქტებით უკავშირდება. უჯრედის გვერდით ზედაპირზე მრავლობითი დესმოსომები.

ეპითელიური უჯრედების აღნიშნულ სტრუქტურულ თავისებურებებს შარდის ბუშტის მოცულობის ცვლილებასთან ადაპტაციის (შეგუების) პროცესში ძალიან დიდი მნიშვნელობა აქვს. ამავე დროს, შარდის ბუშტის ეპითელიური ფირფიტა, მრავლობითი მკერძი კონტაქტების არსებობის გამო,

სრულებით არ ატარებს წყალს, რითაც ორგანიზმს წყლის დაკარგვისაგან იცავს (შარდის ბუშტში შარდი პიქერტონულია და მისი წნევა ბევრად უფრო მაღალია, ვიდრე შარდის ბუშტის ლორწოვანი გარსის საკუთარი ფირფიტის სისხლის კაპილარებში. ეპითელიუმში წყალს რომ ატარებდეს, სითხე პლაზმიდან შარდის ბუშტის სანათურის მიმართულებით გადაადგილდებოდა).

შარდის ბუშტს ძალიან სქელი კუნთოვანი გარსი აქვს. იგი სამი შრისაგან შედგება. შრეებს შორის საზღვარი ძნელი გასარჩევია. მათგან ყველაზე სქელი შუა ირგელიეი შრეა. შარდის ბუშტის ფუძის მიდამოში კუნთოვანი გარსი შარდის ბუშტის სფინქტერს ქმნის.

გარედან შარდის ბუშტი შემაერთებული ქსოვილით არის დაფარული.

შარდსადენი

შარდსადენის შენება ქალისა და მამაკაცის ორგანიზმში განსხვავებულია. მამაკაცის შარდსადენის სიგრძე დაახლოებით 18 სმ-ია. მის შემადგენლობაში პროსტატულ (*pars prostatica*), მემბრანულ (*pars membranacea*) და სპონგიოზურ ნაწილებს (*pars spongiosa*) არჩევენ. პროსტატულ ნაწილში წინამდებარე ჯირკვლის მრავალი პატარა სადინარი და ორი ეაკულაციური სადინარი იხსნება. სადინარი თავდაპირველად გარდამავალი ეპითელიუმით, ხოლო შემდეგ მრავალშრიანი ცილინდრული ეპითელიუმით არის ამოფენილი. ეპითელურ ფენაში აქა-იქ ფიალისებრი უჯრედებია გაბნეული. მემბრანული ნაწილის სიგრძე 1-2 სმ-ია. იგი მრავალშრიანი კუბური ეპითელიუმით არის ამოფენილი. ამ მიდამოში ჩონჩხის განიეზოლიანი კუნთოვანი ქსოვილი შარდსადენის გარეთა სფინქტერს ქმნის. შარდსადენის სპონგიოზური ნაწილი მრავალშრიანი ბრტყე-

ლი ეპითელიუმით არის ამოფენილი. მისი სიგრძე 12-14 სმ-ია.

ქალის შარდსადენი 25-30 მმ სიგრძისაა. მისი ლორწოვანი გარსის ეპითელური ფირფიტა მრავალშრიანი ბრტყელი ეპითელური ქსოვილით იქმნება. ეპითელური ფირფიტა ქმნის ინვაგინაციებს, რომლის მიდამოშიც ლორწოვანი ჯირკვლოვანი უჯრედები მდებარეობს. საკუთარი ფირფიტა ფაშარი შემაერთებული ქსოვილით იქმნება და დიდი რაოდენობით ელასტიურ ბოჭკოებს შეიცავს. ლორწოვანი გარსის ქვეშ გლუვიკუნთოვანი გარსია, რომელიც სფინქტერის მიდამოში განიეზოლიანი კუნთოვანი ქსოვილით იცვლება.



სურ. 19-14. შარდის ბუშტის ლორწოვანი გარსის ზედაპირის სკანოგრაფია.

სასუნთქი სისტემა

სასუნთქი სისტემა შედგება ფილტვისა და მასთან დაკავშირებული პაერგამტარი გზებისაგან, რომელთა მეშვეობითაც აირთა ცვლის უბნები გარემოსთან არის დაკავშირებული. რესპირაციულ სისტემაში პაერგამტარ გზებსა და რესპირაციულ ნაწილებს არწვევენ. პაერგამტარ გზებს *ცხვირის ღრუ*, *ცხვირ-ხახა*, *ხორხი*, *სასულე*, *ბრონქები*, *ბრონქიოლები* და *ტერმინალური ბრონქიოლები* ქმნის. რესპირაციულ ნაწილში სისხლსა და პაერს შორის აირთა ცვლა ხორციელდება. ეს ნაწილი *რესპირაციული ბრონქიოლების*, *ალვეოლური საგალებისა* და *ალვეოლები-საგან* შედგება. ალვეოლები სპეციალური, ბუშტუკისმაგვარი სტრუქტურებია, რომლებიც ფილტვის ძირითად მასას ქმნის. სისხლსა და პაერს შორის აირთა ცვლა უშუალოდ ალვეოლებში მიმდინარეობს.

პაერგამტარ გზებს ორი ძირითადი ფუნქცია აქვს. პირველყოელისა, ისინი პაერის შეუფერხებელი გატარებისა და კონდიციონირებისათვის პირობებს ქმნიან. პაერგამტარ გზებში პაერის შეუფერხებელ მოძრაობას შესაბამისი ორგანოების კედლებში ხრტილოვანი ქსოვილის, ელასტიური, კოლაგენური და კუნთოვანი ბოჭკოების სათანადო თანაფარდობით არსებობა უზრუნველყოფს. ეს ქსოვილოვანი ელემენტები პაერგამტარი გზების კედლის რიგიდობას და აუცილებელ დრეკადობას განსაზღვრავს. სასუნთქი გზების კედელში, ძირითადად, პიალინური ხრტილი გვხვდება. მხოლოდ ხორხის ზოგიერთი ხრტილია ელასტიური. ხრტილოვანი ქსოვილი სხვადასხვა ზომის წარმონაქმნებს ქმნის

(მცირე ზომის ფირფიტებიდან უსწორმასწორო ფორმის რგოლებამდე). ხრტილოვანი ქსოვილი პაერგამტარი გზების კედლებს საყრდენს უქმნის, მათ ჩაფუშვას ხელს უშლის და, შესაბამისად, პაერის შეუფერხებელ მოძრაობას უზრუნველყოფს. როგორც პაერგამტარი, ისე რესპირაციული ნაწილი შეიცავს დიდი რაოდენობით ელასტიურ ბოჭკოებს, რომლებიც ამ უბნებს საჭირო დრეკადობას ანიჭებს. პაერგამტარ გზებში ელასტიური ბოჭკოები ლორწოვანი გარსის საკუთარ ფირფიტაშია მოთავსებული. მათ ძირითადად სივრცითი განლაგება აქვთ. ელასტიური ბოჭკოების შემცველობა ბრონქების დიამეტრის უკუპროპორციულია (მაგ. უწერილეს ბრონქიოლებს ელასტიური ბოჭკოების ყველაზე მაღალი შემცველობა ახასიათებს). გლუვკუნთოვანი ბოჭკოები პაერგამტარი გზების კედლებში ცირკულარულად არის განლაგებული. მათი შეკუმშვა გამტარი მილების დიამეტრს ამცირებს და ამდენად, შესუნთქვისა და ამოსუნთქვის დროს პაერის მოძრაობას არეგულირებს. პაერგამტარი გზები იტოტება და მათი დიამეტრი თანდათან მცირდება.

პაერგამტარ გზებში გაელისას პაერი თბება, სველდება და იწმინდება. ამ ფუნქციას ასრულებს სპეციალური *რესპირაციული ეპითელიუმი*, რომლითაც მთელი პაერგამტარი გზებია ამოფენილი. ამასთანავე, ლორწოვანი გარსის საკუთარ ფირფიტაში მოთავსებულია დიდი რაოდენობით სეროზული და ლორწოვანი ჯირკვლები, რომელთა სეკრეტი ლორწოვანი გარსის ზედაპირის დასველებაში მნიშვნელოვან როლს ასრულებს.

რესპირაციული ეპითელიუმი. პაერგამ-



სურ. 20-1. სასუნთქი გზების ლორწოვანი გარსის ზედაპირის სკანოგრამა. მარცხნივ: ჩანს მრავალრიცხოვანი წამწამიანი უჯრედები, რომელთა შორის ფილისებრი უჯრედებია გაბნეული. მარჯვნივ: ჩანს წამწამიანი, ფილისებრი და ყათნოვანი უჯრედები. ისრებით ნაჩვენებია უჯრედის აპიკალურ ნაწილში დაგროვილი ლორწო. (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით).

ტარი გზების ლორწოვანი გარსი, ძირითადად, მრავალრიცხოვანი, ცილინდრული მოციმციმე ეპითელიუმით არის ამოფენილი (სურ. 20-1).

ტიპური რესპირაციული ეპითელიუმი 5 ტიპის უჯრედებს შეიცავს:

➤ **წამწამიანი ცილინდრული უჯრედები** ძირითად უჯრედულ ტიპს ეკუთვნის. თითოეული უჯრედის ზედაპირზე 250-300 წამწამია. აპიკალური ნაწილის ციტოპლაზმაში ბაზალური სხეულაკების გარდა დიდი რაოდენობით მცირე ზომის მიტოქონდრიებია მოთავსებული.

➤ **ფილისებრი უჯრედები** ასევე მრავალრიცხოვანია ეპითელურ საფარველში. მათი აპიკალური ნაწილის ციტოპლაზმა დიდი რაოდენობით პოლისაქარიდებით მდიდარ სეკრეციულ გრანულებს შეიცავს.

➤ **ყათნოვანი უჯრედები** ცილინდრული უჯრედებია, რომელთა აპიკალურ ზედაპირზე დიდი რაოდენობით მიკროხაოებია. მათ ბაზალურ ზედაპირზე აფერენტული ნერეული დაბოლოებებია. ვარაუდობენ, რომ ეს უჯრედები სენსორული რეცეპტორებია.

➤ **ბაზალური (ჩართული) უჯრედები** მცირე ზომის უჯრედებია, რომლებიც ბაზალურ მემბრანასთან ახლოს მდებარეობს და სანათურის ზედაპირს ვერ აღწევს. ეს

არადიფერენცირებული უჯრედებია, რომლებიც მაღალი პროლიფერაციული აქტიუობით ხასიათდება. მათი თანდათანობითი დიფერენციაციის შედეგად წამწამიანი უჯრედების ჩამოყალიბება ხდება.

➤ **მცირე გრანულებიანი უჯრედები** მცირე ზომის უჯრედებია და ძალიან პგავს ბაზალურ უჯრედებს. მათგან განსხვავებით, ეს უჯრედები ციტოპლაზმაში დიდი რაოდენობით გრანულებს შეიცავს. გრანულების დიამეტრი დაახლოებით 100-300ნმ-ია და მათ ელექტრონულად მკერევი გული აქვთ. პისტოქიმიური კვლევა ადასტურებს, რომ ეს უჯრედები დიფუზური ნეიროენდოკრინული სისტემის უჯრედებია. ისინი ადგილობრივად ჯირკვლების სეკრეციის პროცესს არეგულირებს.

ბრონქული ხის დატოტინებასთან ერთად ბრონქიოლებში მრავალრიცხოვანი ეპითელიუმი თანდათანობით ერთშიანი ცილინდრული ეპითელიუმით, ხოლო ტერმინალურ ბრონქიოლებში – ერთშიანი კუბური ეპითელიუმით იცვლება. ამასთან ერთად, ფილისებრი უჯრედების რაოდენობა თანდათანობით მცირდება, და ბოლოს, ტერმინალურ ბრონქიოლებში სრულიად ქრება. უწერილეს ბრონქიოლებში, ფილისებრი უჯრედების გაქრობის შემ-

დებ, გარკვეულ მანძილზე კიდევ გვხვდება წამწამიანი უჯრედები. აღნიშნულ სტრუქტურულ თავისებურებას დიდი მნიშვნელობა აქვს. კერძოდ, იგი რესპირაციულ ნაწილში ლორწოს დაგროვებას უშლის ხელს.

ცხვირის ღრუ. ცხვირი ცხვირის ძვიდით ორ, მარჯვენა და მარცხენა ღრუდ იყოფა. ცხვირის ღრუ გარე გარემოს ნესტოებით უკავშირდება, უკან კი – ცხვირხახაში იხსნება. ცხვირის ღრუში ეესტიბულურ (გარეთა) ნაწილსა და ცხვირის ფოსოებს არჩვენენ. ვესტიბულური ნაწილი ცხვირის ღრუს ყველაზე განიერი ნაწილია. ამ მიდამოში კანის მრავალშრიანი ბრტყელი გარქოვანებული ეპითელიუმით თანდათან ჯერ კუბურ ან ცილინდრულ, შემდეგ კი ტიპიურ რესპირაციულ ეპითელიუმში გადადის. ცხვირის ღრუს ლატერალური კედელი სამ ძელოვან, თაროს მაგვარ გამონახარდს ქმნის, რომელსაც ზედა, შუა და ქვედა ქონანები ეწოდება. ქონანები ცხვირის ღრუს ზედაპირის ფართობს მნიშვნელოვნად ზრდის. შუა და ქვედა ქონან რესპირაციული ეპითელიუმით არის დაფარული, ხოლო ზედა – სპეციალური, ყნოსვითი ეპითელიუმით. ცხვირის ღრუს რესპირაციული ეპითელიუმის შემადგენლობაში ცილინდრული წამწამიანი უჯრედები, ფილისებრი უჯრედები და ბაზალური უჯრედები შედის. ეპითელიუმის ქვეშ საკუთარი ფირფიტაა, რომელშიც შერეული (ლორწოვან-ცილოვანი) ჯირკვლები, პლაზმური უჯრედები, პოხიერი უჯრედები და ლიმფოციდური ქსოვილის გროვებია. საკუთარი ფირფიტა ფართო ენურ წნულებს შეიცავს. ცხვირის ღრუს სისხლძარღვოვან ქსელს საკმაოდ რთული ორგანიზაცია ახასიათებს.

ცხვირის ღრუს უკავშირდება პარანაზალური სინუსები, რომლებიც შუბლის, ზედაებისა და ცხვირის ძეღში მდებარეობს. ისინი ამოყენილია შედარებით თხელი რესპირაცი-

ული ეპითელიუმით, რომელიც მცირე რაოდენობით ფილისებურ უჯრედებს შეიცავს. საკუთარ ფირფიტაში მცირე რაოდენობით ჯირკვლებია. საკუთარი ფირფიტა ქვეშედებარე პერიოსტეუმში უწყვეტად გრძელდება. პარანაზალური სინუსები ცხვირის ღრუს მცირე ხერხელებით უკავშირდება.

ცხვირის ღრუ ცხვირხახაში გადადის. ცხვირხახა ხახის წინა ნაწილია, რომელიც კაუდალურად პირხახაში გრძელდება. იმ მიდამოში, სადაც ცხვირხახა რბილ სასას უკავშირდება, მისი ზედაპირი რესპირაციული ეპითელიუმით არის დაფარული.

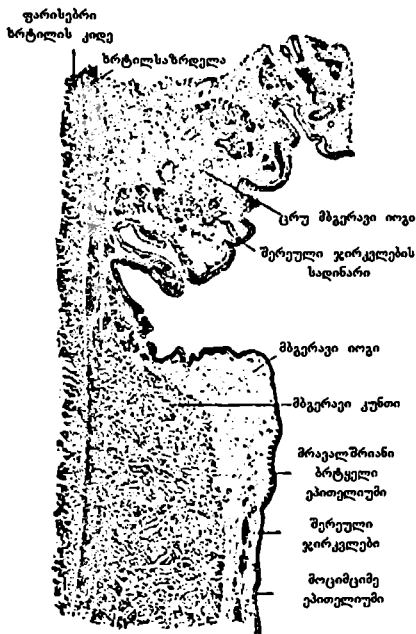
ცხვირხახა ხორხში გრძელდება. ხორხი 42 მმ სიგრძის და 40 მმ სიგანის ღრუ ორგანოა, რომელიც ხახასა და სასულეს შორის მდებარეობს. მისი დიდი ნაწილი პიალინური ხრტილით იქმნება. ხორხის მხოლოდ ზოგიერთი ხრტილია ელასტიური. ხრტილები ერთმანეთს იოგების მეშვეობით უკავშირდება. ხორხის ხრტილების დიდი ნაწილი კუნთებს უკავშირდება. ხორხის კუნთებს ჩონჩხის განიეროლიანი კუნთოვანი ქსოვილი ქმნის. ხორხის ხრტილები საყრდენ ფუნქციას ასრულებს, ბგერების წარმოქმნაში მონაწილეობს და გადაყლაპული საკვების ან სითხის სასუნთქ გზებში მოხვედრას უშლის ხელს.

ხორხის კიდიდან წარიზიდება ხორხსარქველი, რომელიც ხახაში აღწევს. მას ორი – ენის და ხორხის ზედაპირი აქვს. ენის ზედაპირი მთლიანად და ხორხის ზედაპირის აპიკალური ნაწილი მრავალშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმით არის დაფარული. ხორხის ფუბის მიმართულებით ეპითელიუმით თანდათან მრავალრიგიანი ცილინდრული მოციმციმე ტიპით იცვლება. ეპითელიუმის ქვეშ, საკუთარ ფირფიტაში შერეული, სერო-მუკოზური ჯირკვლებია.

ხორხსარქველის ქვეშ ლორწოვანი გარსი ქმნის ორ წყვილ ნაოჭს, რომლებიც ხახის

სანათურშია გამოდრეკილი. ზედა წვეილს **ვესტიბულური (ცრუ მბგერავი)**, ხოლო ქვედა წვეილს **ნამდვილი მბგერავი ჭიმები** ეწოდება. ვესტიბულური ნაოჭი ლორწოვანი გარსის ორმაგი ფურცელია. მბგერავი ნაოჭები კიდეში შეიცავს ელასტიური ქსოვილის მკერეი ჭიმს, რომელსაც მბგერავი იოგი ეწოდება. იოგის ლატერალურად ჩონჩხის განივშოლიანი კუნთოვანი ქსოვილის ბოჭკოთა კონებია, რომელსაც მბგერავ კუნთს უწოდებენ. მბგერავი კუნთი მბგერავი ნაოჭისა და იოგების დაჭიმულობას არეგულირებს. ცრუ მბგერავი ჭიმები დაფარულია ჭეშმარიტი რესპირაციული ეპითელიუმით, რომლის ქვეშაც მრავლობითი სეროზული ჯირკვალის მდებარეობს. მბგერავი ნაოჭები მრავალშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმით არის დაფარული (სურ. 20-2).

სასულე თხელკედლიანი მილია, რომლის სიგრძე დაახლოებით 10სმ-ია. სასულე ამოფენილია მრავალრიგიანი, ცილინდრული მოციმციმე ეპითელიუმით, რომელიც უქვეულოდ სქელ ბაზალურ მემბრანაზე მდებარეობს. ეპითელურ ფირფიტაში დიდი რაოდენობით ფიალისებური უჯრედებია (სურ. 20-3). წამწამიან და ფიალისებურ უჯრედებს შორის მცირე რაოდენობით ყათნოვანი უჯრედებია. ცილინდრული უჯრედების ფუძეში ბაზალური უჯრედები მდებარეობს. მათ მაღალი პროლიფერაციული აქტივობა ახასიათებთ. ტრაქეის დასაწყისიდან ბრონქების მიმართულებით წამწამიანი უჯრედების რაოდენობა მატულობს, ხოლო ბაზალური და ფიალისებური უჯრედების რაოდენობა კლებულობს. ეპითელურ უჯრედებს შორის მცირე რაოდენობით ლიმფოციტები და მარცვლოვანი ლეიკოციტებია. საკუთარი ფირფიტა იქმნება ფაშარი შემეარტებელი ქსოვილით, რომელშიც ძალიან დიდი რაოდენობით ელასტიური ბოჭკოებია. იგი შეიცავს ლორწოვან



სურ. 20-2. ადამიანის ხორხის სიგრძივი ტრილი (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).



სურ. 20-3. სასულის შიგნითა ზედაპირის სკანოგრამა. ჩანს წამწამიან უჯრედებს შორის მდებარე ფიალისებური უჯრედები (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).



სურ., 20-4. ტრაქეის პისტოლოგიური პრეპარატი

ჯირკვლებს, რომელთა სადინრები ეპითელიუმის ზედაპირზე იხსნება. ღორწიქვეშა გარსში 16-20 ხრტილოვანი ნახევარგოლია, რომლებიც სასულის კედელს საყრდენს უქმნის. მათი ღია ბოლოები სასულის უკანა ზედაპირისკენ არის მიქცეული. ნახევარგოლებს შორის ფიბროელასტიური შემადგენელი ქსოვილია. ტრაქეის უკანა ნაწილში გლუკუუნთოვანი ბოჭკოების სქელი განივი კონაა, რომელიც ხრტილსაზრდელას მკერეე შემადგენებელ ქსოვილს უკავშირდება (სურ. 20-4).

ბრონქული ხე. ტრაქეა იყოფა ორ ბრონქად, რომლებიც ფილტვის კარში შედის. მათ პირველადი ბრონქები ეწოდება. ფილტეში შესვლის შემდეგ პირველადი ბრონქი მარჯვენა ფილტეში სამ, ხოლო მარცხენა ფილტეში ორ წილოვან ბრონქს აძლევს დასაბამს. წილოვანი ბრონქები განუწყვეტლივ იტოტება და სეგმენტურ და სუბსეგმენტურ ბრონქებს წარმოქმნის. ამ უკანასკნელთა ტოტებს ბრონქიოლები ეწოდება. ფილტვის წილაკში თითოეული ბრონქიოლა იტოტება და 5-7 ტერმინალურ ბრონქიოლას ქმნის. ფილტვის წილაკები პირამიდის ფორმისაა. მათი მწვერვალები ფილტვის კარისკენ არის მიმართული. თითოეული წილაკი გარშემორტყმულია

ნაწი შემადგენებელი ქსოვილით, რომელიც ყველაზე უკეთ ნაყოფში გამოხატული.

პირველადი ბრონქების აგებულება ფილტეში შესვლამდე სასულის აგებულების მსგავსია. ფილტეში შესვლის შემდეგ ხრტილოვანი ნახევარგოლები იცვლება ხრტილოვანი ფირფიტებით, რომლებიც ბრონქის სანათურის ირგვლივ არის განლაგებული. ბრონქების კედელში მათი რაოდენობა რესპირაციული ნაწილის მიმართულებით თანდათან მცირდება.

წილოვანი ბრონქები 9-12-ჯერ იყოფა და ყოველი დაყოფის შემდეგ თითოეული ტოტის დიამეტრი პროგრესულად მცირდება, სანამ მათი დიამეტრი 5 მმ-ს არ მიაღწევს. ღორწივანი გარსის ეპითელური და საკუთარი ფირფიტები სასულის ანალოგიური ფირფიტების მსგავსი შენვებით ხასიათდება. საკუთარი ფირფიტა დიდი რაოდენობით ელასტიურ ბოჭკოებს შეიცავს. აქვეა მოთავსებული სეროზული და მუკოზური ჯირკვლები, რომელთა სადინრები ბრონქების სანათურში იხსნება. საკუთარ ფირფიტასა და ეპითელურ უჯრედებს შორის დიდი რაოდენობით ლიმფოციტებია. ლიმფური ფოლიკულები განსაკუთრებით დიდი რაოდენობით არის ბრონ-

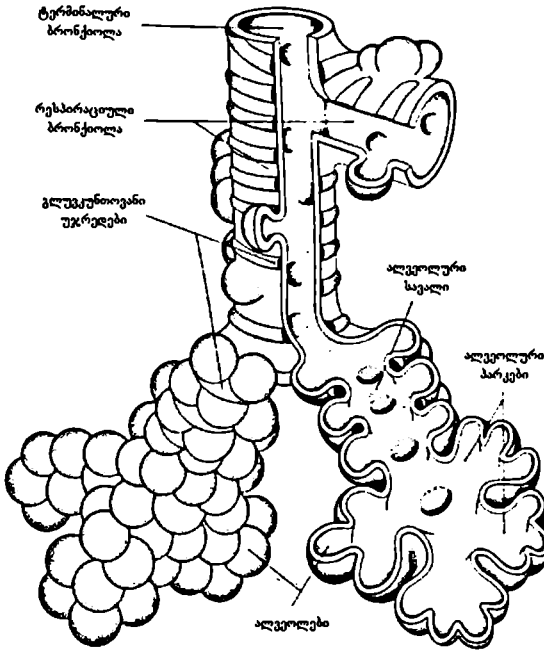
ქების დატოტიანების უბნებში. დიდ ბრონ-
ქებში ხრტილოვანი ქსოვილი ფირფიტების
სახით არის, რომლებსაც, მართალია, არას-
წორი ფორმა აქვთ, მაგრამ სანათურს მთლი-
ანად შემოსაზღვრავენ. ბრონქების დიამეტრის
შემცირებასთან ერთად, ხრტილოვანი რგო-
ლები ცალკეული ხრტილოვანი ფირფიტებით
ან კუნთლებით იცვლება. ეპითელიუმის ქვეშ,
საკუთარ ფირფიტაში სპირალურად განლაგე-
ბული გლუვი კუნთოვანი ბოჭკოების კონები
ერთმანეთს ირიბად კვთის. კუნთოვანი ბოჭკოე-
ბის კონები რესპირაციული ნაწილის მახლო-
ვლად უფრო შესამჩნევია. პისტოლოგიურ
პრეპარატებზე კუნთოვან შრეს წყვეტილი
შესახედლობა აქვს.

ბრონქოლემები. ბრონქოლების დიამეტრი
5მმ ან ნაკლებია. მათი კედელი არც ხრტილო-
ვან ელემენტებს შეიცავს და არც ჯირკვლებს.
საწყის სეგმენტებში ეპითელიუმში აქა-იქ
ფილისებური უჯრედებია გაფანტული. დიდი
ზომის ბრონქოლებში ეპითელიური ფირფი-
ტა წარმოდგენილია მრავალრიგიანი ცილინ-
დრული მოციმციმე ეპითელიუმით, რომელიც
შემდგომში ტერმინალურ ბრონქოლებში
მარტივი ცილინდრული ან კუბური წამწამო-
ვანი ეპითელიუმით იცვლება. ტერმინალური
ბრონქოლების ეპითელიუმი დამატებით
კლარა უჯრედებს შეიცავს. ამ უჯრედებს
წამწამები არ აქვს. მათი ციტოპლაზმა დიდი
რაოდენობით სეკრეციულ გრანულებს შეი-
ცავს. ცნობილია, რომ ეს უჯრედები გამოი-
მუშავენ გლიკოზამინოგლიკანებს, რომ-
ლებიც ეპითელიურ საფარველს იცავს.

საკუთარი ფირფიტა ელასტიურ და გლუვ-
კუნთოვან ბოჭკოებს შეიცავს. კუნთოვანი
ბოჭკოები ცალკეულ კონებს ქმნის, რომელ-
თა შორის არსებული სივრცეები შემართე-
ბელი ქსოვილით არის ავსებული. ბრონქების
კუნთოვანი ელემენტები ცთომილი ნერვის და
სიმპატიკური ნერვული სისტემის კონტროლის

ქვეშ იმყოფება. ვაგუსის სტიმულაცია ბრონ-
ქოლების სანათურის დიამეტრს ამცირებს,
ხოლო სიმპატიკური სტიმულაცია საპი-
რისპირო ეფექტით ხასიათდება. გარდა ამისა,
ბრონქოლებში სპეციალური უბნების არსე-
ბობა აღინიშნება, რომლებსაც ნეიროეპითე-
ლურ სხეულებს უწოდებენ. ამ უბნებს 80-100-
მდე უჯრედი ქმნის, რომლებიც ციტოპლაზ-
მაში სეკრეციულ გრანულებს შეიცავენ. ამ
უჯრედებზე ქოლინერგული ნერვული დაბო-
ლოებებია მოთავსებული. მათი ფუნქცია კარ-
გად ცნობილი არ არის. შესაძლებელია ისინი
ქემორეცეპტორებია, რომლებიც ჰაერში
აირთა შემცველობის მიმართ მგრძობელო-
ბით ხასიათდებიან. მათ მიერ გამოყოფილი
ნეითიერებები ლოკალური აქტივობით გამო-
ირჩევა.

**ფილტვის რესპირაციული ნაწილი რეს-
პირაციული ბრონქოლით** იწყება (სურ. 20-
5). თითოეული ტერმინალური ბრონქოლი და-
საბამს აძლევს ორ ან მეტ რესპირაციულ
ბრონქოლას, რომლებიც, თავის მხრივ, ჰაერ-
გამტარ გზებსა და რესპირაციულ ნაწილს
შორის გარდამავალ უბანს წარმოადგენს.
რესპირაციული ბრონქოლები 0,5-0,2 მმ დი-
ამეტრის მქონე მოკლე მილებია. რესპირაცი-
ული ბრონქოლების კედელში მცირე ზომის
ბუშტუკისმაგვარი გაფართოებული უბნებია,
რომლებსაც ალვეოლები ეწოდება. ალვეო-
ლებში აირთა ცვლა მიმდინარეობს. რესპი-
რაციული ბრონქოლები წამწამიანი კუბური
ეპითელიუმით და კლარა უჯრედებით არის
ამოფენილი. ალვეოლების შესასვლელებში
კუბური ეპითელიუმი ბრტყელი ეპითელიუმით
იცვლება. რესპირაციული ბრონქოლას ტერ-
მინალური ნაწილის მიმართულებით ალვეო-
ლების რიცხვი მატულობს, ხოლო მანძილი
მათ შორის მცირდება. ალვეოლებს შორის
ბრონქული ეპითელიუმი წამწამიან უჯრედებს
შეიცავს, თუმცა დისტალურ ნაწილებში წამ-



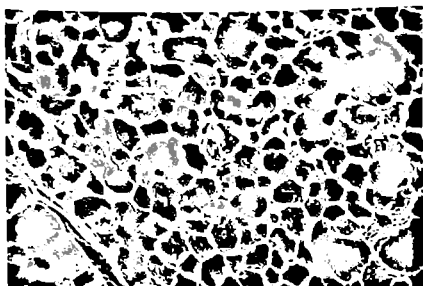
სურ. 20-5. რესპირაციული ნაწილის აგებულების სქემა. (Alan Stevens, James S. Lowe Human Histology, second edition, Mosby, 1999 მიხედვით).

წამიანი უჯრედები შეიძლება არც იყოს. საკუთარ ფირფიტაში კუნთოვანი უჯრედებისა და ელასტიური ბოჭკოების თხელი ფენაა.

რესპირაციული ბრონქიოლა ტერმინალურ ნაწილში მნიშვნელოვნად განიერდება და მისი კედელი თითქმის უწყვეტად ალვეოლებით არის დაფარული. ამ უბანს **ალვეოლური საეალი** ეწოდება. ალვეოლური საეალები, ალვეოლების მსგავსად, ერთშიანი ბრტყელი ეპითელიუმით არის ამოფენილი. ალვეოლების შესასვლელების ირგვლივ, საკუთარ ფირფიტაში გლუკუკუნთოვანი უჯრედების ბადა. ეს გლუკუკუნთოვანი კონები ალვეოლათაშორის შემსხვილებებს ქმნის და სფინქტერის მსგავსად მოქმედებს. ალვეოლური საეალების დისტალურ ნაწილში კუნთოვანი

ელემენტები ქრება და საეალისა და მისი ალვეოლების კედლის ერთადერთ საყრდენს ელასტიური და კოლაგენური ბოჭკოები წარმოადგენს.

ალვეოლური საეალი **ალვეოლურ პარკში** იხსნება. თითოეული საეალის ბოლოს ორი ან მეტი ალვეოლური პარკია. ალვეოლური პარკებისა და ალვეოლების ირგვლივ ელასტიური და რეტიკულური ბოჭკოები კომპლექსურ ბადეს ქმნის. შესუნთქვის დროს ელასტიური ბოჭკოები ალვეოლებს გაფართოების საშუალებას აძლევს, ხოლო ამოსუნთქვისას, მათ პირვანდელ ფორმაში დაბრუნებას უზრუნველყოფს. რეტიკულური ბოჭკოები საყრდენ ფუნქციას ასრულებს. ისინი ალვეოლების ზედმეტად გაჭიმვასა და ალვეოლათაშორი-



სურ. 20-6. ადამიანის ფილტვის რესპირაციული ნაწილის სკანოგრამა. ჩანს ალვეოლები და თხელი ალვეოლათაშორისი ძგიდეები (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

სი სივრცეების თხელი ალვეოლური სეპტებისა და ნაზი კაპილარული ბადის დახიანებას უშლიან ხელს.

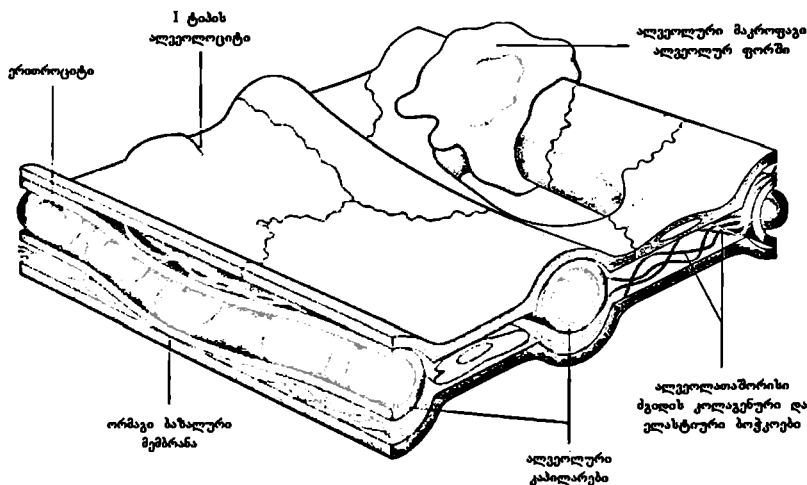
ალვეოლები. ალვეოლები ბუშტუკის ფორმის, პირდია წარმონაქმნებია, რომლებიც რესპირაციული ბრონქოლების, ალვეოლური საეალებისა და ალვეოლური პარკუჭების კედლებში მდებარეობს. მათი დიამეტრი დაახლოებით 200 მკმ-ია. ადამიანის ფილტვში 200-დან 500 მლნ-მდე ალვეოლაა. აირთა

ცვლის ტოტალური ზედაპირი 140 მ²-ს აღწევს. ალვეოლების არსებობა ფილტვს ღრუბლისებრ შესახვდაობას ანიჭებს (სურ. 20-6).

ალვეოლების კედლის გავლით სისხლსა და ქსოვილებს შორის აირთა (O₂ და CO₂) ცვლა მიმდინარეობს. ალვეოლების კედელი ძალიან თხელია, რაც აირთა ცვლის საშუალებას იძლევა. ალვეოლები ერთმანეთთან ძალიან მჭიდროდ არის განლაგებული. ფაქტიურად ორი მეზობელი ალვეოლას კედელი იმდენად ახლოს არის ერთმანეთთან, რომ მათ შორის სივრცე არ არსებობს. ორ ალვეოლურ ღრუს შორის კედელს **ალვეოლათა-შორისი ძგიდე** ეწოდება. იგი შეიცავს კაპილარების მჭიდრო ქსელს, რომელსაც საყრდენს ნაზი კოლაგენური და ელასტიური ბოჭკოები უქმნის (სურ. 20-7).

ალვეოლათაშორისი ძგიდის შემაერთებული ქსოვილი ალვეოლის სანათურის მხრიდან ალვეოლური ეპითელიუმით არის დაფარული, რომელთა შორის ორი ტიპის უჯრედებს არჩევენ:

➤ **I ტიპის ანუ ბრტყელი ალვეო-**



სურ. 20-7. ალვეოლათაშორისი ძგიდის აგებულების სქემა (Alan Stevens, James S. Lowe Human Histology, second edition, Mosby, 1999 მიხედვით).

ლოციტები ალვეოლური უჯრედული პოპულაციის დაახლოებით 97%-ს ქმნის. მათი სისქე დაახლოებით 25 ნმ-ია. უჯრედის ყველაზე მსხვილი უბანი ბირთვის შემცველი მონაკვეთია. მის გარშემო გოლჯის აპარატი, ენდოპლაზმური ბადე და მიტოქონდრიები მდებარეობს. უჯრედის დანარჩენი უბნების ციტოპლაზმა, ძირითადად, ორგანოლებსაგან თაეისუფალია. ამ უბნებში იგი მრავლობით პინოციტოზურ ბუშტუკებს შეიცავს. I ტიპის ეპითელური უჯრედები ერთმანეთს ჩამკეტი ფირფიტების და დესმოსომების მეშვეობით უკავშირდება. ჩამკეტი ფირფიტების არსებობა ალვეოლის ღრუში ქსოვილოვანი სითხის მოხვედრას უშლის ხელს.

> II ტიპის ანუ დიდი ალვეოლური უჯრედები ალვეოლების ზედაპირის დარჩენილ 3%-ს ქმნის. ისინი ბრტყელ ალვეოლოციტებს შორის არიან გაფანტული და მათ დესმოსომებისა და ჩამკეტი ფირფიტების მეშვეობით უკავშირდებიან. II ტიპის უჯრედები კუბური ფორმისაა. ისინი, როგორც წესი, ორი ან სამი უჯრედისაგან შემდგარი ჯგუფების სახით ალვეოლური კედლების შეერთების ადგილების კუთხეებში მდებარეობენ. მათი პროლიფერაციული აქტიუობა

საკმაოდ მაღალია, რაც როგორც II, ისე I ტიპის ალვეოლოციტების უჯრედული პოპულაციის განახლების საფუძველს ქმნის. დიდი ალვეოლოციტის განახლების ხინქარე დღეში 1%-ს შეადგენს. მათ ციტოპლაზმაში სპეციფიური ფირფიტოვანი სხეულებია, რომელთა დიამეტრი საშუალოდ 1-2 მკმ-ია. ისინი მემბრანით არიან გარშემორტყეული და დიდი რაოდენობით პარალელურად განლაგებულ მემბრანულ ფირფიტებს შეიცავენ (სურ. 20-8). ქიმიურად მათში ფოსფორილიპიდები, გლიკოზაჩინოგლიკანები და ცილები უვლინდება. ეს ნივთიერებები დიდ ალვეოლოციტებში სინთეზდება, ფირფიტოვან სხეულებში გროვდება და შემდეგ უჯრედის აპიკალური ზედაპირიდან ალვეოლის სანათურში გამოიყოფა (სურ. 20-9).

დიდი ალვეოლოციტების ფირფიტოვანი სხეულების შიგთავსი წარმოქმნის ალვეოლის ღრუს შიგნითა ზედაპირის უჯრედგარე საფარველს, რომელსაც ფილტვის სურფაქტანტი ეწოდება. სურფაქტანტის ფენა თხიერი (ცილოვან-ლორწოვანი) ფაზისაგან შედგება, რომელსაც გარედან ფოსფოლიპიდების მონომოლეკულური აპი აქვს გადაკრული. ეს აპი დიპალმიტოიდ ფოსფატიდ-



სურ. 20-8. II ტიპის (დიდი) ალვეოლოციტის ელექტრონოგრაზა (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

ილქოლინისა და ფოსფატიდილგლიცეროლისაგან შედგება. სურფაქტანტი შეიცავს მხოლოდ მისთვის დამახასიათებელ ცილებს, რომლებსაც სურფაქტანტის A, B, C და D ცილებს უწოდებენ. სურფაქტანტი მნიშვნელოვან როლს ასრულებს ალვეოლის ზედაპირის დაჭიმულობის შემცირებაში, რის გამოც შესუნთქვისას ალვეოლების გასაფართოებლად ნაკლები ძალაა საჭირო. მეორებს მხრივ, სურფაქტანტი ამოსუნთქვის პროცესში ალვეოლების კედლის ჩაფუშვას უშლის ხელს. სურფაქტანტის წარმოქმნა დიდ ალვეოლოციტებში ორსულობის ბოლო კვირებში იწყება. ვარაუდობენ, რომ სურფაქტანტის წარმოქმნაში კლარა უჯრედებიც მონაწილეობს.

სურფაქტანტის შრე მუდმივ განახლებას განიცდის. I და II ტიპის ალვეოლოციტები და მაკროფაგები ამ შრის ლიპოპროტეინებს გამუდმებულად შთანთქამენ. I ტიპის ალვეოლოციტებში პინოციტოზური ბუშტუკების არსებობა, ნაწილობრივ, ამ პროცესით არის განპირობებული.

ბაშური კონიკა

დაბადებისას, ახალშობილის ფილტვები იშლება პირველი შესუნთქვისას და ამ დროს სურფაქტანტის შრე უზრუნველყოფს ალვეოლების გასწილ მდგომარეობაში ყოფნას. დღენაკლი ახალშობილის შემთხვევაში (მაგ. 7 თვის ან ნაკლები ასაკის), როდესაც სურფაქტანტი ჯერ არ არის ან არასაკმარისი რაოდენობით არის წარმოქმნილი, ვითარდება ახალშობილის რესპირაციული დისტრეს სინდრომი. ასეთ ახალშობილებს ხელოვნური სურფაქტანტით და გლუკოკორტიკოიდებით მკურნალობენ. ხელოვნური სურფაქტანტი ალვეოლების ზედაპირის დაჭიმულობას ამცირებს, გლუკოკორტიკოიდები კი II ტიპის (დიდ) ალვეოლოციტების მიერ სურფაქტანტის პროდუქციას ასტიმულირებს.

ალვეოლათაშორისი ძვირები კაპილარები სომატური ტიპისაა, უწყვეტი ენდოთელიუმით და უწყვეტი ბაზალური მემბრანით. ენდოთელიური უჯრედები ძალიან გაბრტყელებული უჯრედებია. ისევე, როგორც I ტიპის ალვეოლოციტში, ამ უჯრედებშიც დამახასიათებელია ბირთვისა და ორგანელების ჯგუფური განლაგება ციტოპლაზმის ერთ უბანში, რის გამოც სხვა უბნები თხელი და თავისუფალი რჩება. აღნიშნული სტრუქტურული თავისებურება მნიშვნელოვნად აადვილებს აირთა ცვლას. ენდოთელიოციტების ციტოპლაზმის ყველაზე დამახასიათებელ სტრუქტურულ კომპონენტს მრავლობითი პინოციტოზური ბუშტუკები შეადგენს.

ალვეოლების ღრუში არსებული ჰაერი სისხლისაგან გამიჯნულია სამი სტრუქტურული კომპონენტით, რომელთა ერთიანობას *პემა-ჰაეროვანი ბარიერი* ეწოდება (სურ.



სურ. 20-9. ფორფიტოვანი სხეულის შიგთავის ეპოციტოზი II ტიპის ალვეოლოციტის ზედაპირიდან (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

20-10.) მის შემადგენლობაში შედის:

➤ რესპირაციული ალვეოლოციტი და სურფაქტანტი;

➤ ორმაგი ბაზალური მემბრანა (ალვეოლოციტის და ენდოთელიოციტის);

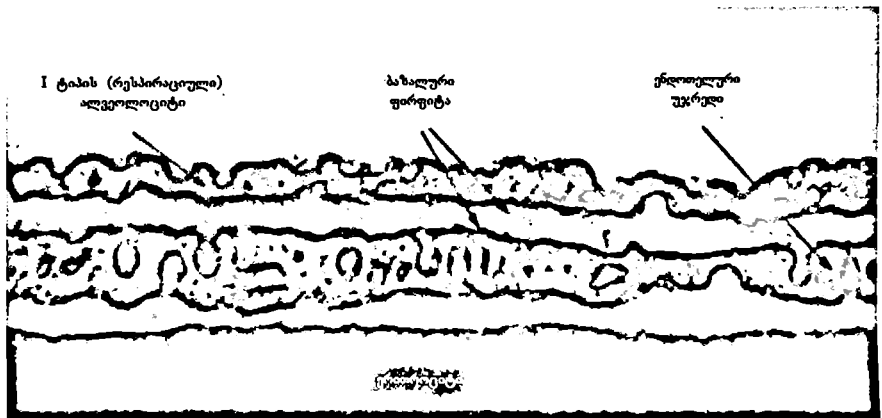
➤ ენდოთელური უჯრედი.

ალვეოლათაშორისი ძგიდის კაპილარებისა და ალვეოლების ირგვლივ საკმაოდ დიდი რაოდენობით მაკროფაგებია, რომელთაც ალვეოლურ მაკროფაგებს უწოდებენ. ფილტვის ალვეოლური მაკროფაგები მონონუკლეური ფაგოციტების სისტემის უჯრედებია. ისინი თავისუფალი უჯრედებია, რომლებიც ალვეოლების ღრუსა და ალვეოლათაშორისი ძგიდეებს შორის მოძრაობენ. მათი დიამეტრი 15-დან 40 მკმ-მდე მერყეობს. ბირთვი უსწორმასწორო ფორმისაა, ბირთვადი კარგად არის გამოხატული. ციტოპლაზმა დიდი რაოდენობით ვაკუოლებს, მცირე ზომის გოლჯის აპარატს, მიტოქონდრიებს და სუსტად განვითარებულ ენდოპლაზმურ ბადეს შეიცავს. გლიოკოგენის გრანულები და თავისუფალი რიბოსომები საშუალო რაოდენობით

თაა. ციტოპლაზმაში უამრავი მემბრანული ბუშტუკია, რომელთა დიდი ნაწილი პირველადი ლიზოსომებია. მაკროფაგის პლაზმური მემბრანა დიდი რაოდენობით ნაოჭსა და გამონაზარდს ქმნის. ალვეოლური მაკროფაგები ფილტვში პირველ დამცველობით ბარიერს ქმნის. ისინი სხვადასხვა სახის ნარჩენებსა და ბაქტერიებს შთანთქამენ. ალვეოლური მაკროფაგები თავისი რაოდენობით ფილტვის სხვა უჯრედებს ბევრად აჭარბებს და მათი პოპულაცია მუდმივ განახლებას განიცდის.

ალვეოლათაშორისი ძგიდეებში ყოველთვის შესაძლებელია ფიბრობლასტების და პოხიერი უჯრედების ნახვა. ფიბრობლასტები კოლაგენს (ძირითადად III ტიპის), ელასტიურ ბოჭკოებს და გლიკოზამინოგლიკანებს წარმოქმნიან.

ალვეოლებს შორის ფორებია, რომლებიც მეზობელი ალვეოლების ღრუებს ერთმანეთთან აკავშირებს (სურ. 20-11). ასეთი ფორების არსებობა, ერთი მხრივ, წნევის გათანაბრებას უწყობს ხელს, მეორე მხრივ კი – ბრონქიოლას ობსტრუქციის შემთხვევაში პაერის



სურ. 20-10. ჰემა-პაეროვანი ბარიერის ელექტრონოგრაფია (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

კოლატერალურ ცირკულაციას უზრუნველყოფს.

სასუნთქი სისტემის ორგანოების თითქმის ყველა ნაწილში ნეიროენდოკრინული უჯრედები გვხვდება. აქ ისინი ორი – გაფანტული და მცირე ზომის აგრეგატების სახით გვხვდება. ტრაქეის, ბრონქებისა და ბრონქიოლების კედელში, როგორც წესი, ცალკეული ნეიროენდოკრინული უჯრედები მდებარეობს. იშვიათად, ცალკეული ნეიროენდოკრინული უჯრედები ალვეოლების კედლებშიც გვხვდება. ისინი ბაზალურ მემბრანაზე მდებარეობენ, მათი ციტოპლაზმური მორჩები კი – რესპირაციულ ეპითელურ უჯრედებს შორის თავსდება და სანათურს აღწევს. ძირითადად, ალვეოლების კედლებში (ორი-სამი ალვეოლის კავშირის უბნებში) ნეიროენდოკრინული უჯრედების გროვები მდებარეობს. ამ უჯრედებზე პერიბრონქული და პერიბრონქიოლური ნერვების უმიეღინო აქსონები ბოლოვდება. უჯრედებისა და ნერვული დაბოლოებების ასეთ ერთობლიობას *ნეიროეპითელურ სხეულებს* უწოდებენ. ორივე ტიპის ნეიროენდოკრინულ უჯრედს ამ სისტემის უჯრედებისათვის დამახასიათებელი ტიპური შენება აქვს (იხ. თავი 17). მათი სეკრეციული გრანულები ბომბეზინს, სეროტონინს, კალციტონინს და ენკეფალინს შეიცავს. ადამიანის სასუნთქი სისტემაში აღნიშნული უჯრედები ყველაზე დიდი რაოდენობით დაბადების მომენტისათვის ვლინდება, შემდგომში კი მათი რაოდენობა მნიშვნელოვნად მცირდება.

პლევრა

გულ-მკერდის ღრუ, სადაც ფილტვები მდებარეობს სეროზული გარსით – პლევრით

არის ამოფენილი. პლევრის გარეთ – პარისული ფურცელი უშუალოდ გულმკერდის ღრუს კედელს ეხება. იგი იქმნება შემავრთებელი ქსოვილით, რომელიც შიგნითა (გულმკერდის ღრუს) მხრიდან მეზოთელიუმით არის დაფარული. პლევრის პარისული ფურცელი ვისცერულ ფურცელში გადადის. ეს უკნასკნელი უშუალოდ ფილტვს ფარავს გარედან. მისი მეზოთელური შრე გულმკერდის ღრუს ესაზღვრება, შემავრთებელი ქსოვილი კი ფილტვის შემავრთებელ ქსოვილს უერთდება. ამ ორ ფურცელს შორის პლევრის ღრუ მდებარეობს. პლევრა დიდი რაოდენობით სისხლისა და ლიმფურ ძარღვებს შეიცავს.



სურ. 20-11. რესპირაციული ნაწილის სკანოგრამა. ალვეოლათა შორისი ფორები მითითებულია ისრით.

კანის

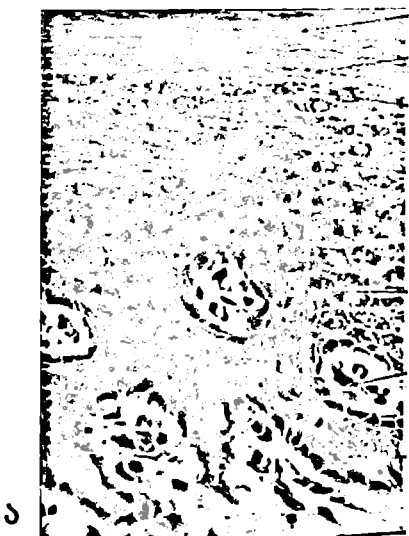
კანი ორგანიზმის გარეთა საფარველს ქმნის. იგი ორგანიზმში ყველაზე დიდი ორგანოა. კანი სხეულის წონის დაახლოებით 16%-ს შეადგენს.

კანი ეპიდერმისა და დერმისაგან შედგება. ეპიდერმისი ექტოდერმული წარმოშობისაა. მისი სისქე კანის სხვადასხვა უბანში 75 მკმ-დან 600 მკმ-მდე მერყეობს. ეპიდერმისის სისქიდან გამომდინარე ე.წ. „სქელი“ და „თხელი“ კანს განარჩევენ (სურ. 21-1).

ეპიდერმისის ქვეშ შემაერთესოილეოვანი დერმა მდებარეობს. დერმა მეზოდერმული წარმოშობისაა. ეპიდერმისსა და დერმას შორის საზღვარი უსწორმასწოროა. დერმა ალაგ-ალაგ ქმნის წანაზარდებს, რომლებიც

ეპიდერმისში იჭრება. დერმის ამ წანაზარდებს *დერილები* ეწოდება. თავის მხრივ, ეპიდერმისი ქვეშმდებარე დერმაში ჩაიზრდება და *ეპიდერმულ ქედებს* წარმოქმნის. დერმის ქვეშ *ჰიპოდერმა* (ბერძ. hypo, ქვეშ + derma, კანი), რომელიც კანის უმეტეს უბნებში ცხიმოვანი ქსოვილით იჭრება.

კანი თავისი აგებულებიდან გამომდინარე მრავალ მნიშვნელოვან ფუნქციას ასრულებს. უპირველეს ყოვლისა, კანს *დამცველობითი ფუნქცია* აქვს. ეპიდერმისი თითქმის გაუმტარია წყლისათვის. შესაბამისად, იგი ორგანიზმს წყლის დაკარგვისაგან (აორთქლები-საგან) იცავს. დაუზიანებელი კანი ეფექტურ ბარიერს წარმოადგენს და ორგანიზმს გარე-



სურ. 21-1. ა. ადამიანის ფეხის გულის კანის („სქელი კანის“) ჰისტოლოგიური პრეპარატი. ბ. ადამიანის „თხელი“ კანის ჰისტოლოგიური პრეპარატი. შიაკციეთ ყურადღება უჯრედების შრეების შემცირებულ რაოდენობას (L.Junqueira, J.Carneiro, R.L.Kelley, Basic Histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით)

მოს მავნე ზემოქმედებისაგან იცავს. კანში წარმოიქმნება პიგმენტი მელანინი, რომელიც ორგანიზმს მზის სხივების ულტრაიისფერი მოქმედებისაგან იფარავს. კანში არსებული უამრავი ნერვული დაბოლოება მას **რეცეპტორულ ფუნქციას** ანიჭებს. კანის ჯირკვლები, სისხლძარღვები და ცხიმოვანი ქსოვილი **თერმორეგულაციაში**, ორგანიზმის **მეტაბოლიზმსა და ექსკრეციის პროცესებში** მონაწილეობს. ამასთან ერთად, ლიმფოციტებისა და ანტიგენწარმდგენი უჯრედების არსებობა კანს ზოგიერთი ტიპის **იმუნური პასუხის განხორციელებაში** დიდ მნიშვნელობას ანიჭებს.

მაიფარმისი. ეპიდერმისი მრავალშრიანი ბრტყელი გარქოვანებული ეპითელიუმით იქმნება. დამატებით, ეპითელიურ უჯრედებს შორის მელანოციტები, ლანგერჰანისისა და მერკელის უჯრედები გვხვდება. ეპიდერმისის სისქე თხელ კანში 75-დან 150 მკმ-მდე, სქელ კანში კი – 400-დან 600 მკმ-მდე მერყეობს. შესაბამისად, ორგანიზმის სხედასხვა უბანში მთლიანი კანის სისქეც საკმაოდ განსხვავებულია. მაგალითად, ზურგის მიდამოში კანის სისქე 4 მმ, თავის ქალას მიდამოში კი – 1,5 მმ-ია.

კანის მრავალშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმის უჯრედებს **კერატინოციტები** ეწოდება. ეპიდერმისის შემადგენლობაში კერატინოციტები ხუთ განსხვავებულ შრეს ქმნის. ყველაზე ღრმად, უშუალოდ დერმის ზემოთ, ბაზალური შრე მდებარეობს. ბაზალური შრე ცილინდრული ან კუბური ფორმის ბაზოფილური უჯრედების ერთი რიგით იქმნება. უჯრედები ერთმანეთს და ბაზალურ მემბრანას, შესაბამისად, დესმოსომებისა და ჰემიდესმოსომების მეშვეობით უკავშირდება. ბაზალური შრის კერატინოციტები ციტოპლაზმაში 10 ნმ სისქის კერატინის ფილამენტებს შეიცავს. ბაზალური შრის უჯრედები მაღალი მიტოზური აქტივობით ხასიათ-

დება და ეპიდერმისის უჯრედების განახლების წყაროს წარმოადგენს. ამის გამო ბაზალურ შრეს ჩანასახოვან შრესაც უწოდებენ. ეპიდერმისის განახლება ყოველ 15-20 დღეში ხდება. განახლების პროცესი ორგანიზმის ასაკზე, კანის უბანზე და სხვა მრავალ ფაქტორზეა დამოკიდებული.

ბაზალური შრის ზემოთ **წვეტიანი უჯრედების შრე** მდებარეობს. წვეტიანი შრის კერატინოციტებს კუბური ან ოდნავ გაბრტყელებული ფორმა აქვს. ბირთვი უჯრედის ცენტრში მდებარეობს. ციტოპლაზმა დიდი რაოდენობით კერატინის ფილამენტებს შეიცავს. კერატინის ფილამენტების კონები უჯრედის პლაზმალემის სხედასხვა უბანში მცირე გამოდრეკილობების სახით ბოლოვდება. ამ მიდამოებში მეზობელი უჯრედები ერთმანეთს დესმოსომებით უკავშირდება (სურ. 21-2). ასეთი აგებულება უჯრედებს წვეტიან შესახედაობას ანიჭებს. კერატინის ფილამენტების კონები იმდენად დიდი რაოდენობით არის, რომ სინათლის მიკროსკოპშიც განიჩრება. მათ **ტონოფიბრილებს** უწოდებენ. ტონოფიბრილებს კანის სიმტკიცისათვის ძალიან დიდი მნიშვნელობა აქვს. სხეულის იმ უბნებში, სადაც კანზე ზეწოლა ძალიან მაღალია (ხელის გული, ფეხის გული) წვეტიანი შრე



სურ. 21-2. წვეტიანი შრის ორი მეზობელი კერატინოციტის დაკავშირების უბნის ელექტრონოგრაფა. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით)

ბალიან სქელია და გაცილებით დიდი რაოდენობით ტონოფობრილებსა და დესმოსომებს შეიცავს. წვეტიან და ბაზალურ შრეს ერთად **მალიბის შრეს** უწოდებენ.

წვეტიანი შრის შემდეგ **მარცვლოვანი შრე** მდებარეობს. მარცვლოვანი შრე ბრტყელი მრავალკუთხა ფორმის უჯრედების 3-5 რიგს შეიცავს. ამ შრის კერატინოციტებში დიდი ზომის ბაზოფილური გრანულებია, რომლებსაც **კერატოპიალინის მარცვლები** ეწოდება. კერატოპიალინის მარცვლები სინათლის მიკროსკოპშიც კარგად განირჩევა. გარდა ამისა, ელექტრონულ მიკროსკოპში ამ შრის კერატინოციტების ციტოპლაზმაში მემბრანით შემოფარგლული ფორფიტოვანი გრანულებია. ამ მემბრანული წარმონაქმნების ფორფიტები ლიპიდური მოლეკულების ორმაგი შრით იქმნება. კერატინოციტები გრანულების შიგთავსს მარცვლოვანი შრის უჯრედშორის სივრცეებში გამოყოფს, სადაც ეს უკანასკნელი ცხიმოვანი შაღითების სახით გროვდება. ასეთი შაღითები უჯრედშორის სივრცეებს საიმედოდ კეტავს და სხვადასხვა უცხო ნაწილაკებისათვის იდეალურ ბარიერს ქმნის.

მარცვლოვანი შრის ზემოთ **პრიალა შრე** მდებარეობს. პრიალა შრე სქელ კანში უფრო მეტად არის გამოკეეტილი. ამ შრის კერატინოციტები ბრტყელი ფორმისაა და მკვეთრად ეოზინოფილურ ციტოპლაზმას შეიცავს. ციტოპლაზმაში ორგანელები და ბირთვი აღარ განირჩევა. მთელი ციტოპლაზმა ერთმანეთთან მჭიდროდ განლაგებული კერატინის ფილამენტებით არის სავსე. მეზობელ უჯრედებს შორის დესმოსომები კიდევ არსებობს.

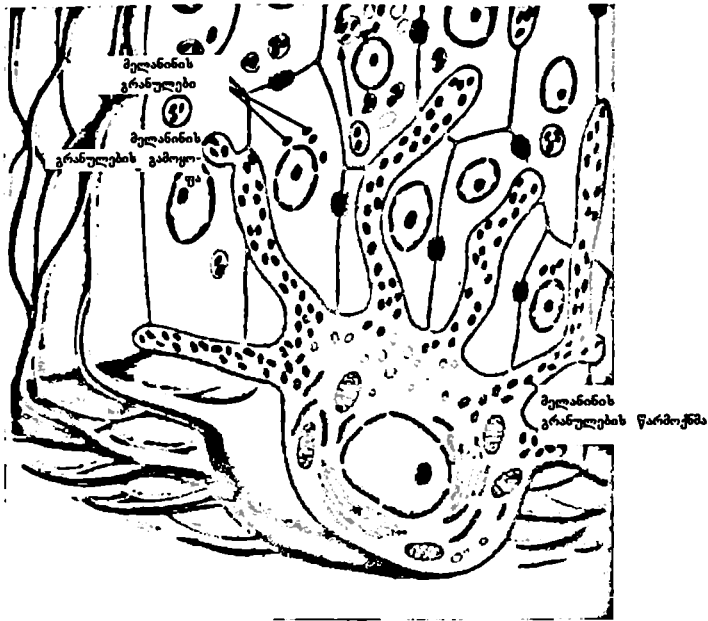
ეპიდერმისის ყველაზე ზედაპირული მეხუთე შრე **რქოვანა შრეა**. იგი ბრტყელი, გარკვეულწილობით უჯრედების 15-20 ფენისაგან შედგება. ამ შრის კერატინოციტების ციტოპლაზმა მხოლოდ ფიბრილური გლიკოპროტეინით – კერატინით არის სავსე.

უნდა აღინიშნოს, რომ ეპიდერმისის შრეების განვითარების ხარისხი სხვადასხვა უბანში მეტ-ნაკლებად განსხვავებულია. კერძოდ, თხელი კანის უბნებში მარცვლოვანი და პრიალა შრე სუსტად არის განვითარებული, რქოვანა შრე კი – ძალიან თხელია.

კერატინოციტებს შორის რამდენიმე სახის უჯრედი გვხვდება. ბაზალური შრის ქვეშ, ან უშუალოდ ბაზალურ კერატინოციტებს შორის სპეციალური პიგმენტური უჯრედები – **მელანოციტები** მდებარეობს. მელანოციტები ნერეული ქელიდან წარმოიქმნება. ისინი მრგვალი ფორმის უჯრედებია, რომელთა ციტოპლაზმიდან რამდენიმე გრსელი, უსწორმასწორო ფორმის მორჩი გამოდის. მელანოციტების მორჩები ეპიდერმისში იტოტება და ბაზალური და წვეტიანი შრის უჯრედებს შორის თავსდება (სურ. 21-3).

მელანოციტების ციტოპლაზმაში კარგად განვითარებული გოლჯის აპარატი, დიდი რაოდენობით მცირე ზომის მიტოქონდრიები და მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადის მოკლე ცისტერნებია. მელანოციტები კერატინოციტებთან დესმოსომებს არ ქმნიან, მაგრამ ბაზალურ მემბრანას კემიდეგსმოსომების მეშვეობით უკავშირდება.

მელანოციტები მელანინს ასინთეზებს. მელანინი თიროზინისაგან წარმოიქმნება. ეს უკანასკნელი თიროზინაზას მოქმედებით ჯერ 3,4-დჰიპდროოქსიფენილალანინად (დოფა), შემდეგ კი დოფაქინონად გარდაიქმნება, რომლისგანაც შემდგომი ტრანსფორმაციის გზით მელანინი მიიღება. თიროზინაზა მარცვლოვან ენდოპლაზმურ ბადეზე სინთეზდება, გოლჯის აპარატში გადაიტანება და სერეცეფულ გრანულებში გროვდება. მელანინის მომწიფებელი გრანულების წარმოქმნა ოთხ საფეხურად მიმდინარეობს. გოლჯის აპარატიდან გამოსული მემბრანული ბუშტუკი ნაზ გრანულურ მასალას შეიცავს და მასში თიროზინა-



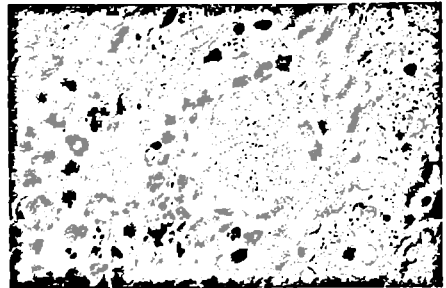
სურ. 21-3. მელანოციტის აგებულების სქემა. (L.Junqueira, J.Carneiro, R.L.Kelley, Basic Histology, 9-
th edition, 1998 მიხედვით).

ზას აქტივობა ელინდება. შემდგომში ბუშტუკი, რომელსაც *მელანოსომა* ეწოდება, ოვალურ ფორმას იღებს და მასში პარალელურად განლაგებული ფიბრილები განიხრევა. მათ 10 ნმ სიგანის განივზოლიანობა ახასიათებთ. თანდათანობით მელანინის რაოდენობის მატება ფილამენტების განივზოლიანობას ნაკლებად შესამჩნევს ხდის. საბოლოოდ, მელანინი მოლიანად აესებს ბუშტუკს და მწიფე გრანულა წარმოიქმნება. მელანინის მწიფე გრანულები სინათლის მიკროსკოპშიც ჩანს. მათ ელიფსოიდური ფორმა აქვთ.

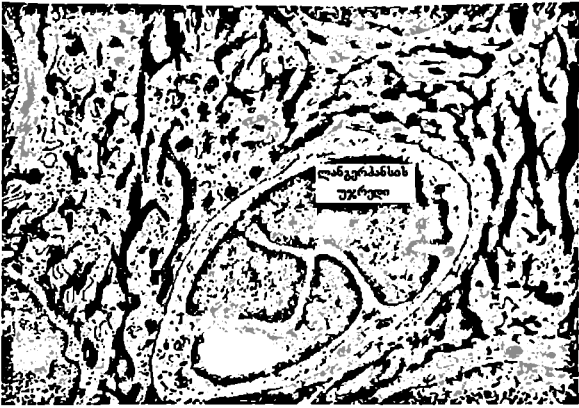
წარმოქმნის შემდეგ მელანინის გრანულები მელანოციტების ციტოპლაზმური მორჩების გავლით ბაზალური და წვეტიანი შრის უჯრედებს გადაეცემა. კერატინოციტებში მელანინი ბირთვზედა მიდამოს იკავებს (სურ. 21-4) და ამ უკანასკნელს მზის რადიაციისაგან იცავს. აღსანიშნავია, რომ მელანინი კერატი-

ნოციტებში ბევრად უფრო დიდი რაოდენობითაა, ვიდრე თვით მელანოციტებში. კერატინოციტებში მელანინის გრანულები ლიზოსომებს ერწყმის. ამის გამოა, რომ ეპიდერმისის ზედა შრეებში მელანინი აღარ არის.

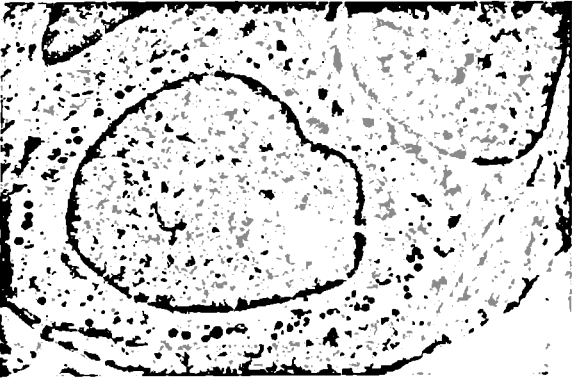
მელანინის შემცველობა კანის ფერის ერთ-ერთი მთავარი განმსაზღვრელი ფაქტორია.



სურ. 21-4. მელანინის გრანულები კერატინოციტებში. ელექტრონოგრაფია. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით)



სურ. 21-5. ლანგერჰანის უჯრედის ელექტრონოგრაფია. გვერდით მდებარე კერატინოციტებში დიდი რაოდენობით კერატინის ფილამენტების კონვია. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით)



სურ. 21-6. მერკელის უჯრედის ელექტრონოგრაფია. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით)

კაფიური კლინიკასთან
 ალბინიზმი – კანში პიგმენტის არარსებობით გამოწვეული მდგომარეობაა. თიროზინაზას სინთეზის გენეტიკური დეფექტით გამოწვეული დარღვევა მელანინის წარმოქმნის შეფერხებას განაპირობებს. მელანოციტები მელანოსომებს შეიცავს, მაგრამ თიროზინაზას წარმოქმნის უნარი არ გააჩნია.

წვეტიანი შრის უჯრედებს შორის ლანგერჰანის უჯრედები მდებარეობს (სურ. 21-5). ისინი ეპიდერმისის უჯრედული პოპულაციის 2-8%-ს ქმნის. ლანგერჰანის უჯრედები მონოციტური წარმოშობის ან-

ტიგენწარმდგენი უჯრედებია. შესაბამისად, ისინი კანის იმუნურ რეაქციებში მნიშვნელოვან როლს ასრულებენ.

კანის ზოგიერთ უბანში (ძირითადად ხელისა და ფეხისგულების მიდამოში) ეპიდერმისის უჯრედებს შორის მერკელის უჯრედები გვხვდება. უჯრედის ციტოპლაზმაში მცირე ზომის, ელექტრონულად მკერძი გრანულებია (სურ. 21-6). მერკელის უჯრედების ფუძეზე თავისუფალი ნერვული დაბოლოებებია. შესაძლებელია მერკელის უჯრედები მექანორეცეპტორების

როლს ასრულებს, თუმცა არსებობს მოსაზრება, რომ ისინი ღიფუზური ნეიროენდოკრინული სისტემის უჯრედებია.

ეპიდერმისის შემადგენლობაში დიდი რაოდენობით ლიმფოციტებია. დადგენილია, რომ ბაზალური შრის კერატინოციტები გამოიშუშავენ *თიშოპოეტინს*, რომელიც კანში T ლიმფოციტების საბოლოო მომწიფებას განაპირობებს. ბაზალურ კერატინოციტებს თიშუსის ეპითელურ-რეტიკულურ უჯრედებთან სამი საზიარო უჯრედული მარკერი აქვს. თიშუსის ეპითელური უჯრედების მსგავსად, მათში ინტერლეიკინ-1 გამოიშუშავენ.

დერმა. დერმა კანის შემაერთქსოვილოვანი ნაწილია. იგი ეპიდერმისს ქვეშმდებარე ქსოვილებთან აკავშირებს. ეპიდერმისისა და დერმის საზღვარი უსწორმასწოროა. დერმა ეპიდერმისში იჭრება და დერილებს ქმნის. თავის მხრივ, ეპიდერმისი დერმაში ჩაიდრიკება და ეპიდერმულ ქედებს წარმოქმნის (სურ. 21-7).

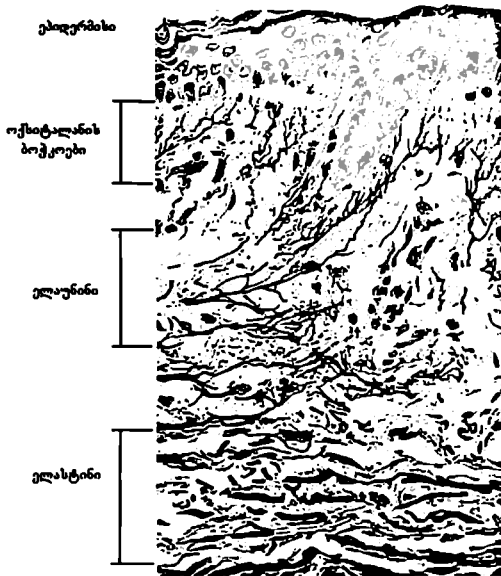
ქედები და დერილები განსაკუთრებით დიდი რაოდენობით კანის იმ უბნებშია, რომლებიც ძლიერი ზეწოლის ქვეშ იმყოფება.

დერმა ერთმანეთში გარდამავალი ორი შრისაგან შედგება. უშუალოდ ეპიდერმისის ქვეშ დერმის *დერილოვანი (პაპილარული)* შრე მდებარეობს. იგი ფაშარი შემაერთებული ქსოვილით იქმნება. მასში დიდი რაოდენობით ფიბრობლასტები, პოხიური უჯრედები და მაკროფაგებია. დერილოვან შრესა და ეპიდერმისის ბაზალურ შრეს შორის მდებარეობს ბაზალური მემბრანა, რომელსაც დერილოვანი შრის კოლაგენური ფიბრილები უმაგრდება. აღნიშნული ფიბრილები დერმას ეპიდერმისთან აკავშირებს და მათ *ღუზა ფიბრილებს* უწოდებენ. დერილოვანი შრის ქვეშ *ბადებრივი (რეტეკულური)* შრეა, რომელიც მკერივი უფორმო შემაერთებული ქსოვილით იქმნება. ბადებრივი შრე გაცილებით უფრო სქელია, ვიდრე დერილოვანი შრე. მის შემადგენლობა



სურ. 21-7. ადამიანის კანის სკანოგრამა. ძლიერი გადიდება. ეპიდერმისი მოცილებულია ჩანს დერმის დერილები, რომლებსაც კონუსის ფორმა აქვს. მათ შორის ეპიდერმისის დერმაში ჩადრეკის შედეგად წარმოქმნილი პირველადი ღარებია. მოჩანს კანის ჯირკელის მილაკის ფორმის ორი სადინარი. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

სურ. 21-8. ადამიანის კანის ბადებრივი შრის სკანოგრამა



სურ. 21-9. ადამიანის კანის ჰისტოლოგიური პრეპარატი (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით).

ში, ძირითადად, I ტიპის კოლაგენური ბოჭკოები, რომლებიც უხეში კონების სახით არის განლაგებული (სურ. 21-8). ძირითად ნეოთიერებაში გლიკოზამინოგლიკანებს შორის დერმატან სულფატი ჭარბობს.

კოლაგენურ ბოჭკოებთან ერთად, დერმა ელასტიური ბოჭკოების სისტემასაც შეიცავს. ყველაზე თხელი (ოქსიტალანის) ფიბრილები დერილოვან შრეში გეხვედება. დერმის სიღრმის მიმართულებით ელასტინის რაოდენობა თანდათანობით მატულობს (სურ. 21-9). ელასტიურ ბოჭკოთა სისტემის არსებობა კანის ელასტიურობას უზრუნველყოფს.

დერმა დიდი რაოდენობით სისხლისა და ლიმფურ ძარღვებს შეიცავს. იგი არტერიულ-ვენური ანასტომოზების ფართო ქსელის არსებობით ხასიათდება, რასაც თერმორეგულაციისათვის ძალიან დიდი მნიშვნელობა აქვს. არტერიებიდან ვენებში (კაპილარული ქსელის

გაუგულვლად) სისხლის პირდაპირ გადასვლა სითბოს გაცემას მნიშვნელოვნად აქვეითებს.

დერმაში კანის წარმონაქმნები – *თმის ფოლიკულები, ქონისა და საოფლე ჯირკვლები* მდებარეობს.

დერმაში დიდი რაოდენობით მგრძნობიარე (თაეისუფალი ნერვული დაბოლოებები, მისნერისა და პაჩინის სხეულაკები) და მოტორული (სიმპატიკური წველის პოსტგანგლიური ნერვული ბოჭკოები) ნერვული დაბოლოებები მდებარეობს.

დერმის ქვეშ ფაშარი შემაერთებული ქსოვილის ფენაა, რომელიც დიდი რაოდენობით ცხიმოვან უჯრედებს შეიცავს. ამ შრეს პიპოდერმას უწოდებენ. პიპოდერმა კანს ქვემდებარე ქსოვილებთან თაეისუფლად აკავშირებს. ცხიმოვანი ქსოვილის შემცველობა მასში სხვადასხვა ადგილას სხვადასხვაა.

თბა წაგრძელებული ფორმის გარქოვანებული სტრუქტურაა, რომელიც ეპიდერმისის ეპითელიუმის ჩანადრეკიდად – *თმის ფოლიკულიდან* – წარმოიქმნება. თმის ფერი, ზომა და განლაგება ადამიანის რასის, ასაკის, სქესის და ორგანიზმში ლოკალიზაციის მიხედვით იცვლება.

თმის ფოლიკული ზრდის პერიოდში კმნის ტერმინალურ შემსხვილებას, რომელსაც თმის *ბოლქვი ეწოდება* (სურ. 21-10).

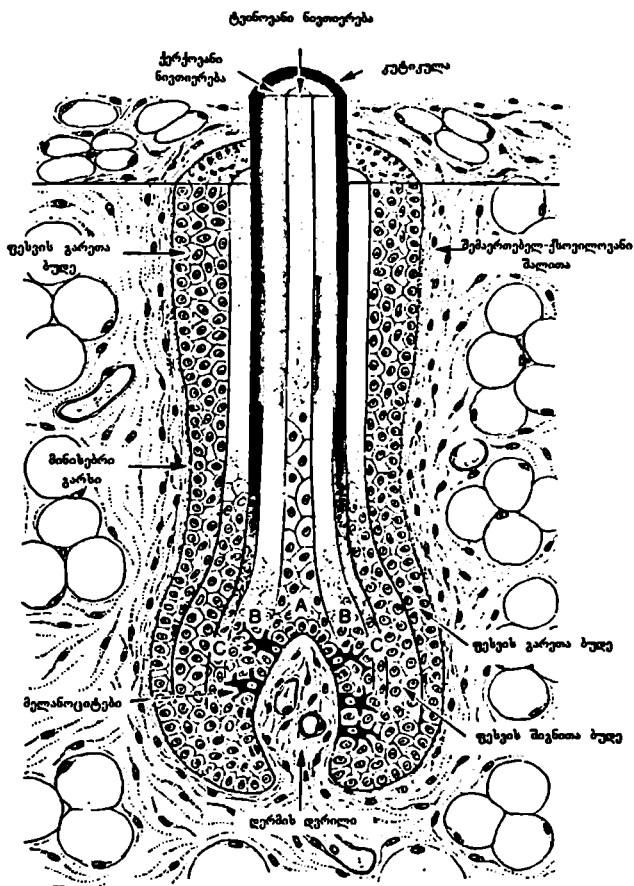
თმის ბოლქვის ფუძეზე დერმის დერილი მდებარეობს. დერილი შეიცავს სისხლძარღვებს, რომლებიც თმის ბოლქვს კვებავს. თმის დერილის მფარავი ეპიდერმისის უჯრედები *თმის ფესვს* წარმოქმნიან. თმის ფესვის უჯრედების გამრავლება თმის ღეროს წარმოქმნასა და ზრდას უზრუნველყოფს. თმის ფესვის ცენტრალური უბანი, რომელიც თმის დერილის ზემოთ მდებარეობს დიდი ზომის ეპიკულიზებულ და ნაწილობრივ გარქოვანებულ უჯრედებს წარმოქმნის. ეს უჯრედები თმის *ტერმინალურ ნივთიერებას* ქმნიან. ფესვის დანარჩენი უჯრედები მრავლდება და წარმოქმნიან კომპაქტურად განლაგებულ გარქოვანებულ უჯრედებს, რომლებიც თმის *ქერქოვან ნივთიერებას* ქმნიან. თმის დერილისა და თმის ფესვის ეპითელიური უჯრედების საზღვარზე მელანოციტები მდებარეობს, რომლებიც თმის ფერს განსაზღვრავენ. ქერქოვანი ნივთიერების გარეთ მდებარე უჯრედები *თმის კუტიკულას* ქმნიან. კუტიკულის უჯრედები თმის ბოლქვის შუა მიდამომდე კუბური ფორმისაა, შემდეგ ისინი თანდათან ბრტყელდება და რქოვანდება. კუტიკულის მფარავი უჯრედები თმის ფესვის შიგნითა ბუდეს ქმნიან. იგი თმის ღეროს დასაწყის ნაწილს მთლიანად აკრავს გარს. შიგნითა ბუდე გარდამავალი სტრუქტურაა. მისი უჯრედები ედომას განიცდის და ქო-

ნის ჯირკვლების მიდამოში სრულიად ქრება. თმის ფესვის გარეთა ბუდე უშუალოდ ეპიდერმისის გაგრძელებას წარმოადგენს და კანის ზედაპირის მახლობლად ეპიდერმისის მსგავსად, 5 შრისაგან შედგება. თმის ღეროლის მიდამოში გარეთა ბუდე თხელია და ეპიდერმისის ბაზალური კერატინოციტების მსგავსი უჯრედებისაგან შედგება.

თმის ფოლიკულს დერმისაგან გამოსაზღვრავს უუჯრედო ჰიალინური შრე, რომელსაც *მინისებრი მემბრანა* ეწოდება. ეს უკანასკნელი ბაზალური მემბრანის გასქელებით წარმოიქმნება. დერმა, რომელიც თმის ფოლიკულს აკრავს, სხვა უბნებთან შედარებით მკერვია და შემავრთქსოვილევან შალითას ქმნის. შალითას დერმის დერილოვან შრესთან გლუეკუნთოვანი ბოჭკოები აკეშირებს. აღნიშნული ბოჭკოები თმის გამმართავ კუნთს ქმნიან. ამ ბოჭკოებს ირიბი მიმართულება აქვს და მათი შეკუმშვა თმის ღეროს გასწორებას იწვევს.

ფრჩხილები

ფრჩხილი გარქოვანებული ეპითელიური უჯრედებისაგან შემდგარი ფორფიტაა. ფრჩხილის შემადგენლობაში *ფრჩხილის ფესვსა და ფრჩხილის ფორფიტას* არჩევენ. ფრჩხილის ფესვი ფრჩხილის ღარში მდებარეობს და ზემოდან კანის ნაკეცით არის დაფარული. კანის ნაკეცის ეპითელიუმში ჩვეული შენებით ხსიათდება. მისი რქოვანა შრე ეპონიქიუმს ანუ *კუტიკულას* ქმნის. ფრჩხილის ფორფიტა კანის რქოვანა შრის ანალოგურია. იგი მდებარეობს ეპიდერმისზე, რომელსაც *ფრჩხილის საწოლი* ეწოდება. ფრჩხილის საწოლი მხოლოდ ბაზალური და წვეტიანი შრით იქმნება. ფრჩხილის ფორფიტის პროქსიმალური კიდე ფრჩხილის მატრიქსში გადადის. ფრჩხილის მატრიქსის



ა.

ბ.



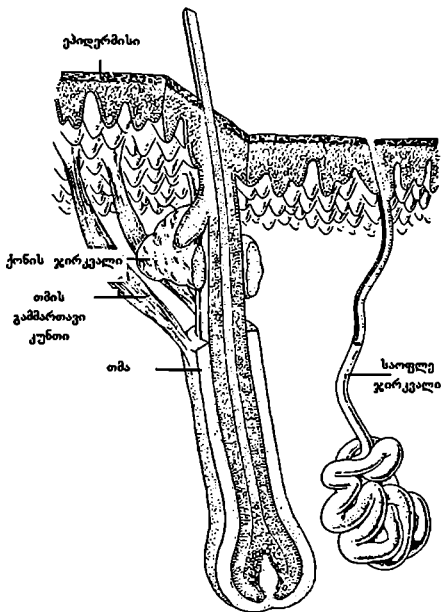
სურ. 21-10. ა. თმისა და თმის ფოლიკულის აგებულების სქემა (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით). ბ. ადამიანის თმის სკანოგრამა (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

უჯრედები მრავლდება, დისტალურად გადაინაცვლებს და რქოვანდება. ფრწხილის ფირფიტა ამ უჯრედებისაგან წარმოიქმნება და იზრდება. ფრწხილის დისტალური კიდე თავისუფალია.

კანის ჯირკვლები

დერმაში საოფლე და ქონის ჯირკვლები მდებარეობს (სურ. 21-11).

საოფლე ჯირკვლები. კანში ორი ტიპის – მეროკრინული და აპოკრინული საოფლე ჯირკვალი მდებარეობს. **მეროკრინული საოფლე ჯირკვლები** ორგანიზმის თითქმის ყველა უბანში გვხვდება. ისინი მარტივი მილაკოვანი დახვეული ჯირკვლებია. მათი სადინარი ეპიდერმისის ზედაპირზე იხსნება. მათი სეკრეციული ნაწილები სქელ ბაზალურ მემბრანაზე მდებარეობს და მიოეპითელური უჯრედებით არის გარშემორტყმული. სეკრეციული ნაწილები ორი ტიპის – **ნათელ და მუქ** – ჯირკვლოვან უჯრედებს შეიცავს. რაოდენობრივად მუქი უჯრედები ჭარბობს. მუქი უჯრედები პირამიდული ფორმისაა. მათი ბაზალური ნაწილები ბაზალურ მემბრანას არ ეხება. აპიკალურ ნაწილში ციტოპლაზმა დიდი რაოდენობით სეკრეციულ გრანულებს შეიცავს. ნათელი უჯრედები სეკრეციულ გრანულებს არ შეიცავს. მათი ბაზალური ნაწილის პლაზმალურ მრავლობით ინვაგინაციას ქმნის. მეროკრინული ჯირკვლების სადინრები მრავალშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმით არის ამოფენილი. მეროკრინული ჯირკვლები ცილებით ღარიბ თხიერ სეკრეტს გამოიმუშავებს. მის შემადგენლობაში, ძირითადად, წყალი, ნატრიუმის ქლორიდი, შარდოვანა და ამიაკი შედის.



სურ. 21-11. კანის დანამატებისა და კანის ურთიერთობის სქემა. (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით).

აპოკრინული საოფლე ჯირკვლები ილღის, სახარდულისა და ანუსის მიდამოში მდებარეობს. აპოკრინული ჯირკვლები დიდი ზომისაა. ისინი დერმასა და ჰიპოდერმაში მდებარეობენ, მათი სადინრები კი თმის ფოლიკულში იხსნება. მათში წებოვანი სეკრეტი გამოშუშავდება.

აპოკრინული ჯირკვლების ინერვაცია ადრენერგული ნერვული დაბოლოებებით, მეროკრინული ჯირკვლების კი – ქოლინერგული ნერვული დაბოლოებებით ხორციელდება.

ქონის ჯირკვლები. ქონის ჯირკვლები კანის თითქმის ყველა უბანში გვხვდება. სხეულის ყოველ 1 სმ²-ზე დაახლოებით 100 ჯირკვალი მდებარეობს. სახის, შუბლისა და თავის

ქალის კანის მიდამოში მათი რიცხვი სმ –ზე 400 – 900-მდე იზრდება. ქონის ჯირკვლები ალვეოლური ჯირკვლებია. მათი რამდენიმე ტერმინალური ნაწილი ერთ მოკლე სადინარში იხსნება. თავად სადინარი, ზოგიერთი უბნის გამოკლებით, თმის ფოლიკულის ზედა ნაწილში იხსნება. ალვეოლის შემადგენლობაში არადიფერენცირებული ბრტყელი ეპითელური უჯრედებია, რომლებიც ბაზალურ მემბრანაზე მდებარეობენ. ისინი მრავლდებიან, დიფერენცირდებიან და ალვეოლის სანათურში გადაინაცვლებენ. სანათური თანდათანობით მრგვა-

ლი ფორმის უჯრედებით ივსება. ამ უჯრედების ციტოპლაზმა დიდი რაოდენობით ცხიმის წვეთებს შეიცავს. ცხიმის დაგროვებასთან ერთად უჯრედის ბირთვი იჭმუხნება და უჯრედი კედება. დაგროვილი ცხიმი გამოთავისუფლება და თანდათანობით კანის ზედაპირზე გადაინაცვლებს.

ქონის ჯირკვლები პოლოკრინული ჯირკვლებია. მათი სეკრეცია სქესობრივი მომწიფების პერიოდის დადგომის შემდეგ იწყება. ეარაუდობენ, რომ ქონის ჯირკვლების სეკრეტს ანტიბაქტერიული და სოკოს საწინააღმდეგო მოქმედება აქვს.

მათეოსის სასქესო სისტემა

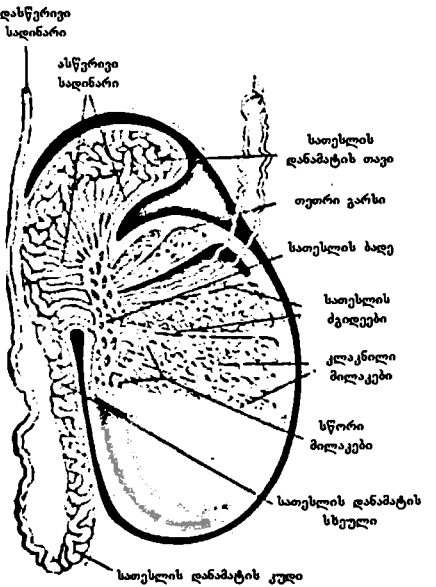
მათეოსის სასქესო სისტემა **სათესლის, თესლის გამომტანი გზების, დამატებითი ჯირკვლებისა და სასქესო აოსნაგან** შედგება. სათესლეში მათეოსის სასქესო უჯრედების – სპერმატოზოიდების წარმოქმნა მიმდინარეობს და მათეოსის სასქესო პორმონები გამომუშავდება. თესლის გამომტანი გზების კუნთოვანი ელემენტების შეკუმშვა თესლის გამომტან გზებში სპერმატოზოიდების გადაადგილებასა და გარეთ გამოყოფას უზრუნველყოფს. ამ გზებთან დაკავშირებული ჯირკვლების სეკრეტები სპერმატოზოიდებს საკვებით მდიდარ გარემოს უქმნის და მათ ტრანსპორტს აადვილებს

სათესლე

სათესლე გარედან მკერვი შემაერთსოვილოვანი სქელი კაფსულით არის დაფარული, რომელსაც **თეთრი გარსი (tunica albuginea)** ეწოდება. სათესლის უკანა ზედაპირზე თეთრი გარსი განსაკუთრებით სქელია და ქმნის სათესლის შუასაყარს (მედიასტინუმს), საიდანაც შემაერთსოვილოვანი ძვიდები ორგანოს სისქეში მიემართება. ორგანო შემაერთსოვილოვანი ტიხრებით 250-მდე პირამიდული ფორმის არასრულ წილაკად იყოფა. ალაგ-ალაგ, ისინი ერთმანეთს უკავშირდებიან. თითოეული წილაკის შემადგენლობაში 1-4 კლაკნილი მილაკა, რომლებსაც გარს სისხლძარღვებით, ღიმფური ძარღვებითა და ნერვებით მდიდარი, ნახე შემაერთსოვილოვანი ჩანაფენი აკრავს (სურ. 22-1).

სათესლის კლაკნილი მილაკების სიგრძე

150-250 მკმ, ხოლო სიგანე – 30-70 მკმ-ია. მილაკების საერთო სიგრძე დაახლოებით 250 მ-ია. თითოეული მილაკი დაბოლოების ადგილას ეიწროვდება და მოკლე სეგმენტს ქმნის, რომელსაც სწორი მილაკი ეწოდება. სწორი მილაკები გარკვეული მანძილის შემდეგ ერთმანეთს უკავშირდება და ლაბირინთულ ბადეს ქმნის, რომელსაც **სათესლის ბადე (rete testis)** ეწოდება. ეს ბადე სათესლის შუასაყარში მდებარეობს, რომელიც სათესლის დანამატს ასწერივი სადინრების მეშვეობით უკავშირდება.

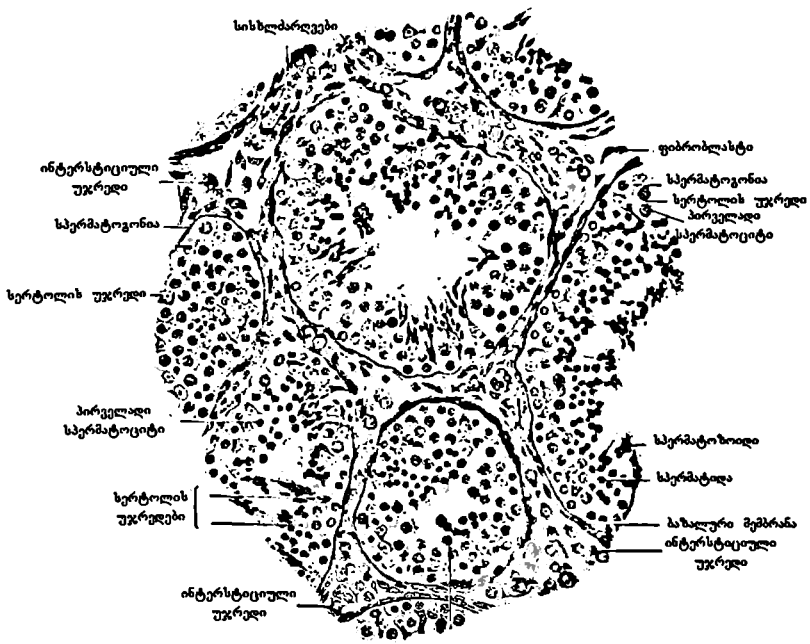


სურ. 22-1. სათესლის აგებულების სქემა. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12th edition, 1994 მიხედვით).

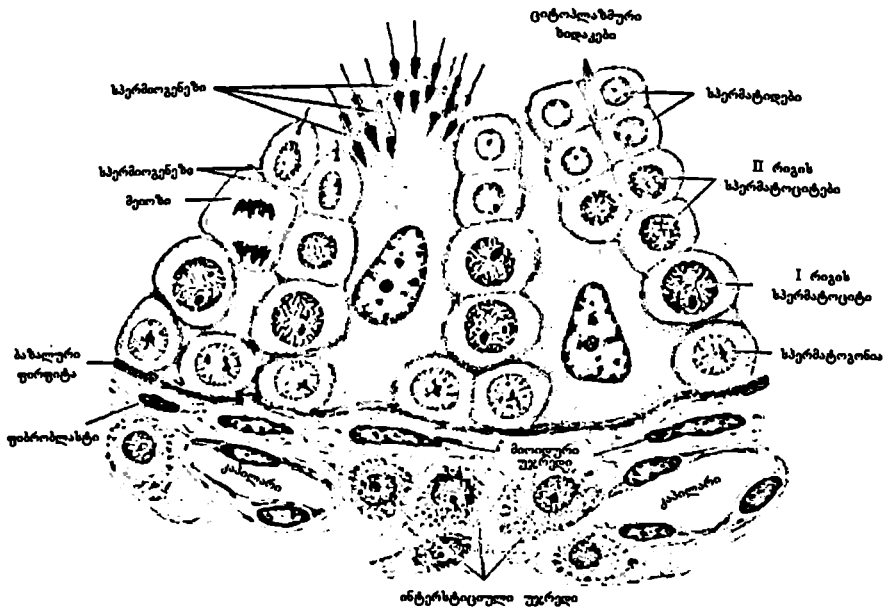
კლაკნილი მილაკები ამოყენილია განსაკუთრებული სახის მრავალშრიანი ეპითელიუმით, რომელიც ბაზალურ მემბრანაზე მდებარეობს (სურ. 22-2). თითოეულ მილაკს გარედან ფიბროზული შემაერთებული ქსოვილის კარგად გამოხატული შალითა აქვს. მის შემადგენლობაში ფიბრობლასტების რამდენიმე შრე განირჩევა. უშუალოდ ბაზალური მემბრანის მიმდებარე ნაწილში ე.წ. *მიოიდური უჯრედები* მდებარეობს, რომლებსაც გლუვი კუნთოვანი უჯრედების დამახასიათებელი აგებულება აქვს. მიოიდური უჯრედების რითმული შეკუმშვა კლაკნილ მილაკებში სპერმატოზოიდების გადაადგილებას უწყობს ხელს. ამასთანავე, მათ ზედაპირზე ანდროგენების (მამაკაცის სასქესო პორმონის) რე-

ცეპტორები აქვთ და ამ პორმონსა და სერტოლის უჯრედებს შორის მედიატორის როლს ასრულებენ. ამ უჯრედებში წარმოქმნილი ცილა *in vivo* სერტოლის უჯრედების მიერ ანდროგენ-შემბოჭველი ცილის სინთეზს ასტიმულირებს.

კლაკნილი მილაკების ეპითელიუმში ორი სახის უჯრედები განირჩევა: ე.წ. *სერტოლის* ან *საურდენი უჯრედები* და *სპერმატოგენური ეპითელიური უჯრედები*. სპერმატოგენური რიგის უჯრედები ბაზალურ მემბრანასა და მილაკის სანათურის ზედაპირს შორის 4-8 შრეს ქმნის. ეს უჯრედები რამდენიმეჯერ იყოფა, დიფერენცირდება და საბოლოოდ სპერმატოზოიდებს წარმოქმნის. ამ პროცესს *სპერმატოგენეზი* ეწოდება (იხ. თავი 3). სპერ-



სურ. 22-2. სათესლის კლაკნილი მილაკების განივკვეთის სქემატური გამოსახულება. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).



სურ. 22-3. სერტოლის უჯრედისა და განვითარებადი სპერმატოზოიდების ურთიერთდამოკიდებულების სქემატური გამოსახულება (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით)

მატოგენური ეპითელიუმის თითოეული შრე განვითარების სხედასხვა საფეხურზე მყოფი სასქესო უჯრედებისაგან შედგება. ყველაზე ღრმად, ბაზალური მემბრანის მახლობლად სპერმატოგონიები მოთავსებული. მომდევნო რიგებს შესაბამისად პირველი რიგის სპერმატოციტები, მეორე რიგის სპერმატოციტები და სპერმატიდები იკავებს. სპერმატიდებისაგან სპერმოგენეზის გზით წარმოიქმნება სპერმატოზოიდები, რომლებიც სანათურის მიმდებარე შრეებშია განლაგებული. სპერმატოგენეზის მიმდინარეობას არეგულირებს მამაკაცის სასქესო პორმონი ტესტოსტერონი, რომელიც სათესლის ინტერსტიციუმში გამოიმუშავდება.

სერტოლის უჯრედებს მოგვძო, პირამიდული ფორმა აქვს. ისინი უამრავ ლატერალურ გამონაზარდს ქმნიან, რომლებიც განვითარ-

ბის სხედასხვა საფეხურზე მყოფ სპერმატოზოიდებს ნაწილობრივ ფარავენ (სურ. 22-3). სერტოლის უჯრედი მილაკის კედლის მთელ სისქეს იკავებს. მისი ფუძის ნაწილები ბაზალურ მემბრანაზე მდებარეობს, აპიკალური ნაწილი კი – მილაკის სანათურში ოდნავ გამოდრეკილია. სერტოლის უჯრედების ციტოპლაზმაში კარგად არის განვითარებული გლუვი ენდოპლაზმური ბადე და გოლჯის აპარტი, შედარებით ნაკლებად – მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადე. ციტოპლაზმაში ლიზოსომები და მიტოქონდრიები დიდი რაოდენობითაა. ბირთვი წაგრძელებული ფორმისაა. მასში ეუქრომატინი ჭარბობს. ბირთვის გარსი მრავლობით ნაოჭს ქმნის; ბირთვადი კარგად არის გამოხატული.

ბაზალური მემბრანის მახლობლად სერტოლის უჯრედები ერთმანეთს ბრმა სარტყე-



სურ. 22-4. სათესლის კლასიკური მილაკების ირგვლივ არსებულის სისხლძარღვოვანი ბადის სკანოგრამა. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

ლის მეშვეობით უკავშირდება. ამ მიდამოში სერტოლის უჯრედების ნაოჭებსა და ინვაგინაციებში სპერმატოგონიები მდებარეობს. მკერვე კონტაქტებთან ერთად, სერტოლის უჯრედებს შორის ნაპრალისებრი კავშირებიც (ნექსუსები) გვხვდება, რომელთა მეშვეობით უჯრედებს შორის იონთა ტრანსპორტი ხორციელდება.

სერტოლის უჯრედები:

➤ საყრდენს უქმნის, იცავს და კვებავს განვითარებად სპერმატოზოიდებს;

➤ მონაწილეობს ფაგოციტოზში;

➤ გამოიმუშავებს სითხეს, რომელიც სათესლეს ბადესა და დანამატში სპერმატოზოიდების ტრანსპორტს უზრუნველყოფს. ეს სითხე გლუტამატით, ინოზიტოლით და კალიუმის იონებით არის მდიდარი;

➤ გამოიმუშავებს ანდროგენ-შემზოპეულ ცილას, რომელიც ტესტოსტერონს უკავშირდება და ეს უკანასკნელი მილაკების სანათურში გადააქვს; ამასთავე, მათ ტესტოსტერონის ესტრადიოლად გარდაქმნის უნარი აქვთ;

➤ გამოიმუშავებს ინჰიბინს, რომელიც პიპოფიზიდან ფოლიკულმასტიმულირებელი პორმონის სინთეზსა და გამოყოფას თრგუნავს;

➤ მონაწილეობს ანტი-მიულერული პორმონის წარმოქმნაში. ეს პორმონი გლიკოპრო-

ტეინია, რომელიც ემბრიონული განვითარების პროცესში მამრობითი სქესის ნაყოფში მიულერის (პარამეზონერული) სადინრების წარმოქმნას განაპირობებს;

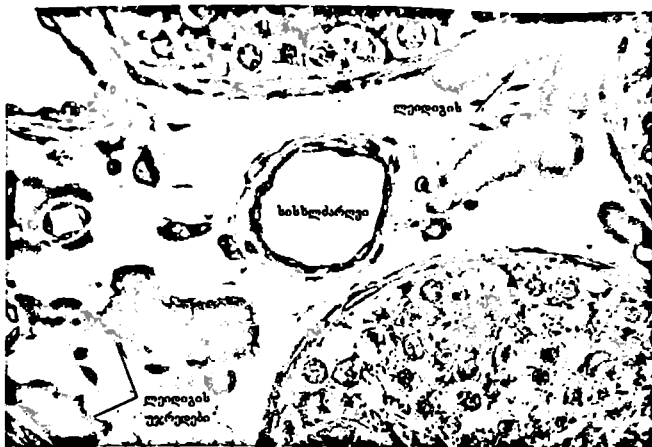
ვარაუდობენ, რომ ძუძუმწოვრებში, სპერმატოგენული ეპითელიუმიდან სპერმატოზოიდების გამოცალკეებაც სერტოლის უჯრედების ციტოზონის ელემენტების მონაწილეობით ხდება.

ადამიანებში სერტოლის უჯრედები რეპროდუქციული პერიოდის მანძილზე არ მრავლდება. ისინი უკიდურესად მდგრადია ინფექციის, რენტგენის სხივების, ცუდი კვების და სხვა დამახინანებელი ფაქტორების მოქმედების მიმართ. სერტოლის უჯრედებზე პიპოფიზის წინა წილის ფოლიკულმასტიმულირებელი პორმონი (ფჰმ) მოქმედებს. მისი გაუღენით სერტოლის უჯრედების სეკრეციული აქტიუობა ძლიერდება.

სათესლეს კლასიკურ მილაკებს შორის მდებარე ინტერსტიციუმი შემავრთებული ქსოვილით, სისხლძარღვებით, ღიმფური ძარღვებით და ნერვებით იქმნება (სურ. 22-4).

ინტერსტიციუმი სათესლის მთავარი ენდოკრინული კომპონენტია. ადამიანში ინტერსტიციუმის ფაშარი შემავრთებული ქსოვილი ლეიდიგის უჯრედების მცირე გროვებს, ძალიან მცირე რაოდენობით ფიბრობლასტებს, პოხიერ უჯრედებსა და მაკროფაგებს შეიცავს. დამახასიათებელია შედარებით არადიფერენცირებული უჯრედების არსებობაც, რომლებიც გონადორტოპული პორმონის მოქმედებით ლეიდიგის უჯრედებად დიფერენცირდებიან.

ადამიანის სათესლეში ლეიდიგის უჯრედები მკიდრო გროვების სახით სისხლძარღვების ირგვლივ არის განლაგებული (სურ. 22-5). მათ შორის გვხვდება ორბირთვიანი უჯრედებიც. ციტოპლაზმაში კარგად განვითარებული გოლჯის აპარატი, გლუვი ენ-



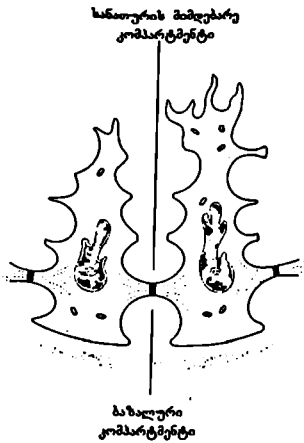
სურ. 22-5. ადამიანის სათესლის ჰისტოლოგიური პრეპარატი. ინტერსტიციუმში სისხლძარღვის ორგელზე ლეიდიგის უჯრედების გროვება. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

დოპლაზმური ბადე, დიდი რაოდენობით მიტოქონდრიები და ცხიმის წვეთებია. მიტოქონდრიებს დიდი რაოდენობით მილაკოვანი კრისტები აქვს. მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადე ხუსტად არის განვითარებული. გეხედება ლიზოსომები და პეროქსისომები. ლეიდიგის უჯრედები სეკრეტს არ აგროვებს და მუდმივ სეკრეციას ახორციელებს, რის გამოც მათ ციტოპლაზმაში სეკრეციული გრანულები არ გეხედება.

ლეიდიგის უჯრედები სათესლეში ემბრიონული განვითარების მე-9 თვეზე ჩნდება. დაბადებისათვის მათი რაოდენობა მნიშვნელოვნად მცირდება. შემდგომში, ბავშვობისა და მოზარდ ასაკში მათი რაოდენობა ნელ-ნელა მატულობს. სქესობრივი ასაკის დადგომის შემდეგ, ლეიდიგის უჯრედები აქტიურად ასინთეზებს ტესტოსტერონს. ასაკის მატებასთან ერთად მათი რაოდენობა განუხრევლად მცირდება. საყურადღებოა, რომ 50-90 წლის ასაკში ლეიდიგის უჯრედების რაოდენობასა და წარმოქმნილი სპერმატოზოიდების დღიურ რაოდენობას შორის პირდაპირპროპორციული დამოკიდებულება არ არსებობს.

ტესტოსტერონი, რომელიც ლეიდიგის უჯრედებში გამოიშვება, სათესლე მილაკებში მაღალი კონცენტრაციით არის, რაც სპერმატოგენეზის ნორმალური მიმდინარეობის აუცილებელი პირობაა. ადგილობრივ მოქმედებასთან ერთად, ტესტოსტერონი, სისხლის მეშვეობით, მამაკაცის სასქესო სისტემის დამხმარე ჯირკვლებში – სათესლე ბუშტუკებში, პროსტატასა და ბულბოურეთრულ ჯირკვლებში ხედება და მათ ფუნქციურ აქტივობას არეგულირებს. ამასთანავე, ტესტოსტერონი მგორადი სასქესო ნიშნების განვითარებას განაპირობებს. ემბრიონული განვითარების პროცესში, ტესტოსტერონი ეოლფის (მეზონეფრული) სადინრისაგან წარმოქმნილი სტრუქტურების განვითარებას უწყობს ხელს.

რაოდენობრივი სიმცირის მიუხედავად, ლეიდიგის უჯრედების ფუნქციური შესაძლებლობები ძალიან მაღალია. თაგვში, მაგალითად, სადაც მათი რაოდენობა სათესლის მოცულობის მხოლოდ 1%-ს შეადგენს, თითოეულ უჯრედს წამში ტესტოსტერონის 10000 მოლეკულის წარმოქმნა შეუძლია. ტესტოსტერონის წარმოქმნა თანმიმდევრულად



სურ. 22-6. ორი მეზობელი სერტოლის უჯრედის ურთიერთობის სქემა. (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით)

მიტოქონდრიებსა და გლუვ ენდოპლაზმურ ბადეში ხდება.

ლეიდიგის უჯრედების ფუნქციურ აქტიუობას პიოფიზის წინა წილის მალუთინიზებელი პორმონი არეგულირებს. გარდა ამისა, ტესტოსტერონის მეტაბოლიზმზე გაუღენას ახდენს პროლაქტინი, რომელიც ლეიდიგის უჯრედების ზედაპირულ რეცეპტორებს უკავშირდება და უჯრედის მიერ ქოლესტერინის ეთერების (ტესტოსტერონის წინამორბედების) ათვისების უნარს აქვეითებს.

მალუთინიზებელი პორმონის რილიზინგ პორმონი, როგორც აღმოჩნდა, არა მხოლოდ პიოფიზის უჯრედებზე მოქმედებს, არამედ უშუალოდ ლეიდიგის უჯრედებზეც ახდენს გაუღენას და შესაბამისად, მათ პორმონმადოდუციურებულ შესაძლებლობებს არეგულირებს.

სპერმატოგენეზის ნორმული მიმდინარეობისათვის ძალიან დიდი მნიშვნელობა აქვს ტემპერატურას. სათესლის ტემპერატურა დაახლოებით 35°-ია და იგი რამდენიმე მექანიზმით რეგულირდება. სათესლის თითოეულ არტერიას გარს კარგად გამოხატული ვენური

წული აკრავს, რაც სათესლის ტემპერატურის შენარჩუნებისათვის ძალიან მნიშვნელოვანია.

კავშირი კლინიკასთან
 პიოფორში მამაკაცებში უშეილობის განვითარების ერთერთი მნიშვნელოვანი ფაქტორია. არსებობს მორაქვები, რომ მამაკაცებში, რომლებიც მუხლებზე მოთავსებულ ლესტოპსე მუშაობენ. სთის მანიფესტე სათესლის ტემპერატურა 2,8°C-ით იზრდება.

სათესლეში, მთელი რიგი ორგანოების (თაის ტენი, თიმუსი, ფილტვები) მსგავსად იქმნება ბარიერი, რომელიც სათესლის პარენქიმასა და სისხლს შორის ნივთიერებათა ცვლას ზღუდავს. მას **ჰემა-ტესტიკულური ბარიერი** ეწოდება. აღსანიშნავია, რომ სათესლის კაპილარები ფენესტრული ტიპისაა და ამ ბარიერის შექმნაში არ მონაწილეობს. ბარიერს ქმნის სერტოლის უჯრედები, რომელთა შორის ბაზალური მეგზრანის მიმდებარე უბნებში მრავლობითი მკეროვი კონტაქტი იქმნება. ეს უბნები სპერმატოგენური ეპითელიუმის ფუძის მიდამოს შეესაბამება და სპერმატოგონიების ზემოთ მდებარეობს. ამ კავშირების მეშვეობით სპერმატოგენური ეპითელიუმი ორ - ბაზალურ (სადაც მხოლოდ სპერმატოგონიები მდებარეობს) და სანათურის მხრივ განყოფილებად (კომპარტმენტებად) იყოფა (სურ. 22-6). ინტერსტიციუმში მოხვედრილი ნივთიერებები თავისუფლად აღწევს ბაზალურ კომპარტმენტს, მაგრამ მათ შემდგომ გადაადგილებას სერტოლის უჯრედები ზღუდავს. ამრიგად, ჰემა-ტესტიკულური ბარიერის შექმნით, სერტოლის უჯრედები სანათურის მიმდებარე კომპარტმენტში სპერმატოზოიდების განვითარებისათვის ხელსაყრელ მიკროგარემოს ქმნის და ინარჩუნებს.

კლაკნილი მილაკები თანდათან გადადის სწორ მილაკებში, რომლებიც სათესლის ბადეს ქმნის. აქედან კლაკნილი მილაკები სწორ მილაკებში გრძელდება. სწორი მილაკები

სპერმატოგენურ ეპითელიუმს აღარ შეიცავს. მათ საწყის სეგმენტში მხოლოდ სერტოლის უჯრედები გვხვდება. მომდევნო ძირითად სეგმენტში კედელს ერთშირიანი კუბური ეპითელიუმი ქმნის. ეპითელიუმის ქვეშ მკერძი შემაერთებული ქსოვილია. ბადის მილაკები ასევე კუბური ეპითელიუმით არის აგებული.

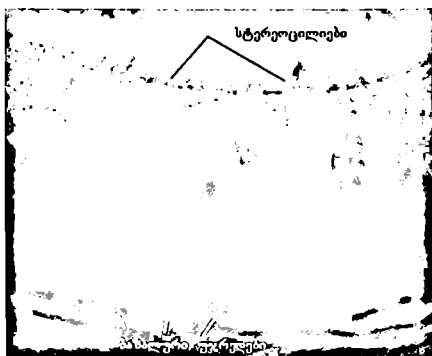
სათესლის ბადიდან 10-20 ასწერივი სადინარი გამოდის. მათ კედელში კუბური ეპითელიური უჯრედებისა და წამწამიანი უჯრედების გროვები მონაცვლეობით არის განლაგებული. ამ უჯრედების წამწამები სათესლის დანამატის მიმართულებით მოძრაობს. უწამწამო უჯრედები კლაინილ მილაკებში გამოთქმული სითხის უმეტეს ნაწილს შთანთქამს. სითხის აბსორბცია და წამწამების მოძრაობა სათესლის დანამატის მიმართულებით სპერმატოზოიდების გადაადგილებას უწყობს ხელს. ეპითელიური ფორფიტის ბაზალური მემბრანის ირგვლივ გლუკუნთოვანი უჯრედების თხელი ირგვლივი შრეა. ასწერივი მილაკები ერთმანეთს უერთდება და სათესლეს დანამატის სადინარს ქმნის.

სათესლეში წარმოქმნილი სპერმატოზოიდების შემდგომი ტრანსპორტი სათესლის დანამატის სადინრით, დასწერივი სადინრისა და შარდსადენის მეშვეობით ხორციელდება.

სათესლეს დანამატის სადინარი დაახლოებით 4-6 სმ-ს სიგრძის ძლიერ დახევეული მილია. მის ირგვლივ მდებარე შემაერთებულ ქსოვილთან და სისხლძარღვებთან ერთად იგი სათესლეს დანამატის სხეულსა და კედლს ქმნის. იგი ამოფენილია მრავალრიგიანი ცილინდრული ეპითელიუმით, რომლის შემადგენლობაში ბაზალური და ცილინდრული უჯრედები განირჩევა (სურ. 22-7). უჯრედები მდებარეობს ბაზალურ მემბრანაზე, რომლის ქვეშ გლუკუნთოვანი უჯრედებია. მათი შეკუმშვა სადინრის გასწვრივ სპერმის გადაადგილებას უწყობს ხელს. სადინარი გარე-

დან დაფარულია ფაშარი შემაერთებული ქსოვილით, რომელშიც კარგად გამოხატული კაილარული ქსელია. სადინრის ამოფენი ცილინდრული ეპითელიური უჯრედების აპიკალურ ზედაპირზე ერთი გრძელი, დატოტეილი და უსწორმასწორო ფორმის მიკროხაოა, რომელსაც *სტერეოცილია* ეწოდება. სათესლის დანამატის ეპითელიუმში სპერმატოგენეზის პროცესში წარმოქმნილი ნარჩენი სხეულაკების ათვისებასა და მონელებაში მონაწილეობს.

სათესლეს დანამატიდან დასაბამს იღებს ასწერივი სადინარი. ეს უკანასკნელი სწორი მილია, რომლის სქელი კედელი კარგად განეთარებულ კუნთოვან გარსს შეიცავს. ეს სადინარი შარდსადენის პროსტატის ნაწილში იხსნება. მისი სანათური საკომოდ ვიწროა. ლორწოვანი გარსი სიგრძივ ნაოჭებს ქმნის და უმეტეს ნაწილში მრავალრიგიანი ეპითელიუმით არის ამოფენილი. უჯრედები აპიკალურ ზედაპირზე სტერეოცილიებს შეიცავს. ეპითელიუმის ქვეშ საკუთარი ფორფიტაა, რომელიც ელასტიური ბოჭკოებით მდიდარი შემაერთებული ქსოვილით იქმნება. კუნთოვანი გარსი სქელია და ორი, სიგრძივი და ირგვლივი შრისაგან შედგება. პროსტატაში შესვლამდე სადინარის სანა-



სურ. 22-7. ადამიანის სათესლის დანამატის სადინრის ჰისტოლოგიური პრეპარატი. (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით)

თური ფართოვდება და ე.წ. **ამპულას** ქმნის. ამ მიდამოში ეპითელიუმში სქედდება. ლორწოვანი გარსი მრავლობით ნაოჭს ქმნის. ამპულის ტერმინალურ ნაწილს სათესლე ბუშტუკები უერთდება, რის შემდეგაც დასწერივი სადინარი შარდსადენის პროსტატის ნაწილში იხსნება.

მამაკაცის სასქესო სისტემის დამატებითი ჯირკვლები

მამაკაცის სასქესო სისტემის დამატებით ჯირკვლებს **სათესლე ბუშტუკები**, **პროსტატა** და **ბუღბო-ურეთრული ჯირკვლები** ეკუთვნის.

სათესლე ბუშტუკები 15 სმ სიგრძის ორი დახვეული მილისაგან შედგება. სათესლე ბუშტუკების სადინრები დასწერივი სადინრის ამპულურ ნაწილში იხსნება. მათი ლორწოვანი გარსი მრავლობით წერილ ნაოჭს ქმნის. გარედან სათესლე ბუშტუკები შემაერთებელქსოვილოვანი კაფსულით არის დაფარული, ხოლო შიგნიდან ამოყენილია მრავალრიგიანი ეპითელიუმით, რომლის შემადგენლობაში ცილინდრული უჯრედები და მათ ფუძეში მდებარე მომრგვალო ფორმის უჯრედები შედის. ცილინდრული უჯრედების ციტოპლაზმაში დიდი რაოდენობით მიტოქონდრია, კარგად განვითარებული მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადე და დიდი რაოდენობით სეკრეციული გრანულებია. ციტოპლაზმის ბაზალურ ნაწილში მცირე ზომის ლიპიდური წვეთები და პიგმენტ ლიპოქრომის გროვები. პიგმენტური ჩანართები პირველად პუბერტულ პერიოდში ჩნდება და ასაკთან ერთად თანდათან მატულობს.

ეპითელიუმის ქვეშ ელასტიური ბოჭკოებით მდიდარი საკუთარი ფირფიტა და გლუკუნთოვანი უჯრედების თხელი შრეა. სათესლე ბუშტუკების სეკრეტი სპერმატო-

ზოიდების გამააქტივებელ ნივთიერებებს, კერძოდ ფრუქტოზას, ციტრატებს, ინოზიტოლს, პროსტაგლანდინებს და სხვადასხვა ცილებს შეიცავს.

პროსტატა მამაკაცის სასქესო სისტემის ყველაზე დიდი ჯირკვლია. იგი შარდსადენის შარდის ბუშტიდან გამოსვლის ადგილას ეხვევა. გარედან პროსტატა მკერვი შემაერთებელქსოვილოვანი კაფსულით არის დაფარული. კაფსულიდან ჯირკვლის სიღრმეში მიემართება შემაერთქსოვილოვანი ტიხრები, რომლებიც ჯირკვალს წილაკებად ყოფს. მოზრდილ მამაკაცებში წილაკოვნება ნაკლებად არის გამოხატული. როგორც კაფსულა, ისე ტიხრები დიდი რაოდენობით კუნთოვან ბოჭკოებს შეიცავს. პროსტატის პარენქიმა 30-50 რთული ალვეოლურ-მილაკოვანი ჯირკვლით იქმნება. მათი სადინრები შარდსადენის პროსტატულ ნაწილში რამდენიმე ადგილას იხსნება. უშუალოდ შარდსადენის მიმდებარე ნაწილს პროსტატის **ცენტრალურ ზონას** უწოდებენ. ამ მიდამოში მოკლე ლორწოვანი ჯირკვლები გვხვდება. შემდეგ პროსტატის **გარდამავალი ზონაა**, რომელშიც უფრო გრძელი, დაბოთვილი ჯირკვლები მდებარეობს. მათ **სუბმუკოზურ (ლორწვეშა) ჯირკვლებს** უწოდებენ. სულ გარეთ – **პერიფერიულ ზონაში** – მთავარი ჯირკვლები მდებარეობს, რომლებიც პროსტატის მოცულობის ძირითად ნაწილს ქმნის. აღსანიშნავია, რომ პროსტატის ადენომის განვითარების ყველაზე ჩვეულ უბანს გარდამავალი ზონა წარმოადგენს. ჯირკვლების ტერმინალური ნაწილების ფორმა საკმაოდ ცვალებადია. სხვადასხვა უბანში ჯირკვლები მრავალრიგიანი (ლორწოვანი ჯირკვლები) ან ერთრიგიანი (მთავარი ჯირკვლები) ეპითელიუმით იქმნება. უჯრედები კარგად განვითარებულ მარცვლოვან ენდოპლაზმურ ბადეს, გოლჯის აპარატს და

დიდი რაოდენობით სექრეციულ გრანულებს შეიცავს. პროსტატის ჯირკვლების სეკრეტი მუავე ფოსფატაზას, ამილაზასა და ფიბრინო-ლიზინს შეიცავს.

კაფური კლინიკასთან
ასაკის მატებასთან ერთად წინამდებარე ჯირკვლის სტრომა და ჯირკვლები ზომაში მატულობს. ასეთი მდგომარეობა პროსტატის კეთილთვისებიანი ჰიპერპლაზიის სახელით არის ცნობილი. გადიდებული წინამდებარე ჯირკვლი ავიწროებს შარდსაღუნის სანაოურს, რაც შარდის გამოყოფას აძნელებს. 50 წლამდე ასაკის მამაკაცებში პროსტატის ჰიპერპლაზია დაახლოებით 40%-ში გვხვდება. 80 წლის ასაკისათვის ამ დაავადების სიხშირე 95%-ს აღწევს.

ბულბო-ურეთოვანი ჯირკვლები ალვეო-ლურ-მილაკოვანი ჯირკვლებია. თითოეული

მათგანი საკუთარი სადინრით იხსნება. შარდსაღუნის კაქერნოზულ ნაწილში. მათი დამეტრი დაახლოებით 3-5მმ-ია. ჯირკვლებს წილაკოვანი შენება ახასიათებს. მათი სეპტები შემაერთებულ ქსოვილთან ერთად ჩონჩხის განივსოლიან და გლუკუკუნთოვან ელემენტებსაც შეიცავს. ჯირკვლოვანი ეპითელიუმში კუბური (ალვეოლებში) და პირამიდული ან ცილინდრული (მილაკოვან ნაწილებში) ფორმისაა. მათი ციტოპლაზმა დიდი რაოდენობით სექრეციულ გრანულებს შეიცავს. ადამიანის ბულბო-ურეთოვანი ჯირკვლების სეკრეტი ღორწონს მსგავსი, ნათელი, წებოვანი სითხეა. იგი სპერმატოზოიდების შემცველ სითხეს სრიალას ხდის.

ქალის სასქესო სისტემა

ქალის სასქესო სისტემა *ორი საკვერცხის, ორი კვერცხსაგლის (საშვილოსნოს ღულის), საშვილოსნოს, საშოსა და გარეთა სასქესო ორგანოებისაგან* შედგება.

საკვერცხი

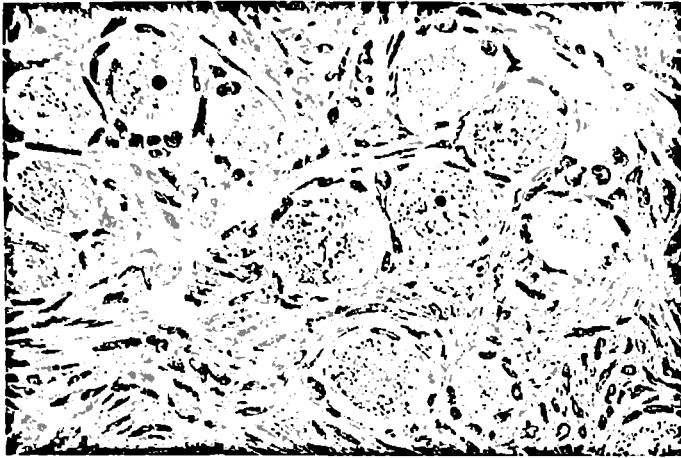
საკვერცხეში მდებარეობით სასქესო უჯრედის – კვერცხუჯრედის წარმოქმნა და ქალის სასქესო პორმონების – ესტროგენისა და პროგესტერონის გამომუშავება ხდება. საკვერცხე დაახლოებით 3სმ სიგრძის, 1,5 სმ სიგანისა და 1-1,5 სმ სისქის ორგანოა. გარედან საკვერცხე ერთშირიანი ბრტყელი ან კუბური ეპითელიუმით არის დაფარული, რომელსაც *ჩანახაზოვანი ეპითელიუმი* ეწოდება. მის ქვეშ თხელი, შემავრთქსოვილოვანი კაფსულაა, რომელსაც თეთრი გარსი (tunica albuginea) ეწოდება. საკვერცხის შემადგენლობაში *ქერქოვან* და *ტეინოვან ნივთიერებას* არსევენ. უნდა აღინიშნოს, რომ ქერქოვან და ტეინოვან ნივთიერებას შორის მკვეთრი საზღვარი არ არსებობს. ტეინოვანი ნივთიერება იქმნება ფაშარი შემავრთებელი ქსოვილით, რომელიც დიდი რაოდენობით სისხლძარღვებს შეიცავს; ქერქოვანი ნივთიერება უშუალოდ კაფსულის ქვეშ მდებარეობს და დიდი რაოდენობით საკვერცხის ფოლიკულებს შეიცავს. ქერქოვანი ნივთიერების სტრომაში დიდი რაოდენობით ფიბრობლსატებია. ამ უჯრედებს პორმონ-წარმოქმნელ უჯრედებად გარდაქმნის უნარი აქვს. მათ საყრდენს ნაზი კოლაგენური ბოჭკოები უქმნის. ქერქოვანი ნივთიერების სტრომა ელასტიურ ბოჭკოებს არ შეიცავს.

ტეინოვანი ნივთიერების სტრომა ფაშარი ბოჭკოვანი შემავრთებელი ქსოვილით იქმნება. იგი ფიბრობლსატებს, დიდი რაოდენობით კოლაგენურ და ელასტიურ ბოჭკოებს შეიცავს.

ქერქოვან ნივთიერებაში საკვერცხის ფოლიკულები მდებარეობს. ფოლიკული ბუშტუკია. მისი კედელი კვერცხუჯრედის ირგვლივ მდებარე ფოლიკული (მარცველოვანი) უჯრედების ერთი ან რამდენიმე შრისაგან შედგება. ფოლიკულების წარმოქმნა ადრეულ ემბრიონულ პერიოდში იწყება. განვითარების ეტაპების მიხედვით *პრიმორდიული, პირველად, მზარდ და მწიფე ფოლიკულს* არსევენ.

ფოლიკულების განვითარება (ფოლიკულოგენეზი). *პრიმორდიული ფოლიკული* (სურ. 23-1) ემბრიონული განვითარების ადრეულ ეტაპზე წარმოიქმნება (იხ. თავი 3). მისი კედელი ბრტყელი ფოლიკული უჯრედების ერთი შრით იქმნება. კვერცხუჯრედი სფერული ფორმისაა. მისი დიამეტრი დაახლოებით 25 მკმ-ია. მას ოდნავ ექსცენტრულად მდებარე დიდი ბირთვი და კარგად გამოხატული ბირთვები აქვს. ციტოპლაზმაში დიდი რაოდენობით მიტოქონდრიები, გოლჯის აპარატი და ენდოპლაზმური ბადის ცისტერნებია. ფოლიკული უჯრედები ირგვლივ მდებარე სტრომისაგან ბაზალური მემბრანით არის გამოყოფილი.

ფოლიკულის შემდგომი ცვლილებები პირველ რიგში ოოციტთან არის დაკავშირებული. ოოციტი ზომაში მნიშვნელოვნად მატულობს. მისი დიამეტრი 25 მკმ-დან 125-150 მკმ-მდე

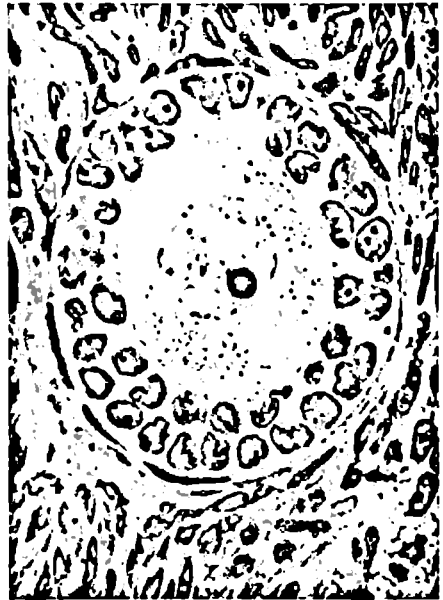


სურ. 23-1. პრიმორდიული ფოლიკულები მაიმუნის საკერცხეში. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით)

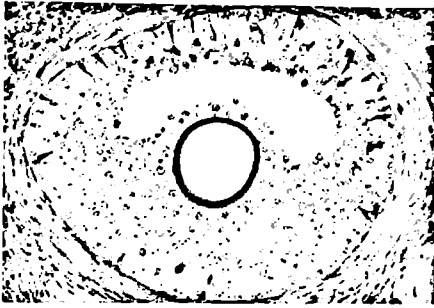
იზრდება. ბირთვის, ენდოპლაზმური ბადისა და გოლჯის კომპლექსის მოცულობა მნიშვნელოვნად მატულობს. იზრდება მიტოქონდრიების რაოდენობა, რომლებიც მთელ ციტოპლაზმაში თანაბრად არის განაწილებული. ზრდის დამთავრების შემდეგ პირველი რიგის ოოციტი I მეიოზურ გაყოფას იწყებს და პროფაზაში ჩერდება. ამ ეტაპზე ბირთვში ქრომოსომები განიჩქევა. ბირთვი დიდი რაოდენობით კარიოპლაზმას შეიცავს. ოოციტის ზომაში მატებასთან ერთად, ფოლიკულური უჯრედები ფორმას იცვლის და კუბური ხდება. ასეთ ფოლიკულს პირველადი ფოლიკული ეწოდება.

შემდგომში ფოლიკულური უჯრედები მრავლდება და კერცხუჯრედის ირგვლივ მარცვლოვანი შრის წარმოქმნა იწყება. თავდაპირველად ფოლიკულის კედელი ორშრიანი ხდება. (სურ. 23-2), შემდეგ კი შრეების რაოდენობა განუხრელად მატულობს. ასეთ ფოლიკულს მზარდი ფოლიკული ეწოდება.

კერცხუჯრედსა და მის მფარავ ფოლიკულურ უჯრედებს შორის გლიკოპროტეინუ-



სურ. 23-2. ორშრიანი ფოლიკული მაიმუნის საკერცხეში (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით)



სურ. 23-3. მეორადი (ბუშტუკისებრი) ფოლიკული მაიმუნის საკვერცხიდან. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით)

ლი შრე – მბრწყინავე გარსი ეალიბდება. მის წარმოქმნაში, როგორც კვერცხუჯრედი, ისე ფოლიკულური უჯრედები მონაწილეობს. ფოლიკულური უჯრედები ქმნის ციტოპლაზმურ მორჩებს, რომლებიც, მბრწყინავე გარსის გაელით, კვერცხუჯრედის მემბრანას ნექსუსების მეშვეობით უკავშირდებიან. ფოლიკულის ზრდასთან ერთად ფოლიკულურ უჯრედებს შორის მცირე ზომის სივრცეები ჩნდება, რომლებშიც ფოლიკულური სითხე გროვდება. სივრცეები ერთიანდება და თავდაპირველად მცირე ზომის ერთიან სივრცეს – ანტრუმს წარმოქმნის. ასეთ ფოლიკულს მფორად (ბუშტუკისებურ) ფოლიკულს უწოდებენ (სურ. 23-3). ფოლიკულის ზრდასთან ერთად ანტრუმის ზომებიც მატულობს. ფოლიკულური სითხე პლაზმის ტრანსუდატსა და ფოლიკულური უჯრედების სეკრეციის პროდუქტებს შეიცავს.

ანტრუმის წარმოქმნის შემდეგ კვერცხუჯრედი მფარავე ფოლიკულური უჯრედების მეშვეობით მაგრდება ფოლიკულის კედლის ერთ უბანში, სადაც იგი მცირე ზომის შემადლებას ქმნის. ამ უბანს კვერცხის მატარებელი გორაკი ეწოდება. ფოლიკულის ირგვლივ არსებული სტრომა დიფერენციაციას იწყებს და ფოლიკულის თეკას (თეკა

ბერძნულად ეუთს ნიშნავს) წარმოქმნის. შემდგომში თეკა შინთა (*theca interna*) და გარეთა (*theca externa*) შრეებად იყოფა. *theca interna*-ში მდებარეობს უჯრედები, რომლებსაც სტეროიდმასინთეზებელი უჯრედების ულტრასტრუქტურა აქვს. კერძოდ, მათი ციტოპლაზმა დიდი რაოდენობით გლუვი ენდოპლაზმური ბადის არხებს, მილაკოვან კრისტებიან მიტოქონდრიებსა და ცხიმის წვეთებს შეიცავს. როგორც ვარაუდობენ, ამ შრეში ანდროსტენედიონი გამოიწვევება, რომელსაც ფოლიკულური უჯრედები ესტრადიოლად გარდაქმნიან. *theca interna* დიდი რაოდენობით სისხლძარღვებს შეიცავს. *theca externa*, ძირითადად, შემავრთველი ქსოვილით არის წარმოდგენილი (სურ. 23-4). შინთა შრის მდიდარი კაპილარული ქსელი, სწორედ გარეთა შრის სისხლძარღვებიდან იღებს დასაბამს. თეკას შრეებს შორის სახლკარი კარგად არის გამოკეთილი.

მეორადი ფოლიკული მწიფე (გრაფის) ფოლიკულს აძლევს დასაბამს. მწიფე ფოლიკული დაახლოებით 2,5 სმ დიამეტრის მქონე ბუშტუკია, რომელიც საკვერცხის ზედაპირზე შესამჩნევ (1 სმ ან მეტი სიდიდის) გამოდრეკილობას ქმნის. ანტრუმში სითხის



სურ. 23-4. შინთა და გარეთა თეკას პისტოლოგიური პრეპარატი (L.C. Junqueira, J. Carneiro, R.O. Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით).



სურ., 23-5. II რიგის ოოციტი მწიფე ფოლიკულში (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მხედვით)

რაოდენობის მატებასთან ერთად, ფოლიკულის კედელი თანდათანობით თხელდება.

მწიფე ფოლიკულის წარმოქმნის შემდეგ I რიგის ოოციტი, რომელიც I მეიოზური გაყოფის პროფაზაშია გაჩერებული, გაყოფას აგრძელებს და II რიგის ოოციტსა და პირველ მიმართებით სხეულაკს წარმოქმნის (სურ. 23-5). II რიგის ოოციტი II მეიოზურ გაყოფას იწყებს და მეტაფაზაში ჩერდება. ამ დროისათვის კვერცხის მატარებელი გორაკის ფუძეში ფოლიკულური უჯრედები ერთმანეთს ნელნელა სცილდება. მათ შორის მცირე ზომის სივრცეები ჩნდება, რომლებიც სითხით ივსება. ეს სივრცეები თანდათანობით ერთიანდება და, საბოლოოდ, კვერცხუჯრედი, მფარავი ფოლიკულური უჯრედების ერთი შრით, კვერცხის მატარებელ გორაკს სცილდება და ანტრუში გადინაცვლებს. ამ ეტაპზე გრააფის ფოლიკული ოვულაციას განიცდის.

ოვულაცია. ფოლიკულის გარეთა კედელზე, იმ უბანში, რომლითაც იგი საკვერცხის ზედაპირიდან არის გამოდრეკილი, ჩნდება მკრთალი, ოვალური ფორმის არე, რომელსაც სტიმ-

მას უწოდებენ. სტიმმა ოვულაციის დაწყების პირველი მორფოლოგიური ნიშანია. იგი კაპილარებში სისხლის მოძრაობის ადგილობრივი შეფერხების შედეგად წარმოიქმნება. სისხლის მიმოქცევის დარღვევა ფოლიკულური უჯრედებისა და შემაერთებული ქსოვილის დეზორგანიზაციას იწვევს. სტიმის მიდამოში ფოლიკულის კედლის სისქე 80 მკმ-დან 20 მკმ-მდე (შესაძლოა უფრო მეტადაც) მცირდება. ფოლიკულის კედელში ფერმენტ კოლაგენაზასა და პლაზმინის, მაღალი აქტივობა ელინდება. ყოველივე აღნიშნული უჯრედების ტრანსლოკაციას, ბაზალური მემბრანის დაშლას, თეკასა და თეთრი გარსის კოლაგენური ბოჭკოების დისოციაციასა და ფრაგმენტაციას განაპირობებს.

სტიმის მიდამოში კედელი მაქსიმალურად თხელია და იგი საკვერცხის ზედაპირზე ბუშტუკის ფორმის გამოდრეკილობას ქმნის. წარმოქმნიდან 1-2 წთ-ში ბუშტუკი სკდება. კვერცხუჯრედი და მისი მფარავი ფოლიკულური უჯრედები, მცირე რაოდენობით ფოლიკულურ სითხესთან ერთად, საკვერცხის

ზედაპირზე გამოდის. მწიფე ფოლიკულის გასკდომის და კვერცხუჯრედის გარეთ გაშვებას *ოვულაცია* ეწოდება. ჩვეულებრივ, თითოეულ ციკლზე საკვერცხიდან მხოლოდ ერთი კვერცხუჯრედი გამოიყოფა. იშვიათად, შესაძლებელია ორი (კიდევ უფრო იშვიათად სამი ან მეტი) ფოლიკულის მომწიფება და ოვულაცია. ზოგიერთი ციკლი შესაძლოა ანოვულაციური იყოს. ასეთი ციკლის შემთხვევაში ფოლიკულში კვერცხუჯრედი არ არის.

ფოლიკულების ატრეზია. ფოლიკულების მომწიფება საკვერცხეში ციკლურ ხასიათს ატარებს. თითოეული ციკლის განმავლობაში 5-12 პირველადი ფოლიკულის განვითარება იწყება. მათი უმრავლესობა უკუგანვითარებას განიცდის. ფოლიკულს, რომელიც გრააფის ბუშტუკის სტადიას აღწევს **დომინანტური ფოლიკული** ეწოდება.

ფოლიკულების ატრეზია მთელი სიცოცხლის მანძილზე მიმდინარეობს. ჯანმრთელი ქალის საკვერცხეში დეგენერაციული ფოლიკულების არსებობა ნორმული მოვლენაა. ატრეზია შეიძლება ფოლიკულის განვითარების ნებისმიერ სტადიაზე დაიწყოს. პირველად ფოლიკულეში ატრეზია კვერცხუჯრედის დეგენერაციით იწყება, რასაც მარცვლოვანი შრის დაშლა მოჰყვება. ამის შედეგად სტრომაში წარმოქმნილი მცირე ზომის სიერცე შემავრთებელი ქსოვილით ივსება და უკვალოდ ქრება.

ადამიანის საკვერცხეში დიდი ზომის ფოლიკულების ატრეზია მარცვლოვან შრეში ცვლილებებით იწყება, რასაც მეორადად ოოციტის დაზიანება ახლავს თან. შემავრთებელი ქსოვილი, მასში მდებარე კაპილარებთან ერთად, ფოლიკულის მარცვლოვან შრეში იჭრება. ამის შედეგად მარცვლოვანი შრე ფაშარი ხდება და მისი უჯრედები ანტრუმში გადაინაცვლებს. შიგნითა თეკას უჯრედები პიპერტროფიას განიცდის. ბაზალური მემბრანა

საქედლება და „**მინისებრ მემბრანას**“ ქმნის, რაც ატრეზიული ფოლიკულისათვის დამახასიათებელი მორფოლოგიური ნიშანია. ამ ცვლილებებს ძალიან სწრაფად ოოციტის კვლემა მოჰყვება. ფოლიკულური უჯრედების სულ უფრო მზარდი დაზიანების შედეგად ფოლიკული იკუმშება. მბრწყინავი გარსი კვერცხუჯრედის სიკვდილის შემდეგ მცირე ხნის მანძილზე კიდევ განიჩნევა. შიგნითა თეკას უჯრედები სექტის ფორმის დაჯგუფებებს ქმნის. მათში ცხიმის წვეთების დაგროვება იწყება.

საბოლოოდ „მინისებრი მემბრანა“ და თეკას უჯრედების სექტები იშლება. უჯრედები, სხვადასხვა ზომის ჯგუფების სახით, საკვერცხის სტრომაში იფანტება. ფოლიკულის ნარჩენები საკვერცხეში მცირე ზომის ნაწიბურის სახით რჩება. ყოველ ციკლზე დიდი რაოდენობით ფოლიკულების დაღუპვა ერთი შეხედვით უაზრო და არაეკონომიური ჩანს. თუმცა, უნდა გაეთვალისწინოთ, რომ ეს ფოლიკულები დეგენერაციის დაწყებამდე მნიშვნელოვანი რაოდენობით ესტროგენებს გამოიმუშავენ, რასაც სისხლში ესტროგენების საჭირო დონის შენარჩუნებისათვის დიდი მნიშვნელობა აქვს.

მეოთხედი სხეული. ოვულაციისა და ფოლიკულური სითხის გამოსვლის შემდეგ ფოლიკულის კედელი იფუშება. ბაზალური მემბრანა ოვულაციის დროს იშლება. შესაბამისად, ოვულაციის დროს დაზიანებული თეკას სისხლძარღვებიდან სისხლი ფოლიკულის ღრუში აღწევს. მცირე ზომის სისხლნაკეცების უბნებში შემდგომში თრომბი წარმოიქმნება. ფოლიკულის მარცვლოვანი უჯრედები და შიგნითა თეკას უჯრედები მნიშვნელოვან ცვლილებებს განიცდის. მათში ცხიმის დაგროვება იწყება, რის შედეგადაც მარცვლოვანი უჯრედები თანდათან ლუთინურ უჯრედებად გარდაიქმნება. ლუთინურ უჯრედებს

შორის თეკას სისხლძარღვები ჩაიზრდება და ახალ კაპილარულ ქსელს წარმოქმნის. სისხლძარღვებთან ერთად ლუთინურ უჯრედებს შორის ფიბრობლასტებიც განთავსდება. ფიბრობლასტები უჯრედშორისი ნივთიერების წარმოქმნას იწყებს და მალე ლუთინურ უჯრედებს შორის ნაზი შემავრთქსოვილოვანი ბადე ყალიბდება. ცენტრალურად მდებარე თრომბი ფიბროზული ქსოვილით იცვლება.

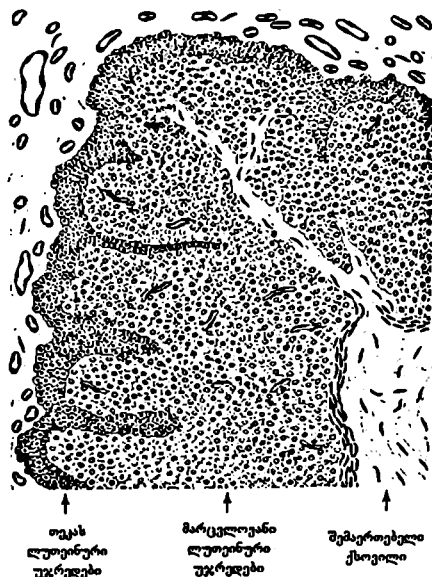
პოსტოულაციური ცვლილებების დამთავრების შემდეგ ფოლიკულის ნარჩენებიდან **ყვითელი სხეული** ყალიბდება.

არჩევენ ორი სახის ყვითელ სხეულს:

➤ **ერთ ანუ მენტრუაციის ყვითელ სხეულს**, რომელიც 10-14 დღის მანძილზე არსებობს და შემდეგ უკუგანვითარებას განიცდის;

➤ **ნამდვილ ანუ ორსულობის ყვითელ სხეულს**, რომელიც განაყოფიერების შემთხვევაში დაახლოებით 2 თვის მანძილზე ასრულებს ფუნქციას და შემდეგ უკუგანვითარებას განიცდის. ორსულობის ყვითელი სხეულის შენარჩუნებას ადამიანის ქორიონული გონადოტროპული ჰორმონის მოქმედება განაპირობებს, რომელიც პლაცენტაში გამოიშვება.

ყვითელ სხეულში ლუთინური უჯრედები განლაგებულია ჯგუფებად, რომლებიც ერთმანეთთან შემავრთებელი ქსოვილის თხელი ჩანაფენებით არის გამოყოფილი. მათ შორის ორი ტიპის ლუთინურ უჯრედებს არჩევენ (სურ. 23-6). I ტიპის უჯრედები **მარცვლოვანი ლუთინური უჯრედებია**. ისინი ფოლიკულის კედლის მარცვლოვანი უჯრედებისაგან ვითარდება. მარცვლოვანი ლუთინური უჯრედები ყვითელი სხეულის ძირითად ნაწილს ქმნის. ისინი დიდი ზომის ნათელი უჯრედებია. II ტიპის უჯრედები შიგნითა თეკის უჯრედებისაგან წარმოიქმნება და მათ



სურ. 23-6. ყვითელი სხეულის აგებულების სქემა (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით).

თეკას ლუთინურ უჯრედებს უწოდებენ. ისინი ყვითელი სხეულის პერიფერიაზე მდებარეობენ. თეკას ლუთინური უჯრედები მცირე ზომისაა და მათი ციტოპლაზმა ინტენსიურად იღებება.

მარცვლოვანი ლუთინური უჯრედები 30 მკმ დიამეტრის მქონე უჯრედებია. მათი მემბრანა ქმნის დიდი რაოდენობით გრძელ მიკროსაოებს, რომლებიც მეზობელი უჯრედების ზედაპირზე მცირე ჩანადრეკებში თავსდება. ბირთვი ნათელია, ბირთვკაიკა კარგად არის გამოხატული. ციტოპლაზმაში დიდი რაოდენობით სხეადასხვა ფორმის მიტოქონდრია. მიტოქონდრებს, ძირითადად, მილაკოვანი კრისტები აქვს. გლუვი ენდოპლაზმური ბადე და გოლჯის კომპლექსი ძალიან კარგად არის განვითარებული. მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადე ცალკეული არხების სახით გვხვდება. ციტოპლაზმა დიდი

რაოდენობით ცხიმის წვეთებს შეიცავს. მათი რაოდენობა ყვითელი სხეულის ინფლუციის პერიოდში მატულობს. ორსულობის ყვითელი სხეულის მარცვლოვანი ლუთინური უჯრედები მცირე ზომის ელექტრონულად მკერძე გრანულებს შეიცავს, რომლის შემადგენლობაში პეტიდური ჰორმონი – *რელაქსანი* ვლინდება.

თეკას ლუთინური უჯრედები, ძირითადად, მარცვლოვანი ლუთინური უჯრედების მსგავსი აგებულებით ხასიათდება. მათგან განსხვავებით, თეკას ლუთინურ უჯრედებს გრძელი მიკროხალების არსებობა არ ახასიათებს, ბირთვი მეტი რაოდენობით პეტეროქრომატინს შეიცავს, ხოლო გოლჯის აპარტი უფრო სუსტად არის განვითარებული. ციტოპლაზმის ძირითადი ნაწილი გლუვ ენდოპლაზმურ ბადეს უჭირავს.

თეკას ლუთინურ უჯრედებს რელაქსანის შემცველი გრანულების არსებობა არ ახასიათებს.

ლუთინური უჯრედების მორფოლოგიური თავისებურებანი მათ ფუნქციურ სპეციფიურობას განაპირობებს. მარცვლოვანი ლუთინური უჯრედები პროგესტერონს, თეკას ლუთინური უჯრედები კი – პროგესტერონთან ერთად ესტრადიოლსა და ესტრონს გამომუშავებს.

ფუნქციის შესრულების შემდეგ ყვითელი სხეულის უჯრედები აპოპტოზს განიცდის. აპოპტოზურ სხეულაკებს მაკროფაგები შთანთქამს. ყვითელი სხეულის ადგილას რჩება მკერძი შემავრთებელქსოვილოვანი ნაწიბური, რომელსაც *თეთრი სხეული* ეწოდება. თეთრმა სხეულმა შეიძლება თევების მანძილზე იარსებოს. საბოლოოდ, მისი აღაგება საკვერცხის სტრომის მაკროფაგების მიერ ხორციელდება.

საკვერცხის ფუნქციის ინფორმაციული რეგულაცია. საკვერცხეში მიმდინარე ცე-

ლილებებს ციკური ხასიათი აქვს. ციკლის I ნახევარში, რომლის დასასრული ოველაციის ემთხვევა, ფოლიკულის მოშლილობა მიმდინარეობს. ციკლის ამ მონაკვეთს *ფოლიკულურ ფაზას* უწოდებენ. ოველაციის შემდეგ საკვერცხეში *ყვითელი სხეულის ფაზა* იწყება. თუ კვერცხუჯრედის განაყოფიერება არ მოხდა, ყვითელი სხეულის ფაზა კვლავ ფოლიკულური ფაზით იცვლება და ციკლი თავიდან იწყება.

საკვერცხის ფუნქციას ჰიპოფიზის ფოლიკულმასტიმულირებელი და მალუთინიზებელი ჰორმონი არეგულირებს. თავის მხრივ, ამ ჰორმონების რეგულაციას ჰიპოთალამუსის გონადოტროპინ-რილიზინგ ჰორმონები აკონტროლებს. საკვერცხის ჰორმონები უკუკავშირის პრინციპით ჰიპოთალამო-ჰიპოფიზურ სისტემაზე მოქმედებს და გონადოტროპული ჰორმონების გამყოფის მოდულაციას ახდენს (იხ. თავი 17).

პირველადი ფოლიკულის ფორმირება გონადოტროპულ ჰორმონებზე არ არის დამოკიდებული, მაგრამ მისი შემდგომი განვითარება და მწიფე ფოლიკულის წარმოქმნა ფოლიკულმასტიმულირებელი ჰორმონის (ფმ) გავლენით მიმდინარეობს. ფმ-ს რეცეპტორები მარცვლოვანი უჯრედების მემბრანაში მდებარეობს. ამ ჰორმონის გავლენით მარცვლოვანი უჯრედები მრავლდება, რათა შეიქმნას რეცეპტორების რაოდენობა მატულობს. აქტიურდება ფერმენტი არომატაზა, რომელიც ესტრადიოლის სინთეზისათვის არის აუცილებელი. მალუთინიზებელი ჰორმონის (ლმ) რეცეპტორები უპირატესად შიგნითა თეკას უჯრედების მემბრანაში მდებარეობს. ლმ-ს მოქმედებით თეკას უჯრედები დიფერენცირდება და ჰორმონ ტესტოსტერონს წარმოქმნის. ეს უკანასკნელი ფოლიკულის ბაზალური მემბრანის გავლით მარცვლოვანი შრის უჯრედებს აღწევს. მარცვლოვანი შრის უჯრედები

ტესტოსტერონის ითვისებს და ფერმენტ არომატაზას მეშვეობით ესტრადიოლად გარდაქმნის. ესტრადიოლი, თავის მხრივ, მარცვლოვანი უჯრედების პროლიფერაციას ასტიმულებს. ესტრადიოლი შიგნითა თეკას კაპილარების მეშვეობით სისხლში გადადის და ცირკულაციაში მყოფი პორმონის დონეს ზრდის.

ფოლიკულური ფაზის ბოლოს პიოფიზში მალუთენინიზებული პორმონის გამოყოფა ძლიერდება. სისხლში ღპ-ს რაოდენობის პიკური მაჩვენებლის მიღწევიდან 16-20 სთ-ის შემდეგ ოვულაცია იწყება. პრეოვულაციურ პერიოდში მარცვლოვან უჯრედებს ღპ-ს რეკპტორები უეითარდება. ღპ-ს მოქმედების საპასუხოდ, ოვულაციის შემდეგ, მარცვლოვანი უჯრედები პროგესტერონის გამომუშავებას იწყებს და ყვითელი სხეულის უჯრედებად გარდაიქმნება.

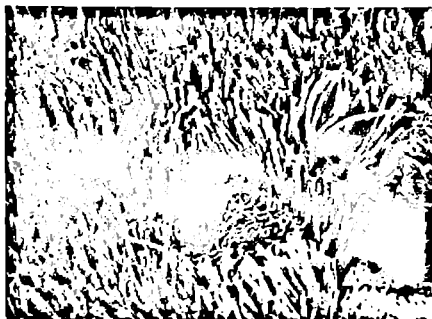
საშვილოსნოს ლულა

საშვილოსნოს ლულა 12 სმ სიგრძის კუნთოვანი მილია. მისი ერთი ბოლო პერიტონეუმის ღრუში, საკერცხის მახლობლად იხსნება, მეორე კი საშვილოსნოს ღრუსთან არის დაკავშირებული. საშვილოსნოს ლულა ოთხი – ინფუნდიბულუმის, ამპულური, ყელისა და ინტერსტიციული ნაწილისაგან შედგება. ლულის კედელი საშვილოსნოს მიმართულებით თანდათან სქელდება, სანათური კი ვიწროვდება.

ლულის კედელი სამი – ლორწოვანი, კუნთოვანი და სეროზული – გარსისაგან შედგება. ლორწოვანი გარსი ქმნის სირძივ ნაოჭებს, რომლებიც ამპულურ ნაწილში განსაკუთრებით მრავალრიცხოვანია. საშვილოსნოს მახლობლად ნაოჭების რაოდენობა კლებულობს. ეპითელური ფირფიტა ერთშრიანი კუბური ეპითელიუმით იქმნება და ორი ტიპის – წამ-

წამიან და ჯირკვლოვან უჯრედებს შეიცავს (სურ. 23-7). წამწამიანი უჯრედები ჯგუფობად არის განლაგებული. ისინი ყველაზე დიდი რაოდენობით ინფუნდიბულუმის, ყველაზე მცირე რაოდენობით კი ყელის მიდამოში გვხვდება. წამწამები საშელოსნოს მიმართულებით მოძრაობს და გლანდულოციტების მიერ გამოყოფილი სეკრეტის მოძრაობას მნიშვნელოვნად უწყობს ხელს. ჯირკვლების სეკრეტი, ერთი მხრივ, კვერცხუჯრედს ლულაში ყოფნის პერიოდში იცავს და კეპაეს, მეორე მხრივ კი, სპერმის გააქტივებას (კაპატივაციას) იწყევს. ვარაუდობენ, რომ ინფუნდიბულუმის წამწამების მოძრაობა მნიშვნელოვნად უწყობს ხელს კვერცხუჯრედის ამპულურ ნაწილში მოხედრას, სადაც, ჩვეულებრივ, განაყოფიერება მიმდინარეობს.

აქვე უნდა აღინიშნოს, რომ უმოძრაო წამწამის სინდრომით (კართაგენერის დაავადება) დაავადებულ ქალებში კვერცხუჯრედისა და ზიგოტის გადაადგილება კვერცხსაველში ნორმალურად მიმდინარეობს, რაც გეაფიქრებინებს, რომ წამწამების როლი ამ პროცესში არცთუ ისე მნიშვნელოვანი უნდა იყოს. ლულის ამომფენი ეპითელური უჯრედები



სურ. 23-7. საშვილოსნოს ლულის შიგნითა ზედაპირის სკანოგრაფია. დიდი რაოდენობით წამწამიანი უჯრედებს შორის ჩანს სეკრეციული უჯრედი (L.C. Junqueira, J. Carneiro, R.O. Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით).

საკერძოების ციკლის ფაზების მიხედვით განსხვავებულ ცვლილებებს განიცდის. ფოლიკულურ ფაზაში უჯრედების სიმაღლე მაქსიმალურ მნიშვნელობას აღწევს, შემდეგ თანდათან მცირდება და ლუთინური ფაზის ბოლოს მინიმალურია. ყვეთელი სხეულის ფაზაში წამწამიანი უჯრედების უმეტესობა წამწამებს კარგავს, ხოლო სეკრეციული უჯრედების აქტიუობა მნიშვნელოვნად იზრდება. აღსანიშნავია, რომ წამწამების რაოდენობის შემცირება ინფუნდბულუმის ნაწილში განსაკუთრებით შესამჩნევია. წამწამების განვითარებას ესტროგენები, მათი მოძრაობის ინტენსივობას კი - პროგესტერონი არეგულირებს.

ლორწოვანი გარსის საკუთარი ფორფიტა ფაზარი შემაერთებელი ქსოვილით იქმნება. მის შემადგენლობაში ძალიან დიდი რაოდენობით საკერძოების სტრომის უჯრედების მსგავსი თითისტარისებრი უჯრედები და რეტეკულური ბოჭკოებია. კუნთოვანი გარსი სქელი შიგნითა ირგვლივი და გარეთა თხელი, გასწორივი შრისაგან შედგება. საშეილოსნოს მიმართულებით კუნთოვანი გარსი თანდათან სქელდება. გარედან საშეილოსნოს ღულა სეროზული გარსით არის დაფარული.

საშეილოსნოს ღულის კედელი დიდი რაოდენობით სისხლძარღვებს შეიცავს, რომელთა სისხლსაცხოება ოვულაციის მომენტისათვის მნიშვნელოვნად მატულობს.

საშვილოსნო

საშვილოსნო მსხლის ფორმის ორგანოა, რომელიც სხეულისა და ყელისაგან შედგება. სხეულის ნაწილს, რომელიც საშვილოსნოს ღულების შესვლის ადგილის ზემოთ მდებარეობს, საშვილოსნოს ძირი ეწოდება.

საშვილოსნოს კედელი საკმაოდ სქელია

და იგი სამი გარსის - *ენდომეტრიუმის, მიომეტრიუმისა და პერიმეტრიუმისაგან* შედგება.

ენდომეტრიუმში ეპითელურ და საკუთარ ფორფიტას არჩვენ. ენდომეტრიუმის ეპითელური ფორფიტა ერთშრიანი ცილინდრული ეპითელური უჯრედებით იქმნება. მათ შორის, მცირერიცხოვანი უჯრედების სახით, წამწამიანი უჯრედებია გაფანტული. ეპითელური ფორფიტა საკუთარ ფორფიტაში იდრეკება და საშეილოსნოს ჯირკვლებს ქმნის. საშეილოსნოს ჯირკვლები მარტივი მილაკოვანი ჯირკვლებია. ისინი საკუთარი ფორფიტის მიუღსისქეს იკავებენ. საკუთარი ფორფიტა ფაზარი ბოჭკოვანი შემაერთებელი ქსოვილით იქმნება. მასში დიდი რაოდენობით ვარსკვლავისებრი უჯრედები და რეტეკულური ბოჭკოებია. ეპითელურ და საკუთარ ფორფიტას შორის სქელი ბაზალური მემბრანაა. საკუთარ ფორფიტაში ლიმფოციტები, მარცკლოვანი ღვიკოციტები და მაკროფაგები გვხვდება. საშვილოსნოს ლორწოვანი გარსი - ენდომეტრიუმი საკერძოების ფაზების შესაბამისად ციკლურ ცვლილებებს განიცდის. ამ ცვლილებების ერთობლიობას *მენსტრუალური ციკლი* ეწოდება. მენსტრუალური ციკლის ბოლოს ენდომეტრიუმის ზედაპირული შრე მთლიანად იფცქნება და მომდევნო ციკლში ისე აღდგება. ენდომეტრიუმის ამ ნაწილს *ფუნქციურ შრეს* უწოდებენ. ენდომეტრიუმის ის ნაწილი, რომელიც ნარჩუნდება, *ბაზალური შრის* სახელწოდებით არის ცნობილი. ფუნქციური შრის აღდგენა ბაზალური შრის ხარჯზე წარმოებს.

მიომეტრიუმი 12-15 მმ სისქის კუნთოვანი გარსია. ცალკეული გლუკუნთოვანი ბოჭკოს სიგრძე 40-დან 90 მმ-მდე მერყეობს. ორსულობის დროს ბოჭკოების სიგრძე 600 მმ-ს (შესაძლოა მეტსაც) აღწევს.

კუნთოვანი გარსის შემადგენლობაში სამი -

შიგნითა, შუა და გარეთა შრე განირჩევა. შრეებს შორის შემეაერთესოვილოვანი ჩანაფენებია. შიგნითა შრე, ძირითადად, სიგრძივ მიმართული კუნთოვანი ბოჭკოებისაგან შედგება. შუა გარსი ყველაზე სქელია. იგი ირგვლიე და ირიბი კუნთოვანი ბოჭკოებით იქმნება და დიდი რაოდენობით სისხლძარღვებს შეიცავს. გარეთა შრე თხელია და სიგრძივ მიმართულ კუნთოვან ბოჭკოებს შეიცავს.

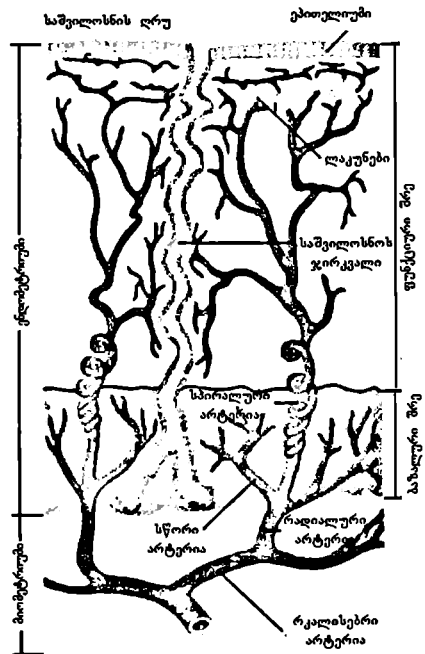
კუნთოვანი გარსის შუა შრეში საშვილოსნოს არტერიების მრავალიცხოვანი ტოტები, ე.წ. რკალისებრი არტერიები მდებარეობს. რკალისებრი არტერიები ორ სისხლძარღვოვან წნულს წარმოქმნის. ერთი მათგანი მიომეტრიუმის ზედაპირულ შრეს ეკება. მეორე წნულის სისხლძარღვები დასაბამს აძლევს რადიალურ არტერიებს, რომლებიც მიომეტრიუმ-ენდომეტრიუმის საზღვარზე სწორ არტერიებს ქმნის. სწორი არტერიები ენდომეტრიუმის ბაზალურ შრეს ეკება, რადიალური არტერიების ნაწილი ენდომეტრიუმის ფუნქციურ შრეში იჭრება, იგრიხება და სპირალურ არტერიებს აძლევს დასაბამს. სპირალური არტერიები გრძელდება არტერიოლებში, რომლებიც, თავის მხრივ, ენდომეტრიუმის ზედაპირულ ნაწილში დიდი რაოდენობით კაპილარებს და ლაკუნებს აძლევს დასაბამს (სურ. 23-8).

გარედან საშვილოსნო სეროზული გარსით არის დაფარული. საშვილოსნოს წინა ზედაპირზე, ქვემო ნაწილში, რომლითაც იგი შარდის ბუშტს ესება, სეროზული გარსი არ არის და მიომეტრიუმი მხოლოდ შემეაერთებელი ქსოვილით არის დაფარული.

მენსტრუალური ციკლი. სქესობრივი მომწიფების (პუბერტული) პერიოდის დადგომიდან მენოპაუზამდე საშვილოსნოს ენდომეტრიუმი ციკლურ ცვლილებებს განიცდის. მენსტრუალური ციკლი განუწყვეტლივ მიმდინარე ცვლილებების რამდენიმე თანმიმ-

დევრული ფაზისაგან შედგება. მენსტრუალური ციკლი ენდომეტრიუმის ფუნქციური შრის ჩამოფცქენით ბოლოვდება. ციკლის ხანგრძლიობა 21-დან 35 დღემდე (საშუალოდ 28 დღე) მერყეობს.

მენსტრუალური ციკლის პირველი ფაზა პროლიფერაციული ფაზაა. იგი მენსტრუალურ სისხლდენას მოსდევს. ამ ფაზაში საშვილოსნოს ენდომეტრიუმის აღდგენა იწყება. ეპითელური უჯრედების აღდგენა ენდომეტრიუმის ბაზალურ შრეში დარჩენილი ჯირკვლების ტერმინალური ნაწილის უჯრედებიდან მიმდინარეობს. ჯირკვლების რაოდენობა თანდათან მატულობს. ენდომეტრიუმის სტრომის უჯრედები მრავლდება და დიდი რაოდენობით ძირითად ნივთიერებას წარმოქმნის. ახ-

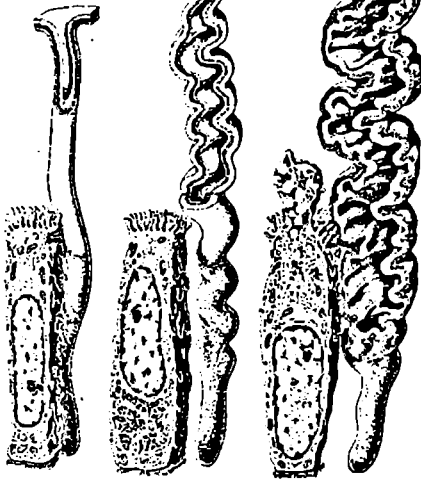


სურ. 23-8. საშვილოსნოს სისხლის მიმოქცევის სქემა (T.Leeson, C.Leeson, A.Paparo, Text/Atlas of histology, 1988, 6-th edition მიხედვით).

პროლიფერაციული ფაზის დასასრული 14 დღე

სეკრეციული ფაზის დასაწყისი 15-21 დღე

გვიანი სეკრეციული ფაზა 22-28 დღე



სურ. 23-9. საშვილოსნოს ჯირკვლების მორფოლოგიური ცვლილებები მენსტრუალური ციკლის სხვადასხვა ფაზაში (L.C. Junqueira, J. Carneiro, R.O. Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით).

ლაღწარმოქმნილ სტრომაში სპირალური არტერიები ჩაიზრდება. მათი სპირალიზაციის ხარისხი დაბალია. ამასთან, ისინი ენდომეტრიუმის ზედაპირულ შრეს ვერ აღწევენ. ამ მიდამოში მხოლოდ კაპილარები და ლაკუნები მდებარეობს. აღწერილი ცვლილებების შედეგად ენდომეტრიუმის სისქე თანდათანობით მატულობს და 2 მმ-ს აღწევს. საშვილოსნოს პროლიფერაციული ფაზის მიმდინარეობა საკვერცხის ფოლიკულურ ფაზას შეესაბამება.

პროლიფერაციული ფაზის ბოლოს ჯირკვლები ზომაში მატულობს. გლანდულოციტე-

ბის ბაზალურ ნაწილში გლიოკოენი გროვდება. პროლიფერაციული ფაზა ოვულაციიდან დაახლოებით 24 სთ-ში სეკრეციული ფაზით იცვლება.

სეკრეციული ფაზა საკვერცხეში ლუთეინურ ფაზას ემთხვევა და მის მიმდინარეობაზე პროგესტერონი ახდენს გავლენას.

პროგესტერონის გავლენით ენდომეტრიუმის სისქე 4 მმ-მდე (ან უფრო მეტადაც) იზრდება. ამ ცვლილებას ენდომეტრიუმის ჯირკვლების პიქტროფია და სტრომის შეშუქება განაპირობებს. ჯირკვლები ინტენსიურ სეკრეციას ახორციელებს. ჯირკვლოვანი უჯრედები ზომაში მატულობს. სეკრეციული გრანულები თანდათან მთელ ციტოპლაზმას იკავებს. ჯირკვლების სეკრეტი სქელია და წებოვანი. იგი დიდი რაოდენობით გლიოკოენს შეიცავს. ენდომეტრიუმის ჯირკვლები ზომაში მატულობს და იხევა (სურ. 23-9). მათ ირგვლივ, ფაზარ შემარტებულ ქსოვილში შეშუქება ვითარდება. სტრომის უჯრედები ზომაში მატულობს და დეციდურ უჯრედებად გარდაიქმნება. მათი ციტოპლაზმა დიდი რაოდენობით რიბოსომებს, მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადის არხებს და გლიოკოენის ჩანართებს შეიცავს. დეციდური უჯრედები ეპითელური ფირფიტის ქვეშ და სპირალური არტერიების ირგვლივ ჯგუფების სახით მდებარეობს.

სპირალური არტერიების სიგრძე მნიშვნელოვნად იზრდება და ისინი ენდომეტრიუმის საკუთარი ფირფიტის ზედაპირულ შრეს აღწევენ.

სეკრეციული ფაზისათვის დამახასიათებელი ცვლილებების განვითარების შემდეგ ენდომეტრიუმში სამი - კომპაქტური, ღრუბლისებრი და ბაზალური შრე განირჩევა. კომპაქტური შრე, ვიწრო ზოლის სახით უშუალოდ ეპითელური ფირფიტის ქვეშ მდებარეობს. მასში საშვილოსნოს ჯირკვლების ყვ-

ლის უზნებია მოთავსებული. კომპაქტურ შრეს მოსდევს სქელი ღრუბლისებრი შრე, რომელშიც საშვილოსნოს ჯირკვლების დახვეული ნაწილები მდებარეობს. საკუთარი ფირფიტის შემაერთებელი ქსოვილი შეშუპებულია. კომპაქტური და ღრუბლისებრი შრე ერთად ენდომეტრიუმის ფუნქციურ შრეს ქმნის. ბაზალური შრე ყველაზე ღრმად მდებარეობს. მასში საშვილოსნოს ჯირკვლების ფუძეებია მოთავსებული. აღნიშნული შრე ციკლურ ცვლილებებში ნაკლებად მონაწილეობს.

ოვულაციიდან 13 - 14 დღის შემდეგ, პროგესტერონის რაოდენობის შემცირებასთან ერთად, ენდომეტრიუმში იშემიური ცვლილებები იწყება. მენსტრუალური ციკლის ამ მონაკვეთს **მენსტრუალური ფაზა** ეწოდება. სპირალური არტერიები იკუმშება, რაც მათი სანათურის ალაგ-ალაგ დასშობას განაპირობებს. ენდომეტრიუმის ფუნქციური შრის კეება ირღვევა, რასაც საბოლოოდ ფუნქციური შრის ნეკროზი მოჰყვება. ფუნქციური შრე იჭმუნება, ლეიკოციტებით ივსება და ნელ-ნელა ჩამოფცქენას იწყებს. გარკვეული დროის შემდეგ სპირალური არტერიები ღუნდება. ეპითელური ფირფიტის მახლობლად მათი კედლის მთლიანობა ირღვევა და სისხლდენა იწყება. საბოლოოდ, ენდომეტრიუმის ფუნქციური შრე მთლიანად იფცქენება.

ენდომეტრიუმის ბაზალური შრე სწორი არტერიების მეშვეობით სისხლს შეუფერხებლად ღებულობს. მთელი მენსტრუალური ფაზის განმავლობაში იგი ინტაქტური რჩება. მასში მდებარე ჯირკვლოვანი უჯრედები მრავლდება და სისხლდენის დამთავრების შემდეგ ენდომეტრიუმის ეპითელური ფირფიტის მთლიანობას სწრაფად აღადგენს.

საშვილო კლინიკასთან

ენდომეტრიოზი - საშვილოსნოს ლულაში, პერიტონეუმის ღრუში ან მენჯის სხვა უბანში ენდომეტრიუმის ქსოვილის არსებობაა. აღნიშნული მდგომარეობა ხასიათდება უსიამოვნო ტკივილით, დისმენორეული მოვლენებით და, შესაძლოა, უშვილობის განვითარებით. ენდომეტრიოზის ზუსტი მიზეზი ცნობილი არ არის, თუმცა არსებობს ენდომეტრიოზის განვითარების რამდენიმე თეორია:

რეგრადირებული თეორიის თანახმად მენსტრუაციის დროს საშვილოსნოს ჩამოფცქენილი ეპითელიუმი ხვდება საშვილოსნოს ლულაში და, შემდგომ, ლულის გავლით პერიტონეუმის ღრუში.

მეტაპლაზიური თეორიის თანახმად პერიტონეუმის ეპითელური უჯრედები ენდომეტრიუმის უჯრედებად დიფერენცირდება.

ვასკულური (ლიმფური) დისემინაციის თეორიის მიხედვით მენსტრუაციის დროს ჩამოფცქენილი უჯრედები ხვდება სისხლძარღვებსა ან ლიმფურ ძარღვებში და მათი მეშვეობით სხვადასხვა უბანში ვრცელდება.

საშვილოსნოს გარეთ მოხვედრილი ენდომეტრიუმის ქსოვილი ისეთივე ციკლურ ცვლილებებს განიცდის როგორც საშვილოსნოს ენდომეტრიუმში. ამ ქსოვილიდან სისხლდენა შესაბამის უბნებში შეზორცების განვითარებას და მწვავე ტკივილს განაპირობებს. მკურნალობის გარეშე დაეაღება უშვილობის მიზეზი ხდება.

საშვილოსნოს ყელი, საშვილოსნოს ყელის ლორწოვანი გარსი ეპითელური ფირფიტისა და საკუთარი ფირფიტისაგან შედგება. ეპითელური ფირფიტა საკუთარ ფირფიტაში ჩაიდრიკება და დიდი ზომის დატოტვილ ჯირკვლებს წარმოქმნის. ეპითელური ფირფიტა იქმნება ცილინდრული ჯირკვლოვანი უჯრედებით, რომლებიც ლორწოს გამოიმუშავებენ. საკუთარი ფირფიტის შემაერთებელი ქსოვილი დიდი რაოდენობით უჯრედებს შეიცავს. სპირალური არტერიების არსებობა დამახასიათებელი არ არის. ყელის ნაწილი, რომელიც საშოშია მომდრეკილი, მრავალშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმით არის დაფარული. მიომეტრიუმი მცირე რაოდენობით გლუეკუნთოვანი ბოჭკოების უსწორმასწორო კონებს შეიცავს. მათ შორის დიდი



სურ. 23-10. სარძევე ჯირკვლის აცინუსის სკანოგრაფია. ჩანს ჯირკვლოვანი (1) და მიოეპითელური (2) უჯრედები (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

რაოდენობით მკერძი შემაერთებელი ქსოვილი მდებარეობს.

საშო. საშო ფიბროზულ-კუნთოვანი ორგანოა. ჩვეულებრივ იგი ჩაფუშულ მდგომარეობაშია და მისი წინა და უკანა კედელი ერთმანეთს ეხება. მისი კედლის შემადგენლობაში, სამი - ლორწოვანი, კუნთოვანი და ადვენტიციური გარსი განირჩევა. ლორწოვანი გარსი სიგრძივ ნაოჭებს ქმნის. იგი იქმნება სქელი მრავალშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმით, რომლის ქვეშ საკუთარი ფირფიტის მკერძი შემაერთებელი ქსოვილი მდებარეობს. კანის მსგავსად, ეპითელური ფირფიტის ბაზალურ და შუამდებარე შრეში დიდი რაოდენობით ლანგერჰანის უჯრედებია. საკუთარი ფირფიტა პოლიმორფული ბირთვიან ლეიკოციტებს, ლიმფოციტებს და, იშვიათად, ლიმფურ ფოლიკულებს შეიცავს.

საშოს კუნთოვანი გარსი გლუუკუნთოვანი

ბოჭკოების რამდენიმე შრეს შეიცავს. შიგნითა შრე თხელია და მასში კუნთოვანი ბოჭკოები ირგვლივ არის განლაგებული. სქელი გარეთა შრე შეიცავს სიგრძივ მიმართულ კუნთოვან ბოჭკოებს, რომლებიც საშვილოსნოს მოიმეტრიუმის სიგრძივ შრეში გრძელდება. გარედან საშო მკერძი შემაერთებელი ქსოვილით არის დაფარული.

სარძევე ჯირკვლები

სარძევე ჯირკვლები სახეცელილი საოფლე ჯირკვლებია. სარძევე ჯირკვალი 15-25 წილაკისაგან შედგება. თითოეული მათგანი ინდივიდუალური ჯირკვალია, რომლის სადინარი სარძევე ჯირკვლის დერიდში იხსნება. წილაკები ერთმანეთისაგან მკერძი შემაერთებელი ქსოვილით და ცხიმოვანი ქსოვილით არის გამოყოფილი. წილაკის შიგნით შემაერთებელი ქსოვილი და ცხიმოვანი უჯრედები მრავალ წილაკს წარმოქმნის. წილაკშია შემაერთებელი ქსოვილი ფაშარია და დიდი რაოდენობით უჯრედებს შეიცავს. მასში მდებარე წილაკშია სადინრები იკრიბება და ქმნის წილაკთორის სადინრებს, რომლებიც, თავის მხრივ, წილაკის სადინარში ერთიანდება. თითოეული წილიდან გამოდის ერთი სარძევე სადინარი, რომელიც შედის დერიდში და მის მწვერვალთან სარძევე სინუსში ბოლოვდება.

სარძევე ჯირკვლის პარენქიმა რთული ალვეოლური ჯირკვლებით იქმნება. სარძევე ჯირკვლის პისტოლოგიური სურათი სქესის, ასაკის და ფიზიოლოგიური სტატუსის მიხედვით მერყეობს. მოსვენებულ მდგომარეობაში წილაკშია სადინრები ერთშიანი კუბური ეპითელიუმით ან ორშიანი ეპითელიუმით არის ამოფენილი. მთავარი სადინ-

რები დერილთან ახლოს მრავალწრიანი ეპითელიუმით არის ამოფენილი. ალვეოლები მცირე ზომის ეპითელიური უჯრედებით იქმნება. ეპითელიურ უჯრედებსა და ბაზალურ მემბრანას შორის ჰიოქსიტიკული უჯრედები მდებარეობს (სურ. 23-10). მიოეპითელიურ უჯრედებს გრძელი დატოტილი მორჩები აქვს, რომლებიც ალვეოლებსა და სადინრებს გარედან გადაფარავს.

ორსულობის პერიოდში წილაკშიგა სადინრების უჯრედები მრავლდება, იტოტება და ახალ ტერმინალურ ბოლოებს – აცინუსებს წარმოქმნის. ჯირკვლოვანი უჯრედების რაოდენობის მატებასთან ერთად, წილაკშიგისი შემავრთებელი ქსოვილისა და ცხიმოვანი უჯრედების რაოდენობა მცირდება. წილაკშიგა შემავრთებელ ქსოვილში ლიმფოციტების, პლაზმური უჯრედებისა და მარცვლოვანი ლეიკოციტების რაოდენობა მატულობს. ორსულობის მეორე ნახევარში, ალვეოლები ფართოვდება და ჯირკვლოვანი უჯრედები მცირე რაოდენობით სეკრეტის გამოყოფას იწყებს. მშობიარობისთანავე, სარძევე ჯირკვალი ცხიმით, ნახშირწყლებითა და ცილებით მდიდარი რძის აქტიურ სეკრეციას იწყებს. ალვეოლების ნაწილში სანათურის ძლიერი გაგანიერება აღინიშნება. ამასთან დაკავშირებით მათი უჯრედების სიმაღლე მნიშვნელოვნად კლებულობს. დან-

არჩენი ალვეოლები მოსვენებულ მდგომარეობაშია და მათი კედელი ცილინდრული უჯრედებით იქმნება. ცალკეული ალვეოლური უჯრედები სეკრეციული ცილის სხვადასხვა ფაზაში იმყოფება. ჯირკვლოვანი უჯრედები სეკრეციას ნაწილობრივ მეროკინული, ნაწილობრივ კი აპოკინული გზით ახორციელებს.

ლაქტაციის დამთავრების შემდეგ ჯირკვალის რეგრესიულ ცვლილებებს განიცდის. აცინუსებისა და სადინრების სანათურში დარჩენილი რძე სწრაფად აბსორბირდება. ალვეოლები ზომაში მცირდება, უჯრედების ნაწილი კი დეგენერაციას განიცდის. შემავრთებელი ქსოვილისა და ცხიმის რაოდენობა კვლავ მატულობს. აქვე უნდა აღინიშნოს, რომ პირვანდელ მდგომარეობას ჯირკვალი არასოდეს არ უბრუნდება.

მენოპაუზის შემდეგ სარძევე ჯირკვალი ინეოლუციას განიცდის. სეკრეციულ ეპითელიუმში ატროფიული ცვლილებები იწყება. შემავრთებელი ქსოვილის სიმკვრივე იზრდება. შემავრთქსოვილოვანი უჯრედების რაოდენობა მცირდება, რაც შემავრთებელ ქსოვილს მეტად პომოგენურს ხდის.

სარძევე ჯირკვლის ფუნქციურ აქტიულობაზე ესტროგენები, პროგესტერონი, პროლაქტინი და თირკმელზედა ჯირკვლის ქერქოვანი ნივთიერების პორმონები ახდენს გავლენას.

ბრძანებათა ორგანოები

გარე სამყაროსგან ინფორმაციის მიღება ცენტრალური ნერეული სისტემის მგრძობიარე დაბოლოებებით ხორციელდება. მათ რეცეპტორები ეწოდებათ. ეს სტრუქტურები სხვადასხვა სახის გაღიზიანებას (ტემპერატურა, წნევა, სინათლე, ბგერა და ა.შ.) გარდაქმნის სიგნალებად, რომლებსაც მგრძობიარე ნერეებში მოქმედების პოტენციალის წარმოქმნა შეუძლია.

არჩევნ შემდეგი სახის რეცეპტორებს:

- სომატური
- ვისცერული
- პროპრიოცეპტორები
- ქემორეცეპტორები
- ფოტორეცეპტორები
- აუდიორეცეპტორები

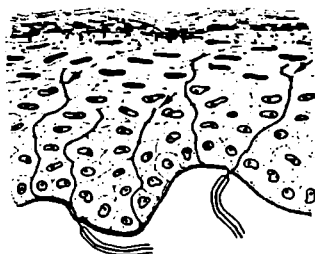
სომატური და ვისცერული რეცეპტორები აგებულების მიხედვით თავისუფალ და არათავისუფალ (კაფსულიან) რეცეპტორებად იყოფა, რაც რეცეპტორული დაბოლოების ირგვლივ შემაერთებელქსოვილოვანი კაფსულის არსებობასა ან არარსებობასთან არის დაკავშირებული (სურ. 24-1). შეხებისა და წნევის აღქმას ორივე სახის რეცეპტორი ახორციელებს. მათი რაოდენობა განსაკუთრებით დიდია თითის კანის დერმაში, თუმცა, კანის გარდა, მეზენტერიუმსა და პერიტონეუმშიც გვხვდება. მათ შორის ყველაზე კარგად შესწავლილი პაჩინის სხეულაკებია, რომლებშიც ნერეის დაბოლოება ფიბრობლასტებისა და კოლაგენური ბოჭკოების 20-დან 70-მდე შრით არის დაფარული. პაჩინის სხეულაკები ძალიან ჰგავს ხახვის განაკეთს (სურ. 24-1).

თმის ფოლიკულებში მთელ სიგრძეზე თავისუფალი უმიელინო ნერეული ბოჭკოების ირგვლივი და სიგრძივი ბოჭკოები მდებარეობს. თმის გაჯაღარაება შეხების შეგრძნების დაკარგვას იწვევს.

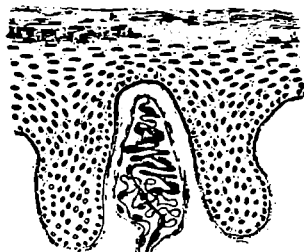
სითბოს, სიცივისა და ტკივილის შეგრძნებას, ძირითადად, თავისუფალი ნერეული დაბოლოებები აღიქვამს. ეს დაბოლოებები დერმაში იტოტება და შედის ბაზალურ მემბრანაში, საიდანაც ეპიდერმისის ღრმა ფენებს აღწევს.

პროპრიოცეპტული სისტემა ორგანიზმის მდებარეობის გარკვევაში მონაწილეობს. ადამიანის ჩონჩხის კუნთებში ყველგან არის მოთავსებული კაფსულიანი რეცეპტორები, რომლებსაც კუნთოვანი თითისტარები ეწოდება (სურ. 24-2). ამ სტრუქტურებს გარედან შემაერთქსოვილოვანი კაფსულა აკრავს. კაფსულის შიგნით, სითხის შემცველ სიერცეში მცირე რაოდენობით გრძელი, სქელი კუნთოვანი ბოჭკო და რამდენიმე მოკლე და უფრო თხელი ბოჭკოები მდებარეობს. ამ ბოჭკოებს ინტრაფუზური ბოჭკოები ეწოდება. კუნთოვანი თითისტარას მგრძობიარე ნერეული დაბოლოებები მათი სიგრძის ცვლილებას აღიქვამს და ამ ინფორმაციას ზურგის ტინის გადასცემს.

მყესებში, კუნთოვანი ბოჭკოების ჩართვის ადგილას, შემაერთებელი ქსოვილი ქმნის კარგად გამოხატულ კაფსულას, რომელიც კოლაგენური ბოჭკოების ფართო კონებს აკრავს გარს. ეს კონები, თავის მხრივ, დაკავშირებულია კოლაგენურ ბოჭკოებთან, რომ-



ნერვის თავისუფალი დაბოლოება



მეისნერის სხეულაი



მერკელის დაბოლოება

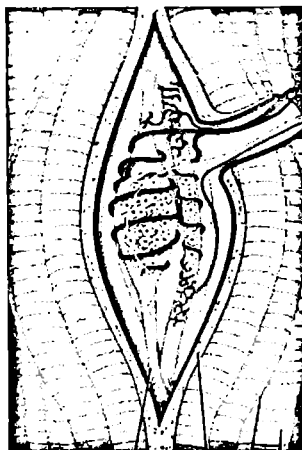


ქანის სხეულაი



კრაუზეს კოლბა

სურ. 24-1. ზოგიერთი თავისუფალი და კაფსულიანი რეცეპტორული დაბოლოების აგებულების სქემა (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).



ინტრაფლუვი ბოჭკოები კაფსულა განივზოლიანი კუნთი

სურ. 24-2. კუნთოვანი თითისტარას აგებულების სქემა. (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით).



სურ. 24-3. ფოთლისებრი დერილის გემოვნების კეიტების პისტოლოგიური პრეპარატი (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

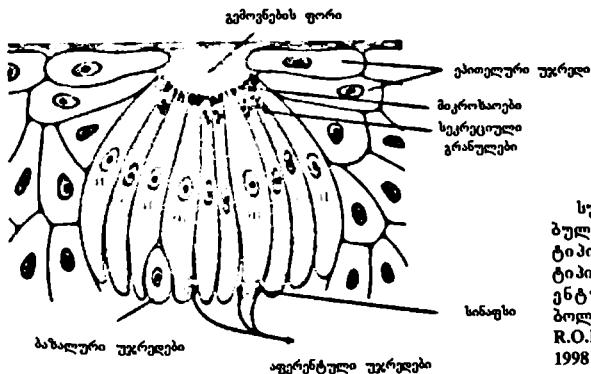
ლებიც მყეს-კუნთოვანი შეერთების ჩამოყალიბებაში მონაწილეობს. მგრანობიარე ნერვის დაბოლოებები შემავრთქსოვილივან კაფსულაში აღწევს და მყესის გაჭიმვის ხარისხს აღიქვამს. ამ დაბოლოებებს *მყესის გოლჯის ორგანოები* ეწოდება.

გემოვნებისა და ყნოსვის რეცეპტორები *ქემორეცეპტორების* სისტემას ეკუთვნის. გემოვნების აღქმა ხდება გემოვნების კეიტებ-

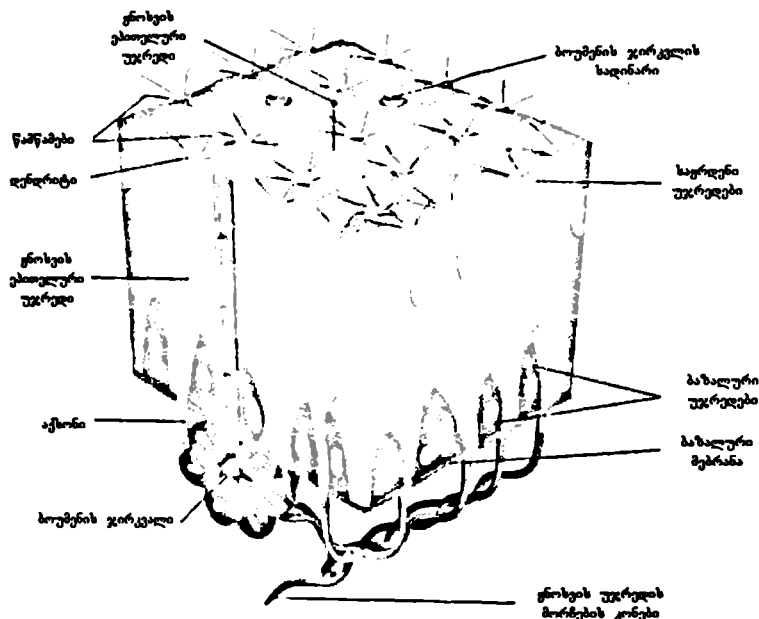
ში, რომლებიც, ძირითადად, ენაზე მდებარეობს. ამ ორგანოში მათი რაოდენობა 10000 აღწევს. მცირე რაოდენობით ისინი რბილი სასისა და ხორხსარქველის ხახის ზედაპირზეც გვხვდება.

ენის გემოვნების კეიტები შემოზღულული და სოკოსებრი დერილების მრავალშრიან ბრტყელ ეპითელიუმში მდებარეობს (სურ. 24-3). გემოვნების კეიტებში ელექტრონული მიკროსკოპით სულ მცირე 4 ტიპის უჯრედი განირჩევა (სურ. 24-4). I და II ტიპის უჯრედები მაღალი უჯრედებია, მათი აპიკალური ზედაპირები მიკროხაოებს შეიცავენ. მათი ფუნქცია უცნობია. III ტიპის უჯრედები მაღალი უჯრედებია. მათ ციტოპლასმაში ძალიან დიდი რაოდენობით ბუშტუკებია. ამ უჯრედების უშუალო სიახლოვეში მგრანობიარე ნერვის დენდრიტები იმყოფება, რაც გეაფიქრებინებს, რომ გემოვნების შეგრძნებაში სწორედ ეს უჯრედები მონაწილეობს. I და II ტიპის უჯრედები III ტიპის უჯრედებს ფუნქციის შესრულებაში ეხმარება. IV ტიპის უჯრედები ნაკლებად დიფერენცირებული ბაზალური უჯრედებია. შესაძლებელია, ისინი გემოვნების კეიტების დიფერენცირებული უჯრედების წინამორბედებს წარმოადგენენ.

ყნოსვის ქემორეცეპტორები მდებარეობს



სურ. 24-4. გემოვნების კეიტის აგებულების სქემა. ნაჩვენებია ოთხი ტიპის უჯრედი. მგრანობიარე (III ტიპის) უჯრედების ზედაპირზე აფერენტული ნერვული ბოჭკოები ბოლოვდება (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით).



სურ. 24-5. ენოსის ეპითელიუმის ორგანიზაციის სქემა (Alan Stevens, James S. Lowe Human Histology, second edition, Mosby, 1999 მიხედვით).

ენოსის ეპითელიუმში, რომელიც ცხვირის ღრუს სახურავის ღორწოვანი გარსის სპეციალურ არეს წარმოადგენს (სურ. 24-5).

ადამიანში ენოსის ეპითელიუმის შემცველი უბნის არის ზომა დაახლოებით 10სმ², სისქე – კი 100 მკმ-ია. ენოსის ეპითელიუმი მრავალრიგიანი ცილინდრული ეპითელიუმი, რომლის შემადგენლობაში სამი ტიპის – საყრდენი, ბაზალური და ენოსის – უჯრედები განირჩევა. საყრდენ უჯრედებს ფართო, ცილინდრული ფორმის აპიკალური ნაწილი და ეიწრო ბაზალური ნაწილი აქვს. აპიკალურ ზედაპირზე დიდი რაოდენობით მიკრობუბლებია, რომლებიც ეპითელიუმის მფარავ ღორწოვან-სეროზული სეკრეტით არის გარშემორტყმული. ეს უჯრედები ენოსის უჯრედებს მჭიდროდ უკავშირდება. ამ

უჯრედების ციტოპლაზმა ყვითელ პიგმენტს შეიცავს, რაც ამ არის დამახასიათებელ შეფერვას განაპირობებს. ბაზალური უჯრედები მცირე ზომის, სფერული ან კონუსის ფორმის უჯრედებია, რომლებიც ეპითელიური საფარველის ფუძეში ერთ შრეს ქმნიან. ბაზალურ და საყრდენ უჯრედებს შორის ენოსის უჯრედები მდებარეობს. ეს ბიპოლარული ნეირონებია. მათი ბირთვები საყრდენი უჯრედების ბირთვებზე დაბლა მდებარეობს. აპიკალური ნაწილებიდან წარიზიდება რამდენიმე უმოძრაო გრძელი მორჩი, რომლებიც სუნის ნაწილაკებთან შეხებას მოქმედების პოტენციალის წარმოქმნით პასუხობს. ამავე დროს ეს მორჩები მნიშვნელოვნად ზრდის შეხების ზედაპირს. ამ უჯრედების აფერენტული მორჩები მცირე ზომის კონებად ერთი-

ანდება და ცენტრალური ნერვული სისტემის-
აკენ მიემართება.

მხედველობის ორგანო

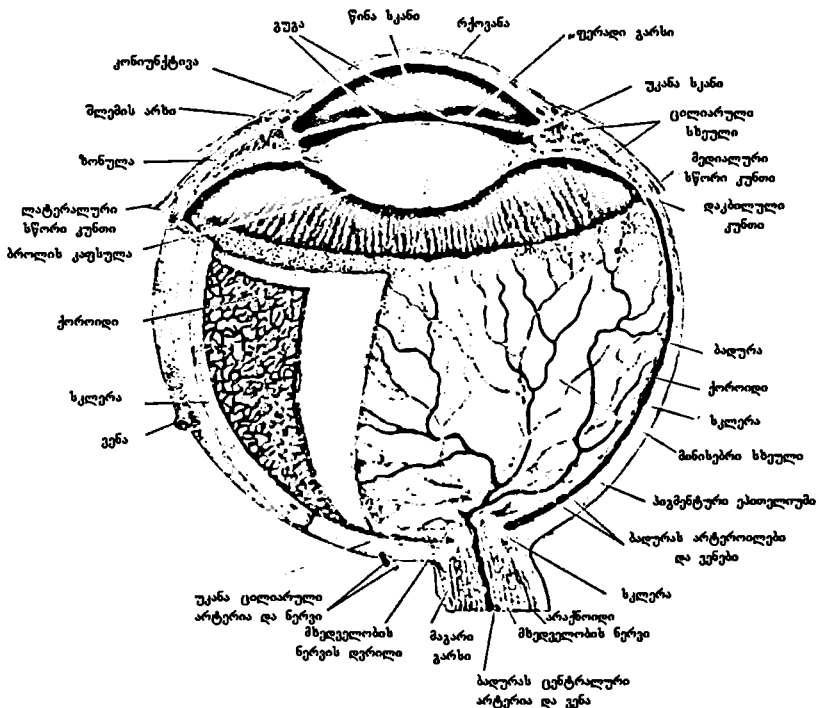
თვალი რთული და მაღალორგანიზებული ორგანოა, რომელიც ფოტოგადიზიანებას აღიქვამს. თვალი თვალბუდეში მდებარეობს. იგი სამი – გარეთა, შუა და შიგნითა – კონცენტრული გარსისაგან შედგება (სურ. 24-6). გარეთა გარსს სკლერა და რქოვანა ქმნის. მათ ერთად ფიბროზულ გარსს უწოდებენ.

რქოვანა გარეთა გარსის წინა 1/6-ს ქმნის. მიკროსკოპულად მასში 5 შრე განირჩევა (სურ. 24-7), კერძოდ:

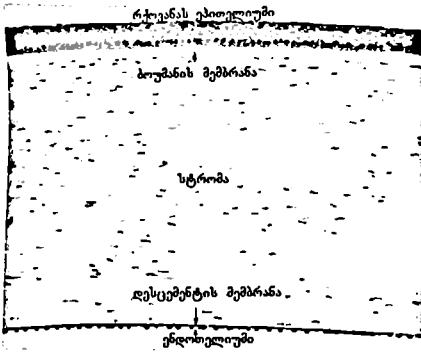
➤ **ეპითელური ფირფიტა.** რქოვანას ეპითელიუმი მრავალშრიანი ბრტყელი გაურქოვანებელია. მის განახლებას დაახლოებით 7 დღე სჭირდება. წინიდან რქოვანა დაფარულია ცრემლის აკით, რომელიც ლიპიდებისა და გლიკოპროტეინების 7 მკმ სისქის დამცავი შრეა.

➤ **ბოუმანის მემბრანა** რქოვანას ეპითელიუმის ქვეშ მდებარეობს. იგი დიდი რაოდენობით კოლაგენურ ბოჭკოებსა და მცირე რაოდენობით ძირითად ნივთიერებას შეიცავს. უჯრედების არსებობა მისთვის დამახასიათებელი არ არის. ბოუმანის მემბრანა რქოვანა გარსის საყრდენს წარმოადგენს.

➤ **სტრომა** შედგება კოლაგენური ბოჭკოე-



სურ. 24-6. თვალის აგებულების სქემა (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით)



სურ. 24-7. ადამიანის რქოვანას ჰისტოლოგიური პრეპარატი (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

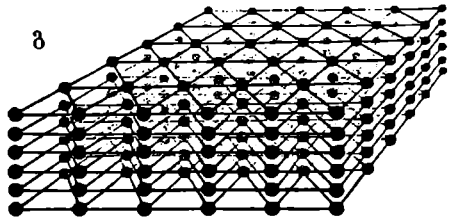
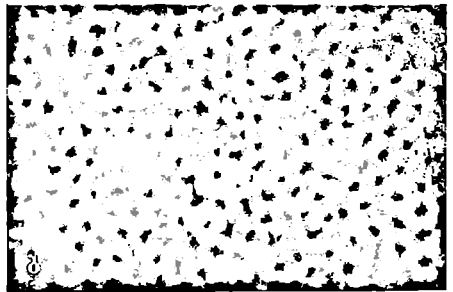
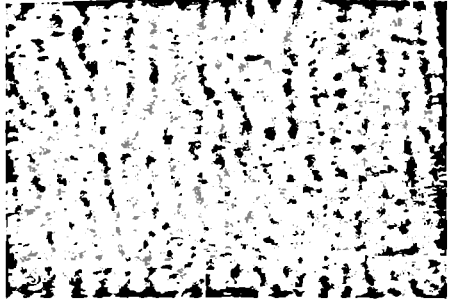
ბის დიდი რაოდენობით პარალელურად განლაგებული კონებისაგან, რომლებიც თითქმის მართი კუთხით კვეთს ერთმანეთს. თითოეულ კონაში ბოჭკოები ერთმანეთის პარალელურია. ბოჭკოები და ფიბრობლასტები კონდროიტინ სულფატით მდიდარ ძირითად ნივთიერებაში მდებარეობს. სტრომა ავასკულურია.

➤ **დესცემენტის მემბრანა** სქელი (5-10 მკმ) პომოგენური ფირფიტაა, რომელიც ნაზი კოლაგენური ბოჭკოების სამგანზომილებიანი ბადით იქმნება (სურ. 24-8).

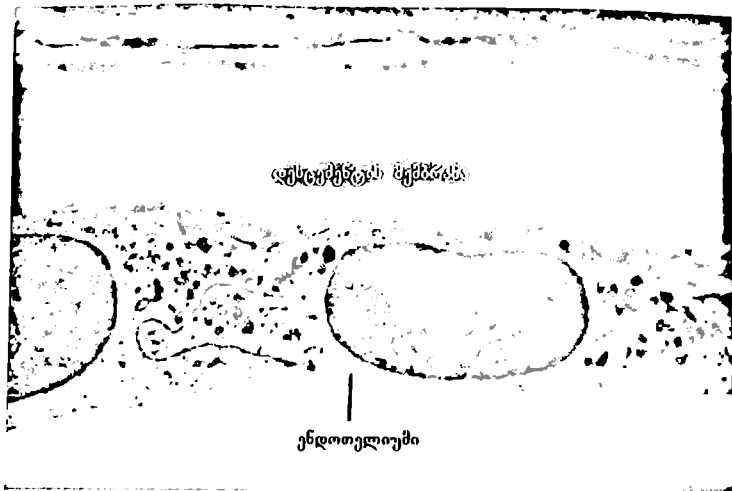
➤ **რქოვანას ენდოთელიუმი** ერთშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმი. ამ უჯრედებს ცილების მასინთეზებელი უჯრედებისათვის დამახასიათებელი აღნაგობა აქვს. სავარაუდოა, რომ ეს უჯრედები დესცემენტის მემბრანის კომპონენტების წარმოქმნაში მონაწილეობს (სურ. 24-9).

ფიბროზული გარსის უკანა 5/6-ს სკლერა ქმნის. ადამიანში ეს დაახლოებით 2მმ დიამეტრის სფერული ფორმის სეგმენტია. სკლერა იქმნება მკერდის ბოჭკოვანი შემაერთებელი ქსოვილით, რომელშიც დიდი რაოდენობით კოლაგენური ბოჭკოები, მცირე რაოდენობით

ძირითადი ნივთიერება და ფიბრობლასტები. სკლერის გარეთა ზედაპირი – **ეპისკლერა** – შეიცავს თხელი კოლაგენური ბოჭკოების ფაშარ ბადეს, რომელიც მკერდის შემაერთისოვილოვან შრეს – **ტენონის კაფსულას** უკავშირდება. ტენონის კაფსულა სკლერასა და რქოვანას შორის არსებული სივრცეა, რომლის მეშვეობითაც თვალის კაკალს როტაციული მოძრაობის შესაძლებლობა აქვს. სკლერას უკნიდან



სურ. 24-8. დესცემენტის მემბრანის ელექტრონოგრაფია. ა-სიგნალი კვეთა, ბ-ორიბი კვეთა, გ. ორიბი კვეთა (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).



დესტრუქტული მემბრანა

ენდოთელიუმი

სურ. 24-9. ადამიანის რქოვანას ენდოთელიუმისა და ქვეშედებარე დესტრუქტულის მემბრანის ელექტრონოგრაფი (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

ესაზღვრება **სუპრაქოროიდული ფირფიტა**, რომელიც ფაშარი შემავრთებელი ქსოვილით იქმნება. მასში დიდი რაოდენობით მელანოციტები, ფიბრობლასტები და ელასტიური ბოჭკოები.

შუა ანუ სისხლძარღვოვანი (ვასკულური) გარსი ქოროიდით, ცილიარული სხეულითა და ფერადი გარსით იქმნება.

ქოროიდი სისხლძარღვებით მდიდარი გარსია. სისხლძარღვები ფიბრობლასტებით, მაკროფაგებით, ლიმფოციტებით, პოხიერი და პლანზური უჯრედებით, კოლაგენური და ელასტიური ბოჭკოებით მდიდარ ფაშარ შემავრთებელ ქსოვილში მდებარეობს. ძალიან დიდი რაოდენობით არის მელანოციტებიც, რაც ქოროიდს დამახასიათებელ შავ შეფერილობას აძლევს. ქოროიდის შიგნითა შრე ბევრად უფრო დიდი რაოდენობით წერილ კაპილარებს შეიცავს და მას ქორიოკაპილარულ შრეს უწოდებენ. ამ შრეს ბადურას კვებისათვის დიდი მნიშვნელობა აქვს და მისი დაზიანება ბადურა გარსის სერიოზულ დაზიანებას იწვევს.

აღნიშნულ შრესა და ბადურა გარსს შორის

თხელი (3-4მკმ სისქის) ჰიალინური მემბრანაა. მას **ბრაზის მემბრანა** ეწოდება. იგი 5 შრისაგან შედგება. მისი ცენტრალური ნაწილი შედგება ელასტიური ბოჭკოებისაგან შექმნილი ბადისაგან, რომლის ორივე ზედაპირზე კოლაგენური ბოჭკოების შრეა მოთავსებული. თავის მხრივ, კოლაგენური ბოჭკოების ერთი ზედაპირი ქორიოკაპილარული შრის კაპილარების ბაზალური მემბრანით, ხოლო მეორე ზედაპირი - პიგმენტური ეპითელიუმის (იხ. ბადურა) ბაზალური მემბრანით არის დაფარული.

ქოროიდი სკლერას სუპრაქოროიდული ფირფიტით უკავშირდება.

ცილიარული სხეული სკლერის წინა ნაწილის შიგნითა ზედაპირს ეხება. განიეკეთზე მას სამკუთხა ფორმა აქვს. მისი ერთი ზედაპირი **მინისებურ სხეულს**, მეორე - **სკლერას**, ხოლო მესამე - **ბროლსა** და **თვალის უკანა საკანს** ეხება. იგი, ძირითადად, ფაშარი შემავრთებელი ქსოვილით იქმნება, რომელიც დიდი რაოდენობით ელასტიურ ბოჭკოებს, სისხლძარღვებსა და მელანოციტებს



სურ. 24-10. ცილიარული სხეული, ცილიარული მორჩები და ზონულური ბოჭკოები, რომლებიც ბროლის კაფსულას უმაგრდება (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით).

იტებს შეიცავს.

ცილიარულ სხეულს აქვს წანაზარდები, რომლებსაც ცილიარული მორჩები ეწოდება. მორჩების საფუძველს შემავრთველი ქსოვილი ქნის. მასში დიდი რაოდენობით ფენესტრული კაილარებია. გარედან მორჩები ერთშირიანი ეპითელიუმით არის დაფარული. ცილიარული სხეულიდან წარიზიდება ოქსიტალანის (ზონულური) ბოჭკოები, რომლებიც ბროლის კაფსულას უკავშირდება და ბროლს თავის ადგილზე აფიქსირებს (სურ. 24-10). თითოეული ცილიარული მორჩის ორივე ზედაპირიდან გამოსული ყველა ზონულური ბოჭკო ბროლის კაფსულას ერთ უბანში უმაგრდება.

ფერადი გარსი ქოროიდის გამოდრეკილობაა, რომელიც ბროლს ნაწილობრივ ფარავს და მხოლოდ მის ცენტრალურ ნაწილში ტოვებს მრგვალ ხერულს. ამ უკანასკნელს გუბა ეწოდება. ფერადი გარსის წინა ზედაპირი უსწორმასწორო ფორმისაა და უხეშია. იგი პიგმენტურ უჯრედებსა და ფიბრობლასტებს შეიცავს. ამ შრის ქვემოთ სუსტად ვასკულიზებული შემავრთველი ქსოვილია, რომელშიც მცირე რაოდენობით ბოჭკოები და დიდი რაოდენობით ფიბრობლასტები და მელანოციტებია განთავსებული. ამ შრეს სისხლძარღვებით მდიდარი ფაშარი შემავრთველი ქსოვილი მოსდევს. ფერადი გარსის უკანა ზედაპირი გლუვია და დაფარულია ეპითელიუმის ორი შრით, რომლებიც, ამავე დროს, ცილიარულ სხეულსა და მის მორჩებს ფარავს. შიგნითა ეპითელიუმი დიდი რაოდენობით პიგმენტს შეიცავს.

ნობით ბოჭკოები და დიდი რაოდენობით ფიბრობლასტები და მელანოციტებია განთავსებული. ამ შრეს სისხლძარღვებით მდიდარი ფაშარი შემავრთველი ქსოვილი მოსდევს. ფერადი გარსის უკანა ზედაპირი გლუვია და დაფარულია ეპითელიუმის ორი შრით, რომლებიც, ამავე დროს, ცილიარულ სხეულსა და მის მორჩებს ფარავს. შიგნითა ეპითელიუმი დიდი რაოდენობით პიგმენტს შეიცავს.

კაფსილი კალინინასთან

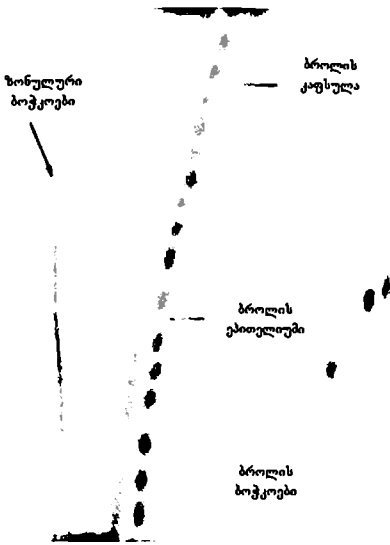
გლაუკომა - თვალის შიდა წნევის ქრონიკული მატებით გამოწვეული მდგომარეობაა. წნევის მატება თვალის წინა საკნიდან სითხის დრენაჟის დაქვეითებით ან სრული შეწყვეტით არის განპირობებული. წნევის ხანგრძლივი მატების შემთხვევაში მხედველობის ნერვი ზიანდება, რაც საბოლოოდ სიბრძნვეს იწვევს.

ბროლი

ბროლი ორმხრივამოზნეკილი ფორმის სტრუქტურაა, რომელიც მაღალი ელასტიურობით ხასიათდება. ეს თვისება ასაკთან ერთად თანდათანობით იკარგება და ბროლი რიგიდული ხდება. ბროლი ბროლის კაფსულის, სუბკაფსულური ეპითელიუმისა და ბროლის ბოჭკოებისაგან შედგება (სურ. 24-11). ბროლი დაფარულია სქელი (10-20 მკმ) პიგმენტური კაფსულით, რომელსაც ბროლის კაფსულა ეწოდება. ეს ძალიან სქელი ბაზალური მემბრანაა, რომელიც ძირითადად IV ტიპის კოლაგენითა და გლიკოპროტეინებით იქმნება. სუბკაფსულური ეპითელიუმი იქმნება ერთშირიანი კუბური უჯრედებით, რომელიც მხოლოდ ბროლის წინა ზედაპირზე მდებარეობს. ბროლის ბოჭკოები წერილი, გაბრტყელებული უჯრედული სტრუქტურებია მათ ციტოპლაზმაში ცილების კომპლექსია, რომელსაც კრისტალინებს უწოდებენ.

ბროლს ამაგრებს რადიალურად მიმართული ბოჭკოების კონები, რომლებიც, ერთის მხრივ, ბროლის კაფსულაში, მეორე მხრივ კი

ბაღურა



სურ. 24-11. ადამიანის ბროლის ჰისტოლოგიური პრეპარატი (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

ცილიარულ სხეულში გრძელდება. ეს სისტემა ბროლის აკომოდაციის პროცესს უზრუნველყოფს, რომლის დროსაც ბროლის ამოდრევილობის ხარისხის ცვლილება ახლოს და შორს მყოფი საგნების ფოკუსირებას უზრუნველყოფს.

ბროლის უკან მინისებური სხეული მდებარეობს. ეს გამჭვირვალე გელია, რომელიც წყლის (90%), მცირე რაოდენობით კოლაგენისა და ჰიალურონის მჟავას მოლეკულებისაგან შედგება. მინისებური სხეული შეიცავს მცირე რაოდენობით უჯრედებს, რომლებსაც ჰიალოციტებს უწოდებენ.

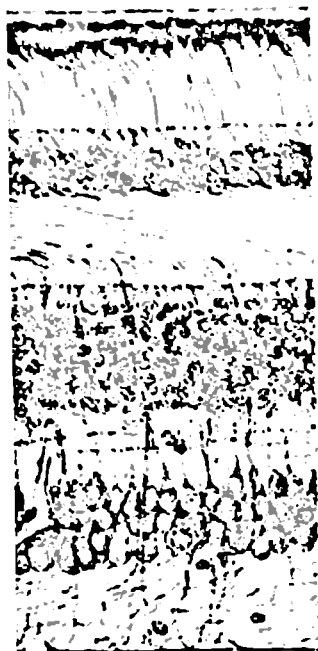
კატარატი კალინიასთან

კატარაქტა – უმეტეს შემთხვევაში ასაკობრივად იღვწის მდგომარეობაა, რომელიც ბროლის შემდგომი ფენის მიზეზი შეიძლება გახდეს ბროლში პიგმენტის ან სხვა ნივთიერების დაგროვება, ისევე როგორც ულტრაიისფერი გამოსხივების ჰარბი ზემოქმედება. კატარაქტა ნაკლებად ექვემდებარება თერაპიულ მკურნალობას. ქირურგიული ჩარევით შემდგომულ ბროლს ხელაღწერი ბროლით ცვლიან.

ბაღურა გარსი ორი ნაწილისაგან შედგება. უკანა ნაწილი სინათლის მიმართ მგრამობიარეა. წინა ნაწილი, რომელიც სინათლის შეგრამებაში არ მონაწილეობს, ცილიარული სხეულის შიგნითა შრესა და ფერადი გარსის უკანა ნაწილს ეხება.

ბაღურა გარსის შემადგენლობაში არსევენ გარეთა ანუ ჩხირებისა და კოლებების შრეს (ფოტორეცეპტორების შრე), შუამდებარე ანუ ბიპოლარული ნეირონების შრეს, რომლის უჯრედებიც ფოტორეცეპტორებს განგლიურ უჯრედებთან აკავშირებს და შიგნითა, ანუ განგლიურ შრეს, რომელშიც განგლიური უჯრედები მდებარეობს. ამ უკანასკნელთა აქსონები მხედველობის ნერვს ქნის. სულ მთლიანად ბაღურაში 10 შრე განირჩევა (სურ. 24-12). ესენია: პიგმენტური შრე, ჩხირების და კოლებების შრე, გარეთა საზღვროვანი ფირფიტა, გარეთა მარცვლოვანი შრე, გარეთა ბადებრივი შრე, შიგნითა მარცვლოვანი შრე, შიგნითა ბადებრივი შრე, განგლიური შრე, მხედველობის ნერვის ბოჭკოების შრე და შიგნითა საზღვროვანი ფირფიტა.

ბაღურა გარსი წინიდან პიგმენტური ეპითელიუმით არის დაფარული. პიგმენტური ეპითელიუმში ცილინდრული ფორმის უჯრედებით იქმნება (სურ. 24-13). უჯრედების ბაზალური ნაწილები ბრახის მემბრანას მჭიდროდ ეკერის. ამ მიდამოში უჯრედის მემბრანა მრავლობით ინეაგინაციას ქნის, სადაც დიდი რაოდენობით მიტოქონდრიები მდებარეობს. უჯრედების გვერდით ზედაპირებზე ბრმა და შეწებების სარტყლები, დენმოსომები და ნექსუსები. პიგმენტური ეპითელიური უჯრედების ციტოპლაზმა შეიცავს კარგად განვითარებულ გლუვ ენდოპლაზმურ ბადეს, სადაც, როგორც ეარაუდობენ, ვიტამინ A-ს სათანადო გარდაქმნა მიმდინარეობს. აქედან ვიტამინი A ფო-



პიგმენტური
ეპითელიუმი

ჩხირებისა და
კოლბების შრე

გარეთა საზღვროვანი
ფორფიტა

გარეთა მარცვლოვანი შრე

გარეთა ბადებრივი შრე

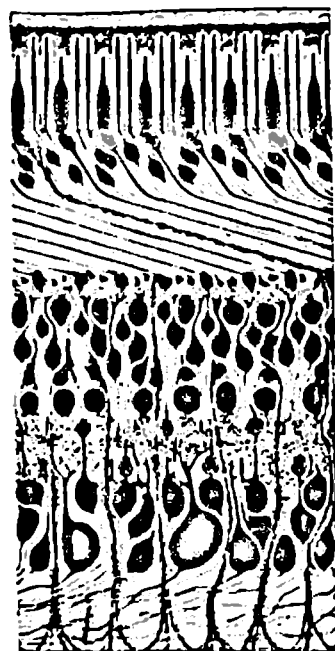
შენთია მარცვლოვანი
შრე

შენთია ბადებრივი შრე

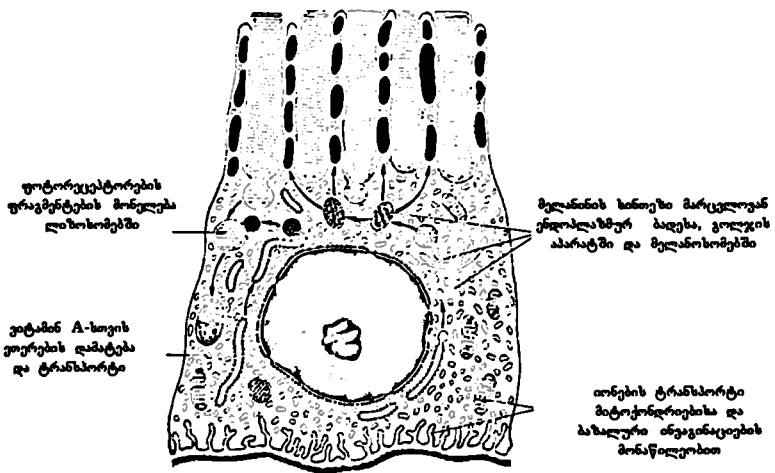
განკლური შრე

ნერეული ბოქოების შრე

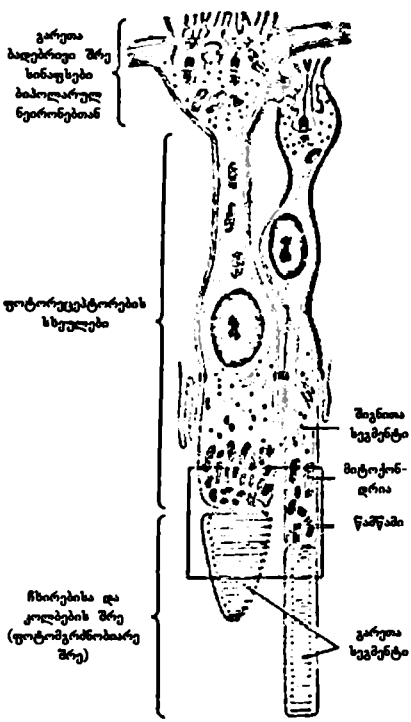
შენთია საზღვროვანი
ფორფიტა



სურ. 24-12. ადამიანის ბადურას ჰისტოლოგიური შენება (მარცხნივ) და სქემატური გამო-
სახულება (მარჯვნივ) (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).



სურ. 24-13. პიგმენტური ეპითელიური უჯრედის აგებულების სქემა
(L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით).



ჩხირებისა და კოლბების შრესა და ბიპოლარული ნეირონების შრეს შორის გარეთა ბადებრივი შრეა, სადაც აღნიშნული უჯრედების აქსონები და დენდრიტები სინაფსურ კავშირებს ქმნის. ბიპოლარული ნეირონების აქსონები განგლიური უჯრედების დენდრიტებთან კავშირს ამყარებს და შიგნითა ბადებრივი შრეს ქმნის.

ჩხირებსა და კოლბებს სახელწოდება ფორმის გამო აქვთ შერჩეული (სურ.24-14). ჩხირისებრი უჯრედები წერილი და გრძელია უჯრედები და ორი სეგმენტისაგან შედგება. შიგნითა სეგმენტი დიდი რაოდენობით გლიოკაენსა და მიტოქონდრიებს შეიცავს, გარეთა სვემენტში მდებარეობს პიგმენტი როდოფსინი, რომელიც ვიზუალური სტიმულის წარმოქმნაში მონაწილეობს. როდოფსინის შემადგენლობაში ვიტამინ A-ს ალდეჰიდი შედის. ადამიანის ბაღურა 120 მილიონამდე ჩხირისებრ უჯრედს შეიცავს. ისინი სინათლის მიმართ უკიდურესად მგრძობიარეა და სიბნელის ან ღამის მხედველობის პროცესში დიდ როლს ასრულებენ.

კოლბები ასევე წაგრძელებული ფორმის უჯრედებია, თუმცა ფორმით განსხვავდება ჩხირებისაგან. მათ შემადგენლობაში პიგმენტი იოდოფსინი შედის და მისი მაქსიმალური მგრძობიარეობა ხილული სპექტრის წითელ, მწვანე და ლურჯ რეგიონებში ელინდება.

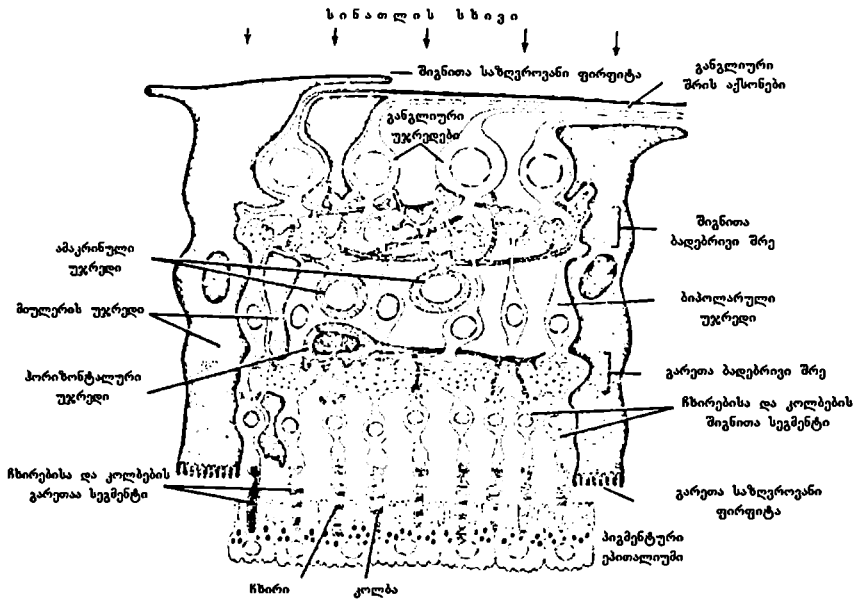
ბიპოლარული უჯრედების შრეში ორი სახის უჯრედები განირჩევა (სურ. 24-15). ესენია დიფუზური ბიპოლარული უჯრედები, რომლებიც სინაფსურ კავშირს ორ ან მეტ ფოტორეცეპტორთან ამყარებს და მონოსინაფსური ბიპოლარული უჯრედები, რომლებიც მხოლოდ ერთი ფოტორეცეპტორის აქსონთან და ერთი განგლიური უჯრედის დენდრიტთან ამყარებს კავშირს.

ზემოთ ჩამოთვლილი უჯრედების გარდა ამ შრეებში დამატებით გვხვდება:
 > პორიზონტული უჯრედები, რომ-

სურ. 24-14. ჩხირების (მარჯვნივ) და კოლბების (მარცხნივ) ულტრამიკროსკოპული აგებულების სქემა (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით).

ტორეცეპტორებს გადაეცემა.
 უჯრედის აპიკალური ნაწილი მიკროზაოვებსა და ცილინდრული ფორმის გამონაზარდებს ქმნის, რომლებიც ჩხირებისა და კოლბების წვერებს გადაფარავს. ციტოპლაზმის აპიკალურ ნაწილში და მიკროზაოვებში მელანინის მარცვლებია. ფოტორეცეპტორების სტიმულაციის შემდეგ, მელანინი სინათლის აბსორბციას ახდენს.

ბაღურა გარსის ოპტიკური ნაწილი რთული სტრუქტურაა, რომელიც სულ მცირე 15 ტიპის ნეირონს შეიცავს. ეს უჯრედები ერთმანეთთან 38-მდე განსხვავებული ტიპის სინაფსურ კავშირს ქმნის.



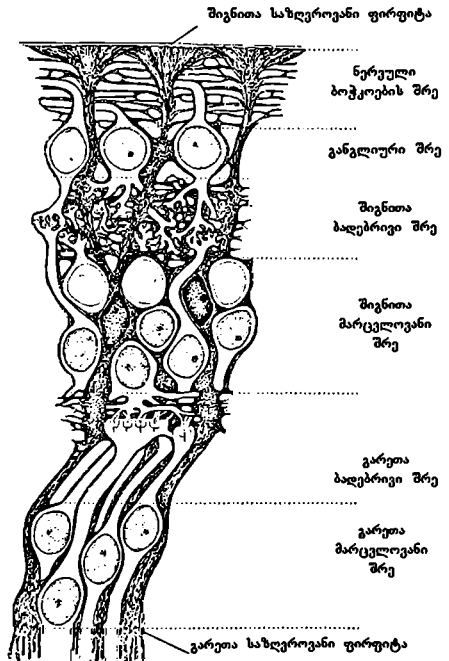
სურ. 24-15. ბადურას ნეირონების სამი შრის სქემატური გამოსახულება (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით).

ლებიც კაეშირს ამყარებს სხვადასხვა ფორმის ცეპტორებს შორის. მათი ზუსტი დანიშნულება უცნობია, თუმცა შესაძლოა ისინი სტიმულის ინტეგრაციაში მონაწილეობდნენ.

> **ამაკრინული უჯრედები**, რომლებიც სხვადასხვა სახის ნეირონებია და განგლიურ უჯრედებს აკავშირებს ერთმანეთთან. მათი ფუნქცია ასევე უცნობია.

> **საყრდენი უჯრედები** ნეიროგლიური უჯრედებია. მათ შემადგენლობაში ასტროციტებსა და მიკროგლიასთან ერთად დიდი ზომის მიულერის უჯრედებიც შედის (სურ. 24-16). მიულერის უჯრედები ბადურას მთელ სისქეს – შიგნითა საზღვროვანი ფირფიტიდან გარეთა საზღვროვანი ფირფიტამდე – იკავებს. მიულერის უჯრედებისა და ფორმალდეჰიდროვანი უჯრედების ადჰეზია გარეთა საზღვროვანი ფირფიტის ზონაში ხდება. შიგნითა

სურ. 24-16. მიულერის უჯრედის (მუქი უჯრედი) ურთიერთობა ბადურას ნეირონებთან.



სახდეროვანი ფირფიტა მიუღერის უჯრედებს ისა და განგლოური უჯრედების შეწყობების ზონას წარმოადგენს. ცნს-ს გლიური უჯრედების მსგავსად, მიუღერის უჯრედები ბადურას ნეირონებს იცავს, კვებავს და საყრდენს უქმნის.

განგლიური შრის უჯრედების აქსონები იკრიბება ბადურის სპეციალურ რეგიონში, სადაც **მხედველობის ნერვს** ქმნის. ამ უბანში რეცეპტორები არ არის, რის გამოც მას **ბრმა ხალს** (სხვაგვარად მხედველობის ნერვის დერიდს ან მხედველობის ნერვის თავს) უწოდებენ. განგლიური უჯრედები ტიპური ნერვული უჯრედებია. ისინი ბიპოლარული ნეირონების მსგავსად დიფუზური ან მონოსინაფსური ტიპისაა.

თმალის დამცმარა აპარატი

თვალის წინა ზედაპირი რქოვანამდე დაფარულია თხელი, გამჭვირვალე ლორწოვანი მემბრანით, რომელსაც კონიუნქტივა ეწოდება. ეს გარსი შიგნიდან ქუთუთოებსაც ამოფენს. იგი იქმნება მრავალშრიანი ცილინდრული ეპითელიუმით, რომლის შემადგენლობაშიც დიდი რაოდენობით ფილისებური უჯრედებია. მის ქვეშ ფაშარშემავრთქსოვილოვანი საკუთარი ფირფიტაა.

კანონიერი კლინიკასტაბ

კონიუნქტივით – თვალის ლორწოვანი გარსის ანთებაა. დაავადება შეიძლება გამოწვეული იყოს სხვადასხვა ბაქტერიების, ვირუსების, ალერგენებისა და პარაზიტების მოქმედებით. კონიუნქტივითის ზოგიერთი ფორმა გადამდებია. მკურნალობის გარეშე კონიუნქტივითი შეიძლება სიბრძავეის მიზეზი გახდეს.

ქუთუთოები

ქუთუთო თვალს იცავს. ქუთუთოს კანი რბილია და ელასტიური. მის შემადგენლობაში სამი სახის (მეიბომის, მოლისა და ცეისის) ჯირკვალი შედის. მეიბომის ჯირკვლები ქონის ჯირკვლებია. ცეისის ჯირკვლები

სახეცელილი ქონის ჯირკვლებია, რომელთა სადინრები წაშწამების ფოლიკულებთან არის დაკავშირებული. მოლის ჯირკვლები საოფლე ჯირკვლებია. ქუთუთოს შიგნითა ზედაპირი კონიუნქტივით არის დაფარული.

საცრემლე აპარატი

საცრემლე აპარატი საცრემლე ჯირკვლებს, სადინრების, საცრემლე პარკის და ცხვირ-ცრემლის სადინრისაგან შედგება.

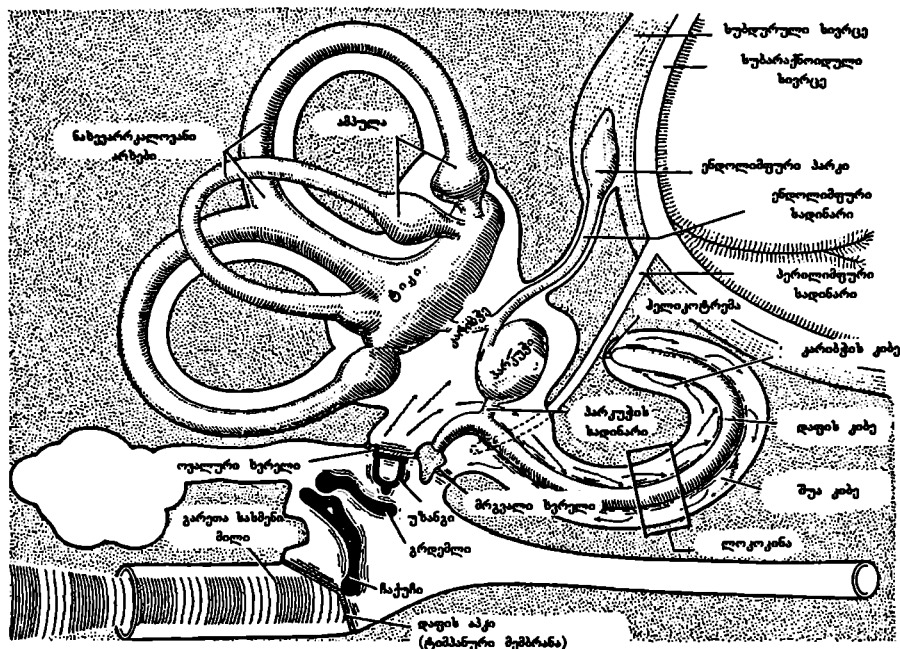
საცრემლე ჯირკვალში ცრემლის წარმოქმნა ხდება. იგი თვალბუდის ზემო, საფეთქლის ნაწილში მდებარეობს. ეს ალვეოლური მილაკოვანი ჯირკვალაია, რომლის სეკრეციული ტერმინალური ნაწილი სეროციტებით იქმნება. მათ გარშემო კარგად განვითარებული მიოეპითელური უჯრედებია. ტერმინალური ნაწილებიდან იწყება საცრემლე სადინრები (კანალიკულები), რომლებიც მრავალშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმით არის ამოფენილი. სადინრები ერთმანეთს უერთდება და საცრემლე პარკში შედის. ეს უკანასკნელი ცრემლის გამომტანი გზის გაფართოებული უბანია, რომელიც საცრემლე ფოსოში მდებარეობს. საცრემლე პარკი ცხვირ-ცრემლის სადინარში გრძელდება. ორივე მათგანი მრავალრიგოვანი მოციმციმე ეპითელიუმით არის ამოფენილი. ცრემლი დიდი რაოდენობით ლიზოციმს შეიცავს, რომელიც დამცველობით ფუნქციას ასრულებს.

ყური

(პარაიზჭი — ლოკოინის აპარატი)

ამ აპარატის ფუნქცია სმენასა და წონასწორობის დაცვასთან არის დაკავშირებული. ორგანო სამი – **გარეთა, შუა და შინითა** ნაწილებისაგან შედგება (სურ. 24-17).

გარეთა ყური ყურის ნივარისა და გარე-



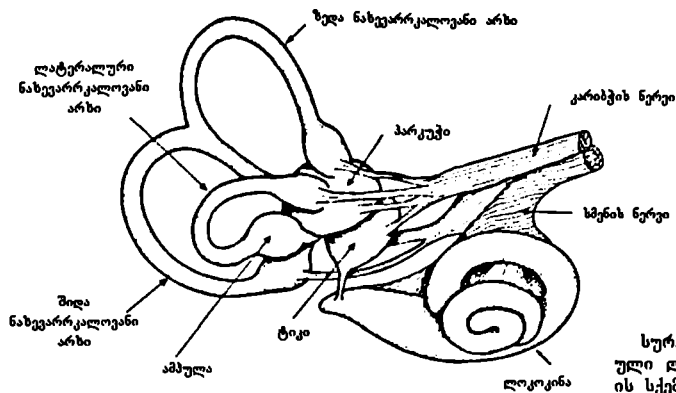
სურ. 24-17. ყურის (კარიბჭე - ლოკონის აპარატის) აგებულების სქემა. (L.C.Junqueira, J.Carniero, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით).

თა სასმენი ხერეღისაგან შედგება. ყურის ნიჲარა ელასტიური ხრტილის უსწორმასწორო ფორმის ფირფიტაა, რომელიც გარედან კანით არის დაფარული.

გარეთა სასმენი ხერეღი ზედაპირიდან საფეთქლის ძელის სისქეში შედის და ტიმპანურ მემბრანასთან თავდება. ხერეღი მრავალშიანი ბრტყელი ეპითელიუმით არის ამოფენილი, რომლის ქვემოთ შემავრთებელ ქსოვილში თმის ფოლიკულები, ქონის ჯირკელები და სახეცველილი საოფლე ჯირკელები მდებარეობს. არხის ბოლოში ოვალური ფორმის მემბრანაა, რომელსაც ტიმპანური მემბრანა ეწოდება. მისი გარეთა ზედაპირი ეპიდერმისის თხელი შრით არის დაფარული, შიგნით კი - ერთშიანი კუბური ეპითელიუმით. მათ შორის ფიბრობლასტე-

ბით, კოლაგენური და ელასტიური ბოჭკოებით მდიდარი შემავრთებელი ქსოვილია. ტიმპანური მემბრანა ბგერითი ტალღების რხევას შუა ყურის ძეღებს გადასცემს.

შუა ყური ან ტიმპანური ღრუ უსწორმასწორო ფორმის ღრუა, რომელიც საფეთქლის ძეღში ტიმპანურ მემბრანასა და შიგნითა ყურის ძეღთან ზედაპირს შორის მდებარეობს. წინიდან ოგი ევსტაქის ღულის მეშვეობით ხახას უკავშირდება, უკნიდან კი საფეთქლის ძელის დერილისებრ მორწში არსებულ პაერშემცველ სივრცეებს. შუა ყური ამოფენილია ერთშიანი ბრტყელი ეპითელიუმით, რომლის ქვეშ საკუთარი ფირფიტა მდებარეობს. ეს უკანასკნელი ქვეშმდებარე ძეღის პერიოსტუმს მჭიდროდ უკავშირდება სასმენი ხერეღის (ევსტაქის ღულის) მიდამო-



სურ. 24-18. ყურის მემბრანული ლაბირინთის აგებულების სქემა

ში ეპითელიუმში თანდათან მრავალრიგიან მოციმციმე ეპითელიუმში გადადის. შუა ყურის მედიალურ ძელოვან კედელში მემბრანით დაფარული ორი მიდამოა, რომელსაც *ოვალური* და *მრგვალი ხერხელი* ეწოდება. ტიმპანური მემბრანა ოვალურ ხერხელთან სამი ძლით: ჩაქუჩით, გრდემლითა და უხანგით არის დაკავშირებული. მათი მეშვეობით ტიმპანურ მემბრანაში წარმოქმნილი მექანიკური ვიბრაცია შიგნითა ყურს გადაეცემა.

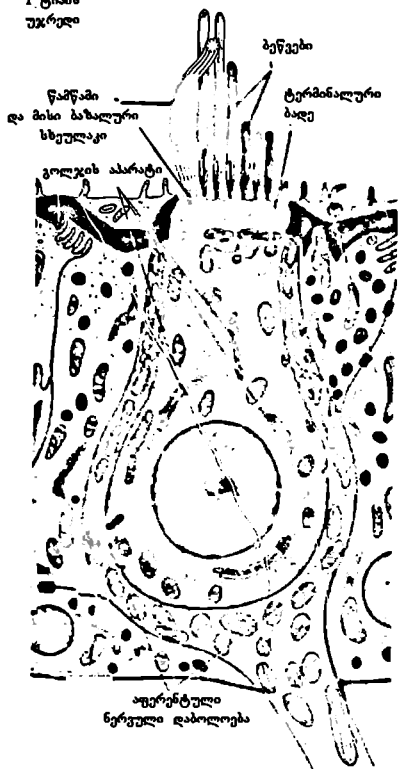
შიგნითა ყური ორი ლაბირინთისაგან შედგება. *ძელოვანი ლაბირინთი* საფეთქლის ძელის შიგნით მდებარე რამდენიმე სივრცისაგან შედგება. იგი *მემბრანულ ლაბირინთს* უქმნის კედელს. მემბრანული ლაბირინთი ეპითელიური ქსოვილით არის ამოფენილი. მასში ორი სპეციალური რეგიონი – *ტიკი* და *პარაკუჭი* მდებარეობს. ტიკიდან სამი *ნახევარკალოვანი არხი* გამოდის, ხოლო პარაკუჭიდან *ლოკოინას არხი* იწყება (სურ. 24-18). თოთოეულ ამ უბანში ეპითელიუმში შეიცავს სპეციალურ სენსორულ უჯრედებს, რომლებიც ტიკისა და პარაკუჭებში *სმენის ხალს*, ნახევარკალოვან არხებში *სმენის ქედს*, ხოლო ლოკოინას არხში – *კორტის ორგანოს* ქმნის.

ტიკისა და პარაკუჭის კედელი თხელი შემაერთებელი ქსოვილით იქმნება, რომელიც შიგნიდან ერთშირიანი ბრტყელი ეპითელიუმით არის დაფარული. ტიკისა და პარაკუჭის კედელში გაფანტულია მცირე უბნები – *სმენის ხალხები*, სადაც ნეიროეპითელიური უჯრედები მდებარეობს. პარაკუჭში ხალხები ფუძეში, ტიკში კი – ლატერალურ კედლებში, ერთმანეთის პერპენდიკულარულად მდებარეობს. ხალხები ყველა უბანში ერთნაირი ჰისტოლოგიური შენებით ხასიათდება.

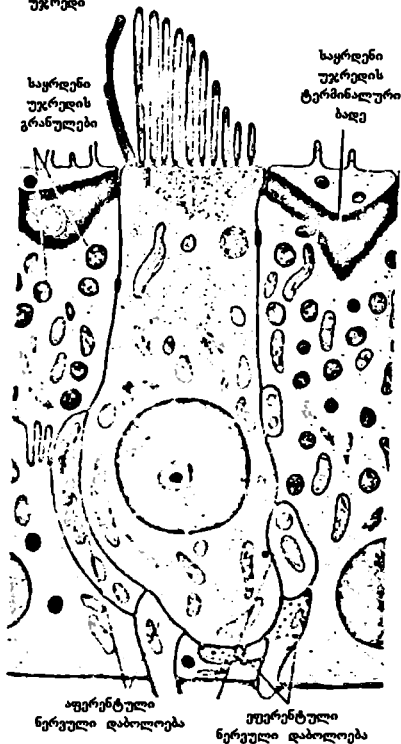
ხალხების შემადგენლობაში *ორი ტიპის რეცეპტორული უჯრედი*, *საყრდენი უჯრედები*, *აფერენტული* და *ეფერენტული ნერვული დაბოლოებები* შედის.

რეცეპტორული უჯრედები (*ბეწეიანი უჯრედები*) 40-80 გრძელ უმოძრაო სტერეოცილიას და ერთ წამწამს (კინოცილიას) შეიცავს. სტერეოცილიები სპეციალიზებული მიკროხაოებია. უჯრედის ზედაპირზე ისინი სიმაღლის მიხედვით მზარდ რიგებს ქმნიან. ყველაზე გრძელი (დაახლოებით 100 მკმ სიგრძის) სტერეოცილიები წამწამის მახლობლად მდებარეობს. წამწამს ტიპური შენება აქვს, თუმცა მიკრომილაკების ცენტრალური წყვილი მოკლეა და პროქსიმალური სეგმენტის მახ-

I ტიპის უჯრედი



II ტიპის უჯრედი



სურ. 24-19. I და II ტიპის ბეწვიანი უჯრედების აგებულების სქემა (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

ლობლად თავედება. კინოცილია, მიუხედავად სახელწოდებისა, უმოდრაოა.

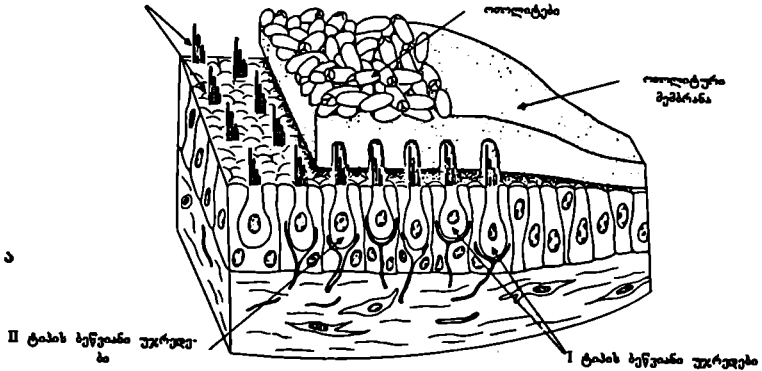
ბეწვიანი უჯრედების ორ ტიპს არჩევენ (სურ. 24-19). პირველი ტიპის უჯრედებთან მოდის ერთი აფერენტული ნერეული დაბოლოება, რომელსაც ფიალისებრი ფორმა აქვს და უჯრედის მთელ ბაზალურ ნაწილს ეკერის გარს. მეორე ტიპის უჯრედს რამდენიმე აფერენტული ნერეული დაბოლოება აქვს. ორივე ტიპის უჯრედთან მოდის ეფერენტული ნერეული დაბოლოებები, რომლებსაც, როგორც ვარაუდობენ, მაინვიბირებელი მოქმედება აქვთ.

ბეწვიან უჯრედებს შორის საყრდენი უჯრედები მდებარეობს. ისინი მიკროსაოე-

ბის მქონე ცილინდრული ფორმის უჯრედებია. ნეიროეპითელიუმი ზემოდან სქელი გლიკოპროტეინული შრით არის დაფარული, რომელსაც, საყარაუდოდ, საყრდენი უჯრედები გამოიმუშავენს. ამ შრეზე *ოთოლიტებად* წოდებული კალციუმის კარბონატის კრისტალები მდებარეობს (სურ. 24-20).

ნახევარკალოვან არხებში მგრანობიარე რეცეპტორები თითოეული მათგანის გაგანიერებულ ნაწილში - *ამპულაში* მდებარეობს. ამპულები ნახევარკალოვანი არხების ტიკთან შეერთების ადგილის მახლობლად მდებარეობს. თითოეული ამპულის ფუქეში

სტეროცილები



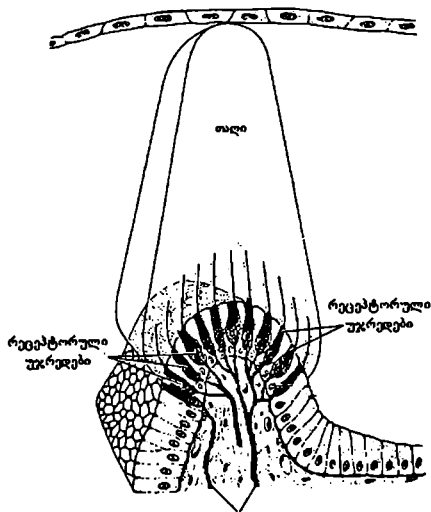
სურ. 24-20. ა. ტივის სმენის ხალის სქემატური გამოსახულება. ნაჩვენებია ოთოლიტური მემბრანისა და ბუწიანი უჯრედების ურთიერთობა (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით). ბ. სმენის ხალის ზედაპირი ოთოლიტებით. სკანოგრამა (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით).

განივი შემადღებაა, რომელსაც *სმენის ქედი* ეწოდება. სმენის ქედი არხის სიგრძივი ღერძის პარალელურად მდებარეობს. მის შემადგენლობაში ბუწიანი მგრძობიარე უჯრედები და საყრდენი უჯრედები შედის. სმენის ქედის ნეიროეპითელიუმი დაფარულია გლიკოპროტეინული შრით, რომელიც სმენის ხალის ანალოგიურ შრეს სისქით ბევრად აღემატება. ამ შრეს კონუსის ფორმა აქვს და თადი (კუპულა) ეწოდება. იგი ოთოლიტური მემბრანით დაფარული არ არის (სურ. 24-21).

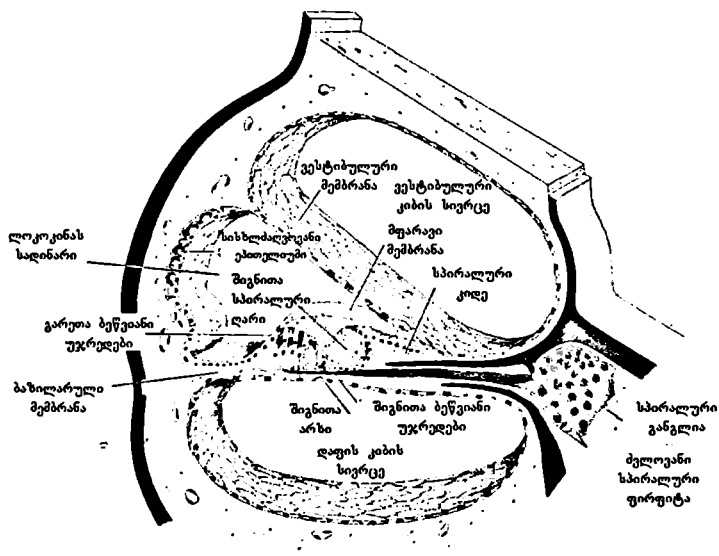
ენდოლიმფის სადინარი და ენდოლიმფის

ფის პარკი ენდოლიმფით არის საესე. სადინარი ამოფენილია ერთშირანი ბრტყელი ეპითელიუმით, რომელიც პარკთან მიახლოებისას ცილინდრული ეპითელიუმით იცვლება. ცილინდრული უჯრედების ნაწილს აპიკალურ ზედაპირზე მიკროსაოები, ციტოპლაზმაში კი - დიდი რაოდენობით პინოციტოზური ბუშტუკები და ეაკულები აქვს ვარაუდობენ, რომ ეს უჯრედები ენდოლიმფის აბსორბციასა და მასში მოხვედრილი უჯრედული ნარჩენებისა თუ სხვა უცხო ნაწილაკების ენდოციტოზს ახორციელებს.

პარკუჭის გაფართოებულ ნაწილში *ლო-*



სურ. 24-21. სმენის ქედის აგებულების სქემა (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით).

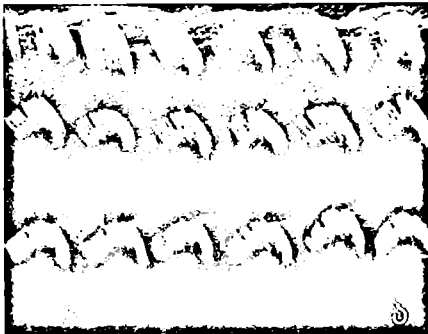


სურ. 24-22. ლოკოკინას აგებულების სქემა (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994. Sivia Collard Keene-ის ნახატი).

კოკინას არხი მდებარეობს. იგი ბგერის მაღალსპეციალიზებულ რეცეპტორს წარმოადგენს.

ლოკოკინას არხი დაახლოებით 35 მმ სიგრძისაა. მას გარს სპეციალური პერილიმფური სივრცე აკრავს. ლოკოკინას არხი სამ სივრცედ იყოფა. ზედა სივრცეს კარიბჭის კიბის (scala vestibuli) სივრცე, შუას – ლოკოკინას სადინარი (scala media), ქვედას კი – დაფის კიბის (scala tympanica) სივრცე ეწოდება (სურ. 24-22).

ლოკოკინას სადინარი ენდოლიმფას შეიცავს და ლოკოკინას მწვერვალში ბოლოვდება. დანარჩენი ორი სივრცე პერილიმფას შეიცავს. მათი დასაწყისი ოვალურ ხერელთან, დაბოლოება კი – მრგვალ ხერელთან მდებარეობს. ლოკოკინას მწვერვალში ისინი ერთმანეთს მცირე ხერელის – პელიკორტემას მეშვეობით უკავშირდებიან.



სურ. 24-23. გარეთა (ა) და შიგნითა (ბ) ბეწვიანი უჯრედების სკანოგრამა. გარეთა უჯრედები 3, შიგნითა უჯრედები კი – ერთ რიგს ქმნის (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

ლოკოკინას სადინარი ეესტიბულური კიბისაგან ეესტიბულური მემბრანით არის გამოყოფილი. ეესტიბულური (რეისნერის მემბრანა) ბრტყელი ეპითელიუმის ორი შრით იქმნება. ერთი ეესტიბულური კიბის, მეორე კი ლოკოკინას სადინარის კედლის წარმოქმნის. ლოკოკინას სადინარის ლატერალური კედელი დაფარულია უწვეულო, სისხლძარღვოვანი ეპითელიუმით (stria vascularis). მის შემადგენლობაში სამი ტიპის – კიდურა, შუამდებარე და ბაზალური უჯრედები შედის. კიდურა უჯრედები იონებისა და წყლის აქტიურ ტრანსპორტში მონაწილეობს და, როგორც ვარაუდობენ, ენდოლიმფის სპეციფიურ იონურ შედგენილობას განსაზღვრავს.

დაფის კიბის სივრცისაგან ლოკოკინას სადინარს გამოყოფს დაფის კედელი ანუ სპირალური მემბრანა. დაფის კიბის სივრცის მხრიდან იგი ერთშიანი ეპითელიუმით არის დაფარული. ეპითელიუმის ქვეშ მდებარეობს ბაზილარული მემბრანა, რომელზეც სმენის სპეციალური რეცეპტორები ე.წ. კორტის ორგანოა განთავსებული.

ბაზილარული მემბრანა კერატინის მსგავს ფიბრილებს შეიცავს. მასზე ორი ტიპის – გარეთა და შიგნითა ბეწვიანი უჯრედები და სხვადასხვა ტიპის საყრდენი უჯრედები მდებარეობს. გარეთა ბეწვიანი უჯრედები 3-5, შიგნითა ბეწვიანი უჯრედები კი – მხოლოდ ერთ რიგს ქმნის (სურ. 24-23).

ორივე ტიპის უჯრედები ცილინდრული ფორმისაა. მათი აპიკალური ზედაპირები შეიცავს სტერეოცილიებს, რომელთა სიმაღლე რიგის დასაწყისიდან ბოლოს მიმართულებით მატულობს. კარიბჭის რეცეპტორული უჯრედებისაგან განსხვავებით, ლოკოკინას ბეწვიანი უჯრედები კინოცილიას არ შეიცავს.

ბეწვიანი უჯრედების ყველაზე მაღალი სტერეოცილიები გლიკოპროტეინებით მდი-

დარ საფარ მემბრანას ეხება. საფარი მემბრანის გლიკოპროტეინებს სპირალური კიდის უჯრედები გამოიმუშავენ.

როგორც შიგნითა, ისე გარეთა ბეწვიან უჯრედებზე აფერენტული და ეფერენტული ნერეული ბოჭკოები ბოლოვდება. შიგნითა ბეწვიან უჯრედებში აფერენტული დაბოლოებები ჭარბობს. ამ მორფოლოგიური თავისებურების ფიზიოლოგიური მნიშვნელობა გაურკვეველია. კორტის ორგანოს აფერენტული ნეირონების პერიკარიონები სპირალურ განვლიას ქმნის.

საყრდენ უჯრედებს შორის შიგნითა და გარეთა სექტისებრ უჯრედებს, შიგნითა და გარეთა ფალანგის უჯრედებს და პენ-

ზინის უჯრედებს არჩევენ.

ბგერით რხევებს, დაფის აკის მეშვეობით, სასმენი ძელები (ჩაქური, გრდემლი და უზანგი) მოძრაობაში მოყავს. პაერის მექანიკური მოძრაობა მათი საშუალებით შიგნითა ყურის სითხეებს (ენდო- და პერილიმფას) გადაეცემა. აღნიშნული სითხეების წნევის ცვლილება კარიბჭისა და ბაზილარული მემბრანების გასწვრივ ერცვლდება. ბაზილარული მემბრანის მოძრაობა ბეწვიანი უჯრედების მდგომარეობას ცვლის, რაც მათში მემბრანული პოტენციალის ცვლილებასა და ნეიროტრანსმიტერის გამოყოფას იწვევს. ეს უკანასკნელი სპირალური განვლიის ბიოლარულ ნეირონებში წარმოქმნის მოქმედების პოტენციალს.

<p>ააშშ-ში კლინიკასთან</p> <p>მენიერის დაავადება – ენდოლიმფურ სადინარში ჭარბი სითხის დაგროვებით გამოწვეული დაზიანება, რომელსაც თან ახლავს სმენის დაკარგვა, თავბრუსხვევა, ყურებში შუილი, გულისრევა და დებინება. გარკვეული თერაპიული საშუალებები თავბრუსხვევისა და გულისრევის მოფლენების უკუგანეთარებას იწვევს. განსაკუთრებით მძიმე შემთხვევებში შესაძლოა ნახევარკალოვანი არხების ქირურგიული ამოკვეთა გახდეს აუცილებელი.</p>

- Albeda S.M., Buck C.A. Integrins and other cell adhesion molecules // FASEB J, 1990, v.4, p.2868-2880
- Babier B.M., Gold D.W. Production, distribution and fate of neutrophils // Williams Hematology, 1995, 5-th edition, p. 773-779.
- Bellairs R. The primitive streak. *Anat Embryol.* 1986, 174, 1 – 7.
- Berbenkova V. Ultrastructure of the human APUD cells // *Folia Med (Plovdiv)* 1997, 39 (2), 78-83.
- Berg J.S., Farel P.B. Developmental regulation of sensory neuron number and limb innervation in the mouse // *Brain Res. Dev. Brain Res.* 2000, 125, 21-30.
- Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994
- Bowen I.D., Bowen S.M., Jones A.H. Mitosis and apoptosis // *Matters of life and death.* London, Chapman and Hall, 1998.
- Brenner B.M., Rector F.C. The Kidney // 5-th edition, Philadelphia, W.B. Saunders Co, 1996.
- Brodsky F.M., Guagliardi L. The cell biology of antigen processing and presentation // *Annu. Rev. Immunol.*, 1991, 9, 707-744.
- Bronner-Fraser M. Environmental influences on neural cell migration. *J. Neurobiol.*, 1993, 24, 233-239.
- Butcher E.C., Picker L.J. Lymphocyte homing and homeostasis // *Science*, 1996, 272, 6-66.
- Callewaert B. et al. Ehlers-Danlos syndromes and Marfan syndrome. *Best Pract Res Clin Rheumatol.* 2008 Mar;22(1):165-89.
- Coskun U. Serum P-selectin, soluble vascular cell adhesion molecule-I (s-VCAM-I) and soluble intercellular adhesion molecule-I (s-ICAM-I) levels in bladder carcinoma patients with different stages. *Int Immunopharmacol.* 2006 Apr;6(4):672-7. Epub 2005 Nov 28
- Elgert K. D. Immunology. Understanding the immune system 1996.
- Ferr M.A. The structure of human IgA // *Biochem. J.* 1990, 271, 285-296.
- Flesh F. M., Gadella B.M Dynamics of the mammalian sperm plasma membrane in the process of fertilization // *Rev. on biomembranes*, 2000, v. 1469 (3), p. 197-235.
- Fujita E. et al., Distribution of RA175/TSLC1/SynCAM, a member of the immunoglobulin superfamily, in the developing nervous system. *Brain Res Dev Brain Res.* 2005 Feb 8;154(2):199-209. Epub 2004 Dec 28.
- Fujita E. et al., Oligo-astheno-teratozoospermia in mice lacking RA175/TSLC1/SynCAM/IGSF4A, a cell adhesion molecule in the immunoglobulin superfamily. *Mol Cell Biol.* 2006 Jan;26(2):718-26
- Gartner L.P., Hiatt H.L. Color textbook of Histology, 3-rd edition, 2007
- Goodman C.S. Mechanisms and molecules that control growth cone guidance // *Annu. Rev. Neurosci.*, 1996, 19, 341-348.
- Goraca A. New views on the role of Endothelin // *Endocrine regulation*, 2002, 36, 161-167.
- Guyton A.C., Hall J.E. Textbook of Medical Physiology, 10-th ed., 2000.
- Hanani M., Yuang T., Cherkas P., Ledda M., Pannese E. Glial cell plasticity in sensory ganglia induced by nerve damage // *Neuroscience*, 2002, 114, 279-283.
- Helm B., Marsh P., Vercelli D. et al. The mast cell binding site on human immunoglobulin E // *Nature*, 331, 180-183.
- Heritable collagen disorders: from phenotype to genotype. *Verh K Acad Geneesk Belg.* 1998;60(5):463-82; discussion 482-4.
- Hogg N., Berlin C. Structure and function of adhesion receptors in leukocyte trafficking // *Immunol. Today*, 1995, 16, 327-330.
- Horowitz A., Menice C. B., Laporte R., Morgan K. G. Mechanisms of smooth muscle contraction// *Physiol. Rev.* 1996, 76: 967
- Huo Y., Ley K. Adhesion molecules and atherogenesis. *Acta Physiol. Scand.* 2001, 173 (1), 35-43.
- Huxley H. E. A personal view of muscle and motility mechanisms // *Annu. Rev. Physiol.* 58. I. 1996
- Irving M. Piazzi G. Motions of myosin heads that drive muscle contraction// *News Physiol. Sci.* 12: 249, 1997
- Illario M., Amideo V., Casamassima A., Andreucci M., Matola T., Miele C., Rossi G., Vitale M. Integrin-dependent cell growth and survival are mediated by different signals in thyroid cells // *J Clin. Endocrinol.*, 2003, 88 (1), 260-269.
- Jacobson A. Somitomeres: mesodermal segments of vertebrate embryos. *Development*, 1988, 104, 209-215.
- Janeway Ch.A., Travers P., Walport M., Capra J.D., Immunobiology. The Immune system in Health and Disease, fourth edition, 1999.
- Junqueira L.C., Carneiro J Basic Histology, a text-atlas, 11-th edition, 2003
- Kali K., Szebenyl G, Dent E.W. Common mechanisms underlying growth cone guidance and axon branching // *J Neurobiol.* 2000, 44, 145-158.
- Kierszenbaum A. Cell biology an introduction to pathology, 2002

- Kisielow P., von Boehmer H. Development and selection of T cells; facts and puzzles // *Adv. Immunol.*, 1995, 58, 87-209.
- Kramer B.K., Ittner K.P., Beyer M.E., Hoffmeister H.M., Riegger G. Circulatory and myocardial effects of endothelin // *J Mol. Med.*, 1997, 75, 886-890.
- Larsen W.J. *Essentials of human embryology* Churchill Livingstone, 1998.
- Le R., Esquenazi S. Astrocytes mediate cerebral cortical neuronal axon and dendrite growth, in part, by release of fibroblast growth factor // *Neuro Res.*, 2002, 24 (1) 81-92.
- Leeson T.S., Leeson C.R., Paparo A.A. *Text/Atlas of histology* // W.B. Saunders Co, 1988.
- Lodish H., Berk H., Zipursky S., Matsudaira P., Baltimore D., Darnell J. *Molecular Cell biology* // W.H. Freeman and company, 2000.
- Luckett W.P. Origin and differentiation of the yolk sac and extraembryonic mesoderm in presomite human and rhesus monkey embryos // *Am. J. Anat.*, 1978, 152, 59-65.
- Moore K.L., Persaud T.V.N. *The developing human. Clinically oriented embryology* // 6-th edition, W.B. Saunders Company, 1998.
- McCance K.L., Huether S.E. *Pathophysiology. The biologic basis for disease in adults and children*, second edition, 1993.
- Mckay R.D.G. The origins of cellular diversity in mammalian central nervous system // *Cell*, 1989, 58, 815-822.
- Moller G. Accessory molecules in the immune response // *Immunol. Rev.* 1996, 153.
- Mousa S.A. *Cell adhesion molecules and matrix proteins*. Georgetown. TX: Landes, 1998.
- MÖller F., O'Rahilly R. The development of the human brain and the closure of the rostral neuropore at stage 11. *Anat. Embryol.*, 1986, 175, 205-211.
- Murakami Y. Involvement of a cell adhesion molecule, TSLC1/IGSF4, in human oncogenesis. *Cancer Sci.* 2005 Sep;96(9):543-52
- Pollack G. H. The cross-bridge theory // *Physiol. Rev.* 1983, V. 63 p. 1049.
- Perrios M. *Nuclear structure and function* // San Diego, Academic press. 1998.
- Reed E. Pyeritz Ehlers-Danlos Syndrome. *The New England Journal of Medicine* — March 9, 2000 — Vol. 342, No. 10.
- Reth M. The B-cell antigen receptor complex and coreceptors // *Immunol. Today*, 1995, 16, 310-313.
- Rougon G., Hobent O. New insights into the diversity and function of neuronal immunoglobulin superfamily molecules. *Annu Rev. Neurosci.* 2003, 26, 207-38
- Robey E., Fowlkes B.J. Selective events in T cell development // *Annu. Rev Immunol.* 12, 675-705.
- Roitt I., Brostoff J., Male D. *Immunology* 6-th edition, Mosby, 2006.
- Santos G.C., Zucoloto S. Gastrointestinal endocrine cells: brief history and main identification methods under light microscopy // *Arq Gastroenterol.*, 1996 33 (1), 36-49.
- Stevens A., Lowe J.S. *Human Histology*, second edition, Mosby, 1999.
- Schoenwolf, Bleyl, Brauer, Francis-West Larsaen's *Human Embryology*, 4-th edition, 2009.
- Volger H. Human blastogenesis. Formation of the extraembryonic cavities // 1987, 30, 1-10.
- Wells D. G., Fallon J.R. The state of the union neuromuscular junction. // *Curr. Biol.* 6: 1073. 1996.
- Wintz KWA: *Molecular mechanisms of signalling and membrane transport* // Berlin: Springer, 1997.
- Wolfe S. L., *Molecular and cellular biology*, Wadsworth Publishing Company, Belmont, California, 1993.
- Yamada D. et al. Disruption of spermatogenic cell adhesion and male infertility in mice lacking TSLC1/IGSF4, an immunoglobulin superfamily cell adhesion molecule. *Mol Cell Biol.* 2006 May;26(9):3610-24.
- Yazaki T et al. Cell adhesion proteins in the nervous system: immunoglobulin superfamily—structure, function and involvement in neurological diseases – *No To Hattatsu* , 1996, 28 (6) 475-83.

რ. რუხაძე

ხელმოწერილია დასაბუჯლად 20.04.2009 წ.
ქაღალდის ზომა 84x60, 1/8 ბეჭდვა ოფსეტური.
პირობითი ნაბეჭდი თაბაზი 54. სააღრ.-
საგამომცემლო 108. შეკვეთა №14. ტირაჟი 500



დაბეჭდა "საგამომცემლო-სარეკლამო კომპანია საუნჯის" სტამბაში