

# **GISTOLOGIYA, STITOLOGIYA VA EMBRIOLOGIYA**

Toshkent – 2018

**O‘ZBEKISTON RESPUBLIKASI OLIY VA O‘RTA  
TA‘LIM VAZIRLIGI**

**O‘ZBEKISTON RESPUBLIKASI SOG‘LIQNI SAQLASH  
VAZIRLIGI**

**Prof. Q.R.To‘xtayev tahriri ostida**

**Q.R. To‘xtayev, F.X. Azizova, M. Abduraxmanov,  
E.A. Tursunov, M.X. Raxmatova**

# **GISTOLOGIYA SITOLOGIYA, EMBRIOLOGIYA**

O‘zbekiston Respublikasi Oliy va o‘rta maxsus ta‘lim vazirligi  
tomonidan tibbiyot oliy ta‘lim muassasalarining barcha yo‘nalish  
talabalari uchun darslik sifatida tasdiqlangan

**«Tafakkur-bo‘stoni» nashriyoti  
Toshkent – 2018**

UO'K: 611.018(075.8)

KBK: 28.06

G 52

**Gistologiya, stitologiya va embriologiya** [Matn]:  
darslik / Q. R. To'xtayev va boshq. – Toshkent: «Tafakkur-  
bo'stoni», 2018. – 384 b.

Darslikda gistologiya, sitologiya va embriologiyaning asoslari bo'yicha zamonaviy ma'lumotlar keltirilgan. Unda ma'lum ketma-ketlikda hujayra biologiyasi, umumiy va xususiy gistologiya hamda odam embrional taraqqiyotining asoslari yoritilgan. Amaliy tibbiyot vazifalaridan kelib chiqqan holda, darslikning barcha bo'limlarida o'rganiladigan strukturalarga funksional yondashishga va ularning tibbiyot uchun ahamiyatiga alohida e'tibor qaratilgan. Darslik berilgan nazariy materialni o'zlashtirishni ancha engillashtiruvchi rasmlar va sxemalar bilan jihozlangan.

Darslikning mazmuni O'zbekiston Respublikasi sog'liqni saqlash vazirligi tomonidan umumiy amaliyot shifokorlari uchun gistologiya, sitologiya va embriologiya fanidan tasdiqlangan fan dasturiga to'la mos keladi. Darslik tibbiyot oliy ta'lim muassasalari talabalariga mo'ljallangan.

#### **Taqrizchilar:**

**A.Yu. Yuldashev**– tibbiyot fanlari doktori, professor, Toshkent Davlat stomatologiya instituti gistologiya va tibbiy biologiya kafedrasida professori.

**F.S. Oripov**– tibbiyot fanlari doktori, dotsent, Samarqand davlat tibbiyot instituti gistologiya kafedrasida mudiri

UO'K: 611.018(075.8)

KBK: 28.06

ISBN 978-9943-993-51-8

© Q. R. To'xtayev va boshq., 2018  
© «Tafakkur- bo'stoni» nashriyoti, 2018.

Ustozimiz, O'zbekiston Respublikasi  
Fanlar Akademiyasi akademigi  
*Komiljon Axmadjonovich Zufarovning*  
yorqin xotirasiga bag'ishlanadi

## SO'Z BOSHI

Gistologiya, sitologiya va embriologiya fundamental tibbiyotning eng muhim fanlaridan biri hisoblanadi. Tibbiyotning zaminii fanlaridan, xususan gistologiya va embriologiyadan, chuqur bilimga ega bo'lmay turib, zamon talablariga javob beruvchi umumiy amaliyot shifokori bo'lib etishishni tassavur ham qilish qiyin.

Ustozimiz akademik K.A. Zufarov tayyorlagan "Gistologiya" darsligining oxirgi nashri (1991-yil) chiqqanidan buyon oradan chorak asrdan oshiqroq vaqt o'tdi. Dinamik rivojlanuvchi fan bo'lgan gistologiya va embriologiya shu davr mobaynida ko'pgina yangi dalillar bilan boyidi. Zamonaviy tibbiyotning oxirgi o'n yilliklarda erishgan muvaffaqiyatlari (o'zak hujayralarni ajratib olish va amaliyotda qo'llash, transplantatsiya uchun to'qimalar etishtirish, ekstrakorporal urug'lantirish usullarini takomillash-tirish, o'smalarni immunogistokimyoviy tashxislash usullari va hokazolar) ko'p jihatdan gistologiya, sitologiya va embriologiya fani yutuqlarining mahsulidir.

Bularning bari o'zida gistologiya, sitologiya va embriologiya faninnig oxirgi yutuqlarini o'zida mujassamlashtirgan, hamda umumiy amaliyot shifokori tayyorlash bo'yicha qabul qilingan dastur talablariga to'la mos keluvchi yangi darslik yaratishni taqozo qildi. Toshkent tibbiyot akademiyasi va tibbiyot institutlarining gistologiya va embriologiya sohasida ko'p yillik ilmiy-pedagogik tajribaga ega bo'lgan bir guruh olimlari shu ma'suliyatli vazifani bajarishga kirishdilar. Mazkur darslikda gistologiya, sitologiya va embriologiyaning asoslari bo'yicha zamonaviy ma'lumotlar keltirilgan. Unda ma'lum ketma-ketlikda hujayra biologiyasi, umumiy va xususiy gistologiya hamda odam embrional taraqqiyotining asoslari yoritilgan. Amaliy tibbiyot vazifalaridan kelib chiqqan holda, darslikning barcha bo'limlarida



o'rganiladigan strukturalarga funksional yondoshishga va ularning tibbiyot uchun ahamiyatiga alohida e'tibor qaratilgan. Darslik berilgan nazariy materialni o'zlashtirishni ancha o'ng'aylashtiruvchi rasmlar va sxemalar bilan jihozlangan.

Darslikning mazmuni O'zbekiston Respublikasi sog'liqni saqlash vazirligi tomonidan umumiy amaliyot shifokorlari uchun gistologiya, sitologiya va embriologiya fanidan tasdiqlangan dasturga to'la mos keladi.

Tabiiyki, darslik ayrim nuqson va kamchiliklardan xoli bo'lmazligi mumkin. Shu tufayli barcha taklif va mulohazalar mualliflar tomonidan minnatdorchilik bilan qabul qilinadi.

# I BOB

## GISTOLOGIYA, SITOLOGIYA VA EMBRIOLOGIYA FANIGA KIRISH

### Gistologiya, sitologiya va embriologiya fani

Gistologiya (yunon. histos – to'qima, loges – ta'limot, fan) fani hujayra, to'qima va a'zo (organ)larning taraqqiyoti, tuzilishi hamda ularning hayot faoliyatlarini o'rganuvchi ta'limotdir. U boshqa fanlarning so'nggi yutuqlaridan foydalanib, o'ta tez rivojlanib bormokda. Gistologiya anatomiya, fiziologiya, biokimyo, patologik anatomiya kabi tibbiyot fanlari va biologiyaning turli sohalari bilan uzviy bog'langan. Hozirgi paytda gistologiya sitologiya, embriologiya, umumiy va xususiy gistologiyani o'z ichiga oladi.

Sitologiya hujayralarning taraqqiyoti, tuzilishi va faoliyatini o'rgansa, embriologiya (yunoncha qo'shma so'z bo'lib, em – ichida, brio – qobiq, birgalikda esa embrio – pusht, o'suvchi) odam va hayvonlar taraqqiyot qonuniyatlarini o'rganadi. Umumiy gistologiya, ya'ni to'qimalar haqidagi ta'limot turli a'zo to'qimalarining taraqqiyoti, tuzilishi hamda vazifalarini chuqur talqin qiladi. Xususiy gistologiya esa odam va hayvonlar ma'lum bir a'zolari va ular tashkil etgan sistemalarning taraqqiyoti, tuzilishi va hayot faoliyatini o'rganadi.

Gistologiya fanini bunday alohida kurslarga bo'lib o'rganish shartli hisoblanadi. Chunki organizm bir butun bo'lib, uning barcha qismlari bir-biri bilan o'zaro uzviy bog'langan. Hujayralar va hujayralararo modda to'qimalarni tashkil etsa, bir necha to'qimalar majmuasi ma'lum bir organ (a'zo) hosil qiladi. o'z navbatida organlar kelib chiqishi, tuzilishi va vazifasiga qarab ma'lum bir tizim (sistema)larga kiritiladi.

Gistologiyani o'rganishda, asosan, mikroskopik usuldan foydalaniladi. Elektron mikroskopning yaratilishi to'qima va a'zolaraning nozik tuzilishini o'rganish uchun keng yo'l ochib berdi. Oxirgi yillarda fan va texnologiyalarning rivojlanishi hujayra va to'qimalarda kechadigan jarayonlarni molekulyar-genetik darajada o'rganish imkoniyatlarini yaratdi.

To'qilmalarning tuzilishi va taraqqiyotini o'rganish CH. Darvnnning evolyusiya ta'limotiga asoslanib olib boriladi. Odam tanasini hosil qiluvchi hujayra, to'qima va organlar tarixiy taraqqiyot natijasida oddiylikdan murakkablikka – oliy shakl ifodasiga etishgan, organik tabiat yaratgan evolyusiya jarayonning mahsuli deb qaraladi.

To'qimalarni o'rganish tashqi muhit bilan uzviy bog'liq bo'lgan organizmning bir butunligi nuktai-nazaridan olib boriladi. Organizmning yaxlitligi esa barcha organ va sistemalar faolnyatinipg uygunligi hamda neyro-endokrin sistemalarning asosiy etakchilik roli bilan belgilanadi.

To'qimalarni funksional tomondan yondoshib o'rganish zamonaviy gistologiyaga xosdir. Hujayra, to'qima va a'zolar tuzilishinipg ular faoliyatiga bog'liq tomonini yorituvchi gistologiyadagi bu yo'nalish gistofiziologiya yoki funksional gistologiya deb ataladi. Struktura (tuzilma) va funksiya (faoliyat)ning chambars bog'liqligi qonuniyati gistologiyada yaqqol namoyondir. Tuzilma (struktura) – bu har qanday faoliyat (funksiya) ning material asosini (substratini) tashkil etadi. Masalan, nerv hujayralari va to'qimasidan tashkil topgan bosh mnya inson tafakkurining moddiy substrati hisoblanadi. Hujayralar yadrosi va organellalari organizmada kechadigan turli xil moddalar almashinuvi jarayonining struktur asosini tashkil etadi. Zamonaviy gistologiya, sitologiya va embriologiyada qo'llaniladigan gistokimyoviy, molekulyar-genetik va immuno-gistokimyoviy usullar faqatgina hujayra, to'qima va a'zolarining tuzilishini, ular faoliyati darajasini ko'rsatibgina qolmay, balki ro'y berayotgan jarayonlar qonuniyatlarini ochib berish va ularni boshqarish imkoniyatlarini yaratadi. . Gistologiya, sitologiya va embriologiya fani hal qilayotgan ilmiy muammolar nazariy va amaliy tibbiyotning ravnaqi uchun muhim ahamiyatga ega.

Gistologiya, sitologiya va embriologiya fani oldiga qo'yilgan muhim va hal etilishi lozim bo'lgan vazifalar quyidagilardir:

- odam va hayvonlar hujayra, to'qima va a'zolarining taraqqiyoti, differensiallanishi, tuzilishi va faoliyatining umumiy qonuniyatlarini ochib berish;

• yaxlit organizm miqyosida to'qima va a'zolar hayot faoliyatini boshqaruvchi mexanizmlarning struktur-funksional asoslarini o'rganish:

• turli xil to'qimalarning fiziologik va patologik holatlarda qayta tiklanish yoki regeneratsiya qilish qonuniyatlarini o'rganish hamda regeneratsiya jarayonlarining boshqarilish mexanizmlarini ochib berish;

• odam to'qimalari va a'zolarining yoshga qarab va turli sharoitlarga moslashuvida kuzatiladigan xususiyatlarini aniqlash;

• odam hujayralari, to'qimalari va a'zolarining embrional taraqqiyoti qonuniyatlarini va rivojlanish nuqsonlari kelib chiqishining struktur-funksional mexanizmlarini o'rganish;

• tashqi muhitdagi turli biologik, fizik va kimyoviy omillarining hujayra, to'qima va a'zolariga ta'sirini o'rganish.

Gistologiya, sitologiya va embriologiya fani, anatomiya, fiziologiya va biokimyó fanlari bilan bir qatorda, nazariy tibbiyotning asoslaridan biri bo'lib xizmat qiladi. Zamonaviy tibbiyotning aksariyat yutuqlari (o'zak hujayralarni ajratib olish va tibbiyotda qo'llash, turli xil o'smalarni tashhislash va davolash, ekstrakorporal urug'lantirish va boshqalar) ko'p jihatdan ushbu fanda ochib berilgan yangiliklar bilan bog'liqligi uning shifokor uchun naqadar muhim ekanligini tasdiqlaydi. Hozirgi kunda gistologik tekshirish usullari klinik tibbiyotda keng ko'lamda qo'llaniladi. Har xil klinik usullar bilan bir qatorda turli morfologik metodlar – qon va suyak ko'migi hujayralarini, me'da-ichak shilliq pardasi, jigar, taloq va boshqa a'zolar olingan biopatlarni o'rganish bemorga aniq va to'g'ri tashhis qo'yishda o'ta muhim ahamiyatga ega.

Klinik praktikada so'nggi yillarda me'da, ingichka va yug'on ichak shilliq pardasining turli o'zgarishlarini aniqlashda morfologik va sitologik diagnostika o'z o'rnini topdi. Turli egiluvchan fibroskoplarning paydo bo'lishi va ularning keng ko'lamda ishlatilishi har xil patologik holatlarning o'z vaqtida aniqlanishiga imkoniyat beradi. Jarohat ustidan olingan surtmalarni tekshirish jarohat bitayotganda hosil bo'layotgan granulyatsion to'qima hujayralari va bu erdagi mikroblar holat-

larini ko'rsatib beradi. Bu usulning qo'llanilishi jarohat regeneratsion holatini aniqlash, organizmning qarshilik kuchini belgilab olish va yarani davolash omillarini hal qilishda muhim ahamiyat kasb etadi.

Hujayralarda ro'y beradigan murakkab kimyoviy, fizik jarayonlarning o'rganilishi gistologiyaning kimyo va fizika fanlari bilan ham bevosita bog'liq ekanini ko'rsatadi. Shunday qilib, gistologiya, sitologiya va embriologiya normal va kasal odam organizmining hayot faoliyatining morfofunktsional holatlarini chuqur ilmiy o'rganib, tibbiyot fanida muhim o'rin tutadi.

### **Gistologiya, sitologiya va embriologiyaning qisqacha tarixi**

Tana to'qimalarining klassifikatsiyasini tuzish uchun qadimgi tabiatshunoslar: Aristotel (er. av. IV asr), Galen (er. av. III asr), Avitsenna (Abu Ali Ibn Sino, X asr) va boshqa ko'pgina olimlar urinib ko'rganlar. Lekin to'qimalarning nisbatan to'la klassifikatsiyasi fransuz anatomi Ksave Bish asarlarida keltirilgan. K. Bish 1801-yilda 21 xil mikroskopik to'qimalarni tafovut qilgan va hayvon a'zolari ana shu har xil to'qimalarning murakkab uyg'unligidan hosil bo'ladi deb hisoblagan. Shunday qilib, gistologiya fani mikroskop kashf etilmasdan ancha ilgarni bunyodga kelgan va ichki a'zolar, to'qimalar va hujayralar tuzilishini o'rganib rivojlangan. «Gistologiya» termini esa fanga K.Bishning shogirdi Mayer tomonidan 1819-yili kiritilgan. Gistologiyaning fan sifatida rivojlanishida mikroskopning yaratilishi va uning organlar tuzilishini o'rganishda qo'llanilishi muhim rol o'ynadi. Faqat mikroskop tuzilishining takomillashishi tufayligina gistologiya fani rivojlanishi mumkin. G. Galiley tomonidan XVII asr boshlarida teleskop (ko'rish nayi) yaratildi. 1609-yilda esa u ushbu teleskop asosida, juda sodda bo'lsa ham, mikroskop konstruksiyasini yaratdi. Mikroskopni ilmiy tekshirish ishlarida qo'llashda London qirol jamiyatining a'zosi – fizik, astronom, geolog va biolog Robert Guk (1635 – 1703) katta rol o'ynadi. U mikroskopning konstruksiyasini o'zgartirib, texnik jihatdan ancha murakkablashtirdi. Organlarning mikroskopik



tuzilishini o'rganishda Marchello Malpigi (1628 – 1694), Neemiya Gryular (1641 – 1712) ham o'zlarining klassik asarlari bilan katta hissa qo'shdilar. Ular tomonidan bir qator kashfiyotlar qilindi. Xususan, Malpign teri, taloq, buyrak va boshqa organlarning mikroskopik tuzilishini tasvirlab berdi. Xozir ham bir qancha mikroskopik strukturalar uning nomi bilan yuritiladi. To'qima tushunchasini ilk bor M.Malpigi taklif etgan. Uning fikricha, to'qima o'z tuzilishi bilan «pufakcha» yoki «qopchalar» yig'indisini eslatadi.

Havaskor mikroskopchi Gollandiyalik Anton van Levenguk (1632–1723) o'zining mikroskopik tekshirishlari bilan bir qator katta va sezilarli kashfiyotlar qildi va mikroskopik anatomiyaning rivojlanishiga ham sezilarli hissa qo'shdi. Levengukning ishlari mikroskopik strukturalar haqidagi fanga asos bo'lib xizmat qiladi. O'zining ko'p yillik ilmiy ishlari tufayli u 1680-yilda Britaniya qirol jamiyatiga a'zo qilib saylandi.

Gistologiyaning fan sifatida shakllanayotgan davrida rus olimlari ham uning rivojiga o'zlarining katta hissalarini qo'shdilar. M.Terexovskiy (1740 – 1796) birinchi bo'lib mikroskop yordamida biologik temada eksperimental tekshirishlar o'tkazib tirik mikroorganizmlar jonsiz organik moddalar yig'indisidan paydo bo'ladi degan idealistik qarashlarga zarba beradi. Birinchi rus gistologiyasining asoschilaridan A.M.Shumlyanskiy (1782) esa mikroskop yordamida ko'pgina organlarning tuzilishini o'rgandi. U buyrak nefronining to'g'ri va egri-bugri kanalchalari, tomirli koptokchalari tuzilishini to'la tasvirlab berdi. XIX asr o'rtalarida to'qimalar va organlar tuzilishini o'rganishda mikroskopik tekshirishlarning qo'llanishi gistologiya fanining gurrak rivojlanishiga olib keldi. Bu davrga kelib mikroskopik anatomiya asosan yaratilgan edi. Bularning hammasi o'sha davrda Gassal, Kyolliker, Leydig va boshqalar tomonidan yaratilgan bir qator gistologiya darsliklarida o'z ifodasini topdi. Kelliker va Leydig o'z qo'llanmalarida to'qimalarning 4 xilini, ya'ni epiteliy, biriktiruvchi, mushak va nerv to'qimalarini tafovut qilganlar. XIX asr oxirlarida sitologiya mustaqil fan sifatida shakllana boshladi. Hujayra bo'linishi tasvirlangan ilmiy ishlar ana shu davrga

tegishlidir. I. D. Chistyakov (1874) kariokinez bo'linishining ayrim tomonlarini tekshirdi, lekin ularni bnr umumiy jarayonga tegishli ekanligini aniqlay olmadi.

Kariokinez bo'linish protsessining asosiy bosqichlarini birinchi marta E. Strasburger o'zining «Hujayralar hosnl bo'lishi va hujayralar bo'linishi to'g'risida» degan asarida (1875) to'la tasvirlab berdi. U shuni aniqladiki, hujayralar bo'linish vaqtida yadro yo'qolmaydi, balki o'zgaradi va natijada ikkita «qiz» yadro hosil bo'ladi. Lekin E. Strasburger ishlarida ham mitoz fazalarining aniq ketma-ketligi berilmagan.

Hayvon organizmlarida somatik hujayra yadrolarining bo'linish protsessi kievlik gistolog P. I. Peremejko tomonidan (1878) triton terisining epiteliysi misolida tasvir etilgan. U ham bo'linish protsessida fazalarning ketma-ketligini aniqlay olmadi. Shuni aytib o'tish kerakki, «kariokinez» termini fanga 1879-yilda V. Shleyxer tomonidan kiritildi. Kariokinez bo'linish fazalarining ketma-ketligini 1879-yilda V. Flemming tasvirlab berdi. Hujayralar bo'linishining yanada to'laro ta'rifi XIX asrning yirik olimlaridan Oskar Gertvig (1849 – 1922) tomonidan berilgan. U kariokinez bo'linish paytida, hujayra yadrosi moddasining tuzilishida o'ziga xos o'zgarishlar bo'lib o'tishini ko'rsatadi. Gertvig va Strasburger yadroning irsiy belgilarini avloddan-avlodga o'tishidagi rolini aniq ta'riflay oldilar. Hujayralarning o'z navbatida juda ko'p mayda komponentlardan tuzilganligi to'g'risidagi fikrni O. Gertvig olg'a surdi.

Sitologiyaning fan sifatida rivojlanishida hujayra nazariyasining yaratilishi hal qiluvchi qadam bo'ldi. Hujayra nazariyasini yaratishda Guk, Gryu, Malpigi va Levenguk tomonidan o'simliklar hujayralari tuzilishining ochilishi asos bo'ldi. «Hujayra» terminini birinchi marta fanga Guk kiritgan. Mikroskopning takomillashuvi hujayra nazariyasini rivojlantirishda katta ahamiyat kasb etdi. Hayvon to'qimalarini o'rganish esa hujayra nazariyasining shakllanishida katta rol o'ynaydi. Bunda buyuk chex olimi Ya. Purkine (1787–1869) va uning shogirdlarining xizmatlari katta bo'ldi. Uning shogirdlari orasida har xil hayvon to'qimalarini o'rgangan G. Valentinni (1810–1883)

alohida ko'rsatib o'tish kerak. YA. Purkinening o'zi mikroskopik anatomiya va mikroskop texnikasining asoschisi hisoblanadi. Ammo Purkine va uning shogirdlari T. Shvann tomonidan dadillik bilan olg'a surilgan va tadqiq qilingan o'simlik va hayvon hujayralarining elementar strukturasi orasidagi o'xshashlikni ishlab chiqishga jur'at eta olmadilar. Matias Shleyden (1804–1881) tomonidan yaratilgan hujayralarning paydo bo'lish nazariyasi ham hujayra nazariyasini yaratishda katta rol o'ynaydi. Bu nazariya keyinchalik, sitogenezis nazariyasi deb ataldi. Shleydenning ta'rificha, yangi hujayralar faqat mavjud hujayralar asosida paydo bo'ladi. Hujayra nazariyasini Teodor Shvann (1810–1882) yaratishga muvassar bo'ldi («Sitologiya» ga q).

XIX asrning ikkinchi yarmida hujayra nazariyasining yaratilishi, mikroskop texnikasining takomillashishi, biologiya, kimyo va boshqa fanlardagi yirik kashfiyotlar gistologiya fanining gurkirab rivojlanishiga olib keldi. Chunonchi, XIX asr o'rtalarida Peterburg tibbiyot akademiyasida, Moskva, Qozon, Kiev, Xarkov va boshqa shahar universitetlarida mustaqil gistologiya kafedralari vujudga keldi. Bularning tashkilotchilari va rahbarlari A.I. Babuxip, F.V. Ovsyannikov, F.N. Zavarikin, O.A. Arnshteyn, P.I. Peremejko, H.A. Xrjonshevskiy bo'ldilar. Pirovardida, I.P. Pavlov va I.M. Sechenovlarning ta'limotlari gistologik va asosan neyrogistologik tadqiqotlarini rivojlantirishda katta rol o'ynadi. Bu davrga kelib Rossiyada o'zning original yo'nalishi bilan farq qiladigan bir qancha yirik gistologiya maktablari vujudga keldi. Bular orasida Moskvada A.I. Babuxin (1827–1891) tashkil etgan gistologiya maktabining materialistik dunyoqarashlari yaqqol ko'zga tashlanib turadi. Bu maktabning ilmiy yo'nalishlari asosida nerv va mushak to'qimasining gistofiziologiyasi yotadi.

A.A.Zavarzin (1886–1945) gistologiya fanida yangi yo'nalish – evolyutsion gistologiya yo'nalishini ochib berdi. U har xil hayvonlardagi bir-biriga o'xshash funksiyani bajaruvchi to'qimalar bir-biri bilan o'xshash tuzilishiga ega degan xulosaga keldi. A.A.Zavarzin yaratgan to'qimalar klassifikatsiyasi asosida funksional prinsip yotadi. Muhitning bir-biriga monand faktorlar



ta'siri, bir tomondan, har xil hayvonlarning kelib chiqishiga sababchi bo'lsa, ikkinchi tomondan, ular to'qima tuzilishining bir xilligini ta'min etadi. A.A. Zavarzin filogenetik jihatdan bir-biridan juda uzoqda turuvchi hayvonlar tuzilishlarining o'xshashlik hodisasini «to'qimalar evolyutsiyasining parallel qatori nazariyasi» deb atadi. N. G. Xlopin (1897–1962) evolyutsiya asosida to'qimalarning tabiiy klassifikatsiyasini ishlab chiqdi. U muayyan to'qimalar o'ziga xos xususiyatlarini doimo saqlash xususiyatiga ega ekanligini ko'rsatadi. Xlopinning divergent evolyutsiya nazariyasi bo'yicha to'qimalar o'zining evolyutsiya va ontogenezida organning rivojlanishidan ajralmagan holda divergent rivojlanadi, ya'ni belgilarning ajralishi kuzatiladi.

O'zbekistonda gistologiya fanining rivojlanishi Toshkent shahrida O'rta Osiyoda birinchi ilm o'chog'i – O'rta Osiyo davlat universiteti tashkil etilishi bilan bog'liqdir. Universitet qoshidagi tibbiyot fakultetining birinchi gistologiya kafedrasini Moskva universitetining professori E. M. Shlyaxtin tashkil etdi va unga boshchilik qildi (1920–1939). O'zbekistonda va umuman O'rta Osiyoda, gistologiya fanining paydo bo'lishi va rivojlanishi universitet tibbiyot fakulteti bilan bog'liqdir. Respublikamizda gistologiya fanining gurkirab rivojlanishi va bu sohada olib borilayotgan ilmiy-pedagogik ishlarning jahon miqyosida tan olinishi professor, O'zbekiston FA akademigi Komiljon Axmadjonovich Zufarov nomi bilan bog'liqdir (1.1-rasm). U 1963-yildan to umrining oxirigacha (2002-yil) Toshkent tibbiyot instituti gistologiya, sitologiya va embriologiya kafedrasiga rahbarlik qilib keldi. 1965–1970-yillarda K.A.Zufarovning yuksak ilmiy va tashkilotchilik qobiliyatlari bois gistologiya kafedrasida eng zamonaviy elektron mikroskoplar, ultramikrotomlar, ultrasentrifugalalar bilan jihozlangan klinik-eksperimental ilmiy tekshirish laboratoriyasi tashkil etildi. Tez orada laboratoriya sobiq Ittifoq respublikalari va xorijiy davlatlar uchun *elektron mikroskopiya bo'yicha ilmiy markaz* maqomini oldi.



*1.1-rasm. K.A. Zufarov*



*1.2-rasm. J.H. Hamidov*

Akademik K.A.Zufarov respublikamizda ilk bor yirik morfologlar maktabini yaratdi, birinchi bo'lib gistologiyada yangi istiqbolli

yo'nalishni – funksional morfologiyani va hujayra darajasidagi mostlashuv jarayonlarini tibbiyot amaliyotiga samarali tadbiiq etdi.

O'zbekiston gistologlarining asosiy ilmiy yo'nalishi ichki a'zoldardagi protsesslarning morfologik asoslarini o'rganish, hujayralardagi moddalar transportining va sekret hosil bo'lish protsessining funksional morfologiyasini o'rganishga bag'ishlangan. Toshkept Davlat tibbiyot instituti olimlari akademik K.A. Zufarov, prof. V.M. Gontmaxer, prof. A.Yu. Yo'ldoshevlar samarali ilmiy tekshirish ishlari olib borib, 1987-yili yangi kashfiyot yaratdilar. Ular dunyoda birinchi bor go'dak bolalarda ichak orqali so'rilgan oksil moddalari buyrakda parchalanishini isbotladilar va pediatriya, dietologiya fanlarining rivoj topishiga salmoqli hissa qo'shdilar.

Sitologiya fani sohasida O'zbekiston Biokimyo instituti elektron mikroskopiya bo'limida akademik J. H. Hamidov (1.2-rasm), rahbarligida sitologik va sitogenetik ishlar molekulyar darajalarida olib borildi, birinchi marta transgen hayvonlar olindi, hujayralardan nervlarni o'stiruvchi omillar ajratilib, ular turli sharoitlarda o'rganildi, nur tasirida filo-ontogenezdada gemopoez, immunopoez va endokrin azolar o'rganildi. Sitologiya sohasida yaratilgan bu ilmiy maktab ham katta shuxrat qozondi. Bu maktabning talantli olimlari O.T. Oqilov K.N.Nishonboev va

boshqalar sitologiya sohasida Respublika Davlat mukofotiga sazovor bo'ldilar.

Elektron mikroskopning yaratilishi va uning biologiya va tibbiyotga tadbiq qilinishi jahon gistologlari tadqiqotlarida olamshumul burilish yasadi. Elektron mikroskop 1928–1931-yillarda yaratildi. Ultramikrotomning yaratilishi, fiksatsiya, quyish, bo'yash metodlariniig yanada rivojlanishi esa elektron mnkroskopning biologik tadqiqotlarda keng qo'llanilishiga imkon yaratdi. Uning gistologik tekshirishlarda ishlatilishi bilan hujayraning membranalar sistemasidan tuzilganligi, hujayra ichida ribosomalar kabi nozik strukturalar borligi aniqlandi. Morfologiyada elektron mikroskopiya, elektron mikroskopik radioavtografiya, sitokimyo va immunotsitokimyo kabi zamonaviy tekshirish usullarining ko'llanilishi gistologiyada yangi yo'nalish-hujayraning funksional morfologiyasini vujudga keltirdi.

Embriologiyaning fan sifatida shakllanishi ham bevosita mikroskopik tekshirishlarning takomillashuvi, gistologiya va sitologiyaning yutuqlari bilan bog'liqdir. Tug'ilish, rivojlanish va tarraqqiyotning turli tirik mavjudotlarning siri, jarayonlar namoyon bo'lishi uchun sharoit (hech bo'lmaganda qushlarda) yaratilish ehtimolligi qadimda yuzaga kelgan. Sun'iy sharoitlarda (inkubatorlarda) jo'jalarni ochirish haqidagi ma'lumotlar qadimgi Yunon, Misr, keyinroq esa Hind va Xitoy filsoflari ishlarida mavjuddir. Eramizdan ancha ilgari bola tug'ilishi munosabati bilan yo'ldosh haqida bir qancha ma'lumotlar paydo bo'ldi. Biroq, dastlabki embriologik kuzatuvlar va muhim embriologik tasavvurlarning shakllanishi, aflidan, Gippokrat (eramizgacha 460–377 yillar) va uning izdoshlariga mansubdir. Uning "Ayollar tabiati haqida", "Etti oylik homila", "Urug' haqida", "Urug'lanish haqida" va boshqa kitoblarida bayon etilgan aksariyat fikrlari, ko'pincha taxminiy xulosalar bo'lishiga qaramasdan, haqiqatga yaqin edi.

Gippokrat zamondoshi Aristotel (eramizdan oldingi 384–322 yillar), o'zining "Hayvonlarning paydo bo'lishi" va boshqa asarlarida aslida umumiy va qiyosiy embriologiyaga asos soldi. Ta'kidlash joizki, o'sha davrdayoq Aristotel tomonidan rivojlanish

mexanizmi haqidagi masala ko'tarilgan va epigenez haqidagi qarashlar (yunondan epi –ustida, genesis –kelib chiqish) shakllantirilgan edi. Aristotel ilgari surgan noto'g'ri g'oyaga, embrion erkak shahvati faollashtirilganidan keyin menstrual qondan hosil bo'lgan shaklsiz massadan rivojlanadi deya, qaramasdan u embriologiyaning asoschisi hisoblanadi. Yunon vrachi va olimi Klavdiy Galen (ok. eramizdan avvalgi 130–201 ) homila shakllanishi haqida kitob yozdi va unda homilaning rivojlanishi, oziqlanishi, hamda tuzilishini bayon etib berdi. Bugungi kunda bu tushunchalar allantois, amnion va yo'ldosh sifatida ma'lum.

Uyg'onish asrida qon aylanishini ixtiro etgan birinchi olim V. Garvey embriologiya taraqqiyotiga ko'p hissa qo'shdi. U o'zining 1651-yilda chop etgan "Hayvonlarning tuzilishi" kitobida qator to'g'ri va ilg'or g'oyalarni ilgari surdi. Uning "Tiriklik-tuxum hujayrasidandir", "Qon avval homilada hosil bo'ladi". "Qon homilani taraqqiy etdiradi" kabi tezislari tibbiyotdagi o'lmas g'oyalar bo'lib qolgan. U homilaga turli omillar tasiri haqida turli fikrlar bildiradi. XVII asrning ikkinchi yarmiga kelib, embriologiyada katta burilish bo'ladi. Sankt – Peterburgda ishlagan nemis olim K. Volf (1733–1794) o'zining "Tug'llish nazariyasi" (1759) nomli buyuk asarida epigenez nazariyasini rivojlantirdi, preformistlar (animalkulistlar) va shu kabi nazariyalarini inkor etdi. Preformistlar fikricha, jinsiy hujayralarda tayyor odamchalar bo'ladi. K. Volf birinchi marta homila varaqlari (ekto-, mezo-, entoderma) va ularning homila rivojidadagi rolini ko'rsatdi, ko'p azolar, to'qimalarning rivojlanishi-gistogenezinini yozib qoldirdi. K.F. Volf, X.I. Pandera va K.E. Ber tadqiqotlarida zamonaviy embriologiyaga asos solingan edi.

Mikroskopning paydo bo'lishi embriologiya taraqqiyotiga ham katta ta'sir ko'rsatdi. 1670-yilda R. Graaf tomonidan tuxumdonda tuxum hujayrasi yotadigan Graaf pufagini, 1677-yilda A. Levenguk va talaba Gammlar spermatozoidlarni yozib qoldirishdi. Lekin bu davrlarda qarama-qarshi g'oyalar hali ko'p edi. I.I. Mechnikov (1845–1916) va A. O. Kovalevskiy (1840–1901) tomonidan umurtqasizlar va quyi umurtqalilarni qiyosiy o'rganish yuzasidan



olib borilgan klassik tadqiqotlar natijasida turli sinflar va tiplarga mansub hayvonlar o'rtasida ko'pgina umumiylik mavjudligi, ularning barchasi o'z rivojlanishida o'xshash bosqichlarni, xususan homila kurtaklari paydo bo'lish bosqichini o'tishi aniqlandi. Bu bilan hayvonot olamining birligi uzil-kesil isbotlandi. Shuningdek, XIX asr oxiri – XX asr boshlarida embriologiya sohasida homila rivojlanishining tashkil topishi, neyroqumoral boshqaruv va embriogenez jarayoniga tashqi muhit omillarining ta'siri haqidagi tasavvurlarga aniqlik kiritish imkonini beruvchi eksperimental usullar qo'llanila boshlandi. P.P. Ivanov (1872–1942) embrional rivojlanish va regeneratsiyaning o'zaro ta'siri, to'qima nishonalarining differensiallashuviga muhit omillarining ta'siri kabi qator muhim embriologik muammoni o'rganishga hissa qo'shdi. U organogenezini stimullovchi bosh va tanadan iborat ikkita boshqaruvchi mavjudligini ko'rsatib berdi, segmentlangan hayvonlar rivojlanishi nazariyasini yaratdi. P.P.Ivanovning shogirdi P.G.Svetlov (1902–1974) embriogenez kechishida qator ekologik omillarning (harorat, ochlik, ionlovchi radiatsiya va boshqalar) o'rni o'rganishga diqqat e'tiborini qaratdi. U barcha hayvonlar rivojlanishidagi (jumladan sut emizuvchilar) kritik davrlarni aniqlab berdi. P.G.Svetlov tomonidan ishlab chiqilgan kritik davrlar nazariyasi biologiya va tibbiyot uchun muhim ahamiyatga ega, chunki rivojlanishdagi patologiyalar va nuqsonlar paydo bo'lishi ehtimolligini oldindan aniqlash imkonini beradi. Embriolog A. G. Knorre (1914–1981) embriologiya darsligi yaratdi va embrional gistogenez haqidagi ta'limotga bebaho hissa qo'shdi. Embriologiyaning taraqqiyoti umumiy va tibbiy genetika yutuqlari bilan chambarchas bog'liqdir. Hozirgi zamon embriologiyasi sitologiya, tibbiy genetika va ultratovush diagnostikasi usullaridan samarali foydalangan holda homila taraqqiyotida ehtimolligi yuqori bo'lgan tug'ma nuqsonlarning oldini olish uchun xizmat qilmoqda.

### **Gistologiyada qo'llaniladigan asosiy tadqiqot usullari**

Gistologiyada qo'llaniladigan tadqiqot usullari bir necha xil. Ular maxsus qo'llanmalarda batafsil keltirilgan. Zamonaviy tadqiqot usullari tirik va fiksatsiya qilingan tuzilmalarni o'rganish

imkonini beradi. Gistologik preparatlar juda yupqa (5 mikrometrdan 50 mikrometrgacha), tiniq va yorug'lik nurini yaxshi o'tkazishi kerak. Gistologik preparat sifatida a'zolarning yupqa kesmalari yoki total (butun) preparat (miyaning yumshoq pardasi), surtma (qon yoki suyak ko'migi surtmasi) qo'llanilishi mumkin. Gistologik preparatlarni o'rganishning asosiy usuli uni mikroskop ostida ko'rishdir. Zamonaviy mikroskoplar hujayra va to'qimalarning nozik tuzilishlarini o'rganish imkonini beradi. Preparatlar ko'pincha yorug'lik mikroskopi ostida ko'riladi (1.3-rasm). Elektron mikroskop keng qo'llanilayotgan hozirgi davrda ham yorug'lik mikroskopiyasi o'z ahamiyatini hecham yo'qotgani yo'q.

Optik sistemalarning eng mayda zarrachalarini ko'rsatish (hal qilish) qobiliyatini oshirish va preparatlarni aniq qo'rish uchun oddiy mikroskoplar takomillashtirildi va yangi mikroskoplar ixtiro qilindi.



*1.3-rasm. Yorug'lik mikroskopi Mikmed-5.*

Hozirgi davrda oddiy yorug'lik mikroskopidan tashqari quyidagi mikroskoplar va ularda ko'rish usullari mavjud.

*Qorong'i maydonli mikroskopda ko'rish.* Bu mikroskop oddiy mikroskop bo'lib, ko'rish maydoni markaziga nur tushirmaydigan maxsus qorong'i kondensor bilan ta'minlangan. Ob'ekt qiya

tushayotgan nur bilan yoritiladi. Bu mikroskop tirik hujayra tuzilmalarini, bo'yalmagan tirik hujayralarni, bakteriyalarni kuzatishga imkon beradi.

*Ultrabinafsha nurli mikroskop bilan ko'rish.* Bu mikroskop linzalari kvars (oqtosh, chaqmoqtosh)dan yasalgan bo'lib, u faqat ultrabinafsha nurlarni o'tkazadi. Bunday mikroskopda ko'rish uchun tayyorlangan preparatlar kvarsdan qilingan buyum oynalariga olinadi va kvarsdan tayyorlangan yopqich oyna bilan yopiladi. Bu mikroskop biologik tuzilmalarning tuzilishini chuqurroq o'rganishga sharoit yaratadi.

*Lyuminessent yoki flyuoessent mikroskopiya.* Ob'ektning nurlanishiga lyuminessensiya deyiladi. Yorug'lik manbai bo'lib ultrabinafsha nurlar yoki uzunlik to'liqini 0.27–0,4 mkm bo'lgan spektrning ko'k qismi hisoblanadi. Bu nurlarning ta'siri vaqtida nurlar energiyasi hisobiga preparat nurlanadi – flyuoessensiya qiladi. Birlamchi va ikkilamchi flyuoessensiya farq kilinadi. Birlamchi flyuoessensiya deb, ba'zi bir moddalarning nur ta'sirida nurlanishiga aytiladi. Bu moddalarga vitamin A va V<sub>2</sub>, pigmentlar, lipoidlar va boshqalar kiradi. Ikkilamchi flyuoessensiya preparatlarni maxsus nurlanuvchi moddalar (flyuoroxrom) bilan ishlanganda hosil bo'ladi. Bu moddalarga to'q sariq akridin, flyuoessin, rodamin va boshqalar kiradi.

Preparatlarni to'q sariq akridin bilan ishlanganda hujayradagi DNK yashil rangda, RNK esa qizil rangda nurlanadi.

Shunday qilib, turli turdagi nurlanishlarni o'rganish tuzilmalarning kimyoviy tarkibini bilishimizga yordam beradi.

*Fazokonstrast mikroskopiya* – ob'ektlarning oq-qoraligini (kontrastligini) keski oshirishga va bo'yalmagan preparatlarni o'rganishga imkon beradi. Tabiiy holatda biologik ob'ektlar tiniq, rangsiz va nokontrast bo'ladi, ya'ni tuzilmalar o'tayotgan nurni bir xil yutadi. Oddiy mikroskopda kontrastlikka preparatlarni bo'yash asosida erishiladi. Kontrastlikni oshirish bilan bo'yalmagan preparatlarning nur sindirish qobiliyati yoki zichligi asosida farqlanuvchi tuzilmalarni qo'rish mumkin. Bu mikroskoplar tirik hujayra va to'qimalarni ko'rish imkonini beradi.

*Interfraksion mikroskopiya* – fazokontrast mikroskopiya nisbatan ko'proq imkoniyatga ega. Interfraksion mikroskop bilan ko'rganda hujayralarning turli komponentlari zichligi bo'yicha turli rangga ega bo'ladi. Ikkinchi tarafdin tuzilmalarning rangiga qarab o'rganilayotgan tuzilmalarning zichligi to'g'risida fikr yuritish va hujayralarning quruq og'irligini topish mumkin.

*Polyarizatsion mikroskopiya* – hujayra va to'qimalarning anizotrop yoki ikki xil nur sindiruvchi tuzilmalarini o'rganish uchun ishlatiladi. Bu mikroskop bilan o'rganilayotgan anizotrop tuzilmalardagi (kristali va fibrillar oqsillarda) molekulalarning joylashishini o'rganish mumkin. Bu mikroskop hujayra bo'linishi, xromosomalar va organelalar tuzilishini o'rganishda ham qo'l keladi.

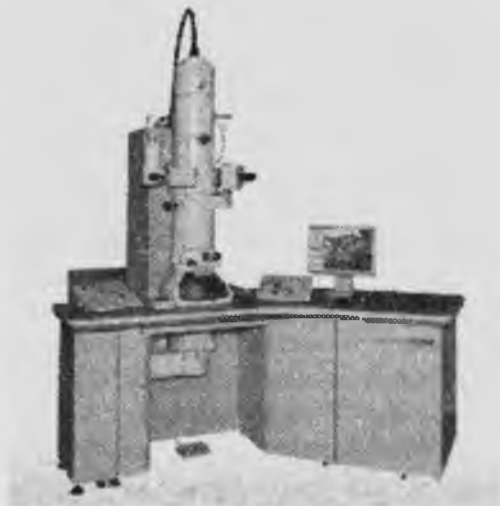
Elektron mikroskoplarning ixtiro qilinishi mikroskopda ko'rish texnikasining rivojlanishida alohida o'rin tutadi. Bu mikroskopda elektronlarning to'liqinli xususiyatlaridan va magnit maydonida elektron nurlarini fokuslash mumkinligidan foydalaniladi (rasm 1.4). Elektronlar oqimining to'liqin uzunligi juda kichik bo'lganligi sababli elektron mikroskopda hujayra va to'qimalarni 1 mln va undan ko'proq darajada kattalashtirib ko'rish mumkin. Ammo elektron mikroskoplarning sifati uning qancha kattalashtirib ko'rsatishi bilan emas, balki uning hal qilish qobiliyati bilan belgilanadi. Hal qilish qobiliyati deganda mikroskopning bir-biriga yaqin turgan ikki nuqtani alohida nuqtalar shaklida ko'rsata oladigan masofa tushuniladi. Masalan, mikroskopning hal qilish qobiliyati 10 angstromga ( $\text{\AA}$ ) teng bo'lsa, bu mikroskop bir-biridan 5  $\text{\AA}$  masofada yotgan jismlarni alohida ko'rsata olmaydi, ular qo'shib bitta bo'lib ko'rinadi. Demak, hal qilish qobiliyati (jismlar orasidagi masofa) qancha kichik bo'lsa, mikroskopning mayda jismlarni aniq ko'rsatish imkoniyati shunchalik darajada yuqori bo'ladi. Zamonaviy elektron mikroskoplarning hal qilish qobiliyati 0,2 dan 1 nm (2–10 angstrom) gachadir. Eslatib o'tamiz: 1mm = 1000 mikrometr (mkm), 1mkm = 1000 nanometr (nm), 1 nm = 10 angstrom ( $\text{\AA}$ ). Elektronlar oqimi oynadan yoki shisha linzalardan o'ta olmaydi. Shu sababdan elektron mikroskopda linzalar rolini elektromagnit



g'altaklar bajaradi. G'altaklarda tok kuchini turlicha o'zgartirish unda hosil bo'lgan magnit maydonini boshqarish imkonin beradi. Shunday qilib, elektromagnit linzalardagi tokni o'zgartirib, biz elektronlar oqimini boshqarish, ko'rinadigan ob'ektni kattalashtirish, tasvirni aniq, ravshan qilish imkoniga ega bo'lamiz. Bu mikroskoplarda ko'rish uchun o'ta yupqa (ultrayupqa), qalinligi 20–40 nm dan oshmaydigan kesmalar ishlatiladi. Kesmalar maxsus ultramikrotomlarda tayyorlanadi. Elektron mikroskop hujayra ichidagi tuzilmalarning nozik tuzilishini o'rganishga imkon beradi.

Hajmiy (rastrlovchi, skanlovchi) elektron mikroskopning yaratilishi organlarning elektron mikroskopda o'rganishning keyingi bosqichidir. U bilan ob'ektning hajmiy tuzilishini o'rganish mumkin. Elektron mikroskop ob'ektni 100 000-marta kattalashtirib beradi va uning hal qilish qobiliyati 3–4 nm dir.

Mikroskopda tadqiqot qilish usullarining qisqacha ta'rifidan ko'rinib turibdiki, hozirgi davrda hujayralarning nozik tuzilishini ham tirik, ham fiksatsiya qilingan ob'ektlarda o'rganish imkoniyati mavjud ekan.



*1.4-rasm. Elektron mikroskop JEM-1400.*

Mikroskop ostida turli usullar bilan ob'ektning morfologik tuzilishini o'rganilsa ham, ammo bu usullarning o'zigina hujayralarning hayot kechirish jarayonining o'ziga xos tomonlarini ochib bera olmaydi. Morfologik tadqiqotlar fiziologik va bioximik ma'lumotlar bilan to'ldirilishi kerak. Bu kamchiliklarni ma'lum darajada to'qimalarni kimyoviy analiz qilish usuli – gistokimyo to'ldiradi.

*Gistokimyo va sitokimyo* hujayra tuzilmalarining kimyoviy tarkibini va ularning taqsimlanishini o'rganishga imkon beradi. Bu esa o'rganilayotgan tuzilmalarning funksional holati va modda almashinuvi to'g'risida to'g'ri ma'lumot olishimizga yordam beradi. Gistokimyo usullari tuzilmalardagi aminokislotalar, oqsil, nuklein kislotalar, turli tipdagi uglevodlar, lipidlarni aniqlashga, fermentlarning aktivligini belgilashga yordam beradi. Bu moddalarni aniqlash reaktiv bilan to'qima va hujayra tarkibiga kiruvchi substrat orasidagi o'ziga xos reaksiyaga bog'liq.

Gistologiyada *immunogistokimyo* usuli ham keng qo'llaniladi. Bu usul asosida to'qimalarda va hujayralarda mavjud turli xil kimyoviy xususiyatlarga ega bo'lgan moddalarni (gormonlar, retseptor va hokazo) shu moddalarga qarshi olingan monoklonal antitanalar yordamida aniqlash yotadi. Antitanalarni nishonlash maqsadida turli fermentlar (peroksidaza, imqoriy fosfataza), elektron mikroskopiyada esa ferritin yoki kolloid oltin ishlatilishi mumkin. Immunogistokimyo usuli ayniqsa onkogistologiyada, turli xil o'smalarni tashxislashda keng qo'llaniladi.

Hujayraning turli tarkibiy qismlarini (yadro, mitoxondriya, mikrosoma) ajratish uchun differensial sentrifugalash usuli qo'llaniladi. Ajratish uchun supersentrifuga (minutiga 20 000 – 40000-marta aylanuvchi) va ultrasentrifuga (100000 – 150000-marta aylanuvchi) ishlatiladi.

Gistokimyo va sitokimyoning zamonaviy usullaridan *radioavtografiya* usuli alohida o'rin tutadi. U tuzilmalardagi modda almashinuvini to'liqroq o'rganishga imkon yaratadi. Bu usul asosida radioaktiv moddalarni (fosfor  $R_{32}$ , uglerod  $S_{14}$ , og'ir vodorod –  $N_3$ ) yoki ular bilan nishonlangan moddalarning biri kiritilib, ma'lum vaqt oralig'ida ularning miqdorini to'qima va organlarda aniqlash yotadi.

Bu usul bilan nishonli aminokislotalarning oqsil tarkibiga kirishini, nuklein kislotalarning hosil bo'lishini, nishonlangan hujayralarning migratsiyasini o'rganish mumkin.

*Mikroxirurgiya* usuli – bu tirik hujayrada maxsus asbob – mikromanipulyator yordamida nozik operatsiyalar o'tkazish usulidir. Mikroxirurgiya yo'li bilan hujayralardan yadroni ajratish, yadro qobig'ini yirtish yoki bo'linayotgan hujayra xromosomalarini ajratish mumkin. Bu usul yordamida hujayra tuzilmalarining fizik xususiyatlarini, hujayra yadrosi va organellalarining funksional holatlarini o'rganish mumkin. Ko'pgina olimlar bu usul yordamida hujayra yadrosini bir hujayradan ikkinchisiga o'tkazib yadroning irsiy belgilarini avloddan-avlodga o'tkazishdagi rolini ochib berdilar.

Tirik hujayrani o'rganish usullariga yana to'qimalarni o'stirish usuli kiradi. To'qima va hujayralarni organizmdan tashqarida (in vivo) va organizm ichida (in vitro) o'stirish mumkin. To'qimalar organizmdan tashqarida o'stirilganda maxsus oziq muhitga o'tkazilishi kerak. Bu muhitda hujayra harakatlanish, bo'linish va differentsirovka qobiliyatini saqlab qoladi. To'qima bo'lakchalari steril muhitda fiziologik eritma saqlovchi Petri idishiga solib maydalanadi. So'ngra mayda bo'lakchalar oziq muhitiga o'tkazilib, termostatda 38- 39°C da saqlanadi. Har 3–4 kundan so'ng ularni yangi oziq muhitiga o'tkazib turish kerak. Shunday qilish bilan to'qimani yillab o'stirish mumkin.

Bundan tashqari, to'qima tuzilmalarini hayvonning hayoti davrida yoki vital (in vivo – xayot) bo'yash mumkin. Bu usul tirik hujayra va to'qimalarning tuzilishini, ba'zi bir moddalarning hujayraga kirish va undan chiqishini kuzatishga imkon beradi. Hayot davrida bo'yash uchun kolloid bo'yoq moddalar, masalan, litiy, karmin, tripan sinkasini va boshqa zaharli bo'lmagan moddalarni ishlatish mumkin. Bu moddalar hayvon qoniga, teri osti biriktiruvchi to'qimasiga, qorin bo'shlig'iga yuboriladi. Ma'lum vaqtdan so'ng hayvon o'ldirilib, to'qima va organlar mikroskop ostida ko'riladi.

Tirik ob'ektlar tadqiq qilinayotganda tuzilmalarni mikro-s'yomka qilish ya'ni mikroskop ostida suratga olish alohida o'rin tutadi. Hayot davrida tadqiqot qilish usullaridan tashqari to'qima

va organlarni o'tqazib o'rganish ham mumkin, ya'ni a'zolarning bir qismi yoki hammasi boshqa organizmga o'tkaziladi (transplantatsiya qilinadi) va ularning yashab ketishi kuzatiladi. Bu metodning to'qimani o'stirish usulidan afzalligi to'qima butunligi buzilmagan holatda kuzatishdir.

Bundan tashqari, gistologiyada a'zo, to'qima, hujayralar, hamda ularning tarkibiy qismlarining yuza maydonlarini, hajmini aniqlash imkonini beruvchi *morfometriya* usuli keng qo'llaniladi. Tasvirlarni avtomatik o'rganish sistemasi ham gistologiyada keng o'rin olmoqda. Bu usul o'rganilayotgan gistologik ob'ektlarni hajmiy xususiyatlari to'g'risida ob'ektiv ma'lumot olishga yordam beradi.

Yuqorida keltirilgan fikr va dalillardan ko'rinib turibdiki, zamonaviy gistologiya ko'p va turli xil tadqiqot usullarni bilan qurollangan. Ular hujayra, to'qima, organlarning tuzilishini har tomonlama mukammal o'rganishga yordam beradi. Matematikaning aniq analiz usullari, miqdoriy analiz usuli bu bilimlarimizni to'ldiradi. Elektron mikroskop ostida ko'rish, elektron sitokimyo va radioavtografiyaning qo'llanishi metabolik jarayonning kechishi to'g'risida to'liq bilim olishimizga yordam beradi. Umuman olganda, bu usullarning barchasi hujayrani, hujayra tuzilmalarini, makromolekulalarning tuzilishi to'g'risida aniq bir fikrga kelishimizga, differensirovka, regeneratsiya va irsiy belgilarning nasldan-naslga o'tishini chuqurroq o'rganishimizga yordam beradi. Ikkinchi tarafdin, bu usullar molekulyar biologiyaning rivojlanishida muhim vosita bo'la oladi.

## II BOB SITOLOGIYA

Hujayra (lot. cell, cellula, yunon. kytos ) – organizmlar tuzilishining asosini tashkil etuvchi eng kichik tirik birlik hisoblanadi. Sitologiya (ko‘pincha hujayra biologiyasi deb ham ataladi) – hujayralarning takomillashishi, tuzilishi va faoliyatini (yunoncha. kytos – hujayra, logos – ta‘limot) o‘rganadigan fandır. Bu fan alohida hujayralarning tuzilishini, ularning organizmda umumiy fiziologik jarayonlarda va ushbu jarayonlarni boshqarishda ishtirok etishini, yangi hujayralarning hosil bo‘lishini (hujayralar reproduksiyasi), hujayralarning atrof-muhit sharoitlariga moslashuvini (adaptatsiya), ularning turli fiziologik va patologik omillarga nisbatan javob reaksiyasini va hujayralardagi patologik o‘zgarishlarni o‘rganadi. Sitologiya asoslarini bilish tibbiyot uchun juda muhim ahamiyatga ega, chunki deyarli barcha kasalliklarning asosida hujayralarning shikastlanishi va shu tufayli kelib chiqadigan to‘qima va a‘zolar faoliyatining buzilishi yotadi.

Hujayralarning ikki, bir-biridan tubdan farqlanovchi – prokariot va eukariot turlari mavjud. Prokariot (yunon. pro – ilgari, oldin + karyon – yadro) hujayralar faqat bakteriyalar va ba‘zi suv o‘tlari orasida topilgan. Bu hujayralar mayda (uzunligi 1–5 mkm) bo‘lib, ularda genetik materialni (DNKni) hujayraning boshqa tuzilmalaridan ajratib turuvchi yadro qobig‘i bo‘lmaydi. Bundan tashqari, prokariot hujayralarda DNK gistonlar (maxsus asosiy oqsillar) bilan bog‘lanmagan va odatda membranali organellalar bo‘lmaydi.

Prokariotlardan farqli o‘laroq, eukariot (yunon. eu – yaxshi + karyon – yadro) hujayralar yirikroq bo‘lib, o‘zida qobiq bilan o‘ralgan va aniq ifodalangan yadro saqlaydi. Hujayraning genetik materiali gistonlar bilan bog‘liq bo‘lib, sitoplazmasida ko‘plab membrana bilan qoplangan (membranali) organellalar uchraydi. Gistologiyada "hujayra" deganda to‘qimalar, a‘zolar va yaxlit organizmning asosiy elementi bo‘lgan faqatgina eukariot hujayralar nazarda tutiladi. Shunday qilib, hujayra qobiq bilan chegaralangan, sitoplazma va yadrodan iborat tirik tizim bo‘lib, o‘simlik va hayvonlar hayotining asosini tashkil qiladi.

Ko'p hujayrali organizm, jumladan odam ham, tipik hujayralardan tashqari hujayra bo'lmagan tuzilmalardan iborat. Shuni ta'kidlash lozimki, barcha hujayra bo'lmagan tuzilmalar u yoki bu hujayralarning hosilasi, yoki hujayra hayot faoliyatining ma'lum bir bosqichidir. Odatda hujayra bo'lmagan tuzilmalarga **simplastlar, sinsitiy va hujayralararo modda** kiradi. Simplastlar yirik (100 mikrdan to bir necha santimetrgacha) sitoplazmadan va juda ko'p yadrolardan tashkil topgan tuzilmalardir. Simplastlarga misol qilib skelet mushak tolalarini, yo'ldosh (**platsenta**) trofoblastlarini va suyak to'qimasining osteoklastlarini keltirish mumkin. Simplastlar ikkilamchi ravishda alohida mavjud hujayralarning bir-biri bilan qo'shilishidan kelib chiqadi yoki hujayrada to'liq bo'lmagan mitoz jarayoni natijasida hosil bo'ladi. Bu jarayonda faqat yadroning bo'linishi ro'y beradi, sitoplazma esa kattalashadi, ammo bo'linmaydi (sitotomiya bo'lmaydi). Sinsitiy ham mitoz jarayonining hali oxirigacha etmaganligi hisobiga hosil bo'ladi. Bunda qiz hujayralar orasida ularni birlashtirib turuvchi ingichka sitoplazmatik ko'priklar saqlangan bo'ladi. Agar bo'linayotgan hujayralar ko'p bo'lsa, bitta sinsitiy bir necha ming hujayrani birlashtirib turishi mumkin. Odamda sinsitiy hosil bo'lishini jinsiy hujayralarning etilish davrlarida – ovogenez va spermatogenez jarayonlarida kuzatish mumkin. Simplast va sinsitiy **pretsellyular** (hujayragacha bo'lgan) tuzilmalar deb hisoblanadi. Ulardan tashqari odam organizmida differensiatsiya jarayonida rivojlanadigan **postsellyular** (hujayradan keyingi) tuzilmalar ham mavjud. Ularga teri, tirnoqlar, sochlarning muguz tangachalari (korneotsitlar), hamda qonning eritrotsitlari va qon plastinkalari (trombotsitlar) kiradi. Muguz tangachalar va eritrotsitlar differensiatsiya jarayonida o'z yadrosini yo'qotgan hujayralar bo'lsa, qon plastinkalari (trombotsitlar) ulardan farqli o'laroq suyak ko'migida joylashgan yirik hujayralar (megakariotsitlar) sitoplazmasining alohida fragmentlaridir. Garchan o'zida yadro, ba'zida esa organelalar ham tutmasada (masalan, eritrotsitlar), postsellyular tuzilmalar ma'lum vazifalarni bajarishga o'ta yuqori darajada ixtisoslashgan bo'ladi. Ular bu vazifalarni to hayot muddatlari tugaguncha bajaradi. Bu xususiyatlari bilan ular oddiy emirilgan

hujayralarning fragmentlaridan tubdan farq qiladi. Ko'p hujayrali organizmning hayot faoliyatida hujayralararo modda muhim o'rin tutadi. Bu modda odatda amorf moddadan va unda joylashgan kollagen va elastik tolalardan iborat. Hujayralararo moddaning miqdori va tarkibi turli to'qimalarda har xil bo'ladi. Masalan, biriktiruvchi to'qimada u juda ko'p bo'lsa, epiteliy va nerv to'qimalarida deyarli uchramaydi. Hujayralararo moddaning asosiy manbasi bo'lib maxsus ixtisoslashgan hujayralar hisoblanadi. Demak, hujayralar nafaqat boshqa hujayralar avlodini, balki ko'p hujayrali organizmning hujayra bo'lmagan tuzilmalarini ham yaratadilar.

Shunday qilib, hujayra ko'p hujayrali organizmning struktur va funksional birligidir. Shu bilan birga hujayraning hayot faoliyati boshqa hujayralar, hujayralararo va tashqi muhitlar bilan uzviy bog'langan holda kechadi.

Hujayralar morfologiyasi, fiziologiyasi va patologiyasini o'rganish **hujayra nazariyasi** sifatida tanilgan asosiy biologik nazariyaga asoslangandir.

## HUJAYRA NAZARIYASI

Hujayra nazariyasi – bu tiriklikning eng kichik birligi bo'lgan hujayralarning tuzilishi, ko'payishi va ularning ko'p hujayrali organizmlarni shakllantirishdagi tutgan o'rni haqidagi qonuniyatlarni umumlashtiruvchi ta'limotdir. Albatta, bu nazariya dabdurustdan va o'z-o'zidan paydo bo'lgan emas. Ko'p hujayrali organizmning eng kichik birligini kuzatgan birinchi olimlardan Robert Guk (1665) edi. Uning tekshiruvlari o'simlik va hayvonlarning tuzilishi borasida tizimli tadqiqotlar paydo bo'lishi uchun bir turtki bo'lib xizmat qildi. 1671-yilda M. Malpigi, N.Gryu va F.Fontanalar Robert Gukning kuzatishlarini tasdiqladilar va o'simliklarning turli qismlari bir-biriga yaqin "pufaklar" yoki "qopchalar"dan iborat ekanligini ko'rsatdilar. Biroq, bu va boshqa tadqiqotlar deyarli ikki asr davomida o'simlik va hayvon hujayralarining universal tuzilishga ega ekanligi haqidagi to'g'ri tushunchaga olib kelmadi.

Hujayra morfologiyasini o'rganishdagi yutuqlar XIX asrda mikroskopik usullarni takomillashtirish va ularni amaliyotda qo'llash bilan bog'liqdir. Bu paytga kelib, yadro va protoplazma tushunchalari paydo bo'ldi (Ya. Purkinye, R. Braun va boshqalar). Olingan juda ko'p dalillar o'simlik va hayvon hujayralarining tuzilishi haqidagi fikrni tubdan o'zgartirdi. 1839-yilda nemis zoologi Teodor Shvanning «*Hayvon va o'simliklarning o'sishi va tuzilishining mutanosibligiga doir mikroskopik tadqiqot*» kitobi chiqdi. Bu kitobda u hujayra nazariyasining asoslarini, ya'ni to'qimalarning hujayralardan tashkil topganligini, barcha hujayralar umumiy rivojlanish qonuniyatlariga ega ekanligini, har bir hujayra mustaqil rivojlanishi mumkinligini ko'rsatib berdi. Hujayra nazariyasining rivojlanishida 1858-yilda chop etilgan nemis patologi Rudolf Virxovning «*Fiziologik va patologik gistologiyaga asoslangan hujayra patologiyasi*» nomli asari ham juda muhim o'rin tutadi. R.Virxovgacha kasalliklarning kelib chiqishi organizmda mavjud suyuqliklar tarkibiy qismining o'zgarishi tufayligina bo'ladi, degan fikr hukm surardi. R.Virxov esa patologik jarayonni tushuntirishga to'g'ri yondoshdi va kasalliklarni hujayralar tuzilishining o'zgarishi bilan bog'ladi. Bu tadqiqot yangi ta'limot – «**hujayra patologiyasi**» yaratilishiga asos bo'lib xizmat qildi. Bu ta'limotga asosan barcha kasalliklar hujayralar tuzilishining o'zgarishlari bilan bog'liq deb ta'kidlanadi. Hujayra patologiyasi turli kasalliklarning kelib chiqish mexanizmlarini ochib berdi va shu bilan nazariy va klinik tibbiyotning negizini tashkil etdi. R.Virxovning yana bir buyuk xizmatlaridan shuki, u T.Shvann va M.Shleyden fikrlariga qarama-qarshi o'laroq, hujayralar qandaydir bir strukturasiy tirik tuzilmadan (sitoblastemadan) emas, balki faqat oldindan mavjud bo'lgan hujayralardan hosil bo'ladi degan fikrni oldinga surdi. Uning «*omnis cellula e cellula*», ya'ni, har bir «*hujayra hujayradan*» degan iborasi biologiyaning keyingi rivojlanishiga turtki bo'ldi. Hozirgi vaqtda hujayralar mavjud hujayraning bo'linishi natijasida hosil bo'ladi, degan xulosa biologiyaning asosiy xulosalaridan biri hisoblanadi. R.Virxovning *hujayradan tashqarida hayot yo'q* degan iborasi hozirgi kungacha o'z qadrini yo'qotmagan.



Hujayra nazariyasining asosiy qoidalari quyidagilardan iboratdir:

**1. Hujayra tirik mavjudotning eng kichik birligidir.** O'zini qaytadan tiklash (reproduksiya), energiyadan foydalanish va uni transformatsiya qilish, metabolizm, sezgirlik va o'zgaruvchanlik, sharoitga moslashish – bularning bari tiriklik belgilaridir. Ushbu belgilarni ilk bor faqatgina hujayrada ko'rish mumkin. Aynan hujayragina tiriklikning barcha xususiyatlarini o'zida mujassamlashtirgan eng kichik birlikdir. Hujayraning alohida ajratilgan qismlari (komponentlari) esa, masalan, yadro yoki organellalar, ushbu xususiyatlarni namoyon etishga ojizlar. Hujayradan ajratilgandan so'ng ular o'z-o'zini saqlab qolish va yangidan hosil bo'lish xususiyatlarini yo'qotadilar. Bundan farqli o'laroq ko'pgina hujayralar, hatto ko'p hujayrali organizmdan ajratib olingan bo'lsada, tegishli muhitda o'zida modda almashinuvi, reproduksiya kabi bir qator tiriklik belgilarini saqlab qoladilar.

**2. Turli organizmlar hujayralari tuzilishi bo'yicha prinsipial o'xshashlikka ega.** Hujayralar eng turli shakllarga va kattalikka ega bo'lishi mumkin. Biroq, o'simliklar yoki hayvonlar turli organlar hujayralarini o'rganganda ularning tuzilishi bo'yicha umumiy bir qonuniyat mavjudligi diqqatni jalb etadi. Haqiqatan ham, barcha hujayralar uch asosiy qismlarga ega: hujayrani tashqi muhitdan ajratib turuvchi qobig'i (plazmatik membrana, plazmolemma); o'zida xromosomalar tarkibida asosiy irsiy material (DNK) saqlovchi yadro; sitozol, organellalar va kiritmalar tutuvchi sitoplazma. Hujayralar tuzilishidagi bu o'xshashlik tirik tizimning o'z ehtiyoji uchun zarur bo'lgan vazifalarning umumiyliigi (nuklein kislotalar va oqsillar sintezi, hujayra bioenergetikasi va boshqalar) bilan belgilanadi. Bir hujayradan (zigotadan) ko'p hujayrali organizm hosil bo'lish jarayonida hujayralar maxsus oqsillar sintezlaydi, o'z shaklini va kattaligini o'zgartiradi, va shu bilan muayyan vazifalarni bajarishga ixtisoslashadi. Bu jarayon hujayra differensatsiyasi (differentiation – o'zgarish, farqlanish) deb ataladi. Masalan, mioblastlar cho'zilib, duksimon shaklga keladi, miofibrillalar oqsillarini(aktin, miozin) ishlab chiqarib, to'playdi. Aktin va miozin iplari boshqa hujayralarda

ham bor, ammo faqatgina mushak hujayralari bu oqsillardan kimyoviy energiyani qisqarish kuchiga aylantirishga ixtisoslash-tirilgan bo'ladi. Xuddi shuningdek biriktiruvchi to'qimadagi fibroblastlar hujayralararo moddani sintezlash va sekret qilishga, nerv hujayralari fizik va kimyoviy signallarni harakat potensialiga aylantirishga, buyrak usti bezi, tuxumdon, urug'donning ba'zi hujayralari steroidlar gormonlar sintezi va sekretsiyasiga, hazm sistemasi bez hujayralari fermentlar ishlab chiqarishga, ichak va buyrak hujayralari moddalarni so'rishga ixtisoslashadi va hokazo. Tuzilishi va funksiyasi jihatdan turlicha bo'lgan hujayralar hosil bo'lishinig molekulyar-genetik mexanizmlari hali oxirigacha o'rganilmagan. Shu narsa ayonki, differentsiatsiya turli hujayra-larda har xil genlarning ketma-ketlikda va tanlab aktivlashuvi natijasidir. Shubhasiz, bu jarayonda signal molekulari va retsep-torlar yordamida amalga oshiriladigan hujayralararo o'zaro ta'sirlar muhim o'rin tutadi. Bularning bari maxsus tuzilmalar va maxsus (spetsifik) xususiyatlarga ega bo'lgan hujayralar paydo bo'lishiga olib keladi. Differentsiatsiya jarayonida maxsus hujay-ralarning bir yoki bir necha vazifalarni bajarish imkoniyatlari oshadi. Organizm tashqi muhit ta'sirlariga sezuvchan bo'lib, normal va patologik holatlarda bir hujayra shart-sharoitlariga ko'ra o'zini turlicha namoyon qilishi mumkin. Tuzilishi bo'yicha o'xshash hujayralar ta'siriga bir xilda sezgir bo'lmaydi, chunki ularning yuzasida joylashgan gormon va hujayradan tashqari matriks signallarini qabul qiluvchi retseptorlar turlicha bo'ladi. Masalan, sut bezidagi fibroblastlar va bachadonning silliq mushaklari jinsiy gormonlarga nisbatan yuqori sezgirlikka ega bo'lib, ular ta'sirida kuchli javob reaksiyasini beradi. Shu bilan birga boshqa a'zodagi fibroblastlar va silliq mushak hujayralari jinsiy gormonlarga sezgir bo'lmaydi va gormonlar ta'siriga javob bermaydi.

Shunday qilib, turli organizmdagi hujayralarning tuzilishidagi o'xshashlik bu hujayraning hayoti va ko'payishi uchun lozim bo'lgan vazifalarning umumiyliigi bilan belgilanadi. Turli xil tuzilishga ega bo'lgan hujayralarning kelib chiqishi ularning differentsiatsiyasi va funksional ixtisoslashishining natijasidir.

**3. Hujayralarning ko'payishi faqat mavjud hujayralarning bo'linishi natijasida amalga oshadi.** Hujayralarning ko'payishi faqat mavjud ona hujayralarning bo'linishi natijasida amalga oshib, bu jarayondan oldin ona hujayrada genetik materialning ikki karra ortishi (DNK reproduksiyasi) ro'y beradi. Hayvon va o'simliklarning eukariot hujayralarida to'laqon bo'linishning yagona usuli bo'lib mitoz (noto'g'ri bo'linish) hisoblanadi. Bunda hujayra bo'linishining maxsus tuzilmasi – bo'linish dukchasi yoki hujayra dukchasi hosil bo'ladi. Shu dukcha yordamida oldindan ikki karra ko'paygan xromosomalar tekis va aniq ikki bo'lg'usi yangi hujayralarga (ularni odatda qiz hujayralar deb ataladi) taqsimlanadi. Odam organizmida 200 ga yaqin hujayra turlari mavjud bo'lib, ularning soni taxminan  $10^{13}$  –  $10^{14}$  tashkil etadi. Shularning barchasi tuxum hujayraning spermatozoid bilan urug'lanishidan hosil bo'lgan yagona hujayra – zigotadan kelib chiqadi. Deyarli barcha to'qimalarda, nerv va yurak mushak to'qimasidan tashqari, butun hayot davomida hujayralar muntazam ravishda yangilanib turadi. Etilish jarayonida ko'p hujayralar bo'linish qobiliyatini yo'qotadi va hayot siklini o'tab bo'lgach, halok bo'ladi. Ularning o'rniga yangi hujayralar keladi. Biroq, yangi hujayralarning hosil bo'lish imkoniyati faqat bo'linish va o'ziga o'xshash hujayralar avlodini berish qobiliyatiga ega bo'lgan hujayralar mavjud bo'lgandagina amalga oshadi. Bunday hujayralar *o'zak hujayralar* deb ataladi va turli to'qimalar va hujayralarning muntazam yangilanishi uchun manba bo'lib hisoblanadi. Uzoq vaqtlardan beri jonsiz materialdan sun'iy tirik hujayralar hosil qilishga urinishgan va bu urinishlar hozir ham davom etayapti. Zamonaviy hujayra texnologiyalarining gurkirab rivojlanishi ma'lum maxsus vazifalarni bajarishga (masalan, monoklonal antitanalar ishlab chiqarishga) ixtisoslashgan gibrid hujayralar klonini yaratish imkonini berdi. Zigota yadrosini klonlanadigan hayvon somatik hujayrasining yadrosi bilan almashtirish yo'li bilan butun boshli organizmning klonini yaratish mumkinligi tasdiqlandi ( masalan, klon usuli bilan yaratilgan mashhur qo'ycha Dolli). Hujayralar xayot faoliyatini va bo'linishini sun'iy sharoitda ta'minlash usullari batafsil ishlab

chiqildi. Ma'lum irsiy kasalliklarni davolashda gen injenerlik usullari tibbiyot amaliyotiga tobora chuqurroq kirib bormoqda. Biroq, shuni esda tutish kerakki, bu ishlarning barchasi tabiat tomonidan yaratilgan tirik hujayralarda yoki ularning ma'lum qismlarida bajarilmoqda. Hujayra biologiyasining ulkan muvaffaqiyatlariga qaramasdan jonsiz, hujayra bo'lmagan materialdan tirik hujayra yaratish yo'lidagi barcha urinishlar hozircha samarasiz qolmoqda. Bularning bari mashhur R.Virxov tomonidan hujayra nazariyasiga kiritilgan «Omnis cellula e cellula», ya'ni, har qanday hujayra faqat hujayradan hosil bo'ladi, degan xulosasi batamom haq ekanligini tasdiqlaydi.

**4. Hujayra yaxlit organizmning bir qismidir.** Ko'p hujayrali organizmlar to'qima va a'zolar tizimlarini hosil qiluvchi hujayralar va ular hosilalarining murakkab ansamblidir. Bu ansamblda hujayralar bir-biri bilan nerv, gumoral va boshqa omillar orqali uzviy bog'langan bo'lib, o'zaro hamkorlikda faoliyat ko'rsatadi. Hujayralararo o'zaro ta'sir hujayralar takomili va differensiatsiyasi jarayonlarining asosiy shartlaridan biridir. U yoki bu ixtisoslashgan hujayraning shakllanishi uchun hujayraga kiritilgan genetik dasturdan tashqari, boshqa hujayralar va hujayralararo moddaning ta'siri talab qilinadi. Ular shakllanayotgan hujayra uchun o'ziga xos mikromuhit yaratadilar va shu bilan hujayraning spetsifik struktur va funksional ixtisoslanishini ta'minlaydilar. Shunday qilib, ko'p hujayrali organizmlarda hujayra tiriklikning elementar birligi bo'lib, u turli maxsus vazifalarni bajarishga ixtisoslashgan. Bu vazifalarni u yaxlit organizm tarkibiga kiruvchi boshqa hujayralar va hujayralararo modda majmuasida amalga oshiradi.

Shunday qilib, hujayra nazariyasi biologiya va tibbiyotni rivojlanishiga katta ta'sir ko'rsatdi, hamda gistologiya va embriologiya fanlarining shakllanishi uchun asos bo'lib xizmat qildi. Organizmning hujayra tuzilishi tamoyilini qabul qilish uning faoliyatini funksional birliklar bo'lgan hujayralar darajasida o'rganishni taqozo etib, shu bilan fiziologiya faninig rivojlanishiga ham chuqur ijobiy ta'sir ko'rsatdi. Ushbu nazariya hayotni ilmiy tushunish asoslarini berdi, hamda organizmlarning individual

rivojlanishi va ularning evolyutsion munosabatlarni tushunishga imkon yaratdi. Oradan o'tgan qariyb ikki asr mobaynida hujayra tuzilishi va faoliyati to'g'risida ko'pdan-ko'p yangi ma'lumotlar to'plangan bo'lsada, hujayra nazariyasining asosiy qoidalari o'z qadri-qiyamatini hozirgi kungacha saqlab qolgan.

## HUJAYRA TARKIBIY QISMLARI

Har bir hujayra uch asosiy tarkibiy qismdan: 1) *hujayra qobig'idan* (hujayra membranasidan); 2) o'zida subhujayraviy birliklar saqlovchi *sitoplazmadan*; 3) *yadro* iborat. Hujayra tashqi muhitdan yoki qo'shni hujayralardan hujayra membranasini (*plazmolemma*, yoki *plazmatik membrana*, yoki *sitolemma* ham deb ataladi) yordamida ajratilgan. Sitoplazma sitoplazma matriksidan yoki sitozoldan (avval gialoplazma deb atalgan) va unda joylashgan sitoskeletdan, hujayra organellalari va kiritmalardan iborat. Yadroda yadro qobig'i (kariolemma yoki nukleolemma), nukleoplazma (karioplazma), xromatin (xromosomalar), yadrocha va yadroning oqsilli asosi (yadro matriksi) tafovut qilinadi.

## SITOPLAZMANING UMUMIY TUZILISHI

Sitoplazma sitoplazma matriksidan yoki *sitozoldan* va unda joylashgan *sitoskeletdan*, hujayra *organellalari* va *kiritmalardan* iborat.

**Sitoplazma matriksi** (**sitozol**, eski nomi gialoplazma) umumiy hujayra hajmining qariyb yarmini tashkil qiladi. Sitozol asosan suv va unda erigan turli moddalardan tashkil topgan murakkab kolloid tizimdir. Bu tizimda hujayra organellalari va kiritmalar muallaq suzib yuradi. Sitozolda noorganik ionlar ( $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Ca}^{++}$ ) va oraliq metabolitlar, uglevodlar, lipidlar, oqsillar va RNK kabi organik molekulalar bo'ladi. Ushbu tizim suyuq (zol) holatidan gel holatiga, va aksincha, geldan zol holatiga o'tib turish qobiliyatiga ega. Hujayralar sitozoli membranalari yordamida bir necha aniq ifodalangan bo'limlarga (kompartimentlarga) bo'linadi. Bu kompartimentlar hujayra ichida ionlar va molekulalar oqimini

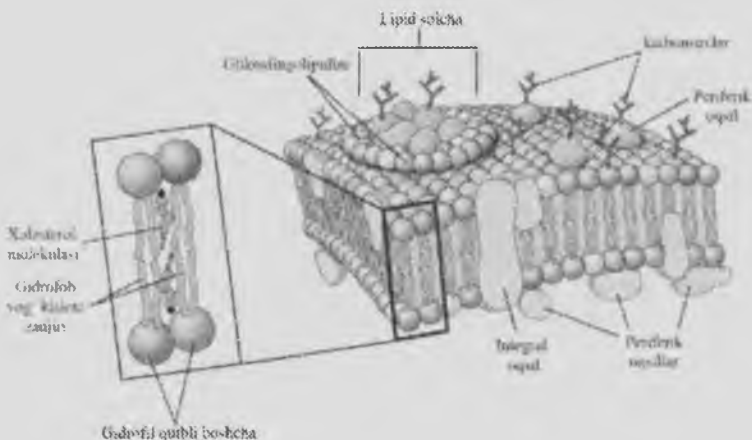
boshqaradi. Bundan tashqari ular fermentlarni va tegishli substratlarni yig'ib, hujayra faoliyatining samaradorligini oshiradi. Ko'p komponentli bo'lgan sitozolda uning alohida qismlari sharoitga va bajaradigan vazifalariga qarab o'z agregat holatini o'zgartirishi mumkin. Garchan sitozol strukturasisiz bo'lsada, unda turli xil fibrillar oqsillarning hosil bo'lishi va emirilishi doimiy ravishda kechadi. Sitoplazmatik matriks asosan globulyar oqsillar bo'lib, ular umumiy hujayra oqsillarining 20–25 foyizini tashkil qiladi. Sitozol organellalarnig hujayra ichidagi harakatini boshqaradi va sitoplazmaning yopishqoqligini ta'minlaydi. Membrana bilan bog'lanmagan (eruvchan) fermentlar ma'lum bir tartibda joylashgandagina eng samarali faoliyat ko'rsatadi. Aynan sitozol fermentlarning substrat bilan ta'siri ketma-ketligining struktur asosi bo'lib xizmat qiladi. Sitozol yuzlab fermentlar saqlaydi. Bu fermentlar maxsus «qurilish bloklari» hosil qilib, ular yirikroq molekulalarni yig'ishda va mayda molekulalarni parchalashda ishtirok etadi. Sitozolda oqsil sintezi mexanizmining barcha elementlari (rRNK, iRNK, tRNK, fermentlar va boshqa omillar) mujassamlashtirilgan. Ular yordamida sitozolda hujayraning o'z ehtiyojlari uchun zarur bo'lgan oqsillar sintezlanadi. Hujayraning osmotik va bufer xususiyatlari ko'p jihatdan sitozol tarkibiga bog'liq. Aynan ana shu yarim suyuq muhit hujayraning barcha tuzilmalarini birlashtiradi va ularning o'zaro kimyoviy ta'sirini ta'minlaydi. Sitozol orqali aminokislotalar, yog' kislotalari, nukleotidlar va karbonsuvlarning hujayra ichi transporti amalga oshadi. Sitozol orqali doimiy ravishda ionlar oqimi plazmolemma va undan mitoxondriylarga, yadroga va pufaklarga qarab harakat qiladi. Sitozol ATF saqlanadigan asosiy joy hisoblanib, bu erda ATF molekulasi massalarining bir joydan ikkinchi joyga ko'chish jarayonlari amalga oshadi.

**Sitoskelet** sitoplazmaning struktur komponenti bo'lib hisoblanadi. Sitoskelet hujayrada asosan membranasis organellalar – mikronaychalar, aktin va oraliq filamentlardan iborat murakkab to'r hosil qilib joylashadi. Sitoskelet tarkibiga kiruvchi struktur oqsillar hujayraning shaklini saqlab turishni ta'minlaydi,

hamda organellalar va sitoplazmatik pufakchalarning harakatida muhim rol o'ynaydi. Ushbu oqsillar yaxlit hujayraning harakatida ham faol ishtirok etadi.

Sitozol sitoskelet bilan birgalikda sitoplazmaning asosini tashkil etib, ushbu asosda **organellalar** va **kiritmalar** joylashadi. **Kiritmalar** odatda hujayraning muvaqqat komponentlari bo'lib, karbonsuv, yog', oqsil va pigment birikmalarning to'plamlaridir. Hujayrada ular lipid tomchilari, glikogen, oqsil yoki pigment donachalari shaklida ko'rinadi. Ular hujayraning doimiy bo'lmagan tuzilmalari bo'lib, odatda membrana bilan qoplanmagan. Kiritmalar yo'qolib ketishi va yana yangidan paydo bo'lishi mumkin, ularning miqdori va tuzilishi hujayraning funksional holatiga qarab turlicha bo'ladi. Kiritmalardan farqli o'laroq **organellalar** («jajji yoki miniatyur organlar», oldingi nomi organoid – «organga o'xshash» ) hujayralarning doimiy komponentlari bo'lib, uning hayot faoliyatida juda muhim o'rin tutadi. Haqiqatan ham agar biz hujayrani yaxlit organizm sifatida qabul qilsak, organellalarni uning miniatyur organlari deb hisoblash mumkin. Joylashishi va funksional xususiyatlariga ko'ra umumiy va maxsus organellalar ajratiladi. Umumiy organellalar deyarli barcha hujayralarda bo'ladi. Maxsus organellalar esa faqat ma'lum turdagi hujayralarda uchrab, ularda spetsifik funksiyani bajaradi. Masalan, mushak tolalaridagi miofibrillar, nafas yo'li hujayralaridagi kiprikchalar, spermatozoidlardagi xivchin va hokazo. Biroq, shuni nazarda tutish kerakki, barcha maxsus organellalarning asosini kimyoviy tarkibi, soni, tuzilishi va joylashishi bo'yicha o'ziga xos xususiyatlarga ega bo'lgan umumiy organellalar (**mikronaychalar**, **mikrofilamentlar**) tashkil etadi.

## BIOLOGIK MEMBRANALAR HAQIDA TUSHUNCHA



**Rasm 2.1.** *Biologik membrananing «suyuqlik-mozaik modeli»*

Oʻtgan asrning 50-yillarida olib borilgan elektron-mikroskopik tadqiqotlar eritrotsitlar hujayra membranalarining (plazmolemmasining) uch qavatli tuzilishga ega ekanligini koʻrsatdi. Osmiy bilan fiksatsiya qilingandan soʻng membranada ikki (tashqi va ichki) qoramtir boʻyalgan qavatlar mavjudligi, va ular oqishroq boʻyalgan (oʻrta) qavat bilan bir-biridan ajralib turishi aniqlandi. Aynan shunday uch qavatli tuzilishga ega membranalar nafaqat plazmolemmada, balki hujayraning boshqa tuzilmalarida, masalan, membranali organellalarda, yadro qobigʻida ham topildi. Demak, **"elementar biologik membrana"** deb atalmish uch qavatli tuzilishga ega boʻlgan membranalar hujayraning **universal** tuzilmalari hisoblanadi. Hujayraning barcha membranali tuzilmalari, shu jumladan plazmolemma ham, tuzilish jihatdan bir-biriga tubdan oʻxshashdir. Membranalarda elektron mikroskop ostida koʻrinadigan uch qavat fiksatsiya uchun ishlatilgan osmiyning metall shaklida ikki qavatli lipidlarning gidrofil guruhlari joylashgan qismiga choʻkishi natijasida paydo boʻladi deb hisoblanadi. Biroq, bunday aniq ifodalangan uch qavat faqatgina fiksatsiya qilingan, yaʼni, oʻlik biologik membranalar uchun xarakterlidir. Tirik biologik membranalar esa, ularda juda koʻp



turdagi jarayonlar kechishi tufayli ancha murakkab tuzilishga egadir. Hozirgi paytda biologik membranalar tuzilishining eng keng tarqalgan modeli bo'lib G.Nikolson va S.Singer tomonidan taklif etilgan "suyuqlik-mozaika" modeli hisoblanadi. Bu modelga ko'ra, biologik membrana oqsil, lipidlar va ularga biriktirilgan karbonsuv zanjirlar mozaik tartibda joylashgan suyuq dinamik sistema hisoblanadi. Har bir membrananing asosini ikki qavat hosil qiluvchi lipidlar (bilipid qavatlar yoki lipidlar qo'shqavati) va ular orasida joylashgan oqsillar (*integral yoki transmembran va yarim integral oqsillar*), hamda membrananing ichki yoki tashqi yuzasiga birikkan oqsillar (*periferik oqsillar*) tashkil qiladi. Ba'zi oqsillar (glikoproteinlar) va lipidlar (glikolipidlar) membrananing tashqi sirtiga bo'rtib turuvchi karbonsuv zanjirlarini tutishi mumkin (rasm 2.1). Bu model hujayradagi barcha membranali strukturalarning, shu jumladan plazmolemmaning, asosiy tuzilish prinsiplarini aks ettiradi. Biroq turli joylarda joylashgan membranalar o'zining kimyoviy tarkibi (lipidlar, oqsillar, karbonsuvlar) bo'yicha farqlanishi mumkin. Bu ularning o'ziga xos xususiyatlari va bajaradigan vazifalarining xilma-xilligi bilan bog'liq bo'ladi. Bu borada plazmolemma hujayradagi barcha biologik membranalarining tuzilishi va funksiyasini o'rganish uchun o'ziga xos etalon bo'lib xizmat qiladi.

## PLAZMOLEMMANING TUZILISHI VA FUNKSIYASI

Hujayra qobig'i (hujayra membranasi, plazmolemma, plazmatik membrana) hujayrani mustaqil yashash birligi sifatida belgilaydigan asosiy tarkibiy qismlaridan biri hisoblanadi. Plazmolemma garchan hujayraning tashqi chegaralarini ifodalasada, u hujayraning ichki muhiti bilan tashqaridagi hujayralararo moddaning makromolekulalari orasidagi bog'lanishni amalga oshiradi. Hujayra membranasida maxsus **integrin** oqsillari mavjud bo'lib, ular ham sitoplazmaning sitoskelet tuzilmalari bilan, ham hujayralararo moddaning molekullari bilan bog'langan bo'ladi. Ushbu bog'lanish tufayli sitoplazma va hujayralararo modda orasida doimiy ravishda ikki

tomonlama o'zaro munosabat amalga oshadi. Hujayra membranasi ba'zi moddalarning hujayra ichiga, va aksincha, undan tashqariga harakatlanishini boshqarib, hamda muayyan molekulalarning undan o'tishini engillashtirib, o'ziga xos tanlab o'tqazuvchi to'siq vazifasini bajaradi. Hujayra membranasi eng muhim vazifalaridan biri bo'lib uning hujayra ichidagi muhitning doimiyligini saqlab turishdir, chunki bu muhit hujayradan tashqaridagi suyuqlikdan keskin farq qiladi. Hujayra membranasi vazifalarining xilma-xilligi uning tuzilishi va fizik-kimyoviy xossalarini o'ziga xos xususiyatlari bilan bog'liqdir.

Hujayrani tashqi tarafdin o'rab turuvchi qobig'i faqatgina biologik membrananing o'zidagina iborat bo'lishi mumkin. Lekin, ko'pincha, hujayra murakkab tuzilgan 3 zonadan: *tashqi*, *o'rta* va *ichki* zonalardan tashkil topgan hujayra qobig'i bilan o'ralgan. *Tashqi zona glikokaliks* deb nomlanib oqsil va unga yopishgan karbonsuv zanjirlaridan hosil bo'lgan. U elektron mikroskop ostida uzluksiz struktura holida ko'rinadi. Glikokaliks hujayraning tashqi muhit bilan aloqasida muhim o'rin tutadi. Glikokaliks zonasining kimyoviy tarkibi turli hujayralarda farqlanadi. Ba'zi bir hujayralarda glikokaliks moddalarni parchalovchi fermentlarga boy bo'lsa, boshqa hujayralardagi glikokaliksni hosil qiluvchi glikoproteidlar retseptor (turli xil spetsifik signallarni qabul qilish, yot yoki o'ziga tegishli hujayralarni tanib olish va boshqalar) xususiyatga ega. Ichak epitelial hujayrasining (enterotsit) mikrovorsinkalari ustidagi glikokaliks oziq moddalar parchalanishida, so'rilishida muhim rol o'ynaydi. U hujayra mikrovorsinkalarini apikal qismining mustahkamligini belgilab, kimyoviy moddalar va ba'zi bir mikroblar ta'siridan enterotsit hujayralarini saqlaydi. *O'rta zonani* esa yuqorida ta'riflab o'tilgan tipik biologik membrana hosil qiladi. Hujayra qobig'ining biologik membranasi hujayrani boshqa membranali tuzilmalariga nisbatan biroz qalinroq bo'lib, 7,5 – 10 nm ni tashkil etadi. *Ichki zona (kortiqaq qavat, korteks)* sitoplazmaning biologik membranaga tegib yotuvchi yupqa qismidan iborat. Bu erda organellalar bo'lmay, sitoplazmadan mikrofilamentlar (asosan aktin iplari) kelib tugaydi. Bu qavat plazmolemma periferik

oqsillari hamda hujayraning sitoskeleti bilan tutashgan. Mikrofilamentlar qisqaruvchi oqsillar ushlagani uchun ichki zona hujayra membranasi harakatida muhim rol o'ynaydi. Bu harakat psevdopodiyalar hosil qilish va fagotsitoz, pinotsitoz protsesslarida botiqliklar hosil qilish bilan belgilanadi.

Plazmolemma tarkibida lipidlar (42–45%), oqsillar (50%dan ortiq) va karbonsuvlar (5–10%) bo'ladi. Lipidlar asosan fosfolipidlar, sfingolipidlar, glikolipidlar va xolesterin bo'lib, ular membrananing asosi bo'lgan bilipid qo'shqavatni hosil qiladi. Xolesterindan tashqari barcha lipidlar amfifillik yoki amfipatik (yunon. amphi – ikkiyuzlama) xususiyatga ega. Har bir lipid molekulasi qarama-qarshi xususiyatlarga ega ikki qismdan iborat. Uning boshchasi yoki polyar qismi gidrofil bo'lib, nopolyar qismi (dumi) gidrofobdir. Suvli muhitda ushbu molekular bilipid qo'shqavat hosil qiladi. Bunda ularning gidrofob dumlari ichkariga, bir-biriga qarab joylashsa, gidrofil boshchalari esa suvli muhitlarga (hujayra tashqarisiga va sitoplazmaga) qarab yotadi. Qo'shqavatning ayrim joylarida, faqat gidrofob dumlar joylashgan sohalarida xolesterin molekulari yotadi. Xolesterin molekulari membranani ma'lum zonalarida fosfolipid molekularini o'rab olib, o'ziga xos «lipid solchalari»ni hosil qiladi. Odatda bu sohalarda membrana biroz qattiqlashib, elastikligi pasayadi. Shu tufayli bu zonalarda endo- ekzotsitoz jarayonlari bo'lmaydi. Shu bilan birga xolesterin membrana oquvchanligini boshqarishda ishtirok etib, hujayra gomeostazini ta'minlashda muhim rol o'ynaydi. Membrananing tashqi qavatida joylashgan ba'zi lipid molekulari karbonsuv zanjirlari bilan bog'langan bo'lib (glikolipidlar), bu zanjirlar glikokaliksiga o'tib ketadi. Glikolipidlar tashqi qavat barcha lipidlarining taxminan 5 %ni tashkil etadi.

Plazmolemma oqsillari bajaradigan vazifalariga ko'ra struktur (hujayraning shaklini, mexanik xususiyatlarini belgilovchi), transport (moddalarni tashuvchi), hujayralararo aloqalarni ta'minlovchi va signallarni o'tqazuvchi oqsillar bo'lishi mumkin. Joylashishiga qarab *integral yoki transmembran*, *yarim integral va periferik* oqsillar ajratiladi. Integral oqsillar odatda bilipid qavatlarga mustahkam yopishgan bo'lib, periferik oqsillar esa

membrana yuzasi bilan sustroq boylangan bo'ladi. Oqsillarning ba'zilar bilipid qavatlarini to'la qamrab olgan bo'lishi mumkin (transmembran oqsillar), boshqalari esa yo tashqi, yoki ichki lipid qavatlarda joylashadi (yarim integral oqsillar). Integral oqsillar o'zlarining lipofil qismlari bilan bilipid qavatga botib kiradi, ularning tashqi gidrofil oxirlari esa glikokaliks karbonsuvlari va periferik oqsillar bilan bog'lanadi. Barcha oqsil molekullari membranada mozaika shaklida joylashgan bo'lib, sitoskelet elementlari yordamida membrana bo'ylab engil ko'chib yurishi mumkin. Periferik oqsillar (fibrillar va globulyar) membraning yo tashqi, yoxud ichki yuzasida joylashadi va integral oqsillar bilan nokovalent bog'langan bo'ladi. Tashqi yuzada joylashgan periferik oqsillarga retseptor va adgeziv oqsillar, ichki yuzadagilariga esa sitoskelet bilan bog'langan oqsillar misol bo'ladi.

Karbonsuvlar odatda membranada sof holda uchramaydi, ular lipidlar (glikolipidlar) va oqsillar (glikoproteinlar) bilan birikkan holda joylashadi. Glikolipidlar va glikoproteinlar bilan kovalent yopishgan oligosaxarid zanjirlari plazmolemmaning faqat tashqi yuzasida bo'ladi va *glikokaliks* hosil qilishda ishtirok etadi. Shu bilan plazmolemma hujayraning boshqa membranalaridan tubdan farq qiladi.

Tirik organizmning o'ta muhim xususiyatlaridan biri uning genetik (irsiy) jihatdan individualligidir. Plazmolemmaning tarkibida bir organizm hujayralarining boshqa organizmdan genetik farqlanishini ta'minlovchi (faqat monozigot egizaklarga bundan mustasno) *unikal glikoprotein molekullar* borligi biologik individuallikni belgilovchi asosiy omildir. Ushbu molekullarning sintezi bosh gistologik muvofiqlik (moslik) kompleksi (BGK, ingl. major histocompatibility complex, MHC) genlari tomonidan boshqariladi. BGK molekularining ikki sinfi mavjud bo'lib, shulardan I sinfi shu individning barcha hujayralarida uchraydi. BGK molekularining II sinfi esa antigenlarni (begona molekullarni) limfotsitlarga etqazib berishda va ularning faollashuvida muhim o'rin tutadi. Har bir BGK molekulasida glikokaliksqa chiqib turuvchi integral oqsil va uning sirtmoqlaridan, kichik globulyar massali periferik oqsildan, va nihoyat,

sirtmoqlar bilan nokovalent bog'langan kichik oqsil molekulasidan iborat. Aynan ana shu kichkina oqsil (odatda u 9 aminokislotadan iborat peptid) ushbu individga tegishli bo'lgan normal oqsilning fragmenti bo'lib, immun hujayralar tomonidan «o'ziniki» sifatida tanib olinadi. Turli patologik holatlarda (begona to'qima transplantatsiya qilinganda, rak kasalligida, virusli infeksiyada) plazmolemmada strukturasi o'zgargan oqsil paydo bo'lsa organizmda bunday «begona» hujayralarni yo'q qilishga qaratilgan immun reaksiya rivojlanadi. Shu bilan hujayralarning, demakki, butun organizmning irsiy individualligi saqlanib qoladi.

### Hujayralararo informatsion aloqalar

Plazmolemma hujayraga tashqi va ichki muhitdan keluvchi turli xil (fizik, kimyoviy, mexanik va hokazo) signallarni qabul qiluvchi, ularni o'zgartiruvchi (transformatsiyalovchi) va hujayraning tegishli javob reaksiyasini boshlab beruvchi asosiy bo'limdir. Umumlashtirib olganda bu jarayon **signal transduksiyasi** deb atalib, quyidagi ketma-ketlikda amalga oshadi: signal (birinchi vositachi) – retseptor – (ikkinchi vositachi) – effektor – javob reaksiyasi. Bir hujayrada ishlab chiqarilgan signalni ikkinchisiga maxsus signal molekullari yoki **ligandlar** o'tqazadi. Ikkinchi hujayrada, u «**nishon-hujayra**» bo'lib xizmat qiladi, aynan shu signalni qabul qilishga ixtisoslashgan (spetsifik) **retseptorlar** mavjud bo'lishi lozim. Retseptorlarning membrana va sitoplazmatik (yadro) turlari farqlanadi. Funktsional jihatdan membrana retseptorlarining katalitik, ion kanallari bilan bog'liq va G-oqsil orqali faoliyat ko'rsatuvchi turlari ajratiladi. Retseptorlar faqatgina o'ziga tegishli signalni qabul qiladi va uni hujayra ichi signal molekullariga (ikkinchi vositachiga) uzatadi. Ikkinchi vositachi sifatida turli-tuman kimyoviy moddalar, jumladan siklik nukleotidlar (AMF va GMF), inozitoltrifosfat, diatsilglitserol,  $Ca^{2+}$  xizmat qilishi mumkin. Ular esa o'z navbatida informatsiyani javob reaksiyasini amalga oshiruvchi molekullarga (effektorlarga) etqazadi. Barcha signal molekullari (**ligandlar**) fizik-kimyoviy xossalarga ko'ra **qutblangan** (gidrofil) va

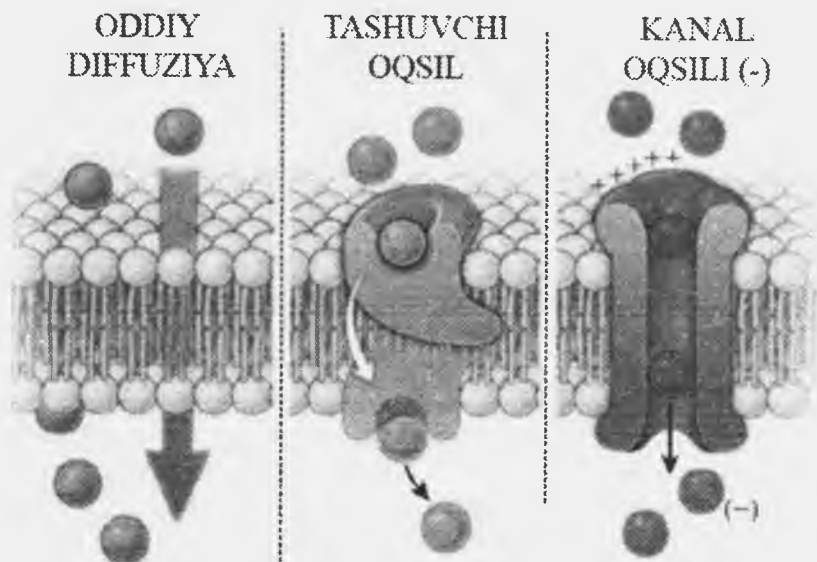
**qutblanmagan** (lipofil yoki yog'da eruvchi) bo'lishi mumkin. Qutblangan moddalar (masalan, oqsillar, ionlar) to'g'ridan-to'g'ri membranadan o'tolmaydi, shuning uchun ularning retseptorlari plazmolemma glikokaliksida joylashgan. Aynan shu uchun ham bu moddalarning membrana orqali (transmembran) o'tishi maxsus membrana pufakchalari yordamida amalga oshadi (endotsitoz va ekzotsitoz). Membrana retseptorlari *glikoproteinlar* bo'lib, ular plazmolemmaning o'tkazuvchanligini boshqaradi, turli molekularning hujayra ichiga kirishini va informatsion signallarni qayd qiladi va hujayra ichidagi kimyoviy birikmalarga uzatadi. Qutblanmagan moddalar (asosan xolesterin va uning hosilalari) membranadan bemalol o'taladi, shu tufayli ularning retseptorlari hujayra ichida, aniqrog'i, yadroda joylashgan. Yadro retseptorlari asosan steroid gormonlar, retinoidlar, tiroid gormonlar, o't kislotalari va boshqalarni tanib olish uchun xizmat qilib, oqsil tabiatga ega. Har bir yadro retseptori ikki qismga ega bo'lib, birinchisi ligand bilan yopishsa, ikkinchi qismi yadroning DNK molekulari bilan bog'langan. Boshqacha qilib aytganda, yadro retseptorlari – bular ligand tomonidan faollashtiriluvchi transkripsiya omillaridir. Ba'zi kichik molekulari signallar (masalan, azot oksidi – NO, uglerod monooksidi – CO) hujayralarga hech qanday retseptorsiz bevosita ta'sir ko'rsatishi mumkin. Ushbu molekularlar to'qimalar gomeostazini ta'minlashda muhim rol o'ynaydi. Azot oksidi to'qimalarda NO-sintaza fermenti yordamida hosil bo'lib nishon-hujayralarda (odatda bu tomirlar devorining silliq mushak hujayralari) ikkinchi vositachi (silik guanidin monophosphat – sGMF) miqdorini oshiradi. Natijada mushak hujayra bo'shashadi, shu bilan qon tomiri devorining tonusi ma'lum meyyorda saqlab turiladi.

### **Plazmolemma orqali moddalar transporti**

Plazmatik membrana biologik membrana orqali xarakatlanadigan ko'p miqdordagi molekularning hujayra va tashqi muhit o'rtasidagi almashinuvini amalga oshiruvchi joy bo'lib hisoblanadi. Ionlar va makromolekulyar birikmalarning plazmolemma orqali ko'chib o'tishi turli yo'llar bilan amalga oshadi.



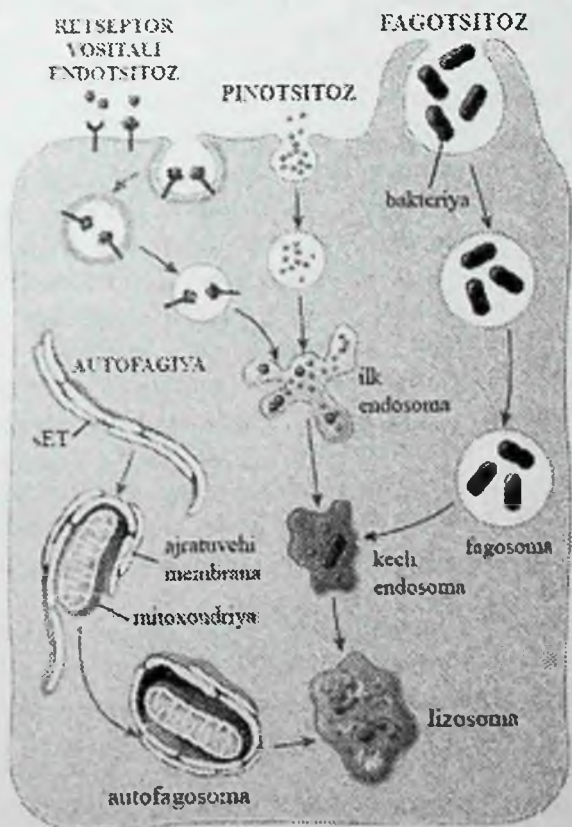
Shartli ravishda ularni ikki guruhga bo'lish mumkin – *transmembranal diffuziya va vezikulyar transport*.



*Rasm 2.2. Transmembranal diffuziyaning asosiy ko'rinishlari.*

**Transmembranal diffuziya** o'z navbatida *oddiy (passiv), engillashtirilgan va aktiv* shakllarda amalga oshirilishi mumkin. *Oddiy diffuziyada* kichik molekularlar plazmolemma oqsillari hosil qilgan maxsus kanallar orqali bevosita, hech qanday energiya sarflanmasdan o'tadi. Masalan, suv molekulari passiv xarakterlanib, *akvaporinlar* deb nomlanuvchi transmembranal oqsillar orqali ko'p marotaba o'tadi. Ammo aksariyat ko'pchilik moddalarning plazmolemma orqali o'tishi maxsus tashuvchi oqsillar (yuk oqsillari) yordamida amalga oshiriladi (rasm 2.2). Ushbu oqsillar yoki ularning lipoproteid komplekslari substrat bilan yopishib, uning plazmolemma orqali o'tishini engillashtiradi (*engillashtirilgan diffuziya*). Odatda oddiy va engillashtirilgan diffuziya kichik molekulari birikmalarning konsentratsiya gradienti yo'nalishida bo'lib, bunda energiya sarflanishi talab

qilinmaydi. **Aktiv**, ya'ni, konsentratsiya gradientiga qarama-qarshi yo'nalishdagi (konsentratsiya past joydan konsentratsiya yuqori bo'lgan joyga) transportni amalga oshirish uchun energiya talab qilinadi. Ba'zi ionlar,  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$  va  $\text{Ca}^{+2}$  integral oqsillar orqali hujayra membranasidan ion kanallari yoki ion nasoslari orqali o'tadi. Bu kanallarda ionlar ( $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ) yordamida faollashuvchi ATF-aza fermenti mavjud bo'lib, u ATFni parchalaydi. Ajralib chiqqan energiya moddalarning aktiv transporti uchun sarflanadi.



**Rasm 2.3.** Endotsitoz jarayonlarining asosiy ko'rinishlari

**Aktiv transport** yordamida bir moddani ma'lum bir yo'nalishda o'tkazish yoki ikki moddani bir xil yoki ikki bir-biriga qarama-qarshi bo'lgan yo'nalishlarda o'tkazish mumkin (**birlashtirilgan aktiv transport**).

**Vezikulyar transport** kichik molekularli moddalarni o'tkazuvchi transmembran diffuziyadan farq qilib, asosan yirik, makromolekulyar birikmalarni plazmolemma hosil qilgan mayda pufakchalar (vezikulalar) yordamida o'tkazadi. U **endotsitoz** (hujayraga kirish), **ekzotsitoz** (hujayradan chiqish), va **transsitoz** (hujayraning bir yuzasidan kirib, qarama-qarshi yuzasidan chiqib ketish) kabi jarayonlarni o'z ichiga oladi.

**Endotsitoz** – bu suv, makromolekulyar moddalar, zarrachalar va mikroorganizmlarning hujayra tomonidan yutilish jarayoni (internalizatsiyasi) bo'lib, quyidagi ketma-ketlikda amalga oshadi: moddalarning plazmolemmaga yopishishi (adgeziya) – plazmolemmada botiqlik (chuqurcha, invaginatsiya) hosil bo'lishi – botiqlik chekkalarining bir-biriga ulanishi – hosil bo'lgan pufakchani (ilk endosoma) plazmolemmadan ajralishi va sitoplazma tomon siljishi. Endotsitoz jarayoni plazmolemmadagi retseptor oqsillarning ishtirokida kechganda bu **spetsifik endotsitoz** deyiladi, retseptorlar ishtirokisiz esa **nospetsifik endotsitoz** deb ataladi. Shuningdek, endotsitoz pufakchalari hosil bo'lishida maxsus **klatrin** oqsili bo'lishi yoki bo'lmasligiga qarab endotsitozning **klatringa bog'liq** va **klatringa bog'liq bo'lmagan** turlari ajratiladi. Endotsitozning keng tarqalgan ko'rinishlaridan bo'lib **pinotsitoz**, **fagotsitoz** va **retseptor vositachiligidagi endotsitoz** hisoblanadi (rasm 2.3).

**Pinotsitoz** – bu suyuqlik va unda erigan moddalarning plazmolemma hosil qilgan mayda pufakchalar (diametri 150 nmdan kichik) yordamida yutilishidir. Pinotsitozga hujayradan tashqaridagi suyuqlikni va undagi moddalarni so'rish uchun mo'ljallangan nospetsifik endotsitoz sifatida qaraladi. Bu jarayon barcha hujayralar uchun xos bo'lib, konstitutiv dinamika, ya'ni, pufakchalarning uzluksiz ravishda hosil bo'lishi bilan xarakterlanadi. Mayda pinotsitoz pufakchalarining hosil bo'lishi uchun klatrin oqsili talab qilinmaydi, shuning uchun pinotsitozni

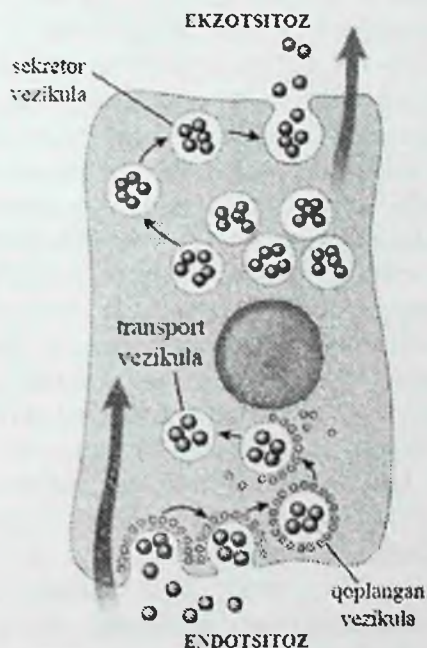
endotsitozning *klatringa bog'liq bo'lmagan* turi deb hisoblash mumkin. Pinotsitoz pufakchalarning hosil bo'lish mexanizmi **kaveolin**, ba'zi hollarda esa **flotillin** oqsillariga bog'liqdir.

**Fagotsitoz** – bu yirik, ma'lum bir qattiqlikka ega bo'lgan zarrachalarning (bakteriyalar, o'lgan hujayra qoldiqlari va boshqalar) maxsus fagotsitlar (neytrofil leykotsitlar, makrofaglar) psevdopodiylari tomonidan qamrab olinishi va yutilishidir. Fagotsitoz jarayonida yirik endotsitoz pufaklari – *fagosomalar* hosil bo'ladi va birlamchi lizosomalar bilan qo'shib *fagolizosomalarga* aylanadi. Pinotsitozdan farqli o'laroq, fagotsitoz jarayonini fagotsitlar plazmolemmasidagi maxsus retseptorlarga ta'sir etuvchi signal molekulari boshlab beradi. Bunday signal molekulari bo'lib yutiladigan zarrachani qoplab olgan (opsonizatsiya qilgan) oqsillar (antitanalar) xizmat qiladi.

**Retseptor vositachiligidagi endotsitoz** – bu plazmolemma-dagi retseptor oqsillarning ishtirokida kechadigan *spetsifik endotsitozdir*. Ko'pgina moddalarning retseptorlari (masalan, oqsil tabiatli gormonlar) plazmolemma yuzasi bo'ylab tarqoq yoki ba'zan, chuqurchalar hosil qilib to'planib joylashadi. Ligandani o'z retseptori bilan bog'lanishi tarqoq retseptorlarni chuqurchalar atrofida yig'ilishiga olib keladi. Vezikulyar chuqurchalarni hosil qilishda maxsus **klatrin qobiq oqsili** muhim o'rin tutadi. Klatrin polipeptidlari besh va olti burchakli elementlardan iborat to'rsimon savatchani hosil qilib, chuqurcha membranasini qoplaydi. Klatrin bilan qoplangan chuqurcha pastga tobora botib kirib, nihoyat plazmolemmadan pufakcha shaklida ajraladi. Klatrin qobig'i borligi uchun bu pufakchalar **qoplangan (jiyakli, hoshiyali) pufakchalar** deb yuritiladi. Jiyakli pufakchanning plazmatik membranadan ajralib chiqishida GTF-aza fermenti saqlovchi **dinamin oqsili** asosiy rol o'ynaydi. U plazmolemmaning pufakchaga yopishib turgan joyida o'ziga xos molekulyar prujina hosil qiladi. GTF-ni parchalanishidan hosil bo'lgan energiya hisobiga bu prujina kengayib, pufakchani plazmolemmadan uzib chiqaradi. Pufakcha plazmolemmadan ajralgandan so'ng qobiq hosil qiluvchi klatrin molekulari pufakchalarni tark

etib, yana hujayra membranasiga qaytadi va yangi jiyakli chuqurchalar hosil bo'lishida ishtirok etadi.

Barcha endotsitoz jarayonlarida pufakchalar juda tez hosil bo'lib, *endosomal bo'lma (kompartment)* tomon suriladi. Hujayra yuzasiga yaqin joylashishi (*ilk endosoma*) yoki sitozolda chuqurroq joylashishiga (*kech endosoma*) qarab transport pufakchalarining dinamikadagi turli o'lchamlari, shakli va tarkibi yuzaga keladi. Barcha endosomalarning membranasini ATF energiyasini saqlaydi. Endosomalar ichidagi molekulalar (ligand-retseptor komplekslari) taqdiri turlicha bo'lishi mumkin. Retseptor va ligandlar avval kechki endosomalarga, so'ng parchalanish uchun lizosomalarga o'tishi mumkin. Endosomadagi retseptor o'z ligandidan ajralgandan so'ng, yana hujayra membranasiga qaytib kelishi va qaytadan ishlatilishi mumkin (retsirkulyatsiya). Masalan, past zichlikdagi lipoproteinlarning retseptorlari bir necha marotaba ishlatilishi mumkin. Ligandlar ham hujayrada o'z vazifasini o'tagach, yana tashqi muhitga qaytib, qayta ishlatilishi mumkin. *Ilk endosomalarning* asosiy vazifasi endotsitoz yo'li bilan kirgan oqsillarni saralash va qayta ishlash hisoblanadi. Endotsitoz pufakchalarining, ya'ni ilk endosomalarning, ko'pchiligi retseptorlar va liganddan ozod bo'lgach, yana hujayra membranasiga qaytib, plazmolemma bilan birlashib ketishi mumkin. Ammo ularning anchagina qismi hujayra sitoplazmasiga yanada chuqurroq botib kirib, Golji kompleksi va endoplazmatik to'r komponentlari bilan aloqa qiladi. Natijada endosomaning kimyoviy tarkibi o'zgaradi, ichki muhiti sust kislotali ( $\text{pH} < 6.0$ ) bo'ladi. Bunday endosomalar *kech endosomalar* deb ataladi va ularga lizosoma hosil bo'lishining ilk bosqichi (*prelizosoma*) sifatida ham qaraladi. Kech endosomalar Golji kompleksiga o'tib, fermentlar bilan boyishi va haqiqiy lizosomalarga aylanishi yoki shu yerdagi yangi hosil bo'lgan lizosomalar bilan birlashishi mumkin.



*Rasm 2.4. Ekzotsitoz va endotsitoz jarayonlarining sxematik tarzda ko'rinishi.*

Ko'pgina moddalar va makromolekulalar (o'sish omillari, ba'zi toksinlar va viruslar) **klatringa bog'liq bo'lmagan endotsitoz** yordamida yutilishi mumkin. Bunda plazmolemma **kaveolalar** deb ataluvchi mayda (diametri 50–80 nm) pufakchalar hosil qilib, ular yordamida moddalarni yutadi. Kaveolalar hosil bo'lish mexanizmi **kaveolin**, ba'zi hollarda esa **flotillin** oqsillariga bog'liq bo'lib, kaveola orqali endotsitoz ko'pchilik hujayralar uchun xosdir. Ular ayniqsa endoteliy hujayralarida juda ko'p uchraydi va bu erda yirik makromolekulalarni tashish uchun xizmat qiladi.

**Ekzotsitoz (sekretsiya)** – bu hujayra ichidagi sekretor vezikulalardan (masalan, sinaptik pufakchalardan) yoki sekretor donachalardan (granuladan) moddalarning hujayradan tashqariga chiqarish jarayonidir. Dastavval pufakcha yoki donacha



plazmolemma ostiga qarab suriladi. So'ngra vezikula membranasi plazmolemmaga yopishadi va u bilan qo'shiladi ("doking" ro'y beradi, ingl. dock – qo'shilish, joylashish). Pufakcha (granula) mahsuloti tashqariga chiqadi va uning membranasi esa qayta tiklanib, plazmolemmaning tarkibiy qismiga aylanadi. Ekzotsitoz natijasida membranalarining birlashishi qiyin jarayon. Hujayra membranasi manfiy zaryadlanganligi uchun membranali tuzilmalar u bilan birlashmasdan, balki bir-biridan itariladi. Shuning uchun ekzotsitoz membrana oqsillarning birlashishini ta'minlovchi maxsus fuzogen oqsillar yordamida kechadi. Sekreksiya jarayoni **konstitutiv (o'z-o'zidan)** va ma'lum bir **tartibli** bo'lishi mumkin. Konstitutiv sekreksiyada pufakchalar hech qanday qo'shimcha signalsiz, o'z-o'zidan muntazam ravishda plazmolemma bilan qo'shib, mahsulotni tashqariga chiqaradi. Boshqariladigan yoki tartibli sekreksiyada esa pufakchalar plazmolemma ostida to'planib turadi, ammo ular membranalarining bir-biri bilan qo'shilishi va ekzotsitoz ro'y berishi uchun albatta qo'shimcha signal talab qilinadi. Aksariyat ko'pchilik hollarda sitozolda  $Ca^{2+}$  ionlari kontsentratsiyasining oshishi ana shunday signal bo'lib xizmat qiladi.

**Transsitoz** – bu makromolekulalarning hujayra orqali transporti bo'lib, bunda endotsitoz jarayonining tezkor va samarador ekzotsitoz jarayoni bilan almashinishi kuzatiladi. Transsitoz odatda kaveolalar ishtirokida kechadi. Kaveolalar hujayraning apikal va bazal qismlari orasida qatnovchi transport pufakchalarini hosil qiladi. Bu pufakchalar har bir transport siklida apikal plazmolemmadan ajraladi (endotsitoz) va bazal plazmolemma bilan qo'shiladi (ekzotsitoz). Shunday qilib, transsitoz jarayonida apikal plazmolemmada endotsitoz yo'li bilan yutilgan makromolekulalar biror bir o'zgarishsiz ekzotsitoz mexanizmi orqali hujayraning bazal yoki yon qismidan tashqariga chiqariladi. Transsitoz ayniqsa endotelij hujayralari uchun xos bo'lib, u orqali makromolekulalar qon tomirlaridan to'qimalarga, va aksincha, to'qimalardan qonga transport qilinadi.

## Hujayra yuzasining maxsus tuzilmalari

Plazmatik membrana nafaqat turli xil hujayralardagina, balki bir hujayraning o'zida ham murakkab tuzilishga ega bo'lishi mumkin. Hujayra qobig'ida joylashgan tuzilmalar shu hujayraning qaysi vazifani bajarishga ixtisoslashganligi bilan bevosita bog'liqdir. Ular hujayraning qaysi qismida joylashganiga qarab hujayraning ustki (apikal) yuzasida, yon yuzasida va pastki (bazal) qismida joylashgan maxsus tuzilmalarga bo'linadi.

**Hujayra ustki yuzasining maxsus tuzilmalari.** Ko'pgina hujayralarning ustki yuzasida apikal plazmolemmaning mayda o'simtalari bo'lgan **mikrovorsinkalar** ko'rinadi. Ko'pincha mikrovorsinkalar kam miqdorda, kichik o'lchamli va betartib joylashgan bo'ladi. Ammo moddalarni so'rishga ixtisoslashgan hujayralarda, masalan, ichak enterotsitlari, buyrak nefronining proksimal naychalari hujayralarining apikal qismida mikrovorsinkalar uzun (1 mkm gacha) bo'lib, bir biriga yaqin va tartibli joylashgan. Oddiy mikroskopda mikrovorsinkalar jiyaklar holida ko'rinadi. Har bir enterotsitda 1000 dan ortiq mikrovorsinkalar bo'lib, ular hisobiga hujayra apikal qismining so'rish yuzasi 20 barobar kattalashadi. Mikrovorsinkalarda barcha hujayra qobig'i uchun xos bo'lgan uch zonani (glikokaliks, biologik membrana va ichki zona) farqlash mumkin. Glikokaliks zonasi nozik ipsimon va donador elementlardan tashkil topgan bo'lib, u glikoproteid va glikolipidlardan iborat. Membrana tarkibida juda ko'p gidrolitik va transport ferment sistemalari joylashgan. Bu fermentlar glikokaliks fermentlari bilan bir qatorda moddalarning hujayra ichiga o'tishida (so'rish jarayonida) muhim o'rin tutadi. Ichki zona (matriks yoki membrana osti qavati) donachalar, markazda joylashgan 20–40 parallel mikrofilamentlardan (asosan aktin ipchalaridan) va ularni bir biri bilan bog'lab turuvchi fimbrin, espin va fassin oqsillaridan iborat. Mikrovorsinkalar ichidagi donachalarda miozin I, terminal to'rda esa miozin II oqsili bo'lib, ular aktin ipchalari bilan birgalikda harakatchanlikni ta'minlaydi. Mikrofilamentlarning yuqori uchi mikrovorsinkalar uchidagi zich donachada tugab, ikkinchi, pastki uchi esa terminal to'rni hosil qiladi. Terminal to'r sohasida spektrin oqsili aktin

ipchalarining stabiligini ta'minlaydi va ularni apikal plazmolemma bilan birlashtirib turadi.

Ba'zi a'zolarida (urug'don ortig'i, urug' chiqaruvchi yo'llar, eshituv va muvozanat a'zolarining tukli hujayralari) mikrovorsinkalarga o'xshash tuzilishga ega uzun **stereotsiliyalar** uchraydi. Ularning vazifalari xilma xil bo'lib, shu a'zolarining faoliyatini to'laqon ta'minlashga ixtisoslashgan bo'ladi.

Nafas o'tkazish yo'llari (burun bo'shlig'i, traxeya, bronxlar) va boshqa ba'zi bir a'zolar (bachadon naylari) hujayralarining apikal qismida uzunligi 5–10 mkm, kengligi 0,2 mkm bo'lgan maxsus tuzilmalar – **kiprikchalar** joylashgan. Kiprikchalarni ichki zonasida 9 juft periferik va 1 juft markaziy **mikronaychalardan** iborat bo'lgan **aksonema** bo'lib, ular o'zlarida tubulin-dinein va tubulin-kinezin oqsillari majmualarini saqlaydi. Aksonemaning borligi bilan kiprikchalar tuzilish jihatdan mikrovorsinkalardan tubdan farq qiladi. Dinein va kinezin oqsilida ATFaza aktivligi bo'lganligi tufayli energiya ajratib chiqariladi va kiprikchalar faqat ma'lum bir yo'nalishda harakat qilish qobiliyatiga ega bo'ladi. Odatda kiprikchalarning tebranishi hujayra yuzasidagi suyuqlikni, u bilan birga esa yot zarrachalarni tashqi muhit tomon harakatga keltiradi. Kiprikcha aksonemasining tub qismida bazal tanacha joylashgan bo'lib, u 9 dona tripletdan, ya'ni har biri uchtdan mikronaycha tutuvchi majmuadan iborat. Barcha tripletlar aylana shaklda, tanachaning faqat periferiyasida joylashadi, markazida esa mikronaychalar bo'lmaydi. Bazal tanacha yangi mikronaychalar yig'iladigan markaz hisoblanadi. Muvozanat a'zosining sezuvchi tukli hujayralarida kiprikchalarga o'xshash tuzilishga ega bo'lgan (mikronaychalari bor) maxsus tuzilmalar – **kinotsiliya** mavjud. Markazida mikronaychalardan iborat aksonema tutuvchi yana bir noyob tuzilma – bu spermatozoidlarning **xivchin** qismidir. Odam spermatozoidi xivchinining uzunligi 50–55 mkm, yo'g'onligi 0,2–0,5 mkm bo'lib, u hujayraning faol harakatchanligini ta'minlaydi.

**Qo'shni hujayralar yon yuzasidagi maxsus tuzilmalar.** Har xil hujayralar yon qismlarida moddalarni diffuziya qilishga

to'sqinlik beruvchi maxsus tuzilmalar joylashadi (8-rasm). Bu tuzilmalar bir necha turga farqlanadi:

1. **Oddiy birikish.** Hujayra plazmatik membranalari bir-biriga parallel yotib, ular orasida taxminan 20 nm kenglikdagi hujayra oraliq moddasi joylashadi. Ana shu modda ikki plazmatik membrananing bog'lanishini ta'minlaydi.

2. **Zich birikish yoki membranalarning zich jipslashgan zonasi.** Bu birlashish epiteliy to'qimasiga xos bo'lib, u hujayrani har to'rdan o'rab turadi. Bu birlashish sohasida umuman hujayra oraliq moddasi bo'lmay, qo'shni membranalarning oqsil molekulalari o'zaro qo'shilib ketadi. Bu birlashish ichak epiteliy hujayralari sohasida turli moddalarning ichak bo'shlig'idan ichki muhitga o'tishiga to'sqinlik qiladi. Natijada, zaharli moddalar ichak bo'shlig'idan ichki muhitga o'ta olmaydi. Moddalar faqat epiteliy hujayralariga so'rilish yo'li bilangina ichki muhitga o'tishi mumkin. Oddiy birikish va zich birlashish hujayralarni hamma to'rdan o'rab turadi va natijada o'ziga xos *belbog'ni* hosil qiladi.

3. **Epiteliy hujayralarida desmosomalar orqali birlashish** ham farqlanadi. Elektron mikroskopda ko'rilganda desmosoma sohasida qo'shni hujayralar sitoplazmalarining bir-biriga tomon yo'nalgan bo'rtmalari ko'zga tashlanadi. Bu bo'rtmalar plazmolemma bilan qoplangan bo'lib, elektron zich hujayralararo joylashgan sementlovchi modda yordamida o'zaro birlashadi. Plazmolemmaning ichki tarafida elektron zich disk shaklidagi tuzilmalar joylashib, ularni *birlashtiruvchi plastinka* deyiladi. Sitoplazma ichidagi mikrofilamentlar shu plastinkaga yopishadi.

4. **Tirqishli tutashish (neksus)** – bu tutashishda ikki qo'shni hujayralar plazmatik membranalari orasida 2–3 nm kenglikda oraliq (tirqish) qoladi. Ikki qo'shni hujayra plazmatik membranalarining oqsillari birgalikda silindr shaklidagi tuzilmalar (konneksonlar) hosil qilib joylashadi. Har bir konneksonda ikki hujayrani bir-biriga bog'lovchi kanalchalar mavjud bo'lib, ular orqali ionlar va kichik molekulari birikmalar bir hujayradan ikkinchi hujayraga o'tadi. Ikkala hujayradagi konnekson oqsillarining teshigi bir-biriga to'g'ri kelganda kanal ochiq bo'ladi, oqsillar o'z holatini o'zgartirsa kanal yopiladi. Shunday

qilib, tirqishli tutashish hujayralararo ionlar va turli molekulalar almashinuvida muhim o‘rin tutadi. Undan tashqari, bu tutashish orqali bir hujayradan ikkinchi hujayraga qo‘zg‘atuvchi impulslar tarqalishi mumkin (masalan, yurak mushak hujayralarida).

5. Hujayra yon yuzasidagn *interdigitatsiyalar* tez o‘zgaruvchan tuzilma bo‘lib, bunda bir hujayraning barmoqsimon sitoplazmatik o‘siqchalari qo‘shni hujayraning xuddi shunday o‘siqchalari orasiga kirib birlashadi.

6. *Sinapslar va sinaptik birikish*. Bu bog‘lanish nerv hujayralari uchun xos. Sinaps ikki nerv hujayrasi orasida – neyronlararo sinaps yoki nerv va nerv bo‘lmagan tuzilmalar (retseptor va effektorlar) orasida bo‘lishi mumkin («Nerv to‘qimasi»-ga q.).

**Bazal plazmatik membrananing maxsus tuzilmalari.** Ko‘pchilik epiteliy hujayralarning bazal plazmatik membranasi tekis. Lekin suv va ionlarning transportida ishtirok etuvchi hujayralarning bazal plazmatik membranalari tekis bo‘lmay, ko‘pgina burmalar hosil qiladi. Burmalarning kattaligi turli hujayralarda turlicha bo‘ladi. Masalan, ko‘zning oldingi kamerasi hujayralari, miyaning xorioidal chigali hujayralaridagi burmalar son jihatidan kam va yuza joylashgan bo‘ladi. Lekin buyrak nefronining proksimal, distal qismlaridagi, bezlarning so‘lak chiqaruv naylaridagi hujayralar natriy ionini konsentratsiyasi yuqori bo‘lgan muhitga haydagani uchun bazal plazmatik membrana burmasi kuchli rivojlangan. Bazal plazmatik membrana burmasi orasida yirik mitoxondriyalar bor. Bunday bazal plazmolemmada ionlarning aktiv transportida ishtirok etuvchi natriy va kaliy bilan aktivlanuvchi adenozintrifosfatazaning ( $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ /ATF-aza) yuqori faolligi kuzatiladi. Ferment sistemasining mitoxondriyalar bilan yaqin joylashishiga qarab, bu ikki sistemani morfologik jihatdan *plazmolemma-mitoxondrial nasos* deb atash mumkin.

Bazal plazmatik membranada «*gemidesmosomalar*» (yarim desmosomalar) ham uchraydi. Ular yordamida epiteliy hujayralari bazal membrana (plastinka) bilan birlashadi. Yarim desmosomalar desmosomalarning yarmini eslatib, bir hujayra sitoplazmasining

bo'rtmasidan va shu bo'rtma sohasida joylashgan zich disksimon tuzilmadan (birlashtiruvchi plastinkadan) iborat.

## HUJAYRA ORGANELLALARI

**Organelalar** – hujayraning doimiy tarkibiy qismlari bo'lib, ma'lum bir tuzilishga ega va maxsus vazifalarni bajarishga ixtisoslashgan bo'ladi. Hozirgi kunda organelalarning barcha tomonidan tan olingan morfologik klassifikatsiyasi qo'llaniladi. Bunga asosan organelalar ikki guruhga – *membranali* va *membranasiz* organelalarga bo'linadi. Membranali organelalar o'z tarkibida biologik membrana tutib, u organelaning ichki muhitini sitozoldan ajratib turadi.

Membranasiz organelalarda esa biologik membrana bo'lmaydi va ular asosan strukturlangan oqsillardan iborat. Organelalarni u yoki bu guruhga bo'lish ma'lum darajada shartlidir, chunki ular bir-birlari bilan o'zaro uzviy bog'lanishga ega. Hujayraning to'laqon hayot faoliyati faqat organelalarning o'zaro, plazmolemma, sitozol va yadro bilan struktur va funksional hamkorligi natijasidagina amalga oshadi.

### *Membranali organelalar:*

– **mitoxondriyalar** – boshqa membranali organelalardan o'zida ikki (ichki va tashqi) membranalari borligi bilan ajralib turadi. Oksidlanish fosforlanish jarayonida ATF ishlab chiqarib, hujayrani energiya bilan ta'minlaydi,

– **endoplazmatik to'r** (endoplazmatik retikulum). Uning donador (DET, membranasiga ribosomalar bog'langan) va silliq (SET, silliq membranasida ribosomalar yo'q) turlari ajratiladi. DET oqsil sintezi va sintezlangan oqsilning modifikatsiyasi kechadigan asosiy joy hisoblanadi. SET esa fosfolipidlar, steroidlar va glikogen sintezida, hamda mushaklarda  $\text{Ca}^{2+}$  ionlarining almashinuvida ishtirok etadi;

– **Golji kompleksi (apparati)** – yassi sisternalar, vezikulalar va vakuollardan iborat. Unda oqsil va lipidlarni hujayra ichiga yoki hujayradan tashqariga transport qilish uchun tayyorlash, saralash va qadoqlash jarayonlari kechadi;

– **lizosomalar** – membrana oqsillari va gidrolitik fermentlar yordamida ekzogen ili endogen moddalarning hujayra ichida parchalanib, hazm bo‘lishini ta‘minlaydi;

– **peroksisomalar** – mayda organellalar bo‘lib,  $H_2O_2$  ajralishida va parchalanishida, yog‘ kislotalarni parchalashda, hamda o‘t kislotalari va xolesterin sintezida ishtirok etadi; Yuqorida keltirilgan organellalar **klassik membranali organellalarga** kiradi. Mitoxondriyalardan tashqari ularning bari hujayra vakuolyar sistemasiga birlashtiriladi.

Hujayra biologiyasining oxirgi o‘n yilliklarda qo‘lga kiritgan yutuqlari hujayraning membranali tuzilmalarini yanada chuqurroq o‘rganishga imkon berdi. U yoki bu vakuolyar membran tuzilmalar haqida yangi dalillar paydo bo‘ldi. Garchan bu tuzilmalar kelib chiqishi, tuzilishi va funksiyasiga ko‘ra plazmolemma va klassik membranali organellalar bilan chambarchas bog‘liq bo‘lsada, ko‘p hollarda ularga hujayraning mustaqil strukturalari deb qaraladi:

– **transport pufakchalari** – o‘z ichiga pinotsitoz, endotsitoz va qoplangan (hoshiyalangan) pufakchalarni olib, ham endotsitoz, ham ekzotsitoz jarayonlarida ishtirok etadi. Pufakchalar bir biridan transport qilish usullari va tashiladigan moddaning turlariga qarab ajralib turadi;

– **endosomalalar** – endotsitoz pufakchalarida kelgan oqsillarni saralash va ularni hujayraning turli kompartmentlariga yetqazib berish vazifasini bajaradi. Endosomalarning **ilk** va **kech** turlari farqlanib, ular birgalikda endosomal kompartmentni tashkil qiladi. Kech endosomalarga lizosomalar hosil bo‘lishining ilk bosqichi deb qaraladi.

#### **Membranasiz organellalar:**

– **ribosomalar** – oqsil sintezi kechadigan tuzilmalar bo‘lib, ribosomal RNK (rRNK) va ribosomal oqsillardan iborat;

– **mikronaychalar va ularning hosilalari** – tubulin oqsilidan iborat naychalar bo‘lib, aktin va oraliq mikrofilamentlar bilan birgalikda sitoskeletning asosini tashkil qiladi; **mikronaychalarning hosilalari** bo‘lib *sentriolalar* va *bazal tanachalar* hisoblanadi; **sentriolalar** – mikronaychalar hosil qiluvchi



markazning yoki sentrosomaning bir juft silindrsimon tuzilmalari bo'lib, mitoz jarayonida bo'linish dukchasini hosil qiladi, shu bilan xromosomalarning qiz hujayralarga bir tekis taqsimlanishini ta'minlaydi; **bazal tanachalar** – aksonemalar yoki kiprikchalar va xivchinlarning o'q iplari hosil bo'lishini boshqaradi;

– **mikrofilamentlar** – asosan uch xil: ingichka (diametri 5–7 nm), oraliq (10–12 nm) va yo'g'on (14–16 nm) iplarni o'z ichiga oladi; **ingichka** iplarda asosan aktin oqsili mavjud va ular **aktin** mikrofilamentlari deyiladi; **oraliq** mikrofilamentlar turli to'qimalarda har xil oqsillar saqlaydi; yo'g'on iplar qisqarish oqsili bo'lgan **miozin** saqlaydi; aktin va oraliq mikrofilamentlar mikronaychalar bilan birgalikda sitoskeletning asosini tashkil qiladi; **aktin** va **miozin** mikrofilamentlari hujayraning qisqaruvchi tuzilmalari bo'lgan miofibrilla va miofilamentlarning asosini tashkil etadi.

Oxirgi o'n yilliklarda hujayralarda membrana bilan bog'liq bo'lmagan oqsil majmualari topildi. Ularning kattaligi taxminan ribosomalarning kichik subbirliklariga teng bo'lib, **proteasomalar** deb ataladi:

– **proteasomalar** – asosan proteaza fermentlaridan iborat membranasi oqsil komplekslaridir; ular ubikvitin oqsili vositachiligida hujayraga ortiq keraksiz yoki u uchun zararli bo'lgan oqsillarni emiradi; lizosomalardan farqli o'laroq, ular oqsillarga alohida olingan molekulalar darajasida ta'sir ko'rsatadi, lizosomalar esa yirik massalarni (masalan, viruslar, bakteriyalar) parchalaydi.

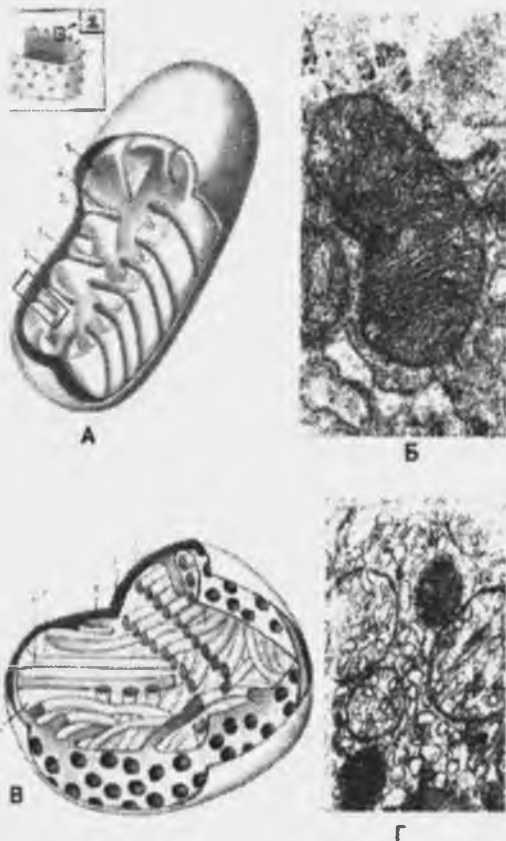
### Mitoxondriya

Mitoxondriya (yunon. mitos – ip, chondros – donacha) sferik yoki ipsimon, qo'shmembranali organella bo'lib, o'zida aerob parchalanishning maxsus fermentlarini va adenzin trifosfat (ATF) mahsulotini saqlaydi (rasm 2.5). Mitoxondriyalar har bir hayvon hujayralarida uchraydigan organellalardir. Mitoxondriya nomi birinchi marta 1898-yilda Benda tomonidan berilgan bo'lsada, Flemming (1882) va Altman (1890) boshqa nom bilan bu organellani undan ilgariroq ta'riflab berganlar. Mitoxondriya

odatda cho‘zinchoq shaklda bo‘lib, diametri 0,5 -1 mkm, uzunligi 7 mkm gacha bo‘ladi (o‘rtacha 2 mkm). Ular ko‘proq hujayra sitoplazmasining energiya sarfi yuqori bo‘ladigan erlarida to‘planadi. Masalan, kiprikli hujayralarning apikal qismida, spermatozoidlarning o‘rta segmentida, ko‘z to‘r pardasining tayoqcha va kolbachasimon hujayralarida esa ichki bo‘g‘imning bir qismiga yig‘iladi. Aktiv ionlar tashuvchi buyrak kanalchalari hujayralarida mitoxondriyalar bazal plazmatik membrana burmalarida to‘planadi.

Hujayralardagi mitoxondriyalarning soni hujayra tipiga va funksional holatiga bog‘liq. Elektron mikroskopda mitoxondriyaning har birining qalinligi taxminan 6 nm bo‘lgan ikki biologik membrana bilan o‘ralganligi, ular orasida esa membranalararo bo‘shliq borligi ko‘rinadi. **Tashqi membrana** nisbatan tekis bo‘lib, o‘zida ko‘p miqdorda kanalchali transmembran oqsillar (porinlar) saqlaydi. Bu oqsillar membrananing kichik molekularlar uchun yuqori o‘tkazuvchanlik xususiyatini belgilaydi, shuning uchun ham ko‘p olimlar tashqi membranani “g‘alvir” ga qiyoslashadi. **Membranalararo bo‘shliqda** mitoxondrial matriksdan ajralib chiquvchi vodorod ionlari to‘planadi, bu esa ichki mitoxondrial membrananing ikkala yuzasida protonlar gradientini hosil qiladi. Protonlar oqimi ATF sintezi jarayonida muhim o‘rin tutadi. **Ichki mitoxondrial membrana** tashqisidan farqli o‘laroq, tekis bo‘lmay, ichkariga botib kiruvchi burmalar (krista)larni hosil qiladi. Kristalar hisobiga mitoxondriyaning ichki yuzasi ancha kattalashadi. Har xil tipdagi hujayralarda kristalar soni turlicha. Buyrak hujayralarida, skelet va yurak mushagida kristalar soni ko‘p va zich joylashgan. Jigar hujayralarida, spermatidlarda esa kamroq va siyrak. Bir tipdagi hujayralarda ham mitoxondriya kristalarining soni har xil bo‘lishi mumkin. Ba‘zi bir holatlarda (skelet mushagi mitoxondriyalari, neyron o‘simtalarida va ba‘zi bir organizmlarning spermatidlarida) kristalar mitoxondriya o‘qiga ko‘ndalang emas, balki o‘q bo‘yicha joylashishi mumkin. Aksariyat ko‘pchilik hujayralarda kristalar yassi, plastinkasimon tuzilishga ega. Shu bilan birgan ba‘zi a‘zolarida, asosan steroid

gormonlar ishlab chiqaruvchi (buyrak usti bezi va urug'don interstitsial) hujayralarida ichki membranalar naysimon kristalarga ega. Mitoxondriyalar ichki membranasida, asosan kristalar yuzasida, globulyar strukturalar joylashgan. Bu tuzilmalar kattaligi 6–10 nm bo'lgan dumaloq zarrachadan va uni krista bilan tutashtiruvchi oyoqchadan (uzunligi 3–5 nm) iborat. Globulyar strukturalar ATF sintetazasi faol bo'lgan oqsil tuzilmalardir. Aynan shu tuzilmalarda, kimyo-osmotik nazariya bo'yicha, protonlar oqimi ta'sirida oksidlanish fosforillanish fermentlari adenozindifosfatni (ADF) fosforillab, ATF ga aylantiradi. Shuning uchun globulyar tuzilmalar ATF-sintezi tizimining markaziy bo'g'ini hisoblanadi. Ichki mitoxondrial membrana tanlab o'tqazish xususiyatiga ega. U o'zida turli xil moddalarni (ADF, ATF, fosfor birikmalari, piruvat, suksinat, sitrat, guanidintrifosfat, sitidintrifosfat va boshqalar) har ikki yo'nalishda tashuvchi transport tizimlarini mujassamlashtirgan. Bundan tashqari ichki membranada oksidlanish fosforillanish fermentlari va suksinatdegidrogenaza (SDG) bilan bog'liq bo'lgan elektronlar transporti zanjirlari joylashgan.



**Rasm 2.5. Mitoxondriyalar va ularning tuzilishi.**

A-B-kristalari plastinkasimon mitoxondriyalar

A-sxema, B-Transmission EM

V-V-kristalari naysimon mitoxondriyalar

V-sxema, G- Transmission EM

1. tashqi membrana
2. membranalar orasidagi bo'shliq
3. ichki membrana
4. kristalari
5. matriks

Ichki membranalar orasidagi bo'shliq mayda donador moddalar bilan to'lgan bo'lib, **mitoxondriya matriksi** deb ataladi.

Mitoxondriya matriksida elektron zich (to'q) granular bo'lib, ularning zichligi  $\text{Ca}^{+2}$  va  $\text{Mg}^{+2}$  ionlariga bog'liq. Matriksda limon kislotasi (Krebs) siklining, suksinatdehidrogenazadan tashqari, barcha fermentlari, yog' kislotalarining oksidlanish fermentlari va boshqa tizimlarning ba'zi fermentlari aniqlangan. Bundan tashqari mitoxondriya matriksida DNK va RNK topilgan. Mitoxondriyada 3 xil RNK – ribosomal, informatsion, transport RNK bo'ladi. Mitoxondrial ribosomalarning o'lchami sitoplazmatik ribosomalarga nisbatan kichikroq bo'ladi. Mitoxondriya matriksida o'ziga xos oqsil sintez jarayoni ham yuz beradi. Lekin bu oqsil sintezi mahsulotlari mitoxondriya funktsiya bajarishi uchun etarli emas, shuning uchun ko'pchilik oqsillar mitoxondriyaga sitoplazmadan kirib keladi. Mitoxondrial matriksdan olingan DNK halqasimon tuzilgan bo'lib, ikki zanjirlidir. U mitoxondriyaning o'zida sintezlanadi, reduplikatsiyasi ham yadrodag DNK replikatsiyasiga bog'liq bo'lmagan holda sodir bo'ladi. Shunga va boshqa dalillarga asoslanib, mitoxondriyalar aerob prokariotlardan hosil bo'ladi, ular eukariot hujayralarning ichiga kirib, endosimbiotik jarayonlarga moslashgan, degan fikr ko'pchilik olimlar tomonidan bildiriladi.

Mitoxondriya asosiy funktsiyasi ADF va noorganik fosfatdan ATF hosil qilishi hamda Krebs sikli oraliq moddalarining aerob yo'l bilan oksidlanishini ta'minlashdir. ATF makroergik bog'larning energiyasi mexanik (mushaklarda), elektrik (bosh miya hujayralarida, nerv hujayralari o'simtalarida, retseptorlarda va baliqning elektrik organida), yorug'lik va osmotik energiyalarga aylanishi mumkin. Bundan tashqari, mitoxondriya hujayra ichidagi kalsiy kontsentratsiyasini boshqarib turishda ham ishtirok etadi. Hujayraning funksional aktivligi oshsa, masalan, yurak mushagining yoki buyrak kanalchalarining gipertrofiyasida, mitoxondriya yiriklashadi, krstalar soni ortadi va matriksni zich joylashgan kristalar to'ldirib turadi. Mitoxondriya uzoq hayot kechirmaydi. Mitoxondriyaning biologik yarim hayot (bor mitoxondriya yarmining yangilanishi) davri ko'p hujayralarda o'rtacha 10 kunga teng. Mitoxondriya kurtak otish yo'li bilan yoki ko'ndalangiga ikkiga bo'linishi natijasida ko'payadi.

Mitoxondriyaning o'sishi va bo'linishi davrida mitoxondriya ichidagi sintetik protsesslar mitoxondriya lipoproteid membranasini va asosiy fermentlarini hosil qiladi, ba'zi bir enzimlar esa (masalan, sitoxrom C) ribosomalarda sintez bo'lib, mitoxondriyalarga keltiriladi. Mitoxondriyalarning membranalararo bo'shlig'idan sitoplazmaga ajralib chiquvchi sitoxrom C hujayralarning dasturlangan o'limi *apoptoz* jarayonida muhim rol o'ynaydi. Sitoplazmada bu oqsil hujayraviy tuzilmalarni parchalovchi kaspazlar sinfiga oid proteaza fermentlarini faollaydi. Proteazalar ta'sirida hujayra apoptoz yo'li bilan nobud bo'ladi.

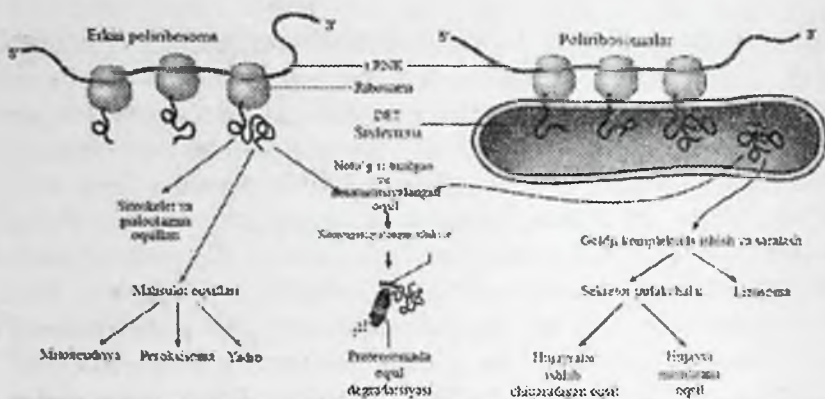
### Ribosoma

Garchan ribosoma membranasi organella bo'lsada, u oqsil sintezi va endoplazmatik to'r bilan chambarchas bog'liq bo'lganligi uchun uni membranali organellalar bilan birgalikda ko'rib chiqish maqsadga muvofiqdir. Ma'lumki, oqsil sintezi jarayonida uch xil RNK ishtirok etadi. Matritsa yoki informatsion RNK (iRNK yoki mRNK) o'zida yuzlab va minglab nukleotidlar tutib, genetik informatsiyani yadrodan sitoplazmaga etkazib beradi (transkripsiya) va ribosomalarda polipeptid zanjirlarni yig'ishda bevosita ishtirok etadi (translyatsiya). Transport RNK (tRNK) o'zida 80ga yaqin nukleotidlar tutib, aminokislotalarni o'sayotgan polipeptid zanjirga bog'lash uchun ribosomalarga etkazib beradi. Boshqacha qilib aytganda, tRNK nukleotidlar ketma-ketligini aminokislotalar ketma-ketligiga o'tkazib beradi. Ribosomal RNK (rRNK) polipeptidlar zanjirini yig'ish davomida iRNK va tRNK bilan hamkorlik qiladi va oqsillar, shu jumladan fermentlar bilan birgalikda ribosomalarni hosil qiladi. Ribosomalalar (Palad donalari, ribonukleoproteid donalari) zich dumaloq shakldagi diametri 15–30 nm keladigan membranasi tuzilmalardir. Mitoxondrial (mayda, sedimentatsiya konstantasi 60 S) va sitoplazmatik (yirik, sedimentatsiya konstantasi 80 S) ribosomalalar farqlanadi. Sitoplazmatik ribosomalalar *membrana bilan birikkan* (donador endoplazmatik to'r va tashqi yadro membranasini) yoki *erkin* holda joylagan bo'lishi mumkin. Har bir ribosoma ikki – katta (50 S) va kichik (30 S) subbirliklardan iborat bo'lib, orasida

yoriq ko'rinadi. Har bir subbirlik bitta yuqori polimer ribosomal RNK molekulasini va oqsilni tutuvchi ribonukleotid moddasini saqlaydi. Ribosomal oqsillar tarkibiga aktiv bo'lmagan ribonukleaza, latent holatdagi dezoksirubnukleaza, aktivlashgan leysinaminopeptidaza,  $\beta$  – galaktozidaza va boshqa fermentlar kiradi. Ribosoma o'zida ko'p miqdorda magniy va sezilarli oz miqdorda kalsiy tutadi. Ko'pchilik holatlarda bir necha (5–10) sitoplazmatik ribosomalar iRNK molekulasini atrofida birlashib, ribosomalar majmuasini – *poliribosomalarni yoki polisomalarni* hosil qiladi. Polisomalar ham alohida ribosomalar kabi erkin yoki membrana bilan birikkan bo'lishi mumkin. Erkin polisomalar odatda hujayraning ichki ehtiyojlari uchun mo'ljallangan oqsillar va fermentlarni sintezlasa (konstitutiv sintez), endoplazmatik to'r membranalarini bilan birikkan ribosomalar ko'proq hujayrada to'planuvchi va tashqariga chiqariluvchi oqsillarni sintezlaydi (eksport uchun sintez, rasm 2.6). Ribosomalar uchun zarur bo'lgan rRNK va ribosomal oqsillar sintezi DNK tomonidan kodlashtirilgan holda yadrochada amalga oshiriladi. Shu yerda ular qo'shib, kichik va katta subbirliklarni tashkil etadi va yadro teshiklari kompleksi orqali sitoplazmaga chiqariladi. Ribosoma subbirliklarining birlashishi sitoplazmada ro'y beradi.

Ribosomalarning asosiy vazifasi *translyatsiya*, ya'ni, yadrodan informatsion RNK (i-RNK) orqali berilgan genetik axborotni o'qish va shunga asosan aminokislotalar kondensatsiyasini, hamda ularning polipeptid zanjiriga terilib, ma'lum bir oqsilning sintezlanishini ta'minlashdir. Bu erda matritsa rolini i-RNK (mRNK) bajarib, u o'z navbatida yadroda DNK matritsasida joylashgan genetik axborotning RNK nusxasi bo'lib hisoblanadi (*transkripsiya*). Informatsion RNK yadrodan chiqib, ribosomalarga o'tadi. Ribosoma yuzasida transport RNK (t-RNK) va aminokislotalar kompleksi bilan i-RNK ning komplementar nukleotidlari o'zaro ta'sir qiladi. Shunday qilib, ribosomalar hujayra oqsillari sintezida eng muhim o'rin tutadi.

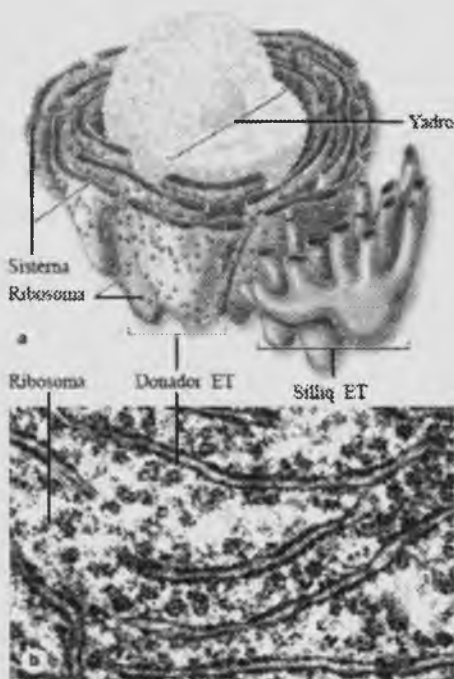




**Rasm 2.6.** Ribosomalarning oqsil sintezida ishtirokining soddalashtirilgan sxemasi.

### Endoplazmatik to'r

Endoplazmatik to'r (ET) elektron mikroskop yaratilgandan so'ng 1945-yilda Porter tomonidan ta'riflangan. Endoplazmatik to'rning (ET) membranasida ribosomalar bo'lishiga yoki bo'lmazligiga qarab *donador yoki granulyar* (dET) va *silliqli yoki agranulyar* endoplazmatik to'r (sET) turlari farqlanadi (rasm 2.7). ET hujayra ichi kanalchalar sistemasidan, vakuolalar va sisternalardan tashkil topgan bo'lib, devori elementar biologik membrana bilan o'ralgan. Ular o'zaro birlashib, murakkab to'r sistemasini hosil qiladi. ET bo'shlig'i gomogen, past elektron zichlikdagi modda tutadi. ET etilgan eritrotsitlardan tashqari hamma hayvon hujayralarida topilgan. ET ning tuzidishi takomil darajasi turlicha bo'lgan hujayralarda har xil bo'ladi.



**Rasm 2.7.** Endoplazmatik to‘r. *A*-sxema, *b*-transmission elektron mikroskopda (TEM) ko‘rinishi.

**Donador ET** (dET) membranasi tashqi qismida ribosomalar bo‘ladi. Ribosomalar membrananing tashqi, ya‘ni sitozolga qaragan yuzasiga maxsus oqsillar – **riboforinlar** yordamida yopishib yotadi. Donador ET hujayra plazmolemmasi, lizosoma va peroksisomalar uchun oqsillar, eng muhimi, hujayradan sekretiya (eksport) qilish uchun mo‘ljallangan oqsillar sintezlanadi. DET membranalar yadroning tashqi membranasi va perinuklear bo‘shliq bilan bog‘langan bo‘ladi. Odatda dET sisternalari Golji kompleksi va yadroga bevosita yaqin joylashadi. Donador ET ribosomalarida sintezlangan oqsillar to‘r sisternalari ichiga kirib, u erda qayta ishlanadi. Sisternalarda oqsil molekulalariga karbonsuvlar qo‘shilib glikoproteinlar, yoki oqsillarning metallar bilan birikmalari hosil bo‘lishi mumkin. Ko‘pchilik oqsillar dET

sisternalaridan hujayraning boshqa tuzilmalariga, jumladan, Golji kompleksiga o'tib, u erda yana modifikatsiya qilinadi. Golji kompleksida oxirigacha shakllanuvchi lizosomalar, peroksisomalar, sekretor donachalarning asosiy oqsillari va fermentlari aynan dET mahsulotidir. Donador ET oqsilga boy sekret ishlab chiqaruvchi hujayralarda juda yaxshi rivojlangan, masalan, me'da osti bezi atsinar hujayralari, plazmatik hujayralar, jigar, nerv hujayralari va boshqalar. Spermatozoid, buyrak kanalchalari hujayralarida, leykotsit, ichak kriptasi epiteliy hujayralarida esa donador ET sust rivojlangan. Donador ET da sintezlangan oqsillar karbonsuv birikmalari bilan qo'shib modifikatsiyaga uchrashi mumkin. Shu bilan birga sintezlangan oqsillar konsentratsiyalanib, yirik sekretor donachalar shakllanishi mumkin (masalan, me'da osti bezida). Donador ET hujayra membranasi shakllanishida va barcha membrana oqsillari sintezida ham ishtirok etadi. U lipoproteid to'plamlarini hosil qiladi, membranasida fosfolipid sintezida qatnashuvchi fermentlar ham bo'ladi.

Sisternalarda ishlab chiqarilgan va keyin boshqa tuzilmalarga o'tib ketuvchi oqsillardan tashqari dET kanalchalarida faqat shu organellaning faoliyati uchun ma'sul oqsillar ham bo'ladi. Bu oqsillar rezident oqsillar yoki *shaperonlar* deb atalib, ular dET sisternalarida sintezlanayotgan asosiy oqsillarning tarkibini va sifatini nazorat qiladi.

Shunday qilib, donador ET ribosoma va polisomalar bilan birgalikda hujayrada oqsil sintezini amalga oshiruvchi asosiy organella hisoblanadi. Bunda erkin polisomalar ko'proq hujayraning o'z ehtiyojlari uchun lozim bo'lgan oqsillarni ishlab chiqarsa, donador ET asosan hujayradan eksport (sekretsiya) qilinuvchi oqsillarni sintezlashga ixtisoslashgandir.

**Silliq endoplazmatik to'r** (sET) tuzilishi bo'yicha donador endoplazmatik to'rdan membranasida ribosomalar yo'qligi va shuning uchun tashqi yuzasi silliqligi bilan farqlanadi. U mayda vakuola, kanalchalar va naysimon sisternalardan iborat bo'lgan, bir-biriga o'tib turuvchi membranalar tizimidan tashkil topgan tuzilmadir. Vakuola va kanalchalar diametri 50–100 nm. Odatda silliq ET hujayrada alohida zona yoki tutam holatida joylashadi.

Ba'zan silliq va donador ET ning bir-biriga o'tish sohalarini ham ko'rish mumkin. Shu bilan birga ko'pchilikning fikricha, bu ikkala ET sisternalari va ulardagi mahsulot bir biri bilan qo'shilmaydi. Silliq ET bajaradigan vazifalar donador ET vazifalaridan tubdan farq qiladi. Silliq ET detoksikatsiya (zaharsizlantirish) jarayonlarida faol ishtirok etadi. Jigar hujayralaridagi silliq ET turli tashqi ekzogen kimyoviy moddalar, dori vositalari, alkogol, barbituratlar va boshqa toksinlarni zararsizlantiradi. Zararsizlantirilgan metabolitlar so'ngra buyrak va o't orqali tashqariga chiqarib tashlanadi. Silliq ETning yana bir muhim vazifalaridan biri uning steroid gormonlar sintezida ishtirokidir. Buyrak usti bezi va jinsiy bezlarda silliq ET naysimon kristali mitoxondriyalar bilan birgalikda steroid gormonlar hosil bo'lishini ta'minlaydi. Silliq endoplazmatik to'r barcha hujayralar membranasini uchun fosfolipidlarni sintezlaydi. Silliq endoplazmatik to'rda glyukoza 6 fosfataza fermenti bo'lib, u jigarda glyukogendan glyukoza hosil bo'lishini ta'minlaydi. Va nihoyat, silliq ET ko'pgina hujayralar (neyronlar, endokrin hujayralar) uchun, ayniqsa skelet va yurak mushaklari uchun  $Ca^{2+}$  deposi bo'lib xizmat qiladi. Silliq ET sisternalarida maxsus kalsiy bog'lovchi oqsillar mavjud bo'lib, ular yordamida  $Ca^{2+}$  sET sisternalarida to'planadi. Hujayraga tegishli signal tushganda kalsiy ionlari  $Ca^{2+}$ -ATFaza nasoslari yordamida sitozolga chiqariladi va javob reaksiyasi (masalan, mushak hujayrasining qisqarishi) amalga oshiriladi.

Endoplazmatik to'rning kelib chiqishi va yangilanishi to'g'risida turli fikrlar bor. Donador ET yadroning tashqi membranasini hisobiga hosil bo'lishi mumkin, Shuningdek endoplazmatik to'rning yangilanishida plazmolemma hosil qilgan pufakchalar ishtirok etishi ham ta'kidlanadi.

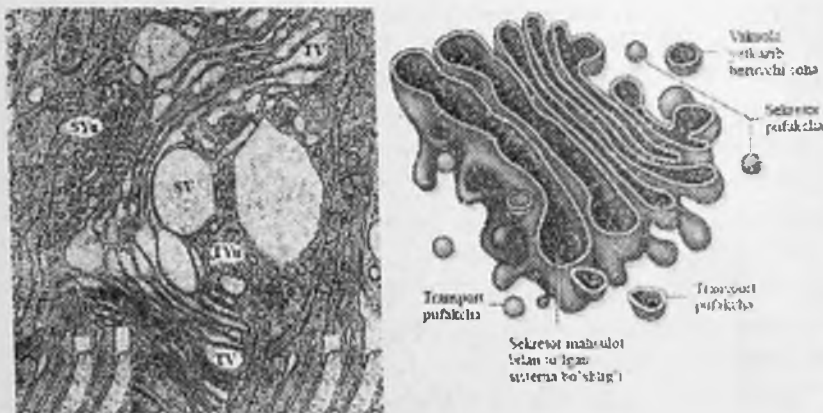
### **Golji kompleksi**

1898-yilda Kamillo Golji kumush tuzi bilan bo'yash usulini ishlatib, hujayra sitoplazmasida to'rsimon tuzilmani aniqladi, keyinchalik bu tuzilma "Golji kompleksi" deb ataldi. Golji kompleksida uch xil membranali tuzilmalar mavjud :

1. Yassi sisternalar sistemasi – silliq membranalar bilan chegaralangan. Yassi sisternalar ko‘pincha 5–10 ta bo‘lib, bir-biriga yaqin yotadi. Sisterna membranari markazda bir-biriga yaqin, periferik qismida esa ampulasimon kengaygan bo‘ladi. Yaqin sisternalar orasidagi masofa 140–150 Å.

2. Mayda mikropufakchalar – sisternalar oxirida joylashadi. Mikropufakchalarning diametri 300–500 Å bo‘lib, zich granular shaklidir.

3. Yirik vakuolalar ham sisternalar va mikropufakchalar singari membranalar bilan o‘ralgan. Vakuolalar kattaligi 0.2–0,3 mkm va ko‘pincha ular yassi sisterna bog‘lamlarining o‘rta qismida, sisternalar orasida va tashqarisida yotadi (rasm 2.8).



**Rasm 2.8. Golji kompleksining transmission elektron mikroskopda (TEM) va sxematik ko‘rinishi**

TSYU – sis yuzasi, TYU – trans yuzasi, SV – sekretor vakuola, TV – transport pufakcha (vezikula).

Golji kompleksining asosiy elementi bo‘lib diktiosomalar hisoblanadi. Diktiosomalar bir-biriga parallel yotgan yassi plastinka yoki sisternalardan iborat. Ular o‘zaro kanalchalar bilan bog‘lanadi. Diktiosomalar to‘nkarilgan qadah shaklida bo‘lib, uning bo‘rtgan tomoniga endoplazmatik to‘rdan ajralgan transport pufakchalari kelib qo‘shiladi. Diktiosomalarning ushbu yuzasi *sis*

– shakllanuvchi yoki etilayotgan qutbi deyiladi. Unga qarama-qarshi bo‘lgan botiq yuzasidan esa, ya’ni sisternalardan membrana bilan o‘ralgan va turli moddalar tutgan, diametri 0,2–0,3 mkm gacha keladigan vakuolalar ajraladi. Diktiosomalarning bu yuzasi esa *trans* – shakllangan yoki etilgan qutbi deyiladi. Sis- va trans-qutblarning orasida o‘rta yoki oraliq qism sisternalari bo‘ladi.

Golji kompleksida endoplazmatik to‘rdan kelgan birlamchi mahsulot (makromolekulalar) modifikatsiyalanadi, ya’ni polisaxaridlar sintezi davom etadi, oqsillar, uglevodlar va lipidlar kompleksi hosil bo‘ladi. Bunda hosil bo‘layotgan moddalar bir sisternadan ikkinchisiga o‘tib, trans qutbida yig‘iladi va sekretor vakuolalari shaklida gialoplazmaga turli yo‘nalishlarda ajraladi. Ularning bir qismi hujayraning yuzasiga yo‘nalib, sintezlangan moddalarni tashqariga chiqaradi. Vakuolalarning boshqa bir qismi esa hujayra ichida qoladi va o‘z ehtiyoji uchun zarur bo‘lgan moddalar bilan ta‘minlaydi. Vakuolalarning yana bir qismi gidrolitik fermentlar tutadi va lizosomalarning boshlang‘ich strukturasi bo‘lib hisoblanadi.

Golji kompleksi sisternalarining trans- yuzasidan sintezlangan moddalar tutuvchi sekretor vakuolalar ajralganda sisternalarning membrana materiali sarf bo‘ladi. Bu yetishmovchilik albatta to‘ldirilishi lozim. Membrana materialini yig‘ish Golji kompleksining yana bir xususiyatiga kiradi. Bu holat endoplazmatik to‘rdan keluvchi transport pufakchalar membrana materialining sisternalar sis-yuzasiga kelib qo‘shilishi natijasida amalga oshiriladi.

Golji kompleksi va endoplazmatik to‘r orasida doimiy ravishda moddalar transporti amalga oshadi. Bu transport ham maxsus oqsil bilan qobiqlangan (jiyaklagan, hoshiyalangan) vezikulalar yordamida bajariladi. Ammo ikki yo‘nalishda harakatlanuvchi klattrin bilan qoplangan plazmolemma pufakchalardan farqli o‘laroq, bu transportda qobiq sifatida ikki sinfga kiruvchi maxsus oqsillar yoki koatomerlar – COP I va COP II (ingl. coating proteins or coatomers) xizmat qiladi. Har bir oqsil moddalarni faqat birgina yo‘nalishda tashiydi. Agar COP II bilan qoplangan pufakchalar faqat *anterograd transport* uchun, ya’ni, donador



ETdan sis-Golji to'riga tashish uchun xizmat qilsa, COP I bilan qobiqlangan pufakchalar esa aksincha, faqat *retrograd transportni*, ya'ni sis-Goljidan donador endoplazmatik to'rga o'tishni amalga oshiradi.

Funksional faolligiga ko'ra hujayra Golji kompleksining taraqqiy etganlik darajasi turli hujayralarda turlichadir. Golji kompleksi ko'pincha ishlamayotgan, ixtisoslashmagan hujayralarda kuchsiz rivojlangan. U yadro atrofida yoki hujayra markazi atrofida joylashadi. Endoplazmatik to'rda sintezlangan moddalar Golji apparati bo'shlig'iga o'tadi. Ribosomalarda sintez bo'lgan oqsil ham shu erga kelib karbonsuvlar bilan qo'shiladi va glikoproteid hosil bo'ladi.

Golji kompleksining yog'lar so'rilishida ishtiroki to'g'risida ham dalillar bor. Hayvonga yog' berilgandan so'ng 40–75 min. o'tgach, ko'pgina mayda lipid tomchilari ichak prizmatik epiteliysi Golji kompleksining kengaygan sisternalarida va vakuolalarida yig'iladi. Shunday qilib, bu organella yog' so'rilishida ham ishtirok etadi. Golji kompleksi, shuningdek lizosomalar va hujayra membranalarini hosil qilishda qatnashadi.

Xulosa qilib aytganda, Golji kompleksi hujayraning sintetik va sekretor faoliyatida muhim o'rin tutadi. U boshqa hujayra komponentlari bilan – endosomalar, transport vezikulalari bilan uzviy ravishda bog'langan. Ayniqsa Golji kompleksi donador endoplazmatik to'r bilan chambarchas boshliq bo'lib, bu ikkala organella o'ziga xos "hujayra ichi yoki Xirsh konveyerini" hosil qiladi. Donador ETda ishlab chiqarilgan mahsulot Golji kompleksida modifikatsiya qilinadi, yangi birikmalar bilan boyitiladi, qadoqlanadi va ekzotsitozga tayyor sekretor donachalar ko'rinishini oladi. Birlamchi lizosomalarning kech endosomalardan va transport pufakchalaridan etilishi Golji kompleksida amalga oshadi.

### Lizosomalar

Bu organellalar De Dyuv tomonidan 1955-yilda ta'riflangan bo'lib, *lizosoma* (yunon. lisis – eritish, soma – tana) deb ataladi. Ular kislotali sharoitda ta'sir etuvchi gidrolitik fermentlarga boy.



Lizosomalar sut emizuvchilarda, qushlar, amfibiylarda, boshqa hayvon va odam organizmi hujayralarida topilgan.

Elektron mikroskop ostida zarrachalar kattaligi o'rtacha 0,2–0,4 mkm bo'lib, dumaloq shaklga ega. Bu tanachalar qalinligi 8 nm keladigan membrana bilan o'ralgan. Lizosomalar ichki modasi turli xil tabiatli bo'lib, ko'pincha qoramtir ko'rinishga ega. Lizosomalar qobig'i buzilganda gidrolitik fermentlar ajraladi. Lizosomalarda hozirgi davrda 50 dan ortiq ferment (kislotali fosfataza, kislotali ribonukleaza, arilsulfataza, beta-glyukuronidaza, beta-galaktozidaza, esteraza, lipaza, katepsinlar va boshqalar) aniqlangan. Lizosomal fermentlar kislotali muhitda (pH-5.0) eng yuqori faollikka ega. Lekin lizosomalarda lipidlarni (xususan, fosfolipidlarni) parchalovchi fermentlar juda kam yoki butunlay bo'lmaydi. Shuning uchun lizosomalarda parchalanmagan qoldiq moddalardan (asosan fosfolipidlardan) tashkil topgan mielinsimon struktura qoladi.

Lizosomalarning asosiy fiziologik faoliyati uning hujayra ichiga pinotsitoz va fagotsitoz yo'li orqali kirgan moddalarni hazm qilishidir. Shuning uchun lizosomalar fagotsitoz qilishga ixtisoslashgan hujayralarda (neytrofillar, makrofaglar) ko'p bo'ladi. Bundan tashqari lizosoma ba'zi hujayralarda o'ziga xos vazifalarni ham bajaradi. Masalan, qalqonsimon bez hujayralaridagi lizosoma tireoid gormonni hosil qilishda, urug'lanishda tuxum hujayraga spermatozoidni kirishi uchun tuxum hujayra qobig'ini eritishda ishtirok etadi. Ayrim hujayralarda lizosomalar o'z fermentlarini hujayralararo bo'shliqqa ajratadi. Masalan, osteoklastlar lizosomalaridan sekretiya qilingan kollagenaza tasirida suyak to'qimasining matriksi parchalanadi. Lizosomalarning birlamchi va ikkilamchi turlari farqlanadi.

**Birlamchi lizosomalarga** Golji kompleksi atrofida joylashuvchi va kislotali gidrolazalarga boy bo'lgan mayda vezikulalar (yig'uvchi granula) kiradi. Birlamchi lizosomalar ichida hali hech qanday parchalanayotgan moddalar yo'q. Lizosomal membrana fermentlarni sitozoldan ajratib, hujayra tuzilmalarini emirilishdan asraydi.

*Ikkilamchi lizosomalar* fagotsitoz va pinotsitoz jarayonida hujayraga tushgan moddalarning birlamchi lizosomalar bilan qoʻshilishi natijasida hosil boʻluvchi lizosomalardir.

Ikkilamchi lizosomalarning ikki turi farqlanadi: a) *fagolizosomalar* yoki geterofagosomalar. Bu lizosomalar fagotsitoz pufakchalari orqali hujayraga tushgan yot moddalarni birlamchi lizosomalar bilan qoʻshilishidan hosil boʻladi; b) *autofagosomalar* – birlamchi lizosomalarni shu hujayraning yaroqsiz va nobud boʻlayotgan mitoxondriya, ribosoma, endoplazmatik toʻr komponentlarini va baʼzi boshqa tuzilmalarni qamrab olishi hisobiga hosil boʻladi.

*Qoldiq tanachalar yoki telolizosomalar.* Gidrolitik parchalanish natijasida baʼzi moddalar oxirigacha parchalanmaydi va lizosoma ichida parchalanmagan moddalar yigʻiladi. Bu lizosomalarni *qoldiq tanacha* deb yuritiladi. Qoldiq tanachalar qavatli tuzilmalarni hosil qilishi mumkin. Bu tanachalar hujayradan chiqarib yuborilishi yoki butun hayoti davomida saqlanishi mumkin. Baʼzan qoldiq tanacha ichida pigmentlar, asosan lipofussin yigʻilishi mumkin. Qari odamlarda miya nerv hujayralarida, jigarda, terida va mushak toʻqimalarida qarilik pigmenti «lipofussin» toʻplanadi.

Lizosomalarning hosil boʻlishi Golji kompleksi bilan bogʻliq. Birlamchi lizosomalar mayda pufakchalar yoki zich tanalar shaklida Golji sisternalari atrofida joylashadi. Kislotali fosfatazaning Golji kompleksida boʻlishi lizosomalarning hosil boʻlishida Golji kompleksining roli muhim ekanligini koʻrsatadi. Lizosoma fermentlari esa asosan donador endoplazmatik toʻrda sintezlanadi. Lizosomalar takomilining boshqa manbai plazmolemma hisoblanadi. Endotsitoz yoʻli bilan hosil boʻlgan kech endosomalarga ham lizosomalarning dastlabki bosqichi deb qaraladi. Bundan tashqari plazmolemma hisobiga pinotsitoz va fagotsitoz vakuolalari hosil boʻladi. Ana shu vakuolalar, birlamchi lizosomalar bilan birlashib, ikkilamchi lizosomalarni asosini tashkil etadi. Har xil patologik jarayonlarda lizosoma fermentlari sintezining buzilishi, birlamchi lizosomalar rivojlanishining kuchayishi yoki susayishi ular membranasining erishi va gidrolitik

fermentlarning sitoplazmaga chiqishi kuzatiladi. Lizosomalar turli modda almashinuv jarayonlarida ham ishtirok etadi. Shuning uchun bazi kasalliklar lizosomal fermentlarni etishmovchiligi tufayli yuzaga keladi. Masalan, metaxromatik leykodistrofiyada sulfatazalarning yoʻqligi tufayli. hujayraning ichida sulfatlangan serebrozidlar yigʻiladi. Hozirgi kunga kelib lizosomal fermentlarning etishmovchiligi yoki nefaolligi tufayli kelib chiquvchi 20 dan oshiq kasallik va sindromlar aniqlangan. Bu sindromlar umumiy qilib "toʻplanish kasalliklari" deb yuritiladi va hujayralarda lizosomal fermentlar defekti bilan bogʻliq boʻlgan zararli moddalarning toʻplanib qolishi bilan ifodalanadi.

### Peroksisoma

Peroksisomalar kattaligi 0,3–1,5  $\mu\text{m}$ , membrana bilan oʻralgan donachalar boʻlib, markazida elektron zich nukleoid joylashgan. Nukleoid sohasida fibrilla va naychalardan tashkil topgan kristallsimon strukturalar boʻladi. Bu strukturalar uratoksidaza fermentini saqlaydi. Peroksisomalar asosan jigar va buyrak hujayralarida aniqlangan. Kalamush jigarining har bir hujayrasida taxminan 70–100 peroksisoma bor. Peroksisomalar membranasi ular uchun xos peroksin oqsillari, matriksida esa 40 ga yaqin fermentlar boʻladi. Bu fermentlar orasida vodorod peroksidi ( $\text{H}_2\text{O}_2$ ) metabolizmi bilan bogʻliq boʻlgan oksidaza, uratoksidaza,  $\alpha$ -aminokislota oksidazasi boʻlib, ular  $\text{H}_2\text{O}_2$  hosil qiladi. Peroksisomalarda  $\text{H}_2\text{O}_2$  ni parchalovchi peroksidaza va katalaza fermentlari ham mavjud. Jigar peroksisomalari oqsilining 40% katalazadan iborat.  $\text{H}_2\text{O}_2$  zaharli modda boʻlgani uchun katalaza muhim himoya funksiyasini oʻtaydi. Peroksisomalar yogʻ kislotalarining biosintezida, hamda turli moddalarni zararsizlantirishda (detoksikatsiyada) ishtirok etadi. Peroksisomalarning barcha oqsillari va fermentlari ularga sitozol orqali kelib tushadi. Organellaning yashash muddati 5–6 sutka boʻlib, yangi peroksisomalar oddiy boʻlinish yoʻli bilan hosil boʻladi. Shuningdek, ularning endoplazmatik toʻr va Golji kompleksi tuzilmalaridan yangidan hosil boʻlishi ham taxmin qilinadi.

## Proteasoma

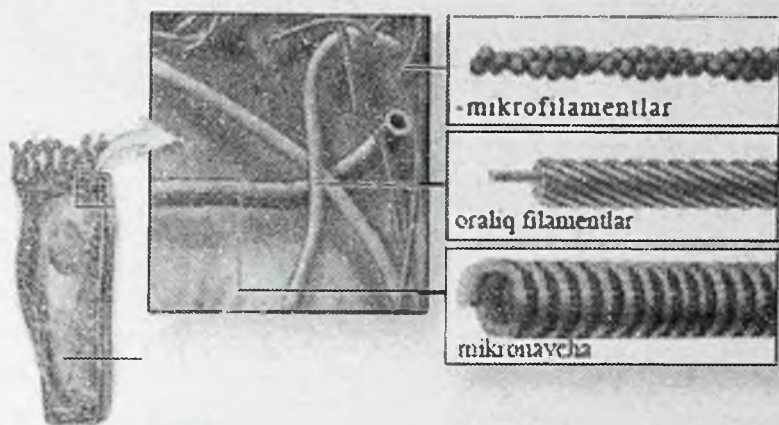
Hujayrada oqsil miqdori nafaqat oqsil sintezi tezligi, balki ularning parchalanish (degradatsiya) tezligiga ham bog'liq bo'ladi. Oqsil sintezi jarayonida ba'zan buzilgan yoki noto'g'ri tuzilgan oqsil molekullari ham uchraydi. Mana shunday oqsil molekullari yoki yashash muddati tugagan oqsillar maxsus *membranasiz organellalar* – *proteasomalar* yordamida bartaraf qilinadi. Proteasomalar o'zida nolizosomal proteinaza fermentlari saqlovchi membranasiz oqsil komplekslaridir. Ular oqsil degradatsiyasi jarayonida maxsus polipeptid – *ubikvitin* bilan hamkorlikda faoliyat ko'rsatadi. Ubikvitin organizmning barcha hujayralarida (lot.ubique – hamma joyda) bo'lib, uning asosiy vazifasi hujayraga ortiq keraksiz, yoki u uchun zararli bo'lgan oqsillarni nishonlab berishdir. Ubikvitin bilan nishonlangan oqsil molekullari osongina tanib olinadi va proteasoma fermentlari yordamida parchalanadi. Hosil bo'lgan aminokislotalar qaytadan yangi oqsillar sintezi uchun ishlatilishi mumkin. Lizosomalardan farqli o'laroq, proteasoma-ubikvitin tizimi oqsillarga alohida olingan molekullar darajasida ta'sir ko'rsatadi, lizosomalar esa yirik massalarni (masalan, viruslar, bakteriyalar) parchalaydi. Proteasomalar hujayrada kechadigan muhim jarayonlarni, jumladan, hujayra siklini, sitokinlar ishlab chiqarishni, angiogenezni boshqarishda ishtirok etadi. Ular shikastlangan va o'sma mutant oqsillarni yo'q qiladi.

## Sitoskelet

Sitoplazmaning *sitoskeleti* murakkab to'r bo'lib, mikro-naychalar, mikrofilamentlar (aktin filamentlar) va oraliq filamentlardan iborat (rasm 2.9).

Sitoskelet tarkibiga kiruvchi oqsillar hujayraning shaklini ushlab turish, organellalar va sitoplazmatik pufakchalarning xarakatida muhim rol o'ynaydi. Sitoskelet komponentlari o'ziga xos to'r hosil qilib, sitoplazmaning tayanch karkasini hosil qiladi. sitozolda oqim harakati va umuman hujayra xarakatini, hujayra bo'linish davrida esa xromosomalarni bir tekis taqsimlanishini ta'minlaydi.

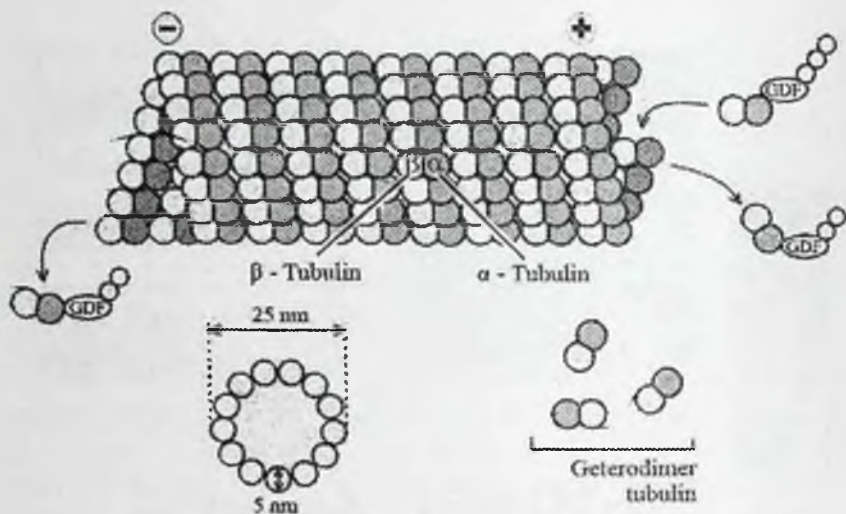




*Rasm 2.9. Sitoskelet va uning tarkibiy komponentlarining sxematik ko'rinishi.*

### Mikronaychalar va ularning hosilalari

Mikronaychalar elektron mikroskop ostida o'tgan asrning 60-yillarida topilgan. Mikronaychalar asosan oqsildan tashkil topgan bo'lib, membrana tuzilishiga ega emas. Mikronaychalar aniq tuzilishga ega bo'lgani uchun ularni hujayraning boshqa komponentlaridan ajratish oson. U eukariotik hujayralarning hammasida bo'lib, bakteriyalar va boshqa prokariotik hujayralarda uchramaydi. Mikronaychalar sitoplazmaning muvaqqat tuzilmalarini (masalan, bo'linish dukini) hosil qilishi mumkin. Mikronaychalar sentriola, bazal tanacha, xivchin va kiprikchalarning asosiy struktur birligi bo'lganligi tufayli ularni **mikronaychalarning hosilalari** deb hisoblash mumkin. Mikronaycha to'g'ri, shoxlanmaydigan, diametri 25 nm, uzunligi bir necha mikrometrgacha (mkm) bo'lgan ichi bo'sh silindrdir. Uning devorini qalinligi 5 nmga teng, bir biriga zich, parallel joylashgan tubulin protofilamentlaridan iborat *globulyar subbirlklar* tashkil etadi (rasm2.10).



*Rasm 2.10. Mikronaychanning sxematik ifodalanihi.*

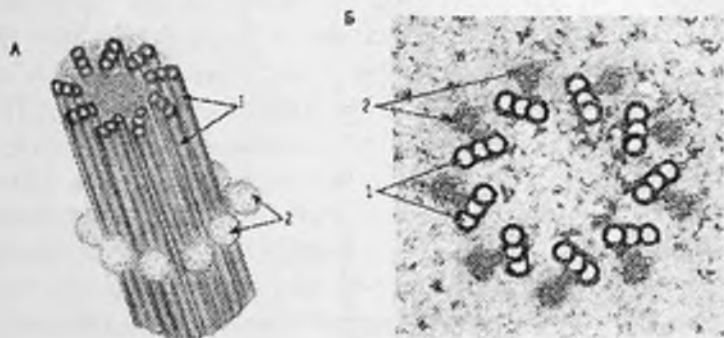
Protofilamentlar yoki subbirliklar  $\alpha$ - va  $\beta$ - tubulin geterodimerlarining polimerizatsiyasi natijasida hosil bo'ladi. Har bir mikronaycha devorini asosan 13, ba'zilarida esa 11 tubulin protofilamentlari tashkil etadi. Mikronaychalar o'zgaruvchan, dinamik beqaror bo'lib, ularda muntazam ravishda tubulin geterodimerlarining polimerizatsiyasi (birlashishi) va depolimerizatsiyasi (tarqalib ketishi) kechadi. Tubulin molekulalarining polimerizatsiyasi hisobiga mikronaychalar uzunasiga o'sadi. Har bir mikronaychada uning musbat (+) va manfiy (-) oxirlari (qutblari) farqlanadi. Polimerizatsiya va depolimerizatsiya jarayonlari (+)-oxirda kechadi, (-)-oxirda esa (agar u stabillovchi oqsil bilan yopishmagan bo'lsa) tubulin geterodimerlari naychadan ajralib chiqadi. Mikronaychalarning barqarorligi (stabilligi) ularning qaysi tuzilmalar tarkibida bo'lishi bilan bog'liq. Masalan, kiprikchalar, kinotsiliylar va xivchinlarda aksonema hosil qiluvchi mikronaychalar nisbatan barqaror bo'lsa, sentriolalar naychalari esa dinamik o'zgaruvchandir. Naychalarning barqarorligi sitozoldagi mikronaychalar bilan bog'liq oqsillar tomonidan boshqariladi. Mikronaychalar sentriola, bazal tanacha, xivchin va kiprik-

chalarning asosini tashkil etadi, sitoskelet tarkibiga kiradi. Shu boisdan ular bajaradigan vazifalar ham xilma-xildir. Mikronaychalar sitosklet tarkibida tayanch vazifasini o'tab, hujayraning shaklini belgilaydi; makromolekulalar, organellalar, endosomalar, sekretor pufakchalarning turli yo'nalishlardagi transportida, hamda fagotsitoz va lizosomal parchalanish jarayonlarida faol ishtirok etadi. Ular aksonema va bazal tanachalar hosil qilib, kiprikchalar va xivchinlarning harakatchanligini ta'minlaydi. Sentriolada esa aynan mikronaychalar bo'linish dukini hosil qilib, mitoz paytida xromosomalarning tekis taqsimlanishini ta'minlaydi. Mikronaychalarni ushbu vazifalarni bajarishida ATFaza aktivligiga ega bo'lgan *dinein* va *kinezin* oqsillari muhim rol o'ynaydi. Ular bir tomondan mikronaycha tubulini bilan, ikkinchi tomondan esa transport qilinuvchi tuzilmalar (makromolekulalar, organellalar, xromosomalalar va hokazo) tutashgan. ATF parchalanishidan ajralib chiqqan energiya hisobiga oqsillar mikronaychalar bo'ylab harakat qiladi va makromolekulalar, organellalar transportini amalga oshiradi. Sentriolalarda esa ular xromosomalarning siljishini ta'minlaydi. Shunday qilib, tubulin-dinein va tubulin-kinezin tizimlari hujayra ichi transportida o'ziga xos molekulyar xemomexanik motorlar rolini o'taydi. Bunda kinezin naychaning (+)-oxiri, dinein esa aksincha, (-)-oxiri yo'nalishida harakat qiladi. Kiprikcha va spermatozoid xivchinlarining harakatchanligi ham shu oqsillarning faoliyati bilan bog'liq.

**Hujayra markazi yoki sentrosoma** deb nomlanuvchi tuzilmani 1875-yili Gertvig ochgan. Hujayra markazi deb u bo'linish dukining ustki qismidagi tuzilmani atagan. Hujayra markazi hamma hayvon hujayralarida topilgan bo'lib, faqatgina tuxum hujayrasida etilish davrida yo'qoladi. Interfaza holatidagi hujayralarda sentrosoma ikki *sentrioladan* (diplosoma) iborat bo'lib, bir biriga to'g'ri burchak ostida joylashadi. Hujayra markazi mitoz jarayonida, shu jumladan, bo'linish dukchasini hosil qilishda muhim rol o'ynaydi. Mitozda qutblanish hujayra markazi, aniqrog'i sentriolalar tomonidan bajariladi. Bo'linish davrida sentrosomaning tuzilishi murakkablashib, atrofida nurafshon zona – astrosfera hosil bo'ladi.



Sentriola silindrsimon tanacha bo'lib, uzunligi 0,3–0,6 mkm, diametri 0,1–0,15 mkm. Ba'zida uzunligi bir necha mkm bo'lgan sentriolalar ham uchraydi. Tanachaning devori bir-biriga parallel yotgan mikronaychalardan tashkil topgan bo'lib, tanachaning ichi bo'sh. Naychalar hamma hujayralarda bir xil bo'lib, bir-biridan gomogen, zich oraliq modda bilan ajralib turuvchi 9 ta guruh bo'lib joylashadi (rasm 2.11).



**Rasm 2.11. Sentriola.**

A – umumiy sxematik ko'rinishi. B – Ko'ndalang kesimining transmission elektron mikroskopda ko'rinishi. 1 – mikronaychalar tripleti. 2 – satellitlar (mikronaychalar shakllantirish markazlari)

Har bir guruh 3 ta (A, B, C) mikronaychadan tashkil topgan bo'lib, ularni *triplet* deb yuritiladi. A-mikronaycha 13, V va S naychalar esa 11 tubulin protofilamentlaridan (globulyar subbirlikdan) tashkil topgan. Uchala mikronaycha zich yotadi. Sentriolada mikronaychadan tashqari yana qo'shimcha tuzilmalar bor. A mikronaychadan ikki o'siqcha (qo'lcha) lar chiqib, ularning biri qo'shni tripletning C mikronaychasiga, ikkinchisi esa sentriola markaziga yo'nalgan. Sentriola silindrining markazida «arava g'ildiragi» singari tuzilma bo'lib, «o'q qism» va 9 ta spitsadan tashkil topgan. Spitsaning har biri tripletning A mikronaychasiga qarab yo'nalgan. Sentriolada mikronaychalar tripletlari atrofida satellitlar (yo'ldoshlar) deb nomlangan tuzilmalar ham uchraydi. Ko'pchilikning fikricha ular yangi mikronaychalar shakllantirish

markazlarining tarkibiy qismi bo'lib hisoblanadi. Hujayralar mitoz bo'linishga tayyorlanayotganda sentriolalar soni ikki hissa oshadi, ya'ni sentriolalar duplikatsiyasi ro'y beradi. Bu mavjud sentriolaning bo'linishi yoki maydalanishi hisobiga emas, balki mikronaychalar shakllantirish markazlaridagi kurtakdan yangi sentriola hosil bo'lishi tufayli amalga oshadi.

Xuddi shunday markazlar kiprikchalar va xivchinlarning asos qismida joylashgan *bazal tanachalarda* ham bo'ladi. Bazal tanachalar tuzilishi bo'yicha sentriolalarga juda o'xshash. Ular silindrsimon bo'lib (uzunligi 0,5 mkm, diametri 0,1 – 0,2 mkm) sentriola singari 9 triplet dan va satellitlardan iborat. Odam embrioni yuqori nafas yo'llaridagi kiprikchalar bazal tanachadan rivojlanadi. Spermatogenez davrida yadroga nisbatan distal joylashgan sentriola bazal tanachaga aylanib, undan esa spermatozoid dumi hosil bo'ladi. Kiprikchalar va xivchinning asosini tashkil qiluvchi mikronaychalar sistemasi *aksonema* deb ataladi. Aksonema bazal tanacha va sentriola mikronaychalar sistemasidan farqli ravishda 9 triplet dan emas, balki aksonema devorini hosil qiluvchi 9 juft periferik va 1 juft markaziy mikronaychadan iborat. Demak, kiprikchalar va xivchinlar mikronaychalar sistemasini  $(9 \times 2) + 2$  deb ko'rsatish mumkin. Sentriolada va bazal tanachada esa bu sistema  $(9 \times 3) + 0$  ga teng. Bazal tanacha va kiprikchalar aksonemasi bir-biriga davom etuvchi tuzilmani hosil qiladi. Bazal tanachaning A va B mikronaychalari aksonemaning A va B mikronaychalaridir. Bazal tanachalar ham sentrosoma kabi *mikronaychalar shakllantiruvchi markaz* hisoblanadi.

Turli hujayralardan ajratib olingan mikronaychalarning kimyoviy tarkibi bir xil bo'lib, tubulin oqsillaridan iborat. Tubulin polimerizatsiyasi mikronaychalar bilan bog'liq oqsillar (MBO) hamda  $Ca^{2+}$  kontsentratsiyasi bilan nazorat qilinadi. Kolxitsin alkaloidi tubulin bilan birikib, polimerizatsiya jarayonini to'xtatadi. Depolimerizatsiya davom etadi va natijada mikronaychalar emirilib, mitoz jarayoni buziladi. Klinik amaliyotda ishlatiladigan ko'pchilik o'smaga qarshi kimyoterapevtik preparatlar (vinkristin, vinblastin, taksol) aynan tubulin polimeri-

zatsiyasi va depolimerizatsiyasiga ta'sir etib, uni izdan chiqarishga va shu bilan o'sma hujayralarining bo'linishini to'xtatishga yoki pasaytirishga qaratilgan. Afsuski, bu preparatlar sog'lom, tez ko'payuvchi (qon, ichak epiteliysi) hujayralarga ham salbiy ta'sir ko'rsatishi va noxush oqibatlarga olib kelishi mumkin.

### Mikrofilamentlar

Mikrofilamentlar asosan uch xil: ingichka (diametri 5–7 nm), oraliq (10–12 nm) va yo'g'on (14–16 nm) iplarni o'z ichiga oladi. Ingichka iplarda asosan aktin oqsili mavjud va ular **aktin mikrofilamentlari** deyiladi. **Oraliq mikrofilamentlar** turli to'qimalarda har xil oqsillar saqlaydi. Yo'g'on iplar qisqarish oqsili bo'lgan **miozin** saqlaydi. Aktin va oraliq mikrofilamentlar mikronaychalar bilan birgalikda sitoskeletning asosini tashkil qiladi. **Aktin va miozin mikrofilamentlari** hujayraning qisqaruvchi tuzilmalari bo'lgan miofibrilla va miofilamentlarning asosiy tuzilmalari hisoblanadi. Aktin filamentlari ingichka bo'lib,  $K^+$  va  $Mg^{2+}$  ta'siri ostida fibrillar (F-aktin) filamentlariga ikki hissa spiral kabi o'ralgan globulyar (G-aktin) monomerlaridan tashkil topgan. Aktin filamentlari yuqori dinamik xususiyatga ega. Mikronaychalar kabi aktin mikrofilamentlari ham qutblangan bo'ladi. Uning (+)-oxirida polimerizatsiya, ya'ni yangi aktin molekulalarining qo'shilishi, (-)-oxirida esa aksincha, monomerlarning ajralib chiqish (depolimerizatsiya) jarayoni sodir bo'ladi. Aktin filamentlarining polimerlanishi  $Ca^{2+}$  va siklik AMF ga bog'liq. Bu jarayonlar turli xil oqsillar (gelsolin, filamin, alfa-aktinin, spektrin) tomonidan boshqariladi. Aktin mikrofilamentlari aktin-bog'lovchi oqsillar bilan hamkorlikda hujayraning turli xil tuzilmalarini hosil qiladi. Ular sitoskeletning asosiy tarkibiy qismlaridan biri bo'lib, plazmolemma ning kortiqal qavatini, mikrovarsinkalar va stereotsiliylarning asosini tashkil qiladi. Miozin bilan birgalikda hujayralar harakatida, endotsitoz va ekzotsitoz, sitokinez jarayonlarida ishtirok etadi. Ba'zi zaharlar (masalan, sitoxalazin, falloidin) aktin iplarining polimerlanishini to'xtatib qo'yadi, natijada hujayraning harakatchanlik, fagotsitoz va sitokinez faoliyatlari buziladi.

*Oraliq filamentlar* diametri 10 – 12 nm, mikronaychalar va aktin filamentlariga nisbatan turg'unroq bo'ladi. Bu filamentlar turli hujayra tiplarida har xil oqsil subbirliklaridan tashkil topgan. Oraliq filamentlar subbirliklarining shakli va joylashgan joyi immunogistokimyoviy usulda aniqlanadi. Deyarli barcha subbirliklar halqaga o'ralgan, tayoqchasimon dimerlari qarama qarshi joylashgan tetramerlarni hosil qiladi. Oraliq filamentlar oqsillari ma'lum bir turdagi hujayralarda uchraydi, shu hujayralar uchun spetsifik hisoblanadi. *Sitokeratinlar* epiteliy hujayralarida, *desmin* mushaklarda, *vimentin* embrional biriktiruvchi to'qima bo'lgan mezenximada, *glial fibrillar oqsil* nerv to'qimasining astrotsitlarida uchraydi, *neurofilament* oqsillari esa neyronlarning asosiy oraliq filamentlarini tashkil etadi. *Lamin* oqsillari barcha hujayralar yadrosida bo'lib uning karkasini, ya'ni yadro plastinkasini hosil qiladi. Oraliq filament oqsillarining ma'lum bir turdagi hujayra uchun xosligi bazi o'smalarning qaysi hujayradan rivojlanganligini aniqlash imkonini beradi. Immunogistokimyoviy usul yordamida olingan axborot kasallikni to'g'ri tashxislashda va davolashda ahamiyatlidir. Keng tarqalgan bosh miya o'smasi astrotsitomaning hosil bo'lishini aniqlovchi *glial fibrillar oqsil* bunga misol bo'la oladi. Oraliq filamentlar hujayrada tayanch vazifasini o'taydi, boshqa sitoskelet komponentlari bilan birgalikda hujayraning shaklini va tarangligini belgilaydi. Ular hujayra komponentlarining tartibli joylashishini ta'minlaydi, hujayradan tashqaridagi moddalar bilan sitoplazma va yadro orasidagi aloqalarni boshqarib turadi.

Ilgari faqat ma'lum bir turdagi hujayralar uchungina xos bo'lgan *maxsus organellalar* mavjudligi ta'kidlanardi. Ularga epiteliy hujayralaridagi tonofibrillalar, mushak hujayralaridagi yoki tolalardagi miofibrillalar va nerv hujayralaridagi neurofibrillalar kiritilgan. Hozirgi vaqtda maxsus organellalarni ajratishning hojati yo'q. Chunki maxsus organellalarni hosil qiluvchi tuzilmalar boshqa hujayralarda ham uchraydi. Masalan, epiteliy hujayralaridagi tonofibrillalar boshqa hujayralarda ham uchrovchi mikrofilament va oraliq filamentlarning katta bir to'plamidir. Mushak to'qimasining miofibrillalari ingichka (aktin) va yo'g'on



(miozin) mikrofilamentlardan hosil bo'ladi. Neyrofibrillalar asosan oraliq neyrofilamentlar va mikronaychalardan iborat.

## SITOPLAZMA KIRITMALARI

Kiritmalar sitoplazmaning doimiy bo'lmagan tarkibiy qismlari hisoblanadi. Ular hujayra ichidagi modda almashinuvi, sekretsiya va pigment hosil qilish jarayonlari davomida va endotsitoz yo'li bilan tashqi muhitdan hujayraga moddalar kirishidan hosil bo'ladi. Hujayraning metabolik holatiga qarab ular yo'qolib ketishi yoki qaytadan paydo bo'lishi mumkin. Bir necha guruh – trofik, sekretor, ekskretor va pigment kiritmalar farqlanadi.

**Trofik** kiritmalarga yog' tomchilari, oqsil donachalari, glikogen to'plamlari, vitaminlar va boshqalar kiradi. Oqsil zahiralarning to'planishi odatda endoplazmatik to'r bilan bog'liq bo'ladi. Hujayraning ehtiyojlariga qarab oziqa moddalar kamayib ketishi va qaytadan to'planishi mumkin.

**Sekretor** kiritmalar odatda hujayra tomonidan ishlab chiqarilgan va sekretsiya (eksport) qilish uchun tayyorlangan turli kattalikdagi dumaloq donachalardir. Masalan, bez hujayralaridagi zimogen granulalar va boshqalar.

**Ekskretor** kiritmalar hujayra uchun ortiqcha kerak bo'lmagan yoki zararli bo'lgan va chiqarib tashlanadigan modda almashinuvining qoldiq moddalaridir. Odatda ularda fermentlar yoki boshqa biologik faol moddalar yo'q. (o't kislotasi, mochevina va b.)

**Pigment** kiritmalar endogen (gemoglobin, gemosiderin, bilirubin melanin, lipofustsin) va ekzogen (karotin, chang zarrachalari, turli bo'yoqlar va boshqalar) bo'lishi mumkin. Ular to'qima va a'zolarining rangini vaqtinchalik yoki doimiy o'zgartirishi mumkin. Melanin donachalari ko'proq terida uchrab, ultrabinafsha nurlardan himoya vazifasini bajaradi. Lipofustsin kiritmalari keksalarda terida, neyronlarda va yurak mushagida to'planishi mumkin. Shuning uchun bu pigmentni *qarish pigmenti* deb ham ataladi. To'qimalarda pigmentlarning g'ayri tabiiy oshib

ketishi turli kasalliklar alomati yoki yosh bilan bog'liq bo'lishi mumkin.

## HUJAYRA YADROSI

*Yadro* (yunoncha karyon, lot. nucleus) termini 1833-yilda Broun tarafidan kiritilgan bo'lib, u o'simlik hujayralaridagi sharsimon doimiy tuzilmalarni shu nom bilan atagan. Yadro hamma eukariot hujayralarida bo'ladi. Yadro faqat sut emizuvchilar eritrotsitlarida bo'lmaydi, chunki ular differensirovka vaqtida o'z yadrosini yo'qotadi. Yadroning shakli hujayra shaklini qaytaradi, lekin noto'g'ri formada ham bo'lishi mumkin. Sharsimon, kubsimon va ko'p qirrali hujayralarda yadro yumaloq shaklga ega. Prizmatik, silindrsimon, duksimon hujayralarda yadro uzun ellipsoid, yassi hujayralarda esa duksimon bo'ladi. Noto'g'ri shakldagi yadrolarga ba'zi bir leykotsitlarning yadrosi misol bo'ladi (taqasimon va parraksimon). Yadro hujayrada asosan bitta (bir yadroli hujayra) yoki ikkita (ikki yadroli hujayra) bo'ladi. Ko'p yadroli hujayralar va simplastlar ham mavjuddir. Yadroning kattaligi turlicha bo'lib, 4 mkm dan (spermatozoid) 40 mkm gacha (tuxum hujayra) boradi. Yadro o'lchami sitoplazma o'lchamiga ko'pincha to'g'ri proporsional bo'ladi. Yadroning hujayrada joylashishi har xil bo'lib, hujayraning faoliyati va shakliga bog'liq bo'ladi. Bez hujayralarida yadro hujayraning bazal qismida joylashib, apikal qismi sekret bilan banddir. Differensiallashmagan hujayrada yadro geometrik markazda joylashadi.

Yadro quyidagi asosiy struktur komponentlardan iborat.

**1. *Yadro qobig'i.*** **2. *Xromatin strukturalari*** (xromatin, xromosoma). **3. *Bir yoki bir necha yadrocha.*** **4. *Karioplazma*** (yadro shirasi).

Yadroning asosiy komponenti xromosomalar DNK dan iborat bo'lib, o'zida genetik informatsiyani saqlaydi. DNK dan tashqari hujayra yadrosida iRNK, rRNK va transport tRNK ham bor. Hujayra yadrosi tarkibida yana giston tipidagi oqsillar bo'lib, DNK bilan birikmalar hosil qiladi. Shuning bilan birga nogiston

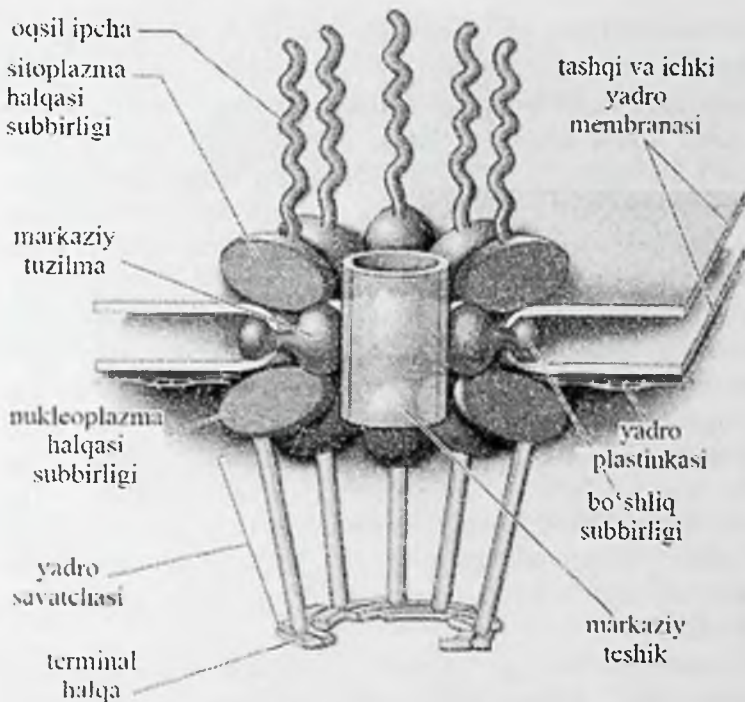
tipidagi oqsillar ham mavjud. Yadroda bir qancha fermentlar – ATF-aza, glikolitik fermentlar bor, lekin oksidlanish fermentlari uchramaydi.



**Rasm 2.12. Yadroning sxematik va transmission elektron mikroskopda ko'rinishi.**

**Yadro qobig'i (kariolemma).** Yadro qobig'i ikki membranadan tashkil topgan bo'lib, har birining qalinligi 10 nm va aniq 3 qavatdan tuzilgan. Ichki va tashqi yadro qobig'i orasida 30–50, ba'zan 100 nm ga teng perinuklear bo'shliq bo'ladi. Yadroning tashqi qobig'i donador endoplazmatik to'r membranasiga o'tadi. Ichki yadro qobig'i oqsil tabiatli struktura – o'zida lamin oqsillari tutuvchi yadro fibroz plastinkasi yoki yadro laminini bilan bog'langan bo'ladi. Interfaza davridagi hujayralarda yadro plastinkasi bilan xromosomalar bog'langan. Yadro qobig'ining ikkala membranasi ham boshqa hujayra membranalari singari oqsil va lipiddan tashkil topgan tipik biologik membranalaridir.

Yadro qobig'ining o'ziga xos xususiyati ko'p miqdorda yadro teshiklarining bo'lishidir. Teshiklar ichki va tashqi yadro membranalari qo'shilgan joylarda hosil bo'ladi (rasm 2.13).



*Rasm 2.13. Yadro teshiklari kompleksining hajmiy sxematik ifodalanishi.*

Teshiklarning diametri oʻrtacha 80–90 nm. Teshiklar atrofida yadro qobigʻi membranalari oʻzaro birlashadi. Teshiklar murakkab tuzilishga ega boʻlgan globulyar va fibrillyar tuzilmalar bilan toʻlgan. Yadro teshiklari bilan bu tuzilmalarni qoʻshib *yadro teshiklari kompleksi* deb yuritiladi. Bu kompleks oktogonal tuzilishga ega boʻladi. Yadro teshigi chegarasida tashqi va ichki yadro membranalarida 8 tadan oqsil subbirliklari joylashadi. Ular teshikning sitoplazma va nukleoplazma oqsil halqalarini hosil qiladi. Membranalar tutashgan joyda ham 8 dona markaziy oqsil subbirliklari boʻladi. Ichki halqadan karioplazmaga fibrillalar chiqib, yadro savatchasini hosil qiladi. Tashqi halqadan fibrillyar oqsillar sitoplazmaga qarab yoʻnaladi. Oqsil subbirliklarining kattaligi 20–25 nm boʻlib, ular fibrillyar tuzilmalar orqali



markaziy subbirlıklar bilan tutashadi. Bir yadroda taxminan 12 000 teshik bor yoki 1 mkm<sup>2</sup> ga 45 ta teshik to'g'ri keladi. Teshiklar soni hujayraning funksional aktivligiga bog'liq bo'lib, faol sintez ketayotgan hujayralarda ularning soni oshadi. Yadro teshiklari kompleksi sitoplazma bilan yadro orasida kechadigan murakkab jarayonlarni ta'minlab beruvchi tuzilmalardir. Sitoplazma bilan yadro aloqasi oddiy emas. Hatto mayda ionlar K<sup>+</sup>, Na<sup>+</sup>, Ca<sup>2+</sup> yadro qobig'idan erkin o'tolmaydi. Yadro qobig'i ionlar, molekular, moddalar almashinuvi mahsulotlari o'tkazmaydi. 9 nm dan kichik bo'lgan ionlar, molekular yadro teshiklaridan oson, energiya sarfisiz o'tadi. 9 nm dan katta bo'lgan molekular yadro teshiklaridan energiya sarfi bilan utadi. Yadro qobig'ining endoplazmatik to'r membranalariga qadar davom etishi, yadro bilan sitoplazmaning o'zaro ionlar bilan almashinishiga imkon yaratadi. Bir tomonidan, ionlarning mayda molekulari uchun bu teshiklar o'tib bo'lmas chegara bo'lsa, ikkinchi tarafdin, katta molekulari RNK yadrodan sitoplazmaga o'ta oladi.

Sitoplazmadan yadroga sitoplazmada sintezlanuvchi va yadroni energiya bilan ta'minlashda kerak bo'lgan mononukleotid trifosfatning katta molekulari o'tadi. Aminokislotalar, purin va pirimidin asoslar, ATF yadroga aktiv transport yo'li bilan o'tadi. Yadro qobig'i endoplazmatik to'r hosil bo'lishida ishtirok etadi. degan fikr isbotlangan. Profazada yadro qobig'i fragmentatsiyaga uchrab, donador endoplazmatik to'r bilan birlashadi. Telofazada esa qobiqlar qaytadan endoplazmatik to'r elementlaridan hosil bo'ladi.

**Xromatin strukturalari.** Xromatin to'ri interfazadagi yadroning ipsimon cho'zilgan xromosomalardan iborat. Interfazada xromatin bo'yoqni yaxshi qabul qilmaydi, yorug'lik mikroskopi ostida nozik ipcha shaklida ko'rinadi. Xromatinning asosiy sitoximik belgisi unda DNK ning bo'lishidir. Yorug'lik va elektron mikroskop yordamida ko'rilganda xromosomalarning spirallashish darajasiga ko'ra ikkita tip xromatin farqlanadi. **Geteroxromatin** xromosomalarning spirallashgan qismi bo'lib, yaxshi bo'yaladi va elektron mikroskop ostida zich donachalar shaklida ko'rinadi. **Euxromatin** xromosomalarning despiralizat-

siyaga uchragan qismlaridir. Elektron mikroskop ostida eukromatin bo'limlari siyrak dispersli donador material holida, yorug'lik mikroskopida esa och bazofil bo'yalgan bo'lim holida ko'rinadi. Xromatinni struktur birligi nukleosomadir.

Xromatinni yadroda taqsimlanishi hujayraning sintetik aktivligiga bog'liq. Yadroda eukromatin, ya'ni xromatinni despirallashgan qismlari qanchalik ko'p bo'lsa, hujayralarda oqsil sintezi shunchalik jadal kechadi. Asosan geteroxromatin saqlovchi yadroli hujayralarda oqsil sintezi sust kechadi, chunki xromatinni spirallashgan qismidan oqsil sintezi haqida informatsiya olish qiyin. Xromosomalarning geteroxromatin bo'limlari yana *xromotsenrlar* deb nomlanib, ular yadrochaga birlashib ketganligi tufayli *yadrocha xromatini* deb ham ataladi. Xromatinning geteroxromatin qismlari xromosomaning telomerlar, sentromerlar sohasiga to'g'ri keladi. Geteroxromatin qismlari aktiv bo'lmasa ham ular eukromatin qismlari funksiyasiga kuchli ta'sir qiladi.

**Yadrocha.** Sferik shakldagi tuzilma bo'lib, rRNK va oqsillarga boydir. Yadrochani intensiv bazofil bo'yalishiga sabab undagi yuqori konsentratsiyadagi ribosomal RNK (rRNK) bo'lishidir. Hujayralarda bitta yoki bir necha yadrochalar bulishi mumkin. Yadrochalarning hosil bo'lishi va ularning soni xromosomalarning ikkilamchi tortma sohasida joylashgan yadrocha hosil kiluvchi qismlarning miqdori va aktivligi bilan bog'liq. Xromosomalarning yadrocha hosil kiluvchi qismlaridagi DNK dan ribosomal RNK sintezlanib, bu RNK yadrocha sohasida oqsil bilan o'raladi va ribosoma subbirlklari hosil bo'ladi. Subbirlklar birlashib ribosoma shakllanadi va u yadroda yoki sitoplazmada oqsil sintezida qatnashadi va ribosomalalar hosil bo'lishida muhim rol o'ynaydi. Yadrocha strukturasi bir xil bo'lmay, unda fibrillyar va granulyar komponentlar farqlanadi. Fibrillyar komponent yadrochani markazida, granulyar komponent esa yadrochani periferiyasida joylashadi. Granulyar komponent ipsimon tuzilma nukleolonemalarni hosil qiladi. Nukleolonemalar qalinligi 0,2 mkmdir.

Fibrillyar komponent ribonukleoproteid ipchalaridan iborat. Donachalardan ribosoma subbirlklari hosil bo'ladi. Shunday

qilib, yadrocha ribosomalar sintezlanadigan asosiy joy hisoblanadi.

**Yadro shirasi yoki karioplazma** interfazadagi despiralizatsiya bo'lgan xromosomalari va yadrocha joylashgan muhitdir. Tirik hujayralarda yadro shirasi strukturasisiz massa hisoblanadi. Fiksatsiya qilingan preparatlarda esa kariolimfa oqsillari koagulyatsiya bo'lishi natijasida nozik to'rga o'xshab ko'rinadi. Yadroning shaklini tutib turishda ichki yadro membranasi bilan bog'langan yadro fibroz plastinkasi yoki yadro laminini ham muhim rol o'ynaydi. Yadro laminini o'ziga xos karkas bo'lib, tayanch vazifasini o'taydi.

## HUJAYRALARNING BO'LINISHI

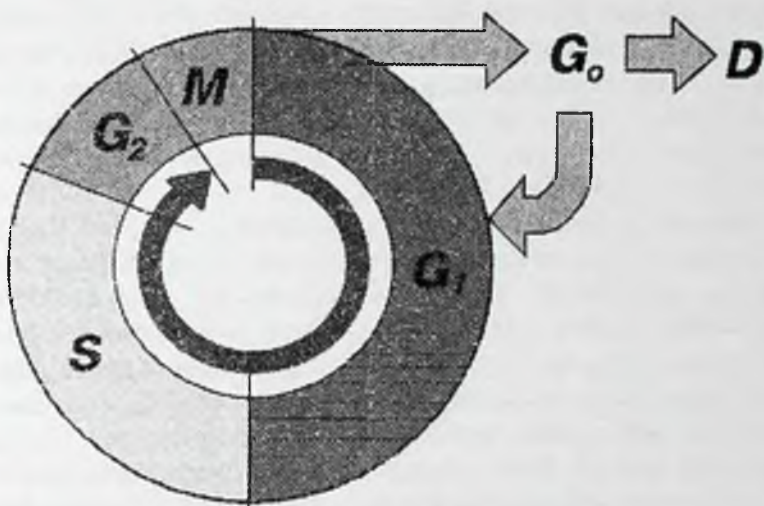
Hujayralarning ajoyib sifatlaridan biri – uning o'zidan ko'payishidir. Bu jarayon hujayra avlodlarining tugalmasligini (turg'unligini) ta'minlaydi.

**Hujayra sikli** (yoki hujayraning hayot sikli) – bu hujayra hosil bo'lgandan to uning bo'linishi yoki nobud bo'lishigacha bo'lgan siklik davrdir (rasm 2.14). Ko'p hujayrali hayvonlarda hujayraning hayot sikli butun organizm hayotidan qisqa bo'ladi. Ko'p hujayrali organizmda o'layotgan hujayralar doimo yangi hujayralar bilan almashinib turadi. Hujayraning reproduksiyasi organizm o'sishi va taraqqiyotining asosi hisoblanadi.

Hujayra reproduksiyasining bir necha turlari bor: *mitoz* (noto'g'ri bo'linish), *meoz* va *poliploidiya*.

**Mitoz.** Mitotik bo'linish o'tgan asrning oxirlarida hayvon hujayralarida Flemming (1882), o'simlik hujayralarida Strasburger (1882) tomonidan ta'riflangan. Mitoz (yunoncha mitos – ip) bo'linish qonuniyatlari barcha hujayralar uchun umumiydir.

Hujayra bo'linishidagi jarayonlar ma'lum qonuniyat asosida borib, ularni ketma-ket keladigan interfaza va mitozga bo'lish mumkin. Ba'zi bir hujayralar populyatsiyasi bo'linishda bo'ladi (kambial zona hujayralari). Bo'linishga tayyorgarlik vaqtini: (interfaza) va mitoz bo'linishni qo'shib *mitotik sikl* deyiladi.



**Rasm 2.14. Hujayra sikli.**

M – mitoz. G<sub>1</sub> – (presintetik yoki postmitotik) davr hujayraning mitotik bo‘linishidan so‘ng boshlanadi. S – (sintetik) davr, DNK miqdori ikki hissa oshadi. G<sub>2</sub> – (postsintetik yoki premitotik) davr, mitoz boshlanishigacha davom etadi. G<sub>0</sub> – reproduktiv tinchlik davri. Ko‘pincha u geterosintez davri, hujayra differentsiallashadi, o‘zining spetsifik funksiyalarini bajaradi va nobud bo‘ladi (D).

Interfazaning ilk davrida hujayra ichidagi strukturalarning keskin o‘shishi va shakllanishi boshlanadi. Bu davrga G<sub>1</sub> – *sintez oldi davri* deb ataladi. Biokimyoviy tomondan bu davr oqsil va RNK intensiv sintezi bilan ifodalanadi, bu davr bo‘linuvchi hujayralar generatsiya vaqtining 30–40% ni tashkil etadi. G<sub>1</sub> davrida uzun va o‘zaro chigal hosil qilgan yadro xromatini bo‘yoqlarni yomon qabul qiladi (geteroxromatin bo‘limlaridan tashqari). So‘ngra DNK *sintezi davriga o‘tadi*. Bu sintetik davr – S. Bu davr davomida yadroda DNK sintezi kuzatiladi. Generatsiya vaqtining 30–50% ini tashkil qiluvchi bu davrda DNK ning spetsifik azot asosi timidin yadro xromatini tarkibiga kiradi.



Sintetik davr natijasida DNK miqdori (xromosomalar), ya'ni hujayraning nasl materiali ikki marta ko'payadi. S davrdan so'ng  $G_2$ - mitoz *oldi davri* kelib, u hujayraning spetsifik oqsillar hamda ATF sintezi va hujayraning bo'linishiga tayyorgarligi bilan ifodalanadi. Bu davr generatsiya vaqtining 10–20% ini tashkil etadi.  $G_2$ -davridan so'ng, generatsiya vaqtining 5–10% ini tashkil qiluvchi M – mitoz davri boshlanadi.

*Mitoz* jarayonining o'zida 4 faza farq qilinadi.

*Profazada* xromosomalarning kondensatsiya bo'lishi va mitotik apparatning shakllanishi kuzatiladi. Xromosomalar kattalashadi va yo'g'onlashadi. Bu hodisa S davrida hosil bo'lgan xromatidalarining spirallanishi bilan tushuntiriladi. Spiralizatsiya protsessida xromatidalarining biri ikkinchisi atrofida aylanmay, balki har biri o'zicha spiral hosil qiladi. Shuning uchun ular mitozning keyingi fazalarida engil ajraladi. Profazaning oxirida xromosomalar juft xromatidalaridan tashkil topdi. Xromosomalarining kattalashishi va yo'g'onlashishi bilan birga xromatidalar sentromerlar deb ataluvchi ma'lum bo'lmali bilan birlashadi. Profaza oxirida xromosomalar bo'linayotgan yadroning ekvatorial yuzasida joylashib, bo'linish dukchasini hosil qila boshlaydi. Duk ikki tipdagi ipchalardan – qutblarni birlashtirib turuvchi markaziy va qutblarni xromosoma sentromerlari bilan birlashtirib turuvchi xromosoma ipchalaridan tashkil topgan. Elektron mikroskopiya mitotik apparat ipchalari zich devorli naychalardan tashkil topganligini ko'rsatadi. Ularning diametri 20 nm, devori qalinligi 4–5 nm.

Hayvonlarda sentriolalar orasidagi dukcha sentriolalar yadroning bir tomonida yotganda hosil bo'ladi. So'ngra, sentriolalar yadroning qarama-qarshi qutblariga qarab siljiydi. Bu vaqtda dukcha kattalashib, yadro sohasini egallab oladi. Profaza uchun yadrochanning yo'qolishi va yadro qobig'ining erishi xarakterlidir. Elektron mikroskopik kuzatishlar mitoz davrida yadro qobig'ining bo'lakchalari yo'qolmay, balki endoplazmatik to'r membranalarga aylanishini ko'rsatdi. Mitoz oxirida yadro qobig'i donador endoplazmatik to'r membranalardan qayta hosil bo'ladi.

*Metafazada* butunlay shakllangan xromosomalar ekvatorial yuzada joylashgan bo'ladi. Xromosomalarning dukka qarab harakat qilishi xromosoma sentromerlarining mitotik apparatning xromosoma iplarga birlashishi bilan tugaydi (ekvatorial plastinka yoki onalik yulduzi). Metakinez (xromosomalarning dukka harakati) natijasida xromosomalar duk ipchalarga nisbatan perpendikulyar yotadi, xromosomalarning bunday joylashishi ularning sonini, shaklini va kattaligini aniqlashga yordam beradi. Har bir tur mavjudotda ma'lum sondagi xromosomalar bor. Xuddi shu fazada har bir xromosoma bir xil ikki nusxadan – xromatidadan tashkil topganligi ko'riladi.

*Anafaza* – xromosomalar xromatidalarining bir-biridan ajralishidan boshlanadi. Bu vaqtda har bir xromosoma hosil qilgan qiz xromosomalar (xromatidalar) qarama-qarshi qutbga qarab harakat qiladi. Bu tarzda «qiz yulduzi» shakllanadi. Xromosomalarning harakati bir xilda – sinxron kechadi. Bu harakat mexanizmi hali noma'lum.

*Telofaza* – mitozning oxirgi davri. Uning boshlanishi xromosomalarning hujayraning qarama-qarshi qutblariga etishiga to'g'ri keladi. Telofaza go'yo profazaning teskarisi bo'lib, hamma jarayonlar teskari tartibda ketadi. Duk yo'qoladi, buralgan xromosomalar Yoyilib, uzunlashadi. Qiz yadrolar qaytadan tiklanadi, yadrocha va yadro qobig'i hosil bo'ladi. Mitotik apparat parchalanadi va hujayra tanasining bo'linishi ro'y beradi (sitotomiya yoki sitokinez). Sitotomiya jarayoni aktin bilan bog'langan miozindan iborat mikrofilamentlar faoliyati hisobiga amalga oshadi, ular hujayra membranasi ostida o'ziga xos belbog' hosil qiladi Belbog'ning siqilishi natijasida qiz hujayralar bir biridan ajraladi..

Xromosomalar (yunon. chroma – rang, soma – tana) – yadro xromatinidan tashkil topgan bo'lib, hujayralarning irsiy belgilarini saqlovchi substratdir. Har bir xromosoma uzunasi bo'ylab ikkita morfologik bir xil tuzilgan xromatidalaridan tashkil topgan. Har bir xromatida bir gigant dezoksiribonukleoproteid ipchadan hosil bo'lgan.

Shunday qilib, xromosoma, xromatidaning asosiy struktur birligi DNK molekulasidir. Xromosomalarda uzunligi bo'yicha bo'yaluvchi qismlar – xromomerlar (yoki disklar) va bo'yalmaydigan – xromomerlar orasidagi qismlar farq qilinadi.

Har bir gomologik xromosomalar – ma'lum bir muntazam tuzilishga ega. Xromosomalarning tuzilishi ma'lum turlar uchun doimiy. Xromosomalarning shakli birlamchi tortmaning joylashishiga, ya'ni xromosoma ikki elkasining birlashish o'rniga bog'liq. Xromosomalarning bu eri och bo'lib, unda ma'lum struktura – sentromera (kinetoxor yoki kinomera) joylashadi.

Xromosomalarning katta-kichikligi turli hayvonlarda keng doirada farq qiladi. Odatda odam xromosomalarning uzunligi 4–6 mkm atrofida. Turli hujayralarda xromosomalar soni har xil bo'ladi. Odam somatik hujayralarida soni juft, ya'ni diploid 46 xromosoma bor. Jinsiy hujayralar yakka, ya'ni gaploid xromosomalar to'plamini saqlaydi (odamda 23 ta). Ikki gametaning (erkak va ayol) birlashishi natijasida gomologik xromosomalar qo'shiladi va diploid to'plam xromosomalarni hosil qiladi, ular keyingi hamma somatik hujayralarga beriladi.

Hujayraning xromosoma to'plami faqat oddiy xromosomalarni (*autosomalarni*) ushlabgina qolmay, undan morfologik jihatdan va o'z xususiyati bilan farq etadigan kamida yana bitta xromosoma ushlaydi. Bunday xromosomalar *qo'shimcha xromosoma* yoki *jinsiy xromosomalar* deyiladi. Jinsiy xromosomalar tuzilishi bo'yicha 2 turli bo'ladi. Erkaklar somatik hujayralarida X-va Y xromosoma, ayol organizmida esa ikkita bir xil jinsiy xromosomalar uchraydi (XX). Spermatozoid va tuxum hujayra yadrolari birlashganda urug'langan tuxum hujayra bitta X-xromosomani spermatozoiddan, ikkinchi X-xromosomani esa tuxum hujayradan oladi. 1949-yilda Barr va Bertram urg'ochi mushukning nerv hujayralari yadrosida erkak mushuk yadrosida uchramaydigan kichik xromatin tanachalar borligini ko'rsatishdi. Keyinchalik bunday tanachalar ayol neytrofil hujayrasida «baraban tayoqcha» shaklida bo'lishi aniqlandi. Hozirgi davrda jinsiy xromatin ayol (X-xromatin, Barr tanachasi) organizmining deyarli hamma hujayralarida topilgan. Ma'lum bo'lishicha, ikki X-

xromosoma ushlovchi ayol somatik hujayralarida ikki X-xromosomaning biri xromatin tanachalar shaklida joylashar ekan (shuning uchun bir X-xromosoma tutuvchi erkak somatik hujayralarida bu tanacha topilmaydi). X-xromosomalar soni o'zgarishi bilan bog'liq bo'lgan genetik kasalliklarda bu tanachalar soni ortadi.

**Mitotik siklning boshqarilishi.** Organizmda hujayra bo'linishi ko'pgina omillar yordamida boshqariladi – o'sish gormoni, o'sish omillari, jinsiy gormonlar va boshqalar). Interfazaning har bir davri uchun ( $G_1$ , S,  $G_2$ ) o'ziga xos nazorat punktlari mavjud bo'lib, ular shu bosqichlarning to'g'ri va to'la bajarilganligini nazorat qiladi. Ayniqsa DNK sintezi kechayotgan S davr va mitoz davri sinchiklab nazorat qilinadi. Hujayra siklini boshqarishda *siklinlar* (A,B,C,D, E) va *siklinga bog'liq kinazalar* kompleksi muhim o'rin tutadi. Hujayraning boshqaruvchi turli faktorlarga javobi uning funksional holati, differentsirovka darajasiga va yoshiga bog'liq. Hujayralar bo'linishi va differentsiallashtirishi bir guruh proonkogenlar tomonidan boshqariladi. Ushbu genlarning shikastlanishi o'sma hujayralarining rivojlanishiga olib kelishi mumkin.

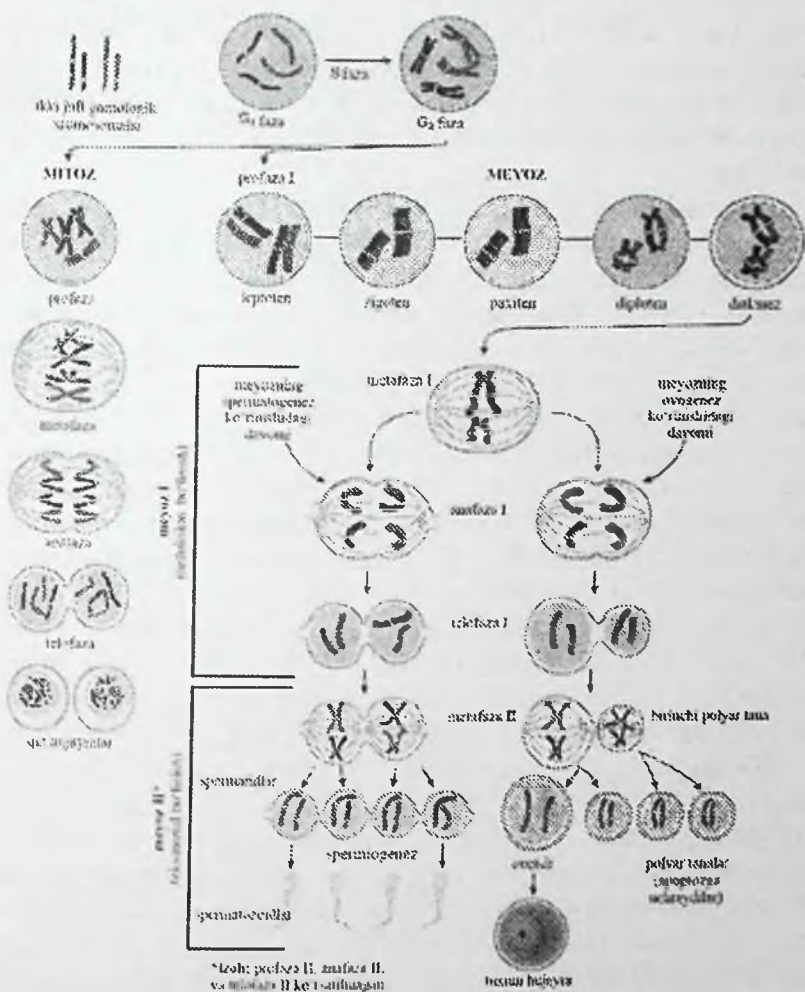
**Meyoz.** Meyoz bo'linish natijasida jinsiy hujayralar spermatozoidlar va tuxum hujayralar hosil bo'ladi. Ovogenez va spermatogenez tegishli boblarda batafsil yoritilgan. Meyozning xromosoma aspektlari mitoz bilan solishtirilsa bir qancha farqlarni ko'rish mumkin. Sodda qilib aytganda meyozi ikkita ketma ket mitozdan iborat bo'lib, ularning orasida interfaza va DNK sintezi bo'lmaydi. Birinchi meyozi bo'linishida (profaza I), xromatin kondensatsiyalanadi, har bir xromosoma ikkita xromatidlardan iborat bo'lib qoladi. Gomologik xromosomalar bir- biri bilan yaqinlashadi va o'zaro kontaktga kirishadi (sinapsis). Ikkita xromosomada to'rtta xromatidalar bo'lib, ularni har birida genetik informatsiyalar bor. Krossingover natijasida to'rtta xromatidalarda genlar almashinuvi kuzatiladi. Ota-ona xromosomalar orasida genlar almashinishidan yangi genetik to'plam hosil bo'ladi. Sinapsis va krossingover jarayonlari oxiriga etgandan keyin, xromosomalar to'liq kondensatsiyalanadi va metafaza, anafaza va telofaza bosqichlarini o'tadi. Birinchi meyozi dan keyin gomologik xromosomalar bir- biridan



ajraladi, lekin xromatidalar bir- biri bilan sentromerlar bilan bog'langan bo'ladi. Birinchi va ikkinchi meyoz bo'linish orasida interkinez davri yo'q. S fazani yo'qligi sababli DNK sintezi kuzatilmaydi. Ikkinchi bo'linishda qutbga har bir xromosomadan xromatidalar ketadi. Har bir gaploid to'plam xromosomalar atrofida yadro qobig'i shakllanadi. Meyoz mitoz bo'linishni alohida turi deb qaralsa bo'ladi, lekin yo'nalishlarida farq bor. Mitoz bo'linish natijasida ikkita xromosomalari diploid to'plamli hujayralar hosil bo'ladi. Meyoz bo'linishda esa to'rtta gaploid to'plamli hujayralar hosil bo'ladi. Meyoz bo'linishda sinapsis va krosingover natijasida genetik har xil bo'lgan jinsiy hujayralar hosil bo'ladi. Mitoz bo'linishda esa genetik bir xil bo'lgan somatik hujayralar hosil bo'ladi. Meyozda ikki mitoz bo'linish orasida DNK sintezi bo'lmaganligi tufayli xromosomalar soni ikki baravar kamayadi, ya'ni gaploid to'plamli hujayralar hosil bo'ladi. Meyozni shu uchun ham reduksion (reduksiya – kamayish) bo'linish deb ham ataladi. Mitoz va meyoz jarayonlarining solishtirma sxematik ko'rinishi 2.15. rasmda keltirilgan.

Gaploid to'plam xromosomalarga ega bo'lgan spermatozoid va tuxum hujayralari qo'shilishi natijasida diploid to'plam tiklanadi.

**Poliploidiya** hujayra yadrosida DNK ning ikki va undan ko'p marta ortishidir. Bu holat mitoz bo'linish bosqichlarining o'ziga xos kechishi natijasida yuzaga keladi. Agar hujayralarning bo'linishi mitotik siklning postsintetik fazasida to'xtasa DNK miqdorini ikki marta ko'p saqlovchi hujayralar hosil bo'ladi. Ba'zi holatlarda hujayra yadrolaridagi DNK ning sintezi yana davom etishi mumkin. Bu esa bir yadroli  $4n$ ,  $8n$ ,  $16n$  DNK ni saqlovchi hujayralar hosil bo'lishiga olib keladi. Agar hujayra yadrosi bo'linsayu, lekin hujayra sitoplazmasining bo'linishi – sitotomiya bo'lmasa, unda 2 yadroli hujayralar hosil bo'ladi. Bu jarayon yana qaytarilsa ko'p yadroli hujayralar hosil bo'ladi, masalan, suyak ko'migidagi megakariotsitlar. DNK miqdorini bir necha marta ko'p saqlovchi hujayralar *poliploid hujayralar* deb yuritiladi. Poliploid hujayralarni jigarda, siydik pufagida uchratish mumkin. Poliploid hujayralar aktiv funktsiya qilayotgan, differensiallangan hujayralardir.



Rasm 2.15. Mitoz va meyoz jarayonlarining solishtirma sxematik ko'rinishi

## HUJAYRA FIZIOLOGIYASI

Hujayra – ko‘p hujayrali organizmning elementar qismidir. U biologik sistema bo‘lib, tashqi muhit bilan uning o‘rtasida doimo modda va energiya almashinib turadi. Ko‘p hujayrali organizmda hujayra uchun tashqi muhit bo‘lib hujayra tashqarisidagi suyuqlik hisoblanadi.

Ko‘p hujayrali organizmda har bir hujayra o‘zining modda almashinuvi darajasi bilan farqlanib turadi. Tashqi muhitdan hujayraga hujayra ichki tuzilmalarini hosil qilishda ishtirok etadigan hamda hujayrada parchalanib energiya beruvchi moddalar va kislorod kiradi. Yuqorida aytilgan moddalar hamda suv, ionlar, vitaminlar, gormonlar (hujayra funksiyasini boshqarib turuvchi) hujayrani tashqi muhitdan ajratib turuvchi plazmatik membrana orqali aktiv va passiv transport yo‘li bilan hujayraga kiradi. Xuddi shu yo‘l bilan hujayra metabolizmi mahsulotlari hujayradan tashqariga chiqariladi. Moddalarning hujayra ichiga aktiv kirishi (moddalarning yig‘ilishi) va tashqariga chiqarilishi (sekretsiya va ekskretsiya) energiya sarf bo‘lishi bilan kechadi. Ko‘pgina hujayra membranalarida shu protsessni ta‘minlovchi ATF-aza sistemasi yaxshi rivojlangan bo‘ladi. Moddalarning hujayra ichiga kirishida hujayra organellalari, xususan, endoplazmatik to‘r va Golji kompleksi ham ishtirok etadi.

***Hujayraning ta‘sirlovchanligi.*** Yuqorida aytib o‘tilganidek, hujayra o‘zining biologik sistema bo‘lib, u tashqi muhit bilan doimo aloqada bo‘ladn. Hujayra temperatura, kimyoviy tarkibi va boshqa muhitlarning o‘zgarishiga o‘ziga xos ta‘sirlovchi bilan javob beradi. Hujayrada u yoki bu o‘zgarishlarga olib keluvchi faktor esa ta‘sirlovchi hisoblanadi. Hujayraning ta‘sirlovchi faktorlarga bo‘lgan javobi uning komponentlarining funksional va morfologik o‘zgarishlari orqali ifodalanadi.

Hujayra qo‘zg‘atuvchanligi ta‘sirlovchanlikning yuqori formasidir. Hujayra o‘zi uchun adekvat (mos) ta‘sirdan tashqari normal holatda uchramaydigan va uning uchun favqulodda bo‘lgan ta‘sirlovchi faktorlarga duch keladi. Bu turdagi qo‘zg‘atuvchilarga ionlovchi nurlar, temperatura, mexanik va

boshqa ta'sirlar kiradi. Tabiiyki, ta'sirlovchi faktorlar turli vaqt davom etgani singari, hujayraning ularga javobi ham har xildir.

Hujayra organellari shikastlovchi ta'sirlarga turlicha sezuvchanlik bilan javob beradi. Eng sezgir organellalar mitoxondriya, Golji kompleksi, silliq endoplazmatik to'ra membranalari, hujayra qobig'ining maxsus strukturalaridir. Donador endoplazmatik to'ra, yadro qobig'i shikastlovchi ta'sirlarga nisbatan chidamli bo'ladi.

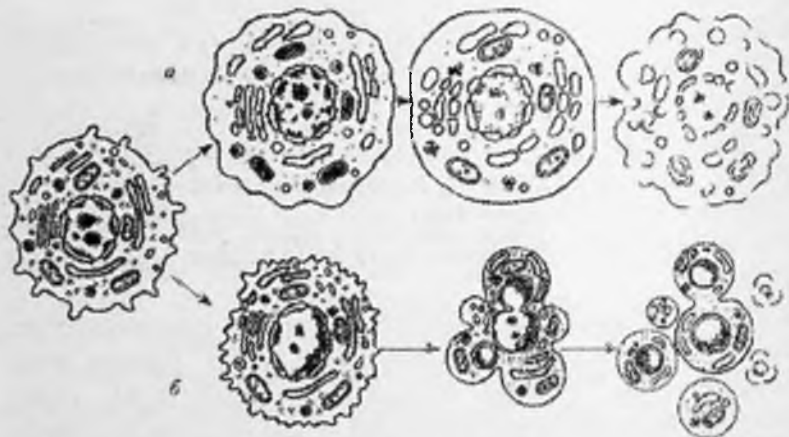
**Hujayraning o'sishi.** Har bir tirik mavjudot ma'lum o'lchamlarga ega. Bu o'lchamlarga organizm hujayralarining ko'payish va o'sishi orqali erishiladi. Odam tanasining hamma hujayralari o'sish qobiliyatiga ega. Ammo bizning a'zolarimizdagi ko'pchilik hujayralar o'zining o'rtacha o'lchamlarini saqlab qoladi. A'zo aktivligining keskin oshishi yoki patologik jarayonlar natijasida hujayra o'lchamlari odatdagidan ko'ra kattalashishi – gipertrofiya kuzatiladi.

**Hujayraning hayot sikli.** Yangi hosil bo'lgan hujayralar hayot siklini o'taydi. Hayot sikli hujayraning yangi hujayra hosil bo'lishida uning keyingi bo'linishiga qadar yoki uning o'lishigacha bo'lgan davrni o'z ichiga oladi. Hujayra o'z hayoti davrida bo'linishi, o'sishi, differensiallanishga uchrashi kuzatiladi. Differentsirovkaga uchragan hujayra ixtisoslangan hujayra bo'lib, u ma'lum vazifani bajarishga moslashgan. Ular ko'pincha bo'linish qobiliyatini yo'qotadi. Masalan, differensiallangan qon hujayralari – eritrotsitlar, nerv hujayralari va hokazo. Ba'zi hujayralar differentsirovka holatida bo'linish qobiliyatiga ega bo'ladi (jigar hujayralari).

Embrional takomillashish davrida epiteliy, biriktiruvchi to'qima, mushak va nerv hujayralari embrional varaqlardan rivojlansa, etilgan davrida differensiallangan a'zolarining turli qismlarida joylashgan kambial hujayralar uchraydi. Qon ishlab chiqaruvchi organlardagi kambial hujayralar «o'zak hujayralar» deb yuritiladi. Hozirgi kunda ko'pgina hujayralar qatorlari uchun o'zining o'zak hujayralari mavjud ekanligi aniqlangan. Bu hujayralardan sun'iy sharoitda ma'lum bir to'qimalar (masalan teri, biriktiruvchi to'qimalar) yaratish ustida samarali ishlar olib borilmoqda.

Hamma hujayralar ma'lum muddatda yashaydi. Masalan, eritrotsitlar 120 kungacha, epidermis hujayralari 4–10 kun va hokazo. Nerv va yurak mushak to'qimasi hujayralari organizmniig butun hayoti davomida yangilanmaydi, degan fikrlar ham bor.

**Hujayra o'limi.** Hujayra o'limining ikki asosiy turini ajratish mumkin: nekroz va apoptoz (rasm 2.16).



**Rasm 2.16.** Hujayra o'limi. A – nekroz. B – apoptoz.

Nekroz ko'pincha tashqi shikastlovchi omillar ta'sirida yuz beradi. Bu omillar bevosita yoki bilvosita mebrana tuzilmalarining o'tkazuvchanligiga ta'sir ko'rsatadi. Natijada hujayra tuzilmalari va ular funksiyasining ketma-ket buzilishi ro'y beradi. Lizosomal fermentlarning faollashuvi tufayli hujayra organellalari va plazmolemma lizisga uchraydi. Hujayra ichi moddalari atrofdagi to'qimalarga chiqib u erda yallig'lanish jarayonlarini chaqirishi mumkin.

Organizmda hujayralarni proliferatsiyasi bilan birga ularni dasturlashgan o'limi apoptoz jarayoni ham muhim o'rin tutadi. Apoptoz hujayralarning genetik boshqariladigan o'limi bo'lib, uning natijasida nuksonli va qari hujayralar nobud bo'ladi. Apoptozda hujayra ichi komponentlari tashqariga chiqmaydi. Apoptoz Bcl – 2 oilasiga kiruvchi sitoplazma oqsillari bilan



boshqariladi. Bu oqsillar mitoxondriyalardan o'lim faktorlarini tashqariga chiqishini ta'minlaydi. Mitoxondriyalarning membranalari butunligini buziladi va sitoxrom C ni tashqariga chiqishi kuzatiladi. Sitoxrom C ta'sirida proteolitik fermentlar – kaspazalar aktivlashadi. Bu fermentlar guruhi hujayradagi barcha oqsillarni degradatsiyaga olib keladi. Endonukleazalar aktivlashib, nukleosomalar orasidagi DNK ni fragmentlarga parchalaydi. Plazmatik membrana oqsillari denaturatsiyaga uchraydi, lipidlarni xarakatchanligi ortib ketadi. Hujayra bujmayib, uning yadrosi va sitoplazmasi fragmentlarga ajraladi. Buning natijasida apoptotik tanachalar hosil bo'ladi. Ular tezda qo'shni hujayralar yoki makrofaglar tomonidan fagotsitoz kilinadi. Apoptoz embrional taraqqiyotda a'zolarining shakllanishida, timusda limfotsitlarning etilishida, ovogenezda muhim rol o'ynaydi. Oziq moddalar etarli bo'lmasa, radiatsiya va boshqa shikastlovchi ta'sirlar ostida hujayralar vaqtidan ilgari apoptozga uchrashi mumkin.

### III BOB

## TO'QIMALARNING UMUMIY TASNIFI

**To'qima** tarixiy (filogenetik) taraqqiyot jarayonida vujudga kelib umumiy tuzilishga ega bo'lgan, ma'lum funksiyani bajarishga ixtisoslashgan hujayralar va hujayra bo'lmagan tuzilmalar majmuasidan iborat.

Tarixiy taraqqiyot natijasida 4 xil to'qima vujudga kelgan: epiteliy, ichki muhit, mushak va nerv to'qimalari. Bulardan epiteliy va biriktiruvchi to'qima eng qadimiy hisoblanadi. Rivojlanishining so'nggi bosqichlarida hayvonlar tuzilishining murakkablashishi bilan birga mushak va nerv to'qimalari takomillashgan.

To'qimalar bir-birlaridan alohida emas, balki o'zaro turli nisbatlarda birlashib, tananing turli organ va tizimlarini hosil qiladi.

To'qimalarning hosil bo'lish jarayoni gistogenez deb yuritiladi. Bu jarayon davomida har bir to'qima tuzilmalari turli tomonga takomillashadi hamda bir to'qimaga xos bo'lgan maxsus tuzilmalarni va xususiyatlarni o'zida mujassamlashtiradi. To'qimalarning takomillashuvi davrida to'qima kurtaklari to'qimaga aylanadi. To'qimalar determinatsiyasi (lotincha – belgilash) asosan avlodan-avlodga o'tuvchi irsiy belgilar bilan bog'liqdir. Irsiy omillar organizm takomilining umumiy yo'nalishini belgilaydi. Davom etayotgan differensiallanish va o'sish davrida hujayralararo ta'sirlar natijasida organizmning integratsiyasi (lotincha – butun) vujudga keladi. Integratsiya iborasi organizm alohida qismlarining bir butunga birlashishini ko'zda tutadi.

Ko'pchilik organlar tarkibiga asosan ikkita komponent kiradi: ushbu organga tegishli asosiy vazifani bajaruvchi hujayralardan tashkil topgan **parenxima** va tayanch vazifanibajaruvchi **stroma**. Stroma bosh va orqa miyadan tashqari boshqa barcha a'zolarda biriktiruvchi to'qimadan iborat.

#### **To'qimalarning fiziologik va reparativ regeneratsiyasi**

To'qima va organlarda hujayralar hamda hujayra shakliga ega bo'lmagan tuzilmalar butun hayot davomida qaytadan tiklanib

turadi. Bu jarayon *fiziologik regeneratsiya* deb atalib, turli to'qimalarda turlicha kechadi. Masalan, teri va ichak epiteliysi, qon shaklli elementlari, biriktiruvchi to'qima hujayralari, sililq mushak to'qimasida fiziologik regeneratsiya ancha tez boradi. So'nggi yillar ma'lumotiga ko'ra nerv to'qimasida fiziologik regeneratsiya jarayoni boshqa to'qimalarga nisbatan sustroq kechadi. To'qimalarning shikastlangandan so'ng qaytadan tiklanishi *reparativ regeneratsiya* deyiladi. Reparativ regeneratsiya hamma to'qimalarga xos jarayondir. Reparativ regeneratsiya bir necha yo'l bilan boradi.

1. *Regeneratsion gipertrofiya*. Bu regeneratsiyada a'zoning massasi hujayralarning bo'linishi yoqi ularning gipertrofiyasi (kattalanishi) natijasida qayta tiklanadi. Bu tipdagi regeneratsiya yuqori tabaqali hayvonlarning jigar, buyrak va ayrim boshqa a'zolariga xosdir.

2. *Hujayra proliferatsiyasi*. Bu regeneratsiyada organning shikastlangan joyi hujayralar bo'linishi hisobiga qayta tiklanadi. Masalan, me'da-ichak yo'li epiteliysi bunga misol bo'ladi.

3. *Hujayra ichi regeneratsiyasi*. Bu regeneratsiyada hujayra organellalarining hajmi va soni ortish hisobiga hujayra hajmi ham ortadi va natijada organ yoki to'qimaning ham hajmi qayta tiklanadi. Masalan, yurakning mushak qavati, neyronlarda.

Epiteliy, biriktiruvchi va silliq mushak to'qimalari juda tez qayta tiklanadi. Ko'ndalang-targ'il mushak tolalari esa ma'lum sharoitdagina qayta tiklanishi mumkin. Nerv to'qimasida qayta tiklanish juda ham sust boradi.

**To'qimalarning o'zgaruvchanligi (metaplaziya)**. Har bir to'qima o'ziga xos tuzilishga va xususiyatlarga ega va shu bilan boshqa to'qimalardan farq qiladi. Moddalar almashinishining o'zgarishi to'qimalarning maxsus funksiyalarining va morfo-funksional xususiyatlarining o'zgarishiga yoki patologik o'zgaruvchanlikka olib keladi. Bu jarayonida to'qima o'zining maxsus xususiyatlarini yo'qotadi va shu to'qimaga xos bo'lmagan tuzilmalar hosil bo'ladi. To'qimalardagi bunday o'zgarishlar *metaplaziya* deyiladi. Metaplaziya turli patologik holatlarda va eksperimentlar ta'sirida paydo bo'lishi mumkin.



## EPITELIY TO'QIMASI

**Epitely to'qimasi** tana yuzasini va bo'shliqli a'zolarning ichki yuzasini qoplovchi to'qimadir. Epitely to'qimasi quyidagi vazifalarni bajaradi: qoplovchi; so'rish; sekretor; sensor; ekskretor.

### **Epitely to'qimasining umumiy morfofunksional tavsifi:**

epitely to'qimasi bir-biri bilan zich birikib, plast hosil qiluvchi hujayralardan iborat. Ular orasida hujayralararo modda deyarli bo'lmaydi;

epitely to'qimasida hujayralar bazal membranada joylashadi. Bazal membrana yupqa, hujayrasiz, maxsus oqsillar va glikozaminoglikanlarga shimilgan kollagen va retikulon tolalardan tuzilgan. Bazal membrana epitely va biriktiruvchi to'qimalar orasida to'siq, moddalarni tanlab o'tkazish vazifasini bajaradi;

epitely to'qimasida qon tomirlari bo'lmaydi, hujayralarning oziqlanishi bazal membrana ostida joylashgan biriktiruvchi to'qimadagi qon tomirlar orqali diffuz yo'l bilan analga oshadi.

epitely hujayralari qutbli tuzilishga ega. Ularning bo'shliqqa qaragan *apikal* va bazal membranaga qaragan *bazal* qutblari mavjud.

epitely to'qimasi kuchli regeneratsiya qobiliyatiga ega.

### **Epitely hujayralarining o'zaro birikish turlari:**

1) Hujayralarning apikal qismiga yaqin joyda *zich birikish* kuzatiladi. Zich birikish hujayralarni belbog' sifatida o'raydi. Paratsellyulyar ya'ni ikki hujayra o'rtasidan moddalarni o'tishiga to'sqinlik qiladi.

2) *Elimlovchi (adgeziv) belbog'* turli hujayralarning birikishida transmembrana oqsillari ishtirokida hujayralarni har tomonlama o'raydi va hujayralarning adgeziyasini ta'minlaydi.

3) *Desmosomalar* orqali ikki hujayra orasida zich birikishlar hosil bo'ladi. Yarim desmosomalar hujayralarni integrin oqsillar yordamida ostidagi bazal plastinkaga biriktiradi.

4) *Tirqishli birikishda (neksus)* ikki qo'shni hujayralar orasida konnekson oqsillar yordamida tirqishlar hosil bo'ladi. Bu tirqishlar orqali ionlar va molekulalar bir hujayradan ikkinchisiga o'tishi ta'minlanadi.

## **Epiteliy hujayralarining apikal yuzasidagi maxsus tuzilmalar:**

*mikrovorsinkalar* apikal plazmatik membrananing o'siqchalari bo'lib, asosida aktin filamentlarini tutadi. Mikrovorsinkalar epiteliy hujayralarining so'rilish yuzasini oshiradi.

*stereotsiliyalar* mikrovorsinkalarning bir turi bo'lib, mikrovorsinkalardan birmuncha uzunroqdir.

*kiprikchalar* mikronaychalar sistemasidan tuzilgan bo'lib, dinein oqsillari hisobiga mikronaychalar bir-birlari ichiga kirib, sirpanib xarakat qiladi.

### **Epiteliy to'qimasining morfofunktsionapl klassifikatsiyasi:**

1) *Bir qavatli epiteliy*. Epiteliyning mazkur turida barcha epiteliy hujayralarining asosi bazal membranaga tegib turadi. Bir qavatli epiteliy bir va ko'p qatorli bo'ladi. Bir qavatli bir qatorli epiteliyda barcha hujayralar bir xil shakl va bir xil balandlikka ega bo'lib, ularning barchasi bazal membranada yotadi. Mazkur epiteliy hujayralarining shakliga qarab, bir qavatli yassi, kubsimon va silindrsimon bo'ladi. Bir qavatli ko'p qatorli epiteliyda hujayrlarning shakli va balandligi har xil bo'lib, ularning yadrolari turli tekislikda joylashadi.

2) *Ko'p qavatli epiteliy*. Epiteliy ikki va undan ortiq qavat hujayralardan iborat bo'lib, faqatgina pastki qavat hujayralari bazal membranaga tegib turadi. Ko'p qavatli epiteliy ko'p qavatli yassi muguzlanadigan va muguzlanmaydigan, shuningdek o'zgaruvchan bo'ladi.

### **Epiteliy to'qimasining ontofilogenetik klassifikatsiyasi:**

1) *Teri epiteliysi* – ektodermadan hosil bo'ladi, ko'p qavatli yassi muguzlanmaydigan va muguzlanadigan epiteliy turlari kiradi. Himoya vazifasini bajaradi.

2) *Ichak epiteliysi* – entodermadan hosil bo'ladi, bir qavatli silindrsimon jiyakli bo'ladi. Ichak nayi va nafas yo'llari epiteliysi kiradi. So'rish, gaz almashinish vazifalarini bajaradi.

3) *Buyrak epiteliysi* – mezodermaning hosilasi, bir qavatli kubsimon yoki silindrsimon bo'ladi. Ekskretor vazifani bajaradi.

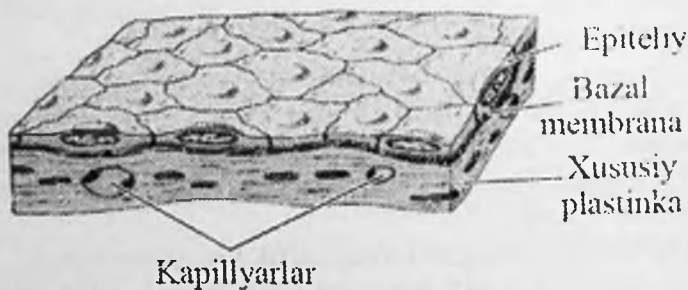
4) *Selomik epiteliy* – mezodermadan hosil bo'ladi, mezoteliy va jinsiy bezlar epiteliysi hosil bo'ladi.

5) *Ependimoglyal epiteliy* – neyral kelib chiqishga ega. Miya qorinchalari va orqa miya kanalini qoplaydi.

6) *Angiodermal epiteliy*- mezenximadan hosil bo'ladi. Qon va limfa tomirlari epiteliysi kiradi.

### **Epiteliy to'qimasining turlari** **Bir qavatli epiteliy**

*Bir qavatli yassi epiteliy – mezoteliy* (rasm 3.1). Mezoteliy tananing ikkilamchi bo'shlig'i yoki selom bo'shlig'ini hosil qiluvchi mezodermaning hosilasidir. Mezoteliy seroz pardalar – plevra va qorin pardasining parietal va visseral varaqlarini, yurak oldi xaltachasi devorlarini qoplab turadi. Mezoteliy hujayralari ikki yoki uchta yassilashgan yadrolarga ega bo'lib, elektron mikroskop ostida qaraganda qorin bo'shlig'iga qaragan erkin yuzasida mikrovorsinkalar tutadi. Hujayralar bir-biri bilan desmosomalar yordamida bog'lanadi.



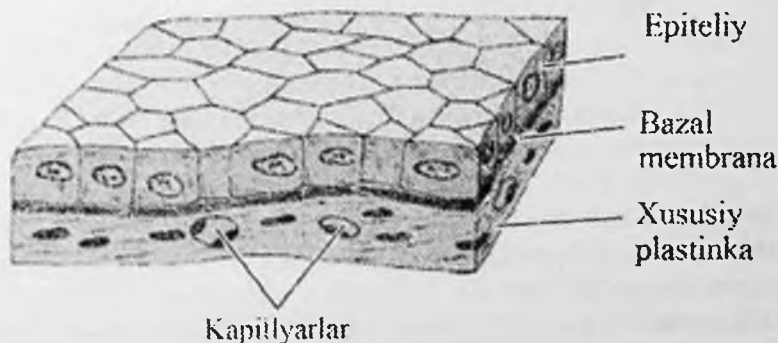
**Rasm.3.1.** *Bir qavatli yassi epiteliy (sxema).*

Mezoteliy yuzasi silliq bo'lganligi sababli ichak peristaltikasida, yurakning qisqarishi, o'pkaning nafas ekskursiyasida, organlarning sirpanma harakatlarida muhim rol o'ynaydi, hamda organlarning o'zaro yopishib qolmasligini ta'minlaydi. Bundan tashqari, mezoteliy hujayralari fagotsitoz qilish xususiyatiga ham ega. Masalan, ular yot zarrachalarni, mikroblarni, melanin kiritmalarini qamrab oladi. Shuning uchun ham epiteliy to'qimasi

biriktiruvchi to'qima va tana bo'shliqlari o'rtasidagi «seroz-gemolimfatik to'siq»ni hosil qilishda ishtirok etadi.

Mezoteliy yuqori fiziologik regeneratsiya qobiliyatiga ega. Mezoteliy hujayralarining o'ziga xos xususiyati ulardagi dekompleksatsiya jarayonidir. Bu jarayon davomida hujayralarda desmosomalar emiriladi, hujayralar qisqarib yumaloqlashadi va bazal membrana bilan aloqasi uziladi. Ajralib tushgan hujayralar o'rnini qo'shni hujayralar surilib to'ldiradi. Ularning atrofidagi esa boshqa hujayralarning bo'lishini ko'rish mumkin. Hujayralarning shikastlangan joyga sekin-asta surilishi natijasida ajralib tushgan hujayralar o'rnini to'lib boradi. Patologik holatlarda esa ajralib tushgan hujayralar o'rnida teshikchalar hosil bo'ladi va ular stomatalardeb ataladi.

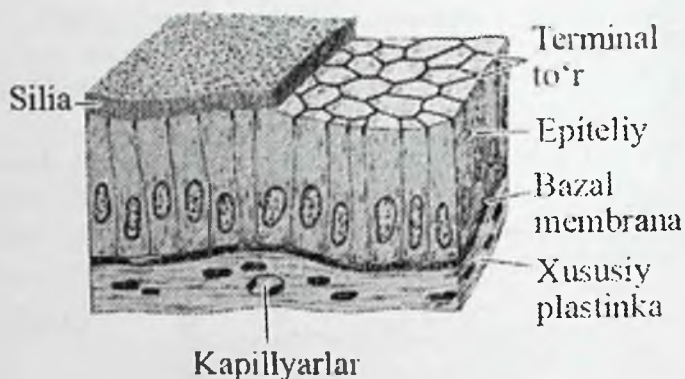
**Bir qavatli kubsimon epiteliy** (rasm 3.2). Buyrak kanalchalarida, bezlarning chiqaruv naylarida, kichik bronxlarda uchraydi. Kubsimon hujayralarning yadrosi yumaloq shaklda bo'lib, hujayraning markaziy qismida joylashadi.



**Rasm.3.2. Bir qavatli kubsimon epiteliy (sxema).**

**Bir qavatli silindrsimon yoki prizmatik epiteliy** (rasm 3.3) asosan me'da, ichak, o't qopining ichki yuzasi, jigar va me'da osti bezining chiqaruv naylarini, buyrak kanalchalarini, bachadon va bachadon nayini qoplaydi. Me'daning yuza qavatida joylashgan hujayralar shilliq sekret ishlaydigan hujayralar qatoriga kiradi. Ichak epiteliysida ayrim hujayralar shilliq sekret ishlaydi. Ular

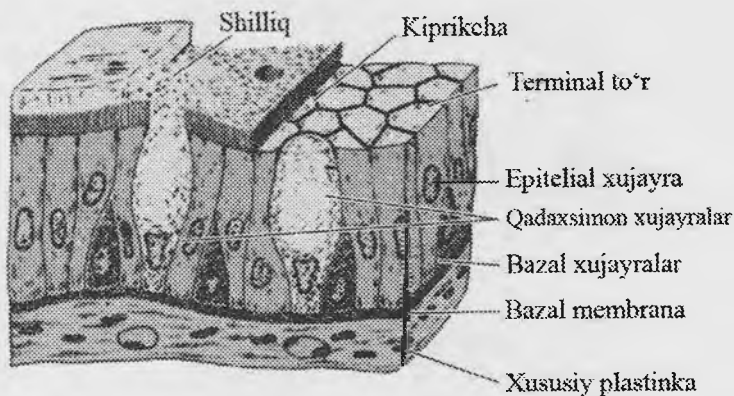
sekret bilan to'lgan vaqtda apikal qismi kengayadi. bazal qismi esa ingichka bo'lib qoladi va natijada qadah shaklini oladi. Bunday hujayralar qadahsimon hujayralar deb ataladi. Ichak epiteliy-sida so'rish jarayonida ishtirok etadigan jiyakli hujayralar mavjud. Yorug'likmikroskopi orqali kuzatilganda prizmatik hujayralarning apikal yuzasida mikrovarsinkalarni och pushti rangdagi jiyak ko'rinishida ko'rish mumkin.



**Rasm. 3.3** Bir qavatli silindrsimon yoki prizmatik epiteliy (sxema).

Shuning uchun ham bunday epiteliy bir qavatli silindrsimon jiyakli epiteliy deb ataladi. Mikrovarsinkalar hisobiga epiteliy hujayrasining so'ruvchi yuzasi bir necha marta oshadi.

**Bir qavatli ko'p qatorli hiprikli xilpillovchi epiteliy** (rasm 3.4). Ushbu epiteliy nafas yo'llarida va jinsiy sistemaning ayrim qismlarida uchraydi. Epiteliy tarkibidagi har bir hujayra bazal membranada yotadi, ularning shakli va balandligi turlicha bo'lganligi sababli yadrolari har xil tekislikda yotadi.



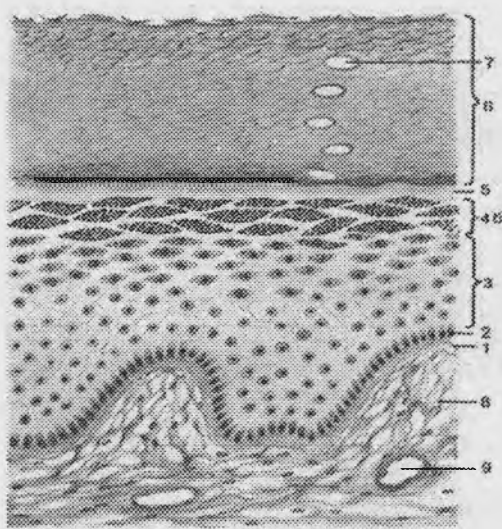
*Rasm. 3.4. Bir qavatli ko'p qatorli kiprikli xilpillovchi epiteliy (sxema).*

### **Ko'p qavatli epiteliy**

Ko'p qavatli epiteliy asosan himoya funksiyasini bajaradi, shuning uchun ham u tananing ko'proq tashqi ta'sirotlarga uchraydigan joylarini qoplaydi. U terining yuzasini, og'iz bo'shlig'ini, qizilo'ngach, ko'zning muguz pardasini, buyrakkosachasi, siydik pufagi, siydik chiqaruv yo'li va qinni qoplaydi. Ko'p qavatli yassi epiteliy bir necha qavat bo'lib joylashgan hujayralardan tuzilgan, uning faqat bazal qavatidagi hujayralari bazal membranada yotadi. Ko'p qavatli epiteliy 3 turga bo'linadi: 1) ko'p qavatli yassi muguzlanadigan epiteliy; 2) ko'p qavatli yassi muguzlanmaydigan epiteliy; 3) o'zgaruvchan epiteliy.

**Ko'p qavatli yassi muguzlanuvchi epiteliy** (rasm 3.5). Bu epiteliy terining epidermis qavatini tashkil qiladi. U bir necha qavat joylashgan hujayralardan tuzilgan. Morfofunktsional xususiyatlariga qarab 5 ta qavat tafovut qilinadi: bazal, tikanak-simon, donador, yaltiroq va muguz qavatlar.





**Rasm 3.5.** Ko'p qavatli yassi muguzlanuvchi epiteliy.

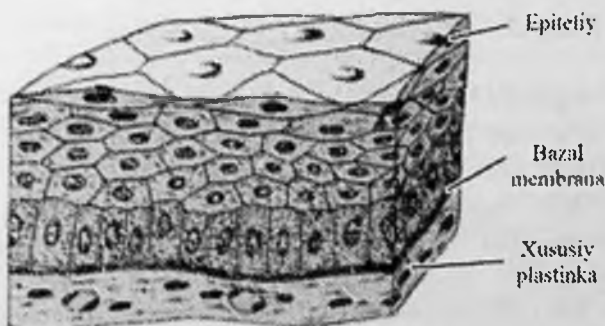
1. Bazal membrana; 2. Bazal qavat;
3. Tikanaksimon qavat; 4. Donador qavat;
5. Yaltiroq qavat; 6. Muguz qavat;
7. Havo pufakchalari; 8. Biriktiruvchi to'qima;
9. Qon tomir.

Bazal membrana ustida silindrsimon shakldagi *bazal qavat* hujayralari yotadi. Uning ustida bir necha qavat bo'lib ko'p qirrali hujayralar joylashadi. Bu qavat *tikanaksimon* hujayralar qavati deb ataladi. Tikanaksimon hujayralar orasida hujayralararo ko'p-rikchalar mavjud bo'lib, ular elektron mikroskop orqali tekshirilganda sitoplazmatik o'simtalardan tashkil topganligi aniqlangan. Bu o'simtalar bir-biriga zich tegib turadi va desmosomalar orqali birikadi. Bazal va tikanaksimon hujayralarning sitoplazmasida maxsus organellalar – tonofibrillalar bo'ladi. *Donador qavat* sitoplazmasi keratogialin donachalarini tutuvchi yassi hujayralardan tashkil topgan. *Yaltiroq qavat* asosan kaft va tovon terisida uchraydi. Bu qavat yadro tutmagan, sitoplazmasi oqsil modda – eleidin bilan to'lgan 3–4 qavat yassi hujayralardan



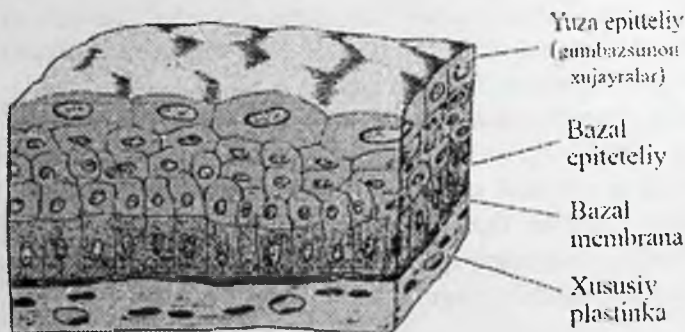
iborat. Eleidin yaxshi bo'yalmaydi, lekin kuchli nur sindirish xususiyatiga ega. Shuning uchun hujayralar chegarasi aniq bilinmaydi va bu qavat preparatda rangsiz yaltiroq tasma holda ko'rinadi. *Muguz qavat* yassi muguz tangachalardan iborat. Ularning tarkibida havo pufakchalari va muguz modda-keratin bo'ladi. Hujayralarning muguz tangachalariga aylanishi ularning nobud bo'lishi bilan boradi. Yadro va sitoplazma organellalari parchalanadi, yaltiroq qavat bor joyda eleidindan, boshqa qismlarda esa tonofibrilla materialidan keratin hosil bo'ladi. Yassi muguz tangachalar doimo tushib, uning o'rniga pastki qavatdagi hujayralar siljib keladi. Buning hisobiga epiteliy doimo tiklanib turadi. Bazal va tikanaksimon hujayralar bo'linib ko'payadi, keyinchalik ularda muguzlanish jarayoni kechadi va tushib ketadi, ularning o'rnini boshqa hujayralar to'ldiradi. Bu jarayon teri epiteliysining fiziologik regeneratsiyasi deyiladi.

*Ko'p qavatli yassi muguzlanmaydigan epiteliy* (rasm 3.6). Ushbu epiteliy og'iz bo'shlig'ining ichki yuzasini, qizilo'ngachning shilliq qavatini va ko'zning muguz pardasini qoplaydi. Unda quyidagi qavatlar farqlanadi: bazal, tikanaksimon va yopqich. Epiteliyning eng yuza qavatida yassilashgan hujayralar o'zining hayot siklini tugatib, muguzlanmay tushib ketadi.



*Rasm 3.6. Ko'p qavatli yassi muguzlanmaydigan epiteliy (sxema).*

**O'zgaruvchan epiteliy** (rasm 3.7) siydik yo'lari, buyrak kosachasi va jomchasi, siydik pufagining ichki yuzasini qoplab turadi. Ushbu a'zolarning siydik bilan to'lgan yoki to'lma-ganligiga qarab epiteliy hujayralario'z shaklini o'zgartiradi. O'zgaruvchan epiteliyda 3 qavatni farq qilish mumkin: bazal, oraliq va yopqich qavatlar. *Bazal qavat* mitozyo'li bilan ko'payadigan mayda hujayralardan iborat. Ular kambial, differensial-lashmagan, sitoplazmasi bazofil bo'yaladigan hujayralardir. Hujayralar shakli turlicha bo'lib, chegarasi aniq ko'rinmaydi. *Oraliq qavat* hujayralari bir yoki bir necha qavat hujayralardan iborat bo'lib, noto'g'ri yoki noksimon shaklga ega. *Yopqich qavat* noksimon shakldagi ko'p yadroli yirik hujayralardan tashkil topgan.



**Rasm 3.7. O'zgaruvchan epiteliy (sxema).**

### **Epiteliy to'qimasining regeneratsiyasi**

Epiteliy to'qimasi qoplovchi to'qima bo'lganligi sababli turli tashqi ta'sirlarga uchraydi. Shu sababli epiteliy hujayralari juda tez halok bo'ladi. Sog'lom odamda og'iz bo'shlig'i epiteliysida 5 minut davomida 500 ming, ichakda esa bir sutkada 3 milliard epiteliy hujayralari tushib ketadi. Ular mitoz yo'li bilan bo'linuvchi, kam differensiallangan, kambial hujayralar hisobiga tiklanadi.

Bir qavatli epiteliyda ayrim hujayralar bo'linish qobiliyatiga ega, ko'p qavatli epiteliyda esa bazal qavat hujayralari va qisman tikanaksimon hujayralar bo'linadi. Bunday yuqori bo'linish

qobiliyati epiteliy shikastlanganda hamda patologik holatlarda qayta tiklanishning asosi bo'lib xizmat qiladi.

Epiteliyning reparativ regeneratsiyasi shikastlangan joy atrofidagi hujayralarning jadal bo'linishi hisobiga amalga oshadi. Bo'linayotgan epiteliy hujayralari sekin-asta shikastlangan joyni to'ldira boradi va differensiallashadi, ya'ni o'ziga xos struktura va xususiyatga ega bo'la boshlaydi. Bunday regeneratsiya paytida chandiqlik hosil bo'lmaydi. Agar shikastlangan joyda avval granulyatsion to'qima (yosh biriktiruvchi to'qima) hosil bo'lsa, so'ng epiteliy hujayralari bilan qoplansa, bunday hollarda shikastlangan joy o'rnida chandiqlik hosil bo'ladi.

## BEZLI EPITELIY

Epiteliy to'qimasining yana bir asosiy vazifasi sekret ishlab chiqarishdir. Sekret ishlaydigan hujayralar yig'ilib, bezlarni hosil qiladi. Bezlar asosan epiteliydan hosil bo'ladi. Biroq epifiz, gipofizning orqa bo'lagi va buyrak usti bezining mag'iz qismigina nerv to'qimasidan rivojlanadi.

Sekretor hujayralar sintezlashi, sintezlagan mahsulotini saqlashi va ularni ajratishi mumkin. Oqsil tabiatli sekret (masalan, me'da osti bezi), lipid tabiatli sekret (masalan, buyrak usti bezi, yog' bezlari), glyukoza va oqsil aralash tabiatli sekret (masalan, so'lak bezlari). Sut bezining epiteliy hujayralari uch turdagi moddalarni sintezlaydi. Ba'zi bir bezlar (masalan, ter bezlari) sintetik aktivligi past bo'lib, asosan qondan o'tgan tuz va elektrolitlarni (ionlar) ajratadi. Ko'pgina a'zolarida bir hujayrali bezlar uchraydi, masalan ingichka ichak va nafas yo'llari epiteliysidagi qadahsimon hujayralar. Yuqoridagi hujayralar a'zo faoliyati uchun kerak bo'ladigan moddalar sintezlaydi. Bezlar embrional davrda qoplovchi epiteliyning proliferatsiyasi va ostidagi biriktiruvchi to'qimaga botishi, keyinchalik ixtisoslashishi natijasida rivojlanadi.

**Endokrin bezlar** rivojlanish davrida epiteliy yuzasi bilan aloqasini uzadi. Shuning uchun endokrin bezlarni chiqaruv naylari yo'q. Shu sababli ularni bo'shliq bilan aloqasi bo'lmaydi.

Endokrin bezlar atrofida ko'plab kapillyarlar bo'lib, gormonlar kapillyarlar orqali qonga tushadi va nishon-a'zolariga etib oladi.

**Ekzokrin bezlar** o'zi hosil bo'lgan yuza bilan aloqasini uzmaydi. Ushbu bog'lovchi qism epiteliy yuzasiga sekretini ajratuvchi chiqaruvchi nayga aylanadi. Ekzokrin bezlarning epiteliysi uzluksiz sistemani eslatib, ko'plab mayda sekretor oxirlar va kanallardan tuzilgan. Kanallar bezlardagi sekretni jamlash vazifasini bajaradi.

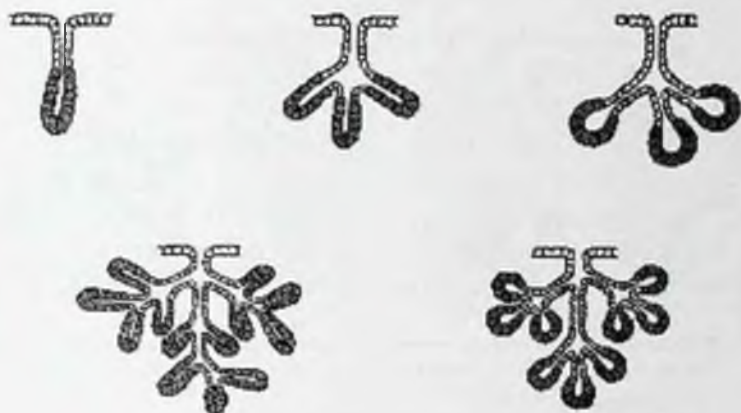
Ekzokrin va endokrin bezlarning stromasini biriktiruvchi to'qima tashkil etadi. Biriktiruvchi to'qima bezni tashqi tomondan o'rab, uni kapsulasini hosil qiladi. Kapsuladan bezni bo'laklarga bo'luvchi to'siqlar hosil bo'ladi. Xar bir bez bo'lakchasi sekretor yoki oxirgi bo'lim va chiqaruv naylaridan iborat. Sekretor yoki oxirgi bo'lim hujayralari ko'pincha bazal membranada bir qavat bo'lib joylashadi. Faqatgina yog' bezlarining oxirgi bo'limlarida bir necha qavat bo'lib joylashgan hujayralarni ko'rish mumkin. Ba'zi bir bezlarning oxirgi bo'limida sekretor hujayralardan tashqari qisqarish funksiyasini bajaruvchi mioepitelial hujayralar ham joylashadi. Oxirgi bo'limda ishlangan mahsulot (sekret) chiqaruv yo'lari orqali tashqi muhitga yoki u bilan bog'liq bo'lgan bo'shliqqa chiqariladi. Chiqaruv yo'llar hujayralari sekret mahsulotini suv va turli mineral tuzlar, oqsil moddalar bilan boyitishi yoki ular orqali o'tayotgan sekret mahsuloti tarkibidan suv va ba'zi moddalarni qayta so'rib olishlari mumkin.

Sekretor bo'lim va chiqaruv naylarining tarmoqlanishiga qarab ekzokrin bezlar quyidagicha klassifikatsiyalanadi :

1) Oddiy (chiqaruv nayi tarmoqlanmagan), murakkab (*chiqaruv* nayi ikkita va undan ortiq sekretor bo'lim bilan bog'langan).

2) Sekretor yoki oxirgi bo'lim naysimon (uzun, kalta va egilgan), alveolyar va alveolyar-naysimon bo'lishi mumkin.

3) Aralash bezlarda bir vaqtning o'zida ham alveolyar, ham naysimon, ham alveolyar-naysimon sekretor oxirlar bo'lishi mumkin.



*Rasm 3.8. Ekzokrin bezlarning tuzilishiga ko'ra turlari:*

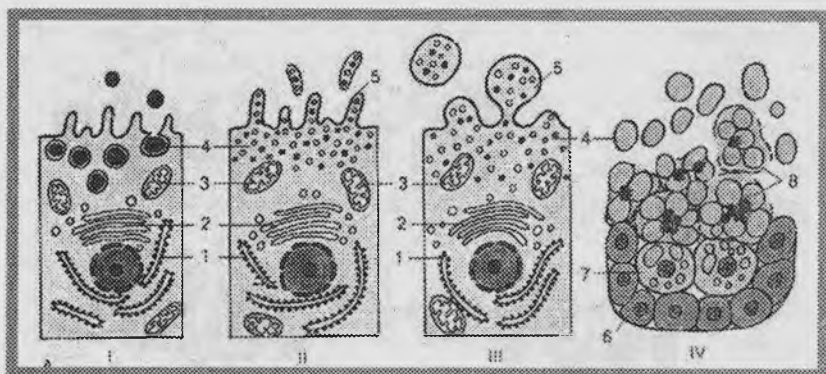
- 1-oddiy tarmoqlanmagan naysimon
- 2-oddiy tarmoqlangan naysimon
- 3-oddiy tarmoqlangan alveolyar
- 4-murakkab tarmoqlangan naysimon
- 5-murakkab tarmoqlangan alveolyar

Ko'p hujayrali bezlarning epiteliy hujayralarida to'plangan sekret mahsulotlari uchta yo'l bilan tashqariga chiqariladi (rasm 3.9):

1. *Merokrin* tipdagi sekretiya: Bu sekretiya turi keng tarqalgan bo'lib, membrana bilan bog'langan oqsillarni, gliko-proteintlarni ekzotsitoz yordamida tashqariga chiqarilishidir. Merokrin bezlarga ter va so'lak bezlari misol bo'ladi.

2. *Apokrin* tipdagi sekretiya: Hujayraning apikal qismida etilgan sekret donalar to'planadi va oz miqdorda sitoplazma va apikal plazmatik membrana bilan qo'shilib tashqariga chiqariladi. Shu mexanizm orqali sut bezlarida yog' tomchilari sutga sekretiyanadi.

3. *Golokrin* tipdagi sekretiya: Hujayrada to'plangan sekret etilishi bilan hujayra ham parchalanib, sekret tarkibiga qo'shilib ketadi. Buni yog' bezlari misolida ko'rish mumkin. Nobud bo'lgan hujayralar o'rmini bezning periferik qismida joylashgan kam differensiallashgan hujayralar to'ldirib turadi (rasm 3.9.).



**Rasm 3.9.** Ekzokrin bezlarning sekretiya turlari (sxema).

- I – merokrin,
- II – mikroapokrin,
- III – makroapokrin,
- IV – golokrin

Ekzokrin bezlarda ishlanayotgan sekret shilliq, oqsil, aralash yoki lipid tabiatli bo‘lishi mumkin. Bez hujayralarining sekret ishlash jarayoni *sekretor sikl* deb yuritiladi. Uni quyidagi 5 fazaga bo‘lish mumkin: 1) hujayraga sekret ishlash uchun kerak bo‘lgan moddalarning kirishi; 2) hujayra ichidagi strukturalar ishtirokida sekretning sintezlanishi; 3) sekretor moddaning etilishi; 4) etilgan sekretor moddaning to‘planishi; 5) sekretor moddaning ajralib chiqishi.

Birinchi fazada qon va limfadan hujayraning bazal plazmatik qobig‘i orqali sekret ishlash uchun kerakli bo‘lgan turli moddalar uning sitoplazmasiga kiradi. So‘ng ulardan hujayralarning endoplazmatik to‘rida organik birikmalar hosil bo‘lib, ular Golji kompleksida etiladi va shakllanadi. Golji kompleksidan ajralgan sekret donachalari hujayraning apikal qismida to‘planadi va bez oxirgi bo‘limlari bo‘shlig‘iga ajraladi.



#### IV BOB

### BIRIKTIRUVCHI TO‘QIMALAR. QON, LIMFA VA GEMOPOEZ

Mezenximadan hosil bo‘lib, tayanch-trofik vazifani bajaruvchi, lekin tuzilishi bilan farqlanuvchi to‘qimalar (tayanch-trofik, ichki muhit to‘qimalari) *biriktiruvchi to‘qimalar* guruhini tashkil etadi. Bu guruh barcha to‘qimalar ichida o‘zining xilma-xilligi bilan ajralib turadi va tarkibiga qon, limfa, siyrak va zich biriktiruvchi to‘qima, retikulyar, yog‘, pigment va shilliq to‘qima, tog‘ay va suyak to‘qimalari kiradi.

Biriktiruvchi to‘qima hujayralarining kelib chiqishi ustida taniqli rus gistologi A.A.Maksimov bir qator noyob tajribalar o‘tqazdi va u birinchilardan bo‘lib, qon va biriktiruvchi to‘qimalar genetik va funksional nuqtai nazardan bir ekanligini isbotladi.

Ko‘p eksperimental izlanishlar shuni ko‘rsatdiki, biriktiruvchi to‘qima hujayralari qon hujayralari kabi o‘ziga xos o‘zak hujayradan rivojlanar ekan. O‘tgan asr boshlarida A.A. Maksimov ilgari surgan, ya‘ni barcha qon hujayralari va biriktiruvchi to‘qima hujayralari limfotsitlarga o‘xshash hujayralardan rivojlanadi, degan nazariya hozirgi kunda to‘la tasdiqlandi. Takomil davrida yuqorida keltirilgan to‘qimalarning hammasi homilaning boshlang‘ich rivojlanish bosqichida hosil bo‘ladigan mezenximadan taraqqiy etadi. Mezenxima birlamchi kam differensiallashgan biriktiruvchi to‘qimadir. U mezodermadan ko‘chib, homila varaqlari orasida va o‘q organlar atrofida joylashib, hujayralar hosil qiladi. Mezenximaning hosil bo‘lishida qisman ektodermadan ko‘chgan hujayralar ham ishtirok etadi. Mezenxima to‘qimasini hosil qiluvchi mezenxima hujayralari yulduzsimon shaklga ega bo‘lib, o‘siqlar bilan birlashadi va to‘rsimon tuzilmani hosil qiladi. Bu hujayralar amorf va fibrillyar hujayralararo modda ishlab chiqaradi.

Hamma ichki muhit to‘qimalari uchun xos umumiy xususiyat – bu ularda *hujayralar va hujayralararo moddalarning* mavjudligidir. Ichki muhit to‘qimasining qon va limfa to‘qimasidagi



hujayralararo modda suyuq bo'lsa, tog'ay va ayniqsa suyak to'qimalarida uning zichlashganligini kuzatish mumkin.

Bajaradigan vazifasi bo'yicha ham ichki muhit to'qimasining tarkibiy qismi bir-biridan farqlanadi. Qon, limfa, siyrak biriktiruvchi to'qima butun organizmni oziqa moddalar bilan ta'minlagani uchun ularni *trofik to'qimalar* deb ataladi. Shu to'qimalar organizmga tushgan mikroblar va yot oqsillar bilan kurashda asosiy o'rin tutadi. Qon va biriktiruvchi to'qima ma'lum hujayralari fagotsitoz qilish va antitelolar hosil qilish qobiliyatiga ega. Ichki muhit to'qimasining boshqa turlari esa ko'proq mexanik vazifani bajaradi. Ular suyak, tog'ay va zich biriktiruvchi to'qimalardir. Ichki muhit to'qimasi hujayralari epiteliy to'qimasidan farqli ravishda nopolyar hujayralardir.

## QON

Qon, limfa va to'qima suyuqligi bilan birlikda organizmning ichki muhitini tashkil qiluvchi to'qimadir. Qon harakatchan muhit bo'lib, o'z tarkibini doimo o'zgartirib turadi. Qon tarkibining o'zgarishi tartibsiz bo'lmay, balki organizmning ma'lum funksional holatiga mos ravishda yuz beradi.

Qon tarkibining organizm funksional holati bilan o'zaro bog'liqligi tibbiyot amaliyotida katta ahamiyatga ega, chunki ko'p hollarda qondagi o'zgarishlar ikkilamchi bo'lib, turli organlar fiziologik vazifasining buzilishi tufayli kelib chiqadi.

I. A. Kassirskiy iborasi bilan aytganda, «qon – organizmning *oynasi* bo'lib, unda a'zo va to'qimalarda bo'ladigan har xil o'zgarishlar o'z aksini topadi».

Qon suyuq hujayralararo modda – *plazmadan* va unda muallaq joylashgan *shaklli elementlardan* iborat. Ularning o'zaro nisbati sog'lom odamda 55:45 ni tashkil etib, *gematokrit ko'rsatkichi* deb ataladi. Gematokrit ko'rsatkichning u yoki bu tomonga o'zgarishi qonning suyulishi yoki quyulishini ko'rsatib, muhim diagnostik belgi hisoblanadi.

Qon miqdori voyaga etgan organizmda tana og'irligining taxminan 7 protsentini tashkil etib, o'rta hisobda 5–5,5 litrga teng.

Qonning vazifalari: 1) *transport* va *trofik* vazifasi – o‘pkadan kislorodni to‘qima va organlarga etkazib, ulardan karbonat anhidridni olib ketadi; ichak va me‘dada so‘rilgan va organizm uchun muhim bo‘lgan har xil oziq moddalarni to‘qimalarga etkazib beradi; 2) *himoya vazifasi* – asosan oq qon tanachalari tomonidan bajariladi va organizmga tushgan mikroblar, zaharli, begona zarrachalarni fagotsitoz qilish (yutish va emirish) dan iborat bo‘ladi. Qon tarkibida maxsus oqsil moddalar – antitelolar bor bo‘lib, ular o‘z navbatida organizmga tushgan begona oqsillar, mikroblarga (antigenlarga) javoban ishlab chiqariladi. Antitelolarning asosiy roli ko‘rsatib o‘tilgan antigenlarni zararsizlantirish (neytrallash) hisoblanadi; 3) *Gomeostatik* (gomeostaz – organizm ichki muhitining doimiyligini ta‘minlash demakdir) vazifasi – qon orqali har xil organ va sistemalarning fiziologik faoliyatini bajarishda ishtirok etuvchi gormonlar va turli xil moddalar tashiladi. O‘z kimyoviy tarkibining muayyanligi tufayli qon organizmda fizik-kimyoviy ko‘rsatkichlarning doimiyligini, chunonchi, tana haroratining, osmotik bosimning va organizmda kislota-asos tengligining doimiyligini ta‘minlab turadi.

## QON PLAZMASI

Rangsiz, tiniq suyuqlik bo‘lib, 90–92% suvdan va 8–10% quruq moddadan iborat. Quruq moddaning 5,5–8% oqsillar bo‘lib, 2–3,5% ni esa loganik va mineral birikmalar hosil qiladi. Qon oqsillaridan eng muhimlari *albumin* (4,5–5,5%), *globulin* (1,2–2,5%) va *fibrinogen* (0,2–0,6%).

Oqsillar miqdori va ularning protsenti nisbati fiziologik sharoitlarda doimiy bo‘lib, turli patologik holatlarda o‘zgarishi mumkin. Qon plazmasida globulinlarning bir necha turlari (fraksiyalari) uchraydi (alfa, beta va gamma-globulinlar).

Gamma-globulinlar fraksiyasi qon zardobida antitelolar tutuvchi asosiy oqsillar hisoblanadi. Fibrinogen esa ma‘lum sharoitda fibrin tolalariga aylanish xususiyatiga ega bo‘lib, qon ivishida muhim ahamiyatga ega. Fibrinogensiz plazma *qon zardobi* deb ataladi. Plazmada mineral moddalardan temir, kaliy, kalsiy, fosfor,

mis va boshqalar bo'lib, ular ko'pchilik hollarda organik moddalarning tarkibiga kiradi. Bundan tashqari, plazma tarkibida modda almashinuv mahsulotlari – mochevina, kreatinin, yog' va karbonsuvlar bo'ladi. Plazmaning muhiti (pH) neytral bo'lib, fiziologik sharoitlarda 7,3–7,4 ga teng. Uning doimiyligi bufer sistemalar tufayli saqlanadi.

## QONNING SHAKLLI ELEMENTLARI

Qon shaklli elementlari qatoriga qizil qon tanachalari – *eritrotsitlar*, oq qon tanachalari – *leykotsitlar* va qon plastinkalari – *trombotsitlar* kiradi.

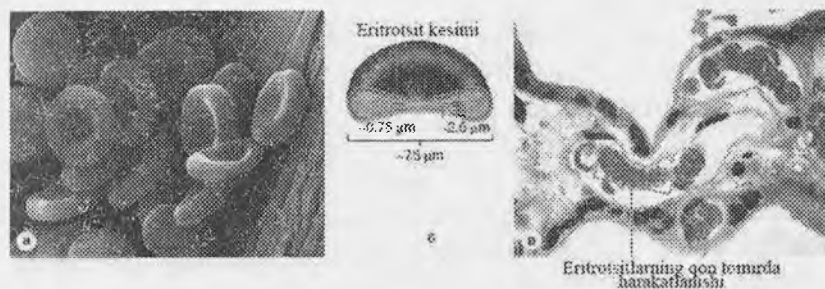
### ERITROTSITLAR

Odamda va boshqa sut emizuvchi hayvonlarda eritrotsitlar yuqori darajada differensiallashgan elementlar bo'lib, ularda yadro va hujayra organelalari bo'lmaydi. Yetuk eritrotsitlar sitoplazmasi maxsus oqsil gemoglobin bilan to'lgan. Tuban umurtqalilar va qushlarda eritrotsitlar zichlashgan yadro va mikronaychalar saqlaydi.

Eritrotsitlar eng ko'p sonli qon hujayralari hisoblanadi. Sog'lom erkaklarda ularning soni  $1 \text{ mm}^2$  qonda 4,0–5,5 mln (xalqaro birliklar sistemasida  $4,0\text{--}5,5 \times 10^{12}/\text{l}$ ), ayollarda esa 3,9–5,0 mlnga ( $3,9\text{--}5,0 \times 10^{12}/\text{l}$ )ga tengdir.

Voyaga etgan odamda o'rtacha 25 trillionga yaqin eritrotsitlar bo'ladi. Eritrotsitlar soni yoshga va fiziologik holatlarga qarab o'zgarishi mumkin. Masalan, chaqaloqlarda va 60 yoshdan oshgan kishilarda eritrotsitlar soni 6–6,5 mln ga etishi mumkin. Siyraklashgan atmosferada, kuchli jismoniy mehnat paytida ham eritrotsitlarning soni ortishi mumkin. Eritrotsitlar sonining turg'un ko'payib ketishi politsitemiya deyiladi va qon sistemasi kasalliklarida uchraydi. Eritrotsitlar sonining kamayib ketishi eritrotsitopeniya deb atalib, bu turli xil kamqonlik (anemiya) larning xarakterli belgisi hisoblanadi. Qonda eritrotsitlar ikki tomonlama botiq disk shakliga ega bo'lib, qonning surtma

preparatlarida yumaloq doira shaklini oladi. Rastrlovchi (skanerlovchi) elektron mikroskop ostida ko‘rilganda disk shakli-dagi eritrotsitlar (diskotsitlar) eng ko‘p (80%) uchraydi (rasm 4.1).



#### Rasm 4.1. Eritrotsitlar.

A – skanerlovchi elektron mikroskopda ko‘rinishi.  
B – kesma sxemasi. V – qon tomir ichida harakatlanishi.

Ulardan tashqari, sharsimon (sferotsitlar), gumbazsimon (stomatotsitlar) va tikanaksimon o‘siqli (exinotsitlar) eritrotsitlar ham oz miqdorda uchrashi mumkin. Eritrotsitlar odatda juda egiluvchan, yoki bukiluvchan bo‘lib, kichiq qon tomirlardan, ayniqsa kapillyarlarning bo‘shlig‘idan o‘tishga mo‘ljallangan bo‘ladi. Eritrotsitlarning bu xususiyatlari ularning *deformatsiyalanish* qobiliyati deb atalib, bunda eritrotsitlar sitoskeletidagi aktin iplarini membrana oqsillari glikoforinlar bilan mustahkam bog‘lovchi spektrin, ankirin va 3-tizmacha oqsillari muhim rol o‘ynaydi. Ushbu oqsillar sitoskelet bilan birgalikda eritrotsitning membranasini mustahkamlovchi to‘rsimon tuzilma hosil qiladi, bu esa o‘z navbatida eritrotsitlarning disksimon shaklini va uning plastikligini belgilaydi. Eritrotsitlar shakli muhim diagnostik ahamiyatga ega. Qonda noto‘g‘ri shaklli – urchuqsimon, noksimon, eritrotsitlarning paydo bo‘lishi *poikilotsitoz* (yunon. poykilos – har xil) deb atalib, ba‘zi bir patologik hollarda uchraydi. O‘roqsimon anemiya kabi irsiy tabiatga ega kasalliklarda eritrotsitlar o‘ziga xos shaklni olishi mumkin (masalan, o‘roq shaklini). Eritrotsitlarning o‘rtacha diametri sog‘lom odamlarda 7,2 mkm (7,1–8,0 mkm) bo‘lib, bunday eritrotsitlar *normotsitlar*,

6 mkm dan kichiklari *mikrotsitlar*, 9 mkm dan yiriklari esa *makrotsitlar* deb yuritiladi. Qon eritrotsitlarining doimiy kattaligi o'zgarib, ularning normadagidan katta yoki kichik bo'lishiga anizotsitoz deyiladi.

Eritrotsitlarning o'rtacha hajmi taxminan  $88 \text{ mkm}^3$  ga, yuzasi esa  $125 \text{ mkm}^2$  ga teng. Tirik eritrotsitlar sarg'ish-yashil rangga ega bo'lib, eritrotsitlarning qalin qatlami qon uchun xarakterli bo'lgan qizil rangni beradi. Yangi tayyorlangan qon surtmalarida eritrotsitlar o'zlarining yon yuzalari bilan yopishib «tanga ustunchalari» deb nomlangan tuzilmalarni hosil qilishi mumkin. Romanovski usulida azur-eozin bilan bo'yalganda eritrotsitlar kislotali bo'yoqlar (masalan, eozin) bilan, ya'ni oksifil bo'yaladi. Eritrotsitlarning taxminan 2–3 protsenti esa ham kislotali, ham ishqoriy bo'yoqlar bilan bo'yalish (polixromatofiliya) xususiyatiga ega. Agar eritrotsitlarni hali tirik vaqtida (supravital) brilliant-krezil ko'k yoki azur-2 bo'yog'i bilan bo'yasa, ularning ma'lum bir qismida havorang bo'yalgan va ipchalar bilan tutashgan donachalarni ko'ramiz. Bu tuzilmalar donador-to'r modda (*substantia reticulo-filamentosa*) nomini olib, o'zida shu tuzilmalarni tutadigan eritrotsitlar esa *gemoretikulotsitlar* deyiladi. Gemoretikulotsitlar miqdori sog'lom odamda 1–6% bo'lib, ularning miqdori qon yo'qotganda yoki turli kamqonlik kasalliklarida ko'payadi. Elektron mikroskop ostida gemoretikulotsitlarda endoplazmatik to'r, ribosomalar va mitoxondriyalarning qoldiqlari saqlanib qolganligi ko'rinadi. Demak, gemoretikulotsitlar hali oxirigacha etilmagan yosh eritrotsitlardir. Eritrotsitlar osmotik bosim o'zgarishiga juda sezgir. Gipotonik eritmalarda ular shishib yoriladi, bu hodisa *eritrotsitlarning gemolizi* deyiladi. Gipertonik eritmalarda esa eritrotsitlar bujmayadi. Gemoliz protsessi eritrotsitlardan gemoglobinning chiqib ketishiga olib keladi. Gemolizga uchragan eritrotsitlar qobig'ini elektron mikroskop ostida o'rganish juda qulay. Eritrotsitlar qobig'i tipik biologik membranadan iborat bo'lib, uning tashqi yuzasida fosfolipidlar, oligosaxaridlar va glikoproteinlar joylashadi. Ichki yuzada esa aktiv glikolitik fermentlar, ATF-azalar va glikoproteinlar mujassamlashgandir.

Eritrotsitlar qobig'i yoki plazmolemmasi yarim o'tkazuvchi membrana bo'lib, qon va to'qimalar orasida aktiv modda almashinuvini ta'minlaydi. Eritrotsitlar membranasida *glikoforin* glikoproteini bo'lib, uning tarkibiga kiruvchi sial kislotasi qo'llari eritrotsitlar yuzasining manfiy zaryadlanganligini belgilaydi. Glikoforinlar faqat eritrotsitlarda uchraydi, ular qon guruhlari eritrotsitlar antigenlarining (*agglyutinogenlarning*) turlarini belgilashda ishtirok etadi. Membrana glikolipidlari va glikoproteidlarining karbonsuv zanjirlari glyukuron kislotasi bilan birlikda eritrotsitlarda A va B agglyutinogenlarni tashkil qiladi. Ular qon plazmasining gamma-globulinlar fraksiyasiga kiruvchi tegishli oqsillar – alfa- va beta-agglyutininlar ta'sirida eritrotsitlarning agglyutinatsiyasini (bir-biriga yopishishini) chaqiradi. Eritrotsitlar yuzasida rezus-faktor antigeni ham bo'ladi (Rh). U 86% odamlarda bo'ladi (Rh+), 14% odamda bo'lmaydi (Rh-). Hozirgi kunda qonning 30ga yaqin gruppalar sistemasi aniqlangan. Ammo klinik amaliyotda qon quyishda birinchi navbatda donor va retsipientlarning ABO sistemasi (to'rtta gruppalar) va Rh-faktor (ikki gruppalar – (Rh+) va (Rh-) aniqlanadi.

Gemolizga uchramagan eritrotsitlar elektron mikroskop ostida gomogen tuzilishga ega bo'lib, elektronlar uchun o'ta yuqori zichlikka ega. Eritrotsitlar tarkibida xromoproteidlar gruppasiga kiruvchi murakkab oqsil – gemoglobinning (Hb) borligi ularning elektron mikroskop ostida yuqori zichlikka ega bo'lishini ta'minlaydi.

Eritrotsitlar taxminan 60% suvdan va 40% quruq moddadan iborat. Quruq moddaning taxminan 95% ini gemoglobin tashkil etadi.

Kimyoviy tuzilishi bo'yicha gemoglobin molekulasida temir elementi bo'lgan aktiv prostetik gruppalar gemdan (4%) va oqsil gruppalar globindan (96%) tarkib topgan. Gem odam gemoglobinning barcha turlari uchun bir xil bo'lib, globin esa turli xilda bo'lishi mumkin. Gemoglobinning 15 dan ortiq turi mavjud bo'lib, ular yoshga va organizm holatiga qarab o'zgarishi mumkin. Yangi tug'ilgan chaqaloqlarda gemoglobinning F turi (HbF, fetus – embrion) 80% dan ortiqroq bo'lib. A turi esa (HbA,

adult – etuk) 20% ni tashkil etadi. Organizm voyaga etgandan so‘ng gemoglobin asosan A turdan (98% dan ortiqroq HbA) tashkil topadi. Ba‘zi bir irsiy kasalliklarda genlar mutatsiyasi tufayli buzilgan gemoglobin molekulalari hosil bo‘ladi. Bunday gemoglobin polimerlanib, agregatlar hosil qiladi, natijada eritrotsitlar bujmaygan yoki o‘roq shaklini oladi. Bu holat o‘roqsimon anemiya deb atalib, qon tizimining boshqa qismlarida (masalan, qonning ivish sistemasi) ham bo‘ladigan o‘zgarishlar bilan birgalikda kechadi. Gemoglobin, aniqrog‘i globin oqsili molekulasidagi aminokislotalar tarkibidagi o‘zgarishlar *gemoglobinozlar* yoki *gemoglobinopatiyalar* deb yuritiladi. Hozirgi kunda ularning 150 dan ortiq turlari ma‘lum.

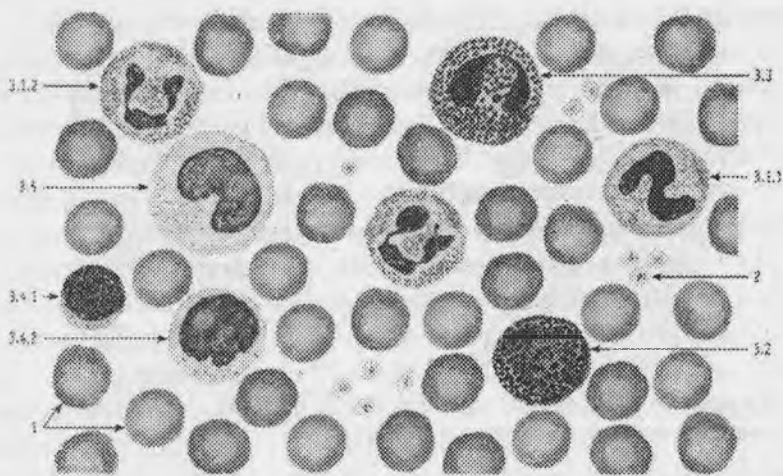
Eritrotsitlar kislorodni to‘qimalarga va hosil bo‘lgan karbonat anhidridni to‘qimalardan o‘pkaga tashib beruvchi asosiy elementlardir. Eritrotsitlar to‘qimaning nafas olish protsessida ishtirok etishdan tashqari, o‘zlariga har xil moddalarni, aminokislotalarni va toksinlarni biriktirish (adsorbsiya) xususiyatiga ega. Eritrotsitlarning yashash muddati o‘rtacha 90 – 120 kun. Eritrotsitlar qariy boshlashi bilan ularning tarkibidagi fermentlar aktivligi pasayadi, modda almashinuvi susayadi, oqsillar (spektrin, glikoforin) degradatsiyaga uchraydi. Membranasida oqsil degradatsiyasi tufayli o‘ziga xos “qarilik” antigenlari paydo bo‘lgan eritrotsitlar immunoglobulin molekulalari bilan qoplanadi. Qarigan eritrotsitlar makrofaglar tomonidan tanib olinib fagotsitoz qilinadi. Bu jarayon asosan taloqda hamda jigar va suyak ko‘magida amalga oshadi. Emirilgan eritrotsitlar tarkibidagi gemoglobin oqsilga va temir saqlovchi qismlarga parchalanadi. Temir saqlovchi gemosiderin yoki ferritin moddalari yangi taraqqiy etayotgan eritroid hujayralar sitoplazmasiga tushib, qaytadan gemoglobin sintezi uchun ishlatiladi. Shuningdek, parchalangan eritrotsitlarning mahsulotlari jigarda bilirubin va o‘t kislotalari sintezida ham ishlatilishi mumkin. Bir kunda eritrotsitlar umumiy massasining 0,5 – 1,5% yoki 1 mkl qonda 40000–50000 eritrotsit halok bo‘ladi. Sog‘lom odamda kuniga o‘rta hisobda 200 – 250 million eritrotsit emiriladi.



## LEYKOTSITLAR

Bu termin yunoncha leykos soʻzidan kelib chiqqan boʻlib, oqish demakdir.

Leykotsitlar yoki oq qon tanachalari tuzilishi va vazifalari turlicha boʻlgan



**Rasm 4.2.** Odam qoni surtmasi. Romanovskiy-Gimza usuli boʻyicha boʻyalgan.

1 – eritrotsitlar; 2 – trombotsitlar; 3 – leykotsitlar: 3.1 – neytrofil granulotsitlari, 3.1.1 – tayoqcha yadroli, 3.1.2 – segment yadroli, 3.2 – bazofil granulotsitlar, 3.3 – eozinofil granulotsitlar, 3.4 – limfotsitlar (3.4.1 – kichik limfotsit, 3.4.2 – oʻrtacha limfotsit), 3.5 – monotsit.

hujayralar gruppasini tashkil etadi (rasm 4.2). Barcha leykotsitlar oʻz sitoplazmasidagi maxsus donachalarga qarab ikki katta gruppaga ajratiladi: 1) *donador leykotsitlar yoki granulotsitlar*; 2) *donasiz leykotsitlar yoki agranulotsitlar*. Granulotsitlar ularning donachalari qaysi boʻyoqlar bilan boʻyalishiga qarab *neytrofillarga* (ham kislotali, ham ishqoriy boʻyoqlarni

qabul qiluvchi donachalari bor leykotsitlar), *eozinofillarga* (kislotali bo'yoqlar bilan yaxshi bo'yaluvchi donachalarga ega leykotsitlar) va *bazofillarga* (ishqoriy bo'yoqlar bilan bo'yaluvchi donachalarga ega leykotsitlar) bo'linadi. Agranulotsitlar esa kelib chiqishi, tuzilishi va funksional belgilariga qarab ikki gruppaga – *limfotsitlarga* va *monotsitlarga* bo'linadi.

Fiziologik sharoitlarda sog'lom odamda leykotsitlarning soni 1 mm<sup>3</sup> qonda 3800–9000 (3,8–9x10<sup>9</sup>/l) ga teng. Leykotsitlar sonining ko'payib ketishi *leykotsitoz* deb atalib, organizmda turli xil yallig'lanish protsesslari ro'y berganda kuzatiladi. Bundan tashqari, jismoniy mehnat jarayonida, homiladorlik vaqtida va ovqatdan so'ng ham leykotsitlar sonining ma'lum darajada oshib ketishi yuz berib, bu holat fiziologik *leykotsitoz* deyiladi.

Leykotsitlar organizmda turli-tuman vazifalarni bajaradi, shular jumlasidan trofik va himoya vazifalarini qayd qilib o'tmoq zarur.

Leykotsitlarning himoya vazifasi yot zarrachalarni (antigenlarni) fagotsitoz qilish va yemirish, ularga qarshi maxsus oqsillar (antitelolar) ishlab chiqarish va nihoyat, yot hujayralarga ta'sir etib, o'ldirishni o'z ichiga oladi. Mikroorganizmlar va yot zarrachalar leykotsitlar (asosan, neytrofillar va monotsitlar) tomonidan yutilgandan so'ng gidrolitik fermentlar ta'sirida parchalanadi (nospetsifik yoki umumiy immunitet). Ayrim hollarda esa dastlab leykotsitlar yemirilib, natijada, tashqi muhitga chiqqan gidrolitik fermentlar mikroorganizmlarni parchalashda ishtirok etadi. Leykotsitlar (asosan B-limfotsitlar) organizmga kirgan antigenlar ta'siriga javoban antitelolar ishlab chiqarish jarayonida ishtirok etadi (gumoral immunitet). Leykotsitlar (asosan T-limfotsitlar) yot hujayralarni bartaraf qilishni ta'minlaydi (hujayraviy immunitet).

## **GRANULOTSITLAR (DONADOR LEYKOTSITLAR)**

Barcha granulotsitlarning umumiy tuzilishi bir-biriga o'xshaydi (maxsus donachalari bundan mustasno). Ular yumaloq bo'lib, yadrosi bir necha alohida bo'laklarga (segmentlarga) bo'lingan. Xromatin zichlashgan bo'lib, asosan yadroning chekka qismida

joylashadi. Elektron mikroskop ostida granulotsitlar hujayra qobig'ining ko'p sonli psevdopodiyalari hisobiga noto'g'ri shaklda ekanligi ko'rinadi. Hujayra organellalari kam sonli: sitoplazma bo'ylab bir tekisda tarqoq joylashgan mayda mitoxondriyalar va endoplazmatik to'r pufakchalari ko'rinadi. Sitoplazmaning asosiy qismini esa bir-biridan farq qiluvchi maxsus donachalar egallab yotadi (rasm 4.3).

**Neytrofil leykotsitlar yoki neytrofillar.** Ular yumaloq shaklga ega bo'lib, diametri qonda 7- 9 mkm, qon surtmalarida esa yapaloqlashib 10-13 mkm gacha etadi. Neytrofillar leykotsitlar ichida eng ko'p sonli bo'lib, ular umumiy miqdorining 65-70 protsentini tashkil etadi.



**Rasm 4.3. Granulotsitlarning yoki donador leykotsitlarning ultramikroskopik tuzilishi (sxema).**

A-segment yadroli neytrofil leykotsit; B-eozinofil leykotsit; V-bazofil leykotsit; 1-yadro segmentlari; 2 – jinsiy xromatin; 3 – birlamchi yoki azurofil donachalar; 4 – ikkilamchi yoki spetsifik donachalar; 5- spetsifik, kristalloid saqlovchi eozinofil donachalar; 6- turli tuzilishga ega bo'lgan bazofil donachalar; 7-organellalar bo'lmaydigan periferik zona; 8-mikrovorsinkalar va psevdopodiyalar.

Romanovskiy usuli bilan bo'yalganda neytrofillar sitoplazmasi och oksifil bo'lib, unda ko'p sonli ko'kish-pushti rangli mayda donachalar ko'rinadi. Elektron mikroskop ostida neytrofillarning donachalari asosiy ikki xildan – birlamchi (azurofil) va ikkilamchi (spetsifik) donachalardan iborat ekanligi aniqlangan. Birlamchi

donachalar yirikroq (0,4- 0,8 mkm diametrga), yumaloq va yuqori elektron zichlikka ega. Ikkilamchi donachalar elektron zichligi kamroq va o'Ichamlari ham nisbatan kichikroq (0,2-0,5 mkm), shakli har xil (oval, tayoqchasimon, vergulsimon) bo'lishi mumkin. Shuni ta'kidlab o'tish kerakki, neytrofil hujayralarining suyak ko'migidagi taraqqiyoti davomida birlamchi donachalarning soni nisbatan kamayib boradi va ular etuk neytrofillarda umumiy donachalar sonining faqatgina 10-15% ga yaqin qismini tashkil etadi. Mazkur donachalar bir-biridan o'z kimyoviy tarkibi bilan tubdan farq qiladi. Birlamchi donachalar lizosomalarga yaqin bo'lib, o'z tarkibida bir qator gidrolitik fermentlar, jumladan, kislotali fosfataza, beta-glyukuronidaza, arilsulfataza, kislotali proteazalar, lizotsim, kationli oqsillar va mieloperoksidaza saqlaydi. Ikkilamchi donachalarning tarkibida asosan ishqoriy fosfataza bo'ladi, kislotali fosfataza va mieloperoksidaza esa uchramaydi. Ularga xos bo'lib laktoferrin, kationli oqsillar, lizotsim va boshqa mikroblarga qarshi moddalar hisoblanadi. Neytrofillar tashqi tomondan qalinligi 10 nm va ko'p sonli yolg'on oyoqlari (pseudopodiylar) tufayli notekis bo'lgan hujayra qobig'i bilan o'ralgandir. Ko'p sonli pseudopodiylarning bo'lishi neytrofillarning aktiv harakat qilish qobiliyatiga ega ekanidan dalolat beradi. Shuningdek neytrofillar plazmolemmasida turli xil: opsoninlar (immunoglobulin G va komplement oqsillari), adgeziya molekullari, sitokinlar, yallig'lanish mediatorlari bilan bog'lanuvchi retseptorlar joylashgan. Azurofil va spetsifik donachalar bilan birgalikda bu retseptorlar neytrofillarning asosiy vazifasi bo'lgan *fagositozda* muhim rol o'ynaydi.

Leykotsitlar umumiy sonining mutloq ko'pchiligini (60- 65%) segment yadroli yetuk neytrofillar tashkil etadi. Yetuk neytrofillar yadrosi ko'pincha 3-4 ta alohida bo'laklardan (segmentlardan) iborat bo'lib, bu bo'laklar ingichka ko'prikchalar yordamida o'zaro tutashib turadi. Xromatin asosan yadro chekkasida to'plangan bo'lib, yadro markazida esa siyrak joylashadi.

Neytrofillarning bir qismi (2-4%) egilgan tayoqcha shaklida yadro tutadi va tayoqcha yadroli neytrofillar deb ataladi. Yosh neytrofillar yoki metamielotsitlar deb ataluvchi neytrofillar loviyasimon yoki taqasimon, xromatini tarqoq yadroga ega. Bu

neytrofillar fiziologik sharoitlarda periferik qonda ham uchrab, ularning miqdori 0,5% dan oshmaydi. Tayoqcha yadroli va yosh neytrofillar sonining ko'payib ketishi muhim diagnostik ahamiyatga ega. Ayollarning yetuk neytrofillarida maxsus xromatin tanachalari yoki Barr tanachalari uchraydi. Ular yadro qobig'i ostida baraban tayoqchasi yoki uzilayotgan tomchi shaklida bo'ladi. Barr tanachalari XX xromosomaga ega bo'lgan kishilarda, ya'ni faqat ayollar neytrofillaridagina bo'lib, erkaklarda bitta X-xromosoma bo'lganligi sababli uchramaydi. Barr tanachalari yoki jinsiy xromatinning bo'lishi sud-tibbiyot tajribasida muhim ahamiyatga ega. Neytrofillar aktiv harakat qilish qobiliyatiga ega bo'lib, organizmning yallig'lanish jarayoni va to'qimalar yemirilishi sodir bo'layotgan joylariga etib boradi. Bu erda neytrofillar yot zarrachalar, mikroblar va emirilgan hujayra bo'laklarini fagotsitoz qiladi. Shu xususiyati tufayli neytrofillarni *mikrofaqglar* ham deb ataladi.

Neytrofillarning muhim xususiyatlaridan biri ularning bazal membranadan va hujayra elementlari orasidan o'tib, biriktiruvchi to'qimaning asosiy moddasi tomon siljish qobiliyatidir. Yuqorida ko'rsatib o'tilganidek, neytrofillar o'z sitoplazmasida qator gidrolitik fermentlarni saqlaydi. Bulardan tashqari, neytrofillarda 5 ga yaqin bakteritsid (mikroorganizmni emiruvchi) oqsil moddalar, jumladan, fagotsitin, opsonin va boshqalar topilgan. Neytrofillarda glikogen va bir qator aminokislotalarning bo'lishi ularning modda almashinuv protsesslarida aktiv ishtirok etishidan dalolat beradi. Bulardan tashqari, neytrofillarda maxsus moddalar – keylonlar bo'lib, ular granulotsitlarning proliferatsiya va differensialanish jarayonlarini boshqarishda ishtirok etadi. Neytrofillar o'tkir yallig'lanish darayonlarida qatnashib, opsonin bilan qoplangan mikroorganizmlarni fagotsitoz qiladi. Fagotsitoz jarayonida neytrofillar juda ko'p miqdorda kislorod yutadi va uni tezlik bilan sarflaydi. Bu jarayon "respirator portlash" nomi bilan yuritilib, uning natijasida mikroblarga o'ldiruvchi ta'sir ko'rsatuvchi  $H_2O_2$ , superoksid O va gidroksil OH radikallari hosil bo'ladi. Fagotsitoz bir necha bosqichda ketadi. Dastavval retseptorlar yordamida tanib olingan, opsoninlangan mikroblar

fagotsitar vakuolaga qamrab olinadi va fagosoma hosil bo'ladi. Fagosoma birlamchi lizosoma bilan qo'shilib fagolizosomaga aylanadi. Shundan keyin fagolizosomalarga neytrofillarda mavjud barcha bakteritsid moddalar, jumladan laktoferrin, mieloperoksidaza, lizotsim, superoksid radikallar va boshqalar kiradi. Mikroblarni parchalash jarayonida neytrofillarning o'zi ham nobud bo'ladi. Neytrofillarning yemirilishi tufayli pirogen, ya'ni haroratni ko'taruvchi moddalar hosil bo'ladi. Yallig'lanish o'choqlarida nobud bo'lgan neytrofillar yemirilgan mikroblar va to'qima tuzilmalari bilan birgalikda yiringni asosiy qismini tashkil etadi. Neytrofillarning yashash muddati o'rta hisobda 10,2 sutkaga teng bo'lib, shundan 4 sutkasi suyak ko'migida o'tadi. Neytrofillar periferik qonda oz muddat (8–24 soat) bo'ladi. To'qimaga tushgach, ular qaytib tomirlarga o'tmaydi, to'qimalarda o'z vazifalarini ado etgach, yemiriladi. Neytrofillar miqdorining ko'payib ketishi – neytrofilyoz turli xil yallig'lanish reaksiyalarida kuzatiladi. Bunday hollarda ko'pincha tayoqcha yadroli va yosh neytrofillar protsent miqdoriniig ko'payishi, ya'ni leykotsitar formulaning chapga siljishi qayd etiladi.

***Eozinofil leykotsitlar yoki eozinofillar.*** Ular neytrofillarga nisbatan bir muncha yirikroq bo'lib, diametri qonda 10–11 mkm, qon surtmasida esa 12–15 mkm ga teng. Eozinofillar fiziologik holatda leykotsitlar umumiy miqdorining 2–5% ini tashkil etadi. Eozinofillar yadrosi, neitrofillarnikiga o'xshash tuzilgan bo'lib, alohida bo'laklardan (segmentlardan) iborat. Bo'laklar soni eozinofillarda asosan 2 ta bo'lib, 3 yoki undan ko'p segmentli yadro saqlovchi eozinofillar juda kam uchraydi. Eozinofillarni boshqa leykotsitlardan ajratib turuvchi asosiy xususiyati ular sitoplazmasida joylashgan maxsus donachalarning o'ziga xos tuzilishidir. Eozinofil donachalari ikki turli bo'lib, birinchisi yumaloq yoki oval shaklga ega va neytrofillarnikiga nisbatan yirikroqdir (diametri 0,3–1,5 mkm). Ular ko'p miqdorda bo'lib, Romanovskiy usuli bilan bo'yalganda eozin bilan qizil rangga bo'yaladi va tashqi ko'rinishi bo'yicha «qizil ikrani» eslatadi.

Elektron mikroskop ostida eozinofillar o'zlarining hujayra organellalari tuzilishi bo'yicha neytrofillardan deyarli farq

qilmaydi. Ular sitoplazmasidagi maxsus eozinofil donadorligi esa o'ziga xos ultramikroskopik tuzilishga ega.

Odamda va kalamush eozinofillarida birinchi tur donachalar oval yoki cho'zinchoq shaklga ega bo'lib, har xil elektron zichlikka ega bo'lgan qismlardan iborat. Donachalarning markazida yoki markazdan sal chetroqda katta elektron zichlikka ega bo'lgan prizma, trapetsiya yoki to'g'ri burchak shaklidagi *kristalloid* tuzilma joylashgan bo'lib, qolgan qismi esa elektron zichligi kamroq donador materialdan iborat. Ikkinchi tur donachalar maydaroq (0,1–0,5 mkm) bo'lib, gomogen yoki donador tuzilishga ega. Ularda kristalloid uchramaydi. Bu donachalar oz miqdorda bo'lib, o'zida kislotali fosfataza va arilsulfataza fermentlarini saqlaydi. Ularga birinchi tur donachalar hosil bo'lishidagi dastlabki bosqich deb qaraladi.

Biokimyoviy va sitokimyoviy usullar bilan birinchi tur eozinofil donachalarda kislotali fosfataza va arilsulfatazadan tashqari oksidlanish fermentlari – peroksidaza, *diaminoksidaza* (*gistaminaza*) va katalazalar borligi aniqlangan. Peroksidaza eozinofillarda neytrifillarga nisbatan 2,5 baravar ko'p bo'lib, kimyoviy tarkibi bilan laktoperoksidazalarga kiradi. Peroksidaza donachalarning periferik qismida joylashib, kristalloid tuzilmalarda uchramaydi. Fermentlardan tashqari donachalar tarkibida ko'p miqdorda asosiy va kation oqsillar bor. Barcha ko'rsatilgan moddalar eozinofillarning maxsus vazifalarni bajarishini ta'minlaydi.

Eozinofil leykotsitlar aktiv harakat qilish va birmuncha fagotsitoz qobiliyatiga ega. Turli allergik holatlarda eozinofillarning soni bilan gistamin moddasi almashinuvi orasida o'zaro bog'lanish bo'lib, eozinofillar gistaminni aktiv ravishda yutadi va gistaminaza fermenti yordamida parchalaydi. Shuningdek, eozinofillar serotoninni ham parchalash qobiliyatiga ega. Arilsulfataza va kation oqsillar allergik reaksiyalarda hosil bo'ladigan moddalar (allergiya mediatorlari) ni neytrallashtirishda aktiv ishtirok etadilar. Peroksidaza, asosiy va kation oqsillar organizmga tushgan turli xil parazitlarga va ularning lichinkalariga sitotoksik ta'sir ko'rsatadi. Eozinofillarning antiparazitlar



ta'sirida donachalarning kristalloid qismida joylashgan *bosh ishqoriy oqsil* asosiy o'rin tutadi. Eozinofillar plazmolemmasida immunoglobulinlarning Fc-qismlari, komplementning S3, S4, S5 komponentlari retseptorlari mavjud. Allergiya omillarini neytrallash bilan birga, eozinofillar bazofil leykotsitlar va semiz hujayralar degranulyatsiyasiga, ya'ni ulardan gistamin va serotonin ajralib chiqishiga to'sqinlik qiladi. Bu borada eozinofillar shu hujayralarning o'ziga xos antagonisti hisoblanib, to'qima gomeostazida katta rol o'ynaydi.

Eozinofillar sonining oshib ketishi *eozinofiliya* deb atalib, turli xil allergik holatlarda, jumladan, bronxial astmada, zardob kasalligida, parazitlar kasalliklarda va boshqalarda uchraydi. Eozinofillar takomili va ularning qonga tushishi gumoral boshqaruv mexanizmlari ta'siri ostida bo'ladi. Eozinofillarning yashash muddati 10–12 sutkaga teng bo'lib, shundan 4 sutkasi suyak ko'migida o'tadi. Ular qonda qisqa vaqt (4–12 soat) bo'lib, keyin to'qimalarga chiqadi va o'z asosiy vazifalarini bajaradi.

**Bazofil leykotsitlar yoki bazofillar.** Ular neytrofil va eozinofillarga nisbatan maydaroq bo'lib, o'rtacha diametrlari qonda 7–8 mkm, qon surtmalarida esa 10–12 mkm ga teng. Bazofillar, leykotsitlar ichida eng kam sonli hujayralar bo'lib, fiziologik sharoitlarda ular leykotsitlar umumiy miqdorining 0.5–1% ini tashkil etadi. Bazofil leykotsitlar yadrosi ko'pincha 2 segmentdan iborat bo'lib, hujayra organellalarining tuzilishi jihatidan neytrofil va eozinofillardan deyarli farq qilmaydi. Bazofillar sitoplazmasidagi maxsus donachalarning tuzilishi va bo'yalishi ularni boshqa donador leykotsitlardan ajratishga imkon beradi. Bazofil donachalari Romanovskiy usuli bilan bo'yalganda o'zlariga ishqoriy bo'yoqlarni yaxshi qabul qilib, har xil, ya'ni pushti binafshadan tortib qora ranggacha bo'yaladi. Bazofil donachalarining bu xususiyati, ya'ni bo'yoq rangiga xos bo'lmagan tusni olishi *metaxromaziya* deb nomlanadi va donachalar tarkibidagi maxsus glikozaminoglikan – geparin bilan bog'liq.

Elektron mikroskop ostida ko'rilganda bazofil donachalarining bir xil tuzilishga ega emasligi aniqlangan. Donachalar ancha yirik

(diametrlari 0,4–1,2 mkm) boʻlib, yumaloq yoki oval shaklga egadir. Ularning magʻzida bir-biriga parallel yoʻnalgan koʻp sonli tuzilmalar koʻrinadi. Donachalar tarkibida *geparin*, *gistamin* va *serotonin* (5-oksitriptamin) borligi aniqlangan. Bazofillar tarkibida qondagi barcha gistaminning yarmi mujassamlashgandir. Ular geparinga ham boy. Bazofillar tarkibida glikogen, kislotali fosfataza va peroksidaza ham uchraydi. Bulardan tashqari, donachalarda maxsus *gistidindekarboksilaza* fermenti boʻlib, u gistidindan gistamin sintezlanishini taʼminlaydi. Shunday qilib, kimyoviy tarkibi boʻyicha bazofil leykotsitlar birlashtiruvchi toʻqimaning semiz hujayralari yoki toʻqima bazofillariga juda ham yaqin turadi. Oʻz tarkibida koʻp miqdorda geparin va gistamin saqlovchi bu hujayralar allergik reaksiyalarda va immunitet protsesslarida faol ishtirok etadi. Ular organizmda allergenlarning maxsus IgE antitelolar bilan hosil qilgan kompleksiga javoban oʻz donachalarini chiqaradi (degranulyatsiya). Natijada, ajralib chiqqan gistamin va boshqa biologik aktiv mediatorlar toʻqimalar ichki muhitining oʻzgarishiga va allergiya paydo boʻlishiga olib keladi. Bazofillarning hayotiy sikli 10–12 sutkadan iborat boʻlib, eozinofillardan deyarli farq qilmaydi.

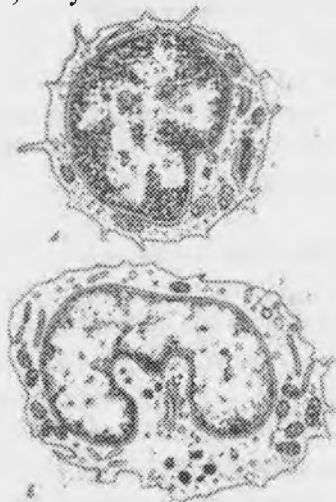
## AGRANULOTSITLAR (DONASIZ LEYKOTSITLAR)

Agranulotsitlar yoki donasiz leykotsitlar oʻz sitoplazmalarida maxsus donachalar saqlamaydigan oq qon tanachalaridir. Ammo «agranulotsitlar» termini koʻp jihatdan shartli boʻlib, hujayralarning tuzilishini toʻla ifodalamaydi. Tuzilishi va funksiyasi jihatidan agranulotsitlar *limfotsitlarga* va *monotsitlarga* boʻlinadi.

**Limfotsitlar.** Ular voyaga etgan organizmda leykotsitlar umumiy sonining 20–35% ini tashkil qiladi. Organizmda oʻrta hisobda 1,5 kg atrofida limfotsitlar boʻlib, shundan faqatgina 5 g ga yaqiniga periferik qonda, 70 g suyak koʻmigida, qolganlari esa toʻqima va organlarda taqsimlangan boʻladi. Limfotsitlar yirik (diametri 10–15 mkm), oʻrta (diametri 7–9 mkm) va mayda limfotsitlarga (diametri 4,5–6 mkm) ajratiladi. Normal sharoitlarda qonda faqat 10% ga yaqin yirik limfotsitlar boʻlib, qolgan 90% ini esa oʻrta va mayda

limfotsitlar tashkil qiladi. Limfotsitlarning umumiy tuzilish prinsipi juda oddiy, ular ko'pincha markazda joylashgan yirik, yumaloq va loviyasimon shaklga ega bo'lgan yadro saqlaydi.

Elektron mikroskop ostida yadro strukturasi yirik, o'rta va mayda limfotsitlarda har xil ekanligi ko'rinadi. Mayda limfotsitlarda yadro yumaloq yoki birgina botiqlikka ega bo'lib, xromatin zichlashgan va yadro bo'ylab barobar taqsimlangandir. O'rta va yirik limfotsitlar ochroq yadroga ega bo'lib, xromatin mayda donachalar shaklida asosan yadro qobig'i ostida to'plangan. Bu limfotsitlar yadrosida ko'pincha bir yoki bir necha yadrochalarni uchratish mumkin. Limfotsitlar sitoplazmasi ingichka, ba'zida esa keng hoshiya shaklida yadro atrofida joylashib. Romanovski usuli bilan bo'yalganda to'q ko'kish rangdan (o'ta bazofil) och havorang tusgacha (sust bazofil) bo'yalishi mumkin.



**Rasm. 4.4.** Agranulotsitlarning yoki donasiz leykotsitlarning ultramikroskopik tuzilishi (sxema).

- A-limfotsit; B- monotsit; 1- yadro; 2-ribosomalar;  
3 -mikrovorsinkalar; 4 – lizosomalar; 5-Golji kompleksi;  
6-mitoxondriyalar; 7- pinotsitoz pufakchalar.

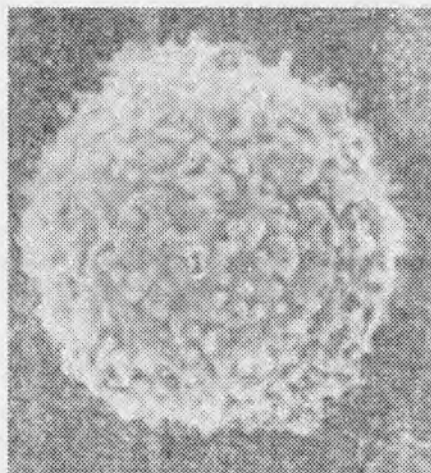
Elektron mikroskop yordamida mayda va o'rta limfotsitlar sitoplazmasida ko'p sonli erkin ribosomalarni va bir necha

mitoxondriyalarni ko'rish mumkin. Endoplazmatik to'r va Golji kompleksi sust taraqqiy etgan bo'ladi. Ba'zida yadroning botiq zonasida hujayra markazi va mayda pufakchalar uchraydi (rasm 4.4). Rastrlovchi elektron mikroskop ostida limfotsitlarning yuzasida turli miqdorda va kattalikda bo'lgan mikrovorsinkalar ko'rinadi (rasm 4.5). Mikrovorsinkalar asosan B limfotsitlarda ko'p bo'lib, T limfotsitlarning yuzasi esa nisbatan silliq bo'ladi. Yirik limfotsitlar sitoplazmasi nisbatan ko'proq va tekis taqsimlangan mitoxondriyalar bo'lishi, ba'zi bir hollarda esa elektron zich donachalar saqlashi bilan xarakterlanadi. Shuni qayd etib o'tish kerakki, limfotsitlar garchand donasiz leykotsitlar qatoriga kirsada, ularning ma'lum bir miqdorida sitoplazmada zich donachalar va parallel yo'nalgan naychalar sistemasi topilgan. Bu limfotsitlar asosan yirik bo'lib, «yirik donador limfotsitlar» nomi bilan yuritiladi. Ular umumiy limfotsitlarning taxminan 10% ga yaqinini tashkil etib, sitotoksik ta'sir ko'rsatadi, yot hujayralar yoki mikroorganizmlarni halok etishda muhim ahamiyat kasb etadi. Shuning uchun ularni "*tabiiy killerlar*" (ingl. natural killer) yoki NK-hujayralar deb ataladi.

Limfotsitlar tarkibida ko'p miqdorda nukleoproteidlar, katepsinlar, glikogen, gistidin, fermentlardan nukleazalar, amilaza, kislotali fosfataza, sitoxromoksidaza va boshqalar bo'ladi. Limfotsitlar immunitet jarayonining eng asosiy hujayralaridir.

Immunologik va funksional nuqtai nazardan limfotsitlarning asosiy ikki turi – *T-* va *B-limfotsitlar* farqlanadi. Morfologik jihatdan *T-* va *B-limfotsitlar* bir xil tuzilishga ega bo'lib, faqat plazmolemma yuzasida joylashgan glikoproteid retseptorlari bilan farqlanadi. Bulardan tashqari, qonda yuqorida ko'rsatilgan tabiiy killer (0 yoki NK-hujayralar) limfotsitlar ham bor. *T-limfotsitlar* ayrisimon bezda (timusda) rivojlanadi. Ularning nomi ham shu a'zoning bosh harfidan kelib chiqadi. Timusga kelgan limfotsitlarning boshlang'ich hujayralari timik gormonlar ta'sirida *T-limfotsitlarga* aylanadi. Timusda *T-limfotsitlarning* antigenga bog'liq bo'lmagan differensiallanishi va seleksiyasi (tanlab olinishi) kuzatiladi. *T-limfotsitlar* qon orqali periferik organlarga (taloq, limfa tuguni, murtaklar va boshqalar) boradi va shu

a'zolarining ma'lum qismida (T-zonasida) joylashadi. Taloqda T-zona periarterial qismni, limfa tugunida esa parakortiçal qismni tarkibiga kiradi. B-limfotsitlarning nomi qushlarda bo'ladigan Fabritsiy xaltasi (Bursa Fabricius) bilan bog'liq. Ikk bor shu xaltada (bursada) topilgan limfotsitlar B-limfotsitlar deb atalib, bursa ularning markaziy takomillanish organi hisoblanadi. Odamda va boshqa sut emizuvchilarda B-limfotsitlarning markaziy a'zosi bo'lib qizil suyak ko'migi hisoblanadi. Shuningdek, shilliq qavatlar bog'liq bo'lgan limfoid to'qimalar (tanglay, til, yutqin murtaqlari, ingichka ichakdagi peyer pilakchalari, appendiks, bronxlar va siydik yo'llarining limfatik follikulalari va boshqalar) ham T- va B-limfotsitlarning keyingi takomillanishi va faoliyatida muhim o'rin tutadi.



**Rasm 4.5.** Periferik qondagi mikrovarsinkalar tutuvchi limfotsit. Rastrlovchi (skanlovchi) elektron mikroskopda ko'rinishi. 1-mikrovarsinkalar.

Shunday qilib, odamda T-sistemaning asosiy a'zosi bo'lib timus xizmat qilsa, B-sistemaning markaziy a'zosi qizil suyak ko'migidir. Unda hosil bo'lgan B-limfotsitlar taloq, limfa va boshqa limfoid tuzilmalarga borib, u yerda ma'lum bir qismlarda yetuk B-limfotsitlarga shakllanadi. Bu qismlar B-limfotsitlar

zonasi yoki B-zona deb nomlanadi. B-limfotsitlar organizm biror antigen bilan uchrashganda faollashib ko'paya boshlaydi. Dastlab B-blastlar hosil bo'lib (yirik, yosh hujayra), ulardan esa antitelolar sintez qiladigan plazmatik hujayralar hosil bo'ladi. T-limfotsitlar hujayraviy immunitet jarayonlarida ishtirok etsa, B-limfotsitlar gumoral immunitet reaksiyalarini ta'minlaydi. Limfotsitlar va boshqa immun (immunokompetent) hujayralarning turlari ularning qobig'ida maxsus retseptor molekulalari bo'lishi bilan bir biridan ajralib turadi. Bu molekulalar bir xil hujayra yoki ularning turkumlari uchun spetsifik bo'lib, *differensiallanish klasterlari* (ingl. clusters of differentiation, qisqacha CD) deb ataladi. CD molekulalari monoklonal antitelolar yordamida immunogistokimyo yoki sitometriya usullarini qo'llab aniqlanadi. Shu usullar bilan aniqlangan CD molekulalari *CD markerlari* (belgilovchilari) deb yuritiladi. CD markerlar xalqaro sistemaga muvofiq ravishda raqamlar bilan ifodalanadi, masalan, CD1, CD2, CD3, CD4, CD8, CD12, CD20, CD27 va hokazo. Ba'zi CD markerlar hujayralarning butun hayoti davomida aniqlanadi, ba'zilari esa differensiallanishning ma'lum bosqichlarida yoki hujayra faollashganida namoyon bo'ladi. Qon T-limfotsitlari CD markerlariga qarab 2 turga bo'linadi. Yordamchi (T-helperlar) T-limfotsitlar CD4, sitotoksik (T-killerlar) va boshqaruvchi (T-supressorlar) CD8-markerlarni namoyish qiladi. B-limfotsitlarni aniqlovchilari bo'lib B-hujayralarning immunoglobulin retseptorlari va CD19, CD20, CD22-markerlar xizmat qiladi. NK-limfotsitlarda CD2, CD7 va CD16-markerlar aniqlanadi.

Shunday qilib, qon limfotsitlari funksional jihatdan turli xil bo'lib, ularning tarkibiga B-limfotsitlar, T-helperlar va sitotoksik T-limfotsitlar (CD4 + va CD8 +), hamda tabiiy killerlar (NK) kiradi. Limfotsitlar organizmning immun-himoya vazifasini (immunitetni) ta'minlab beruvchi asosiy hujayralardir. Ular boshqa hujayralar (granulotsitlar, makrofaglar, interdigitlovchi va dendritik hujayralar va boshqalar) bilan uyushgan holda organizmga tushgan mikroorganizmlar, parazitlar, yot hujayralar va o'sma hujayralarga qarshi kurashida muhim rol o'ynaydi. Limfotsitlarning ma'lum sharoitlarda turli moddalar (masalan, bakterial



antigenlar) ta'sirida kam differensiallangan limfoblast hujayralarga aylanishi ularning muhim xususiyatlaridan biridir. Blast hujayralar bo'linish va differensiallanish qobiliyatiga ega bo'lib, natijada, ular hisobiga aktivlashgan limfotsitlar (immunotsitlar) kloni hosil bo'ladi.

Limfotsitlarning yashash muddati turlicha bo'lib, ular orasida qisqa muddat (bir necha kun va haftalab) yashovchi B-limfotsitlar 5 – 15 % ni tashkil etadi. Uzoq muddat (bir necha yilgacha) yashovchi limfotsitlar ko'proq (80% gacha) bo'lib, asosan, T-limfotsitlardan iboratdir. Limfotsitlar miqdorining absolyut ko'payib ketishi (*limfotsitoz*) turli kasalliklarda kuzatilishi mumkin. Yangi tug'ilgan chaqaloqlarda limfotsitlar umumiy leykotsitlar miqdorining 50–60% ni tashkil etadi.

Limfotsitlar sonining kamayib ketishi (*limfotsitopeniya*) nur kasalligida, virusli infeksiyalarda (masalan OIDS) va turli xil intoksikatsiyalarda uchraydi.

**Monotsitlar.** Monotsitlar qonning eng yirik hujayralari hisoblanadi. Ularning kattaligi surtmalarda 20 mkm gacha, qonda esa 9–12 mkm gacha bo'ladi. Monotsitlar soni etuk organizmda umumiy leykotsitlar miqdorining 6–8% ini tashkil etadi. Monotsitlar yadrosi shaklining turli xilda bo'lishi bilan xarakterlanadi – ko'pchilik hollarda yadro loviyasimon yoki taqasimon shaklga ega bo'ladi. Xromatin siyrak, note-kis to'r shaklida joylashib. Romanovskiy usuli bilan bo'yalganda qizg'ish binafsha rangga bo'yaladi. Ba'zan 1–2 ta oksifil bo'yalgan yadrocha ko'rinadi. Monotsitlar sitoplazmasi bazofil bo'yalish xususiyatiga ega bo'lib, ularning bazofilligi limfotsitlarga nisbatan ko'proq ifodalangandir.

Sitoplazma Romanovskiy usuli bilan qisman ko'k, qisman binafsha rangga bo'yilib, bu sitoplazmaga xarakterli ko'kish-binafsha tus beradi. Monotsitlar sitoplazmasida nafis maxsus azurofil donadorlik, ba'zan esa yirikroq bazofil bo'yaluvchi donadorlik ham uchrayishi mumkin. Elektron mikroskopda monotsitlar sitoplazmasining limfotsitlarga nisbatan hujayra organellariga ancha boy ekanligi ko'zga tashlanadi (rasm 4.4).

Mitoxondriyalar ko'p sonli bo'lib, endoplazmatik to'r va Golji komplekslari yaxshi taraqqiy etgan. Hujayra qobig'i ostida juda



ko'p pinotsitoz pufakchalar joylashib, ba'zan ularda fagotsitoz qilingan zarrachalar uchraydi. Bundan tashqari, sust elektron zichlikka ega bo'lgan, kattaligi 0,1–0,5 mkm keladigan donachalar ham bo'lib, ular yorug'lik mikroskopida ko'rinadigan azurofil donachalariga mos keladi. Bir hujayra sitoplazmasida 150 ga yaqin donacha bo'lishi mumkin. Donachalar tarkibida kislotali fosfataza, peroksidaza va arilsulfataza fermentlari bo'lib, ular donachalarning o'ziga xos lizosomalar ekanligidan dalolat beradi. Monotsitlar aktiv harakat qilish qobiliyatiga ega bo'lib, ularning asosiy vazifalaridan biri fagotsitozdir. Ular qonda 2–3 sutka davomida aylanib, so'ngra to'qimalarga o'tadi. To'qimalar va organlarda monotsitlar mikromuhit ta'siri ostida turli xil makrofaglarga (erkin makrofaglar, alveolyar makrofaglar, jigarda Kupfer hujayralari, suyakda osteoklastlar, nerv to'qimasida glial makrofaglar yoki mikroglia va boshqalarga) aylanadi.

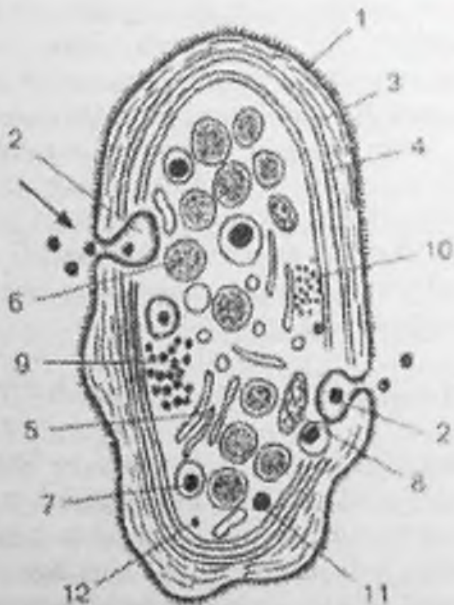
Barcha makrofaglarni monotsitlarning avlodi deb hisoblash mumkin. Shu tufayli monotsitlar mononuklear fagotsitlar sistemasining asosiy hujayralaridir.

## QON PLASTINKALARI – TROMBOTSITLAR

Qon plastinkalari eritrotsitlar va leykotsitlar bilan bir qatorda qonning uchinchi xil shaklli elementlarini tashkil etadi. Leykotsitlar va eritrotsitlardan farqli ravishda qon plastinkalari haqiqiy hujayralar bo'lmay, suyak ko'migidagi gigant megakariotsit hujayralari sitoplazmasining mayda (kattaligi 2–5 mkm) fragmentlaridir. Garchan *trombotsit* atamasi odam qon plastinkalariga nisbatan unchalik to'g'ri kelmasada, ammo klinik amaliyotda u juda keng qo'llaniladi. O'zida yadro saqlovchi va haqiqiy hujayralar bo'lgan trombotsitlar faqat tuban umurtqalilarda (masalan, amfibiylar, qushlar qonida) kuzatiladi va Reklengauzen hujayralari deb ataladi. Normal sharoitda qon plastinkalarining miqdori odamda 1 mm<sup>3</sup> qonda 200000 dan 300000 gacha (200–300x 10<sup>9</sup>/l) bo'ladi. Qon plastinkalari odatda yumaloq va oval shaklga ega bo'lib, ularda periferik, strukturaga

ega bo'lmagan zona – *gialomer* va markaziy, donador zona – *granulomer* tafovut etiladi.

Qon plastinkalari qonda turli shakllarda, ya'ni yosh, etuk, degenerativ va qari plastinkalar shaklida uchrashi mumkin. Yosh plastinkalar to'q binafsha rangga bo'yalgan granulomer zonaga va och pushti gialomer zonaga ega bo'ladi. Patologik holatlarda qonda degenerativ va gigant (kattaligi 7–9 mkm) plastinkalar uchraydi.



**Rasm 4.6.** Qon plastinkasi (trombotsit)ning sxematik ko'rinishi (elektron mikroskopda bo'ylama kesimi).

- 1 – plazmolemma glikokaliksi bilan; 2 – plazmolemma bilan bog'liq ochiq naychalar sistemasi; 3 – aktin mikrofilamentlari;  
 4 – mikronaychalar tutami; 5 – zich naychalar sistemasi; 6 – alfa-donachalar; 7 – delta-donachalar; 8 – mitoxondriya; 9 – glikogen donachalari; 10 – ferritin donachalari; 11 – lizosoma;  
 12 – mikroperoksisoma.

Elektron mikroskop ostida qon plastinkalarining ko'p sonli bo'rtmalar – psevdopodiyalarga egaligi ko'rinadi. Ularning soni va kattaligi plastinkalarning funksional holatiga bogliq bo'ladi. Donador zona yoki granulomerda organellalar, kiritmalar hamda turli kattalikka ega bo'lgan donachalar ko'rinadi (rasm 4.6).

Trombotsitlar plazmolemma qalin glikokalikska ega bo'lib, u psevdopodiyalarda va invaginatsiyalarda ham kuzatiladi. Glikokaliks glikoproteinlarida plastinkalarning adgeziya va agregatsiya jarayonlarida ishtirok etuvchi retseptorlar joylashadi. Trombotsitlar sitoskeleti yaxshi rivojlangan bo'lib, aktin mikrofilamentlari va mikronaychalar tutamlaridan iborat. Sitoskelet tuzilmalari trombotsitlarning shaklini saqlab turishda, o'siqlar va invaginatsiyalar hosil qilishda, endotsitoz va ekzotsitoz jarayonlarida muhim rol o'ynaydi. Bundan tashqari aktin ipchalari hosil bo'lgan qon trombinning siqilib, jipslashishida (retraksiyasida) ishtirok etadi.

Trombotsitlar gualomerida plazmolemma bilan bog'liq bo'lgan *ochiq kanallar sistemasi* bo'lib, u orqali plastinkalar moddalarni yutishi yoki o'z mahsulotini plazmaga chiqarishi mumkin. Bundan tashqari plazmolemma bilan bevosita bog'lanmagan (*yopiq*) *zich kanalchalar sistemasi* ham bo'lib, u to'da-to'da bo'lib joylashgan va o'zida amorf material saqlaydigan naychalardan tashkil topgan.

Granulomerda, ayniqsa yosh trombotsitlarda, organellalar: ribosomalar, mitoxondriyalar, endoplazmatik to'r va Golji komplekslari elementlari, mayda lizosomalar, mikroperoksisomalar, mikronaychalarni ko'rish mumkin. Ularning orasida to'da-to'da bo'lib yotgan glikogen zarrachalari (glikogen paketlari) va ferritin donachalari ham uchraydi. Bularning bari qon plastinkalarida sintetik jarayonlarining faol davom etayotganligini ko'rsatadi. Granulomerning asosiy tuzilmalari uning soni 60–120gacha bo'lgan maxsus donachalaridir. Donachalarning ikki asosiy turi farqlanadi – alfa- va delta-granulalar. Alfa donachalar eng ko'p sonli va yirik (300–500 nm) bo'lib, yorug'lik mikroskopida ham yaxshi ko'rinadi. Ular trombotsitlarning eng asosiy funksional donachalari bo'lib, tarkibida qon ivishida ishtirok etuvchi oqsillar, glikoproteinlar, trombotsitar o'sish

omillari, fermentlar, trombospondin va boshqalar boʻladi. Delta-granulalar kattaligi 250–300 nm boʻlgan zich tanachalar boʻlib, ichida eksentrik joylashgan oʻta zich magʻzi koʻrinadi. Donachalar tarkibida serotonin boʻlib, u asosan qon plazmasidan kirib, plastinkalarda toʻplanadi. Trombotsitlar qonda serotonin deposi sifatida xizmat qiladi. Bundan tashqari delta-donachalarda gistamin, adrenalın, yuqori konsentratsiyada  $Ca^{2+}$ , ADF, ATF va 10 ga yaqin qon ivish omillari boʻladi. Koʻrsatilgan donachalardan tashqari trombotsitlarda lambda-donachalar deb ataladigan mayda lizosomalar, hamda oʻzida peroksidaza fermenti tutuvchi mikroperoksisomalar ham boʻladi. Trombotsitlar faollashganda uning donachalaridagi mahsulot plazmolemma bilan bogʻliq ochiq kanalchalar orqali chiqariladi. Trombotsitlarda turli biologik faol moddalarning toʻplanishi ham endotsitoz yoʻli bilan shu sistema orqali amalga oshiriladi.

Trombotsitlar organizmda koʻp vazifalarni bajaradi, shu bilan birga ularning qon ivishida va shikastlangan tomir devorini tiklashda ishtirok etishi eng asosiy hisoblanadi. Fiziologik holatlarda odatda trombotsitlar sogʻlom tomirlar endoteliysiga yopishmaydi, shuning uchun tomir ichida tromb hosil boʻlmaydi. Tomirlar devorining shikastlanishi natijasida toʻqimalardan ajralib chiqqan ivish omillari trombotsitlarning tomirlar endoteliysining bazal membranasiga va kollagen tolalarga yopishishiga (adzeziya) olib keladi. Trombotsitlar donachalaridagi qon ivish omillari kanalchalar sistemasi orqali tashqariga chiqib, fibrin tolalari bilan birgalikda qon quyqasi – *trombni* hosil qiladi. Baʼzi kasalliklarda (masalan aterosklerozda) tomirlar endoteliysining jarohatlanishi tufayli tomir ichida tromblar hosil boʻlishi (*tromboz*) mumkin. Ayniqsa yurak va miya tomirlarining trombozi oʻta xavfli boʻlib, miokard infarktiga va miya insultiga olib kelishi mumkin.

Qon plastinkalarining soni simpatik nerv sistemasi qoʻzgʻalganda, haddan tashqari jismoniy harakatlarda, taloq olib tashlanganda va boshqa hollarda koʻpayib ketishi mumkin. Bu hol *trombotsitoz* deb ataladi. Plastinkalar sonining kamayishi – *trombotsitopeniya* ham turli kasalliklarda uchraydi.

Qon plastinkalarining yashash muddati qisqa bo'lib, o'rtacha 5–8 kunga teng. Qarigan trombotsitlar asosan taloqda yemiriladi. Ba'zi kasalliklarda taloqning bu funksiyasi kuchayib ketib (gipersplenizm), qonda trombotsitopeniyaga olib keladi.

**Gemogramma.** Gemogramma tushunchasi qon shaklli elementlarining miqdoriy nisbati, gemoglobin miqdori, eritrotsitlarning cho'kish reaksiyasi (SOE), gematokrit ko'rsatkichi va boshqalarni o'z ichiga oladi. Bu ko'rsatkichlar tibbiyot amaliyotida keng qo'llanib, ularni bilish har bir shifokor uchun muhim ahamiyat kashf etadi. Turli leykotsitlar protsent miqdorining nisbati leykotsitar formula yoki *Shilling formulasi* deb ataladi. Hozirgi vaqtda normal leykotsitlar formula ko'rsatkichlari qilib quyidagilar qabul qilingan.

Leykotsitlar miqdori 1 mm<sup>3</sup> qonda 3,8–9,0 ming ( $3,8-9 \times 10^9/l$ ) atrofida bo'ladi, shulardan: neytrofillar-65–70% ni (segmentyadrolilari-60–65% ni, tayoqcha yadrolilar-2–4% ni, yosh neytrofillar yoki metamielotsitlar 0–0,5% ni), eozinofillar-2–5% ni, bazofillar-0,5–1% ni, limfotsitlar-20–35% ni, monotsitlar-6–8% ni tashkil etadi.

## GEMOGRAMMANING YOSHGA QARAB O'ZGARISHI

Klinik praktikada gemogrammaniig yoshga qarab o'zgarishini bilish ham muhim ahamiyatga ega. Yangi tug'ilgan chaqaloqda eritrotsitlar soni  $6-7 \times 10^{12}/l$  bo'lib, 2 haftadan so'ng  $4,5-5,5 \times 10^{12}/l$  gacha kamayadi. Eritrotsitlar miqdori yana tobora kamayib 3–6 oylik chaqaloqda minimal darajaga ( $3,5-4,0 \times 10^{12}/l$ ) etadi. Yosh bolalarda eritrotsitlar soni birmuncha kamroq bo'lib, faqat balog'at yoshidagina voyaga etgan katta odamnikiga yaqinlashadi.

Leykotsitlar soni ham yoshga qarab turlicha bo'ladi. Yangi tug'ilgan chaqaloqlarda ular juda ko'paygan ( $10-28 \times 10^9/l$ ) bo'ladi. Ikkinchi haftaga kelib leykotsitlar soni  $9-15 \times 10^9/l$  gacha kamayadi. Organizm o'sishi davomida leykotsitlar miqdori sekin-asta kamayadi va balog'at yoshida voyaga etgan odamnikidek bo'lib qoladi. Yangi tug'ilgan bolalarda neytrofillar va limfotsitlarning nisbati voyaga etgan odamlarnikidek bo'ladi.

Ammo limfotsitlar soni tez oshadi va 4–5 sutkada neytrofillar bilan tenglashadi (birinchi fiziologik kesishuv). Limfotsitlar miqdoring oshuvi davom etadi va 1–2 yashar bolalarda ular 60–65% ni, neytrofillar esa 20–25% ni tashkil etadi. Soʻngra limfotsitlar soni sekin-asta kamayadi va 4 yoshli bolalarda ular yana neytrofillar bilan tenglashadi (ikkinchi fiziologik kesishuv). Limfotsitlarning kamayishi va neytrofillarning oshishi balogʻat yoshigacha davom etadi.

## LIMFA

Umurtqali hayvonlar organizmida qon tomirlar sistemasidan tashqari limfatik tomirlar mavjud. Bu nozik tomirlar ichidan sargʻimtir rangda oqsil tabiatiga ega boʻlgan va oʻz tarkibida shaklli elementlarni saqlagan suyuqlik – limfa oqadi. Limfa – limfoplazmadan va shaklli elementlardan iborat. Kimyoviy tuzilishi jihatidan limfoplazma qon plazmasiga yaqin, ammo limfoplazma tarkibida oqsillar ancha kam. Oqsil fraksiyalaridan albumin limfoplazmada globulindan birmuncha koʻpdir. Oqsillardan tashqari limfoplazmada fermentlar, neytral yogʻlar, oddiy karbon suv, erigan mineral tuzlar va mikroelementlar boʻladi.

Shaklli elementlari asosan limfotsitlar (95–98%), monotsitlardan tashkil topgan. Bundan tashqari, leykotsitlarning boshqa turlari, juda oz miqdorda eritrotsitlar ham uchraydi.

Limfa toʻqima va organlarning limfatik kapillyarlarida hujayra oraliq suyuqlik hisobiga hosil boʻladi va limfatik tomirlar orqali limfa tuguniga quyiladi. U yerdan limfa tomirlariga oʻtib va nihoyat venaga quyiladi. Shuning uchun 3 xil limfa suyuqligini tafovut qilish mumkin.

1. *Periferik limfa (limfa tugunigacha).*
2. *Oraliq limfa (limfa tugunidan oʻtgandan soʻng).*
3. *Markaziy limfa (koʻkrak qafasida joylashgan yirik limfatik tomirdagi limfa).*

Limfa tarkibi organizm holatiga qarab oʻzgarib turadi. Periferik limfa tomirlar bir uchi berk naychani eslatadi. Uning ichidagi

limfa suyuqligi limfoplazmadan tashkil topgan bo'lib, qon shaklli elementlari ko'rinmaydi. Limfa suyuqligi limfa tugunlaridan o'tish jarayonida limfotsitlarga boyiydi. Markaziy limfa tomirlaridagi limfa suyuqligi qon shaklli elementlarini ko'p tutadi.

## QON YARATILISHI (GEMOPOEZ)

Gemopoez qon shaklli elementlarining embrionda (embrional gemopoez) va etuk organizmda yaratilish (postembrional gemopoez) jarayonlarini o'z ichiga olib, ularni o'rganish klinik amaliyot uchun muhim ahamiyatga ega.

### Embrionda qon yaratilishi

Odam homilasida dastlabki qon hosil bo'lishi embrion taraqqiyotinin *sariqlik xaltasida* boshlanadi. Shunga o'xshash qisqa vaqt davom etadigan gemopoez va angiogenez (qon tomirlarining hosil bo'lishi) sariqlik qopining bo'rtmasi bo'lgan *allantoisda* ham kuzatiladi. Bu birinchi yoki angioblastik qon taraqqiyoti davridir. Sariqlik xaltasi devoridagi mezenxima hujayralari qon orolchalari shaklida ajralib chiqadi. Keinnchalik mezenxima hujayralari o'z o'siqlarini yo'qotib yumaloq shaklni oladi va qonning o'zak hujayralariga aylanadi.

Qon orolchalarining chekka qismlarida joylashgan mezenxima hujayralari esa, aksincha, yassilashadi va bo'lajak qon tomirlarining devorini hosil qiluvchi endotelial hujayralarga aylanadi. O'zak hujayralarning ma'lum bir qismi birlamchi qon hujayralariga differensiallashadi. Birlamchi qon hujayralari yirik, yumaloq va ovalsimon bo'lib, bazofil bo'yaladigan sitoplazmaga ega bo'ladi. Ular mitoz yo'li bilan bo'linib ko'payadi. Birlamchi qon hujayralarining keyingi takomili yoki differensiallanishi hujayralar sitoplazmasida gemoglobin to'planishi va yadroning kichrayib zichlanishi (piknoz) bilan xarakterlanadi. So'ngra yadro hujayradan siqib chiqariladi va nihoyatda birlamchi qon hujayralari megaloblast bosqichidan to'g'ridan-to'g'ri megalotsitlarga yoki birlamchi yirik eritrotsitlarga aylanadi. Sxematik tarzida bu protsessni quyidagicha ifodalash mumkin: *birlamchi*



*qon hujayrasi – megaloblast – megalotsit*. Shuni ta'kidlash kerakki, megaloblastik eritropoez normal sharoitda faqat embrional davridagina uchraydi, voyaga etgan organizmda esa faqat patologik holatlarda (kamqonlik, vitamin B<sub>12</sub> yetishmovchiligida) uchraydi. O'z yashash muddatini o'tagan megalotsitlar yemiriladi va tomirlarning endotelij hujayralari tomonidan fagotsitoz qilinadi. Qolgan birlamchi qon hujayralaridan, masalan, sariqlik xaltasi tomirlarida ikkilamchi eritrotsitlar rivojlana boshlaydi. Ularning taraqqiyoti megalotsitlar takomillashishidan farq qilib, sekinroq amalga oshadi va normotsit bosqichini o'taydi. Bu jarayon sxematik tarzida quyidagicha ifodalanadi: *birlamchi qon hujayralari* → *ikkilamchi eritroblastlar* → *polixromatofil normotsitlar* → *oksifil normotsitlar* → *ikkilamchi eritrotsitlar*. Taraqqiyot bosqichidagi barcha hujayralar ikkilamchi eritroblastlardan boshlab to ikkilamchi eritrotsitlargacha, megalotsitlarga nisbatan ancha kichik bo'ladi, ya'ni ularning kattaligi yetuk organizmdagi eritrotsitlarning kattaligiga yaqin keladi.

Dastlabki embrional davrida eritrotsitlar taraqqiyotining o'ziga xos xususiyati shundan iboratki, bu protsess sariqlik xaltasi tomirlarining ichida, ya'ni intravaskulyar amalga oshadi. Shu bilan birga bu davrda donador leykotsitlar ham taraqqiy qiladi – ularning takomili tomirlardan tashqarida, ekstravaskulyar joylashgan birlamchi qon hujayralaridan boshlanadi. Shuning bilan embrional taraqqiyotining birinchi davri, ya'ni angioblastik davr tugaydi. Embrional taraqqiyotning 4–5 haftasiga kelib sariqlik xaltasi atrofiyaga uchraydi va uning qon yaratish funksiyasi yo'qoladi. Shu vaqtdan boshlab xususiy embrional qon yaratilish davri boshlanadi. Eritrotsitlar va leykotsitlar jigar, taloq, timus, suyak ko'migi va limfa tugunlarida yaratiladi.

**Jigarda qon yaratilishi.** Embrional davrning 5 haftasidan boshlab jigar embrionda qon yaratilishi markazi bo'lib qoladi. Hosil bo'ladigan qon hujayralari sariqlik qopchasidan kelgan o'zak hujayralaridan rivojlanadi. Ular birlamchi qon hujayralariga aylanadi va yuqorida ko'rsatilgan bosqichlarni bosib o'tib ikkilamchi eritrotsitlarni beradi. Takomillashgan eritrotsitlar bilan bir paytda jigarda donador leykotsitlar, asosan takomillashgan

neytrofil va eozinofillar ham ko'riladi. Voyaga etgan organizmdan farqli o'laroq, bu protsess oraliq bosqichlarni tashlab o'tib, ya'ni mieloblast, promielotsit bosqichlarni o'tamasdan turib amalga oshadi. Sxematik tarzida donador leykotsitlar takomili quyidagicha bo'ladi. Birlamchi qon hujayrasi → etuk granulotsit. Bulardan tashqari, jigarda gigant hujayralar – megakariotsitlar ham rivojlanadi. Ular o'zidan trombotsitlar ajratib chiqaradi. Barcha elementlarning taraqqiyoti jigarda tomirlardan tashqarida, ya'ni ekstravaskulyar amalga oshadi. Jigarda qon yaratilishi asta-sekin susayib boradi va embrional taraqqiyotning oxiriga kelib butunlay to'xtaydi.

**Taloqda qon yaratilishi.** Embrional hayotning birinchi yarmida taloqda gemopoezning barcha hujayralari (eritrotsitlar, granulotsitlar, limfotsitlar, qon plastinkalari) taraqqiy etadi. Taloqda ekstravaskulyar qon yaratilishining manbai bo'lib mezenximadan takomillashuvchi o'zak hujayralar hisoblanadi. Homila tug'ilishi paytiga kelib taloqda eritro- va granulotsitopoez jarayonlari susayadi va butunlay to'xtaydi. Trombotsitopoez tug'ilgandan so'ng ozgina davom etib, u ham to'xtaydi. Taloq T va B limfotsitlarning keyingi takomillashuv va faoliyat ko'rsatuv a'zosi, hamda hayot muddati tugagan shaklli elementlarning (eritrotsitlar, qon plastinkalari) emiriladigan joyi bo'lib qoladi.

**Limfa tugunida qon yaratilishi.** Embrion taraqqiyotining uchinchi oyiga kelib limfa qopchasi devorining mezenximasidan harakatchan o'zak hujayralari ajralib chiqib boshlaydi. Mezenxima sintsiyisi retikulyar to'qimaga aylanib, bu to'qima orasida erkin hujayralar – limfoblastlar va limfotsitlar joylashadi. Limfa tuguni kurtaklarining dastlabki taraqqiyot davrlarida ularda eritroblastlar va mieloid elementlarining borligini ko'rish mumkin, biroq bu elementlarning ko'payishi limfotsitlar paydo bo'lishi bilan to'xtaydi.

**Bo'qoq bezida qon yaratilishi.** Timusda T-limfotsitlar yaratilishi homila takomilining 9–10 haftasidan boshlab, homila tug'ilgandan keyin ham davom etadi. Shu davrda timus retikulo-epitelial hujayralari orasiga dastavval jigardan, so'ngra suyak ko'migidan T-limfotsitlarning boshlang'ich hujayralari kelib

joylashadi. Ular timus mikromuhiti hujayralari ta'sirida T-ko'payib va differensiallanib, T-limfotsitlarni hosil qilaboshlaydi. Bu jarayon bola tug'ilgandan keyin yanada kuchayadi. Etuk organizmda timus T-limfotsitlarning asosiy va yagona yaratilish manbai bo'lib qoladi.

**Suyak ko'migida qon yaratilishi.** Suyak ko'migida qon yaratilishi embrion taraqqiyotining oxirgi oylarida boshlanib, homila tug'ilgandan keyin kuchayadi. Voyaga etgan organizmda suyak ko'migi eritrotsitlar, donali va donasiz leykotsitlar va qon plastinkalari yaratiladigan eng asosiy universal organ bo'lib qoladi. Suyak ko'migi timus va boshqa qon yaratuvchi organlariga o'zak hujayralarni stkazib beradi. Shu bilan birga u odamda B-limfotsitlarning asosiy taraqqiyot manbai hisoblanadi.

## VOYAGA ETGAN ORGANIZMDA QON YARATILISHI

Voyaga etgan organizmda qon yaratuvchi asosiy organlar qizil suyak ko'migi, taloq, limfa tugunlari va timus (ayrisimon bez, bo'qoq bezi) hisoblanadi. Barcha qon shaklli elementlari uchun yagona boshlang'ich hujayra qonning o'zak hujayralaridir (QO'H). O'zak hujayralarning mavjudligini kanadalik olimlar Mak Kullox va Till 1960-yilda isbot qildilar va bu bilan rus olimi A. A. Maksimovning qon hujayralari uchun yagona boshlang'ich hujayra mavjud ekanligi to'g'risidagi fikrini tasdiqladilar. Qonning o'zak hujayralari *plyuripotent* (plura – ko'p, potentia – imkoniyat) bo'lib, qon yaratilishining barcha yo'nalishlarida, ya'ni *eritrotsitopoez*, *granulotsitopoez*, *limfotsitopoez*, *monotsitopoez* va *trombotsitopoez* yo'nalishlarida rivojlana oladigan hujayralar sinfiga kiradi. Ularning asosiy xususiyatlari o'z-o'zini saqlab qolish qobiliyatining borligi, ko'payish imkoniyatiga egaligi va turli yo'nalishlarda rivojlana olishi hisoblanadi. O'zak hujayralar ma'lum bir miqdorda bo'lib, bo'linganida ham ularning soni o'zgarmay doimiy qoladi, ya'ni o'zak hujayra bo'linishi natijasida hosil bo'lgan ikki hujayraning faqat bittasigina takomillashishni davom ettirib, ikkinchisi o'zgarmay, o'zak hujayraligicha qoladi. Bu hujayralar tuzilishi

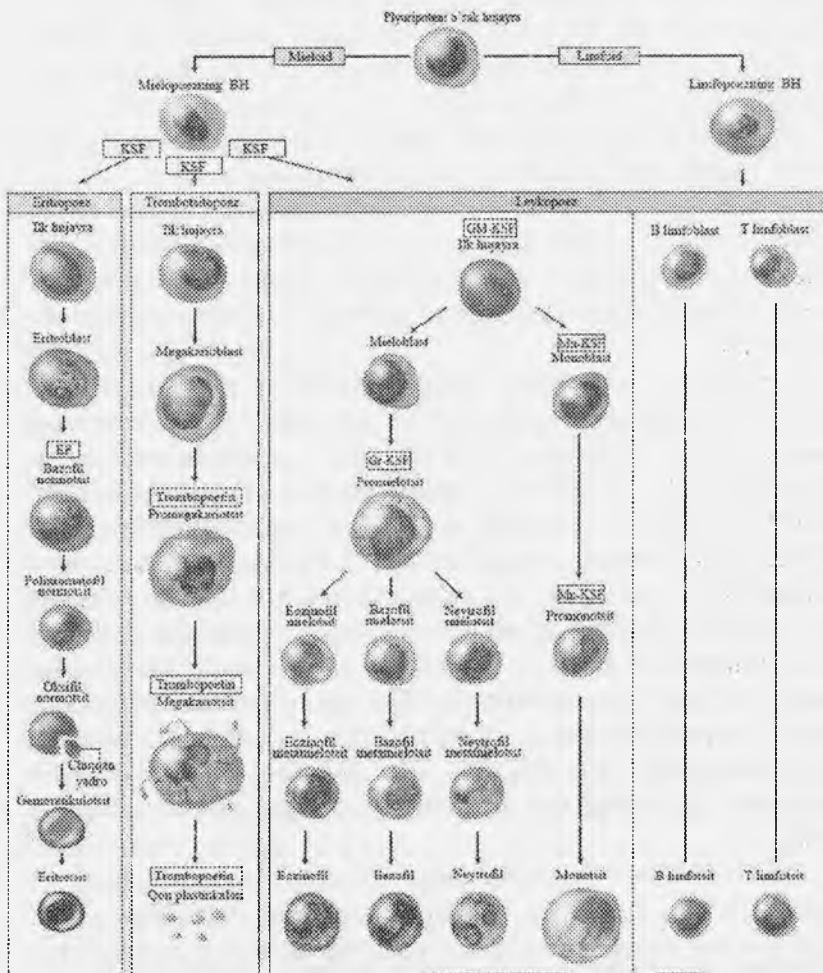
bo'yicha mayda qoramtir limfotsitlarga o'xshab ketadi. Hujayralar diametri o'rtacha 8–10 mkm bo'lib, sitoplazmasi tor. Hujayra organellalari va polisomal kam, erkin ribosomalar esa ko'p. O'zak hujayralarni o'rganish ularning *koloniyalar* (ma'lum bir yoki bir necha yo'nalishda takomil etuvchi hujayralar to'plami) ni hosil qilish xususiyati bilan chambarchas bog'liqdir. Ma'lum bir yoki bir necha yo'nalishlarda differensiallashuvchi hujayralar qatorini hosil qiluvchi *polipotent* (poli-ko'p) hujayralar *koloniya hosil qiluvchi birliklar* deb ataladi. Koloniyalar hosil bo'lishi monotsitlar, makrofaglar, dendritik va interdigitlovchi retikulyar hujayralar, T-limfotsitlar ishlab chiqaradigan *koloniyalarni stimullovchi (omillar) faktorlar* (KSF) ta'sirida amalga oshadi. Qonning o'zak hujayralari asosan ikki yo'nalishda differensiallanadi. Birinchi yo'nalishda yarim o'zak hujayra yoki mielopoezning boshlang'ich hujayrasi (MBH) hosil bo'ladi. Bu hujayra hali *polipotent* bo'lib, eritro-, granulo-, mono- va megakariot-sitopoezlar yo'nalishida differensiallanadi. Ikkinchi yo'nalishda boshqa yarim polipotent o'zak hujayra yoki limfositopoezning boshlang'ich hujayrasi (LBH) hosil bo'ladi. U o'z navbatida T- va B-limfositopoezlar yo'nalishida differensiallanish qobiliyatiga ega. Yarim o'zak hujayralar (MBH, LBH) dan tashqari gemopoezning har bir qatori uchun xos bo'lgan boshlang'ich *unipotent* hujayralar ham mavjud. Masalan, eritrotsitlarning (EBH), neytrofillarning (NBH), bazofillarning (BBH), eozinofillarning (EOBH), monotsitlarning (MNBH), megakariotsitlarning (MGBH), T- va B-limfotsitlarning (TIBH, BIBH) o'z boshlang'ich hujayralari bor. Ulardan o'z navbatida morfologik jihatidan identifikatsiya qilinishi mumkin bo'lgan blast hujayralar – eritroblastlar, monoblastlar, mieloblastlar, megakarioblastlar, T- va B-limfoblastlarga differensiallashadi.

Shunday qilib, gemopoez jarayonida turli hujayralar sinflari mavjudligi ko'riladi: o'zak (yoki plyuripotent) hujayralar, yarim o'zak (polipotent) hujayralar (MBH va LBH), unipotent hujayralar (EBH, EOBH, NBH, BBH, MNBH, MGBH, TIBH, BIBH), blast hujayralar, etiluvchi hujayralar, yetuk hujayralar. O'zak hujayralardan boshlab to yetuk qon shaklli elementlari hosil bo'lguncha

kechadigan jarayon qon yaratuvchi a'zolarida mavjud bo'lgan mikromuhit ta'sirida bo'ladi. Mikromuhitni hosil qiluvchi asosiy elementlar bo'lib retikulyar, interdigitik, dendritik hujayralar, monotsitlar va makrofaglar hisoblanadi.

Bo'qoq bezi yoki timusda esa bu jarayonda retikuloepitelial hujayralar asosiy rol o'ynaydi. Mikromuhit hujayralari o'zak yoki yarim o'zak hujayralarining qon shaklli elementlariga differensialanishini ta'minlovchi biologik aktiv moddalar (asosan KSFlar va interleykinlar) ishlab chiqaradi. Bulardan tashqari gemopoez jarayonlarida eritropoezda aktiv ishtirok etuvchi eritropoetin, trombositopoezda qatnashuvchi trombopoetin va T-limfotsitlarning hosil bo'lishida aktiv rol o'ynaydigan timik gormonlar muhim o'rin tutadi.

Gemopoez jarayoni to'g'risida ko'p nazariyalar yaratilgan. Ularni polifiletik (ya'ni bir necha o'zak hujayralari mavjudligini tan oluvchi), dualistik (ikki o'zak hujayrasi mavjud deyvuchi) va unitar (yagona o'zak hujayrasi borligini tan oluvchi) nazariyalarga bo'lish mumkin. Hozirgi paytda barcha talablarga javob beradigan qon yaratilishi nazariyasi unitar nazariya hisoblanadi. Bu nazariya olib borilgan eksperimental ishlar natijasida rivojlandi va mustahkamlandi. Unitar nazariya bo'yicha barcha qon elementlari uchun yagona plyuripotent o'zak hujayrasi mavjud. Bu hujayra qonning barcha shaklli elementlari uchun eng bosh hujayra hisoblanadi. Gemopoez jarayonini shartli ravishda ikki to'qimada – mieloid va limfoid to'qimalarda kechadi deb hisoblanadi. Mieloid to'qimada asosan eritro-, granulo-, mono- va megakariotsitopoezlar sodir bo'ladi. Bu to'qimaga asosan qizil suyak ko'migi kiritiladi. Limfoid to'qimaga esa timus, taloq, limfa tugunlari va boshqa limfoid tuzilmalar kirib, bu yerda limfotsitlar va plazmatik hujayralar hosil bo'lishi kuzatiladi. Ammo bu ikkala to'qimaning ajratilishi juda shartli bo'lib, ular ichki muhit to'qimasining faqat bir qismidir. Gemopoez sxematik tarzda 4.7-rasmda keltirilgan .



**Rasm 4.7. Gemopoezning sxematik ko'rinishi.**

BH – boshlang'ich hujayra. KSF – koloniyalarni stimullovchi faktor. EP – eritropoetin. GM-KSF – granulotsit-monotsitlarni KSF.

Gr-KSF – granulotsitlarni KSF. Mn-KSF – monotsitlarni KSF.

**Eritrotsitopoez yoki qizil qon tanachalarining taraqqiyoti.** Qizil qon tanachalari yoki eritrotsitlar voyaga etgan organizmda qizil suyak ko'migida taraqqiy etadi. Ular uchun barcha qon

hujayralari kabi, boshlang'ich hujayra bo'lib, o'zak hujayrasi hisoblanadi. O'zak hujayralar o'z navbatida mielopoezning boshlang'ich hujayralari tomon differensiallashib, bu hujayralardan keyinchalik granulotsitopoez, eritrotsitopoez va megakariotsitopoez boshlanadi. Morfologik jihatidan aniqlangan eritrotsitopoezning dastlabki hujayrasi eritroblastlardir.

Eritrotsitopoez protsessi sxematik tarzda quyidagicha ifodalanishi mumkin: *o'zak hujayra* -> *mielopoezning boshlang'ich hujayrasi* -> *eritroblast* -> *pronormotsit* -> *bazofil normotsit* -> *polixromatofil normotsit* -> *oksifil normotsit* -> *gemoretikulotsit* -> *eritrotsit*.

*Eritroblast* – eritrotsitlar taraqqiyotining morfologik jihatdan aniqlanishi mumkin bo'lgan eng yosh hujayrasi. Odatda, eritroblast hujayrasi ancha yirik bo'ladi (20–25 mkm), ammo ba'zida mayda hujayralarni (12–15 mkm) uchratish mumkin. Eritroblast yadrosi tekis to'r shaklida joylashgan nozik xromatin ipchalaridan iborat bo'lib, sitoplazmasida gemoglobin ham, donachalar ham bo'lmaydi. Romanovski usuli bilan bo'yalgan sitoplazma to'q ko'k rangni oladi. Elektron mikroskop ostida eritroblast sitoplazmasi o'z tuzilishi bilan differensiallashmagan blast hujayrasini eslatadi, biroq undan farqli o'laroq ko'proq elektron zichlikka ega bo'ladi. Eritroblastlarda hujayra organellalari kam sonli bo'lib, erkin joylashgan ribosoma va polisomalarda juda ko'p uchraydi. Ular mitotik yo'l bilan bo'linib ko'payadi va keyingi takomillanish bosqichiga- pronormotsitlarga o'tadi.

*Pronormotsitlar* eritroblastlarga nisbatan kichikroq (12- 18 mkm) bo'lib, ularning yadrosi zichroq tuzilishga ega. Pronormotsit sitoplazmasi intensiv bazofil bo'yalish xususiyatiga ega. Elektron mikroskop ostida pronormotsit sitoplazmasi eritroblastlarga nisbatan zichroq bo'lib, bu zichlik hujayra sitoplazmasida sintez qilina boshlagan gemoglobin hisobiga bo'ladi. O'ta kattalashtirilganda sitoplazmada erkin holda yoki mayda pufakchalar ichida joylashgan ferritin zarrachalarini ko'rish mumkin. Ferritin yuqori molekulyar temir saqlovchi oqsil bo'lib, gemoglobin sintezida ishtirok etadi. Takomillanish davomida sitoplazmada gemoglobinning ko'payib borishi



pronormotsitlarning keyingi taraqqiyoti bosqichi -- normotsitlar bosqichiga o'tganidan darak beradi.

*Normotsitlar* – 8–12 mkm kattalikka ega bo'lgan hujayralar bo'lib, o'z sitoplazmalarida gemoglobinning qay darajada to'planganligi va yadro tuzilishining o'zgarishiga qarab, birin-ketin keladigan uch bosqichga – bazofil, polixromatofil va oksifil normotsitlarga bo'linadi.

Bazofil normotsit hali bo'linish qobiliyati saqlangan, ammo kichraygan va dag'al tuzilishga ega yadroli hujayra. Sitoplazmada gemoglobin hosil bo'lishi yadro atrofidan boshlanib, asta-sekin butun sitoplazmaga tarqaladi.

*Polixromatofil normotsit* bosqichiga kelib sitoplazma o'zida gemoglobin to'planganligi tufayli polixromaziya xususiyatiga ega bo'ladi. Romanovskiy usuli bilan bo'alganda polixromatofil normotsitlar sitoplazmasi havorang-pushti tusni oladi. Yadro radial tuzilishga ega bo'lib, unda to'q va zich tuzilishga ega xromatin tuzilmalari ochroq paraxromatinli joylar bilan bir-birlaridan ajralib turadi. G'ildiraksimon yadro deb nomlanuvchi bu xildagi yadroning bo'lishi normotsit hujayralari uchun tipik hol hisoblanadi.

*Oksifil normotsitlar* juda ham zichlashgan yadroga ega bo'lib, bu yadro o'zining tipik g'ildiraksimon ko'rinishini yo'qotib o'z tuzilishi jihatidan ko'proq piknotik yadroga yaqinroq turadi. Hujayralar sitoplazmasi o'zida gemoglobin saqlashi tufayli Romanovskiy usulida bo'alganda eritrotsitlarga o'xshab pushti rangga ega bo'ladi.

Eritrotsitopoez jarayonida hujayralar sitoplazmasi va yadrosida ma'lum bir o'zgarishlar ro'y beradi. Yadro kichrayadi, yumaloq shaklni oladi, shu bilan birga xromatinning zichlashuvi va yadrochanning yo'qolib ketishi kuzatiladi. Sitoplazmada gemoglobin moddasining to'planishi tufayli uning zlektron zichligi oshib boradi va gomogen tusni oladi. Mitoxondriyalar kichrayadi va ularning soni kamayadi. Golji kompleksi kichrayib boradi va oksifil normotsitlarda juda ham kam uchraydi. Oksifil normotsit bosqichiga kelib, yadro hujayra chekkasiga qarab suriladi. Keyinchalik yadro ingichka sitoplazma qavati (qalinligi

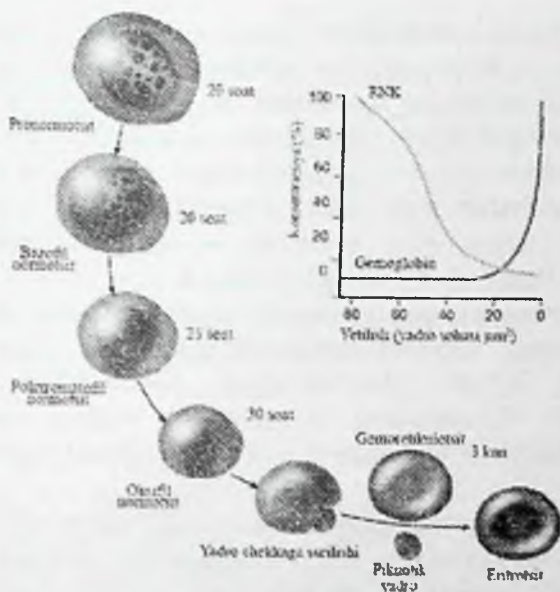
taxminan 30 nm) bilan birgalikda hujayradan chiqib ketadi. Itarib chiqarilgan yadro darhol suyak ko'migidagi makrofaglar tomonidan qamrab olinib, fagotsitozga uchraydi.

O'z yadrosini yo'qotgan oksifil normotsit *yosh eritrotsitga* yoki *gemoretikulotsitga* aylanadi. Elektron mikroskopda ko'rilganda gemoretikulotsitlarda oz miqdorda hujayra organel-larining-mitoxondriyalar, vakuolalar va ribosomalarning saqlanib qolganligini ko'rish mumkin. Ular gemoretikulotsitlarni supravital bo'yalganda ko'rinadigan donador-ipli tuzilmalarni beruvchi elementlar hisoblanadi.

Keyingi takomillanish davomida gemoretikulotsitlardagi hujayra organellalarining qoldiqlari yo'qolib ketadi va ular eritrotsitlarga aylanadi.

Rivojlanayotgan hujayralarda gemoglobin sintez qilinishi murakkab jarayon bo'lib, bunda normotsitlarning hujayra organel-lalari, xususan mitoxondriyalar aktiv ishtirok etadi. Gemoglobin hosil bo'lishi uchun lozim bo'lgan plastik materiallardan muhimi temir hisoblanadi. Temir atomlari rivojlanayotgan hujayralarga temirning oqsillar bilan hosil qilgan birikmasi-transferrin shaklida etkazib beriladi.

Bundan tashqari, elektron mikroskopik tekshirishlar natijasida suyak ko'migi makrofaglaridagi ferritin shaklidagi temir birikmasi eritrotsitopoez hujayralariga refeotsitoz yoki pinotsitoz yo'li bilan o'tishi ham topilgan. Suyak ko'migi makrofaglari, qari, emirilayotgan eritrotsitlardagi gemoglobinni yutib, so'ngra uni ferritin shaklida yosh, taraqqiy etuvchi normotsitlarga etkazib beradi. Suyak ko'migida makrofag hujayrasining atrofida joylashgan rivojlanayotgan normotsitlarni ko'rish mumkin, ular birgalikda «eritroblastik orolchalar» deb nomlangan hujayra gruppalarini tashkil etadi. Bu orolchalarda markazda joylashgan makrofag normotsitlar uchun o'ziga xos «enaga – hujayra» vazifasini o'taydi.



**Rasm 4.8. Eritronning sxematik ko'rinishi. Sitoplazmada gemogloblin miqdori oshgan sari RNK kamayib boradi.**

Eritrotsitopoetik elementlar juda tez bo'linib ko'payish xususiyatiga ega. Dastlabki, morfologik jihatdan boshqa elementlardan ajratilishi mumkin bo'lgan eritropoez hujayra – eritroblastdan boshlab, to gemoretikulotsit bosqichigacha bo'lgan hujayralar *eritron* termini bilan umumlashtirib yuritiladi (rasm 4.8).

Eritroblastlar, pronormotsitlar va bazofil normotsitlar mitoz yo'li bilan ko'payish qobiliyatiga ega bo'lgan hujayralar bo'lib, polixromatofil va oksifil normotsitlar esa o'z bo'linish qobiliyatini yo'qotgan hujayralardir.

Eritroblastdan to oksifil normotsit hujayasigacha bo'lgan takomillashish davri taxminan 24–48 soatga teng. Normotsitlardan gemoretikulotsitlar hosil bo'lishi esa taxminan 48–72 soat ichida amalga oshadi. Gemoretikulotsitlar darhol qon aylanishi doirasiga tushmay, 48–72 soatcha suyak ko'migida etilishni davom ettiradi va yetuk eritrotsitlarga aylanadi.

Eritrotsitopoz murakkab jarayon bo'lib, eritroblastik elementlarning ko'payishi va ularda gemoglobin sintezining borishi endokrin va neyrogumoral yo'llar orqali boshqariladi. Eritrotsitopozni boshqaruvchi muhim faktorlardan biri buyrakda va jigarda ishlab chiqariladigan eritropoetin moddasidir. Eritrotsitlar takomillashishining normal kechishi uchun organizmda vitamin V<sub>12</sub>, temir, mis va boshqa mikroelementlarning etarli darajada bo'lishi muhim ahamiyatga ega.

**Granulotsitopoz yoki donador leykotsitlarning takomillashishi.** Sxematik ravishda granulotsitopoz quyidagicha ifodalaniadi: *o'zak hujayra* → *mielopoezning boshlang'ich hujayrasi* → *mieloblast* → *promielotsit* → *mielotsitlar* → *metamielotsitlar* → *tayoqcha yadroli leykotsitlar* → *etuk yoki segment yadroli leykotsitlar*.

*Mieloblast* – granulotsitopoz jarayonida morfologik jihatdan aniqlanishi mumkin bo'lgan eng yosh hujayra. Uz tuzilishni jihatidan mieloblastlar differensiallashmagan blastlarga o'xshab ketadi.

Mieloblastlar elektron mikroskopda ko'rilganda ularning sitoplazmasi erkin holda yotgan ribosomalar va polisomalarga boy ekanligi, sitoplazmada kam sonli dumaloq mitoxondriyalar va dag'al endoplazmatik to'r borligi ko'zga tashlanadi. Golji kompleksi ba'zi bir hujayralarda yaxshi rivojlangan bo'lib, yadroga yaqin erda joylashgan.

*Promielotsitlar* – donador leykotsitlariing takomillashishida mieloblastlardan keyin keladigan hujayra bosqichidir (rasm 4.9). Promielotsitlar kattaligi 12–18 mkm bo'lgan hujayralar bo'lib, sitoplazmalarida morfologik jihatdan bir-biridan tubdan farq qiluvchi donadorlik paydo bo'lishi tufayli uch alohida turga – neytrofil, eozinofil va bazofil promielotsitlarga bo'linadi.

Neytrofil promielotsitlar dumaloq yoki oval shaklga ega, ularning sitoplazmasi Romanovskiy usuli bilan bo'yalganda ko'k binafsha tusni oladi va turli xil donadorlik tutadi. Kattaligi har xil bo'lgan donachalarni asosan ikki gruppaga ajratish mumkin. Birinchi xil donachalar yirikroq bo'lib, o'z bo'yalish xususiyatlari bilan azurofil donachalarga o'xshaydi. Bu donachalar promielotsit bosqichida ko'pchilikni tashkil etib, ularning soni neytrofil

hujayralarning rivojlanishi davomida kamayib boradi. Ikkinchi xil donachalar kam sonli va maydaroqdir. Elektron mikroskop ostida promielotsitlar sitoplazmasida ko'p sonli kengaygan endoplazmatik to'r kanalchalari, yaxshi rivojlangan Golji kompleksi borligi aniqlangan. Promielotsit hujayralarining sitoplazmasida sintetik protsess, ya'ni donadorlik shakllanishi amalga oshib, bu protsess endoplazmatik to'rda sintez qilingan mahsulotlarning Golji kompleksi tuzilmalarida donachalar shakliga kelishidan iborat. Shuni ta'kidlab o'tish kerakki, neytrofil hujayralarida uchraydigan birlamchi yoki azurofil donachalar asosan promielotsit bosqichida shakllanadi (rasm 4.9).



**Rasm 4.9. Neytrofil granulotsitopoez bosqichlari sxemasi.**

Eozinofil promielotsitlar o'z sitoplazmasida eozin bilan bo'yalgan va neytrofil donachalariga nisbatan yirikroq bo'lgan donachalar tutishi bilan ajralib turadi. Elektron mikroskop ostida eozinofil promielotsitlar sitoplazmasida juda yaxshi taraqqiy etgan endoplazmatik to'r va Golji kompleksi borligi diqqatni tortadi. Golji kompleksi tuzilmalarida xuddi neytrofil promielotsitlarda ko'rilganidek donachalar shakllanishi jarayonining turli bosqichlarini uchratish mumkin. Promielotsitlar sitoplazmasidagi eozinofil donachalar bir xil tuzilishga ega bo'lmay, ularni asosan ikki xilga ajratish mumkin. Donachalarning bir qismi yumaloq yoki ovalsimon bo'lib, kattaligi 0,8–1,2 mkm keladi. Ularning asosiy moddasi uncha zich bo'lmagan gomogen mahsulotdan iborat bo'lib, tashqi tomondan membrana bilan qoplangan. Ikkinchi xil donachalar cho'zinchoq yoki ellipssimon shaklga ega

bo'lib, ularning markazida yoki sal chetroqda yuqori elektron zichlikka ega bo'lgan tuzilmalar ko'rinadi. Bu tuzilmalarning shakli turli-tuman, ya'ni trapetsiya, to'g'ri to'rtburchak, kristalloid va hokazo bo'lishi mumkin. Ikkinchi xil donachalar tipik eozinofil donalari bo'lib, ularning soni promielotsit bosqichida nisbatan kamroq bo'ladi va rivojlanishi davomida oshib boradi.

Bazofil promielotsitlar nisbatan maydaroq bo'lib, ular sitoplazmasida yirik to'q ko'k yoki qo'ng'ir rangga bo'yalgan bazofil donachalar bo'lishi bilan xarakterlanadi. Elektron mikroskop ostida bu hujayralarda Golji kompleksi va endoplazmatik to'rning yaxshi takomil etgani va hujayra sitoplazmasida donachalar shakllanishi ko'rinadi. Bazofil promielotsitlar donachalari yirikroq bo'lib (kattaligi 1,3 mkm gacha), ularning mayda zarralardan yoki lamellyar tuzilmalardan iborat ekanligi aniqlangan. Promielotsitlar, qaysi turga mansub ekanligidan qat'i nazar, yirik ovalsimon yoki botiqlikka ega bo'lgan yadroga egadirlar. Yadro xromatini mieloblastlarnikiga nisbatan ancha zichroq joylashgan bo'lib, yadro membranasi ostida zichlashgan qavat hosil qiladi. Mitoxondriyalar promielotsitda kam sonli va dumaloq shaklga ega bo'lib, ularning matriksi donador modda bilan to'lib turadi. Promielotsitlardan mielotsitlar hosil bo'ladi.

*Mielotsitlar* bir oz maydaroq bo'lib (10–17 mkm), ular ham xuddi promielotsitlar singari o'z sitoplazmasidagi donadorlikning tuzilishi va bo'yalish xususiyatlariga qarab uch turga – neytrofil, eozinofil va bazofil mielotsitlarga bo'linadi. Neytrofil mielotsitlar sitoplazmasi promielotsitlarga nisbatan ancha sust bazofil bo'yilib, Romanovski usulida ko'k-qizg'ish tusda bo'ladi.

Elektron mikroskopik va sitoximik tekshirishlar odamning suyak ko'migidagi neytrofil mielotsitlarda asosan ikki xil donachalar mavjudligini va bu donachalar o'zaro fermentativ xossalari bilan farqlanishini ko'rsatadi.

Neytrofil mielotsitlarda ham promielotsit bosqichidagi kabi yaxshi taraqqiy etgan endoplazmatik to'r va Golji kompleksi joylashgan bo'lib, bu hujayrada aktiv ravishda ikkilamchi donachalar hosil bo'lishi amalga oshayotganligidan dalolat beradi.



Eozinofil va bazofil mielotsitlar, asosan, ularning sitoplazmasidagi donadorlikni mustasno etganda neytrofil mielotsitlardan deyarli farq qilmaydi. Eozinofil mielotsitlar sitoplazmasini sariq-qizg'ish donachalar to'ldirib, bu donachalarning ultrastrukturasi promielotsitlar bosqichida ta'riflanganidek. Faqat shuni qayd qilish kerakki, mielotsit bosqichida o'zida kristalloid tuzilma saqlaydigan tipik eozinofil donachalarning miqdori ancha ko'paygan bo'ladi.

Bazofil mielotsitlarning donachalari yirik bo'lib, elektron mikroskopda ularning plastinkasimon yoki donador tuzilishga ega ekanligi va tashqi tomondan qalinligi 5–6 mkm keladigan membrana bilan qoplanganligi aniqlangan.

Bazofil mielotsitlarda endoplazmatik to'r va Golji kompleksi neytrofillarga nisbatan sustroq takomillashgandir.

Granulotsitlarning rivojlanishi davomida, ya'ni ular yosh metamielotsit va tayoqcha yadroli leykotsit bosqichiga o'tganida yadro va hujayra sitoplazmasida ma'lum o'zgarishlar ro'y berib, bu o'zgarishlar granulotsitlarning ko'rsatilgan uch turi uchun ham umumiydir. Metamielotsit bosqichida yadroning shakli o'zgaradi – unda botiqlik paydo bo'lib, bu botiqlik yadroga tatsasimon shaklni beradi. Shu bilan birga yadro xromatini zichlashadi va xromatin ipchalari yo'g'onlashib dag'allashadi.

Elektron mikroskopda ko'rilganda metamielotsitlarda hujayra organellalarining reduksiyaga (ya'ni teskari taraqqiyotga) yuz tutganligini ko'rish mumkin. Endoplazmatik to'r va Golji kompleksi kam sonli bo'lib qoladi. Bu hol metamielotsitlar bosqichiga kelib hujayrada donadorlik hosil bo'lish jarayonining ancha sustlashganligidan yoki butunlay to'xtaganidan darak beradi. Sitoplazmaning asosiy qismini donadorlik to'ldirib, bu donadorlikning tuzilishi neytrofil, eozinofil va bazofil metamielotsitlarning har birida o'ziga xosdir.

Takomillashish davomida yadrodagi botiqliklar chuqurlashib boradi va yadroni alohida bir-biri bilan ingichka qismlar orqali bog'lanadigan bo'laklarga bo'ladi va natijada yetuk yoki segment yadroli granulotsitlar hosil bo'ladi.



Granulotsitopoez jarayoni davomida yosh hujayralar – promielotsitlar, mielotsitlar mitoz yo‘li bilan bo‘linib ko‘payadi. Metamielotsit va tayoqcha yadroli granulotsitlar bo‘linish qobiliyatini yo‘qotgan hujayralardir. O‘zak hujayradan etuk granulotsit hosil bo‘lishi uchun taxminan 7,5–11,5 sutka vaqt talab etiladi. Voyaga etgan granulotsitlar darhol qonga chiqmay, suyak ko‘magida 2–3 sutka ushlanib qoladi va so‘ngra sinusoid kapillyarlardagi endotelial yoriqlardan qonga o‘tadi.

**Trombotsitopoez.** Trombotsitlar yoki qon plastinkalarining hosil bo‘lishi suyak ko‘migida amalga oshadi. 1906-yildayoq Obrazsov va Rayt qon plastinkalari suyak ko‘migidagi gigant hujayralar – megakariotsitlar sitoplazmasining bo‘laklari ekanligini aytib o‘tgan edilar. Obrazli qilib aytganda, “suyak ko‘migi gigantlari eng mayda qon hujayralarini yaratadi”.

Sxematik ravishda trombotsitopoez mana bunday ifodalanadi: *o‘zak hujayra* → *mielopoezning boshlang‘ich hujayrasi* → *megakarioblast* → *promegakariotsit* → *megakariotsit* → *qon plastinkalari* (trombotsitlar). Megakarioblastlar o‘z morfologik xususiyatlari bilan differensiallanmagan blast hujayralarga o‘xshab ketadi. Ular ancha yirik (15–25 mkm) bo‘lib, dumaloq yoki ovalsimon shaklga ega. Sitoplazma Romanovskiy usuli bilan bazofil bo‘yalib, to‘q ko‘k rangni oladi va o‘zida hech qanday donadorlik saqlamaydi.

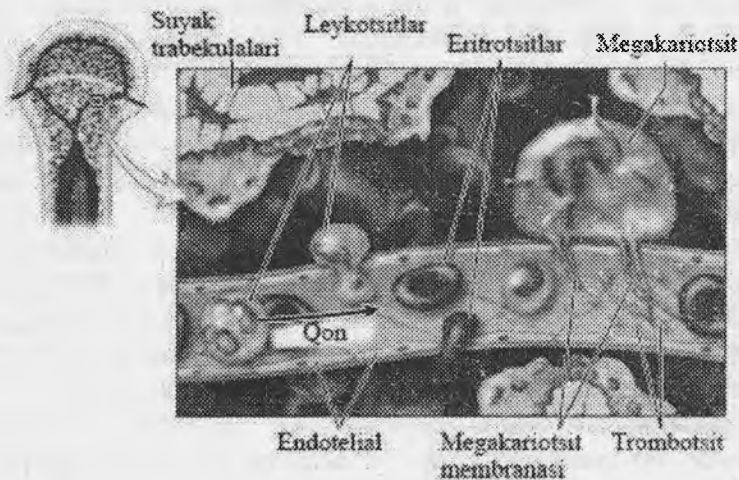
Elektron mikroskopda megakarioblastlar sitoplazmasining erkin holda joylashgan ribosoma va polisomalarga boy ekanligini, mitoxondriyalar, endoplazmatik to‘r kanalchalarining esa juda kam sonli bo‘lishini ko‘ramiz. Megakarioblastlar takomillashishi davomida promegakariotsitlar hosil bo‘lib, ular megakarioblastlarga nisbatan ancha yirikroqdir. Ularning yadrosi bir necha botiqliklarga ega bo‘lishi tufayli o‘zining yumaloq shaklini yo‘qotib, bo‘g‘imlarga bo‘lina boshlagan bo‘ladi. Shu bilan bir vaqtda yadro xromatinining zichlashishi ham qayd etiladi.

Elektron mikroskopda promegakariotsitlar sitoplazmasida ancha yaxshi taraqqiy etgan hujayra organellalari, donachalar va vakuolalar borligi ko‘zga tashlanadi. Shu bilan birga hujayra sitoplazmasining markaziy qismida – endoplazmada organellalar

joylashganligi va periferik qismi – ektoplazma organelalaridan xoli bo‘lib, yakka-yarim vakuolalar va donachalar saqlashi diqqatni tortadi. Promegakariotsitlar yadrosi yirik bo‘lib, bir necha bo‘g‘imlardan iboratligi tufayli noto‘g‘ri shaklga ega bo‘ladi. Bu bo‘g‘imlar segment yadroli leykotsitlardagi yadro bo‘laklaridan farq qilib, bir-biri bilan ingichka yadro ko‘prikchalari bilan bog‘lanmay, balki uzluksiz tutashib ketgandir.

Rivojlanish davomida hujayra sitoplazmasida donadorlik ko‘payadi, shu bilan birga sitoplazmadagi kanalchalar ko‘payib, ular sitoplazmani alohida bo‘lakchalarga bo‘ladi. Bu kanalchalar demarkatsion membranalar ham deb yuritilib, bo‘lg‘usi qon plastinkalarining ajralib chiqish chegaralarini belgilab beradi.

Megakariotsitlar yirik hujayralardir, ularning o‘rtacha diametrlari 60 mkm bo‘lib, bu hol ularning suyak ko‘migining *gigant* hujayralari deb atalishi uchun asos bo‘lib hisoblanadi. Voyaga yetgan megakariotsitlar sitoplazmasi oksifil bo‘yalib, unda juda ko‘p sonli mayda azurofil donachalar ko‘zga tashlanadi. Megakariotsitlar yadrosi turli xil shakllarga ega bo‘lishi mumkin. Yadro 4–5, ba‘zan undan ham ko‘proq bo‘laklardan iborat bo‘lib, ular bir-biriga tutashgan holda joylashadi va yadroning noto‘g‘ri shaklga ega bo‘lishini belgilaydi. Elektron mikroskopda ko‘rilganda megakariotsit sitoplazmasining kattaligi 0,2–0,4 mkm keladigan donachalarga boy ekanligi, ulardan tashqari sitoplazmada erkin joylashgan ribosomalar, yumaloq mitoxondriyalar va vakuolalar borligi ko‘zga tashlanadi. Megakariotsitlardan qon plastinkalari hosil bo‘lishi quyidagicha bo‘ladi. Dastavval sitoplazmadagi kanalchalar soni ko‘payadi va ular uzunlashib, uzluksiz yoriqlar shaklini oladi. Bu kanalchalar yoki *demarkatsion membranalar* kengayib, sitoplazmani mayda (kattaligi 2–5 mkm) bo‘lakchalarga bo‘ladi. So‘ngra har bir mayda bo‘lakcha sitoplazmadan ajralib chiqib, mustaqil elementga – qon plastinkasiga aylanadi. Ajralib chiqqan trombositlar suyak ko‘migining sinusoid qon kapillyarlari orqali qonga o‘tadi (rasm 4.10). Megakarioblastdan megakariotsit hosil bo‘lish jarayoni o‘rtacha 25 soat ichida sodir bo‘ladi.



**Rasm 4.10.** Trombotsitlar, eritrotsitlar va leykotsitlarning suyak ko'migida qonga o'tishi (sxema).

Megakariotsitlarning hayot muddati esa o'rtacha 10 kunga teng. Megakarioblastlar bo'linib, megakariotsitlar hosil qilishi davomida yadrodagi DNK miqdori bir necha baravar oshadi, natijada, megakariotsitlar yadrosidagi xromosomalar soni 92, ba'zida 184 ga teng bo'ladi, ya'ni megakariotsitlar yadrosi o'zida xromosomalarning poliploid sonini saqlaydi. Bir megakariotsit sitoplazmasi hisobiga taxminan 16 mingga yaqin qon plastinkasi hosil bo'lishi mumkin. Trombotsitlar hosil bo'lishi jarayonining tezligi, periferik qondagi trombotsitlar miqdorining doimiyligi koloniyalarni stimullovchi omillar (KSF) interleykinlar, trmbo-poetin va boshqa nerv va endokrin mexanizmlar orqali boshqariladi.

**Monotsitopoez.** Monotsitlar makrofag hujayralarining ilk bosqichi bo'lib, suyak ko'migidagi o'zak hujayralardan rivojlanadi. Monotsitopoez quyidagi hujayra bosqichlarini bosib o'tadi: o'zak hujayra → mielopoezning boshlang'ich hujayrasi → monoblast → promonotsit → monotsit (qonda) → to'qima monotsiti → makrofaglar.

Monoblast hujayrasi o'z tuzilishi bilan mieloblastni eslatadi, biroq undan farqlanib, yadrosida botiqlik bo'ladi va u yadroga loviyasimon shaklni beradi. Sitoplazma bazofil bo'yalib, unda kam sonli azurofil donachalar ko'rinadi. Elektron mikroskop ostida promonotsitlar sitoplazmasining endoplazmatik to'r kanalchalariga, mitoxondriyalarga va turli kattalikka ega bo'lgan vakuolalarga boy ekanligi aniqlangai. Shuningdek, sitoplazmada kattaligi 0,2–0,5 mkm keladigan elektron zich donachalar ham uchraydi. Ular yorug'lik mikroskopida ko'rinadigan azurofil donachalarga mos keladi. Monoblastlardan monotsitlar hosil bo'lguncha hujayralar 7–8-marta bo'linadi. Etuk monotsitlar qonda uch sutkagacha aylanib yuradi, so'ngra to'qimalarga o'tib, makrofaglarga aylanadi.

**Limfotsitopoez.** Limfotsitopoez sxema tarzida bunday ifodalanadi: *o'zak hujayra* → *limfotsitopoezning boshlang'ich hujayrasi* → *T*, *B-limfotsitlarning boshlang'ich hujayrasi* → *T*, *B-limfoblast* → *T*, *B-prolimfotsit* → *T*, *B-limfotsit*.

Limfoblast tuzilishi jihatidan boshqa blast hujayralariga juda yaqin turadi. Ular yumaloq yoki oval shaklga ega bo'lib, sitoplazmasi bazofil bo'yaladi. Limfoblastlar birmuncha dag'al xromatinga ega bo'lgan yadro saqlab, yadrochalari kam sonli bo'ladi.

Prolimfotsitlar yadrosida xromatin ancha zichlashgan, dag'alroq bo'lib, elektron mikroskopda yadrodagi botiqliknp ko'rish mumkin. Prolimfotsitlar va limfoblastlar sitoplazmasida juda ko'p sonli erkin holda joylashgan ribosoma va polisomal, sust rivojlangan Golji kompleksi va kam sonli mitoxondriyalar uchraydi. Limfoblastlardan limfotsitlar hosil bo'lguncha hujayralar bir necha bor mitotik bo'linadi. Limfotsitlarning umumiy etilish davri taxminan 2 sutka davom etadi. Bir-biridan farq qiluvchi T-limfotsitlar va B-limfotsitlar sistemasi aniqlanishi bilan limfotsitopoez protsessi ana shu nuqtai nazardan ko'rib chiqiladigan bo'ldi. T-limfotsitlar bo'qoq bezida ishlab chiqarilib, B-limfotsitlar qushlarda fabritsiy xaltachasida, odamlarda esa suyak ko'migida ishlanadi. Har ikki limfotsitlarning o'ziga xos

vazifalari bo'lib, ular birgalikda organizmda ma'lum immunologik holatni ta'minlaydi.

**Gemopoezning boshqarilishi.** Gemopoez o'zak hujayralari va undan keyin keladigan bosqichlar hujayralarining ko'payishi va differentsiallanishini ta'minlovchi *o'sish faktorlari*, genlar darajasida ta'sir ko'rsatuvchi va differentsirovka yo'nalishlarini belgilovchi *transkripsiya faktorlari*, hamda vitaminlar va gormonlar tomonidan boshqariladi. O'sish omillariga *koloniyalarni stimullovchi faktorlar* (KSF), interleykinlar va ingibitor (proliferatsiya va differentsirovkani pasaytiruvchi) faktorlar kiradi. Ular glikoproteinlar bo'lib, ham qon orqali gormon sifatida umumiy, ham mikromuhit hujayralarining mahsuloti sifatida mahalliy ta'sir ko'rsatishlari mumkin. O'sish omillari gemopoezning turli bo'g'inlariga ta'sir qilishi mumkin. Multi-KSFlar qon taraqqiyotining o'zak hujayralardan boshlab barcha yo'nalishlariga ta'sir ko'rsatadi. Granulotsitlar-monotsitlarning KSFlari faqatgina shu hujayralarning taraqqiyotini boshqaradi. Inteleykinlarning (IL) ham kamida 7 turi (IL1, IL2, IL3 va hokazo) mavjud bo'lib, har bir turi ma'lum hujayralar tomonidan ishlab chiqariladi va gemopoezning turli yo'nalishlariga ta'sir etadi. Masalan, IL 3 gemopoezning barcha yo'nalishlariga ta'sir ko'rsatsa, IL7 limfotsitopoezning boshlang'ich hujayralari taraqqiyotini boshqaradi. Hozirda gemopoezni boshqaruvchi o'sish omillarining ko'pchiligi hujayra biotexnologiyasi usullari yordamida ajratib olingan va turli qon kasalliklarini davolashda ishlatilmoqda. Eritropoez jarayonini boshqarishda asosan buyraklarda, qisman jigarda ishlab chiqariladigan glikoprotein – *eritropoetin* ham muhim o'rin tutadi. Eritrotsitlar miqdorining kamayishi va shu orqali kelib chiqadigan qonda kislorod parsial bosimining ( $pO_2$ ) pasayishi eritropoetin ishlanishini kuchaytiruvchi asosiy omil hisoblanadi. Biotexnologiyalar yordamida olingan eritropoetin ham klinik amaliyotda ba'zi kamqonliklarni davolashda qo'llaniladi. Eritropoez jarayonini boshqarilishida vitamin B<sub>12</sub> va barg (folia) kislotasining ahamiyati katta, ularning etishmovchiligi xavfli (pernitsioz) anemiyaga olib keladi. Trombotsitopoez jarayonini boshqarishda jigarda ishlab

chiqariluvchi glikoprotein *trombopoetin* muhim rol o'ynaydi. Gemopoezni susaytiruvchi (ingibitor) omillar sifatida ba'zi lipoproteinlar (prostaglandinlar, interferon, keylonlar, laktoferrin) xizmat qiladi. Gormonlar gemopoez jarayoniga turlicha ta'sir qiladi. Masalan, o'sish gormoni va androgenlar (testosteron) eritropoezni kuchaytirsam, glyukokortiqoid gormonlar boshlang'ich hujayralarning takomillashini tormozlaydi.

**Mielogramma.** Tibbiyot amaliyotida turli xil qon kasalliklariga diagnoz qo'yish va ularni davolash jarayonida suyak ko'migini tekshirib ko'rishga murojaat qilinadi. Suyak ko'migi maxsus igna yordamida punksiya qilib to'sh suyagidan olinadi. Suyak ko'migi hujayra elementlarining protsent nisbatida ifodalanishi *mielogramma* deb yuritiladi.

## V BOB

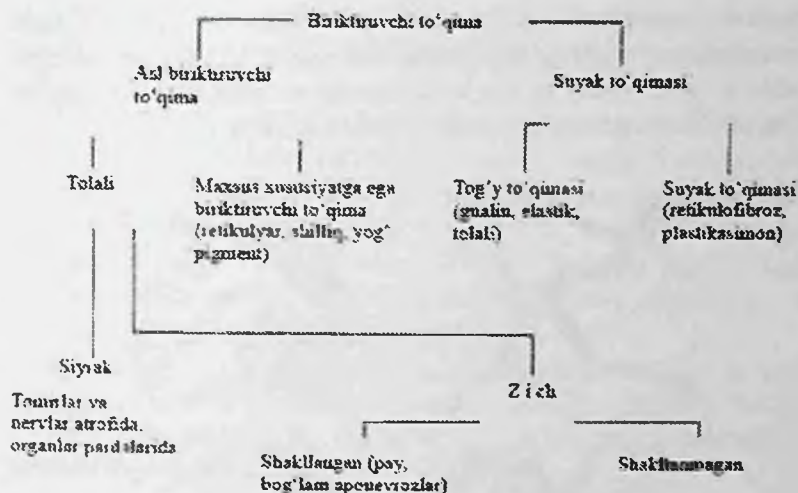
### BIRIKTIRUVCHI TO'QIMALAR.TOLALI VA MAXSUS TO'QIMALAR

Biriktiruvchi to'qima – bu mezenximadan taraqqiy etuvchi to'qimalarning katta guruhi bo'lib, organizmning ichki muhiti doimiyligini ta'minlovchi hujayralar differonlaridan va hujayralararo moddadan iborat.

Biriktiruvchi to'kima odam tana vaznining 50%ni tashkil etadi. Biriktiruvchi to'kima eng keng tarqalgan to'kima bulib, organizmda bu tuzilma bo'lmaydigan a'zo yuq. U organlar asosini (stromasini), boshqa to'qimalar orasidaga to'siqni, terining derma qavatini va skeletni hosil qilishda ishtirok etadi.

Biriktiruvchi to'qima asl biriktiruvchi to'qimadan, tog'ay va suyak to'qimasidan iborat. Biriktiruvchi to'qima trofik (hujayralarning oziqlanishini boshqarib turadi va qon bilan hujayra orasida modda almashinuvini ta'minlaydi), himoya (biriktiruvchi to'qima elementlarini fagotsitoz qilish va antitelolar ishlab chiqarish orqali organizmni turli yot jinslardan saqlaydi),plastik, «o'rin bosish» (turli a'zolar jarohatlanganda, yallig'lanish jarayonida nobud bo'lgan to'qima o'rnida chandiq hosil bo'lish bilanifodalanadi), mexanik yoki tayanch (turli a'zolar stromasi – asosini hosil qiladi) vazifalarni bajaradi. Mexanik vazifasi ayniqsa tog'ay va suyak to'qimalariga xos bo'lib, ular skelet hosil qiladi. Biriktiruvchi to'qimada ba'zi bir kasalliklarda ekstramedullyar orolchalar hosil bo'lib, unda qon shaklli elementlari yaratilishi mumkin.





## ASL BIRIKTIRUVCHI TO'QIMA

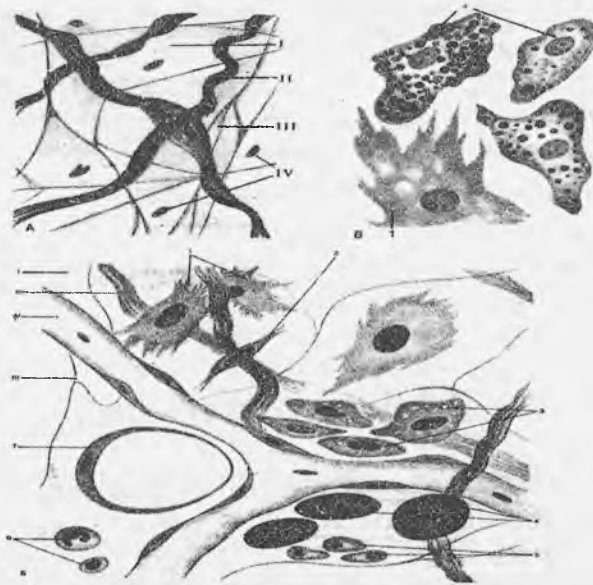
Asl biriktiruvchi to'qima tolali biriktiruvchi to'qima va maxsus xususiyatga ega bo'lgan biriktiruvchi to'qimaga bo'linadi.

Tolali biriktiruvchi to'qimada hujayra elementlari va hujayralararo moddaning nisbati turlichadir. Siyrak shakllanmagan biriktiruvchi to'qimada hujayra elementlari ko'p bo'lib, hujayralararo tolalari esa kam. U asosan trofik, himoya va tayanch vazifalarni o'taydi. Tolalari ko'pligi bilan keskin farq qiluvchi to'qima zich biriktiruvchi to'qimadir. U ko'prok tayanch vazifasini o'taydi. Agar zich biriktiruvchi to'qima tolalari turli yo'nalishda yotsa – shakllanmagan, tolalar tartibli joylashsa shakllangan zich biriktiruvchi to'qima deb yuritiladi.

### SIYRAK TOLALI SHAKLLANMAGAN BIRIKTIRUVCHI TO'QIMA

Siyrak tolali shakllanmagan biriktiruvchi to'qima hujayra elementlari va oraliq moddadan tashkil topgan bo'lib, unda biriktiruvchi to'qimaning barcha turlariga xos hujayralarni

uchratish mumkin. Hujayra oraliq moddasida siyrak, turli yoʻnalishda yotuvchi tolalar joylashadi (rasm 5.1). Hujayralararo modda koʻp boʻlgani uchun biriktiruvchi toʻqimaning funksiyasi oraliq moddaning fizik-kimyoviy xossalariga bogʻliq.



*Rasm 5.1. Siyrak shakllanmagan biriktiruvchi toʻqima elementlari*

1. Asosiy modda
- II-Kollagen tolalar
- III-Elastik tolalar
- IV-Hujayralar
- V-Qon tomiri
1. Fibroblastlar
2. Fibrotsitlar
3. Makrofaglar
4. Semiz hujayralar
5. Plazmatik hujayralar
6. Leykotsitlar
7. Yogʻ hujayralari

Siyrak tolali biriktiruvchi to'qima kuchli regeneratsiya qobiliyati, yuqori plastik va adaptatsion imkoniyati bilan xarakterlidir.

Siyrak tolali biriktiruvchi to'qima organizmning turli organ to'qimalari tarkibida bo'ladi va doimo qon tomirlar devori bo'ylab joylashadi. U biriktiruvchi to'qimaning boshqa turlari uchun ham xos bo'lgan trofik, himoya, plastik va mexanik (tayanch) vazifalarni bajarib, organizm ichki muhitining doimiyligini (gomeostazni) belgilaydi. Barcha funksiyalar hujayralar va hujayralararo modda vositasida bajariladi.

Biriktiruvchi to'qima morfologiyasini o'rganish shu to'qimaning kasalliklarini (kollagenozlarni) va turli jarayonlarga bo'lgan javobini (immunologik reaksiya, yallig'lanish, regeneratsiya) tushunishga yordam beradi.

## **BIRIKTIRUVCHI TO'QIMANING HUJAYRA ELEMENTLARI**

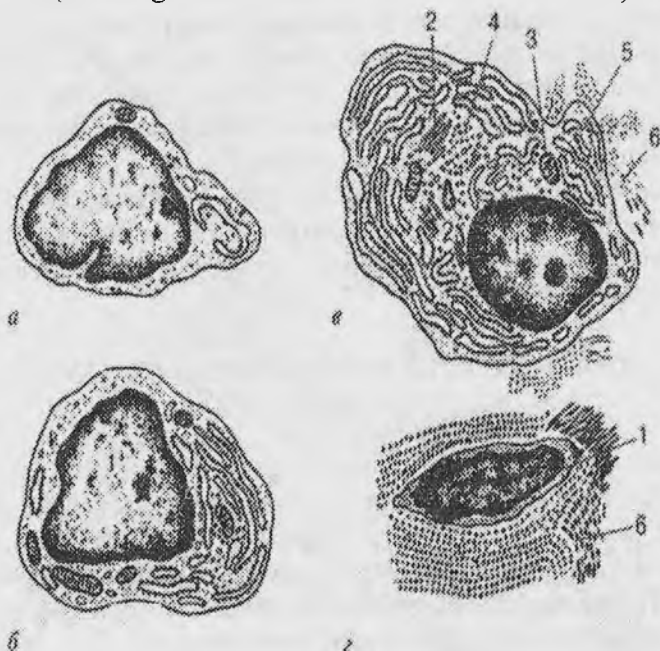
Siyrak biriktiruvchi to'qima hujayra elementlari quyidagi hujayralardan: fibroblast, makrofag, plazmatik (plazmotsit), to'qima bazofili (semiz hujayra), peritsit, retikulyar, adipotsit (lipotsit yoki yog' hujayra), pigment, endoteliy va adventitsial hujayralardan iborat. Bulardan tashqari, biriktiruvchi to'qimada qon orqali o'tgan qon shaklli elementlari (leykotsitlar) ham uchraydi.

### **Fibroblastlar**

Fibroblastlar (lot. fibra – tola, yunon blastos- kurtak) biriktiruvchi to'qimaning asosiy hujayra elementlaridan hisoblanadi. Fibroblast yirik (20 mkm ga yaqin) noto'g'ri shakldagi hujayra bo'lib, qobig'i bir talay uzun o'simtalar hosil qiladi. Sitoplazma chegarasi faqat elektron mikroskopdagina aniq ko'rinadi. Fibroblast sitoplazmasida ikki qism: tashqi-ektoplazma va ichki – endoplazma tafovut qilinadi. Ektoplazma faqat gialoplazmadan iborat bo'lib, ochroq bo'yaladi. Endoplazma esa yadro atrofidagi hujayra organellari va kiritmalari joylashgan to'qroq bo'yalgan qismdir.

Fibroblastlar differoni (bir ona hujayradan tarqagan hujayralar qatori) quyidagicha:

O'H → yarim o'zak hujayra → kam ixtisoslashgan(yosh fibroblastlar) → differensiallashgan (etuk) fibroblastlar → fibrotsitlar( shuningdek miofibroblast lar va fibroklastlar) .



**Rasm 5.2. Fibroblast xujayralarning ixtisoslashishi bo'yicha ultramikroskopik tuzilishi**

A- kam differentsiyallashgan; B-yosh; V-etilgan; G-fibrotsit.

1-yadro

2- Golji apparati

3- Mitoxondriya

4-Ribo- va polisomalar 5.Donador endoplazmatik to'r

6. Kollagen iplari

Fibroblast yadrosi yirik, cho'zinchoq shaklda bo'lib, o'zida asosan mayda euxromatin tutadi. Kam differensiallashgan fibroblastlar yadrosida bir yoki bir nechta yadrocha uchraydi.

Hujayra differensiallanishi davomida yadrochalar yoʻqolib boradi. Hujayra sitoplazmasining submikroskopik tuzilishi ham differensiallanish darajasiga bogʻliqdir. Kam differensiallashgan fibroblastlarda hujayra organellalari hali unchalik taraqqiy etmagandir. Differensiallanish davomida fibroblastlar sintez qobiliyatiga ega boʻlgan aktiv hujayralarga aylanadi. Sitoplazmada juda yaxshi rivojlangan endoplazmatik toʻr, Golji kompleksi, mitoxondriyalarni, lizosomalarni koʻrish mumkin (rasm 5.2). Gistokimyoviy analiz hujayra sitoplazmasida mukopolisaxaridlar kompleksi, glikogen, ribonukleoproteid va fermentlar borligini koʻrsatdi.

Fibroblastlar sitoplazmasida, asosan, soxta oyoqlarda (pseudopodiyalarda) diametri 6–7 nm mikrofibrillarlar yoki qisqaruvchi ipchalar joylashadi. Hujayra sitoplazmasida mikronaychalar ham boʻlib, ularning diametri 20–25 nmga teng. Mikronaychalar hujayra yuzasini turgʻunligini belgilaydi. Fibroblastlar oddiy sharoitda harakasiz boʻlib, faqat muayyan sharoitlardagina harakat qila oladi. Hujayra sitoplazmasi pufakchalarga boy, ular asosan hujayra qobigʻi invaginatsiyasi hisobiga hosil boʻladi va pinotsitoz vazifasini bajarishi mumkin. Fibroblast sitoplazmasida lipid donachalar, multivezikulyar tanachalar va hatto mielin tuzilmalar ham uchray turadi. Biriktiruvchi toʻqimada turli darajada etilgan fibroblast hujayralari uchrashi mumkin. Ular kam differensiallashgan *yosh fibroblastlar*, *yetuk fibroblastlar* va *fibrotsitlarni* oʻz ichiga oladi. *Yosh fibroblastlar* mitoz yoʻli bilan koʻpayish qobiliyatiga ega boʻlib, ularda oqsil sintezi sust darajada boʻladi. Funktsional jihatdan eng aktiv hujayralar boʻlib, *yetuk fibroblastlar* hisoblanadi. Ular biriktiruvchi toʻqimaning hujayra oraliq moddasini ishlab chiqaruvchi asosiy hujayralardir. Bu hujayralar sitoplazmasida fibrillar oqsillar (kollagen, elastin), sulfatlanagan va sulfatlanmagan glikozaminoglikanlar, proteoglikanlar sintezlanadi va hujayra oraliq muhitiga chiqariladi. Biriktiruvchi toʻqimada tolalar va asosiy modda hosil boʻlishi, jarohatlarning, yaralarning bitishi va chandiq hosil boʻlishi, toʻqimaga tushgan yot tanachalar atrofida kapsula hosil boʻlishi – bularning hammasi etuk fibroblastlar faoliya-ting natijasidir.

**Fibrotsitlar**-fibroblastlarning definitiv shakli bo'lib, bu hujayralarda organellalar keskin kamaygan bo'ladi. Shu tufayli fibrotsitlarda yuqorida qayd etilgan moddalarning sintezi deyarli to'xtaydi.

Ba'zi bir sharoitlarda (masalan, homiladorlik paytida bachadonda) fibroblastlar silliq mushak hujayralariga o'xshash bo'lgan **miofibro** – **blastlarga** aylanishi mumkin. Miofibroblastlar silliq mushak hujayralaridan juda yaxshi taraqqiy etgan endoplazmatik to'r tutishi bilan farqlanadi. Va, nihoyat, ma'lum bir sharoitlarda biriktiruvchi to'qimada **fibroklast** hujayralari ham paydo bo'lishi mumkin. Bu hujayralar gidrolitik fermentlarga boy bo'lib, ular keragidan ortiq hosil bo'lgan hujayra oraliq moddaning emirilishi va so'rilib ketishida ishtirok etadilar.

Fibroblast hujayralari embrionda mezenxima hujayralaridan, voyaga etgan organizmda esa o'zak hujayralardan hosil bo'ladi. Dastavval fibro-blastlarning boshlang'ich hujayralari differensiallashib, ulardan yosh fibroblastlar, so'ngra esa etuk fibroblastlar hosil bo'ladi. Etuk fibroblastlar ko'payish va sintez qilish qobiliyatini yo'qotgandan so'ng fibrotsitlarga (definitiv shaklga) aylanadilar. Fibroblastlarning boshlang'ich hujayralari ikki xil bo'lishi mumkin deb hisoblanadi. Ularning birinchi xilidan qisqa muddat (bir necha hafta) yashovchi va himoya – trofik to'qimalarda uchrovchi fibroblastlar, ikkinchisidan esa uzoq (bir necha oylar) yashovchi va tayanch to'qimalarda joylashuvchi fibroblastlar takomillashadi.

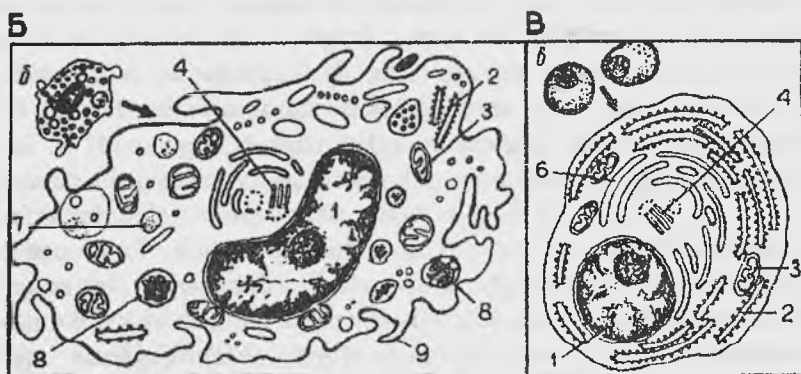
### **Makrofaglar (makrofagotsitlar, macrophagocyt)**

Makrofaglar biriktiruvchi to'qimaning fibroblastlardan keyingi ko'p uchraydigan hujayralari hisoblanib, biriktiruvchi to'qima hujayralarining taxminan 10–20% ini tashkil qiladi. Bu hujayralarning ikki turi farq qilinadi: siyrak biriktiruvchi to'qimada joylashgan erkin makrofaglar va o'troq makrofaglar. O'troq (fiksatsiyalangan) makrofaglar jigar, taloq, suyak ko'migi, limfa tugunlari, markaziy nerv sistemasi (mikroglia) va yo'ldoshda uchraydi. Makrofaglar yumaloq va ovalsimon shaklga ega bo'lib, elektron mikroskop ostida karalganda sitoplazma

qobig'i o'simtalarini ham ko'rish mumkin. Hujayra yadrosi xromatinga boy, uning sitoplazmasida organellalardan tashqari ko'p miqdorda kiritma va vakuolalar bo'ladi. Sitoplazmadagi kiritma va vakuolalar makrofaglarning biriktiruvchi to'qimaning modda almashinuvida aktiv ishtirok etishidan darak beradi. Elektron mikroskop ostida bu hujayralarda donador endoplazmatik to'r, Golji kompleksi elementlari, mitoxondriya va lizosomalarni ko'rish mumkin (rasm 5.3). Tinch holatda makrofaglar harakat qilmay, infeksiya tushganda o'lchamlari kattalashadi va ular amyobasimon harakat qila boshlaydi. Makrofaglar kuchli fagotsitoz qilish qobiliyatiga ega bo'lib, organizmni turli bakteriya va mikroblardan, har xil yot jinlardan hamda to'qimada hosil bo'lgan degenerativ elementlardan tozalashda katta rol o'ynaydi. Shuning uchun ham ularni biriktiruvchi to'qimaning «sanitarlari» deb atash mumkin. Makrofaglarning o'ziga xos xususiyatlaridan biri ular sitoplazmasining turli xil lizosomalarga boyligidir. Makrofaglarda oqsil sintez qilish jarayoni yuqori bo'lib, u lizosomalarda to'planadigan har xil fermentlar hosil bo'lishida ishlatiladi. Qon yaratuvchi a'zolarning makrofag hujayralari, jigar yulduzsimon hujayralari, nerv to'qimasining fagotsitoz qilish qobiliyatiga ega bo'lgan gliya elementlari (mikroglia), o'pka to'qimasidagi «chang» hujayralari organizmda diffuz tarqalgan. himoya vazifasini o'tovchi hujayralar majmuasini hosil qilib, ularni «mononuklear fagotsitlar sistemasi» (MFS) deb yuritiladi. Makrofaglar organizmning immunologik javobida muhim o'rin egallab, immunokompetent hujayralarga antigen to'g'risida ma'lumot etkazib beradi. Bundan tashqari, makrofaglar turli xil biologik aktiv moddalar ishlab chiqarish qobiliyatiga ham ega. Bugungi kunda makrofaglar ishlab chiqaradigan 40 dan ortiq moddalar aniqlangan. Ularga turli monokinlar, prostaglandinlar, siklik nukleotidlar, interferon, lizotsim, turli fermentlar (proteazalar, kislotali gidrolazalar, glyukuronidazalar) va boshqalar misol bo'la oladi. Makrofaglar-ning limfotsitlar hayotiy faoliyatini, ularda bo'ladigan proliferatsiya va differensiatsiya jarayonlarini boshqarishdagi roli ham kattadir. T- va B- limfotsitlarga ijobiy ta'sir ko'rsatuvchi moddalar



mediatorlar yoki monokinlar nomi bilan yuritilib, ulardan eng muhimi interleykin-I hisoblanadi. Makrofaglar T- va B-limfotsitlarning proliferatsiya va differensiallanishini susaytiruvchi interferon va prostaglandinlar kabi moddalar ham ishlab chiqaradi. Va, nihoyat, makrofaglar hujayraviy immunitet protsesslarida ham faol ishtirok etadi.



**A-makrofag,**

**B-plazmotsit**

*Rasm 5.3. 1-yadro, 2-donador endoplazmatik to'ra, 3-mitoxondriya, 4 - hujayra markazi, 6 -Golji kompleksi, 7-kollagen protofibrillalar, 8-fagosoma, 9-mikrovorsinkalar*

Ular o'zlaridan yot va o'sma hujayralarni halok qiluvchi sitotoksinlar ishlab chiqaradi. Makrofaglar hujayraviy immunitetning asosiy hujayralari bo'lmish T-killerlarning faoliyatini boshqarishda ham qatnashadi.

Makrofaglar turli xil to'qimalar va organlarda joylashishiga qarab o'ziga xos xususiyatlarga ega bo'lishi mumkin. Masalan, suyak to'qimasidagi makrofaglar (osteoklastlar) boshqa to'qimalardagi makrofag hujayralariga nisbatan bir necha bor yirikroq, gidrolitik fermentlarga boy va 2 yoki undan ortiq yadroga egadir. Bundan tashqari, makrofaglarning joylashishi va bajaradigan vazifasi ularning plazmolemmasida joylashgan maxsus antigenlar va retseptorlarga ham bog'liq. Makrofaglarning aktiv fagotsitoz

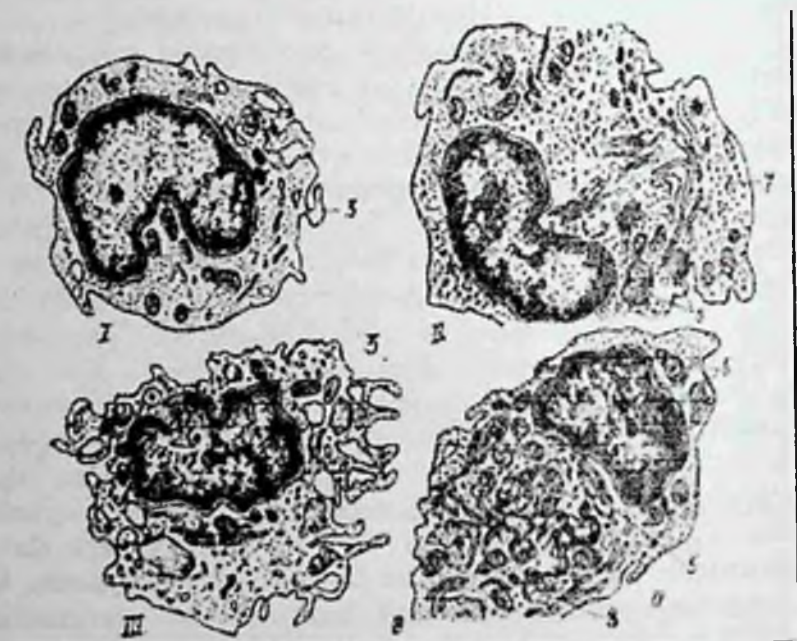
qilishi asosan ularning yuzasida joylashgan Fc va C3 retseptorlar bilan bog'liqdir. Bu retseptorlar makrofaglarga yot zarrachalarni tanib olish va fagotsitoz qilish imkoniyatini yaratadilar.

Makrofaglarning immunologik jarayonlardagi roli ularning hujayra qobig'ida joylashgan va maxsus oqsil tabiatiga ega bo'lgan Ia-retseptorlari bilan chambarchas bog'liqdir. Bu retseptor makrofaglar tomonidan fagotsitoz qilingan va parchalangan yot zarrachalar (antigenlar) bilan bog'lanib, makrofagda interleykin -1 sintezlanishini ta'minlaydi. Interleykin-I o'z navbatida T-limfotsitlarning maxsus turi bo'lgan T-helperlarga (helper – yordamchi) ta'sir ko'rsatib, ularda interleykin-II va limfotsitlar o'sish faktori ishlanishiga olib keladi. Bu moddalar T-xelperlarning faoliyatini oshiradi (ya'ni T-helperlar o'zini o'zi stimullaydi) va B-limfotsitlarning antitelolar ishlab chiqaruvchi plazmotsit hujayralariga aylanishini ta'minlaydi. Shuni qayd qilish kerakki, hamma makrofaglar ham Ia-retseptorlarga ega bo'lmaydi. Bu oqsil modda taxminan faqat 50% makrofaglarda uchraydi. Shuning uchun ham Ia – retseptorlarga ega (Ia+) makrofaglar spetsifik yoki maxsus immunologik reaksiyalarda, Ia retseptorlarga ega bo'lmagan (Ia-) makrofaglar esa organizmning umumiy himoya reaksiyalarida qatnashadi deb hisoblanadi.

Oxirgi yillarda makrofaglarga juda yaqin bo'lgan, ammo ulardan farq qiluvchi hujayralar topildi. Bu hujayralar uzun, barmoqsimon o'siqlari borligi tufayli «interdigitlovchi» (inter-oralik, digitis-barmoq) retikulyar hujayralar (IDH) nomini olgan. Ular ayrisimon bezda (timusda), limfatik tugunlar, taloq va immun sistemaning boshqa periferik organlarining timusga bog'liq zonalarida (T-zonalarda) joylashadi.

Bundan tashqari, IDH terida ham uchrab, *Langergans* hujayralari nomi bilan yuritiladi. ID hujayralarning takomili aynan makrofaglarlikiga o'xshashdir. Bu ikkala hujayra qizil suyak ko'migidagi o'zak hujayralardan takomil topadi. O'zak hujayralardan dastavval monoblastlar hosil bo'ladi. Ular o'z navbatida promonotsit, keyin esa monotsit hujayralarga aylanadi. Qonda aylanadigan monotsitlar to'qimalarga tushib makrofaglarga yoki ID hujayralarga aylanishi mumkin (rasm 5.4). Demak, IDH

va makrofaglar bir manbaning mahsulotlaridir. Shu bilan birga ID hujayralar makrofaglardan tuzilishi va faoliyati bilan farqlanadi.



**Rasm 5.4. Monotsitning makrofagga aylanishi**

I-monotsit;

II-differensiallashayotgan makrofag;

III-IV- etuk makrofaglar;

1-yadro

2- ribosoma

3-mikrovorsinka

4-lizosoma

5-Golji kompleksi

6- mitoxondriya

7-pinotsitoz pufakcha

Ularning o'zaro umumiyliqi quyidagicha:

– ikkala tip hujayralar bir manbadan, bir xil bosqichlarni o'tab takomillashadi;

– ikkala tip hujayralar ham plazmolemmalarida la-retseptorlar tutadi, ya'ni ular limfotsitlarga antigen to'g'risidagi ma'lumotni yetkazish qobiliyatiga egadir.

Makrofaglar va ID hujayralarning asosiy farqlari quyidagilardan iborat:

– ID hujayralarda, makrofaglardan farqli o'laroq, F-retseptorlar bo'lmaydi, shu tufayli ular fiziologik sharoitlarda fagotsitoz qilish qobiliyatini yo'qotadi;

– ID hujayralar o'z sitoplazmalarida kam miqdorda lizosomalar saqlaydi, ammo ularning sitoplazmasida maxsus donachalar yoki Birbek donachalari topilgan. Bu donachalar makrofaglarda bo'lmaydi.

Xulosa qilib aytganda, ID hujayralar ham mononuklear fagotsitlar sistemasining teng huquqli a'zolari bo'lib, makrofaglar singari monotsitlardan taraqqiy etadi. Ular asosan T-zonalarda va timusda uchrab, immun organlarda limfotsitlar uchun mikromuhit yaratib beruvchi asosiy hujayralardan biri hisoblanadi. Makrofaglar va interdigitlovchi hujayralar dendritli hujayralar kabi antigenni qayta ishlab (protsessing qilib), T va B limfotsitlarga etkazib beradi. Bu hujayralarni immun reaksiyalarda "antigen taqdim etuvchi" hujayralar deb yuritiladi.

Makrofaglar va ID hujayralarning yashash muddati to'la aniqlanmagan. Ular bir necha oydan 1 yilgacha yashashi mumkin deb hisoblanadi. So'ngra ular qon orqali kelgan monotsitlar hisobiga yangilanadi. Bu protsess fibroblastlarga nisbatan taxminan 10 barobar tezroq amalga oshadi.

Yuqorida keltirilgan fibroblast va makrofaglar biriktiruvchi to'qimanipg asosiy hujayra turlari bo'lib, ular himoya, trofik va jarohatni bitirish vazifasini bajaradi.

## **Plazmatik hujayralar yoki Plazmotsitlar (plasmocyti)**

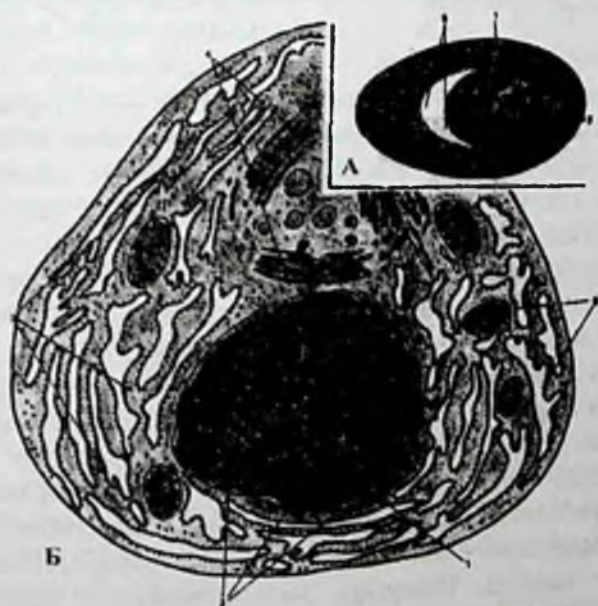
Plazmotsitlar sut emizuvchilarda va, xususan, odamda ko'p uchrovchi hujayra turidir. U murtaklarda, taloq, limfa tuguni, jigar, ichakning shilliq qavatida va boshqa a'zolarida uchraydi. Plazmatik hujayralar oval yoki yumaloq shaklga ega bo'lib, yadrosi eksentrik joylashadi. Hujayra sitoplazmasi to'q bazofil bo'yaladi.

Elektron mikroskopda plazmotsit sitoplazmasida juda yaxshi rivojlangan donador endoplazmatik to'r, Golji kompleksi va erkin ribosomalarni ko'rish mumkin. Golji kompleksi atrofida lizosomalar ham uchraydi. Plazmotsitlarning asosiy vazifasi immunoglobulinlar yoki antitelolar ishlab chiqarishdir. Hozirgi vaqtda immunoglobulinlarning asosan 5 sinfi (A, G, M, D, E) plazmatik hujayrada hosil bo'lishi tasdiqlangan. Bu moddalar donador endoplazmatik to'rdagi vujudga kelib, boshqa a'zo hujayralaridagi singari sekretor konveerga tushib, hujayradan tashqariga chiqariladi. Sekretor moddaning tashqariga chiqishi plazmotsitoz (sitoplazma bo'lakchalarining ajralishi) yo'li bilan yuzaga chiqishi mumkin. Hozirgi davrda plazmatik hujayralarning B- limfotsitlardan hosil bo'lishi aniqlangan. Qonning o'zak hujayralaridan qushlarda Fabritsiy xaltachasi, sut emizuvchilarda esa qizil suyak ko'migida B- limfotsitlar hosil bo'ladi. B- limfotsitlar esa antitelolar ishlab chiqaruvchi plazmatik hujayralarga aylanishi mumkin.

Plazmatik hujayralarning bir necha turlari farqlanadi: plazmoblastlar, proplazmotsitlar va etuk plazmatik hujayralar. Plazmoblast hujayrasida RNK to'planadi va bu hujayra intensiv oqsil sintez qiladi. Antitelolarning hosil bo'lishi plazmoblastlarning etilgan plazmatik hujayraga aylanishi bilan bog'liq. Bunda bir necha ketma-ket hujayra bo'linib, bir plazmoblastdan o'nlab etilgan plazmatik hujayralar hosil bo'ladi. Immunologik aktiv klon antigen kiritilgandan 1-2 kundan so'ng plazmoblastlarning bo'linishidan hosil bo'ladi. Plazmoblastlar tez bo'linuvchi hujayralardir. Ular proplazmotsitlar bosqichiga o'tib, ko'p miqdorda immunoglobulin hosil qiladi. Shu bilan ularda ko'payish qobiliyati saqlanib qoladi. So'ngra proplazmotsitlar etilgan, ko'payish qobiliyatini yo'qotgan hujayralarga aylanadi. Hujayra



bo'linishidan boshlab, ya'ni klon hosil bo'lishidan to etilgan plazmatik hujayralar hosil bo'lguncha 3 sutka o'tadi. Antitelo hosil bo'lishining to'xtashi antitelo hosil qiluvchi hujayralar populyatsiyasining so'nishi bilan bog'liq. Antigen to'qimaga tushganda unda plazmatik qatorning hamma hujayralari, ko'proq etilgan plazmatik hujayralar bo'ladi. Lekin immunologik reaksiya boshlanishida avval antitelo hosil qiluvchi plazmoblastlar, undan so'ng etilgan hujayralar ko'payadi. Immunologik reaksiyaga tayyorlik boshlang'ich hujayraga bog'liq bo'lib, etilgan hujayralarga bog'liq emas. Bir plazmatik hujayra faqat bir immunologik spetsifik antitelo hosil qiladi (rasm 5.5).



*Rasm 5.5. A-plazmatik hujayra yorug'lik mikroskopi ostida (gem-oz)*

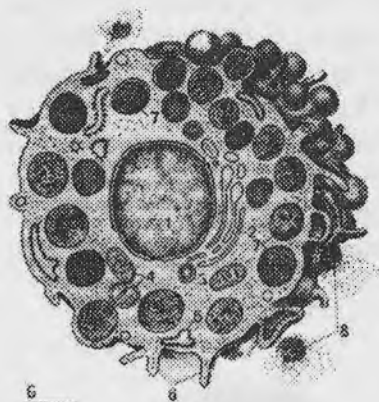
**B-plazmatik hujayra elektron mikroskopi ostida – sxema**

1-Yadro, 2-Geteroxromatin

3-Donador endoplazmatik to'r 4-Golji kopleksi

5-Och zona 6-Mitoxondriya

## To'qima bazofillari yoki semiz hujayralar (labrocytus seu granulocytus basophilus textus)



Rasm 5.6. B-semiz hujayra  
ultrastrukturasi-(sxema).

- 1-yadro
- 2-Golji apparati
- 3-Lizosomalar
- 4-Mitoxondriya
- 5-Endoplazmatik to'ra
- 6-Mayda so'rg'ichlar
- 7-Donachalar
- 8-Degranulyatsiyaga uchragan donachalar

To'qima bazofillari (labrotsit, mastotsit yoki geparinotsit) birinchi marta 1877-yilda Paul Erlix tomonidan ta'riflangan bo'lib, sitoplazmasida yirik donachalarni tutgani uchun semiz hujayralar nomini olgan. Ular asosan qon tomir kapillyarlari atrofida joylashadi. Bu hujayralar yirik noto'g'ri dumaloq shaklga ega bo'lib, fiziologik reaksiyalarda va turli patologik holatlarda miqdori o'zgarib turadi. Hujayra sitoplazmasida organellalardan tashqari yirik gomogen donachalar (kattaligi 0,3–1,0 mkm) joylashgan (rasm 5.6). Bir hujayrada taxminan 10–20 ta donachalar bo'lib, ularni tuzilishiga ko'ra donador, plastinkasimon va aralash donachalarga bo'lish mumkin. Donachalar o'zida biologik aktiv bo'lgan moddalar: geparin, gistamin va serotoninlar tutadi. Bundan tashqari sitoplazmada har xil fermentlar: lipaza, ishqoriy fosfataza, peroksidaza, sitoxromoksidaza, ATF-aza va boshqalar mavjud. Hujayraga xos fermentlardan biri bo'lib gistidin dekarboksilaza hisoblanadi. Bu ferment yordamida gistidin aminokislotasidan gistamin sintezlanadi.

To'qima bazofillarining donachalarida saqlanadigan geparin va gistamin to'qimalar muhiti doimiyligini (gomeostazni) ta'minlashda muhim rol o'ynaydi. Geparin donachalar mahsulotining



qariyb 30% ini tashkil etib, sulfatlangan kislotali glikozamino-glikanlarga kiradi.

U qon ivishiga to'sqinlik qiladi, hujayralararo moddaning o'tkazuvchanligini pasaytiradi va yallig'lanish protsessini susaytiradi. Gistamin esa kuchli aktiv modda bo'lib, kapillyarlar devorining o'tkazuvchanligini oshiradi va qon tomirlarni kengaytiradi. Shu xususiyatlari tufayli to'qima bazofillaridan ajralib chiqadigan gistamin turli xil allergiya reaksiyalarida ishtirok etadigan asosiy moddalardan biri bo'lib hisoblanadi. Gistamindan tashqari, allergiya reaksiyalarida to'qima bazofillari ajratib chiqaradigan moddalar, jumladan, allergiyaning sekin ta'sir ko'rsatuvchi moddasi, trombositlarni aktivlovchi modda, neytrofil va eozinofillarning xemotaksisini kuchaytiruvchi modda va boshqalar ishtirok etadi.

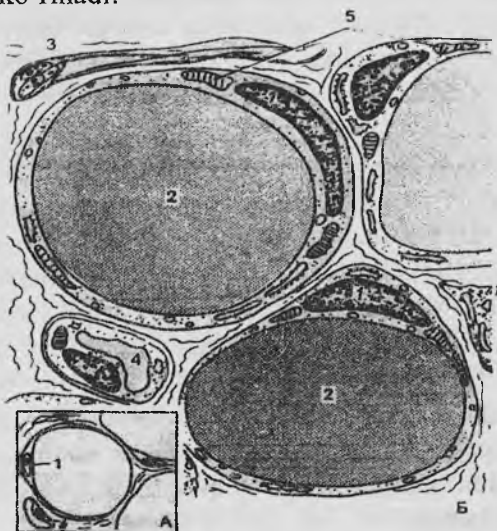
Bu moddalarning hujayradan tashqariga chiqishi *degranulyatsiya* deb atalib, u turli usul bilan amalga oshishi mumkin. Degranulyatsiya jarayonida to'qima bazofillarining hujayra qobig'ida joylashgan retseptorlari muhim o'rin tutadi. Bu retseptorlar organizmga tushgan yot antigenlarning antitelolar bilan hosil qilgan maxsus «*antigen + antitelo*» kompleksini o'ziga biriktirib olib, natijada, hujayradan yuqorida qayd qilingan moddalarning ajralib chiqishiga olib keladi. Hozirgi paytda allergiya kasalliklarida immunoglobulinlarning maxsus E sinfi (IgE) muhim rol o'ynashi tasdiqlangan. Allergiya reaksiyalariga moyil bo'lgan organizmda antigenlarga yoki allergenlarga qarshi ko'p miqdorda IgE ishlab chiqariladi. «Allergen + IgE» kompleksi esa to'qima bazofillarining retseptorlari bilan bog'lanib, hujayralar degranulyatsiyasiga sabab bo'ladi. Demak, bu holatlarda Ig-E himoya vazifasini o'tash o'rniga to'qimalarda muhit doimiyligini buzilishga olib keladi.

To'qima bazofillariga tuzilishi va kimyoviy tarkibi jihatidan qondagi bazofil leykotsitlar juda yaqin turadi. To'qima va qon bazofillarining tuzilish va faoliyat jihatidan o'xshashligi, bu ikkala hujayralarning son jihatidan bir-birini to'ldirib turishi to'qima bazofillari ham o'zak hujayralardan kelib chiqishiga dalil bo'la

oladi. To‘qima bazofillarida mitoz bo‘linishining juda kam uchrashi ham bu fikrning qo‘shimcha isbotidir.

### Yog‘ hujayralari (adipocyt)

Yog‘ hujayralari yoki adipotsitlar asosan qon tomirlar bo‘ylab joylashadi. Ba’zi joylarda esa yog‘ hujayralari to‘planib, yog‘ to‘qimasini hosil qiladi. Yog‘ hujayralari biriktiruvchi to‘qimaning kambial elementlaridan, retikulyar va adventitsial hujayralardan hosil bo‘lishi mumkin. Bu hujayralar sitoplazmasida yig‘ilgan mayda-mayda yog‘ tomchilari yirik tomchilarni hosil qiladi (rasm 5.7). Sitoplazma organellari va yadro chetga surilib, yog‘ hujayrasi sharsimon shaklni oladi. Maxsus bo‘yovchi moddalar (sudan III va boshqalar) yog‘ni bo‘yasa, spirt uni eritadi. Gematoksilin-eozin bilan bo‘yalgan preparatlarda yog‘ hujayralari oqish bo‘lib ko‘rinadi.



**Rasm 5.7.** Oq yog‘ to‘qimasi (elektron mikroskopik sxema.

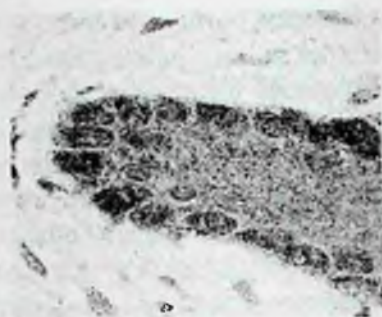
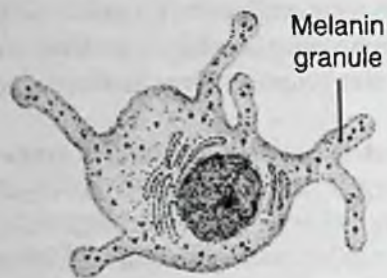
- 1-yadro 2-yog‘ tomchisi
- 3-nerv tolasi 4-gemokapillyar
- 5-mitoxondriya

Elektron mikroskopda endoplazmatik to'ra va Golji kompleksining juda sust rivojlanganligini ko'rish mumkin. Yog'tarkibi turlicha bo'lib, iqlim sharoitiga va ovqatlanish turiga bog'liq («Yog' to'qimasi» ga q.)

Adipotsitlar (ba'zan lipotsitlar deb ham ataladi) ancha yuqori modda almashtirish qobiliyatiga ega. Qon va limfaga so'rilgan yog' tomchilari yoki xilomikronlar (diametri 1 mkm atrofida) tomirlar endoteliysidagi fermentlar ta'sirida yog' kislotalari bilan glitseringa parchalanadi. Bu moddalar adipotsitlar tomonidan so'rilib hujayralarda glitserolkinaza fermenti yordamida yana qayta triglitseridlarga sintezlanadi va yog' zapasi shaklida to'planadi. Adipotsitlarda to'plangan yog' zaruriyat tug'ilgan paytda hujayradan chiqarilib lipaza fermenti yordamida parchalanadi, hosil bo'lgan glitserin va yog' kislotalari qondagi albumin bilan bog'lanib to'qimalarga «yoqilg'i» sifatida etkaziladi.

### Pigment hujayralar

Pigment hujayralar siyrak biriktiruvchi to'qimaning ma'lum joylarida, ko'zning qon tomirli va rangdor pardalarida, terida, sut bezi so'rg'ichi, anus (chiqaruv) teshigi atrofida ko'proq uchraydi. Pigment hujayralar noto'g'ri shakldagi kalta o'simtali hujayralar bo'lib, sitoplazmasida mayda-mayda pigment donachalarini tutadi. Bu pigment *melanin* deb atalib, mikroskopda to'q jigarrang bo'lib ko'rinadi. Uzida pigment saqlovchi hujayralar *melanoforotsitlar*, pigment sintez qilish xususiyatiga ega bo'lgan hujayralar esa *melanoblastotsit* yoki *melanotsitlar* deb ataladi. Melanin pigmenti melanoblastotsit hujayralarining sitoplazmasida tirozin aminokislotasining oksidlanish mahsulotlarini polimerizatsiyasi natijasida hosil bo'ladi. Tirozin esa melanoblastotsit mitoxondriyalari tarkibida bo'luvchi tirozinaza fermenti ta'sirida hosil bo'ladi (rasm 5.8).



*Rasm 5.8. Pigment hujayralar.*

Melaninning hosil bo'lishi endokrin bezlarning faoliyatiga bog'liq. Uning sintez qilinishi ultrabinafsha nurlari va ba'zi bir kimyoviy moddalar ta'sirida kuchayadi. Ko'pchilik tadqiqotchilar fikricha bu hujayralar, garchi biriktiruvchi to'qimada joylashsa ham, mezenximadan emas, balki nerv qirrasidan taraqqiy etadi.

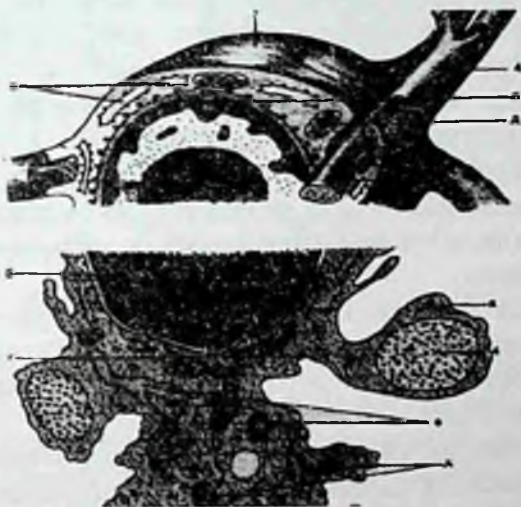
### **Retikulyar hujayralar (reticulocyt)**

Retikulyar hujayralar qon yaratuvchi organlar asosini hosil qiluvchi, sitoplazmasi bazofil bo'yaluvchi, yadrosi oval, mayda donador xromatinli hujayralardir. Bu hujayralar ichakda, buyrakda va boshqa a'zolarining shilliq qavatida ham uchraydi. Retikulyar hujayralar kam differensiallangan hisoblansa ham, ularning bo'linishi kam kuzatiladi. Ular o'simtali, sitoplazmasi ochroq bazofil bo'yaluvchi hujayralar bo'lib, turli ta'sirlar natijasida yumaloq shaklni oladi.

Retikulyar hujayralarning turlari va faoliyati haqidagi ma'lumotlar etarli bo'lmaygina qolmay, turli qarama-qarshiliklarga ham egadir. Hujayralarning nomi reticulum – to'r so'zidan kelib chiqqan bo'lib, bu yerda to'r hosil qiluvchi hujayralar ma'nosida kelgan. Haqiqatan ham, retikulyar hujayralar o'z o'siqlari va retikulin tolalari yordamida yuqorida qayd etilgan a'zolarida maxsus to'rlar hosil qiladi (rasm 5.9).

Qon yaratuvchi a'zolarida (timus bundan mustasno) retikulyar hujayralar bo'lajak qon hujayralari (eritrotsitlar, granulotsitlar va B-limfotsitlar) uchun maxsus mikromuhit yaratishda ishtirok

etadi. Ular suyak ko'migida, taloqda va limfa tugunlarida B-limfotsitlar joylashadigan zonlarda uchrab, «follikulyar dendritik hujayralar» (FDH) nomi bilan yuritiladi. FDH dan tashqari, bu a'zolarida fibroblastlarga o'xshab ketadigan va kam differensiallashgan retikulyar hujayralar uchraydi. Xulosa qilib aytganda, retikulyar hujayralar mezenxima mahsuloti bo'lib, qon va immunokompetent hujayralari uchun mikromuhit tashkil etuvchi hujayralardan biridir.



*Rasm 5.9. Retikulyar hujayra tuzi -lishi sxemasi.*

A-Umumiy ko'rinishi

B-Tuzilish sxemasi

1- Retikulyar hujayralar

a) o'simalar b) yadro

v) donador endoplazmatik to'r g) golji kompleksi

d) mitoxondriya

2- Asosiy modda

3- Limfotsitlar

4- Retikulyar tolalar

Quyida keltiriladigan hujayralar (endoteliy, adventitsial hujayralar va peritsitlar) asosan qon tomirlar sistemasini uchun xos bo'lib, ularning hayoti va faoliyati shu sistema bilan bog'liqdir. Ammo qon va limfa tomirlari biriktiruvchi to'qimaning asosiy elementlari bo'lgani uchun biz bu hujayralarni qisqacha ta'riflab o'tamiz.

### **Endoteliy hujayralari (endotheliocyt)**

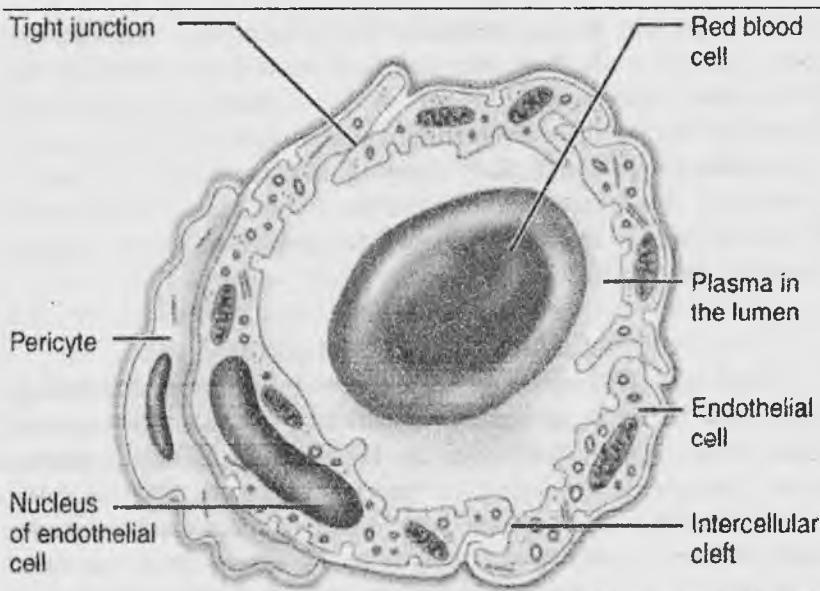
Endoteliy hujayralari yurak, qon tomir sistemasining hamma tarkibiy qismlarini va limfa tomirlarini ichki tarafdin qoplab turadi. Bu hujayralar uzluksiz qavat hosil qilib, limfatik tomirlardan boshqa qismida bazal plastinkada joylashadi.

Endoteliy hujayralari yassi hujayralar bo'lib, kumush bilan impregnatsiya qilinganda hujayra chegaralari aniq ko'rinadi. Qo'shni hujayralar orasidagi kontaktlar turg'un bo'lmay patologik hollatlarda va ba'zi fiziologik o'zgarishlarda yo'qolishi va qayta tiklanishi mumkin.

Elektron mikroskopda hujayra ostidagi bazal plastinka aniq ko'rinadi. Hujayraning yadro saqlovchi qismlari kengrok, (3–6 mkm), chetki qismlari ancha yupqa bo'ladi (qalinligi 20- 80 nm va ba'zan 1–2 mkm gacha boradi).

Ba'zi a'zolarining endoteliy hujayralari sitoplazmasi ma'lum qismlarda shunchalik yupqalashadiki, hujayraning ichki va tashqi membranalari bir-biriga tegib, fenestralar hosil qiladi. Hujayra sitoplazmasida ko'p miqdorda pinotsitoz pufakchalar mavjud bo'lib, ular turli moddalarni kapillyar bo'shlig'idan to'qimalarga va modda almashinuv mahsulotlarining esa oraliq moddadan kapillyarlarga o'tishida muhim o'rin tutadi.

Endoteliy hujayralari joylashgan bazal plastinka (membrana) fibrillar tolalardan va ko'p miqdorda mukopolisaxaridlar saqlovchi amorf moddadan iborat bo'lib, uning holati kapillyarlar o'tkazuvchanligini belgilaydi. Endoteliy hujayralari biriktiruvchi to'qimaning kollagen tolalariga nozik ipchalar – filamentlar orqali birikadi (Rasm 5.10).



*Rasm 5.10. Endoteliy hujayrasi va peritsit*

Xulosa qilganda, endoteliy hujayralari mezenximadan taraqqiy etib, qon (yoki limfa) va to'qimalar orasidagi moddalar almashinuvida muhim o'rin tutadi. Bu jarayonda endoteliy hujayralaridagi yupqalashgan qismlardagi fenestrallar, hujayralar orasidagi yoriqlar va sitoplazmadagi pinotsitoz pufakchalar katta ahamiyatga ega.

### **Peritsitlar (pericyti, periangiocyti)**

Qon tomir endoteliy hujayralarining tashqi tomonida bazal membrana hosil qilgan yoriqlarda yoki bazal membrana bilan endoteliy hujayra bazal plazmolemmani orasida peritsit hujayralari joylashib, ularni perikapillyar hujayralar yoki periangiotsitlar deb ham yuritiladi.

Peritsitlarning o'ziga xos xususiyatlaridan biri ularning hamma tarafdin bazal membrana bilan o'ralgan holda joylashishidir. Bazal membrana peritsitga yaqin erda ikkiga bo'linib, hujayrani qamrab oladi. Peritsitlar ovalsimon yoki noto'g'ri shaklga ega



bo'lishi mumkin. Ba'zan peritsitlar tuzilishi jihatdan limfotsitlarga juda o'xshab ketadi. Peritsitlarning faoliyati oxirigacha aniqlangan emas. Bu hujayralarda ba'zan nerv oxirlarining tugallanishi peritsitlar qon kapillyarlari teshigining kattaligini boshqarib turadi, degan fikrga olib keladi. Keyingi yillarda peritsitlarga ma'lum bir sharoitda biriktiruvchi to'qimaning boshqa hujayralariga (fibroblastlarga) aylanadigan o'ziga xos hujayralar sifatida qaralmoqda.

### **Adventitsial hujayralar (adventitiocyt)**

Ular kam differensiallangan, yassi yoki duksimon shaklga ega hujayralar bo'lib, qon tomirlar atrofida joylashadi. Adventitsial hujayralar peritsitlardan farq qilib, hech qachon bazal membrana bilan o'ralmaydi. Ularning sitoplazmasi sust bazofil bo'yalib, o'zida kam miqdorda organellalar tutadi. Adventitsial hujayralar kam differen siallangan hujayralar bo'lib, ulardan ma'lum sharoitlarda fibroblastlar yoki adipotsitlar (yog' hujayralari) hosil bo'ladi.

## **SIYRAK BIRIKTIRUVCHI TO'QIMANING HUJAYRALARARO MODDASI**

Siyrak biriktiruvchi to'qimaning hujayralararo moddasi amorf (asosiy) moddadan va ikki turli tolalardan iborat. Kollagen va elastik tola tolalarning asosiy qismini tashkil etib, retikulyar tolalar kam uchraydi. Retikulyar tolalar kollagen tolalarning bir turi hisoblanadi va unda kollagen III bo'ladi.

Amorf modda va tolalar asl biriktiruvchi to'qimaning hamma turlarida har xil nisbatda uchraydi. Shuning uchun quyida keltirilgan hujayralararo moddaning tuzilishi biriktiruvchi to'qimaning hamma turlari uchun tegishlidir.

## ASOSIY MODDA

Asosiy, amorf yoki sement modda biriktiruvchi to'qima takomilining ilk bosqichlarida hosil bo'lib, avvaliga tolalar ko'proq bo'ladi, keyinchalik amorf modda differensiallashib, biriktiruvchi to'qimaning bir turida, masalan, terida kam, tog'ayda esa ko'proq glikozaminoglikanlar (mukopolisaxaridlar) tutadi. Biriktiruvchi to'qimaning hujayra va tolalari uning asosiy moddasida yotadi. Normal sharoitda asosiy modda gel konsistentsiyasiga ega. Uning tarkibiga biriktiruvchi to'qima hujayralarida sintezlanuvchi moddalar (sulfatlangan glikozaminoglikanlar-xondroitinsulfat, geparinsulfat, keratinsulfat, gialuron kislota; fermentlar, immun tanachalar) va qon tomir orqali keluvchi moddalar (albumin, globulin, vitaminlar, gormonlar, ionlar, suv, fermentlar, immun tanachalar va metabolitlar) kiradi. Asosiy moddaning o'tkazuvchanli glikozaminoglikanlarga (GAG) va glikoproteinlarga (GP) bog'liq bo'ladi.

**Glikoproteinlar (GP)**-oqsil va uglevod birikmalari, tarkibida 90–95% uglevod bo'ladi. Glikoproteinlar tolalarda va oraliq modda tarkibida bo'ladi (fibronektin, xondronektin, fibrillin, laminin). GP-hujayralararo modda strukturalarining shakllanishida va uning funksional xususiyatini belgilashda muhim ahamiyat kasb etadi.

Fibronektin – fibroblast hujayralaridagi yuza glikoproteindir. U hujayralararo moddada oraliq kollagenlar bilan birikkan holatda bo'ladi. Fibronektin hujayralarning o'sishini, harakatlanishini, yopishqoqligini va turlanishini ta'minlaydi.

Fibrillin mikrofibrillalarni shakllanishini va hujayra tuzilishiga ega bo'lmagan komponentlarni o'zaro bog'lanishini tezlashtiradi.

Laminin – bazal membranani tarkibiga kirib, o'zaro disulfid bog'lar orqali birikkan uchta polipeptid zanjirdan iborat.

**Glikozaminoglikanlar (GAG)** – polisaxarid birikmalaridan iborat. Ular tarkibida sulfatlangan GAGlar – ularga xondroitin sulfat (tog'ay, ko'z, terida), dermatansulfat (teri, paylar, tomirlar devorida), keratinsulfat, geparinsulfat (bazal membranalar tarkibida) va sulfat lanmagan GAGlar (gialuron kislota) kiradi.

Amorf moddada eng ko'p tarqalganlari gialuron kislotasi va sulfatlanagan GAGlardir. Gialuron kislotasi sulfatlanmagan GAG ga kiradi.

Bu komponentlarning miqdori fiziologik va patologik holatlarda o'zgarib turadi. Glikozaminoglikanlar, xususan, gialuron kislotasi, xondroitinsulfat va geparinsulfat asosan oqsillar bilan kompleks holatda bo'ladi. Amorf moddaning miqdori biriktiruvchi to'qimaning turli qismlarida turlicha. Qon tomir kapillyarlari atrofida, yog' hujayralari to'plangan joylarda yoki retikulyar hujayra ko'p bo'lgan qismlarda amorf modda kam bo'ladi. Lekin biriktiruvchi to'qimaning epiteliy bilan chegaradosh qismlarida amorf modda ko'p. Bu erda amorf modda kollagen va retikulyar tolalar bilan birga chegara membranasini (bazal plastinkani) hosil qiladi.

Asosiy modda turli moddalarni qon tomirdan hujayraga yoki metabolizm qoldiqlarini hujayradan qonga o'tishida asosiy tuzilma sanaladi. Uning o'tkazuvchanligi glikozaminoglikanlar konsentratsiyasiga va boshqa fizik-kimyoviy holatlarga bog'liq. Gistamin va gialuronidaza fermenti ta'sirida amorf moddaning o'tkazuvchanligi keskin oshadi. Shunday qilib, amorf modda organizmda modda almashinuvida muhim o'rin tutib, uning o'zgarishi turli kasalliklarga olib kelishi mumkin.

## SIYRAK BIRIKTIRUVCHI TO'QIMA TOLALARI

**Kollagen tolalar** (fibrae collagenae). Kollagen (yunon. colla – yelim, genos- yaratmoq, vujudga keltirmoq, elim hosil qiluvchi demakdir) faqatgina asl biriktiruvchi to'qimada bo'lmay, balki suyakda – ossein, tog'ayda – xondrin tolalar nomi bilan mavjud. Kollagen tolalar siyrak biriktiruvchi to'qimada turli yo'nalishda yotuvchi to'g'ri yoki egri-bugri tortmalar holida joylashadi. Kollagen tolalar tarkibida fibrillar oqsil – kollagen bo'lib, u fibroblast hujayralarida polipeptid zanjirlar (prokollagen) shaklida hosil bo'la boshlaydi. Kollagen sintezi va fibrillogenez quyidagi bosqichlarda amalga oshadi:

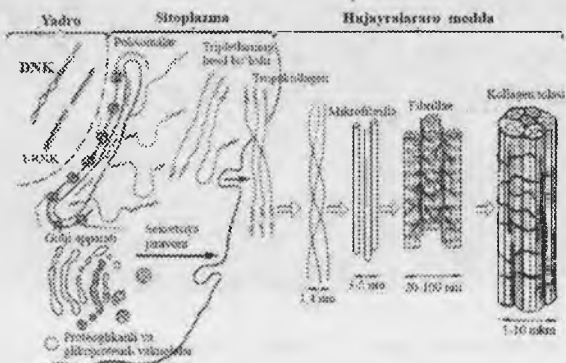
*I bosqich (molekulyar daraja)* – fibroblast donador endoplazmatik to'rida (EPT) uzunligi 280 nm va diametri 1,4 nmli tropo-

kollagen molekulari sintezlanadi. Tropokollagen molekulari ma'lum bir tartibda takrorlanuvchi 3 ta aminokislotalar zanjiridan iborat bo'lib, ulardan birinchisi xohlagan aminokislota, ikkinchisi prolin yoki lizin, uchinchi esa glitsindir. Bu aminokislotalar zanjirda ko'p marta xuddi shu tartibda qaytariladi. Prolin va lizin darhol gidroksiprolin yoki gidroksilizingacha oksidlanadi. Hujayra ichida 3 ta kalta polipeptid zanjirlar bir-biriga o'raladi va tripletlar hosil qiladi. Har bir triplet molekulari uch polipeptid zanjirdan iborat bo'lib, uni 1,4 nm, uzunligi 280–300 nm ga teng. Bu tripletlar tropokollagen deb nomlanadi. Uning molekulyar og'irligi 360 000 ga teng. Tropokollagen oqsili hujayra tashqarisiga sekretiya qilinadi.

**II bosqich (molekula usti daraja)** – tropokollagen molekulari uchlari bilan birikib, natijada protofibrillalar hosil bo'ladi. 5–6 protofibrillalar yon yuzalari bilan birikib, diametri 3–5 nm li mikro fibrillalarni hosil qiladi.

**III bosqich (fibrillar daraja)** – hosil bo'lgan mikro fibrillalar yon yuzalari bilan birikib, qalinligi 20–100 nm li fibrillalarni hosil qiladi. Ularda ko'ndalang chiziqlarni ko'rish mumkin. Ko'ndalang chiziq polimerizatsiya qilish davrida hosil bo'lib, tropokollagen molekularining orasida qoladigan bo'shliqqa bog'liq.

**IV bosqich (tolali daraja)** – fibrillalar yon yuzalari bilan birikib, diametri 1–10 mkm li kollagen tolalarni hosil qiladi (rasm 5.11).



**Rasm 5.11. Kollagen sintezi va fibrilloqenez**

Hozirgi vaqtda kollagenning 14 tipi aniqlangan. Bu tiplar har xil a'zolarda bo'lgan kollagenning kimyoviy tarkibi, joylashishi va xususiyatlariga ko'ra tafovut qilinadi:

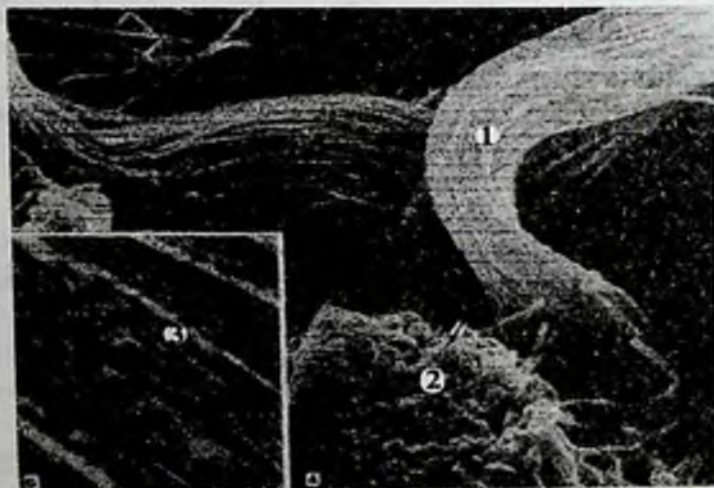
I tip – terida, suyakda, ko'z muguz pardasida, sklerada uchraydi.

II tip – gialin va tolali tog'aylarda joylashadi.

III tip – homila terisining dermasida, retikulyar to'qimada va yirik qon tomirlar devorida uchraydi. Kollagenning bu turi eng ko'p uchraydi.

IV tip – bazal membranalarda va ko'z gavharini o'rovchi kapsulada joylashadi. Qolgan tipdagi kollagenlar ayrim a'zolarining biriktiruvchi to'qimalarida uchrab, unchalik keng tarqalmagan.

Kollagen tolalarda glitsin, prolin, oksiprolin, glyutamin, asparagin kabi aminokislotalar ko'p bo'lib, oltingugurt saqlovchi aminokislotalar kam. Kollagen tolalar juda pishiq va cho'zilmaydi. Pay suyultirilgan ishqor va kislotalarda 10-marta shishadi (rasm 5.12).



*Rasm 5.12. Kollagen to'plami va kollagenning elektron mikroskop ostida ko'rinishi. (ko'ndalang-targ'illikka e'tibor bering).*

## A-REM B-TEM

1-Kollagen tolalar (bo'ylama holda) 2-Kollagen tolalar (ko'ndalang holda)

**Elastik tolalar.** Elastik tolalarning hosil bo'lishi kollagen tolalarning hosil bo'lishiga o'xshaydi. Fibroblastlar elastik tolalarning ham hosil bo'lishida ishtirok etadi. Elastik tolalar to'liq biriktiruvchi to'qimada va biriktiruvchi to'qimaning ba'zi boshqa turlarida uchraydi. Ular maxsus bo'yoqlar bilan bo'yalganda (orsein, rezorsin-fuksin) kollagen tolalardan aniq ajralib ko'rinadi. Elastik tolalar qalinligi 8–20 nm keladigan fibrillalardan hosil bo'lib, tolalar qalinligi siyrak biriktiruvchi to'qimada 1–3 mkm bo'lsa, elastik bog'lamlarda 8–10 mkm gacha etadi.

Elastik tolalarda kollagendan farqli ravishda *ko'ndalang chiziqlik yo'q*. Bu holat elastik to'laning hosil qiluvchi oqsillarning betartib joylashishi bilan ta'riflanadi. Elastik to'la oqsillari umumiy qilib *elastin* deb ataladi.

Elastik tolalarda bir-biridan farqlanuvchi oqsillar borki, bu oqsillar aminokislotalar tarkibi kollagen oqsilidan boshqachadir. Kollagenga nisbatan bu oqsillarda glitsin va prolin kabi aminokislotalar ko'p bo'lib, glyutamin, asparagin kislota, oksiprolin, arginin va boshqalar ancha kam. Bundan tashqari, elastik tolalardagi oqsil o'zida sistin aminokislotasini tutmaydi. Uning o'rniga bu oqsilda aminokislotalar hosilasi bo'lgan desmozin va izodesmozin bo'lib, bu hosilalar elastinning molekulyar tuzilishi barqarorligini va elastik to'laning cho'ziluvchanligini ta'minlaydi. Elastik tolalar yaxshi cho'ziladi, lekin uzilishi ham oson. Elastik tolalarda vaqt o'tishi bilan mineral tuzlar o'tirib, uni sinuvchan qilib qo'yadi.

**Retikulyar tolalar.** Biriktiruvchi to'qimaning ba'zi turlarida, qon yaratuvchi a'zolar stromasida, jigarda, qontomirlar (asosan kapillyarlar), mushak va nerv tolalari atrofida kollagen va elastik tolalardan tashqari retikulyar yoki retikulon tolalar ham uchraydi. Bu tolalar III tipdagi kollagenga kirib, kumush tuzlari bilan impregnatsiya qilinganda aniq ko'ringani uchun ba'zan argirofil (yunon. argiros- kumush) tolalar deb ham yuritiladi. Retikulyar

tola (rete – to‘r) deb nomlanishi ularning to‘r hosil qilishini bildiradi.

Retikulyar tolalarning tuzilishi yaxshi o‘rganilmagan bo‘lsa ham, ma‘lum faktlar bu tolalar oqsildan – retikulindan (kollagenning maxsus turi) tuzilganligini ko‘rsatadi. Retikulin oqsili kollagen va elastik tolalardagi oqsillardan serin, oksilizin va glyutamin aminokislotalarining ko‘pligi bilan ajralib turadi. Oqsil mikrofibrillalari taxminan 40–60 nm qalinlikda bo‘lib, ularda ham xuddi kollagen protofibrillaridagi kabi ko‘ndalang chiziqlik ko‘rinadi.

Retikulyar tolalar kuchsiz kislota, ishqorlar va tripsin ta‘siriga chidamli.

### ZICH TOLALI BIRIKTIRUVCHI TO‘QIMA

Siyrak va zich tolali biriktiruvchi to‘qimalar orasida keskin chegara o‘tkazish mushkul, chunki organizmda biriktiruvchi to‘qimaning hujayralar va hujayralararo modda nisbati asta-sekin o‘zgaradi. Tolalarning joylanish tartibi bo‘yicha zich tolali biriktiruvchi to‘qimaning *shakllangan* va *shakllanmagan* turlari farq qilinadi.

Zich shakllanmagan biriktiruvchi to‘qima terining to‘rsimon qavati va bo‘g‘in xaltachalari biriktiruvchi to‘qimasida uchrab, uning kollagen va elastik tolalari bir-biriga zich, lekin tartibsiz joylashganligi uchun to‘rsimon tuzilishga ega. Hujayralar turi ko‘p bo‘lmay, amorf modda ham kamdir. Hujayralar asosan fibroblast va fibrotsitlardan iborat bo‘lib, ular uzunchoq shaklga ega.

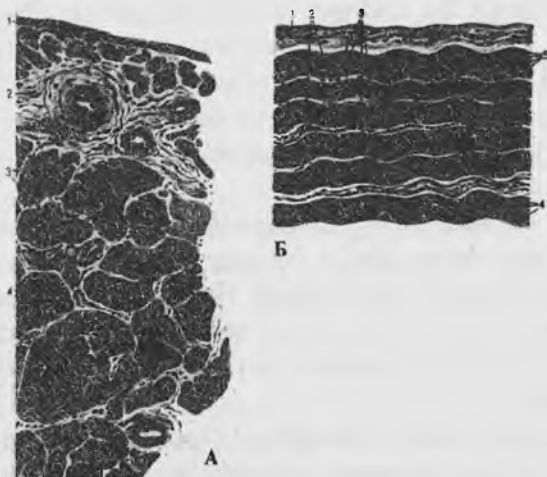
Zich shakllangan biriktiruvchi to‘qima esa tolalarning tartibli joylashishi bilan farqlanadi. Bu to‘qimada tolalarning joylashishi kuch chiziqlari bo‘ylab yo‘nalgan. Shakllangan biriktiruvchi to‘qimaga paylar, bog‘lamlar, fibroz membranalar va plastin-kasimon biriktiruvchi to‘qima kiradi. Bu to‘qimaning tarkibiy qismlarining tuzilishiga mukammalroq to‘xtab o‘tamiz.

**Paylar (tendo).** Paylar pishiq tortmalar bo‘lib, mushaklar shu paylar orqali suyakka birlashadi. Paylar bir-biriga parallel



yotuvchi yo'g'on kollagen tolalardan tashkil topgan. Kollagen tolalar orasida elastik to'r yotadi. Ularning orasida asosiy modda joylashadi. Biriktiruvchi to'qima hujayralaridan esa tolalar orasida yotuvchi fibrotsitlarga bo'ladi. Fibrotsitlar to'rtburchak, uchburchak yoki trapetsiya shakliga ega bo'lib, yon tomondan tayoqcha shaklini eslatadi. Bu hujayralarni *pay hujayralari* deb ham nomlanadi.

Payda har bir kollagen tolalar tutami fibrotsitlar bilan chegaralangan. Bu tolalar *birlamchi tartibli tolalar* deyiladi. Bu tolalar tashqi tomondan *endotenoniy* deb ataluvchi siyrak tolali biriktiruvchi to'qimaning yupqa pardasi bilan o'ralgan. Birlamchi tolalar yig'ilib ikkilamchi tolalar tutamini hosil qiladi. Ikkilamchi tolalar tutami o'z navbatida uchlamchi tolalar tutamini hosil qiladi. Bu tolalar tutami tashqi tomondan *peritenoniy* deb ataluvchi siyrak tolali biriktiruvchi to'qimadan iborat parda bilan chegaralangandir. Shu pardalarda paylarni oziqlantiruvchi tomirlar hamda paylarni innervatsiya qiluvchi nerv tolalari va nerv oxirlari joylashadi (rasm 5.13).



**Rasm 5.13.** Zich tolali biriktiruvchi to'qima (*gematoksilineozin*).

- A- Payning ko'ndalang kesimi. B- Payning bo'ylama kesimi
- 1-peritenoniy 2-endotenoniy
- II-tartibli tutamlar fibrotsitlar
- 5-I-tartibli tutamlar

**Fibroz membranalar.** Fibroz membranalar – fassiyalar, aponevrozlar, diafragmaning pay markazlari, ba'zi organlarning kapsulasi, tog'ay ustki pardasi, sklera, tuxumdon va urug'donlarning oqlik pardalarini hosil qiladi.

Aponevrozlar, fassiyalar va diafragmaning pay markazi bir-birining ustida bir necha qavat bo'lib yotgan kollagen tolalar tutamlari va ular orasida joylashgan hujayralardan iborat. Kollagen tolalar bir-biriga parallel yotadi. Fibroz membranalarda kollagen tolalar tutamidan tashqari, elastik tolalardan iborat to'r ham mavjud. Suyak ustki pardasi, sklera, tuxumdonning oqlik qavati, bo'g'imlar kapsulasida kollagen tolalar tutami biroz noto'g'ri joylashgan bo'lib elastik tolalarning ko'pligi bilan aponevrozlardan farq qiladi. Bu qavatlarda fibrotsitlar burchakli yoki duksimondir.

Plastinkasimon biriktiruvchi to'qima kapsula bilan o'ralgan nerv oxirlarida uchraydi. U kontsentrik joylashgan biriktiruvchi to'qima plastinkalaridan iborat. Plastinkalarning asosiy moddasida bo'ylama, ko'ndalang yo'nalishda joylashgan yoki tartibsiz chirmashgan ingichka kollagen tolalar joylashgan. Bu tolalardan ba'zi birlari kollagenga ijobiy reaksiya bermaydi, balki o'zining xususiyatlari bilan retikulin tolalarga yaqinlashadi.

Plastinkalar ustida o'simtali, yadrosi oval shakldagi fibrotsit hujayralari yotadi. Plastinkalar orasida odatda fibroblastlar va o'troq makrofaglar uchraydi.

**Elastik biriktiruvchi to'qima.** Bu to'qima chin tovush bog'lamida uchrab, parallel yo'nalgan elastik tolalarning yaxshi rivojlanganligi bilan xarakterlanadi. Bu bog'lamda elastik tolalar tarmoqlangani uchun ular to'r shaklini hosil qiladi. Elastik bog'lamlar kollagen to'qimadan farq qilib har xil tartibli tutamlar hosil qilmaydi.

Elastik tipdagi arteriya devorlarida (aorta, o'pka arteriyasi va boshqalar) elastik to'qimaning plastinkalari darchali membranalar hosil qiladi. Darchali membranalar bir necha qavat bo'lib joylashgan, ular oralig'i esa silliq mushak hujayralari, fibrotsitlar va asosiy modda bilan to'lgan.

## MAXSUS XUSUSIYATGA EGA BO'LGAN BIRIKTIRUVCHI TO'QIMALAR

Yuqorida ko'rib o'tilgan, siyrak va zich biriktiruvchi to'qimadan tashqari, maxsus xususiyatga ega bo'lgan biriktiruvchi to'qimalar – retikulyar to'qima, yog' to'qimasi, shilliq to'qima, pigment to'qima fark qilinadi.

**Retikulyar (to'rsimon) to'qima (textus reticularis).** Bu to'qima retikulyar hujayralar va retikulin tolalardan tashkil topgan. Retikulyar hujayralar o'siqlari bilan birlashib, to'rsimon tuzilmani hosil qiladi. Retikulyar hujayralarga retikulin tolalar zich tegib yotadi. Retikulyar to'qima organizmning turli qismlarida uchraydi. Bu to'qima suyak ko'migi, limfa tuguni va taloqning stromasini hosil qiladi.

Retikulyar to'qimani ichak shilliq qavatida, buyrakda va boshqa organlarda ham uchratish mumkin. Uning asosiy vazifalaridan biri qon shaklli elementlari ishlanib chiqishida maxsus mikromuhit hosil qilishdir. Bu to'qima hosil qilgan qovuzloklarda rivojlanayotgan qon shaklli elementlarining turli hujayralarini uchratish mumkin. Retikulyar to'qimaniig ba'zi hujayralari to'rdan ajrab, erkin retikulyar hujayralarni hosil qiladi. Taloq va limfa tugunining retikulyar to'qimasidan qon yoki limfa doimo o'tib turadi. Shuning uchun bu a'zolarining retikulyar hujayralari yot antigen bilan to'qnashadi va shu antigen to'g'risida limfotsitlarga ma'lumot etkazib beradi (rasm 5.12.)

**Yog' to'qimasi (textus adiposus).** Yog' hujayralari biriktiruvchi to'qimaning ma'lum qismlarida to'planib, yog' to'qimasini hosil qiladi. Ikki xil yog' to'qimasi tafovut qilinadi: oq va qo'ngir.

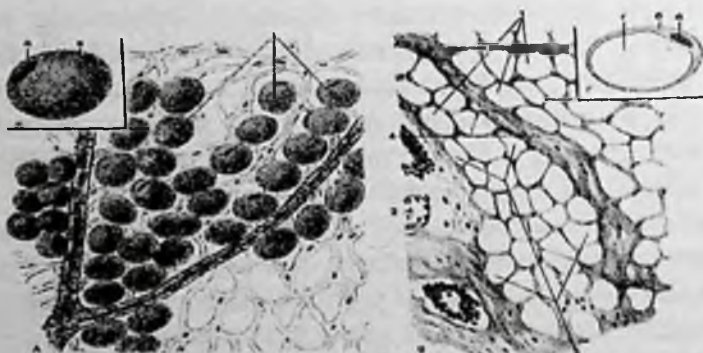
Oq yog' to'qimasi hujayralari yuqorida («Yog' hujayralari» ga q.) tasvirlangan tuzilishga ega bo'lib, u yog' to'qimasining asosiy qismini tashkil etadi. Qo'ng'ir yog' to'qimasi odamda ilk yoshlik davrida (kuraklar atrofida va tananing yon taraflarida) uchraydi. Qo'ng'ir yog' to'qimasi hujayralari sitoplazmasida mayda yog' tomchilari orasida donador endoplazmatik to'r, Golji kompleksi, ko'p miqdorda mitoxondriya va glikogen kiritmalari joylashadi.

Yogʻ hujayralaridagi sitoxromlar yogʻ toʻqimasiga qoʻngʻir tus beradi. Yogʻ hujayralaridagi yogʻ toʻplamlari energetik manba hisoblanadi. 100 g yogʻ yonganda energiyadan tashqari 107,1 g suv ajraladi. Shunday qilib, suv etishmaganda yogʻ suv manbai boʻlib ham xizmat qiladi.



**Rasm 5.12. Retikulyar toʻqima.**

1-Retikulyar hujayralar  
a,v- oʻsintalari b-yadro

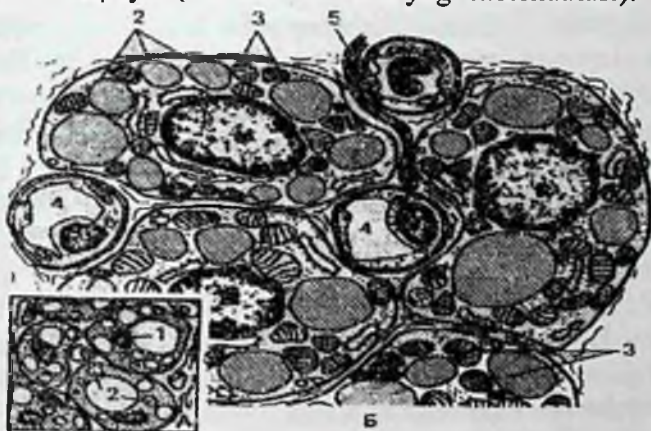


**Rasm 5.12a. Yogʻ toʻqima: sudan bilan boʻyash: III (A),  
teri osti kletchatka preparati (V)**

1 – yogʻ hujayralari  
(b-sitoplazina, v-yogʻ kiritmalar, d-yadro),  
2 – qon tomir,  
3 – yogʻ toʻqimasining boʻlagi,  
4 – biriktiruvchi qatlam



Metabolitik jarayonda qo'ng'ir yog' to'qimasi alohida o'rin tutadi. Uning metabolitik aktivligi oq yog' to'qimasiga nisbatan 20-marta yuqori. Organizm soviganda qo'ng'ir yog' to'qimasi mitoxondriyalarida fosforlanishning oksidlanishdan ajralishi natijasida issiqlik energiyasi ajralib, u organizmni isitadi. Yog' to'qimasi mexanik funksiyani ham bajarib, organizmni turli ta'sirlardan saqlaydi (masalan, teri osti yog' kletchatkasi).



Rasm 5.13. Qo'ng'ir yog' to'qimasi (sxema).

B-lipotsit ultrastrukturasi

1-yadro

2-lipid

3-mitoxondriya

4-gemokapillyar

5-nerv tolasi

**Pigment to'qimasi (textus pigmentosus).** Bu to'qima ko'p miqdorda pigment hujayralarini (melanotsitlarni) saqlaydi. Bu to'qima so'rg'ich sohasida, anal teshigi atrofida, yorg'oq xaltada hamda ko'zning qon tomir va rangdor pardalarida uchraydi.

**Shilliq to'qima (textus mucosus).** Bu to'qima faqatgina embrionlarda uchraydi. Uning hujayralari asosan fibroblastlar bo'lib, asosiy moddada juda ko'p miqdorda gialuron kislotasi uchraydi. Bu kislotamorf yoki asosiy moddaga dirildoq yoki shilliqsimon xususiyat beradi. Homiladorlikning ikkinchi

yarmidan boshlab asosiy moddada kollagen tolalarining miqdori oshadi va shilliq to'qima siyrak tolali biriktiruvchi to'qima shaklini ola boshlaydi.

## **BIRIKTIRUVCHI TO'QIMANING YOSHGA QARAB O'ZGARISHI**

Biriktiruvchi to'qimada yoshning o'tib borishi bilan asta-sekin hujayra elementlarining kamayishi kuzatiladi. Asosan fibroblast hujayralari kamayishi natijasida ma'lum darajada asosiy modda ham kamayadi. Yosh biriktiruvchi to'qima asosiy moddaga boy bo'lib, tolalar kam bo'ladi. Funktsional aktiv hujayra elementlarining bo'lishi biriktiruvchi to'qimada moddalar almashinuvining yuqori bo'lishini ta'minlaydi. Yosh o'tishi bilan biriktiruvchi to'qima glikozaminoglikanlarining tarkibiy qismlari ham o'zgaradi. Gialuron kislota kamayib, xondriotinsulfat va uning efirlari oshadi. Sulfatlangan polianionlar oshishi uning qon plazmasining beta-lipoproteid fraksiyasi bilan erimaydigan komplekslar hosil qilishiga olib keladi. Bu esa qon tomir devorida ateromatoz tanachalar hosil bo'lishiga va ateroskleroz kasalligining rivojlanishiga sabab bo'ladi. Xondriotinsulfatning ko'payishi uning kalsiy tuzlari bilan bog'lanishini kuchaytirib, bu jarayonlar organizm qarishi bilan parallel kechadi.

Shunday qilib, yosh ulg'ayishi bilan biriktiruvchi to'qimaning tolalari ko'payib, hujayra elementlari kamayadi. Bu jarayon shunchalik sezilarliki, ko'pchilik mualliflar a'zolarning yosh ulg'ayishi bilan sklerozga uchrashini e'tirof etadilar. Bu esa a'zolarning biriktiruvchi to'qima orqali oziqlanishini buzilishga olib keladi.

## **QON VA BIRIKTIRUVCHI TO'QIMA HUYAYRALARINING O'ZARO MUNOSABATI**

Ichki muhit tuzilmalari bo'lgan qon va biriktiruvchi to'qima hujayralari kelib chiqishi, tuzilishi va faoliyati bo'yicha bir-biri bilan uzviy bog'liqdir. Sog'lom organizmda ular orasidagi

munosabat yaqqol ko'zga tashlanmaydi. Ba'zi kasalliklarda (masalan, yallig'lanish jarayonida), bu hujayralarning birgalikda faoliyat qilishini aniq ko'rish mumkin. Yallig'lanish – bu to'qimalarda turli shikastlovchi ta'sirlarga javoban vujudga keladigan himoya jarayonidir. Bu jarayon bir-biridan keskin chegaralanmagan bir necha bosqichlardan iborat bo'lib, uning har bir bosqichida qon va biriktiruvchi to'qimaning ma'lum bir hujayralari asosiy o'rin tutadi. To'qima jarohatlanganda yoki unga yot zarrachalar (masalan, mikroblar) tushganda dastavval shu joydagi qon kapillyarlarining kengayishi va devorining o'tkazuvchanligi oshishi kuzatiladi. Natijada, yallig'lanish maydonida to'qima suyuqligining miqdori keskin oshadi va shish hosil bo'ladi. Yallig'lanish maydonidagi parchalanish mahsulotlari bu yerga neytrofil leykotsitlarni jalb qiladi (xemotaksis). Qon kapillyarlari devori orqali chiqqan neytrofil leykotsitlar yallig'lanish maydoni atrofida to'planadi va leykotsitar valni hosil qiladi. Neytrofil leykotsitlar yot zarrachalarni fagotsitoz qiladi va shu bilan birga o'zlari ham ko'p miqdorda emiriladi. Keyingi bosqichda yallig'lanish maydoni atrofiga ko'p miqdorda monotsitlar va limfotsitlar to'planadi. Monotsitlar makrofaglarga aylanib, yot zarrachalarni fagotsitoz qiladi. Yallig'lanish maydoni yot zarrachalardan va yemirilgan hujayra qoldiqlaridan tozalangandan so'ng bu yerda qayta tiklanish (regeneratsiya) bosqichi amalga oshadi. Bu bosqichda yallig'lanish maydonida ko'p miqdorda fibroblastlarning hosil bo'lishi kuzatiladi. Ular kollagen tolalarini ishlab chiqarib, jarohatlangan joyning qayta tiklanishini ta'minlaydi. Shunday qilib, yallig'lanish jarayonida shartli ravishda ketma-ket keladigan uch bosqichni qayd qilish mumkin: a) leykotsitlar; b) makrofaglar; v) fibroblastlar bosqichlari. Bu jarayonda aytib o'tilgan hujayralardan tashqari to'qima bazofillari, eozinofil va bazofil leykotsitlar ham ishtirok etadi.

Shunday qilib, organizmda kechadigan yallig'lanish va barcha turli xil himoya reaksiyalarida qon va biriktiruvchi to'qima hujayralari bir-biri bilan uzviy bog'liq holda ishtirok etadi.



## VI BOB

### BIRIKTIRUVCHI TO'QIMALAR TOG'AY VA SUYAK TO'QIMASI

Tog'ay to'qimasi biriktiruvchi to'qimaning bir turi bo'lib, tog'ay hujayralaridan va hujayralararo moddadan tashkil topgan. Uning tarkibida 70–80% suv, 10–15% organik moddalar va 4–7% mineral tuzlar bor. Organik moddalar asosan oqsil, lipid, glikozaminoglikan va proteoglikanlardan iborat. Oqsillar ichida fibrillar oqsillar (kollagen, elastin) va nofibrillar oqsillarni farq qilish mumkin. Tog'ay to'qimasidagi glikozaminoglikan va proteoglikanlar asosan hujayra oraliq moddasining asosiy moddasida bo'ladi. Ular tog'ay to'qimasining fizik-kimyoviy xossalarini (zichligini yoki turgorini) belgilaydi.

**Tog'ay to'qimasining hujayra elementlari.** Tog'ay to'qimasida 2 xil asosiy tog'ay hujayralari: xondrotsitlar va xondroblastlar (yoki xondroblastotsitlar) farq qilinadi. Xondrotsitlar oval yoki yumaloq bo'lib, hujayra yuzasida mikrovarsinkalar tutadi. Hujayralar hujayralararo moddadagi maxsus bo'shliqlarda yakka-yakka yoki to'p-to'p bo'lib joylashadi. To'p-to'p bo'lib joylashgan hujayralar umumiy bo'shliqda yotib bir dona boshlang'ich hujayraning bo'linishi natijasida hosil bo'ladn. Bu to'p hujayralar *izogen grupp*a deb nomlanadi. Har bir hujayrada bitta yoki ikkita yadrocha tutuvchi yumaloq yadro bo'ladi. Hujayraning sitoplazmasi bir oz bazofil bo'lib, tor halqa shaklida yadro atrofini o'raydi. Hujayra organellari ko'p emas. Rivojlanayotgan tog'ay hujayralar sitoplazmasida ko'p miqdorda mitoxondriyalar, Golji kompleksi va endoplazmatik to'r joylashadi. Tog'ay hujayralarini gistoximik usullar bilan o'rganilganda unda glikogen, lipidlar mavjudligini hamda bir qator fermentlarning (ishkoriy fosfataza, lipaza, oksidaza) yuksak aktivligi aniqlangan. Tog'ay hujayralarining ikkinchi turi xondroblastlardir. Ular tog'ay usti pardasining ostida, tog'ay to'qimasining periferiyasida joylashgan bo'lib, yassilashgan shaklga ega va alohida-alohida bo'lib hujayralararo moddada yotadi.

Xondroblastlar xondrotsitlarga nisbatan kengroq sitoplazmaga ega bo'lib, ribonuklein kislotaga boy bo'lganligi sababli sitoplazmasi bazofil bo'yaladi. Elektron mikroskop ostida xondroblast hujayralarida endoplazmatik to'ring parallel membranalari ko'rinadi. Bu holat hujayraning yuqori sintetik faoliyatidan darak beradi. Sitoplazmada glikogen va mukopolisaxaridlarning katta to'plamlari aniqlanadi. Ba'zan endoplazmatik to'r membranalari hujayra qobig'iga yaqinlashadi. Hujayraning bunday tuzilishi sekret ishlovchi hujayralarga xosdir. Xondroblastlar takomillashish natijasida xondrotsitlarga aylanadi.

Tog'ay ustida qon tomir kapillyarlariga boy bo'lgan biriktiruvchi to'qima yotadi. Qon tomirlar va nerv oxirlari atrofida uzun fibroblast tipidagi hujayralar va kollagen tolalarning tutamlari joylashadi. Bu tuzilma tog'ay usti pardasi – *perixondr* (yunon. peri -oldi, chondros -tog'ay) deb nomlanadi. Tog'ay to'qimasining oziqlanishi, regeneratsiyasi va ba'zi bir gistoximik xususiyatlari tog'ay usti pardasiga bog'liq. Tog'ay usti pardasida qon tomirlari joylashgan siyrak tolali biriktiruvchi to'qimadan iborat tashqi qavat, o'zida xondroblastlar va ularning boshlang'ich hujayralari bo'lgan prexondroblastlar tutuvchi ichki qavat ajratiladi. Tog'ay usti pardasining bevosita ostida duksimon shaklga ega yosh xondrotsitlar joylashadi. Perixondr tog'ay to'qimasining o'sishida va regeneratsiyasida muhim o'rin tutadi. Bundan tashqari, tog'ayning hujayralararo moddasida qon tomirlar yo'qligi uchun moddalar diffuziya yo'li bilan tog'ay usti pardalaridagi qon tomirlardan boradi. Tog'ay usti pardasi yo'q joyda (bo'g'im tog'aylarida) oziq moddalar sinovial suyuqlikdan diffuziya yo'li bilan kiradi. Tog'ay hujayralararo moddasi kolloid bo'lgani uchun suv va tuz o'tishi osondir. Tog'ay oziqlanishining yomonlashuvi tog'ay hujayralararo moddasida, ayniqsa, gialin tog'ayida Sa<sup>+</sup> tuzlarining o'tirishiga olib keladi.

**Hujayralararo modda.** Hujayralararo modda – tolalar va asosiy moddadan tashkil topgan. Gialin tog'aydaII tip kollagen (xondrin) tolalar bo'lsa, elastik tog'ayda kollagen tolalar bilan bir qatorda elastik tolalar ham juda ko'p. Xondrin tolalarning tuzilishi asl biriktiruvchi to'qimanichg kollagen tolalarini eslatadi.

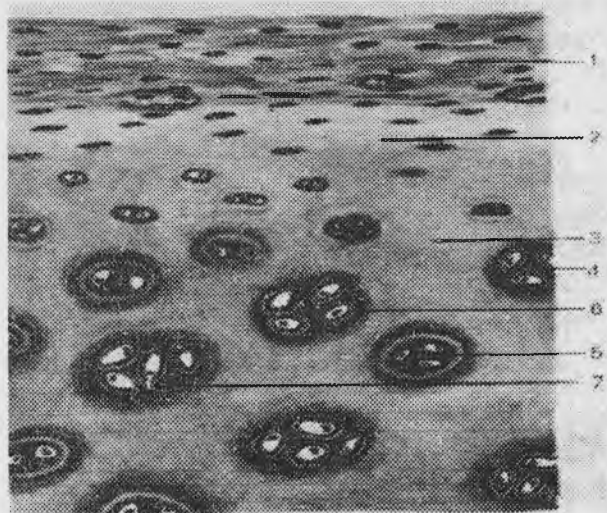
Kollagen tolalarning nur sindirish qobiliyati asosiy moddanikiga taxminan teng bo'lgani uchun ular oddiy yorug'lik mikroskopi ostida ko'rinmaydi. Hujayralararo moddaning bo'shliq devorlariga yaqin qismlari atrofidagi hujayralararo moddadan nurni kuchli sindirish qobiliyati bilan farq qiladi. Bu qavat tog'ay hujayralariga kapsula bo'lib xizmat qiladi. Hujayralararo modda oqsillarga, lipidlarga, glikozaminoglikan va proteoglikanlarga boydir. Glikozaminoglikanlar asosan sulfatlangan bo'lib, o'z ichiga xondroitinsulfatlarni, keratin sulfatni va gialuron kislotasini oladi. Sulfatlangan glikozaminoglikanlar nofibrillar oqsillar bilan birikib proteoglikanlarni hosil qiladi. Asosan hujayralararo moddasining tuzilishiga qarab, tog'ayning uch turi: 1) gialin (shishasimon); 2) elastik (to'rsimon); 3) tolali (kollagen tolali) turlari farqlanadi.

### **Gialin tog'ay to'qimasi**

Gialin tog'ay ko'p uchraydigan tog'ay turidir. Embriyon skeletining ko'p qismi voyaga etgan organizmda esa qovurg'alarning to'sh suyagiga tutashish joyi, bo'g'imlar yuzasi va havo o'tkazuvchi yo'llar devori gialin tog'aydan tuzilganidir. U ko'kimtir rangi bilan farqlanadi.

Tog'ay tashqi tomondan biriktiruvchi to'qimaning yupqa qavati – perixondr bilan qoplangan (rasm 6.1). Tog'ayning yuqori qavatidagi xondrotsit hujayralari xondroblast hujayralaridan ko'p farq qilmaydi, chuqurroq savatida esa tog'ay hujayralari asta-sekin kattalashadi. Xondrotsitning yuzasi tekis bo'lmay elektron mikroskopda ko'rinuvchi mikrovarsinkalari bor. Bu hujayralar yadrosi yumaloq bo'lib, xromatini kamdir. Sitoplazmasida kontsentrik sisternalar shaklida endoplazmatik to'r joylashganligi ko'rinadi.

Xondrotsit mitoz yo'li bilan bo'linadi. Hosil bo'lgan yangi hujayralar atrofida zich hujayralararo modda bo'lgani uchun ular bir-biridan uzoqlashmay izogen gruppalarni hosil qiladi. Shuning uchun qari tog'aylardagi izogen gruppalar 8–10 tagacha xondrotsitlar tutadi.



**Rasm 6.1. Gialin tog'ay to'qimasi:**

- 1-perixondr
- 2-3-hujayralararo modda,
- 4-5-izogen guruhlilar,
- 6-oksifil zona,
- 7- bazofil zona.

Hujayralararo moddaning holatiga ko'ra tog'ay hujayrasining shakllari turlicha bo'lishi mumkin. Yoshtog'aydagi hujayralararo modda suvga va proteoglikanlarga boy, bu yerda tog'ay hujayralari shakli yumaloq. Qari tog'aylarda hujayralararo modda zichlashgan bo'lib, hujayralari odatda disk shaklini oladi. Yakka yoki izogen gruppalar atrofida yotgan hujayralararo modda turlicha bo'yaladi, chunki uning tarkibida oqsillar va proteoglikanlar miqdori turlicha bo'ladi. Hujayralararo moddaning hujayralar atrofida bevosita joylashgan, ko'p miqdorda glikozaminoglikan va proteoglikanlar saqlovchi zonasi keskin bazofil bo'yaladi. Bazofil bo'yaluvchi moddalar izogen gruppalarni har tomondan bir tekisda o'ragani uchun ular sharsimon tanachalarni hosil qiladi. Yirik va qari tog'ayda bazofil tanachalar atrofida halqa singari oksifil zona shakllanadi, chunki

yosh ulg'ayib borgan sari tog'ay hujayralarining soni amorf moddada glikozaminoglikanlar miqdori kamayadi. Pirovardida hujayralararo modda bazofiliyasining susayishi va unda kalsiy tuzlari o'tirishi (ohaklanish) kuzatiladi.

Hamma gialin tog'aylar ham bir xil tuzilishga ega emas, masalan, bo'g'imlar yuzasidagi tog'ay perixondrga ega bo'lmaydi. Bo'g'im tog'aylarida uch zona ajratiladi:

a) tashqi zona kam differensiallashgan xondrotsitlardan iborat.

b) o'rta zona yirik faol xondrotsitlar zonasi, ularda sintetik jarayon kuchli bo'ladi.

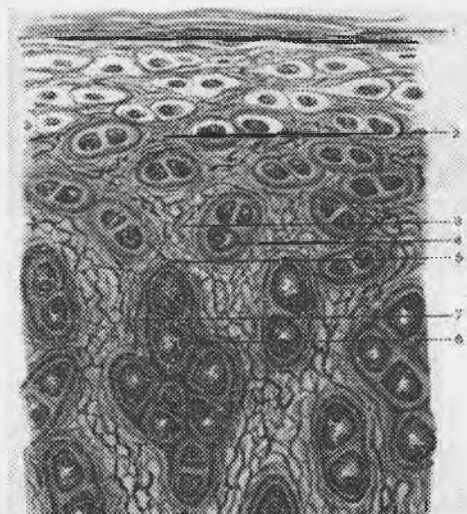
v) ichki bazal zona tog'ay hujayralarida membranali vezikulalar bo'ladi va mineralizatsiya jarayonida qatnashadi.

Bo'g'im tog'ayining oziklanishi bo'g'im bo'shlig'idagi sinovial suyuqlik va chuqur joylashgan tomirlar hisobiga bo'ladi, bu tomirlar suyak to'qimasidan o'tib keladi.

Tog'ay to'qimasidagi *xondronektin*- glikoprotein moddasi hujayralarni va tolalarni o'zaro biriktirib turadi. Ammo tog'ayning hujayralararo moddasi gidrofillikka ega bo'lsada, antigenlik hususiyatiga ega yirik oqsil molekulalalar ichkariga kirolmaydi. Shuning uchun tog'ay to'qimasi antigenlik hususiyatiga ega emas. Bu holat uning transplantatsiyasida muhim ahamiyat kasb etadi.

### **Elastik tog'ay to'qimasi**

Elastik tog'ay (*textus cartilagenus elasticus*) quloq suprasida, hiqildoqda (shoxchasimon va ponasimon tog'aylarda), hiqildoq usti tog'ayida uchraydi. Ular sarg'ish rangli, xira bo'ladi. Tuzilishi jihatidan gialin tog'ayini eslatadi. Hujayrasi yumaloq shaklga ega bo'lib, yakka-yakka yoki izogen gruppani hosil qilib joylashadi (rasm 6.2). Elastik tog'ay hujayralarining sitoplazmasida gialin tog'aydan farqli ravishda yog' va glikogen kam to'planadi. Hujayralararo moddasida kollagen tolalari bilan bir qatorda elastik to'rni hosil qiluvchi elastik tolalarni ko'rish mumkin. Bu elastik tolalar tog'ay ust pardasiga o'tib ketadi. Elastik tog'ayda ohaklanish kuzatilmaydi.



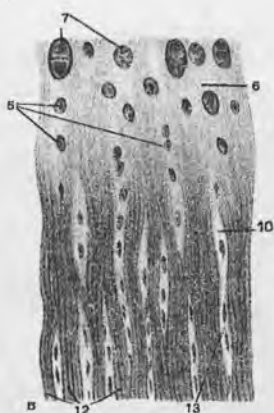
**Rasm 6.2.** Elastik tog'ay. Quloq suprasidan tayyorlangan.

- 1 – tog'ay ustki pardasi
- 2-oraliq modda
- 3-elastik tolalar
- 4-izogen guruhlar
- 5-oksifil zona
- 6-xondrotsit
- 7- kollagen tola.

### **Tolali tog'ay to'qimasi**

Tolali tog'ay (textus cartilagineus fibrosa) tolali biriktiruvchi to'qimaning pay, bog'lam turlarini gialin tog'ayga o'tish joylarida uchraydi. Masalan: sonning yumaloq bog'lamida, o'mrovto'sh bo'g'imida uchraydi. Umurtqalararo disklar ham tolali tog'aylardan iborat (rasm 6.3). Tolali tog'ayda ham hujayralarni (xondrotsitlarni) va hujayralararo moddani ajratish mumkin. Hujayralararo modda parallel yo'nalgan kollagen tolalardan va bazofil bo'yaluvchi amorf moddadan tashkil topgan. Bu moddada bo'shliqlar bo'lib, ular yakka-yakka yoki izogen gruppalar hosil qilib yotuvchi tog'ay hujayralarini tutadi. Xondrotsitlar oval yoki yumaloq shaklga ega bo'lib, gialin tog'aydan paylarga o'tish davomida yassilanadi va pay hujayralari singari qator-qator bo'lib joylashadi.

Shunday qilib, tolali tog'ayni gialin tog'ayning pay yoki bog'lamga o'tadigan oraliq shakli deb ifodalasa ham bo'ladi.



**Rasm 6.3. Tolali tog'ay**

- 5—yassilashgan yakka xondrotsitlar
- 6—tog'aymatriks,
- 12—kollagen tolalar tutamlari,
- 13 – fibrotsitlar

### **TOG'AY TO'QIMASINING TARAQQIYOTI (XONDRIOGISTOGENEZ) VA REGENERATSIYASI**

Tog'ay to'qimasi embrion davrida mezenximadan rivojlanadi. Bo'lajak tog'ay to'qimasi hosil bo'ladigan joylarda mezenxima hujayralari ko'payib, o'simtlarini yo'qotadi va bir-biriga zich etadi. Mezenximaning bu qismi *xondrogen yoki skeletogen* kurtak deyiladi.

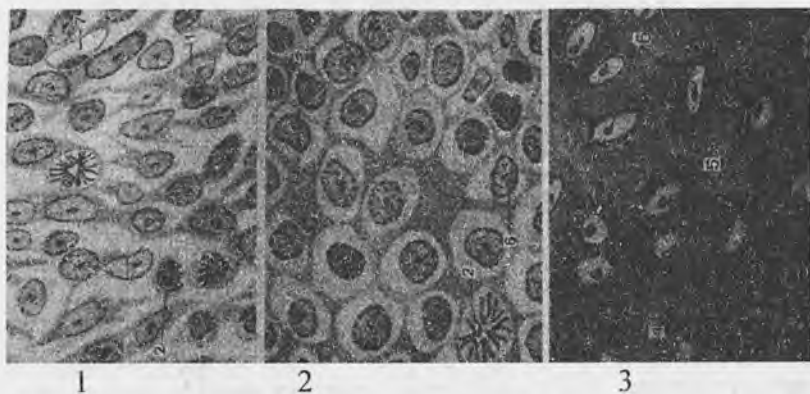
Keyingi bosqichda mezenxima hujayralari hujayralararo modda hosil qila oladigan tog'ay hujayralari – prexondroblast va xondroblastlarga differensiallanadi. Hujayralararo modda yangi hosil buladigan kollagen tolalar bilan birga tayanch vazifasini ham o'taydi. Hujayralararo moddaning shu davrda oksifi! bo'yalishi bu hujayralar tomonidan fibrillyar oqsil ishlab chiqarilishiga bog'liq. Tog'ay hujayralari hujayralararo modda ishlab chiqarishni davom ettiradi va bir-biridan uzoqlashadi (rasm 6.4).

Hujayralararo moddada yangi kollagen tolalarning shakllanishi amorf moddaning o'zgarishlari bilan bog'liq. Tog'ay hujayra-



larining keyingi differensiallanishi amorf moddada glikozaminoglikanlarning (asosan, xondroitinsulfatlarning) sintezlanishiga olib keladi. Xondroitinsulfatlar nofibrillar oqsillar bilan birikib, proteoglikanlarni hosil qiladi. Proteoglikanlar amorf modda vakollagen tolalarga shimiladi, natijada, kollagen tolalar oddiy mikroskop ostida ko'rinmaydigan bo'lib qoladi.

Yosh tog'ayning hujayralari mitotik bo'linishda davom etib, yangi-yangi hujayralarni hosil qiladi. Bu hujayralar izogen gruppalarni vujudga keltiradi. Bu jarayon tog'ayning ichki tarafdan o'sishini belgilaydi. Intussusception yoki interstitsial (lot. intus-ichki, suscipio – ishtirok) o'sish go'daklik davrida va yosh bolalarda kuzatiladi.



**Rasm 6.4. Tog'ay to'qimasining taraqqiyoti:**

- 1-xondrogen orolcha
- 2-xondronlarni hosil bo'lishi
- 3-izogen guruhlar hosil bo'lishi

Skeletogen kurtakni o'rab turgan mezenxima hujayralari ham ko'payishda davom etadi va hujayralararo modda hosil qiladi. Natijada, skeletogen kurtak bu hujayralar hisobiga ham kengayadi. Tog'ayning bu usulda o'sishini appozitsion (lotincha apposititashqi tarafdin) o'sish deyiladi. Tog'ay kurtakni qoplab turgan mezenxima hujayralari zichlashadi va tog'ay usti pardasini hosil qiladi. Tog'ay o'sishining oxirgi bosqichida to'qimaning o'sishi

va unning oziq bilan ta'minoti orasida tafovut ro'y beradi. Tog'ay markazidagi hujayralar ko'payishdan to'xtaydi. Proteoglikanlar esa oksifil bo'yaluvchi oddiy oqsil – albuminga aylanadi. Qari kishilarda va kasallarda tog'ay hujayra oraliq moddasiga kalsiy tuzlari o'tirishi natijasida asbestli distrofiya hosil bo'ladi. Ba'zi hollarda (kuchli rivojlangan distrofiyada) tog'ay ichiga qon tomirlar o'sib kirib, tog'ay to'qimasining suyak to'qimasiga aylanishi kuzatiladi.

Turli ta'sirlar natijasida jarohatlangan tog'ay regeneratsiya qobiliyatiga ega. Tog'ay regeneratsiyasida perixondrda joylashgan hujayralar muhim o'rin tutadi. Bu hujayralar tog'ay hujayralariga aylanadi, ular orasida esa tog'ayning hujayralararo moddasi shakllanib, jarohatlangan tog'ay tiklanadi.

#### **Tog'ay to'qimasi metabolizmiga ta'sir etuvchi omillar.**

Tog'ay to'qimasida kechadigan metabolizm jarayoniga mexanik ta'sirotlar, nerv-gormonal omillar ta'sir etadi. Xondrotsitlarda turli gormonlarga retseptorlar mavjud. Gipofizning STG, prolaktin gormonlari tog'ay o'sishiga, qalqonsimon bezi gormoni xondrotsitlar differentsirovkasini tezlashuviga ta'sir etadi. Insulin gormoni va jinsiy tizimga tegishli boshqa gormonlar tog'ay to'qimasi metabolizmga maxsus ta'sir etish qobiliyatiga ega. Masalan, estrogen gormoni xondrotsitlarda kollagen va GAGlar sintezini ingibatsiya qiladi, tog'ayni tezroqqarishiga sabab bo'ladi.

**Tog'ay to'qimasining yoshga ko'ra o'zgarishlari va regeneratsiyasi.** Tog'ay to'qimasi embrion davrida mezenximadan rivojlanadi. Mezenxima hujayralari ko'payib o'simtalarni yo'qotadi va perixondroblastlar va xondroblastlarga differensiallanadi. Bu hujayralar hujayralararo moddani sintez qila boshlaydi.

Yosh tog'ayda differensiallashgan hujayralar kam bo'lib, mitotik bo'linayotgan hujayralar uchrab turadi. Organizm qariy borgan sari proteoglikanlar, bo'linayotgan hondroblastlar, yosh hondrotsitlar kamayadi, hujayralar sitoplazmasida sintezga aloqador tuzilmalar – donador endoplazmatik to'r, Golji kompleksi, mitoxondriyalar, fermentlar faolligi susayadi.

Distrofiyaga uchragan xondrotsitlarni emiruvchi **xondroblastlar** (makrofaglar bir turi bo'lib, ular suyaklardagi osteoteok-

lastlarga o'xshagan bo'ladi) paydo bo'ladi. O'lgan xondrotsitlar o'rnida amorf modda va kollagen tolalar to'planadi. Ayrim xollarda hujayralararo moddada kalsiy tuzlarining to'planishi yuz beradi. Natijada tog'ay tiniqligi yo'qoladi, tog'ay zichlashab, sinuvchi holatga o'tib qolishi mumkin.

Chaqaloqlarning biriktiruvchi to'qimalarida asosiy modda ko'p bo'lib, tolalar kam bo'ladi. Kollagen tolalarda ko'ndalang chiziqlar ham yaxshi ifodalangan bo'lmaydi, hujayralararo moddada suv ko'proq bo'ladi. Bolalik va balog'at yoshi davrlarida hujayralar faolligi ortadi, xondroroblastlarda sintetik jarayonlar tezlashadi.

Metaepifizar tog'ayning buzilishi bolaning o'sishiga tasir etadi, bo'g'im tog'aylarining kasallanishi xarakatni cheklaydi, bazi kasalliklarda tog'aylarning suyaklanishi yuz beradi. Yoshi o'tgan odamlarda tog'ay to'qimasida tuzlar yig'ila boshlaydi-artroz kasalligi paydo bo'la boshlaydi.

Yosh o'tishi bilan birinchi galda GAGlar tarkibida o'zgarish seziladi, gialuron kislotasi kamaya borib, xondroitin sulfatlarning efilari ko'payadi, asosiy modda o'tkazuvchanligi susayadi. Qon tomir devorlarida ateromatoz (yog'li) tanachalar paydo bo'ladi. Xondroitin sulfatlarning ko'payishi ularning Sa<sup>+</sup>tuzlari bilan birikishini kuchaytiradi va ayniqsa bo'g'imlarda tuzlar to'planishiga sabab bo'ladi. Bu jarayon yosh o'ta borgan sari va qarilik davrlarida kuchayib boradi. Qari kishilarda va kasallarda tog'ay hujayra oraliq moddasiga kalsiy tuzlari o'tirishi natijasida asbestli distrofiya hosil bo'ladi. Ba'zi xollarda tog'ay ichiga qon tomirlar o'sib, tog'ay to'qimasining suyak to'qimasiga aylanishi mumkin.

Tog'ay regeneratsiyasi perixondr ichki qavatida joylashgan hujayralarga bog'liq. Hujayralar soni kamayib boradi, tolalar atrofiida tuzlarning ko'payishi ba'zan skleroz (kollagenning ko'payishi) bilan birga boradi.

### SUYAK TO'QIMASI (TEXTUS OSSEUS)

Suyak to'qimasi faqat umurtqali hayvonlarda uchraydi va juda mustahkam tuzilma sanaladi. Suyak to'qimasi ham har qanday

to'qima kabi moddalar almashinuvi jarayonida organizmning boshqa qismlari bilan o'zaro aloqada bo'ladi. Ularning faoliyati nsrv sistemasi va gormonlar orqali boshqarib turiladi. Suyak to'qimasi tayanch funksiyasini bajarishga moslashgan bo'lsa ham organizmning mineral tuzlar almashinuvida ishtiroki bor.

Mineral tuzlarning asosiy qismi suyak to'qimasida yig'ilgan bo'lib, organizm uchun kerakli bo'lganda qonga chiqishi mumkin. Suyak to'qimasi anorganik (taxminan 70%) va organik moddalarining (30%) yig'indisidan iborat bo'lib, har bir modda suyakka ma'lum xususiyat berib turadi. Organik moddalar suyakka plastiklik, egiluvchanlik xususiyatlarini bersa, anorganik moddalar unga qattqlik va mo'rtlik xususiyatlarini beradi.

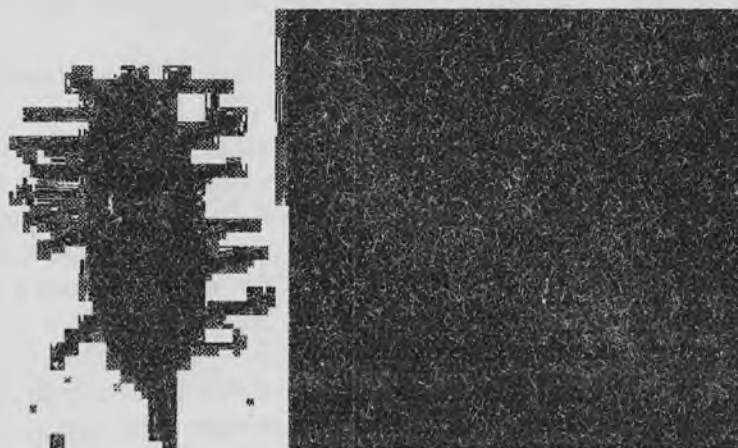
Suyak to'qimasidagi anorganik moddalar asosan kalsiy fosfat, kalsiy karbonat va magniy tuzlaridan iborat bo'lib, qondagi kalsiy va fosforning miqdori shular orqali normallashtirib turiladi, ya'ni kerakli paytda ular suyakdan qonga o'tib turadi. Mineral tuzlarning almashinishi ayniqsa homiladorlik paytida, laktatsiya davrida yaqqol ko'rinadi. Mineral tuzlar etishmasa rivojlana-yotgan yosh bolalar suyaklarida jiddiy patologik o'zgarishlar ro'y berishi mumkin.

Suyak to'qima qattiq to'qima bo'lishiga qaramay, doimo yangilanib turadi, bunda suyakning bir qismi so'rilib, muntazam qayta qurilib turadi. Suyak to'qimasi tayanch, mineral almashinuvidan tashqari yana qator funksiyalarni bajaradi. Ma'lumki, suyaklar ichida qizil suyak ko'migi joylashib, u erda qon shaklli elementlari hosil bo'ladi, demak, bu nozik tuzilmalar mustahkam suyak bilan qoplanib, himoya qilib turiladi. Bundan tashqari, suyak to'qimasi ichki organlar uchun himoya vositasini o'taydi, eng muhimi mushaklar uchun murakkab richaglar sistemasini hosil qiladi.

## **SUYAK TO'QIMASINING TUZILISHI**

Suyak to'qimasi(textus ossei) ham hujayralardan va hujayralararo moddadan tashkil topgan. Shuni qayd qilib o'tish kerakki, hujayralararo modda suyak to'qimasida minerallashtirish yoki

mineral tuzlar bilan to‘yingan bo‘lib, tolalardan va qattiq asosiy yoki amorf moddadan tashkil topgan. Uch xil suyak hujayralari farq qilinadi: osteotsitlar, osteoblastlar va osteoklastlar.



*Rasm 6.5. Osteotsitni tuzilishi.*

V- sxema, G-rastrlovchi elektron mikroskopda ko‘rinishi.

1. Hujayra qobig‘i.
- 2–3. O‘simtalari.
4. Yadro
5. Endoplazmatik to‘r
6. Mitoxondriya
7. Golji kompleksi

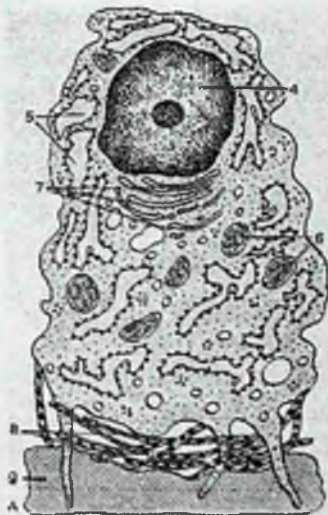
**Osteotsitlar** (osteon- suyak, cytos- hujayra) o‘simtali hujayralar bo‘lib, o‘simtalari mayda o‘simtalarga tarmoqlangan bo‘ladi. Bu hujayralar o‘z shakliga mos keladigan bo‘shliqlarda joylashib, o‘simtalari bilan o‘zaro bog‘langan (rasm 6.5). Bu hujayra markazida to‘q bo‘yalgan yadro joylashib, sitoplazma och bazofil rangga ega. Osteotsitlar suyak to‘qimasining asosiy hujayralaridan hisoblanib, sitoplazmasida oz miqdorda mitoxondriyalar, kuchsiz rivojlangan Golji kompleksi bo‘ladi. Hujayra markazi osteotsitlarda topilmagan, shu tufayli bu hujayralar bo‘linish qobiliyatiga ega emas deb hisoblanadi. Hujayraning mayda



o'simtalari keyinchalik qisqarishi yoki yo'q bo'lib ketishi mumkin. lekin ular joylashgan kanalchalar sistemasi saqlanib, ular orqali suyak to'qimasida modda almashinuv jarayoni yuz beradi. Shunday qilib, osteotsitlar etuk suyakning asosiy hujayralarni tashkil qiladi.

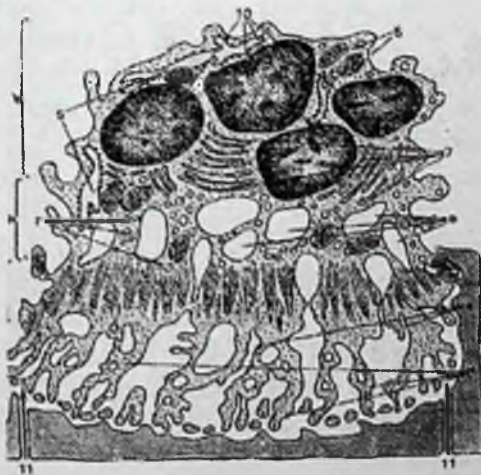
**Osteoblastlar yoki osteoblastotsitlar** (osteon- suyak, blastos-kurtak)suyak usti pardasida, suyakning yangidan hosil bo'layotgan qismlarida uchrab, kubsimon, piramidasimon yoki ko'p qirrali shaklda bo'lib, yumaloq yoki ovalsimon yadroga ega. Yadroda bir yoki bir necha yadrocha bo'ladi. Hujayra sitoplazmasida ancha yaxshi taraqqiy etgan endoplazmatik to'r, mitoxondriyalar, Golji kompleksi va ko'p miqdorda RNK ni ko'rish mumkin (rasm 6.6). Bundan tashqari, sitoplazmada hujayralararo moddaning hosil bo'lishi uchun nihoyatda kerak bo'lgan ishqoriy fosfataza fermenti mavjud. Osteoblastlar suyak hosil qiluvchi yosh hujayralardir. Bu hujayralar doimo oqsil sintez qilib hujayralararo moddaga ajratib turadi, hujayralararo modda hosil bo'lishi tugagandan so'ng ular aktiv bo'lmagan suyak hujayralariga – osteotsitlarga aylanadi.

**Osteoklastlar, osteoklastotsitlar** (yunon. osteon – suyak, clastos – parchalanish, emirilish) -bu hujayralar ohaklangan tog'ay va suyak to'qimalarining emirilishida aktiv ishtirok etadi. Ular makrofaglarning maxsus bir turi bo'lib, embrionda mezenxima hujayralaridan, so'ngra esa monotsitlardan hosil bo'ladi. Hujayralarning eng yirigi 100 mkm ga etishi mumkin. Shakli esa noto'g'ri yumaloq bo'lib, juda ko'p yadroga ega. Elektron mikroskop ostida osteoklastlar sitoplazmasi bir necha zonadan iborat ekanligi ko'rinadi: burmador hoshiyali yuza, oqish zona, vezikulyar zona, bazal yuza (rasm 6.7).



**Rasm 6.6.**  
**Osteoblast**  
**ultrastrukturasi**  
**(sxema)**

- 4-yadro
- 5-donador EPT
- 6-mitoxondriyalar
- 7-Golji kompleksi,
- 8-osteoid
- 9-suyak matriksi



**Rasm 6.7. Osteoklastning**  
**ultrastrukturasi (sxema)**

- I – burmador hoshiyali zona (a-plazmolemma burmalari, b-mikrovorsinkalar);
- II – oqish zona (mikronaychalar va mikrofilamentlar);
- III – vezikulyar zona (v-vakuolalar, g-vezikulalar);
- IV – bazalzona.
- 5-donador EPT,
- 6-mitoxondriyalar
- 7-Golji kompleksi
- 9-suyak matriksi
- 10-osteoklastning yadrolari
- 11-erozion lakuna-ning tubi



Osteoklastlarning suyakning yemirilayotgan yuzasiga bevosita tegib turgan qismi burmalar va so'rg'ichsimon o'siqlar hosil qilib, burmador hoshiyali yuzani tashkil etadi. Bu yuzani qoplab turuvchi va shu bilan osteoklastni suyak to'qimasiga germetik yopishtiruvchi ikkinchi zonada organellalar deyarli bo'lmaydi. Bu oqish zona bo'lib, unda faqat aktin saqlovchi mikrofilamentlar uchraydi. Oqish zona aniq bir chegarasiz keyingi, vezikulyar zonaga o'tadi. Bu zonada mayda pufakchalar va vakuolalar mavjuddir. Hujayra sitoplazmasining burmador yuzasiga qarama-qarshi joylashgan qismi bazal yuzani tashkil etadi. Bu yuza boshqalardan farq qilib, organellalarga boy bo'ladi. Unda ko'p sonli mitoxondriyalarni, yaxshi rivojlangan donador endoplazmatik tur va Golji kompleksini, lizosomalarni, hujayra markazini, ko'p miqdorda ribosoma va polisomalarni ko'rish mumkin. Shuning uchun bazal yuzani hujayraning energiya markazi va sekretsiya jarayonida ishtirok etuvchi asosiy qismi deb hisoblash mumkin. Osteoklastlarning suyak to'qimasi bilan uchrashgan yerida o'yiqlar hosil bo'ladi (lat.- lacuna). Osteoklastlarning suyak to'qimasini emirish va fagotsitoz qilish mexanizmi to'la o'rganilmagan. Bu jarayonda osteoklastlar ajratib chiqaradigan CO<sub>2</sub> muhim rol o'ynaydi, deb hisoblanadi. CO<sub>2</sub> karbondioksid fermenti ta'sirida H<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> kislotasini hosil qiladi. Bu kislota suyak to'qimasidagi organik moddalarning emirilishiga va suyakda kalsiy tuzlarning erishiga olib keladi. Suyak to'qimasining parchalanishida H<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> va limon kislotasining asosiy rolini osteoklastlar burmador hoshiyali yuzasidap pH past (kislotali) bo'lishi ham tasdiqlaydi. Parchalanish natijasida hosil bo'lgan moddalarni osteoklastlar fagotsitoz qiladi, natijada devori tekis bo'lmagan keng kanallar hosil bo'ladi.

**Suyak to'qimasining hujayralararo moddasi.** U ohaklashgan bo'lib, ikki qismdan: tolalardan va asosiy moddalardan iborat. Tolalar esa organik moddalardan tashkil topgan bo'lib, ular *ossein* yoki *osteokollagen tolalar* deb ataladi. Bu tolalar o'z xossalariga ko'ra Itip kollagen tolalar bo'lib, elektron mikroskopda ko'ndalang-targ'il tuzilishga ega. Ossein tolalari tartibsiz yoki ma'lum tartibli yo'nalishda joylashadi.

Asosiy modda suyak to'qimasida asosan mineral tuzlardan tashkil topgan bo'lib, qisman xondroitinsulfat kislotasi ham uchraydi. Suyak to'qimasining asosiy moddasi apatitgidrooksid kristallari sifatida namoyon bo'lib, suyakning asosi bo'lgan ossein tolalariga nisbatan tartibli joylashgan. Mineral tuzlar ignasimon zarrachalar bo'lib, qalinligi 1,5–7,5 nm gacha, uzunligi 150 nm gacha keladigan to'g'ri chiziqli shaklga ega. Yosh o'zgarishi bilan ularning kattaligi ham o'zgarib boradi. Yosh suyakto'qimasida gidrooksid kristallari hosil bo'ladi, ular ossein fibrilla tolalari ichida va ularning atrofida joylashadi. Tuzilishi bo'yicha ikki xil suyak to'qimasi tafovut etiladi: retikulofibrozo (dag'al tolali) suyak to'qimasi va ingichka tolali yoki plastinkasimon suyak to'qimasi.

**Retikulofibrozo (dag'al tolali) suyak to'qimasi.** Bunday suyak to'qimasi asosan homilada, yangi tug'ilgan chaqaloqlarda uchraydi. Kattalarda esa faqat tog'aylarning suyakka birikkan joyida, kalla suyaklarining choklarida uchraydi. Bu suyakni dag'al tolali deyilishiga sabab shuki, suyak to'qimasining ossein tolalari juda dag'al va turli yo'nalishda betartib joylashgan bo'ladi. Tolalar bir-biri bilan kesishib yoki burchak hosil qilib yoki murakkab to'r hosil qilib joylashadi (rasm 6.8). Bu tolalar orasi asosiy modda bilan to'yingan bo'ladi. Suyak to'qimasining asosiy moddasida uzunchoq-ovalsimon shakldagi suyak bo'shliqlari yoki lakunalar joylashib, bular uzun, bir-biri bilan anastomozlar hosil qiluvchi kanalchalarga davom etadi. Ana shu bo'shliqlarda shakli shu bo'shlikning shakliga mos keladigan osteotsit hujayralar joylashadi. Shuni qayd etib o'tish kerakki, homilada hosil bo'lgan dag'al tolali suyak o'sishi va keyingi taraqqiyoti natijasida sekin-asta plastinkasimon suyakka aylanadi.



**Rasm 6.8.** Retikulofibroz suyak to'qimasining tuzilishi.

1. Tartibsiz, bir-biriga chirmashib ketgan kollagen tolalar
2. Osteotsitlar (lakunalarda joylashgan)

**Plastinkasimon suyak to'qimasi.** Voyaga etgan organizmda barcha suyaklar – yassi, naysimon suyaklarning asosiy qismi plastinkasimon suyakdan tashkil topgan bo'ladi. BU suyakning asosini suyak plastinkalari tashkil etib, plastinkalar ingichka, bir-biriga parallel holda joylashgan kollagen tolalardan va osteotsit hujayralardan iborat. Har bir plastinkada kollagen tolalar qo'shni plastinkadagi kollagen tolalarga nisbatan perpendikulyar joylashadi. Plastinkalarda tolalarning bunday yo'nalishi suyak to'qimasini mustahkam qiladi.

Suyak plastinkalarining joylanishiga qarab ikki xil suyak moddasi farq qilinadi: kompakt va g'ovak suyak. Kompakt suyakda plastinkalar bir-biriga jips birlashib parallel joylashsa g'ovak suyakda plastinkalar har xil yo'nalishda, bir-biriga nisbatan turli xil burchak hosil qilib joylashadi va ularning orasida kichik-kichik bo'shliqlar hosil bo'ladi.

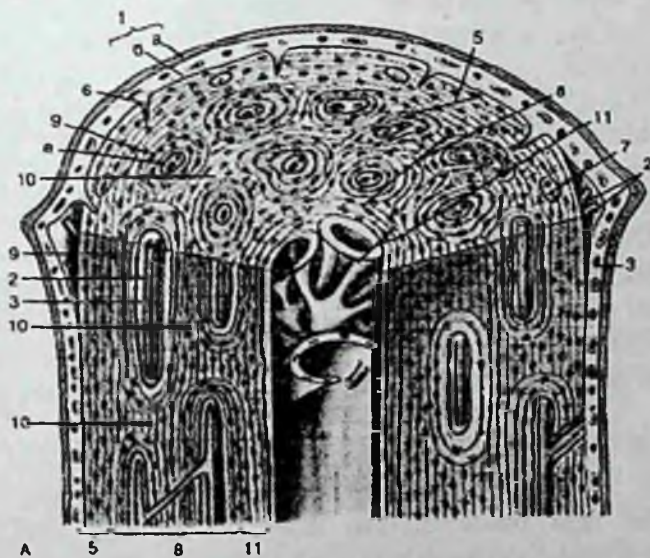
Nishonlangan radioaktiv fosfor bilan o'tkazilgan tajribalar shuni ko'rsatadiki, g'ovak suyak o'zida xarakatchan fosfor tutib, u osonlik bilan qonga o'tishi mumkin. Kompakt suyak esa g'ovakka qaraganda uch marta kamroq harakatchan fosfor tutadi. Shunday qilib, mineral tuzlar almashinuvida g'ovak suyak asosiy rol o'ynaydi.



Kompakt suyak bir-biriga juda ham jips birlashgan suyak plastinkalaridan iborat bo'lib, uning tuzilishini o'rganish uchun naysimon suyakning tuzilishi bilan tanishib chiqish kerak.

## NAYSIMON SUYAKNING GISTOLOGIK TUZILISHI

Ma'lumki, naysimon suyakda anatomik jihatdan diafiz va epifiz qismlari tafovut etiladi. Diafiz qismi naysimon shaklda bo'lib, devori kompakt qismdan tashkil topgan. Kompakt moddasi esa bir-biriga juda ham zich birlashib ketgan suyak plastinkalaridan tashkil topgan (rasm 6.9). Epifizlar esa tashki tomonidan yupqa kompakt suyak bilan qoplangan bo'lib, ichki tomoni g'ovak moddadan tashkil topgan. Suyak tashqi tomonidan yupqa biriktiruvchi to'qima parda ya'ni suyak usti yupqa pardasi (*periost*) bilan o'ralgan.



**Rasm 6.9.** Plastinkasimon suyak to'qimasi (sxema).

- 1 – periost
- (a – tolali qavat b – osteogen qavat)
- 2 – qon tomirlari
- 3 – nervlar

- 4 – endost
- 5 – tashqi plastinkalar qavati
- 6–teshib o‘tuvchi kollagen tolalar
- 7–oziqlantiruvchi kanal
- 8 – osteogen qavat
- 9 – osteon
- (e – markaziy kanal)
- 10–oraliq plastinka
- 11 – ichki plastinkalar qavati
- 12 – osteotsitlar

Suyak ichki kanali esa juda yupqa parda (*endost*) bilan suyak ko‘migidan ajralib turadi. Naysimon suyakning kompakt moddadan tuzilgan diafizida quyidagi qavatlar: *tashqi umumiy suyak plastinkalar sistemasi, osteonlar (Gavers) sistemasi va ichki umumiy suyak plastinkalari sistemalari* tafovut etiladi. Tashqi suyak plastinkalar sistemasining qalinligi 4–12 mkm bo‘lib, bir-biriga parallel yo‘nalgan bir kechta plastinkalar yig‘indisidan iborat. Shunisi xarakterliki, bu plastinkalar suyakni tashqi tomonidan butunlay o‘rab turadi, lekin plastinkalarning oxiri bir-biri bilan tutashmay, ustma-ust joylashib tugaydi. Bu qavatda teshib o‘tuvchi kanallar joylashib, ular orqali suyak usti pardasidan suyak ichiga qarab qon tomirlar o‘tadi. Bu kanallar *oziqlantiruvchi kanallar* bo‘lib, o‘z devoriga ega bo‘lmaydi va *Folkman kanallari* deb ataladi. Bundan tashqari, suyak usti pardasidan har xil burchak hosil qilib, suyakka tomon kollagen tolalar *teshib o‘tuvchi tolalar* deb atalib, osteonlar qavatiga etib kelishi mumkin.

Suyak devorining o‘rta qavatini *osteonlar* hosil qilib, ular kompakt *suyakning struktura birligi* hisoblanadi (rasm 6.9). Osteonlar ham plastinkalardan iborat bo‘lib, ular konsentrik halqalar sifatida qon tomirlarni o‘rab joylashadi. Osteon markazida qon tomirlar joylashib, devori esa qalinligi 5–20 mkm bo‘lgan, bir-birining ichiga kirgan silindrlar sistemasidan tuzilgan. Osteon halqalarini hosil qilgan plastinkalarning ossein tolalari o‘z yo‘nalishiga ega bo‘lgani uchun suyakning bo‘ylama va ko‘nda-

lang kesmalarida plastinkalarni aniq ajratish mumkin. Osteonlar bir-biriga zich tegib yotmaydi, balki ular orasida konsentrik halqa hosil qilmaydigan suyak plastinkalari joylashadi. Bu plastinkalar *oralig* yoki *interstitsial plastinkalar* deb nomlanadi.

Naysimon suyakning markazida endost bilan qoplangan suyak ko'migi kanali joylashib, u bilan osteon sistemasi oralig'ida ichki umumiy suyak plastinkalari joylashadi. Bu plastinkalar sistemasi kompakt suyak moddasi suyakko'migi kanali bilan bevosita chegaralangan joylardagina yaxshi rivojlangan bo'ladi. Kompakt modda g'ovak moddaga o'tadigan joylarda esa ichki plastinkalar g'ovak modda plastinkalariga davom etib ketadi.

Naysimon suyaklarda osteonlar suyakning uzun o'qiga parallel joylashib, ular o'zaro anastomozlar orqali tutashadi. Bu anastomozlar tashqi umumiy plastinkalarga kiruvchi kanallar singari qon tomir saqlagani uchun oziqlantiruvchi kanallar deb nomlanadi. Osteon kanallaridagi qon tomirlar o'zaro bog'lanibgina qolmay, ular suyak ko'migi va suyak usti pardasining qon tomirlari bilan ham birlashgandir. Suyak usti pardasida oziqlantiruvchi qon tomirlar va nerv tolalari ham joylashgan. Bu erda mielinli va mielinsiz nerv tolalarining chigallari mavjud. Nerv tolalarining bir qismi qon tomirlar bilan tashqi umumiy plastinkalar orqali osteon kanaliga, u erdan esa suyak ko'migiga etib boradi. Nerv tolalarning bir qismi esa suyak usti pardasida erkin va kapsulaga o'ralgan nerv oxirlarini hosil qiladi.

*Suyak usti pardasi (periost) va endost.* Suyak tashqi tomondan suyak usti pardasi bilan o'ralgan. Unda ikki qavat: ichki hujayrali va tashqi tolali qavatlar farqlanadi. Ichki qismi nozik tolali biriktiruvchi to'qimadan tashkil topgan bo'lib, unda mayda qon tomirlar, osteoblast va osteoklast hujayralari joylashadi. Tashqi qavat asosan tolali biriktiruvchi to'qimadan iborat. Endost – juda nozik parda bo'lib, suyakni ichki tomondan qoplaydi. U osteoblast va osteoklast hujayralarini ushlovchi biriktiruvchi to'qimadan tuzilgan bo'lib, uning kollagen tolalari suyak ko'migining stroma tuzilmalariga o'tib ketadi.



## SUYAK TO'QIMASINING TARAQQIYOTI, O'SISHI VA REGENERATSIYASI

Suyak to'qimasining taraqqiyoti *osteogistogenez* deb atalib, u embrional va postembrional osteogistogenezlarga bo'linadi. Embrional (homila davridagi) osteogistogenez ikki usulda amalga oshadi:

1) To'g'ridan-to'g'ri mezenximadan suyak hosil bo'lishi (to'g'ri yoki bevosita osteogistogenez).

2) Mezenximadan hosil bo'lgan tog'ay modeli o'rnida suyak takomili (noto'g'ri yoki vositali osteogistogenez).

Postembrional osteogistogenez homila tug'ilgandan keyingi davrni o'z ichiga olib, asosan, suyak o'sishi va regeneratsiyasi bilan bog'liq.

**Suyak to'qimasining mezenximadan rivojlanishi** (bevosita osteogistogenez). Bu usul asosan yassi suyaklar, jumladan, kalla suyaklari uchun xosdir. Bo'lajak suyak o'rnida mezenxima hujayralari ko'paya boshlaydi va osteogen orolchalar hosil bo'ladi (rasm 6.10).



*Rasm 6.10. Bevosita osteogistogenez.*

A-Umumiy ko'rinish,

B-Katta ob'ektiv ostida preparatning bir qismi.

1. Mezenxima (a-mezenximal hujayralar, b-hujayralararo modda).

2. Qon tomiri

3. Osteotsit

4. Minerallashgan matriks

5. Osteotsit

6. Osteoblast.

7. Osteoid-minerallashmagan matriks

8. Osteoklastlar

9. Rezorbsiya lakunasi

10. Osteogen orolcha



Hujayralar orasida kollagen tolalar hosil bo'ladi va bu tolalar hujayralarni bir-biridan uzoqlashtiradi. Bunday hujayralarni *preosteoblastlar* deb hisoblash mumkin. Ular kollagen tolalardan tashqari glikozaminoglikanlar ham hosil qiladi. Natijada, hujayra oraliq moddasi oksifil bo'ladi. Preosteoblastlar *osteoblast* hujayralariga aylanib, yana ko'proq hujayralararo modda ishlab chiqara boshlaydi. Bu davrni *osteoid davr* deb ham yuritiladi. Shu davrga kelib osteoblast hujayralari hujayralararo modda bilan o'ralib, ko'payish qobiliyatini yo'qotadi va osteotsit hujayralariga aylanadi. Ammo chekka joylashgan hujayralar yangi osteoblastlarga aylanishini davom ettiradi. Hosil bo'lgan hujayralararo modda (osseomukoid) asosan glikozaminoglikanlardan va kollagendan tuzilgan. Mineral tuzlar bu erda yo'q, chunki osseomukoid kalsiy tuzlarining kollagen tolalariga o'tishiga yo'l qo'ymaydi.

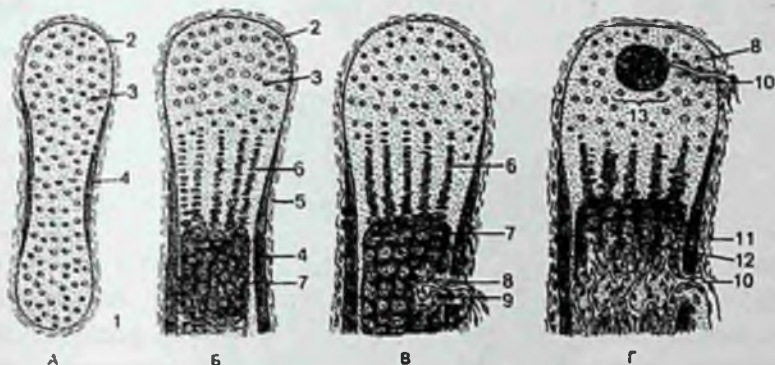
Taraqqiyotining keyingi bosqichida (*mineralizatsiya yoki kalsifikatsiya davrida*) to'qimada ko'p miqdorda ishqoriy fosfat-taza fermenti to'planadi. U organik fosfatlarni, asosan, glitserofosfatni karbonsuv va fosfat kislotagacha parchalaydi va mineral tuzlarning cho'kishiga yo'l ochadi. Shu bilan birga hujayralararo moddada depolimerizatsiya, ya'ni osseomukoid moddasining parchalanishi va erib ketishi kuzatiladi. Shu vaqtdan boshlab hujayralararo moddaning organik qismi faqat kollagendan tashkil topadi. Fosfat kislotasi kalsiy tuzlari bilan birikib kalsiy fosfat tuzlarini hosil qiladi. Bu tuzlar dastavval amorf  $[Ca_3(PO_4)_2]$  shaklida bo'lib, keyinchalik ular gidroksiapatit  $[Ca_{10}(PO_4)_6(OH)_2]$  kristallarini hosil qiladi. Dastlab hosil bo'lgan suyak to'qimasi noaniq tuzilishga ega bo'ladi va ko'p miqdorda dag'al kollagen tolalar va tartibsiz joylashgan gidroksiapatit kristallaridan iborat bo'ladi. Shunday yo'l bilan dastlabki dag'al tolali suyak to'qimasi hosil bo'ladi. Bu asta-sekin plastinkasimon suyak to'qimasiga aylanadi. Mezenxima hujayralaridan hosil bo'lgan osteoklast hujayralari hujayralararo moddani emiraboshlaydi va dag'al tolali suyak to'qimasiga qon tomirlar o'sib kiradi. Yangi suyak plastinkalari qon tomirlar atrofida hosil bo'la boshlaydi. Ossein tolalar tartibli joylashib, ular ustida yangi osteoblast hujayralari

hosil bo'ladi va yangi suyak plastinkasi rivojlanadi. Shu yo'l bilan suyak osteonlari hosil bo'ladi. Tashqi general plastinkalar qavati esa, suyak usti pardasi osteoblast hujayralari hisobiga hosil bo'ladi. Natijada, suyak eniga o'sa boshlaydi. Suyak usti pardasi va endost atrofdagi biriktiruvchi to'qimadan shakllanadi. Keyinchalik embrional davrdahosil bo'lgan suyak qaytadan tuziladi. Birlamchi osteonlar emirilib, yangi osteonlar hosil bo'ladi. Eski osteonlar o'rniga yangilari hosil bo'lishi butun umr davom etadi.

**Tog'ay modeli o'rnida suyak hosil bo'lishi (noto'g'ri yoki bilvosita osteogistogenez).** Embrion taraqqiyotining ikkinchi oyida bo'lg'usi suyak o'rnida mezenximadan tog'ay modeli hosil bo'ladi. Bu model gialin tog'aydan iborat bo'lib, qon tomirlar bo'lmaydi va ma'lum davrgacha rivojlanadi, keyinchalik u degeneratsiyaga uchrab, tog'ayni diafiz qismida suyak to'qimasi hosil bo'la boshlaydi. Suyak to'qimasining paydo bo'lishi tog'ay usti pardasida (perixondra) tipik osteoblastlar hosil bo'lishi bilan boshlanadi. Osteoblastlar hosil bo'lishidan boshlab perixondr suyak usti pardasi – periostga aylana boshlaydi.

Osteoblastlar tog'ay modeli atrofida suyak to'qimasini hosil qila boshlaydi. Natijada, suyakning tog'ay modeli diafiz qismida perixondral suyak o'rami (manjeti) bilan o'raladi. Ular g'ovak tuzilishga ega bo'lib, dag'al tolali (retikulofibroz) suyaklardan tashkil topadi. Tog'ay modeli atrofida suyak hosil bo'lishiga perixondral suyaklanish deyiladi. Suyak manjetining hosil bo'lishi bilan bu erda tog'ayning oziqlanishi buziladi va tog'ayning diafiz qismi markazida distrofik o'zgarishlar sodir bo'la boshlaydi. Tog'ay hujayralari gipertrofiyaga, yadrolari piknozga uchraydi. Hujayralararo moddada kalsiy tuzlari yig'ila boshlaydi. Shu yo'l bilan ohaklangan tog'ay paydo bo'ladi (rasm 6.11). Tog'ayning ohaklanishi diafiz qismidan epifizgacha qarab boradi. Ayni vaqtda tog'ay usti pardasi o'rnida hosil bo'lgan suyak usti pardasidagi qon tomirlar ularni qoplab turgan mezenxima hujayralari bilan birga suyak manjetkasidagi teshikchalar orqali ohaklanayotgan tog'ay zonasiga kirib boradi. Qon tomir bilan kirgan hujayralarning ba'zilar ko'p yadroli osteoklast hujayralariga aylanib, ohaklanayotgan tog'ayni yemira boshlaydi. Tog'ayning yemirilishi

diafiz markazidan boshlanib epifizlarga qarab suriladi. Ammo tog'ay to'qimasi diafizda butunlay parchalanmaydi va tog'ay emirilishi natijasida hosil bo'lgan bo'shliqlar atrofida tog'ay to'sinlari saqlanib qoladi. Shu to'sinlar atrofidagi kam differensiallashgan hujayralardan osteoblastlar hosil bo'ladi.



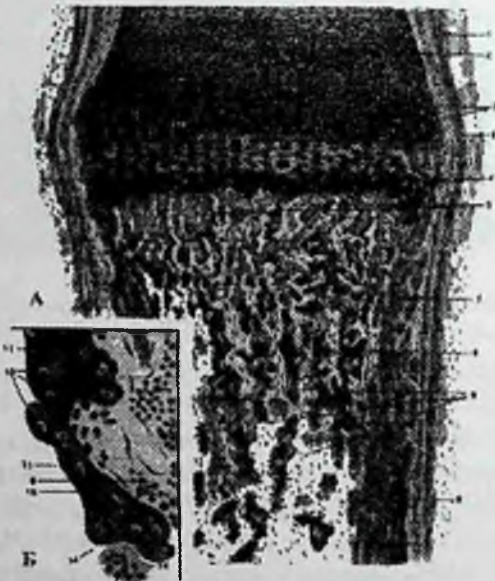
Rasm 6.11. Bilvosita osteogenez (sxema).

A, B, V, G – osteogenez davrlari; 1-naysimon suyakning birlamchi tog'ay modeli, 2-tog'ay usti pardasi, 3-tog'ay to'qima, 4-perixondral suyak manjetkasi, 5-suyak usti pardasi, 6-tog'ay hujayralarining ustunlari, 7-pufaksimon hujayralar zonasi, 8-differensiallanuvchi osteoklastli (9) va qon kapillyarli (10) tog'ayga o'sib boruvchi mezenxima, 11-osteoblastlar, 12-enxondral hosil bo'lgan suyak to'qimasi, 13-epifizdagi suyaklanish nuqtasi (qizil strelka).

Yangidan hosil bo'lgan osteoblastlar ohaklangan tog'ay to'sinlari ustida suyak to'qimasini hosil qiladi. Suyak to'qimasining tog'ay ichida hosil bo'lishiga *endoxondral yoki enxondral suyaklanish* deyiladi. Endoxondral suyaklanish natijasida dag'al tolali suyak hosil bo'ladi. U perixondral ko'payayotgan suyakdan shu bilan farq qiladiki, uning tarkibida ohaklangan hujayralararo tog'aymoddasining qoldiqlari saqlanib qolgan bo'ladi. Ammo bu suyak uzoq turmaydi. Mezenxima (kam differensiallashgan) hujayralaridan takomil etgan osteoklast hujayralari hosil bo'lgan suyakni emira boshlaydi.



Enxondral suyak to'qimasining parchalanishi natijasida kalta bo'shliqlar va chuqurchalar paydo bo'ladi va ular birlashib, suyak ko'migi uchun bo'shliq hosil qiladi. Qon tomirlar atrofida parchalanayotgan dag'al tolali suyak o'rnida osteoblast hujayralar kontsentrik plastinkalar hosil qila boshlaydi. Ular ma'lum tartibda joylashgan parallel kollagen tolalardan tuzilgan, ulardan osteonlar hosil bo'ladi. Periost tarafdin tashqi umumiy plastinkalar taraqqiyoti davom etadi (rasm 6.12).



**Rasm 6.12.** Noto'g'ri osteogistogenez  
(tog'ay o'rnida naysimon suyak taraqqiyoti)

A-umumiy ko'rinishi B-katta ob'ektiv ostida

1. Tog'ay usti – perixondr
2. Normal tog'ay zonasi
3. Ustunsimon zona
4. Pufaksimon zona
5. Rezorbsiya zonasi
6. Periost
7. Perixondral suyak
8. Endoxondral suyak
9. Birlamchi ko'mik bo'shlig'i
10. Osteotsitlar
11. Osteoblastlar
12. Osteoklastlar
13. Tog'ay qoldig'i
14. Rezorbsiya lakunasi

Shunday qilib, tog'ay o'rnida suyak hosil bo'lish jarayonida ma'lum bosqichlar ko'riladi. Dastlab dag'al tolali suyak to'qimasidan iborat perixondral suyak manjetkasi hosil bo'ladi. So'ngra tog'ay modelida bir qator o'zgarishlar (distrofiya, xondroliz) yuz berib, tog'ay ichida endoxondral suyaklanish ham sodir bo'ladi. Nihoyat, dag'al tolali suyak to'qimasining parchalanishi va uni nozik tolali kompakt plastinkasimon suyak to'qimasi bilan almashinishi sodir bo'ladi.

Suyakning epifiz va diafiz qismlari orasida tog'aydan iborat metafizar yoki epifizar plastinkasi joylashadi. Uning diafizga yaqin qismida tog'ay hujayralari shishgan. hujayralararo modda esa ohaklangan bo'ladi. Chunki uning ostidagi hujayralar parchalanib, u erda endoxondral suyaklanish davom etadi. Tog'ay to'qima bilan endoxondral suyak orasidagi chegara qism *suyaklanish* yoki *ossifikatsiya chizig'i* deb ataladi. Epifizar plastinkaning qolgan qismlarida tog'ay hujayralari bo'linishda va yangi hujayralararo modda hosil qilishda davom etadi, natijada, epifizar plastinka hujayralari bir-birining ustida joylashib, tanga ustunchalarini eslatuvchi to'qima hosil qiladi. Xuddi ana shu zona tog'ayining o'sishi hisobiga suyak uzunasiga o'sadi. Epifizar plastinkaning uzunasiga o'sishi embrional taraqqiyot davridan boshlanib, 17-23 yoshgacha davom etadi, so'ngra esa suyakning o'sishi to'xtaydi.

Epifiz tog'ayining suyakka aylanishi diafizga nisbatan ancha kech sodir bo'ladi. Inson tug'ilganda diafiz perixondral va endoxondral suyaklanish natijasida hosil bo'lgan dag'al tolali suyakdan iborat bo'lsa, epifiz hali tog'ay ko'rinishga ega bo'ladi. Yangi tug'ilgan chaqaloq naysimon suyagining epifizida suyaklanish nuqtasi hosil bo'lib, u erdagi tog'ayda xuddi diafizdagi singari bir qator degenerativ o'zgarishlar sodir bo'ladi. So'ngra, diafizdagi singari, epifiz ichiga qon tomirlar va mezenxima hujayralari o'sib kirib, u erda endoxondral suyaklanish ketadi. Keyinchalik endoxondral suyaklanishda hosil bo'lgan dag'al tolali to'qimasi o'rniga plastinkasimon suyak rivojlanadi. Suyakning diafiz qismidan farqli ravishda epifizda plastinkasimon suyakning g'ovak turi hosil bo'ladi. U suyak to'sinchalaridan

iborat bo'lib, osteonlar hosil qilmaydi. Epifiz suyaklanishi natijasida epifizar plastinka chegaralari aniq bo'lib qoladi.

**Suyak to'qimasining regeneratsiyasi.** Suyak to'qimasining regeneratsiyasi suyak usti pardasi hisobiga bo'ladi. Agar suyak butunligi buzilsa, suyak singan erga qo'shni qismlarning suyak usti pardasi hujayralari intiladi. Natijada, ikki tomonning suyak usti pardasi birlashadi. Suyak usti pardasida juda ko'p qon tomirlar va osteoblastlar paydo bo'ladi. Shu erda nozik suyak plastinkalari hosil bo'la boshlaydi. 10–12 kundan so'ng suyak plastinkasi suyakning singan qismini mufta shaklida o'rab oladi va buni *suyak qadog'i* deyiladi. Dastlab suyak qadog'i osteon tuzilishga ega bo'lmaydi, lekin keyinchalik uning o'rta qismi shunday tuzilishga ega bo'lishi mumkin. Suyak to'qimasining regeneratsiyasi organizmda etarli miqdorda kalsiy, fosfor tuzlari va turli mikroelementlar bo'lishini talab qiladi. O'zida turli xil mikroelementlar kompleksini saqlovchi biologik aktiv birikmalar (masalan, mumiyo) suyak jarohati bitishini tezlashtiradi.

Ba'zi patologik holatlarda suyak to'qimasi sog' organizmlarda uchramaydigan erlarda ham (buyrak, o'pka, qalqonsimon bez, ko'z pardalari, qon tomir devorlarida) hosil bo'lishi mumkin. Bunday suyaklanish holati ektopik yoki skeletdan tashqarida suyaklanish deyiladi.

## **SUYAK O'SISHIGA TA'SIR KO'RSATUVCHI OMILLAR**

Suyakning normal o'sishi va rivojlanishi tashqi va ichki omillarga bog'liq. Shunday omillardan biri ovqat rejimidir. Kalsiy va fosforning qonda etishmasligi suyak to'qimasining qattiqligi va plastikligining o'zgarishlariga olib keladi. Suyak to'qimasining va suyaklarning tuzilishi va o'sishiga vitaminlar (C, D, A), endokrin bezlar ishlab chiqargan gormonlar katta ta'sir ko'rsatadp. Vitamin D etishmasligi (raxit kasalligi) suyakda kalsiy tuzlari kamayishiga va suyak to'qimasining yumshoqlanishiga olib keladi. Vitamin C etishmasa suyaklarning o'sishi sustlashadi va to'xtaydi. Endokrin bezlardan qalqonsimon old bezi gormoni



(paratirin) suyaklarning o'sishi va tuzilishiga kuchli ta'sir ko'rsatadi. Bu gormon ko'payganda suyaklardan kalsiy yuvilib ketib, ularning plastikligi buziladi (fibroz ostit kasalligi). Qalqon-simon bez gormoni tireokalsitonin esa paratiringa qarama-qarshi ta'sir ko'rsatadi. Shuningdek, suyak to'qimasining tuzilishi, o'sishi gipofiz, epifiz va jinsiy bezlar garmonlarining ta'siriga ham bog'liq.

Suyak to'qimasida butun umr davomida emirilish va qayta hosil bo'lish jarayonlari sodir bo'lib turadi. Eskirgan osteonlar osteoklastlar tomonidan emiriladi va so'riladi (resorptia-so'rilish). Ular o'rniga osteoblast hujayralari yordamida yangi osteonlar hosil bo'ladi. Suyak to'qimasining qayta qurilib turishiga ko'p omillar, jumladan, to'qimaga ko'rsatiladigan jismoniy bosimning o'zgarishi, to'qimaning ma'lum bir qismlarida manfiy va musbat zaryadlangan zonalarning bo'lishi (pezelektrik effekt) va boshqalar ta'sir ko'rsatadi.

## SUYAKLARNING O'ZARO BIRLASHUVI

Suyaklararo bog'lanish *harakatsiz* (sindesmozlar, simfizlar, sinxondrozlar va sinostozlar) va *erkin* harakatli bo'g'imlar shaklida bo'lishi mumkin.

Sindesmozlar – suyaklarning o'zaro zich tolali birlashtiruvchi to'qima orqali birlashuvidir. Bunda pishiq kollagen tolalar qo'shni suyaklar to'qimasiga teshib kiradi va u bilan tutashib ketadi. Sindesmozlarga kalla suyaklarining bog'lanishi misol bo'ladi.

Sinxondrozlar – suyakning tog'ay to'qimasi yordamida birlashuvidir. Bunda asosan tolali tog'ay ishtirok etadi (umurtqalararo disklar). Har bir disk tashqi tolali fibroz halqa va yumshoqroq bo'lgan pulpoz markazdan iborat. Pulpoz markaz yosh bolalarda asosan gomogen moddadan iborat. 7–8 yoshda unda kollagen tolalar va tog'ay hujayralar paydo bo'ladi. Tolalar miqdori bola ulg'aygan sari oshib boradi va 20–23 yoshga kelib pulpoz markaz tolali tog'ay tusini oladi.

Simfizlar – suyaklarning tog'ay va birlashtiruvchi to'qima orqali birlashuvi, qov suyaklarining birlashuvi bunga misol bo'la oladi.



Bunda, ikki qov suyagi o'zaro mustahkam zich tolali biriktiruvchi to'qima yordamida birlashadi. Tog'ay to'qimasi esa faqatgina ikkala qov suyagining yuzasida joylashadi. Chanoq suyaklaridagi bu simfiz birlashuv ayol ko'zi yorish vaqtida cho'zilib, homilaning tug'ilishiga imkon yaratib beradi.

Sinostozlar – ikki suyakning bir-biri bilan o'ta mustahkam birlashuvi bo'lib, bunga chanoq suyaklarining tutashuvi misoldir.

Ajralgan (erkin harakatli) birlashuvlar yoki bo'g'imlarda suyaklarning bir-biriga tegib turuvchi yuzalari tog'ay bilan qoplangan. Ular orasida ba'zan oraliq tog'ay meniski bo'lishi mumkin. Bo'g'imlar kapsula bilan o'ralgan. Bo'g'imlar orasida sinovial suyuqliq bo'lib, u harakatning erkin kechishini ta'minlaydi.

Suyaklar yuzasini qoplovchi tog'ay *bo'g'im tog'ayi* deb ataladi. Bo'g'im tog'ayida mayda, yassilashgan xondrotsitlar joylashadi. Ularning ostida tipik xondrotsitlar izogen gruppalar hosil qiladi. Tog'ay to'qimasining suyak bilan chegarasida ohaklangan tog'ayni va keyingi hosil bo'layotgan suyak to'qimasini ko'rish mumkin.

Bo'g'im kapsulasi tashqi fibroz qavat va ichki sinovial pardadan iborat. Tashqi qavat zich tolali biriktiruvchi to'qimadan tuzilgan. Ichki pardada esa bo'g'im bo'shlig'iga qaragan qoplovchi qavat, uning ostida esa kollagen-elastik tolalar qavatlari farqlanadi. Ichki qoplovchi qavat sinoviotsit hujayralaridan tashkil topadi. Bu hujayralar bir turda bo'lmay, ular orasida sinovial fibroblastlar, makrofaqlar va kam differensiallashgan hujayralarni ko'rish mumkin.

Suyak to'qimasini normal gistologik tuzilishini o'rganish klinik amaliyotda katta ahamiyatga ega. Suyak transplantologiyasi zamonaviy tibbiyotning dolzarb muammolaridan biri hisoblanadi: autotransplantatsiya o'zining suyagidan ko'chirib o'tkazish, bu usul kam qo'llaniladi; allotransplantatsiyada o'liklardan olingan suyak to'qimasi ko'chirib o'tkaziladi, lekin bunda transplantatning ajralish reaksiyasi yuzaga kelishi mumkin. Keyingi yillarda ko'proq sun'iy protezlar, gidrooksiappatitlar ushlovchi biologik inert bo'lgan g'alvir va biofaol moddalar ishlatilmoqda. Eng

samarali usullardan biri, bu osteogenezni stimullash usulidir. Bu usulda mineralsizlantirilgan (demineralizatsiya) suyak to'qimasi ishlatiladi. Demineralizatsiyalangan suyakdan kukun tayyorlanib, kasal suyakka qo'yiladi. Bunda osteogenez jarayoni stimullanadi.

Suyak kasalliklari bilan travmatolog va ortoped-travmatologlar shug'ullanadilar. Bolalar ichida va kattalarda suyak sinishlari, suyak to'qimasining yallig'lanishlari-osteomielitlar ko'p uchraydi. Bularidan tashqari, bolalarda ko'p tug'ma nogironliklar uchraydi. Boshqa kasalliklar, masalan endokrin bezlar va vitaminlar etishmasligi ham suyaklarda asoratlar qoldiradi (osteoporoz, osteomal'yatsiya va sh.k).

## VII BOB MUSHAK TO'QMASI

Mushak to'qimasi epiteliy, ichki muhit, nerv to'qimalari bilan birgalikda organizmdagi asosiy to'qimalarning to'rtinchi turini hosil qiladi. Mushak to'qimasi tarkibida qisqaruvchi oqsillar tutuvchi hujayra va simplastlardan tuzilgan. Biologik xususiyatiga ko'ra mazkur oqsillar mushaklarning qisqarishini ta'minlaydi.

### Tasnifi

*Taraqqiyot manbaiga ko'ra:*

mezenximadan rivojlanuvchi – tomirlar va ichki a'zolarining silliq mushaklari

epidermal (teri ektodermasi va prexordal plastinkadan) – ekzokrin bezlar tarkibidagi mioepitelial hujayralar

neyral (nerv nayidan) – ko'z Yoy pardasi silliq mushaklari

selomik (splanxnotom visseral varag'i mioepikardial plastinkasidan) – ko'ndalang-targ'il yurak

somatik (miotomdan) – ko'ndalang-targ'il skelet mushagi.

*Morfologik va funksional xususiyatlariga ko'ra:*

1) **skelet mushak to'qimasi** ko'ndalang – targ'illikka ega uzun cho'ziq hujayralar hosil qilgan ko'p yadroli simplastlardan iborat. Bunday mushaklarning qisqarishi tez, kuchli va odatda kishi ixtiyoriga bo'ysinadi.

2) **yurak mushagi** ham ko'ndalang-targ'illikka ega va alohida bir-biriga nisbatan parallel joylashgan silindrsimon cho'ziq tarmoqlangan hujayralardan iborat, ularning bir-biri bilan birikkan uchlari sohasida faqatgina yurak mushagi uchun xos bo'lgan tuzilmalar – *oralik disklar* joylashgan. Yurak mushagi-ning qisqarishi ritmik va kishi ixtiyoriga bo'ysinmaydi.

3) **silliq mushak to'qimasi** ko'ndalang-targ'illikka ega bo'lmagan duksimon shakldagi hujayralar to'plamidan iborat. Mazkur mushaklarning qisqarishi sekin va kishi ixtiyoriga bo'ysinmaydi.

Mushakning barcha turlarida qisqarish ingichka aktin filamentlarining yo'g'on miozin filamentlariga nisbatan sirpanishi

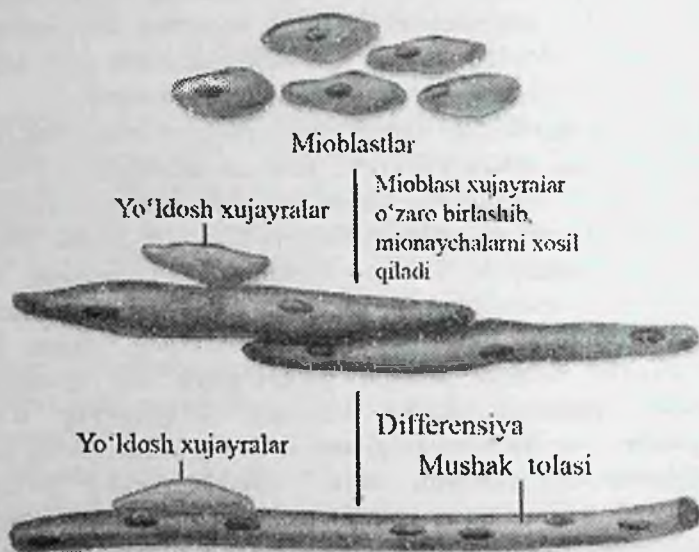
hisobiga amaiga oshadi. Mushak hujayralaridagi ayrim organel-lalar o'ziga xos nomalanadi. Mushak hujayrasi sitoplazmasi – sarkoplazma, endoplazmatik to'r – sarkoplazmatik to'r, hujayra membranasi yoki plazmolemma – sarkolemma deyiladi.

Skelet mushagi tolalari diametridagi farqlar mushakning o'ziga xos xususiyatlari, odamning yoshi, jinsi, ovqatlanishi va jismoniy chiniqqanligiga bog'liq. Ma'lumki, jismoniy mashqlar mushakni rivojlanishi va yog' qatlamlarini kamayishiga olib keladi. Mushak massasining bunday yo'l bilan oshishi har bir mushak tolasi diametrining kattalashuvi va tolalarda yangi miofibrillalarning hosil bo'lishi bilan bog'liq. Hujayra hajmining oshishi bilan tavsiflanuvchi mazkur jarayon **gipertrofiya** deb nomlanadi; hujayralar sonining ortishi hisobiga to'qimaning o'sishi **giperplaziya** termini bilan belgilanadi. Giperplaziya skelet, yurak mushaklarida kuzatilmaydi, lekin hujayralari mitoz bo'linish xususiyatini yo'qotmagan silliq mushak to'qimasida amalga oshadi. Giperplaziya ko'pincha bachadon mushagida (homiladorlik vaqtida ham gipertrofiya, ham giperplaziya) qayd etiladi.

## KO'NDALANG-TARG'IL MUSHAK TO'QIMASI

Ko'ndalang-targ'il skelet mushagi diametri 10 dan 100 mkm gacha bo'lgan uzun, silindrsimon ko'p yadroli mushak tolalaridan tashkil topgan. Embrional taraqqiyot davrida mezenximal mioblastlar ko'p sonli yadrolar tutuvchi mushak naychalarini hosil qiladi. Mushak naychalari differensiallashib, ko'ndalang-targ'il mushak tolalariga aylanadi. Mushak tolalarida cho'ziq yadrolar sarkolemma ostida joylashadi, yadrolarning bunday joylashuvi skelet mushak tolalari uchun xosdir. Skelet mushagi tolalarida sarkolemmaning bazal qavati va asl plazmolemmasi orasida mayda kam differensiallashgan *yo'ldosh* hujayralar joylashgan (rasm 7.1).





*Rasm 7.1. Skelet mushak tolalarining taraqqiyoti.*

**Skelet mushagining tuzilishi.** Biriktiruvchi to'qima mushak to'qimasining uchta turini ham parda shaklida o'rab, qisqaruvchi tolalarni hosil qiladi. Mazkur biriktiruvchi to'qimali pardalar ayniqsa skelet mushagida yaxshi ko'rinadi:

1) Epimiziy – mushakni sirdan o'rab turuvchi zich tolali biriktiruvchi to'qima. Mazkur to'qimadan iborat to'siqlar yirik nervlar, qon tomirlari va limfa tomirlari bilan birgalikda mushakning ichiga o'sib kiradi.

2) Perimiziy – bevosita har bir mushak tutami (mushak tolalari hosil qilgan) ni o'rovchi yupqa biriktiruvchi to'qimali parda. Har bir mushak tutami tolalari birgalikda faoliyat yurituvchi funksional birlikni hosil qiladi. Nervlar, qon tomirlari, limfa tomirlari perimiziy orqali ichkariga botib kiradi.

3) Endomiziy – har bir mushak tolasini tashqi tomondan o'raydi. U retikulyar tolalar va fibroblastlardan iborat juda yupqa biriktiruvchi to'qimali qatlam bo'lib, tarkibida nerv tolalari va

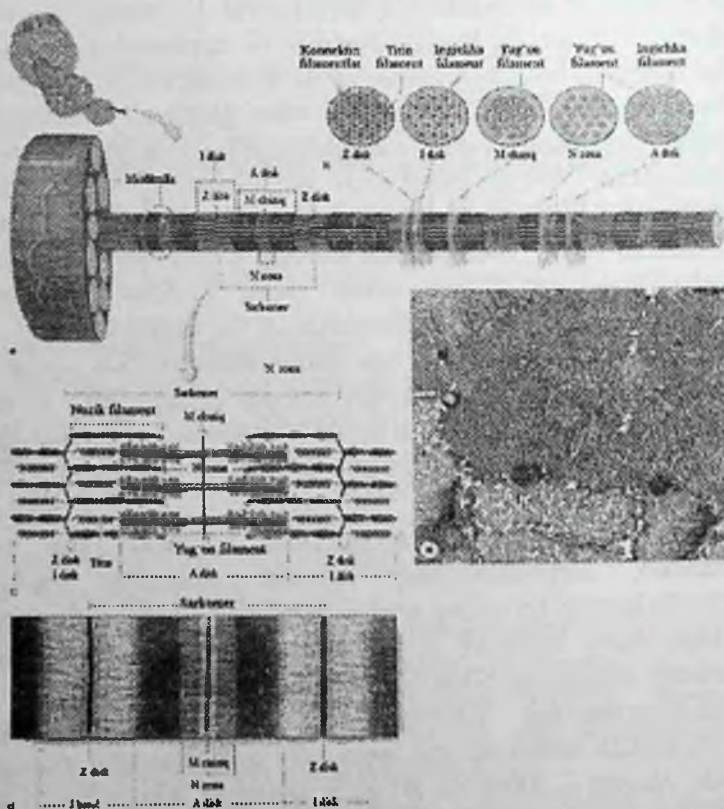
mushak tolasini kislorod bilan ta'minlovchi qon kapillyarlari to'rini tutadi. Ayrim skelet mushaklarining uchlari konussimon torayib, bu erda epimiziy paylarning zich shakllangan biriktiruvchi to'qimasi bilan birgalikda mushak-pay birikishini hosil qiladi.

Yorug'lik mikroskopi ostida skelet mushagi tolalarining bo'ylama kesimida och va to'q yo'llar – A va I-disklarning ketma-ket joylashishi bilan bog'liq ko'ndalang-targ'illik ko'rinadi. *Anizotrop* -A disklar ikki xil nur sindirish (anizotropiya) xususiyatiga ega va ularning nomi ham ana shu xususiyatga asoslangan. A-disklar har xil bo'yoqlar bilanyaxshi bo'yaladi. Och bo'yaluvchi I-disklar (izotrop) polyarizatsiyalanuvchi yorug'likni o'zgartirmaydi. Elektron mikroskop ostida har bir I-disk to'q bo'yaluvchi ko'ndalang Z- chiziq yordamida ikkiga bo'linadi, qisqaruvchi apparatning funksional birligi sarkomer bo'lib, sarkomer ikkita Z-chizig'1 orasida joylashadi va tinch holatda uning uzunligi 2,5 mkm ga teng. Shunday qilib, sarkomer tarkibiga A-disk va uning ikki yonidagi I-diskning Z-chiziqqacha bo'lgan qismi (har bir I-diskning yarmi) kiradi. Mushak tolası sarkoplazmasi uzun silindrsimon iplar tutamlari – miofibrillalar tutadi. Miofibrillalar mushak tolasiga nisbatan parallel joylashadi va ular o'zaro uchlari bilan birikkan sarkomerlar zanjiridan tashkil topgan. Mitoxondriya va sarkoplazmatik to'r asosan diametri 1–2 mkm ga ega miofibrillalar orasida joylashadi. Qo'shni miofibrillalar sarkomerlari shunday joylashganki, ularning yon chegaralari bir-biriga to'g'ri keladi – bu esa nafaqat miofibrillalar, balki mushak tolası uchun ham xos bo'lgan ko'ndalang-targ'illikni ta'minlaydi (rasm 7.2).

Elektron mikroskopik tekshiruvlar natijasida shu narsa aniqlandiki, sarkomerlarning tuzilishi simmetrik ravishda miofibrillalarning bo'ylama o'qiga parallel joylashgan miozin va F-aktinni hosil qiluvchi 2 xil filament (yo'g'on va ingichka)larning mavjudligi bilan belgilanadi (rasm 7.3). Yo'g'on filamentlarning uzunligi – 1,6 mkm, kengligi – 15 nm nitashkil etadi. Ular A-diskda sarkomerning markaziy qisminitashkil etib joylashadi. Miozin – ikkita bir xil og'ir zanjir va ikki juftengil zanjirdan iborat anchagina yirik (molekulyar massasi~500 kDalton). Miozinning og'ir zanjiri – miozin dumini hosil qilib, spiralsimon

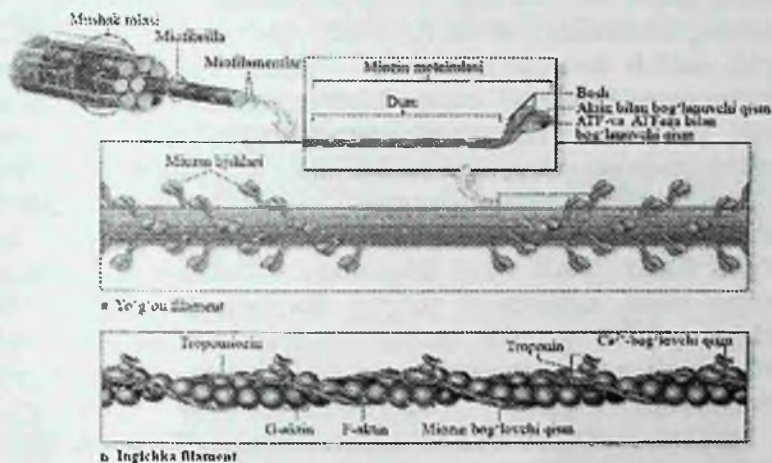


aylangan ingichka, o'zaksimon oqsil molekulari (uzunligi 150 nm va qalinligi – 2–3 nm)dan iborat. Har bir og'ir zanjirning bir uchidagi katta bo'lmagan sharsimon (globulyar) bo'rtmalar miozin boshchasini hosil qiladi. Miozin boshchalari ATFni biriktiruvchi sohaga, shuningdek ATFning fermentativ gidrolizi (aktomiozin ATF azafaolligi)ni ta'minlash va aktin bilan birikish xususiyatiga ega. To'rtta engil zanjir miozin boshchasiga birikkan. Har bir yo'g'on filament bir necha yuz miozin molekularidan tashkil topgan bo'lib, bunda ularning o'zaksimon qismlari o'zaro bir-birini yopadi, globulyar boshchalari esa uchlaridan biriga qaragan bo'ladi.



**Rasm 7.2. Miofibrillaning tuzilishi. Sarkomer**

Ingichka iplar ham quyidagi ikkita regulyator oqsillar bilan chambarchas bog'liq (rasm 7.3):



*Rasm 7.3. Yo 'g'on va ingichka filamentlarning molekulyar tuzilishi.*

1) Tropomiozin. uzunligi 40 nm atrofidagi ingichka, uzun molekula, ikkita polipeptid zanjirdan iborat, ikkita spiralsimon aylangan aktin iplari orasidagi chuqurchadajoylashgan.

2) Troponin, uchta subbirlikdan iborat kompleks: tropomiozin bilan birikuvchi – TnT;  $Ca^{2+}$  ni biriktiruvchi – TnC; va aktin-miozinning o'zaro ta'sirini boshqaruvchi – TnI.

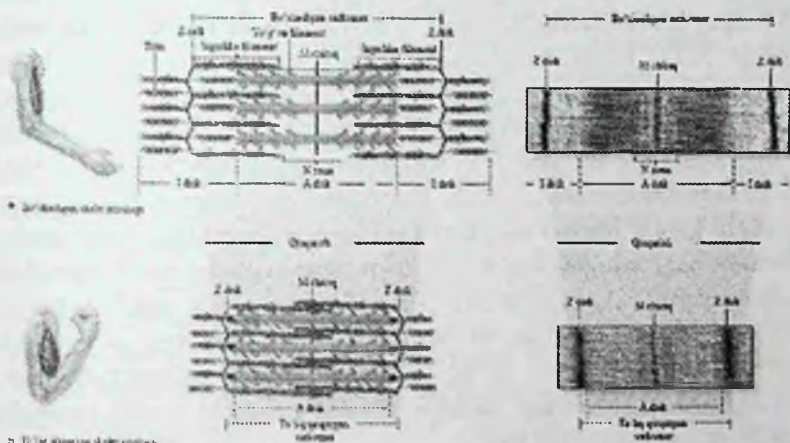
Troponin kompleksi muntazam ravishda ma'lum oraliqlarda har bir tropomiozin molekulasiga birikkan bo'ladi. Har biri Z-chiziq yordamida ikkiga ajralgan I-disk faqat ingichka filamentlardan iborat (shuning uchun ham I-disk och bo'yaladi). I-diskdagi muhim oqsillardan biri titin (3700 kDa) hisoblanadi, u tarang xususiyatga ega eng yirik oqsil bo'lib, yo'g'on miofilamentlarni Z-chiziqqa birikishini ta'minlaydi. I-diskning keyingi muhim bir qismi nebulin oqsilidir (600–900 kDa), u har bir ingichka miofilamentni yon tomonlama bog'lanishini ta'minlaydi va ularni alfa-aktininga birikishiga yordam beradi. A-disk yo'g'on filamentlar va yo'g'on

miofilamentlar orasiga botib kirgan ingichka miofilamentlarning bir qismidan iborat. A-diskning markazida och bo'yaluvchi N-zona joylashgan bo'lib, u faqatgina miozin molekulasining o'zaksimon qismini tutadi, bu erda ingichka miofilamentlar mavjud emas. N-zonaning markazidan M-chiziq o'tadi. M-chiziq yo'g'on iplarni joyida ushlab turuvchi miomezin – miozin-bog'lovchi oqsil va kreatinkinaza fermentini tutadi. Mazkur ferment fosfokreatindan fosfat guruhini ADFga o'tishini katalizatsiyalaydi va shu bilan mushak qisqarishi uchun zarur ATF hosil bo'ladi. Sarkomer tarkibida ko'plab oqsillar bo'lishiga qaramay, miozin va aktin birgalikda ko'ndalang- targ'il mushaklardagi umumiy oqsillarning yarmidan ko'pini tashkil qiladi. Qayd etilganidek, A-diskning N-zonagacha bo'lgan sohasi ingichka va yo'g'on filamentlardan iborat bo'lib, elektron mikroskop ostida mazkur sohaning ko'ndalang kesimida oltiburchakli tuzilmalar (har bir yo'g'on filament oltita ingichka filament bilan o'ralgan).

**Sarkoplazmatik to'r va ko'ndalang naylar (T) tizimi.** Skelet mushak tolalarida silliq endoplazmatik to'r yoki sarkoplazmatik to'r  $Ca^{2+}$  ionlarini saqlashga ixtisoslashgan. Sarkoplazmatik to'r membranasi depolyarizatsiyasi kalsiy ionlarini ajralishiga olib keladi. Butun tola bo'yicha bir vaqtning o'zida sarkoplazmatik to'rdan kalsiy ionlarini ajralishi va barcha miofibrillalarning bir xil qisqarishini ta'minlash uchun sarkolemma ko'ndalang yoki T-naychalar tizimini hosil qiladi. A va I disklar chegarasida sarkolemmaning plazmatik membranasi tola ichiga botib kirib Tnaychalar sistemasini hosil qiladi. Bu naychalar tolaning uzun o'qiga ko'ndalang yo'nalgan. *T naychalar sistemasini* A va I disk chegarasida atrofidagi simmetrik joylashgan sarkoplazmatik to'r naycha kengaymalari bilan birgalikda *triadalar* hosil qiladi. Sarkoplazmatik to'r membranasi depolyarizatsiyasidan so'ng, mazkur sisternalarda to'plangan  $Ca^{2+}$  membrana kanalchalari orqali yo'g'on va ingichka iplar atrofidagi sarkoplazmaga chiqariladi.  $Ca^{2+}$  ionlari troponin bilan bog'lanadi va aktin hamda miozin molekulalarini birikishini ta'minliydi. Membrana depolyarizatsiyasi to'xtagandan so'ng sarkoplazmatik to'r nasoslari qicqarish faolligini bartaraf etib,  $Ca^{2+}$  ionlarini qayta sisternalarga to'planishiga olib keladi.



**Qisqarish mexanizmi (rasm 7.4).** Mushak to'qimasining qisqarish davomida, ham yo'g'on ham ingichka filamentlarning uzunligi o'zgarib qoladi. Aksincha ular bir – biri bilan bog'lanadi hamda yo'g'on va ingichka filamentlar o'zaro sirpanadi



**Rasm 7.4. Qisqarish davomida sarkomer uzunligining qisqarishi.**

(a) Mushak bo'shashgan vaqtda sarkomer, I disk va N zona uzunligi ortadi.

(b) Skelet mushagi qisqarishi davomida Z disklar bir-biriga o'zaro yaqinlashishi bilan bir qatorda A diskni tashkil qiluvchi yo'g'on filamentlarning oxirlari ham bir-biriga yaqinlashadi.

Harakat potentsiali qachonki sinaps – nerv-mushak birikmasiga (NMB) etib kelganida va u sarkoplazmatik retikulumdagi T-naycha bo'ylab,  $Ca^{2+}$  ionlarining ajralib chiqishini ta'minlash orqali mushak qisqarishini keltirib chiqarish mumkin. Mushak qisqarmagan vaqtda miozin boshchasi G-aktin bilan bog'lana olmaydi, chunki bog'lanish qismitroponin-miozin kompleksi bilan bloklangan bo'ladi.

Kalsiy ionlari troponin oqsili bilan bog'lanadi va uningshakli o'zgarishiga sabab bo'ladi, F-aktin sohasidagi tropomiozin xarakatga kelishi natijasida miozin boshchasi bilan bog'lanuvchi

faol qism va yo'g'on filamentdagi miozin boshchasi o'zaro bog'lanadi hamda ko'priklarni hosil qiladi. Bog'langan aktin qismlari konformatsiyaga uchraydi, ya'ni miozin bo'ylab o'z o'qiatrofida aylanadi natijada yo'g'on filament A diskning Z disk bo'ylab tortilishiga sabab bo'ladi. Aktinning aylanishva tortilish uchun sarflanuvchi energiya miozin boshchasi bilan bog'langan ATF ning gidrolizlanishi orqali ta'minlanadi va miozin boshchasi boshqa ATF bilan bog'lanadi. Kalsiy va ATF ning uzluksiz mavjudligi, aktin va miozinning *bog'lanish – o'z o'qi atrofida aylanish – ajralish* jarayonlarining qayta sodir bo'lishini (sikl) ta'minlaydi. Xar bir sikl yoki sarkomerning qisqarish davomiyligi 50 millisekundni tashkil etadi. Qachonki nerv impulslari to'xtasa va erkin kalsiy ionlari miqdori kamaysa, tropomiozin qayta aktin filamentidagi miozin-bog'lovchi qismlarni qoplaydi va filamentlar nofaol qayta ortga sirpanadi va sarkomer qayta tinch holatga o'tadi. ATFning yo'qligi, aktomiozin ko'priklarni turg'un holatga keltiradi va o'limdan so'ng sodir bo'luvchi mitoxondriyalar faolligining etishmasligi sababli yuzaga keluvchi skelet mushak rigidligiga sababchi bo'ladi.

### **Nerv bilan ta'minlanishi**

Mielinli xarakatlantiruvchi nerv tolalari perimiziy bo'ylab tarmoqlanadi va har bir tola bir nechta mielinsiz terminal tarmoqlarni hosil qiladi. Ular endomiziy orqali o'tib, alohida mushak tolalari yuzasida sinapslarni hosil qiladi. Shvann hujayralari akson tolalarini tashqi tarafdand qoplaydi. Shvann hujayrasining tashqi plastinkasi sarkolemmaning tashqi plastinka qavati bilan bog'lanadi. Har bir akson tolasi mushak tolasi sirtqi qismida kengayib, sinapslarni hosil qiladi. Ushbu tuzilmalar harakat nervoxiri yoki nerv-mushak birikmasi deb ataladi. Aksonning terminal qismi mitoxondriya va sinaptik vezikulalarga boybo'lib, vezikulalar o'zida neyrotransmitterlarni, ya'ni atsetoxolin tutadi. Akson va mushak tolasi orasida bo'shliqbo'lib, sinaps yorig'i deb ataladi. Sinaptik bo'shliqqa yaqinjoylashgan mushak to'qimasining sarkolemmasi ko'p miqdordagi chuqur burmalarga boy bo'lib, bu hampostsinaptik membrana yuzasining

ortishiga ham atsetilxolin retseptorlarining ko'p miqdorda joylashishiga sabab bo'ladi. Qachonki, harakat potentsiali nerv-mushak birikmasiga etib kelganda, akson oxirida atsetilxolin ajraladi va sinaps bo'shlig'i orqali postsinaptik membranada joylashgan atsetilxolinga sezgir bo'lgan retseptorlarga ta'sir etadi. Xolino-retseptor ta'sirlanishi natijasida noselektiv kation kanallari ochiladi va  $\text{Na}^+$  ionlari sarkoplazmaga o'tib, sarkolemmani depolyarizatsiya holatiga olib keladi. Atsetilxolin tezda atsetilxolinesteraza fermenti yordamida sinaps yorig'ldan tozalanadi. Natijada atsetilxolinning retseptor bilan uzoq aloqada bo'lishi bartaraf etiladi. Depolyarizatsiya sarkoplazmatik retikulum terminal sisternalaridan  $\text{Ca}^{2+}$  ionlarining ajalib chiqishiga olib keladi va mushak qisqarishiga sababchi bo'ladi.

Yakka harakatlantiruvchi neyronning aksonlari bir yoki bir qancha muskul tolalarida nerv oxirlarini hosil qilishi mumkin. Yagona muskul tolasi yagona harakatlantiruvchi neyron bilan innervatsiyasi muskul faoliyatining aniq nazoratini ta'minlaydi. Masalan, ko'zning tashqi muskullari ko'z harakatini ta'minlaydi. Og'ir harakatlarni bajaruvchi yirik muskullarda harakatlantiruvchi aksonlar bir qancha tarmoqlarni beradi va 100 va undan ortiq muskul tolalarini innervatsiya qiladi. Bu holatda yagona akson tolasi va uning shoxlari bilan innervatsiyalanuvchi barcha muskul tolalari motor birlikni hosil qiladi. Alohida ko'ndalang targ'il mushak tolalari doimo birgalikda qisqaradi yoki bo'shshadi. Qisqarish kuchining har xil bo'lishi tufayli muskul tutamlaridagi tolalar bir vaqtda qisqarmaydi.

**Ko'ndalang-targ'il mushak to'qimasining taraqqiyoti va regeneratsiyasi.** Skelet mushak to'qimasi miotomlardan rivojlanadi. Miotomni tashkil etuvchi mioblastlar ko'payib, bir-birlariga qo'shilishi natijasida ko'p yadrolituzilmalar-miosimplastlar hosil bo'ladi. Keyinchalik ularda miofibrillalar paydo bo'lib, yadro va organelalari miosimplastning periferiyasiga ko'chadi.

Ko'ndalang-targ'il mushak to'qimasi jarohatlangandan keyin qulay sharoitlarda qayta tiklanish qobiliyatiga ega bo'ladi. Mushak tolasi sarkolemmasining bazal qavati va asl plazmolemmasida joylashgan mezenxima hujayralari – miosatellit



(yoʻldosh) hujayralar regeneratsiya manbai hisoblanadi. Yoʻldosh hujayralar kam takomillashgan bir yadroli duksimon shaklga ega boʻlgan rezerv mioblastlardir. Shikastlanish yoki boshqa qator taʼsirlardan soʻng tinch holatdaboʻlgan yoʻldosh hujayralar faollashadi, koʻpayadi vayangi mushak tolalarini hosil qilish uchun bir-bir bilan qoʻshiladi. Yoʻldosh hujayralarning bunday faolligi mushaklar gipertrofiyasida namoyon boʻladi.

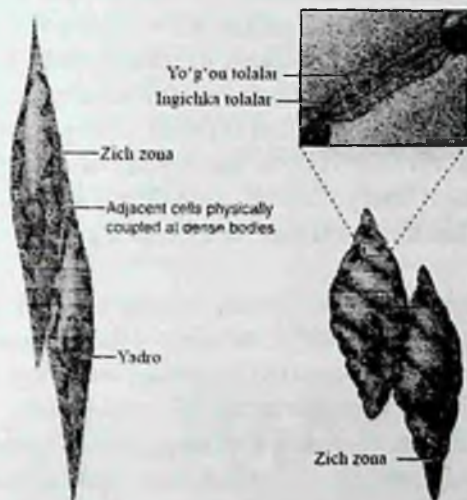
Noqulay sharoitlarda mushak toʻqimasining regeneratsiyasi toʻliq boʻlmaydi va shikastlangan joyda biriktiruvchi toʻqimali chandi q hosil boʻladi.

### SILLIQ MUSHAK TOʻQIMASI

Silliq mushak toʻqimasi *hujayra* tuzilishiga ega boʻlib, ichki organlar – nafas va meʼda-ichak yoʻli, siydik – tanosil organlar, qon va limfa tomirlari devorining shakllanishida qatnashadi. Silliq mushak toʻqimasi vegetativ nerv sistemasi tomonidan innervatsiya qilinadi va shu sababli kishi ixtiyoriga boʻysinmaydi. Silliq mushak toʻqimasi hujayralari – miotsitlar, choʻziq, duksimon va tarmoqlangan boʻladi (rasm 7.5). Hujayraning uzunligi 50–250 mkm, yadrosining diametri 5–20 mkm. Toʻqimada bir-biriga yondoshib yotgan hujayralar qatlamini hosil qiladi. Silliq mushak hujayralari sirdan *sarkolemma* bilan qoplangan, u qalinligi taxminan 7,5 nm ga teng plazmatik membrana va tashqi bazal membranadan iborat. Yonma-yon yotgan hujayralarning plazmatik membranalari baʼzi joylarda tutashib, tirqishli birikmalarni hosil qiladi. Membranalarning bunday tutashishi silliq mushak hujayralarining biridan ikkinchisiga qoʻzgʻalish oʻtishiga xizmat qiladi.

Yadro va organellalar hujayraning *trofik apparatini* tashkil etadi. Silliq miotsitlarning yadrosi hujayraning markazida joylashgan boʻlib, oval yoki tayoqchasimon shaklga ega. Yadroning shakli qisqarish paytida oʻzgaradi, yaʼni yumaloqlashadi. Unda koʻp hollarda ikkita yoki undan ortiq yadrocha boʻladi. Yadro yonida sust rivojlangan plastinkasimon kompleks va hujayra markazi joylashgan. Endoplazmatik toʻr sust rivojlangan. Mito-

xondriyalar kichik, shakli cho'ziq, oz miqdorda bo'lib, sitoplazmada tarqoq joylashgan. Asosan yadro atrofida ularning soni ko'proq bo'ladi. Mitoxondriyalarning kristalari ko'ndalang-targ'il mushak tolalariga nisbatan kam.



**Rasm 7.5. Silliqliq mushak hujayralarining tuzilishi sxemasi**

Miofibrillalar mushak hujayrasining qisqaruvchi apparatini tashkil etadi. Silliqliq miotsitlar ko'ndalang-targ'illikka ega emas. Hujayra sitoplazmasida aktin filamentlari o'zaro tartibli joylashmagan. Ular sarkomer hosil qilmaydi. Aktin filamentlarining sitolemmaga yoki o'zaro birikkan joyida *zich tanachalar* uchraydi. Zich tanachalar ko'ndalang-targ'il mushak tolasining Z chizig'ida uchrovchi  $\alpha$  - aktinin tutgani uchun, bu tanachalar Z chiziq analogi deb taxmin qilish mumkin, lekin ular betartib joylashgan. Mushak qisqarish jarayomida xuddi ko'ndalang-targ'il mushakdagi singari aktin va miozinning o'zaro sirpanishi yuzaga keladi. Tortilish kuchi zich tanachalar orqali sarkolemmaga o'tadi, natijada, silliq mushak hujayrasi qisqaradi.

Silliqliq miotsitlarsitoplazmasida kalsiy ionlarini saqlovchi mayda pufakchalar bo'lib, ular ko'ndalang-targ'il mushakdagi sarko-

plazmatik retikulumni eslatadi. Lekin sarkoplazmatik retikulum silliq miotsitlarda kuchsiz rivojlangan. Bu pufakchalarga hujayra plazmatik membranasining botishidan hosil bo'lgan tuzilmalar tegib turadi. Shuning uchun ushbu tuzilmalar ko'ndalang-targ'il mushakning T-sistemasini eslatadi. Ular impuls tarqalishida va kalsiy ionining sitoplazmaga chiqishida muhim o'rin tutadi.

Bazal membranaga biriktiruvchi to'qima tolalari kirib to'r hosil qiladi, bu – endomiziy. Mushak hujayralarining tutamlari biriktiruvchi to'qima qatlamlari bilan o'raladi – bu perimiziy. Tashqaridan mushaklar biriktiruvchi to'qima bilan uchlamchi o'raladi – bu epimiziy yoki fassiya. Ushbu biriktiruvchi to'qimali qoplam sarkolemma bilan birga mushak to'qimasining tayanch apparatini hosil qiladi.

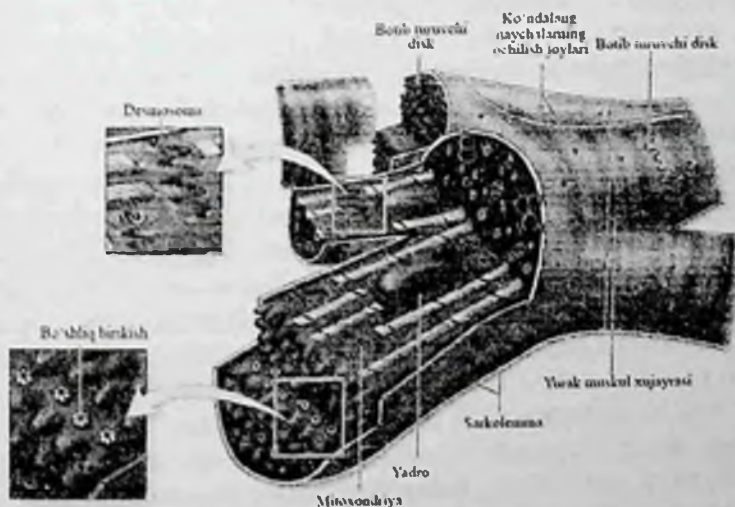
Silliq mushak to'qimasi yaxshi taraqqiy etgan qon tomirlar sistemasiga ega, qon tomirlar to'qima ichida kapillyarlargacha tarmoqlanib, mushak hujayralari tutamlari orasidagi biriktiruvchi to'qima qatlamlarida kapillyarlar to'rini hosil qiladi.

**Silliq mushak to'qimasining taraqqiyoti va regeneratsiyasi.** Silliq mushak to'qimasi mezenximadan rivojlanadi va yuqori regeneratsiya qobiliyatigaega. Jarohatdan so'ng silliq miotsitlar mitoz usulida bo'linib, shikastlangan to'qima o'rnini egallaydi.

## YURAKNING KO'NDALANG - TARG'IL MUSHAK TO'QIMASI

Ko'ndalang-targ'il mushak to'qimasi yurakning miokard qavatini hosil qiladi. Bu mushak to'qima turi skelet ko'ndalang-targ'il mushakdan farqli ravishda mushak tolalaridan emas, balki yurak mushak hujayralaridan – *kardiomiotsitlardan* tashkil topgan. Hozirgi vaqtda 3 xil kardiomiotsitlarni farq qilish mumkin. Qisqaruvchi-*tipik*, impuls o'tkazuvchi -*atipik* va *sekretor*. Qisqaruvchi kardiomiotsitlar uzunligi 50–120 mkm, kengligi 15–20 mkm, silindr shakldagi hujayralardir. Ular *oraliq plastinkalar* orqali o'zaro birlashib funksional tolalarni hosil qiladi. Kardiomiotsitlar markazida bir yoki ikki oval yoki cho'ziq shakldagi yadro joylashadi. Miofibrillalar yadro atrofida

joylashadi, ular orasida ko'p miqdorda mitoxondriyalar bo'ladi. Silliq endoplazmatik to'r va T-sistema yaxshi rivojlangan. Kardiomiotsitlar sarkolemma bilan qoplangan bo'lib, sarkolemma o'z navbatida plazmatik membrana va bazal membrana bilan o'ralgan. Bazal membrana oraliq plastinkalar sohasida bo'lmaydi, u kardiomiotsitlarni faqat yon tarafdan o'rab turadi. Oraliq plastinkalar ikki hujayraning plazmatik membranalari orasida zinapoyasimon joylashgan. Oraliq plastinkalar sohasida kardiomiotsitlar *desmosomalar*, *tirqishli birikish* (neksus) va *interdigitatsiyalar* orqali birlashadi. Oraliq plastinkalarga miofibrillalarning aktin protofibrillalari kelib tugaydi. Miofibrillalarning tuzilishi xuddi skelet ko'ndalang-targ'il mushak to'qimasini eslatadi (rasm 7.6).



**Rasm 7.6. Ko'ndalang-targ'il yurak mushagi**

Yurakdagi qo'zg'alishni o'tkazuvchi kardiomiotsitlar (Purkinetolalari yoki atipik kardiomiotsitlar) qisqaruvchi kardiomiotsitlardan yirikroq (uzunligi 100 mkm, kengligi 50 mkm) bo'lib, qo'zg'alishni ritm boshqaruvchi (peysmekler) hujayralaridan qisqaruvchi mushak tolalariga o'tkazadi.



Peysmeker hujayralar atipik kardiomiotsitlarning alohida turi bo'lib, vegetativ nerv sistemasining tolalari bilan innervatsiya qilinadi. Gistologik preparatlarda atipik hujayralar kuchsiz bo'yaladi. Chunki bu hujayralarda miogloblin va miofibrillalar kamroq, sarkoplazma esa ko'proq bo'ladi. Miofibrillalar bir-biriga parallel yotmaydi, natijada bu hujayralarda ko'ndalang-targ'illik kuchsizroq rivojlangan. Kardiomiotsitlarda mitoxondriyalar (sarkosomalar), ribosomalar ancha kam, T-sistema esa juda kuchsiz rivojlangan. Yurakning bo'lmacha kardiomiotsitlarida maxsus glikoproteid tutuvchi sekretor granulalar borligi aniqlangan. Shu bilan birga bu hujayralar qon bosimi va ionlar munosabatini boshqaruvchi *natriyuretik* faktor sekretiya qilishi, bu hujayralar ma'lum endokrin funksiyaga ega ekanligini ko'rsatadi. Natriyuretik omil buyrakdagi nishon hujayralarga ta'sir etib, organizmdan natriy va suvni yo'qolishi (natriurez va diurez)ga olib keladi. Shunday qilib, bu gormon organizmda natriy va suvning yig'ilishini ta'minlovchi aldosteron va antidiuretik gormon (ADG)larning antagonisti hisoblanadi.

**Yurak mushak to'qimasining taraqqiyoti va regeneratsiyasi.** Yurak mushak to'qimasi mezodermadan, ya'ni splanxnotomning visseral varag'idan rivojlanadi. Bu varaqdan mioepikardial plastinka hosil bo'lib, uning hujayralaridan miokard va epikard hosil bo'ladi. Mioepikardial plastinkaning mezenxima hujayralari mioblast hujayralarga differensiallashib kardiomiotsitlarni hosil qiladi va o'zaro oraliq plastinkalar orqali birlashadi.

Yurak ko'ndalang-targ'il mushak to'qimasining regeneratsiyasi yoshga qarab o'zgaradi. Go'daklarda kardiomiotsitlar bo'linish qobiliyatiga ega bo'lsa, balog'atga etgan organizmda va qari odamlarda yo'ldosh (satellit) hujayralar bo'lmaganligi, shuningdek kardiomiotsitlar bo'linish qobiliyatini yo'qotganligi sababli nobud bo'lgan kardiomiotsitlar qayta tiklanmaydi va ular o'rnida (miokard infarktida) biriktiruvchi to'qimali chandiqlik hosil bo'ladi.

## VIII BOB

### NERV TO'QIMASI

Nerv to'qimasi filogenetik taraqqiyotdagi eng yangi to'qima bo'lib, faqat hujayralardan tuzilgan, hujayralararo modda yo'q. Nerv to'qimasida hujayralararo modda vazifasini neyrogliya deb ataluvchi o'ziga xos hujayralar bajaradi. Nerv to'qimasining barcha hujayralari o'simtali hujayralardir.

Nerv to'qimasi organizmda o'zaro bog'liq bo'lgan ikkita vazifani bajaradi:

1. Barcha hujayralar, to'qimalar, a'zolar va funksional sistemalar faoliyatini boshqaradi, birlashtiradi va uyg'unlashtiradi;

2. Organizmni tashqi muhit bilan aloqasini ta'minlaydi va hujayralar, a'zolar hamda funksional sistemalar faoliyatini tashqi muhit sharoitiga moslashtirib turadi.

Nerv to'qimasi materiyaning eng yuksak darajada ixtisoslashgan shakli bo'lib, u insonga na faqat boshqarish, atrof-muhit va tashqi olamni, balki o'zini-o'zi anglash imkonini beradi. Nerv to'qimasining asosiy faoliyati tashqi va ichki ta'sirotlarni qabul qilish va qayta ishlash, axborotlarni saqlash orqali amalga oshadi. Nerv to'qimasi nerv sistemasini asosini tashkil etadi. Nerv sistemasini butun organizm bo'ylab tarqalgan ko'p sonli a'zo va tuzilmalarning to'ridan iborat bo'lib, asosan ikki xil hujayralardan tashkil topgan. Hujayralarning birinchi turi neyronlar yoki neyrotsitlar deb ataladi. Bu hujayralar tashqi va ichki ta'sirotlarni qabul qilib, nerv impulsiga aylantiradi va ularni butun organizm bo'ylab tarqalishini ta'minlaydi. Hujayralarning ikkinchi turi – neyrogliya qator yordamchi vazifalarni bajaradi.

Nerv sistemasini tashkil qiluvchi nerv to'qimasining tuzilishi ko'p jihatdan uning taraqqiyoti bilan bog'liq bo'lganligi tufayli, uning tuzilishini o'rganishdan oldin, ushbu to'qimaning qisqacha taraqqiyoti bilan tanishib chiqish maqsadga muvofiq.

**Taraqqiyoti.** Nerv to'qimasi bir necha manbalardan rivojlanadi. Neyrulyatsiya jarayonida hosil bo'lgan neyroktodermadan nerv nayi, nerv qirradi (ganglioz plastinka) va neyrogen plakodalar shakllanadi. Dastlab ektodermaning o'rta qismida yo'g'onlashgan



joy – nerv plastinkasi shakllanadi. So‘ngra xordadan ajralayotgan induktorlar ta’sirida nerv plastinkasi egila boshlaydi. Bu esa nerv tarnovchasini va nerv burma larini hosil bo‘lishiga olib keladi. Nerv tarnovchasining chetlari bura lib bir-biriga yaqinlashadi va birikib, nerv nayini hosil qiladi. Nerv burmalari esa nerv nayi bilan ektoderma o‘rtasida hujayralarning siyrak to‘plamlari – juft nerv qirralar yoki ganglioz plastinkalarga aylanadi. Keyinchalik nerv nayidan markaziy nerv sistemasi – bosh va orqa miya hamda nerv sistemasining periferik qismlari rivojlanadi. Nerv qirrasining hujayralari esa bir necha guruhga ajraladi. Bir xil hujayralar mezodermaga chuqur ko‘chib kiradi va pushning tegishli joylarida periferik nerv sistemasining tugunlari (gangliyalarga)ga asos soladi. Boshqa hujayralar ektoderma ostida qoladi va terining pigment hujayralari – melanotsitlarga aylanadi. Uchinchi hujayralar ham ko‘chadi va ulardan periferik neyro-endokrinotsitlar: buyrak usti bezlarining mag‘iz moddasi hujayralari, hamda ko‘p sonli yakka-yakka joylashgan gormon ishlab chiqaruvchi hujayralar takomillashadi. Boshning ayrim nerv tugunlarini hosil bo‘lishida ehtimol neyral plokadalar – pusht kallasining yon tomonlaridagi ektodermaning yo‘g‘onlashgan joylari ham ishtirok etadi. Taraqqiyotning ilk davrlarida nerv nayining devori faqat bir qavat prizmatik hujayralardan tashkil topgan. Bu hujayralarning tez ko‘payishi natijasida nerv nayining devori, ayniqsa uning yon tomonlari yo‘g‘onlashadi, bo‘shlig‘i esa torayadi. Bu vaqtda nerv nayi devorida 3ta qavatni tafovut qilish mumkin bo‘ladi: 1) ventrikulyar yoki endipima qavati; 2) yopqich yoki mantiya qavati; 3) marginal zona yoki qirg‘oq vuali.

Ventrikulyar yoki endipima qavati ko‘payish xususiyatiga ega bo‘lgan bir qavat prizmatik hujayralardan tashkil topgan. Ventrikulyar hujayralar ko‘payadi va neyroblast va glioblastlar (spongioblastlar)ni hosil qiladi, ular markaziy nerv sistemasining neyronlari va gliotsitlarining boshlang‘ich hujayralari bo‘lib, mantiya qavatiga ko‘chib o‘tadi. Ventrikulyar hujayralarning bir qismi o‘z o‘rnida qoladi va bo‘lajak endipimal gliyaga aylanadi. Endipimal hujayraning yadrosi hujayraning markaziy kanalga qaragan apikal qismiga ko‘chib o‘tadi. Hujayralar bo‘linadi va

bo'lingandan so'ng qiz hujayralarning yadrolari ham hosil bo'lgan hujayralarning apikal qismiga ko'chib o'tadi va bu erda DNKning ikkilanishi ro'y beradi. Keyinchalik bu hujayralardan bosh miya qorinchalari va orqa miya kanali devorini qoplab turuvchi ependimal gliya taraqqiy etadi. Yopqich yoki mantiya qavati keyingi taraqqiyot mobaynida ikki xil hujayralarga – neyrobblast va glioblast (spongioblast) larga takomillashadi. Neyrobblastlar bo'linish xususiyatini yo'qotadi va keyinchalik ulardan neyronlar taraqqiy etadi. Glioblastlar bo'linishda davom etadi va astrotsitlar hamda oligodendroglitsitlarni hosil qiladi. Yetuk astrotsitlar va oligodendroglitsitlar ham bo'linish qobiliyatini to'liq yo'qotmaydi. Neyronlarning yangitdan hosil bo'lishi ilk postnatal davrda to'xtaydi. Yopqich qavat hujayralaridan orqa miyaning kulrang moddasi va bosh miya kulrang moddasining bir qismi hosil bo'ladi. Marginal zona yoki qirg'oq vuali hujayralar tutmaydi. U mantiya qavati neyrobblastlari va glioblastlarining bu yerga o'sib kirgan o'simtalariidan shakllanadi va markaziy nerv sistemasining oq moddasini hosil qiladi. Bosh miyaning ba'zi qismlarida yopqich qavat hujayralari ko'chib o'tishda ancha davom etib, hujayralar to'plamlari – kortikal plastinkalarni hosil qiladi, ulardan bosh miya katta yarim sharlari va miyachaning po'stlog'i shakllanadi (rasm 8.1).

Neyrobblastlarning takomillashuvi davrida ularning yadrosi va sitoplazmasining submikroskopik tuzilishi o'zgaradi. Yadroda mayda donachalar va ipchalar shaklidagi turli elektron zichlikka ega bo'lgan qismlar paydo bo'ladi. Sitoplazmada ko'p miqdorda donador endoplazmatik to'r naychalari va sisternalari hosil bo'ladi, erkin ribosomalar va polisomalar miqdori kamayadi, Golji kompleksi ancha taraqqiy etadi. Sitoplazmada ingichka fibrillalar – neyrofilamentlar tutamlari va mikronaychalarning paydo bo'lishini nerv hujayralarining ixtisoslanishining boshlanishini maxsus belgisi, deb hisoblash lozim. Ixtisoslashish jarayonida neyrofilament tripleti oqsilini tutuvchi neyrofilamentlar soni ko'payadi. Neyrobblastning tanasi asta-sekin noksimon shaklni oladi, uning o'tkir uchidan o'simtasi – akson o'sa boshlaydi. Keyinchalik boshqa o'simtalari – dendritlar taraqqiy etadi va neyro-

blastlar etuk nerv hujayralari – neyronlarga aylanadi. Sinapslar shakllanadi va neyronlar o'rtasida aloqalar o'rnatiladi.



*Rasm 8.1. Nerv to'qimasi taraqqiyoti (sxema)*

- 1-nerv tarmovchasi 2-nerv bolishlari
- 3-teri ektodermasi 4-xorda
- 5-mezoderma 6-ganglioz plastinka
- 7-nerv nayi 8-mezenxima
- 9-entoderma

Neyroblastlardan neyronlarning takomillashuvi jarayonida mediator gacha bo'lgan va mediator davrlari farqlanadi. Mediator gacha bo'lgan davr uchun neyroblast tanasida asta-sekin oqsil sintez qilish organellalari – erkin ribosomalar, keyinchalik esa donador endoplazmatik to'ring rivojlanishi xosdir. Mediator davrida yosh neyronlarda mediator tutuvchi birinchi pufakchalar paydo bo'ladi, takomillashayotgan va etuk neyronlarda esa sintez va sekretiya organellalari (donador endoplazmatik to'r, Golji kompleksi) ning ancha taraqqiy etganligi, mediatorlarning to'planishi va ularning aksonga tushishi, sinapslarning hosil bo'lishi kuzatiladi. Nerv sistemasining shakllanishini postnatal taraqqiyotini



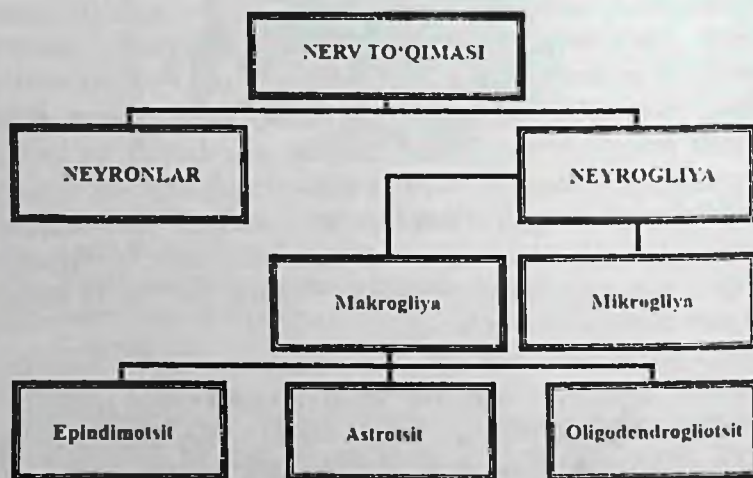
qiyotning dastlabki yillaridayok tugallanishiga qaramasdan, markaziy nerv sistemasining ma'lum darajadagi mutanosibligi (plastigligi) keksalik davriga qadar saqlanib qoladi. Bu mutanosiblik yangi terminallar va yangi sinaptik aloqalarning paydo bo'lishi bilan namoyon bo'lishi mumkin. Sut emizuvchilar markaziy nerv sistemasining neyronlari yangi tarmoqlar (aksonal kurtaklanish) va yangi sinapslar (sinaptik almashinuv) shakllantirish qobiliyatiga ega. Mutanosiblik (plastiglik) tug'ilgandan keyingi dastlabki yillarda eng yuqori darajada namoyon bo'ladi, ammo voyaga etgan odamlarda ham qisman saqlanib qoladi va gormonlar darajasini o'zgarganida, yangi ko'nikmalarni egalaganida, jarohatlanish va boshqa ta'sirlarda namoyon bo'ladi. Neyronlar doimiy bo'lsada, ularning sinaptik aloqalari butun umr mobaynida o'zgarishi, xususan ular sonining ko'payishi yoki kamayishi bilan namoyon bo'lishi mumkin. Miyaning kichik jarohatlarida mutanosiblik (plastiglik) uning faoliyatini qisman tiklanishi bilan namoyon bo'ladi. Nerv sistemasi rivojlanishining dastlabki bosqichlaridan boshlab butun hayotning oxiriga qadar neyronlar orasida hujayralarning ko'plab o'limi sodir bo'ladi, u barcha hujayralarning 25–75 % ga etadi. Hujayralarning bunday rejalashtirilgan fiziologik o'limi (apoptoz) markaziy nerv sistemasida ham, periferik nerv sistemasida ham kuzatiladi; bunda miya 0,1 %ga yaqin neyronlarni yo'qotadi. Odamda har yili 10 mlnga yaqin nerv hujayralari o'ladi.

Nerv qirrasidan sezuvchi va vegetativ nerv tugunlari neyronlari, miyaning yumshoq va o'rgimchaksimon pardalari hujayralari, neyrogliyaning ba'zi turlari: neyrolemmotsitlar (Shvann hujayralari), sezuvchi tugunlarning satellit (yo'ldosh) hujayralari, buyrak usti bezlari mag'iz moddasining hujayralari, terining melanotsitlari, APUD-cistema hujayralarining bir qismi, karotid tanachalarning sezuvchi hujayralari va boshqalar hosil bo'ladi. Neyral (neyrogen) plokadalar pushtning bosh qismida shakllanayotgan nerv nayining ikki yon tomonidagi ektodermaning yo'g'onlashgan joyi hisoblanadi. Ulardan hidlov tasmasi, vestibulyar va eshituv tugunlari neyronlari hamda bosh miya nervlarining tirsakli, toshloq, g'adir-budur va uch boshli

tugunlarining sezuvchi neyronlari taraqqiy etadi. Mikroqliyaning taraqqiyoti to'g'risida esa turli fikrlar mavjud. Ko'pchilik tadqiqotchilar uni qon monotsitlaridan hosil bo'ladi va mononuklear fagotsitlar tizimiga mansub, deb hisoblaydilar. Shu bilan birga mikroqliyani neyroektodermadan taraqqiy etadi, deb hisoblaydiganlar ham bor.

**Tuzilishi.** Yuqorida ta'kidlanganidek, nerv to'qimasi faqat hujayralardan tashkil topgan bo'lib, uning barcha hujayralari o'simtali hujayralardir. Ular orasida *neyronlar va neyroqliya* hujayralari tafovut qilinadi. Odamning nerv to'qimasi trilliiondan ( $10^{12}$ ) ortiq neyronlar va  $10^{13}$ ga yaqin glial hujayralar tutadi.

### Nerv to'qimasining tasnifi

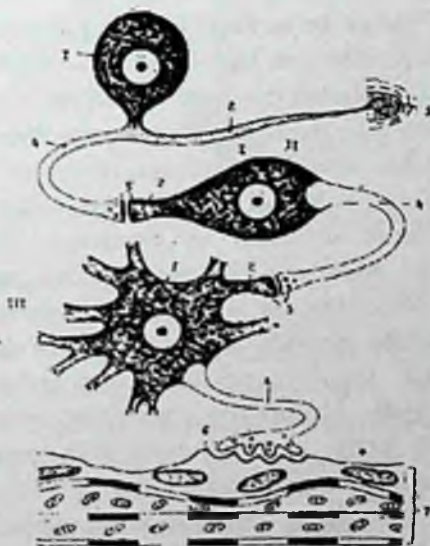


### Neyronlar

Neyronlar yoki neyrotsitlar (neuronum, neuroeytus) nerv to'qimasining asosiy ixtisoslashgan hujayralaridir. Nerv hujayralari to'rtta muhim: kelayotgan turli habarlar (tashqi va ichki ta'sirotlar) ni qabul qilish va ularni nerv impulsiga aylantirish qobiliyatiga; ta'sirotga javobat qo'zg'alish yoki tormozlanish holatiga o'tish; qo'zg'alish yoki tormozlanishni o'tkazish (masa-

lan, dendrit oxiridan perikarionga va soʻngra undan aksonni oxiriga); axborotni (signalni) boshqa tuzilmalar (obʻektlar) ga – navbatdagi neyronga yoki effektor aʼzoga (mushak yoki sekretor hujayraga) uzatish xususiyatga ega.

Neyronlar neyromediator va boshqa moddalar sintezlaydi va ajratadi, ular vositasida axborotni boshqa neyronlar va hujayralarga uzatadi. Neyron morfologik va funksional jihatdan mustaqil birlik hisoblanadi, lekin u oʻz oʻsimtalari yordamida boshqa neyronlar bilan sinaptik aloqalar oʻrnatib, nerv sistemasi tuzilishining asosi boʻlgan reflektor yoʻllari – zanjir boʻgʻinlarini hosil qiladi. Reflektor yoyidagi vazifasiga koʻra retseptor (sezuvchi, afferent), effektor (harakat lantiruvchi, motoneuron) va assot-siativ (oraliq) neyronlar farqlanadi (rasm 8.2).



**Rasm 8.2. Neyronlar ning morfologik va funksional tasnifi (sxema).**

- I. Pseudounipolyar sezuvchi neyron.
  - II. Bipolyar assotsiativ neyron.
  - III. Multipolyar harakatlantiruvchi neyron.
- 1-perikarion 2- dendritlar,  
3- retseptor (sezuvchi oxiri), 4- neyritlar

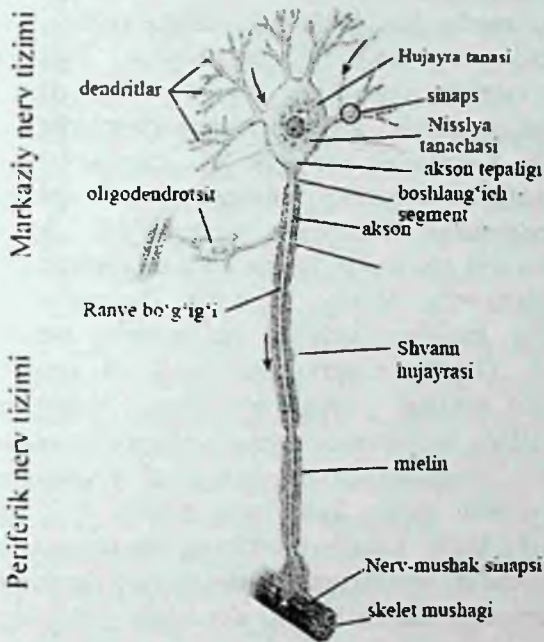


5- neyronlar orasidagi aloqalar (sinapslar)

6-effektor (harakatlantiruvchi oxiri)

7- mushak tolasi

Afferent neyronlar ta'sirotlarni qabul qiladi, ularni nerv impulsiga aylantiradi va kuchaytiradi. Efferent neyronlar impulsni ishchi organlar to'qimasiga uzatib, ularni harakatga undaydi. Assotsiativ neyronlar esa neyronlar o'rtasida aloqani ta'minlaydi. Neyronlar turli xil shaklga va kattalikka ega. Neyronlar tanasining kattaligi turlicha bo'lib, 4–6 mkmdan (miyacha po'stlog'ining donacha-hujayralari) to 130–140 mkmgacha (katta yarim sharlar po'stlog'i harakatlantiruvchi zonasining gigant piramidasimon hujayralari) etadi. Odatda neyronlarning tanasi (perikarion) va o'simtali: bitta akson va turli miqdordagi shohlangan dendritlari tafovut qilinadi. O'simtalarning soniga ko'ra faqat bitta akson tutuvchi unipolyar (yuqori darajada rivojlangan hayvonlar va odamda uchramaydi), bitta akson va bitta dendrit tutuvchi – bipolyar, bitta akson va bir necha dendrit tutuvchi multipolyar neyronlar farqlanadi. Ba'zan bipolyar hujayralar orasida psevdounipolyar yoki yolg'on bir o'simtali hujayralar uchraydi. Ularning tanasidan bitta o'simta chiqadi, keyinchalik u akson va dendritga ajraladi. Aslida, hujayra tanasidan ikkita o'simta yagona gliial pardaga o'ralgan holda chiqadi, biroz masofa o'tgach bu o'simta "T" shaklida akson va dendritga ajraladi. Psevdounipolyar hujayralar orqa miya tugunlarida, bipolyar neyronlar esa eshituv va ko'ruv a'zolarida uchraydi. Multipolyar neyronlar odam va hayvon organizmida eng keng tarqalgan nerv hujayralari hisoblanadi. Neyronlar shakli ham turli-tumandir, bu ko'p jihatdan ularning soniga bog'liq. Tanasining shakliga ko'ra dumaloq, prizmatik, yulduzsimon, piramidasimon, o'rgimchaksimon, gorizontaal, duksimon, noksimon va boshqa shakldagi neyronlar farqlanadi (rasm 8.3).



*Rasm 8.3. Neyron tuzilishi (sxema)*

**Neyron yadrosi.** Odamning aksariyat ko'pchilik neyronlari ko'pincha markazda, kam xollarda eksentrik joylashgan bitta yadro tutadi. Ikki yadrolik va, ayniqsa, ko'p yadrolu neyronlar juda ham kam uchraydi. Vegetativ nerv sistemasi ba'zi tugunlarining neyronlari bundan istisno: masalan, prostata bezida va bachadonning bo'ynida ba'zan 15 tagacha yadro tutuvchi neyronlar uchraydi. Neyron yadrolari dumaloq shaklga ega. Neyrotsitlarning yuksak metabolitik faolligiga mos ravishda ularning yadrosidaxromatin tarqalib ketgan va siyrak joylashgan, shu sababli och bo'yaladi. Yadroda bitta, ba'zan 2-3 ta yadrocha bo'ladi. Neyronlar funksional faolligining oshishi odatda yadrochalar o'lchamlari va sonining oshishi bilan kechadi. Neyron plazmolemmasi impulsni kuchaytirish va o'tkazish qobiliyatiga ega. Uning integral oqsillari bo'lib, ion-tanlash kanallari sifatida faoliyat ko'rsatadigan oqsillar va maxsus

ta'sirotlarga neyronlarni qo'zg'alishini chaqiruvchi retseptor oqsillar hisoblanadi. Ion kanallari ochiq, yopiq yoki nofaol (passiv, inaktivirovannym) bo'lishi mumkin. Tinch holatdagi neyronda membrana potentsiali 60–70 mVga teng bo'ladi. Membrana potentsiali  $\text{Na}^+$  ionlarini hujayradan chiqarish hisobiga yuzaga keladi. Ko'pchilik  $\text{Na}^+$ - va  $\text{K}^+$ - kanallari bunda yopiq bo'ladi. Kanallarning yopiq holatdan ochiq holatga o'tishi membrana potentsiali tomonidan boshqariladi. Qo'zg'atuvchi impulsning kelishi natijasida hujayra plazmolemmasida qisman depolyarizatsiya ro'y beradi. U kritik (bo'sag'a) darajasiga etganda natriy kanallari ochilib,  $\text{Na}^+$  ionlarini neyroplazmaga imkon beradi. Depolyarizatsiya kuchayadi va yanada ko'plab natriy kanallari ochiladi. Peripolyarizatsiya – teskari membrana potentsiali bo'lishi ham mumkin, bunda plazmolemmaning tashqi yuzasi manfiy, sitoplazmaga qaragan ichki yuzasi esa musbat zaryadlanib qoladi. Natriy kanallarini faolligi 1–2 millisekund ichida tugaydi. Kaliy kanallari sekinroq va uzoqroq muddatga ochilib,  $\text{K}^+$  ionlarini tashqariga chiqishiga va potentsialni avvalgi darajasi tiklanishiga imkon beradi, aks holda giperpolarizatsiya ro'y berishi mumkin. 1–2 millisekunddan (refraktor davr) so'ng kanallar avvalgi (normal) holatiga qaytadi va membrana yana ta'sirotlarga javob berishi mumkin. Demak, harakat potentsialining tarqalishi neyroplazmaga  $\text{Na}^+$  ionlarini kirishi va plazmolemmaning qo'shni sohalarini depolyarizatsiya qilishi bilan bog'liq, bu esa o'z navbatida yangi joyda harakat potentsialini hosil qiladi.

Yuqorida qayd qilinganidek, neyronlarning qo'zg'alish va tormozlanish qobiliyati ularning plazmolemmasida ionlar transporti sistemalari:  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -nacoclari,  $\text{K}^+$ - va, hal qiluvchi ahamiyatga ega bo'lgan,  $\text{Na}^+$ -kanallarining mavjudligi bilan bog'liq. Dastlabki ikki sistema tufayli tinch holatdagi hujayrada membranalararo potentsiallar farqi (membrana lararo potentsial) hosil bo'ladi: hujayra tashqarisida musbat ionlar biroz ko'proq, ichida esa manfiy zaryadlar ortiq bo'ladi. Qo'zg'olganda esa  $\text{Na}^+$ -kanallari ochiladi va  $\text{Na}^+$  ionlari kontsentratsiya gradienti bo'yicha hujayra ichiga kiradi – membranalararo potentsiallar farqi kamayadi. Plazmolemmaning depolyarizatsiyasi sodir



bo'ladi. Qo'zg'alish tugashi bilan  $\text{Na}^+$ -kanallari yopiladi va potentsialning dastlabki darajasi tiklanadi (repolyarizatsiya). Tormozlanganda teskari holat ro'y beradi: plazma lemmaing giperpolyarizatsiyasi ro'y beradi va u hujayraning qo'zg'atuvchi ta'sirlarga nisbatan sezgirligini pasaytiradi. Mahalliy anestetiklar gidrofob molekulalar bo'lib, natriy kanallari bilan birikadi, natriy transportini va, mos ravishda, nerv impulsini vujudga kelishiga mas'ul bo'lgan harakat potentsialini ham pasaytiradi. Nerv impulsining mielinli nerv tolalarida tarqalish xususiyatlari ularning tuzilishini ta'riflaganda so'ng bayon qilinadi.

Mikronaychalar neyron sitoskeletining muhim elementi bo'lib, ularning diametri 24 nm atrofida. Ular neyron shaklini, ayniqsa uning o'simtlarini shaklini saqlashda, hujayra ichi, shu jumladan akson bo'ylab turli moddalar (oqsillar, neyromediatorlar va sh.k.) ning transportida, hamda hujayra ichi bo'ylab organellalar (mitoxondriyalar), sitoskelet elementlari, vezikulalar va boshqalarni transportida qatnashadi. Golji kompleksi birinchi marta aynan nerv hujayralarida topilgan bo'lib, u ayniqsa yirik neyronlarda juda yaxshi rivojlangan. Yorug'lik mikroskopida u turli shakldagi halqachalar, egri-bugri iplar va donachalar ko'rinishida namoyon bo'ladi. Golji kompleksi yadro bilan aksonning boshlanish joyi o'rtasida joylashib, perikariondagi donador endoplazmatik to'rda sintezlangan oqsillarni aksonga transport qilinishini ta'minlaydi. Golji kompleksi pufakchalari ham donador endoplazmatik to'rda sintezlangan oqsillarni yo plazmolemmaga (integral oqsillar) yoki lizosomalarga (lizosomal gidrolazalar va lizosomalar membranalari) tashiydi.

Neyron sitoplazmasida mitoxondriyalar juda ko'p bo'ladi, ular ionlar transporti va oqsil sintezi kabi aerob jarayonlarni energiya bilan ta'minlaydi. Neyronlar qon orqali glyukoza va kislorodni doimiy kelib turishiga ehtiyoj sezadi va bosh miyaning qon bilan ta'minlanishini to'xtashi xushdan ketishga olib keladi. Neyronlar sitoplazmasida lizosomalar ham bor, ular hujayra qismlari, retseptorlar va membranalarni fermentativ parchalanishida qatnashadi. Yoshga bog'liq o'zgarishlar neyronlarning sitoplazmasida lipofussin to'planishi va mitoxondriyalar kristallarining

parchalanishi bilan kechadi. Lipofussin yoki "qarish pigmenti" sarg'ish-qo'ng'ir rangdagi lipoproteid tabiatli bo'lib, hazm bo'lmagan tuzilmalar mahsuloti tutuvchi qoldiq tanachalar (telolizosomalar) hisoblanadi. Neyronlar sitoplazmasida umumiy organellalar bilan bir qatorda faqat nerv hujayralarigagina xos bo'lgan ikki xil maxsus tuzilmalar: xromatofil substantsiya va neyrofibrillar (neyrofilamentlar) uchraydi. Xromatofil substantsiya (bazofil substantsiya, tigroid modda yoki Nissl moddasi) birinchi marta 1889-yilda Frants Nissl tomonidan aniqlangan. Nerv to'qimasini anilinli bo'yoqlar (tionin, toluidin ko'ki, krezil binafshasi va boshqalar) bilan bo'yalganda xromatofil substantsiya (substantia chromatopholica) neyronlar sitoplazmasida turli shakl va kattalikdagi bazofil parchalar yoki donachalar sifatida aniqlanadi (rasm 8.4). Bazofil parchalar neyronlar perikarioni va dendritlarida joylashadi, lekin hech qachon aksonlarda va ularning konussimon asoslari – "akson tepaligi"da aniqlanmaydi. Parchalarning bazofiliyasi ularda ribonukleo proteidlarning ko'p miqdorda bo'lishi bilan izohlanadi. Elektron mikroskopiya xromatofil substantsiyaning har bir parchasi donador endoplazmatik to'r sisternalari, erkin ribosoma va polisomalardan iborat ekanligini ko'rsatdi (rasm 8.4). Donador endoplazmatik to'r neyrosekretor oqsillarni, plazmolemmaning integral oqsillarini va lizosomalar oqsillarini sintezlaydi. Erkin ribosoma va polisomalard sitozol (gailoplazma) oqsillarini va neyron plazmolemmasining nointegral oqsillarini sintez qiladi.

Neyronlarni bir butunligini saqlash va ular tomonidan o'z vazifalarini bajarish uchun juda ko'p miqdorda oqsillar kerak bo'ladi. Neyronlar shikastlanganda yoki haddan tashqari zo'riqqanda, akson ezilganda yoki kesilganda tigroid modda avval dendritlarda, so'ngra perikarionda erib ketadi va yo'qoladi (tigroliz). Ma'lum muddat o'tgandan so'ng tigroid modda yana qayta tiklanishi mumkin.

Neyrofibrillalar kumush tuzlari bilan bo'yalgan preparatlar yorug'lik mikroskopida o'rganilganda 300–500 nm yo'g'onlikdagi ipchalar shaklida ko'rinadi. Shu sababli ularni dastlab neyrofibrillalar, deb atalgan. Lekin keyinchalik elektron mikro-

skop yordamida o'rganilganda ular diametri 10 nm atrofida bo'lgan nozik ipchalar tutamlari ekanligi aniqlandi va "neurofilamentlar" deb atala boshlandi. Neurofilamentlar neyron tanasida to'rt hosil qiladi, o'simtalarida esa parallel joylashgan. Neurofilamentlar diametri 24–27 nm bo'lgan neyrotubulalar (mikronaychalar) bilan birgalikda neyron sitoskeleti elementlari hisoblanadi hamda hujayra shaklini saqlashda, o'simtalarni o'sishida va akson transportida qatnashadi.



*Rusm 8.4. Orqa miya neyronlari.*

Nissl bo'yicha bo'yalgan. Yadro oqish rangda, yadrocha to'q ko'k rangda. Neyronlar sitoplazmasida to'q bo'yalgan donachalar – tigroid modda joylashgan.

Neyronda ta'sirotlarni qabul qilishga ixtisoslashgan qismi – dendritlar, tanasi – perikarion, trofik qismi va impulsni boshqa neyronlarga yoki ishchi a'zoga uzatuvchi qismi – akson tafovut qilinadi.

### **Dendritlar**

Dendritlar (yunoncha dendron – daraxt) odatda kalta, daraxt shoxlari kabi mayda shoxchalarga tarmoqlangan o'simtalardir.



Dendritlar hujayra tanasining haqiqiy bo'rtmalari bo'lib hisoblanadi. Ularda juda ko'p sinapslar joylashgan va ular neyronlarning kelayotgan ahborotlarni qabul qiluvchi va qayta ishlovchi (protsessing) asosiy qismi bo'lib xizmat qiladi. Ko'pchilik nerv hujayralari bir nechta dendritga ega, ular hisobiga hujayraning sezuvchi (retseptor) yuzasi juda ham (1000-martadan ko'proq) oshadi. Masalan, orqa miyaning harakatlantiruvchi neyronlarida 5 tadan 15 tagacha yirik dendritlar bo'ladi. Dendrit tarmoqlari bitta neyronga boshqa nerv hujayralarining ko'p sonli akson terminallaridan signallarni qabul qilish va uyg'unlashtirish (birlashtirish) imkonini beradi. Masalan, o'tkazilgan muhokamalarga ko'ra miyachadagi bitta Purkine hujayrasining dendritlari hujayraning retseptor yuzasini 250 dan 27 000  $\text{mkm}^2$  gacha oshiradi va ular 200 000 gacha funksional faol akson terminallari bilan aloqalar o'rnatadi. Boshqa nerv hujayralarida ularning soni bundan ham ortiq bo'lishi mumkin. Bitta dendrit tutuvchi bipolyar hujayralar juda kam uchraydi va faqat sezgi a'zolaridagina aniqlanadi. Butun uzunligi bo'ylab bir xil diametrga ega bo'lgan aksonlardan farqli o'laroq, dendritlar tarmoqlangan sayin ingichkalashib boradi. Neyron tanasi yaqinidagi dendrit asosining sitoplazmasini tarkibi perikarion tarkibiga o'xshash bo'lib, xromatofil substantsiya parchalari, mitoxondriyalar, ko'p miqdorda neyrofilamentlar va mikronaychalar tutadi, ammo Golji kompleksi elementlari bo'lmaydi. Neyronda mavjud bo'lgan sinapslarning ko'pchilik qismi dendritning bo'rtib chiqqan zamburug'simon do'mboqchalari – dendrit “shipiklari” da joylashgan. “Shipik” lar kengaygan qismi – boshchasi va dendrit tanasi bilan bog'langan ancha ingichka oyoqchasidan tuzilgan. Do'mboqchalar uzunligi 1–3  $\text{mkm}$ , diametri – 1  $\text{mkm}$  dan kamroq. Elektron mikroskop yordamida o'rganilganda ularda do'mboqcha yuzasiga perpendikulyar joylashgan va o'zaro parallel yo'nalgan sitomembranalar borligi ko'rinadi. Do'mboqchalar muhim ahamiyatga ega va juda ko'p miqdorda uchraydi, masalan, bosh miya yarim sharlari po'stlog'ida ularning soni  $10^{14}$  ga etadi. Dendrit do'mboqchalari neyronga kelayotgan sinaptik signallarga

ishlov beriladigan dastlabki qism hisoblanadi. Signallarga ishlov berishda qatnashadigan apparat postsinaptik membrananing sitozolga qaragan yuzasiga birikkan oqsil kompleksida joylashgan. Dendrit do'mboqchalari adaptatsiya, o'rganish va hotira asosida yotgan plastik o'zgarishlarda ishtirok etadi. Do'mboqchalar dinamik tuzilmalar hisoblanadi, ularning morfologik mutanosibligi (plastikligi) katta yoshli odamlarda sinapslarning rivojlanishi va ularning funksional adaptatsiyasida qatnashadigan sitoskelet oqsili aktin bilan bog'liq.

### Akson

Akson orqali impuls hujayra tanasidan boshqa neyronga yoki ishchi a'zoga uzatiladi. U tarmoqlanmaydi va butun uzunligi bo'yicha bir xil yo'g'onlikka ega, mitoxondriyalar, mikronaychalar va neyrofilamentlar, hamda silliq endoplazmatik to'r elementlarini tutadi. Akson har bir neyronda faqat bitta bo'lib, eng uzun o'simta hisoblanadi. Masalan, oyoq kafti mushaklarini innervatsiya qiluvchi orqa miyaning harakatlantiruvchi neyronlari aksonining uzunligi 100 smga etishi mumkin. Akson silindrsimon shakldagi o'simta bo'lib, uning uzunligi va diametri neyronning turiga qarab turlicha bo'ladi. Barcha aksonlarning neyron tanasidan boshlanish joyi biroz kengaygan bo'lib, "akson tepaligi" deb ataladi. Aksonning plazmatik membranasi aksollemma (yunoncha axon – o'q, eilema – parda), sitoplazmasi esa aksoplazma, deb yuritiladi. Neyronning mielin parda bilan o'ralgan akson chiqayotgan joyida akson tepaligi bilan mielinizatsiya boshlangan nuqtasi orasida maxsus joy – boshlang'ich sement mavjud. U neyronga kelayotgan qo'zg'atuvchi va tormozlovchi impulslarning algebraik jamlanishi sodir bo'ladigan joy bo'lib, uning yakuni sifatida harakat potentsiali yoki nerv impulsini tarqalishi yoki tarqalmasligi to'g'risidagi qaror bo'ladi. Ma'lumki boshlang'ich segmentda bir necha xil ion kanallari joylashgan bo'lib, ular harakat potentsialini hosil qiluvchi elektrik potentsiallar o'zgarishlarini kuchaytirish uchun juda muhim. Dendritlardan farqli o'laroq, aksonlar doimiy diametrga ega va juda kam shoxlanadi. Ba'zan akson hujayra

tanasiidan chiqishi bilan tarmoq beradi va u nerv hujayrasining tana qismiga qaytib keladi. Aksonning hamma tarmoqlari kollateral shohlar hisoblanadi. Aksoplazma mitoxondriyalar, mikronaychalar, neyrofilamenlar va oz miqdorda silliq endoplazmatik to'ra sistemalarini tutadi. Erkin ribosomalar juda kam, poliribosomalar va donador endoplazmatik to'ra elementlari va Golji kompleksi umuman bo'lmaydi, bu esa aksonning hayot faoliyatini ta'minlash perikarionga bog'liq ekanligidan dalolat beradi. Shu sababli, akson kesilganda uning periferik qismi degeneratsiyaga uchraydi va o'ladi.

Akson bo'ylab mayda va yirik molekullarning ikki tomonlama faol transport qilinishi amalga oshadi. Akson transporti (aksoplazmatik transport) – moddalarni neyron tanasidan o'simtalarga va o'simtalardan tanasiga ko'chirilishidir. U mikronaychalar (neyrotubulalar) orqali amalga oshiriladi, transport qilishda esa kinezin va dinenin oqsillari ishtirok etadi. Moddalarni ujayra tanasidan o'simtalarga transport qilinishi to'g'ridan-to'g'ri yoki antegograd, o'simtalardan tanaga transport qilinishi esa retrograd transport, deb ataladi. Akson transporti jarayonida ikki xil: tez (sutkasiga 400–2000 mm) va sekin (sutkasiga 1–3 mm) transport tafovut qilinadi. Ikkala transport sistemasi aksonlarda ham, dendritlarda ham mavjud. Anterograd (to'g'ridan-to'g'ri) tez akson transporti membranoz tuzilmalar, jumladan membrana komponentlarini, mitoxondriyalarni, neyro-mediatorlarni hosil qiladigan peptidlarni tutuvchi pufakchalarni va boshqa oqsillarni o'tkazadi. Retrograd tez sistema esa lisomalarda degradatsiya materiallarini, taqsimlash va retsirkulyatsiya, ehtimol nervlarni o'sish faktorlarini o'tkazadi. Neyrotubulalar (mikronaychalar) tez, ya'ni tubulalarga bog'liq deb ataluvchi transport uchun mas'ul hisoblanadi. Agar tubulalar buzilsa tez transport to'xtaydi. Har bir tubulada bir nechta yo'l bo'lib, ular orqali har xil zarrachalar harakat qiladi. ATF va  $Sa^{2+}$  bu harakatni ta'minlaydi. Bitta mikronaychada pufakchalar bir yo'nalishda harakat qilayotgan boshqa pufakchalarni quvib o'tishi mumkin. Ikkita pufakcha bir vaqtning o'zida bitta naychaning har xil yo'llari bo'ylab qarama-qarshi yo'nalishda harakatlanishi mum-



kin. Sekin transport yetuk neyronlar aksoplazmasini yangilash va yaxlitlilni saqlash, hamda rivojlanish va regeneratsiya vaqtida aksoplazma tomonidan akson va dendritlar o'sishini ta'minlash uchun oqsillar va boshqa moddalarni transport qiluvchi anterograd sistemadir. Neyron tanasida sintezlangan makromolekulalar va organellalar akson bo'ylab uning terminalariga to'xtovsiz transport qilinadi. Ushbu ko'chirishning mexanizmi bo'lib anterograd oqim (transport) hisoblanadi.

Anterograd (to'g'ridan-to'g'ri) oqim uchta har-xil tezlikda amalga oshadi. Sekin oqim (sutkasiga bir necha millimetrl tezlikda) oqsillar va aktin filamentlarini tashiydi. O'rtacha tezlikdagi oqim mitoxondriyalarni, tez oqim (uning tezligi 100-marta ortiq) impulsni o'tkazish chog'ida akson terminali uchun zarur bo'lgan moddalarni tutuvchi pufakchalarni o'tkazadi.

Anterograd oqim bilan bir qatorda retrograd oqim (transport) mavjud bo'lib, u qarama-qarshi yo'nalishda (perikarionga) modda almashinuvining oxirgi mahsulotlari, ba'zi materiallarni, shu jumladan endotsitoz yordamida tutib qolingan moddalarni (virus va toksinlarni ham) tashib o'tkazadi. Ushbu jarayondan neyron proeksiyasini o'rganishda foydalaniladi. Buning uchun perioksidaza yoki boshqa markerni akson terminali joylashgan sohaga in'eksiya qilinadi va ma'lum muddat o'tgach uning tarqalishini kuzatiladi. Akson transporti bilan bog'liq bo'lgan motor (harakat) oqsillari, jumladan, mikronaychalarda joylashgan va ATF-aza aktivligiga ega bo'lgan dinein hamda mikronaychalar faollashtiradigan (aktivlashtiradigan) ATF-aza – kinezin pufakchalarga birikadi va aksondagi anterograd transportni ta'minlaydi.

Akson transporti neyronlar bir-butunligining ifodasidir. Akson transporti tufayli hujayra tanasi bilan o'simtalari o'rtasida doimiy aloqa ta'minlanadi. Uning yordamida neyron tanasi chet qismlaridagi metabolik ehtiyojlar va sharoitlar to'g'risida ma'lumot oladi. Nervlarni o'sish faktori kabi ekstratsellyulyar moddalarni yutish va so'ngra ularni retrograd transporti orqali hujayra tanasi atrof-muhitni baholashi mumkin. Ammo retrograd transportni salbiy xususiyatlarga ham ega. U orqali quturish virusi kabi neyrotrop viruslar markaziy nerv sistemasiga olib kelinadi.

Neyrotubulalar nuqsonlari odamda ba'zi nevrologik buzilishlarga sababi bo'lishi mumkin.

### Membrana potentsiallari

Nerv hujayralari membranasida ionlarni sitoplazmaga va undan tashqariga tashuvchi nasos va kanallar sifatida faoliyat ko'rsatuvchi molekulalar joylashgan. Tinch turganda neyron plazmolemmasidagi «natriy-kaliy nasosi» ba'zi ionlarni aktiv transport vositasida ularning konsentratsiyasiga qarshi yo'nalishda o'tkazish xususiyatiga ega. Jumladan, ATFni parchalanishidan hosil bo'lgan energiya hisobiga ushbu nasos  $\text{Na}^+$  ionlarini sitoplazmadan tashqariga,  $\text{K}^+$  ni esa aksincha, tashqaridan sitoplazmaga o'tkazadi. Natijada, sitoplazmadagi natriy ionlari miqdori hujayradan tashqaridagi suyuqlikdagi natriy konsentratsiyasining undan bir ulushiga to'g'ri kelsa, kaliy ionlari miqdori esa tashqaridagidan bir ko'p barabar ortiq bo'lib qoladi. Lekin neyronlarning plazmatik membranasida  $\text{K}^+$  ga nisbatan o'tkazuvchan bo'lganligi sababli, kaliy ionlari tezda tashqariga qaytib chiqadi. Bu esa membrananing tashqi tomonida musbat ionlar konsentratsiyasini oshishiga olib keladi. Plazmolemma ichki yuzasining manfiy zaryadlanishiga sitoplazmada manfiy zaryadlangan organik birikmalarning ko'p bo'lishi ham sabab bo'ladi. O'lchamlari yirik bo'lganligi tufayli ular membrana orqali tashqariga chiqa olmaydilar. Hujayralararo suyuqlikda esa bunday yirik molekulalar kam. Buning natijasida neyron membranasining ichki yuzasi manfiy va tashqi yuzasi musbat zaryadlaib qoladi va ular zaryadlarining o'rtasida potentsiallar farqi yuzaga keladi. Ushbu potentsiallar farqi tinchlik potentsiali, deb ataladi va u – 70 mVga teng bo'ladi. Nerv impulsi biror ta'sir natijasida va shu ta'sirga javoban vujudga keladi. Ta'sirlar mexanik, elektrik, kimyoviy, fizik yoki harorat tabiatli bo'lishi mumkin. Ta'sir ko'rsatilgan joyning nevrilemmasi yoki aksolemmani (ta'sir nerv tolasiga ko'rsatilgan bo'lsa) dagi ion kanallari ochilib, membrana natriy ionlari uchun o'tkazuvchan bo'lib qoladi. Membrana tashqarisida 8–10-marta ko'p bo'lgan  $\text{Na}^+$  ionlari tezda hujayraning ichkarisiga kira boshlaydi. Natriy ionlarining

birdaniga ichkariga kirishi hisobiga membrananing ichki yuzasida musbat ionlarining ko'payishi va tashqarida esa kamayishiga, natijada, tinchlik potentsialini yo'qolishiga, ya'ni  $-70$  mVdan  $+30$  mVgacha o'zgarishiga olib keladi va depolyarizatsiya ro'y beradi, harakat potentsiali yoki nerv impulsi vujudga keladi. Natriy ionlarining ichkariga kirishi ba'zan shuncha ko'p bo'ladiki, plazmolemma yoki aksolenmaning ichki yuzasi tashqarisiga nisbatan bir oz muddatga musbat zaryadlanib ham qoladi. Lekin natriy ionlari ichkariga kontsentratsiya gradienti bo'yicha kirganligi tufayli, plazmatik membrananing ichki va tashqi yuzalarida ularning miqdori tenglashadi, natriy kanallari yopilib, natriy ionlarining membrana ichiga kirishi tezda to'xtaydi. Natriy ionlarining ichkariga kirishi to'xtashi bilanoq yangi jarayon, ya'ni kaliy kanallarining ochilishi va membrananing kaliy ionlariga nisbatan o'tkazuvchanligini keskin oshishi boshlanadi. Bir necha millisekund ichida kaliy ionlari hujayra ichidan chiqadi, natijada sitoplazmada musbat ionlarining miqdori kamayadi, membrananing tashqarisida esa, aksincha ko'payadi. Bu esa yana tinchlik potentsialini  $-70$  mVga tiklanishiga, harakat potentsiali tugashiga olib keladi. Membrananing qayta qutblanishi repolyarizatsiya ro'y beradi. Qayd qilingan jarayonlar qisqa (5 millisekunga yaqin) muddatda, shu bilan birga membrananing juda ham kichik yuzasida sodir bo'ladi. Eng muhimi shundan iboratki, neyron membranasiining biror joyida ro'y bergan depolyarizatsiya to'lqinsimon yo'nalib, albatta akson oxirigacha etib boradi. Chunki hosil bo'lgan harakat potentsiali membrana bo'ylab tarqaladi, ya'ni elektrik o'zgarishlar qo'shni natriy kanallarini, keyinchalik kaliy kanallarini ochadi, bir joyda sodir bo'lgan depolyarizatsiya navbatma-navbat plazmatik membrananing qo'shni qismlariga o'tadi. Lekin membrananing repolyarizatsiya bo'lgan qismi ma'lum muddatga ta'sirlarni sezmaydigan bo'lib qoladi. Shu sababli depolyarizatsiya to'lqini orqaga qaytmaydi va faqat bir tomonga, ya'ni dendritdan neyron tanasiga, undan esa sekin-asta akson oxiriga qarab yo'naladi. Harakat potentsiali nerv oxiriga etgach, u to'plangan neyromediatorni ajralishiga olib keladi, bu, o'z navbatida, boshqa neyronni yoki



boshqa mushak yoki bez hujayrasini qo'zg'atadi. Demak, nerv impulsini o'tkazilishi neyron plazmatik membranasi bo'ylab navbatma-navbat ketadigan kimyoviy depolyarizatsiya va repolyarizatsiya to'liqidan iborat.

### **Neyrosekretor hujayralar**

Biologik faol moddalar, jumladan mediatorlar (atsetilxolin, noradrenalin, serotonin va boshqalar)ni sintezlash va sekretiya qilish qobiliyati barcha neyronlar xosdir. Lekin bosh miyaning ayrim joylarida, jumladan gipotalamus sohasida faqat sekretiya qilishga ixtisoslashgan sekretor neyronlar (neuronum secretorium), ya'ni neyrosekretor hujayralar mavjud. Neyrosekretor hujayralar qator maxsus morfologik belgilari bilan oddiy neyronlardan farq qiladi: ular yirik neyronlar bo'lib, sitoplazmasida donador endoplazmatik to'r va Golji kompleksi juda yaxshi rivojlangan; xromatofil substantsiya perikarionning hamma sohalarida va, hatto, akson tepaligida ham joylashadi, shu sababli ularda aksonni dendritlardan ajratish mushkul; perikarionda va aksoplazmada oqsil, ba'zi xollarda lipid yoki polisaxaridlar tutuvchi turli kattalikdagi neyrosekret donachalari (substantia neurosecretoria) joylashgan; akson butun uzunligi bo'ylab bir xil yo'g'onlikka ega bo'lmay, ayrim joylarida kengaymalar hosil qiladi va bu yerlar sekret donachalar to'planadigan joy hisoblanadi; akson qon kapillyarlari yaqinida o'ziga xos kengayma (Xerring tanachasi) – akso-vazal sinaps hosil qilib tugaydi, bu erda neyrosekret donachalari to'planadi va qonga ajraladi. Aksariyat neyrosekretor hujayralarning yadrosi noto'g'ri shaklga ega, bu esa ularning yuqori funksional faolligidan dalolat beradi. Neyrosekretor hujayralar ishlagan mahsulotlar (vazopressin, oksitotsin, rilizing gormonlari va boshqalar) neyrogormonlar, deb ataladi va ular boshqaruvning nerv va gumoral tizimlari o'rtasidagi aloqalarni ta'minlaydi.

### **Neyrogliya**

Neyronlar qat'iy muayyan muhitda yashab faoliyat ko'rsatuvchi yuqori darajada ixtisoslashgan hujayralardir. Shunday

muhitni ularga neyrogliya yaratib beradi hamda tayanch, trofik, chegaralovchi, elektr izolyatsiya qiluvchi va himoya vazifalari kabi qator yordamchi vazifalarni bajaradi. Bundan tashqari, ba'zi glial hujayralar sekretor vazifani ham bajarib, orqa miya kanali va bosh miya qorinchalarini to'ldirib turgan orqa miya suyuqligini (likvor) hosil qiladi. Shu bilan birga, neyrogliya hujayralari, jumladan Shvann hujayralari, periferik nervlar va nerv oxirlarining tuzilishida ishtirok etib, nerv impulslarini hosil bo'lishida va o'tkazishda, nerv tolalarining degeneratsiyasi va regeneratsiyasida ham qatnashadi. Neyrogliya termini birinchi marta nemis patologiyasi Rudolf Virxov tomonidan kiritilgan bo'lib, u yunoncha glia – elim ma'nosini anglatadi. Neyrogliya turli kattalik va shakldagi hujayralardan tashkil topgan, ular ham ko'p sonli o'simtalar tutadi, lekin neyronlardan farqli o'laroq ularning barcha o'simtalari bir xil: akson va dendrit farqlanmaydi. Neyrogliya markaziy va periferik nerv sistemasining gliyalariga bo'linadi. Markaziy nerv sistemasining neyroglia tarkibida: a) makroglia va b) mikroglia; periferik nerv sistemasi neyroglia-sida (ularni ko'pincha oligodendrotsitlarning bir turi, deb hisoblanadi) esa: a) mantiya gliotsitlari (yo'ldosh hujayralar, satelit hujayralar, tugunlar gliotsitlari) va b) neyrolemmotsitlar (Shvann hujayralari) tafovut qilinadi.

### **Makroglia**

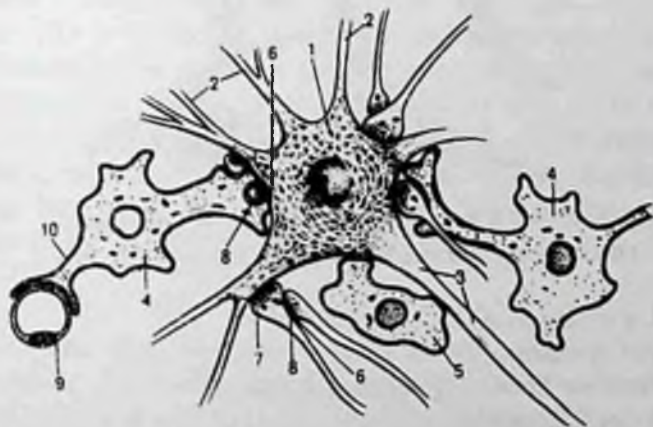
Makroglia nerv nayining glioblastlari (spongioblastlar) dan taraqqiy etadi. Makroglia ependimoglia, astrotsitarglia va oligodendrogliyalarga kiradi.

Ependimoglia yoki ependimotsitlar (ependymocyt) bosh miya qorinchalarini va orqa miya kanalini qoplab turadi hamda epiteliyaga o'xshash yaxlit qatlamni hosil qiladi. Ependima ko'pchilik joyda bir qavatli bo'lib, prizmatik (silindrsimon) shakldagi hujayralardan tashkil topgan (rasm 8.6). Boshqa joylarda esa (bosh miyaning III i IV qorinchalari hamda ularni bog'lab turuvchi vodoprovodka) u ko'p qavatli bo'lishi mumkin. Ependima ostida miyaning oq moddasi joylashgan. Qo'shni ependima hujayralari orasida tirqishsimon birikishlar va birikish belbog'chalari mavjud bo'lib, zich birikishlar

yo'q, shu sababli orqa miya suyuqligi hujayralar orasidan nerv to'qimasiga o'tishi mumkin. Ko'pchilik ependimotsitlarning apikal yuzasida harakatlanuvchi kiprikchalar bo'lib, serebrospinal suyuqlikni oqimini hosil qiladi. Ko'pchilik ependimotsitlarning bazal qismi tekis, lekin ayrim hujayralar bazal qismidan nerv to'qimasiga chuqur kirib boruvchi bitta uzun o'simta tutadi, kiprikchalar deyarli bo'lmaydi. Bunday hujayralar tanitsitlar, deb nomlanadi. Ular ayniqsa III qorinchaning tubida ko'p bo'ladi. Ushbu hujayralar serebrospinal suyuqlikning tarkibi to'g'risidagi ma'lumotlarni gipofizning darvoza venasi tizimining birlamchi kapillyarlar to'riga etkazib turadi, deb hisoblanadi. Bosh miya qorinchalari tomirlar to'ringining ependimasi orqa miya suyuqligini hosil qiladi. Ependimotsitlarning sitoplazmasi ko'p sonli mitoxondriyalar, yadro ustida joylashgan Golji kompleksi va kuchsiz rivojlangan donador endoplazmatik to'r tutadi.

Astrotsitar gliya yoki astrotsitlar (astrocyti, yunoncha astron – yulduz, sytos – hujayra) organellalari kam bo'lgan, o'simtali hujayralardir. Ular asosan tayanch va chegaralovchi vazifalarni bajaradi. O'simtalarning tuzilishiga ko'ra markaziy nerv sistemasining kulrang moddasida joylashgan protoplazmatik astrotsitlar (astrocyti protoplasmatici) va oq moddasida joylashgan tolali astrotsitlar (astrocyti fibrosi) tafovut qilinadi. Protoplazmatik astrotsitlar ko'p sonli kuchli tarmoqlangan kalta va yo'g'on o'simtalar hamda oqish dumaloq yadro tutadi. Tolali astrotsitlar kuchsiz tarmoqlangan 20–40 ta uzun va ingichka o'simtalarga ega, ularda diametri 10 nm bo'lgan oraliq filamentlardan tuzilgan ko'p sonli fibrillalar mavjud. Filamentlarda glial fibrillyar nordon oqsil aniqlanadi. Astrotsitlarning o'simtalari kapillyarlar bazal membranalari, neyronlar tanasi va dendritlari tomon yo'naladi, sinapslarni o'rab, ularni bir-biridan ajratib turadi (rasm 8.5). Bundan tashqari miyaning yumshoq pardasi tomon yo'nalib, subaraxnoidal bo'shliq bilan chegaradosh bo'lgan, miya moddasini yumshoq miya pardasidan ajratib turuvchi pioglial parda (bazal membrana) ni hosil qiladi. Qon kapillyarlari yaqinida ularning o'simtalari oxirgi kengaymalar – astrotsitar oyoqchalar hosil qilib tugaydi hamda kapillyarlar yuzasini hamma tomondan to'liq qoplab, kapillyar

boʻshligʻi bilan miyaning nerv toʻqimasi oʻrtasidagi oʻziga xos toʻsiq – “gematoentsefaliq baryer”ni hosil qilishda qatnashadi. Astrotsitlar neyronlarga muayyan moddalarni transport qilish sistemasini tutadi, moddalarni toʻplaydi va kapillyarlardan neyronlarga uzatadi, qon bilan neyronlar oʻrtasida modda almashinuvini taʼminlaydi. Bundan tashqari astrotsitlar neyronlarning retseptor yuzasini izolyatsiya qilishda, toʻqima suyuqligining kimyoviy tarkibini doimiyligini boshqarishda, proliferatsiya va oʻlgan neyronlar oʻmini toʻldirish jarayonlarida qatnashadi. Miyaning rivojlanishi davrida va nerv toʻqimasining regeneratsiyasida astrotsitlar aksonlar oʻsishini taʼminlovchi bir qator moddalar: nervlarning oʻsish faktori (NGF), neyronlar oʻsimtalarining uzayishini tezlashtiruvchi laminin va fibronektin kabi moddalarni ajratadi.



**Rasm 8.5. Astrotsit va neyronlar munosabati (sxema).**

1. Neyron tanasi 2. Dendritlar
3. Akson 4. Astrotsit
5. Oligodendrotsit 6. Aksoaksanal sinaps.
7. Aksodendritik sinaps 8. Aksosomatik sinaps
9. Kapillyar 10. Astrotsit perivaskulyar oyoqchasi

Oligodendrotsitlar (oligodendrocyti) uncha katta boʻlmagan, kam (oligos – kam) sonli va kalta oʻsimtalar tutuvchi hujayralar boʻlib, ularning yadrosi astrotsitlarga qaraganda ancha kichik va



intensiv bo'yaladi. Oligodendrotsitlar kulrang moddada ham, oq moddada ham uchraydi (rasm8.6).



**Rasm 8.6. Gliotsitlarning asosiy turlari va ularning nerv tizimidagi to'plamlari (sxema).**

- I. Kulrang modda
- II. Oq modda
- III. Nerv tizimining periferik bo'limi.
- 1-ependimotsitlar,
- 2-qisqa o'simtali astrotsitlar,
- 3-qon tomir,
- 4-neyronlarning tanasi,
- 5-mikroglia
- 6-nerv tolalarining lemmotsitlari
- 7-MNT oq moddasining tolasimon astrotsitlari
- 8-periferik nerv tizimi nerv tolalarining lemmotsitlari
- 9-nerv tugunlarining satellitlari.

Kulrang moddada ular neyronlar tanalari yaqinida joylashadi. Oq moddada ularning o'simtalari mielinli nerv tolalarining mielin pardasini hosil qiladi, shu bilan birga, periferik nerv sistemasining neyrolemmotsitlaridan farqli o'laroq, bitta oligodendroliotsit bir nechta aksonni mielin pardasini hosil qilishda qatnashishi mumkin. Bitta o'simta bitta internodal segmentni mielin pardasini shakllantiradi. Oligodendroglitsitlar sitoplazmasi elektron zich bo'lib, ko'p sonli mitoxondriyalar, rivojlangan Golji kompleksi, donador endoplazmatik to'r sisternalari, juda ko'p mikronaychalar tutadi. Ilgarilari faqat bir xil oligodendroglitsitlar bor, deb hisoblanilar edi. Hozirda ularning uch turi aniqlangan: yirik oqish hujayralar, mayda qoramtir hamda oraliq kattaliq va zichlikdagi hujayralar. Ushbu hujayralar turlari muayyan umumiy gistologik tuzilishga, masalan, ko'p sonli ribosoma va mikronaychalar, hujayra tanasidan chiquvchi ingichka tarmoqlanmagan o'simtalarga ega. Oqish hujayralar yoshlik davrida ko'proq bo'ladi, katta yoshlilarda esa faqat qoramtir hujayralar uchraydi. Oqish hujayralar yosh hujayralar hisoblanib, nisbatan yirik bo'ladi. Keyinchalik ularning hajmlari kichiklashadi va oraliq hujayralarga, so'ngra qoramtir hujayralarga aylanadi (rasm 8.6).

### **Mikroglia**

Mikroglia qonning o'zak hujayrasidan taraqqiy etuvchi, mononuklear fagotsitlar tizimiga mansub bo'lgan fagotsitoz qiluvchi hujayra hisoblanadi. Boshqacha qilib aytganda, ular nerv to'qimasining monotsitlardan hosil bo'lgan makrofaglaridir. Ularning vazifasi – infeksiya va jarohatlanishdan himoya qilish, nerv to'qimasini parchalanish mahsulotlaridan tozalashdir. Mikroglia noto'g'ri cho'zinchoq shakldagi, uncha katta bo'lmagan hujayralardir. Ularning kalta o'simtalari o'z yuzalarida ikkilamchi va uchlamchi tarmoqlarga ega bo'lib, hujayraga "tikanakli" ko'rinish beradi. Dumaloq yadro tutuvchi gliyaning boshqa turlari hujayralaridan farqli ravishda, mikroglianing yadrosi cho'zinchoq bo'lib, zich xromatin tutadi. Mikroglianing



uchta turi: amyobasimon, tinch yoki shoxlangan va reaktiv mikroglitsitlar farqlanadi.

Amyobasimon mikroglia ilk postnatal davrga qadar rivojlanayotgan miyada uchraydi. Mikroglitsitlar amyobasimon harakat qilish va fagotsitoz qilish qobiliyatiga ega bo'lib, masalan, emirilayotgan hujayralarni fagotsitoz qiladi. Vaqt o'tishi bilan ular mikroglianing keyingi turiga aylanadi. Tinch yoki shoxlangan mikroglia to'liq shakllangan miyada uchraydi. Hujayralar shoxlangan o'simtalar tutadi, fagotsitar faolligi past. Reaktiv mikroglia miyaning shikastlanganidan so'ng tinch mikrogliyadan hosil bo'ladi va yuqori fagotsitar aktivlikka ega bo'ladi. Yuqorida qayd qilingan tuzilish to'liq shakllangan markaziy nerv sistemasining shoxlangan (tinch) mikroglitsitlari uchun xosdir. Uning funksional faolligi juda past. Shoxlangan mikroglia markaziy nerv sistemasining kulrang moddasida ham, oq moddasida ham uchraydi. Sut emizuvchilarning rivojlanayotgan miyasida mikroglianing vaqtinchalik shakli – amyobasimon mikroglia uchraydi. Amyobasimon mikroglia hujayralari psevdopodiyalar (yolg'on oyoqchalar) va plazmolemmaning burmalarini hosil qiladi, sitoplazmasida ko'p sonli fagolizosomalar va plastinkasimon tanachalar bo'ladi. Amyobasimon hujayralar lizosomal fermentlarning faolligini yuqoriligi bilan ajralib turadi. Faol fagotsitoz qiluvchi amyobasimon mikroglia ilk postnatal davrda juda ham kerak bo'ladi, chunki bu davrda gemato-entsefalik baryer to'liq shakllanmagan bo'lib, turli moddalar qondan markaziy nerv sistemasiga oson tushadi. Bundan tashqari, ular nerv sistemasining takomillanishi jarayonida nerv to'qimasini ortiqcha neyronlar va ularni o'simtlarining rejalashtirilgan o'limi (apoptoz) natijasida hosil bo'lgan hujayra parchalaridan tozalaydi, deb hisoblaydilar. Ko'p sonli (keng tarqalgan) sklerozda mielin parda noma'lum sabablarga ko'ra buziladi va og'ir nevrologik asoratlarga olib keladi. Ushbu kasallikda mikroglia bilvosita-retseptor fagotsitoz va lizosomal faollik yordamida mielinni parchalanish mahsulotlarini fagotsitoz qiladi va emiradi. Bundan tashqari, OITS dagi dementsiya kompleksi markaziy nerv sistemasining I tip odam immuntanqisligi virusi (VICH-I) chaqirgan infeksiyasi bilan

bog'liq. Ko'p sonli tajribalar (VICH-I) virusi mikroglia hujayralarini zararlashini ko'rsatdi. Interleykin – I va o'smalar nekrozi faktori (FNOR) kabi qator sitokinlar mikroglia VICH replikatsiyasini kuchaytiradi va ularni faollashtiradi. Amyobasimon mikroglia hujayralari etilib, shoxlangan mikroglia aylanadi, deb hisoblaydilar.

Reaktiv mikroglia miyaning xohlagan yuzasida shikastlangandan so'ng paydo bo'ladi. U tinch mikroglia kabi shoxlangan o'simalarga ega emas, amyobasimon mikroglia kabi psevdopodiylar va filopodiylar tutmaydi. Reaktiv mikroglia hujayralari sitoplazmasida zich tanachalar, lipid kiritnalari va lizosomalar bo'ladi. Ularda makrofaglarning koloniyastimullovchi faktori (M-CSF), granulotsitlar va makrofaglarning koloniyastimullovchi faktori (GM-CSF) va mikroglia hujayralari uchun mitogenlar – IL-3 paydo bo'ladi. Reaktiv mikroglia markaziy nerv sistemasining jarohatlarida tinch mikroglia uning faollashuvi natijasida shakllanishi to'g'risida ma'lumotlar mavjud. Mikroglia sitlar faollashganda yadro va sitoplazma kattalashadi, bosh gistomoslik kompleksining (BGK) II sinfi molekulari ekspressiyasi kuzatiladi va hujayralarda fagotsitar aktivlik paydo bo'ladi. Bunday o'zgarishlar Alshaymer kasalligi, keng tarqalgan skleroz, immun entsefalit va boshqa kasalliklarda kuzatiladi.

Periferik nerv sistemasining gliyasi (periferik neyroglia) markaziy nerv sistemasining makrogliaidan farqli o'laroq nerv qirralaridan taraqqiy etadi. Periferik neyroglia neyrolemmot-sitlar (Shvann hujayralari) va nerv tugunlari gliotsitlari (mantiya gliotsitlari, yo'ldosh yoki satellit hujayralar) kiradi.

Neyrolemmot-sitlar (neurolemmocyti) periferik nerv sistemasining nerv tolalarida nerv hujayralari o'simalarining glial pardasini hosil qiladi. Tugunlar gliotsitlari (gliocyti ganglii) yoki satellit hujayralar esa nerv tugunlarida neyronlar tanasini hamma tomondan o'rab, neyronlarni atrof to'qimadan izolyatsiya qiladi va ularning modda almashinuvida qatnashadi.

Nerv to'qimasining deyarli barcha hujayralaridan o'smalar paydo bo'lishi mumkin. Neyroglia hujayralaridan gliomalar, etilmagan nerv hujayralaridan medulloblastomalar, Shvann hujayralaridan esa

Shvannomalar rivojlanishi mumkin. Katta yoshli odamda neyronlar bo'linmaydi, shu sababli ular o'smalar hosil qilmaydi.

### **Nerv tolalari**

Nerv hujayralarining glial parda (lemmotsitlar yoki Shvann hujayralari) bilan o'ralgan akson va dendritlari nerv tolalari (neurofibra), deb nomlanadi. Glial parda ichidagi neyron o'simtasi (akson yoki dendrit) o'q silindr yoki akson, deb ataladi, chunki ko'pincha nerv tolalari (sezuvchi nervlardan tashqari) tarkibida aynan akson bo'ladi. Markaziy nerv sistemasida neyronlar o'simtlarining glial pardasini oligodendrotsitlar, periferik nerv sistemasida esa neyrolemmotsitlar hosil qiladi. Lemmotsitlar o'q silindr atrofida mielin hosil qilishi yoki qilmasligiga qarab, mielinsiz (mag'izsiz) va mielinli (mag'izli) nerv tolalari tafovut qilinadi.

### **Mielinsiz nerv tolalari**

Mielinsiz (neurofibra amyelinata) yoki mag'izsiz nerv tolalari asosan vegetativ nerv sistemasida uchraydi, ular ko'pincha ushbu sistemaning effektor neyronlari aksonlarini tutadi. Bunday tolalar markaziy nerv sistemasida juda kam uchraydi. Elektron mikroskop yordamida mielinsiz nerv tolasini tekshirganda o'q silindrning neyrolemmotsit sitoplazmasiga botib kirib, uning devorida chuqurcha hosil qilganligi ko'rinadi. Chuqurcha devorini tashkil qilgan ikki tomondagi lemmotsitning membranalari egiladi, o'q silindrni zich o'rab o'zaro qo'shiladi va ikki qavat membranadan iborat bo'lgan tuzilma – mezaksonni hosil qiladi, unda o'q silindr huddi osilib turgandek bo'ladi (rasm 8.7). Ichki a'zodagi ba'zi nerv tolalarida, odatda bitta lemmotsit sitoplazmasiga bir vaqtning o'zida bir emas, turli neyronlarga tegishli bo'lgan bir nechta (3–5 tadan 10–20 tagacha) o'q silindr botib kirishi mumkin. Ular bir toladan chiqib, ikkinchi qo'shni tolaga o'tishi mumkin. Bir necha o'q silindr tutuvchi mielinsiz nerv tolalari “kabel tipidagi” nerv tolalari, deb ataladi. Mielinsiz nerv tolasidagi o'q silindr atrofida Shvann hujayrasi sitoplazmasining yupqa qatlami va bir-biridan muayyan masofada oval shaklidagi yadrolari joylashadi. Mielinsiz nerv tolasining pardasida neyrolemmotsitlar bir-biri bilan qulfsimon birikish hosil qilib,



zich yopishib yotadi va tolaning yaxlit pardasini hosil qiladi. Neyrolemmotsitlar pardalari juda yupqa bo'ladi, shu sababli yorug'lik mikroskopida mezakson ham, hujayralar chegarasi ham ko'rinmaydi, bunday sharoitda mag'izsiz nerv tolasining pardasi sitoplazmaning o'q silindmi o'rgan tasmasi sifatida ko'rinadi.



**Rasm 8.7.** Mielinsiz nerv tolasining (kabel tipidagi) ko'ndalang kesimi (sxema).



**Rasm 8.8.** Mielinsiz nerv tolalarining bo'ylama kesimi.  
1 – o'qli silindrlar, 2 – lemmotsit yadrosi

## Mielinli nerv tolalari

Mielinli (neurofibra myelinata) yoki mag'izli nerv tolalari ham markaziy, ham periferik nerv sistemasida uchraydi (rasm 8.8). Ular mielinsiz nerv tolalariga qaraganda ancha yo'g'on bo'lib, diametri 20 mkmgacha etadi. Mielinli nerv tolasi ham o'q silindrdan va uni o'rab turgan neyrolemmotsitdan tuzilgan, lekin uning o'q silindri yo'g'onroq, pardasi esa murakkabroq tuzilgan. Shakllangan mielinli nerv tolasining pardasida odatda ikkita: ichki, qalinroq mielin qavat (stratum myelini) va tashqi, neyrolemmotsitning sitoplazmasi, yadrosi va neyrolemma (neurolemma) dan tashkil topgan yupqa qavatlar farqlanadi.

Mielinli nerv tolasining hosil bo'lishida dastlab o'q silindr lemmotsit (Shvann hujayrasi) ga botib kirib chuqurcha hosil qiladi. Chuqurchaning ikki chetidagi lemmotsit membranasi bir-biri bilan birikib, mielinsiz nerv tolasidagidek mezaksonni hosil qiladi. So'ngra mezakson uzunlashadi va o'q silindr atrofida kontsentrik ravishda bir necha marta zich o'ralib, qatma-qat zich zona – mielin pardasini hosil qiladi. O'ralish davrida Shvann hujayrasining sitoplazmasi va yadrosi tashqariga siqib chiqariladi. Elektron mikrofotografiyalarda mielinli tolada bosh zich va intraperiodal chiziqlar ko'rinadi. Birinchisi neyrolemmotsit plazmolemmasining sitoplazmatik yuzalarini qo'shilishidan hosil bo'lsa, ikkinchisi esa neyrolemmotsit plazmolemmasining qo'shni ekstratsellyulyar qavatlarini birikishidan hosil bo'ladi. Shuni ta'kidlab o'tish lozimki, mielin pardasining shakllanishi Shvann hujayrasining o'sishi va o'q silindrning uzayishi bilan bir vaqtda ro'y beradi. Shuning uchun mezaksonning har bir o'rami oldingi o'ramidan kengroq bo'ladi va, shu sababli, barcha o'ramlarning cheti albatta o'q silindrga tegib turadi. Bundan ko'rinib turibdiki, mielin parda ba'zi mualliflar ta'kidlaganidek, Shvann hujayrasi ishlab chiqargan qandaydir mahsulot emas, balki ushbu hujayraning o'q silindr atrofida bir-biriga zich yopishib yotgan bir necha qavat plazmolemmasidan iborat. Plazmolemma lipid va oqsillardan iborat bo'lganligi uchun mielin parda osmiy tuzlari bilan qora yoki to'q jigar rangga bo'yaladi, shu bois "mag'izli nerv tolasi" degan ibora mielinli nerv tolasiga nisbatan ishlatiladi.

Elektron mikroskopda ko'rilganda mielin parda mezaksonning o'q silindr atrofida konsentrik ravishda takrorlanishidan iborat ekanligi ma'lum bo'ldi. Agar mielinli nerv tolasini ko'ndalang kesmasida emas, bo'y lama kesimini o'rganilsa, unda mielin parda tolaning butun uzunligi bo'yicha yaxlit bo'lmay, muntazam muayyan masofada uzilib-uzilib qolganligi ko'rinadi. Tolaning bunday mielinsiz joylarini Ranve bo'g'inlari yoki tugunlari, deb ataladi. Bo'g'in sohasida mielin pardasining bo'lmasligigini sababi, tolaning shu qismida bir lemmotsit tugaydi va ikkinchisi boshlanadi, ya'ni Ranve bo'g'ini ikkita qo'shni lemmotsitlar chegarasi hisoblanadi va bu yerda o'q silindrni lemmotsit membranasining yupqa bir qavati o'rab turadi. Bo'g'in sohasida aksolemma yuqori elektron zichlikka ega. Bu sohada ko'p sonli mitoxondriyalarning mavjudligi aksolemmaning yuqori metabolitik aktivligidan dalolat beradi. Ranve bo'g'inlari aksolemmasi impuls faolligini ta'minlab turish uchun zarur bo'lgan ko'plab  $\text{Na}^+$  kanallarini tutadi. Bunday kanallar aksonning mielin bilan qoplangan segmentlarida deyarli bo'lmaydi.  $\text{Na}^+$  kanallarining aynan Ranve bo'g'inlari sohasida joylashganligi impuls larni mielinli nerv tolasida sakrab (saltator) o'tishini ta'minlaydi. Nerv tolalari aynan Ranve bo'g'ini sohasida tarmoqlanishi mumkin. Nerv tolasining ikkita yonma-yon Ranve bo'g'inlari o'rtasidagi qismi 0,3 mmdan 1,5 mmgacha bo'lib, tugunlararo segment deb ataladi. Segmentning uzunligi va mielin qavatining qalinligi o'q silindrning yo'g'onligiga bog'liq bo'ladi. Mielinli tolaning ayrim joylarida mielin parda hosil bo'lish jarayonida mezakson qavatlari bir-biriga zich o'ralmaydi va ularning orasida sitoplazmaning yupqa qatlami qoladi. Shu sababli bunday joylar yaxshi bo'yalmaydi va yorug'lik mikroskopida ko'ringan Shmidt-Lanterman kertiqlariga mos keladi. Demak, Shmidt-Lanterman kertiqlari maxsus gistologik tuzilma bo'lmay, balki mielin pardaning bo'sh o'ralgan va, shu sababli, yaxshi bo'yalmagan sohalaridan iboratdir. Lemmotsitni tashqaridan bazal membrana o'rab turadi. Demak, mielinli nerv tolasining asosiy xususiyati shundan iboratki, o'q silindr atrofida lemmotsit sitoplazmasidan tashqari ushbu hujayra plazmolemmasining juda



ko'p qavati bir-biriga zich yopishib yotadi. Shu bilan birga ushbu plazmolemmaning kimyoviy tarkibi ham o'ziga xos. Chunonchi, biomembranalar tarkibida lipidlar va oqsillar miqdorining nisbati 1 ga yaqin. Mielin pardalar bu qoidadan farq qiladi: ularning tarkibida lipidlar ancha ko'p (=80 %) bo'ladi. Shuning hisobiga mielin parda juda yaxshi effektiv elektr izolyator hisoblanadi. Markaziy nerv sistemasining mielinli tolalarining farqi ularda bitta oligodendroglitsit o'zining o'simtali yordamida bir vaqtning o'zida bir nechta qo'shni tolalarning mielin pardasini hosil qilishda qatnashadi(rasm 8.9).



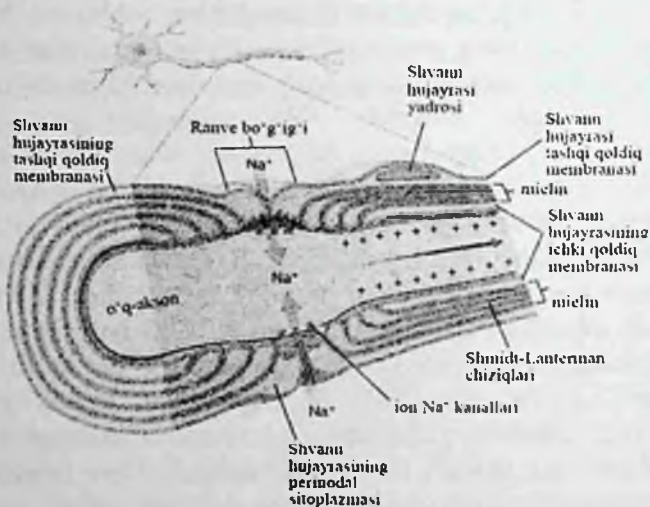
**Rasm 8.9. Markaziy nerv sistemasida oligodendroglitsit va mielinli parda hosil bo'lishi (sxema)**

- 1-oligodendroglitsit
- 2-nerv tolasi
- 3-oligodendroglitsit sitoplazmasi
- 4-akson
- 5-hujayralararo bo'g'in (Ranve bo'g'ini)

Binobarin, oligodendroglitsitning har bir o'simtasi boshqa o'simtalardan mustaqil ravishda nerv tolalaridan birining mielin pardasini hosil qiladi, natijada bir nechta nerv tolasi oligodendroglitsitning umumiy yadro tutuvchi qismi orqali bir-biri bilan bog'lanib qoladi. Demak, hujayraning yadro tutuvchi

qismi bitta nerv tolasi neyrolemmasi tarkibida emas, balki tolalar o'rtasida joylashadi. Markaziy nerv sistemasining mielinli nerv tolasida Shmidt-Lanterman kertiklari bo'lmaydi, tola tashqaridan bazal membrana bilan o'ralmagan. Markaziy nerv sistemasida mielin ishqoriy mielin oqsili va proteolipid oqsil tutadi. Odam markaziy nerv sistemasining demielinizatsiya qiluvchi (mielinni yo'qolishi bilan kechuvchi) ba'zi kasalliklari ushbu oqsillarining biri yoki ikkalasining etishmasligi yoki yo'qligi bilan bog'liq. Ranve bo'g'inlari nerv tolasi bo'ylab impulsni o'tkazishda muhim o'rin tutadi. Masala shundaki,  $\text{Na}^+$ -kanallari o'q silindr aksolemmasining faqat Ranve bo'g'inlari sohasidagina mavjud, aksonning mielin bilan qoplangan segmentlarida bo'lmaydi.  $\text{Na}^+$ -kanallarining bunday joylashganligi toladan impuls o'tkazish mexanizmini tubdan o'zgartirib yuboradi. Ranve bo'g'inlari o'rtasida impuls  $\text{Na}^+$ -kanallarining nisbatan sekin ochilishi-yopilishi (kimyoviy depolyarizatsiya) orqali emas, balki bo'g'in sohasida vujudga kelgan elektr maydoni o'zgarishining tarqalishi orqali o'tkaziladi. Elektr maydonining o'zgarishlari mielin pardasi ostidagi o'q silindrda, xuddi yaxshi izolyatsiya qilingan o'tkazgichdagi kabi tez, deyarli bir zumda tarqaladi. Nerv impulsining bunday uzatilishi sakrab (saltator) o'tkazish, deb ataladi. U birin-ketin ro'y beradigan ikkita jarayonni o'z ichiga oladi: navbatdagi Ranve bo'g'inida qo'zg'alishni nisbatan sekin (kimyoviy depolyarizatsiya to'liqini shaklida) o'tkazish va tolaning mielin bilan o'ralgan bo'g'inlararo segmentida signalni (elektr zaryadini) keyingi bo'g'ingacha tez o'tkazish. Mielinsiz nerv tolasida membrananing kimyoviy depolyarizatsiyasi to'liqini aksolemma-ni butun uzunligi bo'ylab, uzilmasdan asta-sekin tarqaladi, mielinli tolada esa kimyoviy depolyarizatsiya faqatgina Ranve bo'g'ini sohasidagina ro'y beradi (rasm 8.10). Depolyarizatsiyaga uchragan Ranve bo'g'ini plazmolemmasining potentsialini o'zgarishi mielin pardada elektr zaryadini hosil qiladi va u mielin parda orqali keyingi bo'g'inga borib, uni kimyoviy depolyarizat-siyaga uchratadi, ya'ni go'yoki impuls bo'g'indan bo'g'inga sakragandek bo'ladi (saltator o'tkazish). Demak, aksolemma bo'ylab depolyarizatsiya to'liqini tarqalishida bo'g'indan bo'-

g'inga elektr zaryadi o'tadi. Elektr zaryadining tezligi kiyoviy zaryadning tezligidan yuqori bo'lganligi sababli, mielinli nerv tolasi mielinsiz tolaga nisbatan impulsni ancha tez o'tkazadi. Kam mielin tutgan ingichka tolalar va mielinsiz tolalar nerv impulsini 1–2 m/s tezlik bilan o'tkazsa, yo'g'on mielinli nerv tolalarida impulsning o'tish tezligi 5–120 m/s ga etadi.



**Rasm 8.10.** Mielinli nerv tolasi tuzilishi va unda kechadigan jarayonlar. Shvann hujayrasidan mielin pardasi hosil bo'lishi.

### Nerv tolasiining degeneratsiyasi va regeneratsiyasi

Nerv tolalari butun tana bo'ylab keng tarqalganligi tufayli ular ko'pincha shikastlanadi. Regeneratsiya shikastlangan joyga bog'liq bo'ladi. Markaziy nerv sistemasida ham, periferik nerv sistemasida ham o'lgan neyronlar qayta tiklanmaydi. Markaziy nerv sistemasida odatda nerv tolalarining to'liq regeneratsiyasi kuzatilmaydi. Ammo, periferik nerv sistemasi tarkibidagi mielinli nerv tolalari quyidagi sharoitlar mavjud bo'lgan taqdirda yaxshi tiklanishi mumkin: a) tegishli neyron tanasi shikastlanmagan bo'lsa; b) shikastlangan nerv tolasiining qismlari o'rtasidagi masofa katta bo'lmasa; v) ushbu qismlar o'rtasiga biriktiruvchi to'qima o'sib kirmagan bo'lsa. Oxirgi ikkita sharoit nima uchun



jarrohlilar doimo shikastlangan nervning uchlarini bir-biriga tikib qo'yishga harakat qilishlarini izohlab beradi.

Nerv tolalari shikastlanganda shikastlanish darajasiga mos ravishda ularda muayyan o'zgarishlar sodir bo'ladi. Agar nerv qisqa muddatga ezilib qolsa, qon tomirlarining siqilib qolishi natijasida nerv tolalari faoliyati buzilishi mumkin. Bunda ayniqsa sezuvchi nerv tolalari tezroq shikastlanadi. Ta'sir bartaraf etilganidan so'ng, shikastlanish darajasiga qarab sezish yoki harakat faoliyati bir necha minut, bir necha soat, kun yoki haftadan so'ng qayta tiklanishi mumkin.

Nerv tolasi kesilganda neyron tanasida, tolaning neyron tanasi bilan kesilgan joy oralig'idagi (proksimal segment) qismida va shikastlangan joydan keyin joylashgan, neyron tanasi bilan bog'lanmagan pastki bo'lagi (distal segment) da turlicha o'zgarishlar sodir bo'ladi.

Periferik nervning mielin tolalarini regeneratsiyasida dastlab (1–1.5 oy) reaktiv jarayonlar rivojlanadi. Tolaning pastga qarab ketuvchi degeneratsiyasi ro'y beradi: neyron o'simtasining neyron tanasi bilan aloqasini yo'qotgan distal qismi to'liq degenatsiyaga uchraydi va o'ladi. Nerv tolasi periferik qismining to'liq degeneratsiyaga uchrashi birinchi marta Uoller tomonidan qayd qilingani uchun uni ko'pincha "Uoller degeneratsiyasi", deb nomlanadi. Uoller degeneratsiyasida dastlab o'q silindrning shishishi, so'ngra yemirilib, parchalanishi (fragmentatsiya), mielin pardaning ham yemirilishi ro'y beradi. O'q silindr va mielinni yemirilish mahsulotlari (detrit) makrofaglar va qisman Shvann hujayralari tomonidan fagotsitoz qilinadi. Ammo bu yerda bo'linish qobiliyatiga ega bo'lgan lemmotsitlar saqlanib qoladi va ularning tez bo'linishi evaziga tolaning distal qismi batamom yo'qolib ketmaydi, u sekin-asta yangi hosil bo'lgan lemmotsitlar tasmasi bilan almashinadi. Nerv tolasining proksimal segmentida yuqoriga ko'tariluvchi degeneratsiya ro'y beradi: nerv tolasining proksimal segmentining shikastlangan joyga eng yaqin ozgina qismida ham degenerativ o'zgarishlar – retrograd degeneratsiya ro'y beradi; keyinchalik neyron o'simtasi proksimal segmentining qisqarib qolgan oxirida kengayma – retraksion kolba hosil bo'ladi.

Neyron tanasi (perikarion)dagi o'zgarishlar uning shishishi, tigroliz – tigroid parchalarining erib, yo'qolib ketishi va yadroning hujayra tanasining chetiga surilishi bilan kechadi. Tolaning distal qism emirilish mahsulotlaridan makrofaglar tomonidan odatda 1 hafta ichida tozalanadi. Makrofaglar detritdan tozalashi bilan oq uning o'sishi va tiklanish jarayonlari boshlanadi. So'ngra shikastlanishdan keyingi 1–1,5 oy mobaynida perikarionning strukturasi ham qayta tiklanadi. Makrofaglar Shvann hujayralarini qo'zg'atuvchi interleykin-I ishlab chiqaradi. Shvann hujayralar esa nervning o'sishini ta'minlovchi moddalar sekretiya qiladi. Tolaning degeneratsiyaga uchragan qismi (proksimal qismida ham, distal qismida ham) ning tez bo'linayotgan lemmotsitlari bir qator bo'lib joylashib, Byungner tasmalarini hosil qiladi. Byungner tasmalari tola yo'nalishini takrorlaydi va kesilgan joydagi chandiq to'qima ichiga ham markaziy, ham periferik qismlardan o'sib kiradi hamda kesilgan joyda bir-biri bilan birikib, nerv tolasining struktur yaxlitligini ta'minlaydi. Byungner tasmalari tayanch va yo'naltiruvchi vazifalarni bajaradi: ushbu tasmalar bo'ylab retraksion kolbadan markaziy segmentning o'q silindri ko'p sonli kollateral tarmoqlar chiqaradi va ular sutkasiga 3–4 mm tezlikda o'sa boshlaydi hamda nerv tolalarining ortiqcha o'sishini hosil qiladi. O'sayotgan nerv tolalari bazal membrana bilan Shvann hujayralari orasiga kirib boradi. Byungner tasmalarining lemmotsitlari o'sayotgan o'simalarning o'q silindrlari atrofida mielin pardasini hosil qiladi. Shvann hujayralari tasmalari ichiga kirgan tolalargina saqlanib qoladi, ular o'sib innervatsiyadan mahrum bo'lgan a'zoga etib boradi va uning faoliyatini tiklaydi. Shvann hujayralari aksonning o'sishini kuchaytiradigan (stimullovchi) omillar va adgeziya molekullari man'basidir. Shvann hujayralari ishlab chiqargan turli stimulyatorlar (neyrotrofik omillar) o'q silindrga so'riladi va retrograd oqim bilan perikarionga etib keladi. Bu omillar perikarionda oqsillar sintezini kuchaytiradi va uni yuqori darajada tutib turadi. Shvann hujayralari qayta tiklanayotgan tolada tez ko'payadi, bazal membrana komponentlarini, hujayra atrofidagi matriksni sintezlaydi. Shvann hujayralarisiz aksonlar uzoq

masofaga o'sa olmaydi. Agar kesilgan nerv tolasining markaziy va periferik bo'laklari bir-biridan uzoq bo'lib, ular o'rtasida biriktiruvchi to'qimali chandiq hosil bo'lsa yoki nervning markaziy bo'lagini aksonining periferik bo'lakning Shvann hujayralari tasmalari ichiga o'sib kirishi uchun to'siq (katta jarohat, yallig'lanish jarayoni, chandiqning borligi) mavjud bo'lsa, markaziy bo'lakning aksoni bu yerda tez va tartibsiz o'sadi hamda amputatsion nevroma (chigal, o'sma) hosil qilishi mumkin. Amputatsion nevroma keyingi regeneratsiyaga va innervatsiyaning tiklanishiga halaqit beradi. Uning ta'sirlanishida huddi avval innervatsiya qilinadigan sohadan chiqayotgandek kuchli og'riq paydo bo'ladi, masalan, amputatsiya qilingan (kesib tashlangan) oyoq-qo'ldagi og'riq ("fantom" og'riqlar) kabi. Bosh va orqa miyaning shikastlangan nerv tolalari qayta tiklanmaydi, gipotalamusdagi sekretor neyronlarning aksonlari bundan mustasno. Dastlab mikroglia hujayralari va boshqa gliotsitlar shikastlangan joyni tozalaydi. So'ngra astrotsitlar bu joyda glial chandiqni hosil qiladi. Markaziy nerv sistemasining tolalari regeneratsiyasini tajribada, unga periferik nervni ko'chirib o'tkazish orqali chaqirish mumkin. Markaziy nerv sistemasida nerv tolalarining qayta tiklanmasligining sababi, ehtimol bazal membranasiz gliotsitlar tiklanayotgan aksonlarga o'tkazish uchun zarur bo'lgan xemotaksis omillardan mahrum bo'lganligidir. Ammo, markaziy nerv sistemasining kichik jarohatlarida nerv to'qimasining plastikligi hisobiga uning faoliyati qisman qayta tiklanishi mumkin.

### **Nerv oxirlari**

Nerv tolalari oxirgi apparatlar – nerv oxirlari (terminationis nervorum) hosil qilib tugaydi. Nerv oxirlarining uch turi farqlanadi: sinapslar – neyronlar orasidagi o'zaro birikishlar; impulsni ishchi a'zolarining to'qimalariga uzatuvchi effektorlar yoki harakatlantiruvchi nerv oxirlari; retseptorlar (affektorlar) yoki sezuvchi nerv oxirlari.



## Neyronlararo sinapslar

Sinapslar ikkita nerv hujayrasining turli qismlari o'rtasida hosil bo'ladigan birikishlar bo'lib, impulsni bir neyron dan ikkinchisiga o'tkazish uchun xizmat qiladi. Sinapslar neyronlar zanjiri bo'ylab impulsni o'tkazishda qutblanishni ta'minlaydi, ya'ni impulsni o'tkazish yo'nalishini belgilab beradi. Agar aksonni elektr toki bilan ta'sirlansa, impuls ikki tomonga yo'naladi, lekin neyron tanasi va uning dendritlari tomon ketayotgan impuls boshqa neyronga uzatila olmaydi. Faqat akson terminaliga etib borgan impulsgina qo'zg'alishni sinaps yordamida boshqa neyronga, mushak yoki bez hujayrasiga uzatishi mumkin. Birinchi neyron akson shoxchalarining terminal oxirlarini joylashgan joyiga qarab aksodendrik (birinchi neyronning aksoni ikkinchi neyronning dendritlari bilan sinaps hosil qiladi), aksosomatik (birinchi neyronning ikkinchisining tanasida tugaydi) va aksoaksonal (birinchi neyronning aksoni ikkinchi neyronning aksonida tugaydi) sinapslar tafovut qilinadi. Impulsni o'tkazish yo'liga ko'ra sinapslar kimyoviy va elektrik farqlanadi. Kimyoviy sinapslar impulsni boshqa hujayraga maxsus biologik faol moddalar – sinaps pufakchalarida bo'lgan neyromediatorlar yordamida uzatadi. Sinapslarda ikkita: presinaptik va postsinaptik qutblar (qismlar) tafovut qilinadi. Sinapsning presinaptik qismi aksonning terminalidan iborat bo'lsa, postsinaptik qismni impulslari qabul qiluvchi neyronning tanasi, dendriti yoki aksoni qilishi mumkin. Presinaptik qism sinaptik pufakchalar, ko'p sonli mitoxondriyalar va ayrim neyrofilamentlar tutishi bilan ajralib turadi. Sinaptik pufakchalarning shakli va ichidagi narsalari sinapsning funksiyasiga bog'liq. Masalan, impuls atsetilxolin yordamida uzatiluvchi sinapslarda (xolinergik sinapslar) diametri 30–50 nm bo'lgan dumaloq tiniq sinaptik pufakchalar uchraydi. Parasimpatik va preganglionar simpatik sinapslar, akso-mushak sinapslar va markaziy nerv sistemasining ayrim sinapslari xolinergik sinapslar hisoblanadi. Neyromediator sifatida noradrenalin ishlatiluvchi adrenergik sinapslarda yirikroq, diametri 50–90 nm bo'lgan va diametri 15–25 nmli zich o'zak tutgan sinaptik pufakchalar bo'ladi. Noradrenalin postganglionar simpatik

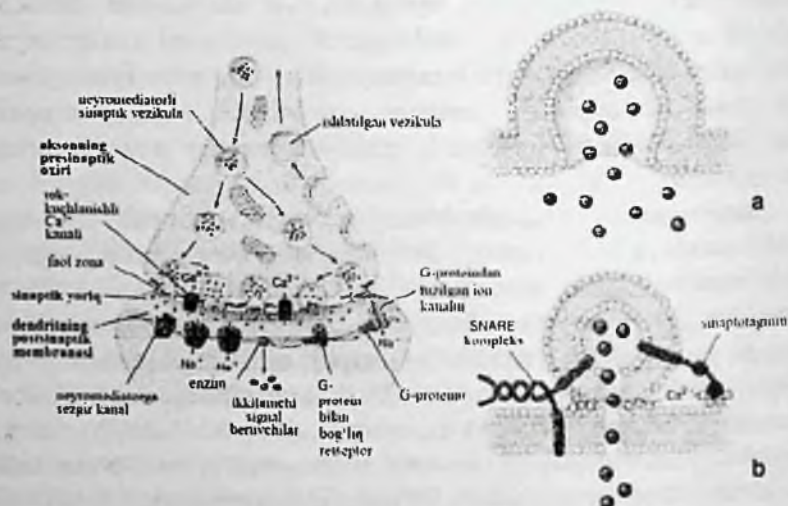
sinapslarning mediatori hisoblanadi. Atsetilxolin va noradrenalin eng keng tarqalgan mediatorlar hisoblanadi, lekin ularning juda ko'p boshqa turlari ham mavjud. Nisbatan kichik molekulyar og'irlikdagi neyromediatorlar (atsetilxolin, noradrenalin, dofamin, serotonin, glitsin,  $\gamma$ -amin-moy kislotasi, serotonin, gistamin, glyutammat) i neuropeptidlar: opioidlar (endorfinlar, enkefalinlar, dinorinlar), R moddasi va boshqalar tafovut qilinadi. Dofamin, glitsin va  $\gamma$ -amin-moy kislotasi tormozlovchi sinapslarning mediatori hisoblanadi. Bosh miyada ishlab chiqariladigan endorfin va enkefalinlar og'riq sezishni pasaytiradi. Lekin ko'pchilik mediatorlar vamos ravishda ko'pchilik sinapslar qo'zg'atuvchilar bo'lib hisoblanadi.

Presinaptik qutb odatda aksonning oxiri hisoblanadi va u o'ziga xos kengayma – oxirgi to'g'nog'ich hosil qilib tugaydi. Presinaptik qutb ko'p sonli mitoxondriyalar va diametri 40–100 nm keladigan sinaptik pufakchalar tutishi bilan elektron mikroskopda yaqqol ajralib turadi. Presinaptik qutbning bevosita sinaps hosil qilishda va impulsni uzatishda qatnashadigan plazmolemmasining yuzasi presinaptik membrana, deb yuritiladi. Presinaptik membranada sinaptik pufakchalarni presinaptik membrana bilan qo'shib, mediatorni sinaps bo'shlig'iga ajralishini ta'minlovchi kalsiy kanallari joylashgan.

Postsinaptik qutb esa sinapsning impulsni qabul qiluvchi qismi bo'lib, uni hosil qilishda neyronning tanasi, dendriti yoki aksoni ishtirok etishi mumkin. Postsinaptik qutbning bevosita sinaps hosil qilishda qatnashadigan plazmolemmasining yuzasi postsinaptik membrana, deb ataladi. Postsinaptik membrana ionkanallarini, neyromediatorlarning retseptorlarini va aynan shu sinapsga xos bo'lgan mediatorni (mediatorlarni) parchalovchi fermentlarni tutadi. Pre- va postsinaptik membranalar o'rtasida tor tirqish – sinaps bo'shlig'i bo'lib, uning kengligi odatda 20 nm atrofida bo'ladi. Membranalar sinaps sohasida sinaps bo'shlig'ini kesib o'tuvchi filamentlar bilan bir-biriga mustahkam birikkan (rasm 8.11).

Neyron plazmolemmasi bo'ylab tarqalayotgan impuls (depolyarizatsiya-repolyarizatsiya to'lqini) presinaptik qutbga etib

kelgach, presinaptik membranani depolyarizatsiyasini chaqiradi. Depolyarizatsiya presinaptik membranani kalsiy ionlari uchun o'tkazuvchanligini oshiradi, kalsiy kanallari ochilib,  $\text{Ca}^{2+}$  – ionlari darhol presinaptik aksoplazmaga kira boshlaydi.  $\text{Ca}^{2+}$  – ionlarining kirishi, o'z navbatida, mediator tutgan sinaptik pufakchalarni presinaptik membrana bilan qo'shilishiga va pufakcha ichidagi mediatorni sinaps bo'shlig'iga ajralishiga olib keladi.



**Rasm 8.11. Sinapslar va sinaptik pufakchalar hosil bo'lishi (sxema)**

Sinaps bo'shlig'iga tushgan mediator postsinaptik membrana-dagi retseptorlarga ta'sir qilib, membranadagi ion kanallarini ochilishiga keladi, postsinaptik membrananing tinchlik potentsialini o'zgartiradi va uni depolyarizatsiyaga uchratadi, shu orqali qo'zg'alish (yoki tormozlanish) ikkinchi neyronga uzatiladi. Mediatorning postsinaptik membrana-ga ta'siri juda ham qisqa vaqt davom etadi (impuls), chunki sinaps bo'shlig'iga tushgan mediator postsinaptik membrana-da mavjud bo'lgan tegishli ferment tomonidan (masalan, atsetilxolin – xolinesteraza bilan) darhol parchalanadi. Lekin mediator to parchalangan-ga qadar postsinaptik membranani depolyarizatsiyasini chaqirishga



ulguradi. Keyingi kelgan impuls ham o'z navbatida mediatorning yangi porsiyasini sinaps bo'shlig'iga ajralishiga olib keladi va h.k. Presinaptik membranaga qo'shilgan sinaptik pufakcha membranasi bir qismi va mediatorning bir qismi endotsitozga uchraydi va sinaptik pufakchalarning qayta tiklanishi ro'y beradi. Membrana va neyromediatorning bir qismi esa retrograd transport yordamida perikarionga tushadi va lizosomalar tomonidan yemiriladi.

Odatda mediator presinaptik membrananing hamma yeridan ham ajralavermaydi. Presinaptik membranada "faol zonalar" deb atalgan membrananing qalinlashgan joylari aniqlangan va mediatorlar aynan shu yerdan ekzotsitoz yo'li bilan sinaps bo'shlig'iga tushadi. "Faol zonalar" postsinaptik membrananing retseptorlar guruhlari qarshisida joylashgan. Bu esa mediatorning sinaps bo'shlig'iga diffuziyasini oshiradi va signalni uzatilishini tutilib qolishini kamaytiradi. Neyromediatorlar aksonning kengaygan oxirida sintezlanadi, lekin sintez uchun zarur bo'lgan fermentlar perikarionda sintezlanadi va mediator sintezi uchun zarur xomashyo mahsulotlari bilan birga aksonning oxiriga transport qilinadi. Sintezlangan neyromediatorlar presinaptik qutbdagi sinaptik pufakchalarda to'planadi va saqlanadi.

Mediator turiga ko'ra quyidagi kimyoviy sinapslar tafovut qilinadi:

xolinergik sinapslar – mediator sifatida atsetilxolin ajratiladi;

adrenergik yoki monoaminergik sinapslar – mediator sifatida dofamin, noradrenalin, serotonin, norepineftin, ya'ni katexolaminlar ajratiladi;

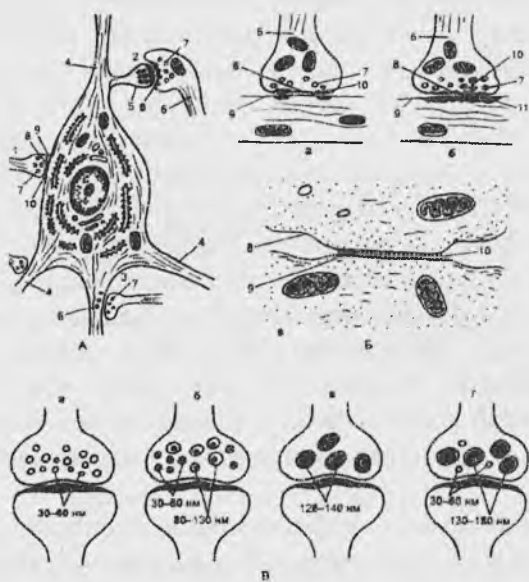
peptidergik sinapslar – mediator bo'lib turli peptidlar xizmat qiladi.

purinergik sinapslar – mediator rolini ATF va uning mahsulotlari o'ynaydi;

mediator sifatida glyutamat, glitsin,  $\gamma$ -amin-moy kislota, D-aspartat (NMDA) va boshqa aminokislotalar saqlovchi sinapslar.

Atsetilxolin somatik motoneyronlar (nerv-mushak sinapslari) da, parasimpatik nerv sistemasining preganglionar va postganglionar nerv oxirlarida, markaziy nerv sistemasining ko'pchilik

neyronlari oxirda, noradrenalin simpatik nerv oxirlarida hosil bo'ladi. Serotonin faqat miya o'zagi sohasida, peptidlar gipotalamo-gipofizar neyrosekretor sohada hosil bo'ladi. Glitsin orqa miyaning oraliq neyronlari oxirda, Glutamin kislotasi miyacha va orqa miya neyronlarida, asparagin kislotasi bosh miya katta yarim sharlari po'stlog'ining neyronlari oxirida ajraladi. Bir neyron bir necha mediator mintezlashi va ajratishi mumkin. Dofamin, glitsin va  $\gamma$ -amin-moy kislotasi tormozlovchi mediatorlar hisoblanadi (rasm 8.12).



**Rasm 8.12. Sinapslarning tuzilishi va turlari**

A-sinapslarning sitotopo grafiyasi; B-sinapslarning tuzilish sxemasi: a-tormozlovchi, b-qo'zg'aluvchi tipi v-elektrik tipi; V-sinaptik pufakchalar tuzilish sxema si: a-xolinergik (yoriq), b-adrenergik, v-purinergik, g-peptidergik

1. aksosomatik sinaps
2. aksodendritik sinaps
3. aksoaksonal sinaps
4. dendritlar
5. dendrit tikani (do'm boqchasi).
6. akson
7. sinaptik pufakchalar
8. presinaptik membrana
9. postsinaptik membrana
10. sinaptik yoriq
11. ostsinaptik membrana

**Elektrik sinapslar.** Yuqorida ta'riflangan kimyoviy sinapslardan tashqari ba'zi baliqlarning elektr organida va dengiz qisqichbaqasining nerv sistemasida elektrik sinapslar ham topilgan. Elektrik sinapslar sut emizuvchilar nerv sistemasida juda ham kam uchraydi. Elektrik sinapslarda sinaps bo'shlig'i juda ham tor, kengligi 2–4 nm atrofida bo'lib, pre- va postsinaptik membranalar o'zaro tirqishsimon birikish orqali tutashadi. Tirqishsimon birikish orqali ionlar presinaptik qutbdan postsinaptik qutbga o'tib, qo'zg'alishni tez o'tishini ta'minlaydi. Kimyoviy sinapslarda impuls faqat bir tomonga o'tsa, elektrik sinapslarda ikki tomonlama harakat qilishi mumkin.

Faoliyatiga ko'ra qo'zg'atuvchi va tormozlovchi sinapslar farqlanadi. Aksodendrik sinapslar asosan qo'zg'atuvchi, ko'pchilik aksosomatik va barcha akso-aksonal sinapslar tormozlovchi sinapslar hisoblanadi. Bir neyronning o'zida ham qo'zg'atuvchi, ham tormozlovchi sinapslar mavjud bo'lib, ular ta'sirining yig'indisi natijasida har bir daqiqada o'ziga xos muvozanat saqlanib turadi. Shu bilan birga, bir mediatorning o'zi (masalan, atsetilxoli, serotonin va boshqalar) qo'zg'alishni yoki tormozlashni chaqirishi mumkin. Odamning hayoti davomida bitta neyronning tanasi va o'simtalari yuzasida 10 000 tagacha sinaps hosil bo'lishi mumkin. Odatda, insonning aqliy rivojlanishi bosh miyadagi neyronlar soniga emas, balki ko'proq neyronlar o'rtasidagi sinapslar sonining ortishi bilan bog'liq.

### **Nosinaptik neyronlararo bog'lanishlar**

Keyingi yillarda neyronlar sinapslarsiz ham bir-biriga ta'sir qilishi mumkinligi aniqlandi. Markaziy nerv sistemasining turli sohalarida boshqa birorta muayyan neyron bilan sinapslar hosil qilmaydigan akson oxirlari topildi. Ushbu nerv oxirlari neyromediator sintezlaydigan va to'playdigan varikoz kengaymalar hosil tugaydi, lekin mediator torgina sinaps bo'shlig'iga emas, shunchaki hujayralararo bo'shliqqa ajraladi. Bu holatda mediator sekinroq ta'sir qiladi, chunki ularni tegishli retseptori bor hujayraga etib borishi uchun ma'lum vaqt kerak bo'ladi. Bundan tashqari, u bitta hujayraga emas, birdaniga



nisbatan ko'proq neyronlarga va, ehtimol, kuchsizroq ta'sir qiladi. Boshqacha qilib aytganda, bu ba'zi bir neyronlarning boshqa neyronlarni faolligiga ta'sirining bir turi hisoblanadi. Bunday paytlarda ko'pincha mediator sifatida turli-tuman neuropeptidlar hamda noradrenalin xizmat qiladi.

### **Harakatlantiruvchi nerv oxirlari**

Harakatlantiruvchi nerv oxirlari yoki effektorlar – somatik yoki vegetativ nerv sistemasi harakatlantiruvchi hujayralari aksonlarining oxirgi apparatlari hisoblanadi. Faoliyatiga ko'ra ular harakatlantiruvchi va sekretor turiga bo'linadi. Presinaptik qismi bo'lib ularda effektor neyron aksonining oxiri, postsinaptik qismi bo'lib esa, ko'ndalang-targ'il mushak tolasi, silliq mushak hujayrasi yoki bez hujayralari hisoblanadi. Ular orqali nerv impulslari ishchi a'zolari to'qimalariga etkazib beriladi. Ko'ndalang-targ'il mushaklardagi harakatlantiruvchi nerv oxirlari nerv-mushak oxirlari (terminatio neuromuscularis), nerv-mushak sinapslari yoki motor blyashkalar, deb yuritiladi. Nerv-mushak oxirlari orqa miyaning oldingi shoxini harakatlantiruvchi yadrolari yoki bosh miyaning motor yadrolari hujayralari aksonlarining oxirlari hisoblanadi. Nerv-mushak oxirlari nerv tolasi o'q silindrining kengaygan oxiri va mushak tolasining ixtisoslashgan sohasidan tashkil topgan. Boshqa sinapslardagi kabi bu erda ham pre- va postsinaptik qutblar tafovut etiladi. Presinaptik qutb harakatlantiruvchi neyron aksonining to'g'nog'ichsimon kengaygan oxiri bo'lib, u ko'p miqdorda mitoxondriyalar va diametri o'rtacha 50 nm atrofida bo'lgan, mediator sifatida ko'pincha atsetilxolin saqlaydigan sinaptik pufakchalar tutadi. Postsinaptik qutb vazifasini mushak tolasining sarkolemmani o'taydi. Nerv mushak sinapsi nerv-mushak sinapsi hosil bo'lgan joyda o'zining ko'ndalang-targ'illigini yo'qotadi, sarkoplazma esa ko'p miqdorda kristalari yaxshi rivojlangan mitoxondriyalar, ribosomalar va dumaloq yoki biroz oval yadrolar to'plamini tutadi. Shuningdek, postsinaptik membranada (sarkolem-mada) xolinoretseptorlar bo'lib, ularning soni  $1 \text{ mkm}^2$  yuzada 20–30 mingtagacha etadi. Mielinli nerv tolasi mushak tolasiga yaqin kelganda mielin pardasini yo'qotadi va bir necha tarmoqlarga

bo'linib, mushak tolasiga botib kiradi. Mushak tolasining sarkolemmasi esa bir oz bo'rtib chiqadi va aksonning kengaygan oxirlarini ikkilamchi sinaps bo'shliqlarini shakllantiruvchi ko'p sonli burmalar hosil qilib o'rab oladi. Akson oxiri bilan mushak tolasi sarkoplazmasi o'rtasida kengligi 50 nm atrofida bo'lgan sinas bo'shlig'i mavjud bo'lib, u glikoproteidlarga boy bo'lgan amorf modda bilan to'lgan.

Akson bo'ylab tarqalgan depolyarizatsiya to'liqini presinaptik membranaga kelganda sinaps pufakchalaridagi atsetilxolin sinaps bo'shlig'iga tushadi va postsinaptik membrana hisoblangan mushak tolasining sarkoplazmasidagi xolinoretseptorlarga ta'sir qilib, sarkoplazmaning depolyarizatsiyasini chaqiradi va mushak tolasini qisqarishiga olib keladi. Nerv impulsining ko'ndalang-targ'il mushak tolasi bo'ylab tarqalishi va mushak tolasining qisqarishida mushak tolasining T-naychalari sistemasi muhim o'rin tutadi.

Harakatlantiruvchi nerv oxirining postsinaptik membranasi mediatorni (atsetilxolinni) parchalab, uning ta'sirini chegara-lovchi atsetilxolinesteraza fermentini tutadi. Nerv-mushak oxirilarida ro'y beradigan buzilishlar kuchayib boradigan mushak nijonligi bilan kechadigan va ko'pincha nafas mushaklari (qovurg'alararo mushaklar va diafragma) ning paralichi bilan tugaydigan, tuzalmaydigan miastenya gravis kasalligini keltirib chiqaradi. Ushbu kasallikda qonda sarkolemmaning atsetilxolin retseptorlariga qarshi antitanachalar paydo bo'ladi.

Ushbu antitanachalar postsinaptik membrananing xolinretseptorlari bilan birikadi va ularni inaktivatsiya qiladi. Inaktivatsiya bo'lgan retseptorlar endotsitozga uchraydi va yangilari bilan almashinadi, ularni ham huddi shunday taqdir kutadi.

Silliq mushak to'qimasidagi harakatlantiruvchi nerv oxirlari silliq miotsitlar orasida yotuvchi nerv tolasining popukchisimon kengaymalari (varikozlar) sifatida ko'rinadi. Varikozlar adrenergik yoki xolinergik presinaptik pufakchalar tutadi. Ko'pincha varikozlar sohasida neyrolemmotsitlar bo'lmaydi va nerv tolalari yalong'och holda o'tadi.

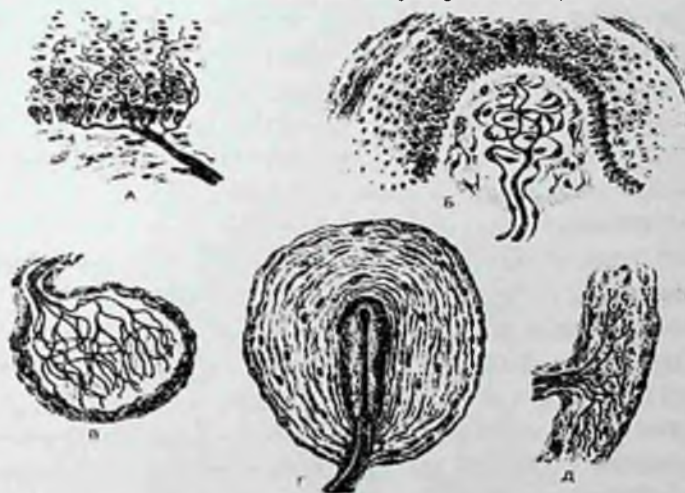
Sekretor nerv oxirlari (nerv-bez oxirlari – terminatio neuroglandularis) da harakatlantiruvchi neyron aksonining tarmoqlari

ekzokrin bezning sekretor oxirlarining bazal membranasiga kelgach, mielin qobig'ini yo'qotadi va o'q silindr sekretor hujayralarning ostida tarmoqlanib, presinaptik qutbni hosil qiluvchi to'g'nog'ichsimon kengaymalar hosil qilib tugaydi. Postsinaptik membrana vazifasini esa nerv terminalini o'rab joylashgan sekretor hujayralarning bazal plazmatik membranasini bajaradi. Sekretor nerv oxirlari xolinergik yoki adrenergik bo'lishi mumkin. Impulslarni bez atsinuslari bo'ylab tarqalishida atsinus hujayralari orasidagi tirqishsimon birikishlar muhim ahamiyatga ega.

### **Sezuvchi nerv oxirlari**

Sezuvchi nerv oxirlari yoki retseptorlar butun organizm bo'ylab tarqalgan bo'lib, turli tashqi va ichki ta'sirlarni qabul qiladi, ularni nerv impulsiga aylantiradi, impulslarni kuchaytiradi va markazga yoki harakatlantiruvchi neyronga uzatadi. Retseptorlar yordamida inson biror narsani tanaga tegishini, bosimni o'zgarishini, issiq-sovuqni, og'riqni sezadi, hid, tovush va turli tasvirlarni hamda o'z tanasini turli qismlarining fazodagi holati va harakatini qabul qiladi. Qaysi ta'sirotlarni qabul qilishiga ko'rasezuvchi nerv oxirlarining ikkita katta guruhi: ekstraretseptorlar va intraretseptorlarga tafovut qilinadi. Ekstraretseptorlar tashqi muhit ta'sirlarini qabul qiladi va ularga eshituv, ko'ruv, hidlov, tam bilish hamda tana sezgisi (taktil) retseptorlar kiradi. Intraretseptorlar ichki a'zolar va to'qimalar holati to'g'risidagi signallarni qabul qiladi, ularga visseroretseptorlar (ichki a'zolar holati to'g'risidagi signallarni qabul qiladi) va vestibuloproprioretseptorlar (tayanch-harakat apparati retseptorlari) kiradi. Retseptorlar o'ziga xos tuzilishga ega bo'lib, ularning biron ta'sirga nisbatan sezish bo'sag'asi juda past bo'ladi. Shu sababli tegishli juda kuchsiz ta'sir natijasida ham ularda nerv impulsi vujudga keladi. Qanday ta'sirotga nisbatan sezish bo'sag'asining past bo'lishiga (qaysi ta'sirotga ixtisoslashganligiga) qarab, retseptorlarning bir necha turi farqlanadi: 1. Termoretseptorlar – haroratni o'zgarishini sezadi; 2. Mexanoretseptorlar – mexanik ta'sirlarni – teriga tegish, ezish (taktil sez-

gi) ni sezadi; 3. Baroretseptorlar – bosimni o'zgarishini sezadi; 4. Xemoretseptorlar – kimyoviy tarkibni o'zgarishini sezadi. Gistologik tuzilishiga ko'ra sezuvchi nerv oxirlarining ikki turi: erkin va erkin bo'lmagan sezuvchi nerv oxirlari tafovut qilinadi. Erkin bo'lmagan sezuvchi nerv oxirlari esa, o'z navbatida, kapsulasiz va kapsulali nerv oxirlariga ajratiladi (rasm 8.13).



*Rasm 8.13. Retseptor nerv oxirlari va ular sezadigan ta'sirotlar (sxema)*

- A-Erkin nerv oxiri (og'riq).
- B-Meysner tanachasi (taktil sezgi).
- V-Krauze kolbachasi (sovuq).
- G-Fater-Pachin tanachasi (bosim).
- D-Ruffini tanachasi (issiqlik).

Erkin nerv oxirlari (termination nervi libera) sezuvchi neyron dendritlarining faqatgina o'q silindridan iborat. Erkin bo'lmagan kapsulasiz nerv oxirlari (corpusculum nervi noncapsulatum) esa o'q silindr va uni o'rab joylashgan Shvann hujayralaridan tashkil topgan glial pardadan iborat. Kapsulali nerv oxirlari (corpusculum nervi capsulatum) da o'q silindr va glial pardani tashqaridan plastinkasimon biriktiruvchi to'qimadan tashkil topgan kapsula o'rab turadi.

Erkin nerv oxirlari retseptorlarning organizmda eng ko'p uchraydigan turi hisoblanadi va ular issiq-sovuqni va og'riqni sezadi. Ular epidermisda, teri va ichki a'zolarining birlashtiruvchi to'qimasida uchraydi. Xususan, sezuvchi neyron dendritlarining tarmoqlari bazal membranaga kelganda o'zining mielin pardasini yo'qotadi. O'q silindr bazal membranadan o'tib, epidermisning donador qavatiga etadi va bu erda ingichka tarmoqlar (terminallar) ga bo'linib, qo'shni epitelial hujayralarning plazmatik membranalari orasida teri yuzasiga perpendikulyar holda joylashadi. Dermaning so'rg'ichli qavatidagi erkin nerv oxirlari esa teri yuzasiga perpendikulyar yotmay, balki derma-epidermal chegaraga parallel joylashadi. Ko'pchilik erkin nerv oxirlari mexanoretseptorlardan iborat. Epidermisdagi ayrim erkin nerv oxirlari termoretseptorlardir. pH, pO<sub>2</sub> va pCO<sub>2</sub> o'zgarishlarini sezishga qodir bo'lgan retseptorlar ham mavjud.

Hozirda erkin nerv oxirlarining faqat o'q silindrdan iborat ekanligi ayrim tadqiqotchilarda shubha tug'dirmoqda. Ularning fikriga ko'ra erkin nerv oxirlarida o'q silindrdan tashqari maxsus yordamchi hujayralar mavjud va ushbu hujayralarning plazmatik membranasida juda kuchsiz ta'sirlar natijasida ham depolyarizatsiya vujudga keladi. Yordamchi hujayraning plazmatik membranasini presinaptik qutb vazifasini o'tab, o'q silindrning nevrilemmasi (postsinaptik membrana) ga qo'zg'alishni o'tkazadi. Natijada nerv impulsi hosil bo'ladi.

Jumladan, ko'p qavatli epiteliyda uchraydigan sezish menisklari oyoq va qo'l kafti epidermisining o'suvchi qavatlarida joylashgan. Bu erda sezuvchi neyron dendritining mielinli tarmoqlari epidermisning o'ziga xos o'zgargan hujayralari – Merkel hujayrasi atrofida nozik to'rtburchak hosil qiladi. Merkel hujayrasi atrofidagi boshqa epiteliy hujayralariga qaraganda ancha yirik bo'lib, oqish sitoplazmaga ega. Uning sitoplazmasida oz miqdorda mitoxondriyalar, lizosomalar, multivezikulyar tanachalar, vakuolalar, mikrofilamentlar sitoplazma bo'ylab tekis tarqalgan. Merkel hujayralarining o'ziga xos tomoni ularda uchraydigan maxsus osmiofil donachalardir. Kattaligi 80–200 nm gacha ushbu donachalar sitoplazmaning nerv oxiriga yaqin bo'lgan sohalarda aniqlanadi. Yadroga qarama-qarshi



tomonda yaxshi rivojlangan Golji kompleksi joylashgan bo'lib, u osmiofil donachalarning shakllanishiga bevosita aloqadordir. Merkel hujayralarida ularning endokrin faoliyatidan dalolat beruvchi peptidlar va neyrospetsifik moddalar aniqlangan. Bu esa Merkel hujayralarini diffuz endokrin sistemaning tarkibiy qismi, deb hisoblashga imkon beradi. Epidermisning fiziologik regeneratsiyasida atrofdagi boshqa epiteliy hujayralari yuqoriga surilganda ham Merkel hujayralari o'z joyida qoladi. Sezuvchi menisklar mexanoretseptorlar hisoblanadi va Merkel hujayralari taktil sezgini qabul qiladi. Bunda hujayraning plazmatik membranasi presinaptik membrana vazifasini bajarib, qo'zg'alishni sezuvchi nerv oxiri (postsinaptik membrana)ga uzatadi (rasm 8.14).



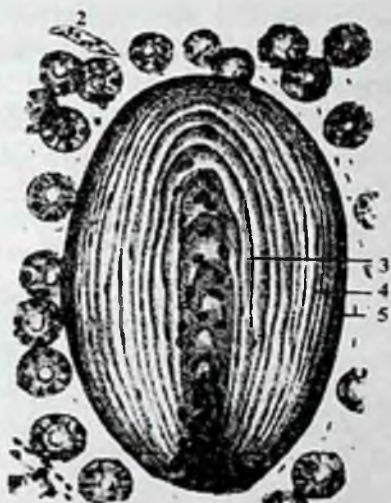
*Rasm 8.14. Sezuvchi erkin nerv oxirlari  
(kumush tuzi bilan bo'yalgan).*

- 1-epidermis 2-biriktiruvchi to'qima,
- 3- mielinli nerv tolasi 4- dendrit terminal qismi
- 5- qon tomirlar

Biriktiruvchi to'qimadagi nerv oxirlari turli-tumandir. Ularning juda ko'pchiligi o'q silindrning turli darajada tarmoqlangan shoxlari hisoblanadi. Bunday oxirgi apparatlar (erkin bo'lmagan kapsulasiz nerv oxirlari) tarkibiga odatda neyrolemmotsitlar ham kirib, tolaning hamma tarmoqlarini

kuzatib boradi. Biriktiruvchi to'qimaning kapsulali nerv oxirlari turli tuman bo'lishiga qaramay, ular hamma vaqt o'q silindrning tarmoqlari va lemmotsitlardan tashkil topgan. Tashqaridan esa bunday retseptorlar biriktiruvchi to'qimali kapsula bilan o'ralgan.

Shunday nerv oxirlarigaodamda juda keng tarqalgan plastinkasimon Fater-Pachini tanachalari misol bo'ladi (rasm 8.15). Fater-Pachini tanachalar oval shaklidagi yirik tuzilmalar bo'lib, ularning diametri 1–3 mmgacha etadi. Ular terining biriktiruvchi to'qimasining chuqur qatlamlarida (ayniqsa barmoqlar terisida), ichki a'zolarida, qorin pardada, qon tomirlari devori mushaklari orasidagi biriktiruvchi to'qimada va boshqa joylarda uchraydi. Tanacha o'q silindrdan, ichki va tashqi kolbalardan tashkil topgan. Sezuvi nerv tolasi tanachaga kirish joyida o'zining mielin pardasini yo'qotadi va tanachaning o'rtasida uni uzunligi bo'ylab joylashadi. O'q silindrning oxiri to'g'nog'ichsimon kengayma hosil qilib tugaydi. O'q silindrni atrofidan yarim oysimon halqalar shaklida bir necha qavat bo'lib joylashgan va yassilashgan Shvann hujayralaridan iborat ichki kolba o'rab turadi. Yarim oysimon halqalar soni 80 tagacha etadi va ular ikki tomondan tirqishlar bilan ajralib turadi. Ichki kolba hujayralarining yadrolari halqalar tashqarisida joylashadi. sitoplazmasida esa ko'p sonli mitoxondriyalar, mayda vakuolalar va yaxshi rivojlangan Golji kompleksi uchraydi. Ichki kolbani tashqaridan biriktiruvchi to'qimali to'liq halqalardan iborat tashqi kolba o'rab turadi. Tashqi kolba plastinkasimon biriktiruvchi to'qimadan tashkil topgan bo'lib, unda yassilashgan fibroblastlar va spiralsimon yo'nalgan kollagen tolalar 60 tagacha bir-birini kontsentrik ravishda o'rab joylashgan plastinkalarni hosil qiladi. Tashqi kolba mexanik ta'sirlarning faqat dinamik tashkil qiluvchisiningina o'tkazadigan o'ziga xos filtr vazifasini bajaradi. Fater-Pachini tanachalari bosim, og'riq hamda vibratsiyani qabul qiladi (rasm 8.15).

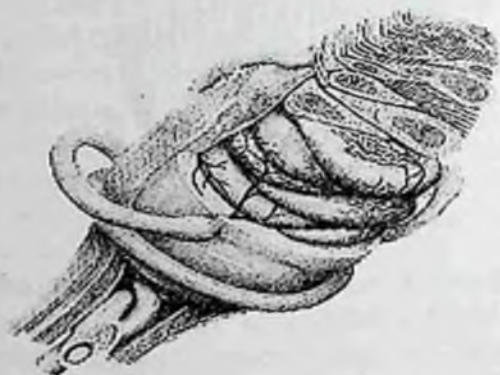


**Rasm 8.15. Kapsulali retseptorlar (Fater-Pachini tanachasi )**

- 1- dendrit terminal qismi
- 2- qon tomiri
- 3- ichki kolba
- 4- tashqi kolba
- 5- kapsula

Kapsulali sezuvchi nerv oxirlariga sezuvchi tanachalar (corpusculum tactus) – Meysner tanachalari ham kiradi. Ular dermaning soʻrgʻichli qavatida joylashadi. Tanachalar ayniqsa qoʻl va oyoq barmoqlari, lablar, qovoqlar, tashqi tanosil aʼzolari va sut bezining soʻrgʻichida koʻplab uchraydi. Meysner tanachalari choʻzinchoq oval shaklida boʻlib, oʻlchamlari 50–100 mkmgga etadi va teri yuzasiga perpendikulyar joylashadi. Tashqaridan elastik tolalarga boy boʻlgan biriktiruvchi toʻqimali kapsula bilan oʻralgan. Tanachaning markaziy qismi qavatma-qavat boʻlib teri yuzasiga nisbatan parallel joylashgan oʻzgargan plastinkasimon Shvann hujayralari (taktil hujayralar) va kengaygan nerv oxirlaridan iborat. Tanachaga etib kelgan sezuvchi nerv tolasini oʻzining mielin pardasini yoʻqotadi. Tanachaning asosidan 2 tadan 9 tagacha oʻq silindr kapsula ichiga kirib juda mayda shohchalarga

tarmoqlanadi va ularni har biri plastinkasimon glial hujayralar orasida kengayma hosil qilib tugaydi. Kollagen mikro fibrillalar va tolalar taktil hujayralarni kapsula bilan, kapsulani esa epidermisning bazal qavati bilan bog'laydi, shu sababli epidermisning har qanday siljishi sezuvchi tanaga uzatiladi. Meysner tanachalari taktil ta'sirlarni, masalan, teri yuzasiga berilgan bosimni qabul qiladi (rasm 8.16).



*Rasm 8.16. Meysner tanachasi*

Ruffini tanachalari dermaning chuqur qatlamlarida, ayniqsa tovon terisida va bo'g'implarda ko'plab uchraydi. Tanacha urchug'simon shaklda bo'lib, uzunligi 2 mmmgacha, diametri esa 150 mmmgacha etishi mumkin. Tanachaning markazi (ichki kolba) shoxlangan mielinsiz nerv terminallari va ularni o'rab turgan plastinkasimon Shvann hujayralaridan tashkil topgan. Lekin o'q silindr plastinkasimon glial hujayralari bilan bevosita qoplanmagan, balki bazal membrana bilan ulardan ajralib turadi. O'q silindrning yassilashgan oxirgi tarmoqlari tanacha markazida kollagen tolalar bilan chatishib ketgan. Kollagen tolalar tanacha bo'ylab aksial joylashadi va uni mag'izini hosil qiladi. Tanachaning ikkala oxirida ular atrofdagi kollagen tolalar bilan qo'shilib ketadi. Tanachaning biriktiruvchi to'qimali kapsulasi nisbatan juda nozik va afferent tolalaning endonevriysiga o'tib ketadi. Ruffini tanachalari mexanoretseptorlar hisoblanadi.

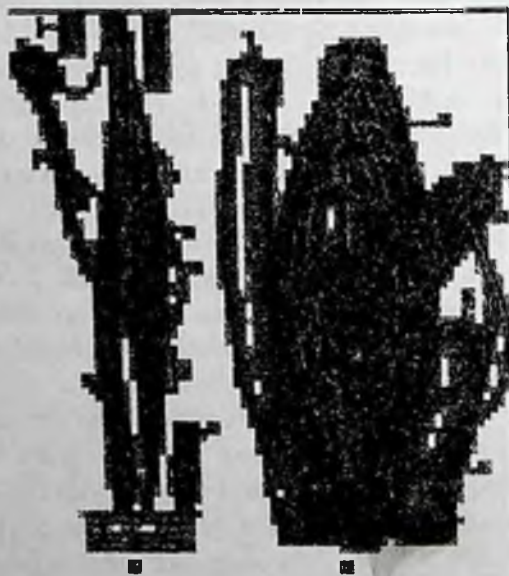


Genital tanachalar tanachalar dumaloq shaklda bo'lib, nozik biriktiruvchi to'qimali kapsula bilan o'ralgan, uning ichida esa glial hujayralar joylashadi. Sezuvchi nerv tolasining bir nechta o'q silindrlari tanacha ichiga kirib, tarmoqlanadi va ularning shoxchalari glial hujayralar bilan birikishlar hosil qiladi. Genital tanachalar tanosil a'zolari va boshqa ichki a'zolarida joylashadi va haroratni qabul qiladi. Krauze kolbalari boshqa sezuvchi tanachalarga qaraganda kichik bo'lib, qovoqlarning shilliq pardasida, tilda va tashqi jinsiy a'zolarida joylashadi. Tanacha ichiga sezuvchi nerv tolasining bitta o'q silindri kirib, mayda shoxchalarga tarmoqlanadi, ular esa to'g'nog'ichsimon kengaymalar hosil qilib tugaydi. Kolba tashqaridan juda yupqa biriktiruvchi to'qimali kapsula bilan o'ralgan. Krauze kolbalari mexanoretseptorlar hisoblanadi.

Mushak va paylarning retseptorlari: nerv-mushak urchug'lari (*fusus neuromuscularis*) i nerv-pay urchug'lari (*fusus neurotendineus*) ham kapsulari nerv oxirlariga kiradi. Nerv-mushak urchug'lari skelet mushagining sezuvchi apparatidir. Ularning soni turli mushaklarda har xil bo'lib, ular ayrim ko'z mushaklaridan tashqari barcha mushaklarda uchraydi. Har bir urchug' oddiy mushaklardan farq qiluvchi va kapsulaga o'ralgan 2 tadan 12 tagacha o'ziga xos kalta intrafuzal tolalardan iborat (lotincha *fusus-urchug'*). Kapsuladan tashqaridagi boshqa mushaklar ekstrakapsulal tolalar deb nomlanadi. Kapsula qavat-qavat tuzilishga ega bo'lib, unda tashqi va ichki qavatlar farqlanadi. Kapsula bilan intrafuzal tolalar orasida suyuqlik bilan to'lgan bo'shliq mavjud. Aktin va miozin miofilamentlari tolaning faqat chetlarida bo'ladi va shu joylarga qisqaradi. Tolalarning retseptor qismi bo'lib, uning miofibrillar tutmaydigan va qisqarmaydigan markaziy qismi hisoblanadi. Bu joyda ko'ndalang-targ'illilik yo'qoladi va barcha yadrolar shu erda joylashadi. Yadrolarning joylashishiga qarab intrafuzal tolalarning ikki turi tafovut qilinadi: yadro xaltali (*bursa nuclearis*) va yadro zanjirli (*vinculum nucleare*) tolalar. Yadro xaltali tolalar yo'g'on va uzun bo'lib, ularning o'rtasida yadrolar zich holda to'planib joylashadi. Bunday intrafuzal tolalar urchug'da 1 tadan 4 tagacha bo'lishi mumkin. Yadro zanjirli tolalar ulardan deyarli ikki baravar ingichka va deyarli ikki marta



kalta bo'lib, ularda yadrolar tolaning butun retseptor sohasi bo'ylab zanjir kabi bir qator bo'lib joylashadi. Bunday tolalar urchug'da 3 tadan 10 tagacha bo'lishi mumkin. Intrafuzal tolalarga sezuvchi nerv tolalarining ikki xil: birlamchi va ikkilamchi tarmoqlari keladi. Sezuvchi tolalarning birlamchi yo'g'on mieinli tamoqlari (diametri 17 mkm) yadro xaltali tolalarda ham, yadro zanjirli tolalarda ham yadroli joyni spiral shaklida o'rab oladi va aylanasprial nerv oxirlari (terminatio nervi annulospiralis) ni hosil qiladi. Ikkilamchi ingichkaroq (diametri 8 mkm) tarmoqlar yadro zanjirli tolalarning aylanasprial nerv oxirining ikki chetida bittadan shingilsimon yoki ikkilamchi nerv oxirlarini (terminatio nervi racemosa) hosil qiladi. Nerv-mushak urchug'i tashqaridan cho'ziluvchan biriktiruvchi to'qimali kapsula bilan o'ralgan (rasm 8.17).



**Rasm 8.17. Nerv-mushak urchuqlari –skelet mushagidagi mushak cho'zilishini sezuvchi retseptorlar**

A – intrafuzal va ekstrapuzal mushak tolalari motor inner vatsiyasi.

B – yadroli sumkalarda intra fuzal mushak tolalari atrofi da spiralsimon afferent nerv oxirlari

1 – ekstrakuzal mushak tolala rining nerv-mushak effektor oxirlari

2 – intrafuzal mushak tolalalari motor pilakchalari

3 – biriktiruvchi to'qimali kap sula

4 – yadroli kopcha

5 – sezuvchi nerv oxiri

6 – mushak tolasi

7 – nerv

Urchug' mushaklarning cho'zilishi va qisqarishini boshqarishda ishtirok etadi. Mushak tolasi cho'zilganda intrafuzal tolalar ham uzayadi, bu esa retseptorlar tomonidan qayd qilinadi. Intrafuzal tolalardagi birlamchi sezuvchi tarmoqlar mushak tolasining cho'zilish darajasi va tezligiga sezgir bo'lsa, ikkilamchi shingilsimon tarmoqlar faqat cho'zilish darajasiga sezgir bo'ladi. Mushak to'satdan cho'zilganda aylana spiral (halqa spiral) nerv oxirlaridan orqa miyaga kuchli signal tushadi va u signal tushgan mushakning keskin qisqarishini chaqiradi – cho'zilishga dinamik refleks. Sekin va uzoq cho'zilganda ham aylanasprial, ham shingilsimon nerv oxirlaridan uzatiladigan cho'zilishga statik signal vujudga keladi. Ushbu signal mushak tolasini bir necha soat mobaynida qisqargan holatda ushlab turishi mumkin.

Efferent nerv tolalari ham intrafuzal mushak tolalarining ikkala oxirlarida nerv-mushak sinapsi hosil qiladi (rasm 8.17). Intrafuzal tolalarining oxirgi qismlarini qisqarishini chaqirish orqali. ular tolalarning markaziy retseptor qismini cho'zilishini kuchaytiradi hamda retseptorlarning reaksiyasini oshiradi. Nerv-pay urchug'lari odatda mushakning pay bilan birikkan erida joylashadi. Payning 10–15 ta mushak tolalari bilan bog'langan kollagen tolalari tutamlari biriktiruvchi to'qimali kapsula bilan qoplangan. Nerv-mushak urchug'iga kelgan yo'g'on (diametri 16 mkm) mielinli nerv tolasi mielin pardasini yo'qotadi va payning kollagen tolalari tutamlari oralarida tarmoqlanadigan terminallar hosil qiladi. Nerv-pay urchug'idan mushakning zo'riqishidan

kelgan signal orqa miyaning tormozlovchi neyronlarini qo'zg'atadi. Ular esa tegishli harakatlantiruvchi neyronni tormozlab, mushakning shikastlanishini oldini oladi.

### **Reflektor yoy**

Nerv to'qimasi reflektor asosda faoliyat ko'rsatadigan vaasosiy vazifasi, tashqi va ichki ta'sirotlarni qabul qilib, ularni tahlil qilish va ularga mos ravishda organizmning javob reaksiyasini amalga oshirishdan iborat bo'lgan nerv sistemasining tarkibiga kiradi. Nerv to'qimasining ta'sirotini qabul qilishdan tortib to' ushbu ta'sirga javob reaksiyasini chaqirishgacha bo'lgan qismini reflektor yoyi, deb ataladi. Reflektor yoyi nerv sistemasining struktur-funksional birligini tashkil qiladi. U bir-biri bilan sinapslar orqali bog'langan neyronlar zanjiridan iborat bo'lib, impulsni sezuvchi nervning retseptor oxiridan ishchi a'zodagi efferent nerv oxirigacha o'tkazishni ta'minlaydi. Ta'sirotini qabul qilish va unga mos javob reaksiyasini tashkil qilishda ishtirok etadigan nerv hujayralari soniga qarab oddiy va murakkab reflektor yoylari tafovut qilinadi. Eng oddiy reflektor yoyi kamida ikkita: sezuvchi va harakatlantiruvchi neyronlardan tashkil topgan. Aksariyat ko'pincha xollarda ular orasida oraliq yoki assotsiativ nerv hujayrasi bo'lib, retseptor neyronni effektor neyron bilan bog'lab turadi. Murakkab reflektor yoyi esa ancha murakkab tuzilgan bo'lib, unda retseptor va effektor neyronlar o'rtasida bir nechta assotsiativ nerv hujayralari bo'ladi. Murakkab reflektortoyini hosil qilishda odatda markaziy nerv sistemasining turli markazlarini neyronlari ishtirok etadi. Vegetativ nerv sistemasining reflektor yoyi somatik nerv sistemasining reflektor yoyiga o'xshash bo'lsada, undan effektor qismining ikki neyronligi bilan ajralib turadi. Chunonchi, vegetativ reflektor yoyining birinchi, preganglionar effektor neyroni bosh yoki orqa miyaning vegetativ markazlarda joylashgan bo'lib, uning aksoni periferik vegetativ nerv tugunlarida tugaydi. U erda joylashgan ikkinchi – postganglionar effektor neyronning aksonlari esa bevosita ichki a'zolarida vegetativ nerv oxirlarini hosil qiladi (rasm 8.18).



**Rasm 8.18. Oddiy reflektor Yoyi**

- 1 – sezuvchi hujayra 2–sezuvchi hujayra dendriti  
3 –teridagi retseptor 4–lemmotsit plazmolemmasi  
5 –lemmotsit yadrosi 6 – mielin qavat  
7- tola bo'g'ini. 8 – o'q silindr,  
9–mielin chiziqlari 10–sezuvchi hujayra akso ni  
11 – motoneyron 12–motoneyron dendrit lari  
13–harakatlantiruvchi hujayra aksoni  
14 – mielinli nerv 15–mushakdagi effektor  
16–orqa miya gangliysi  
17 – orqa miya nervining dorsal shohi  
18 – orqa ildiz 19 – orqa shoh  
20– oldingi shoh 21 – oldingi ildiz



## IX BOB NERV SISTEMASI

Nerv sistemasi organizmdagi barcha hayotiy jarayonlarni boshqaradi va organizmning tashqi muhit bilan aloqasini ta'minlaydi. Nerv sistemasi ushbu vazifalarni bajarishda endokrin va immun tizimlar bilan chambarchas bog'lanib, yagona nerv-endokrin-immun boshqaruv sistemasini hosil qiladi. O'rganish oson bo'lishi uchun nerv sistemasi shartli ravishda markaziy va periferik qismlarga bo'linadi. Markaziy nerv sistemasiga bosh va orqa miya kirsa, periferik nerv sistemasi periferik nerv tugunlari, nerv chigallari, nerv stvollari va nerv oxirlarini o'z ichiga oladi. Markaziy nerv sistemasi gistologik tuzilishining o'ziga xosligi uning tarkibida biriktiruvchi to'qimaning deyarli bo'lmashligidir. Shu sababli uning konsistentsiyasi yumshoq, dirildoqsimon bo'ladi. Markaziy nerv sistemasining to'qimasida kulrang va oq moddalar tafovut etiladi. Kulrang modda neyronlar, neyrogliya, mielinli va mielinsiz nerv tolalaridan tashkil topgan bo'lsa, oq modda neyrogliya, mielinli va mielinsiz nerv tolalaridan iborat, unda neyronlar bo'lmaydi. Markaziy nerv sistemasida oq modda turli o'tkazuvchi yo'llarni hosil qiluvchi mielinli nerv tolalaridan tashkil topgan. Nerv tolalaridan farqli o'laroq, har bir o'tkazuvchi yo'l yo faqat afferent, yoki faqat efferent nerv tolalaridan iborat bo'ladi. Bosh miyaning ayrim sohalarida oq modda ichida kulrang moddaning orolchalari uchraydi va ular yadrolar, deb ataladi. Kulrang modda bosh miya yarim sharlari va miyachada tashqaridan qoplab joylashadi va po'stloqni hosil qiladi. Orqa miyada esa kulrang modda ichkarida "H" harfi yoki kapalak shaklida joylashadi, uni tashqaridan oq modda o'rab turadi.

Nerv sistemasini reflektor faoliyatini morfologik asosi bo'lib, turli funksional ahamiyatga ega bo'lgan neyronlar zanjiridan iborat reflektor yoylari hisoblanadi. Neyronlarning tanalari esa nerv sistemasining bo'limlarida, periferik tugunlarda hamda markaziy nerv sistemasining kulrang moddasida joylashadi.

Faoliyatiga ko'ra, nerv sistemasi organizmning inson ixtiyoriga bo'ysunadigan barcha faoliyatlarini boshqaruvchi somatik va ichki a'zolar, qon tomirlari va bezlar faoliyatini, ya'ni inson ixtiyoriga



bo'ysunmaydigan faoliyatlarni boshqaruvchi avtonom yoki vegetativ nerv sistemalariga bo'linadi.

**Taraqqiyoti.** Nerv sistemasi nerv nayi va ganglioz plastinkadan taraqqiy etadi. Nerv nayining kranial qismidan bosh miya va sezgi a'zolari, tana qismidan va ganglioz plastinkadan esa orqa miya, orqa miya va vegetativ nerv tugunlari hamda organizmning xromaffin to'qimasi rivojlanadi.

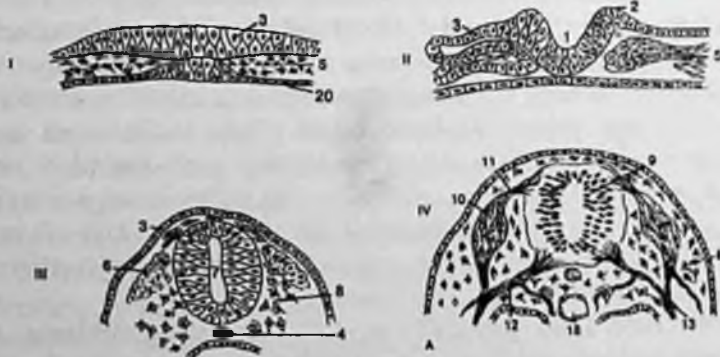
Taraqqiyotning ilk davrlarida nerv nayining devori faqat bir qavat prizmatik hujayralardan tashkil topgan. Bu hujayralarning tez ko'payishi natijasida nerv nayining devori, ayniqsa uning yon tomonlari yo'g'onlashadi, bo'shlig'i esa torayadi, dorsal va ventral qismlari hajmi esa oshmaydi, o'zining endodermal xususiyatini saqlab qoladi. Nerv nayining yo'g'onlashgan yon devorlari bo'ylama egat orqali dorsal yoki qanot va ventral yoki asosiy plastinkalarga bo'linadi. Bu vaqtda nerv nayi devorida asosan 3 ta qavatni tafovut qilish mumkin bo'ladi: kanal devorini qoplovchi ventrikulyar yoki endodermal qavati, yopqich yoki mantiya qavati, marginal zona yoki qirg'oq vuali. Yopqich qavatidan keyinchalik markaziy nerv sistemasining kulrang moddasi, qirg'oq vualidan esa oq moddasi rivojlanadi. Oldingi ustunlarning neyroblastlaridan orqa miya oldingi shoxlarining harakatlantiruvchi neyronlari differensial lashadi. Ularning aksonlari orqa miyadan chiqadi va uning oldingi ildizlarini hosil qiladi. Orqa ustunlar va oraliq zonada oraliq (assotsiativ) neyronlarning turli yadrolari rivojlanadi. Ularning aksonlari orqa miyaning oq moddasiga o'tadi va turli o'tkazuvchi yo'llarning tarkibiga qo'shiladi. Orqa miyaning orqa shoxlariga orqa miya tugunlari sezuvchi neyronlarining neyritlari orqa ildizchalar shaklida kiradi.

Nerv nayi bosh (kranial) va dum (kaudal) teshiklarga ega. Embrion taraqqiyotining to'rtinchi haftasining oxiriga borib, oldin kaudal neyroporalar, so'ng asta-sekin nerv nayining bosh tomonidagi teshik – kranial neyropora bekilib ketadi. Nerv nayining bosh tomonida qopsimon kengayma mavjud bo'lib, bu tuzilma birlamchi miya kurtagi hisoblanadi. Nerv nayining shu qismida uchta birlamchi miya pufaklari: *prosencephalon*- oldingi, *mesencephalon*-o'rta, *rhombencephalon*- orqa miya pufagi ro'yebga chiqadi. Bu pufaklar bosh miyaning kurtagi hisoblanadi. Qeyingi jarayon, ya'ni to'rtinchi hafta davomida oldingi va orqa

miya pufaklarining har biri bir-biridan ajralib ketmagan 2 ta pufakchaga bo'linadi. Shunday qilib, 5 ta miya pufaklari hosil bo'ladi. Nerv nayi ning qolgan qismidan esa orqa miya kurtaklari taraqqiy etadi. Ma'lumki nerv nayi dastavval bir qavat hujayralardan iborat. So'ngra, hujayra larning tez bo'linishi natijasida nay devori ko'p qavatli hujayralarga ega bo'ladi.

Orqa miyaning taraqqiyoti bilan bir vaqtda orqa miya va periferik nerv tugunlari ham rivojlana boshlaydi. Ular uchun boshlang'ich material bo'lib ganglioz plastinkaning neyrobblastlar va glioblastlarga differensial lashadigan hujayra elementlari hisoblanadi, ulardan orqa miya tugunlari ning neyronlari va mantiya gliotsitlari hosil bo'ladi. Ganglioz plastinka hujayralarining bir qismi periferiyaga, vegetativ nerv tugunlari va xromaffin to'qima joylashadigan sohalarga ko'chib o'tadi.

Embrional taraqqiyotning 2-oyida nerv kurtagi ektodermasidan yumshoq va to'r yoki o'rgimchak inisimon miya pardalari hamda markaziy nerv sistemasi kurtagini o'rab turgan mezenximadan qattiq miya pardasi taraqqiy etadi (rasm 9.1).



**Rasm 9.1. Nerv sistemasi taraqqiyoti**

- I. Nerv plastinkasining hosil bo'lishi.
  - II. Nerv tarnovi va bolishlari hosil bo'lishi.
  - III. Nerv nayi va qirralarining hosil bo'lishi
  - IV. Orqa miya shakllanishi
- 1-nerv tarnovi  
2-nerv bolishi  
3-teri ektodermasi

- 4-xorda
- 5-mezoderma
- 7-ganglioz plastinka
- 8-mezenxima
- 9-orqa miya kurtagi,
- 10-orqa miya gangliysi kurtagi
- 11-orqa miya orqa ildiz kurtagi
- 12-oldingi ildiz
- 13-aralash nerv
- 14-ependima qavati
- 15-yopqich qavat
- 16-qirg'och vuali
- 17-selom
- 18-aorta
- 19-umurtqa pog'onalari kurtagi
- 20-entoderma

### **Sezuvchi nerv tugunlari**

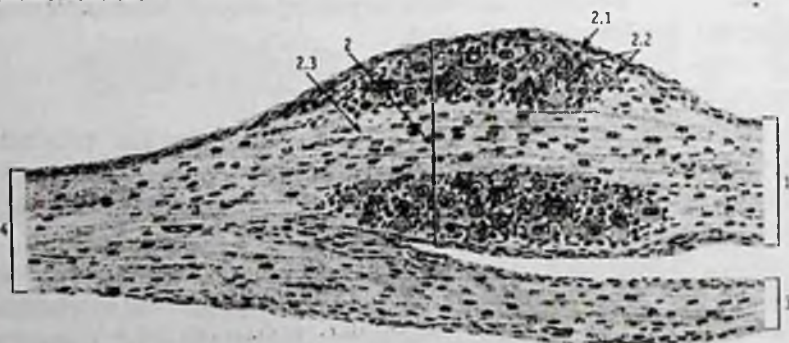
Sezuvchi nerv tugunlari orqa miyaning orqa ildizlari yoki bosh miya nervlari bo'ylab joylashadi.

### **Orqa miya tuguni**

Orqa miya tuguni (spinal gangliya) biriktiruvchi to'qimali kapsula bilan o'ralgan. Kapsuladan tugun parenximasiga qon tomirlari tutgan biriktiruvchi to'qimaning yupqa qatlamlari kirib boradi va uning stromasini hosil qiladi.

Orqa miya tuguni neyronlari asosan tugunning chetki qismlarida guruh-guruh bo'lib joylashadi, tugunning markazida esa ushbu hujayra larning o'simtalari joylashadi. Ular dumaloq shakldagi yirik neyronlardir. Neyronlarning dendritlari aralash orqa miya nervlarining sezuvchi qismi tarkibida periferiyaga yo'naladi va sezuvchi nerv oxirlari hosil qilib tugaydi. Aksonlari birga qo'shilib, nerv impulslarini orqa miyaning kulrang moddasiga yoki uning orqa tizimchasi orqali uzunchoq miyaga olib boruvchi orqa ildizlarni hosil qiladi. Tuban umurtqalilarning butun umri mobaynida bipolyar neyronlar saqlanib qoladi. Ba'zi bosh miya nervlari tugunlarining (ganglion spirale cochleare) sezuvchi neyronlari ham bipolyardir. Yuqori umurtqali hayvonlar va

odamning orqa miya tuguni neyronlari esa taraqqiyot jarayonida psevdounipolyar bo'lib qoladi. Hujayralarning o'simalari asta-sekin bir-biriga yaqinlashadi, asoslari qo'shilib yagona glial parda bilan o'raladi. Dastlab neyron tanasining cho'zilgan qismi (o'simalarning asosi) kalta bo'ladi, vaqt o'tishi bilan u o'sib, neyron tanasini bir necha marta o'rab oladi va ba'zan ko'ptokcha hosil qiladi. Psevdounipolyar neyronlarning shakllanish jarayoniga doir boshqa fikrlar ham mavjud: akson dendrit shakllanganidan so'ng neyron tanasining cho'zilgan qismidan o'sib chiqadi. Hujayraning akson va dendritlari tugun ichida va uning tashqarisida neyrolemmotsitlardan tashkil topgan parda bilan qoplangan. Orqa miya tugunlari neyronlarining tanalari mantiya gliotsitlari, yo'ldosh hujayralar, satellit hujayralar yoki tugun gliotsitlari (gliocyti ganglii), deb ataluvchi hujayralar qavati bilan o'ralgan. Ular neyron tanasini hamma tomondan o'rab turadi va dumaloq yadro tutadi. Neyron tanasining glial pardasi tashqaridan nozik tolali biriktiruvchi to'qimadan iborat parda bilan o'ralgan. Ushbu pardaning hujayralari o'zlarining oval shaklidagi yadrolari bilan ajralib turadi.



**Rasm 9.3.** Orqa miya nerv (sensor) tuguni.

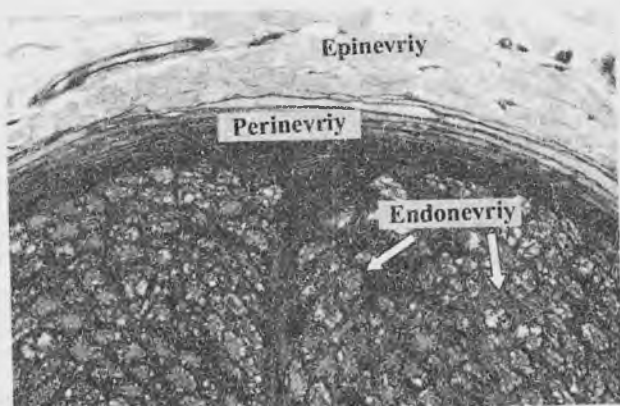
- 1 – orqa ildiz;
- 2 – orqa miya tuguni;
- 2.1 – biriktiruvchi kapsula;
- 2.2 – sezuvchi psevdounipolyar neyronlarning tanachalar,
- 2.3 – nerv tolalari,
- 3 – oldingi ildiz,
- 4 – orqa miya nervi

## Periferik nervlar

Periferik nerv sistemasida nerv tolalari tutamlarga to'planib, nervlarni yoki nerv stvollarini hosil qiladi. Nervlar bosh va orqa miyadagi markazlar orasidagi, sezgi a'zolar va effektor a'zolar (mushaklar, bezlar va h.k.) o'rtasidagi aloqalarni ta'minlaydi. Periferik nervlar mielinli va mielinsiz nerv tolalari, qon tomirlari tutgan biriktiruvchi to'qimali pardalardan tashkil topgan. Ba'zi nervlarda bitta-yarimta nerv hujayralari va mayda tugunlar uchraydi. Nervning ko'ndalang kesmasida nerv tolalarining o'q silindrlari va ularni o'rab turgan glial pardalarni kesimlari ko'rinadi. Nerv stvoli tarkibidagi har bir nerv tolasi orasida siyrak tolali biriktiruvchi to'qimaning yupqa qatlami – *endonevriy* (endoneurium) joylashadi. Nerv tolalarining alohida tutamlari *perinevriy* (perineurium) bilan o'ralgan. Perinevriy zich joylashgan hujayralar va ingichka fibrillalarning navbatma-navbat yotgan qavatlaridan tashkil topgan. Yo'g'on nervlarning perinevriysida bunday qavatlar soni 5–6 taga etadi. Fibrillalar nerv tolalari bo'ylab bo'ylama yo'nalgan. Nerv stvolini tashqi tomondan fibroblastlar, makrofaglar va yog' hujayralariga boy bo'lgan zich biriktiruvchi to'qimadan iborat bo'lgan umumiy parda – *epinevriy* (epineurium) o'rab turadi. Nervning biriktiruvchi to'qimali pardalari qon va limfa tomirlari, nerv oxirlariga boy. Epinevriyga tolaning butun uzunligi bo'ylab bir-biri bilan anasto-mozlar hosil qiluvchi qon tomirlari keladi. Epinevriydan arteriyalar perinevriyga va endonevriyga kirib boradi.

Periferik nervlar markaziy nerv sistemasiga boruvchi va undan ketuvchi afferent va efferent nerv tolalaridan iborat. Afferent tolalar organizmning turli sohalaridan va tashqi muhitdan olingan ma'lumot larni markaziy nerv sistemasiga yetkazadi. Efferent tolalar esa impuls larni markaziy nerv sistemasining markazlaridan ushbu markazlar tomonidan boshqariladigan ishchi a'zolariga uzatadi. Faqat sezuvchi nerv tolalaridan tashkil topgan sezuvchi nervlar va faqat impulslarni ishchi a'zolariga olib boruvchi harakatlantiruvchi nervlar farqlanadi. Ko'pchilik nervlar esa aralash nervlar bo'lib, ularda sezuvchi va harakatlantiruvchi tolalar bo'ladi, bunday nervlar ham mielinli, ham mielinsiz nerv tolalarini tutadi.





**Rasm 9.4.** *Nervning ko'ndalang kesimi*  
 Nerv va siyrak tolali shakllanmagan biriktiruvchi  
 to'qima munosabatlariga e'tibor bering

### Orqa miya

Orqa miya (medulla spinalis) umurtqa pog'onasi kanali ichida joylashgan. Uning uzunligi 41–45 sm bo'lib, 31–32 juft oldingi va shuncha orqa shoxlari bo'ladi. Orqa miyaning o'zaro anatomik va funksional bog'liq bo'lgan oldingi va orqa shoxlarini tutgan qismlari segment, deb ataladi. Orqa miyaning bo'yin qismi 8 segmentdan, ko'krak qismi 12 segmentdan, bel qismi 5 segmentdan, dumg'aza qismi 5 segmentdan, dum qismi 1–2 segmentdan iborat.

### Tuzilishi

Orqa miya bir-biridan oldingi tomondan chuqur oldingi yoriq, orqa tarafdin orqa oraliq to'siq bilan chegaralangan ikkita simmetrik bo'laklardan tuzilgan. Orqa miyaning yangi preparatlarida oddiy ko'z bilan uning moddasi bir xil emasligi ko'rinadi. A'zoning ichki tomoni to'qroq bo'lib, kulrang moddadan (substantia grisea) iborat. Orqa miyaning tashqi tomonida ochroq bo'lgan oq modda (substantia alba) joylashadi (rasm 9.5). Orqa miyaning ko'ndalang kesmasida kulrang modda "N" harfi yoki kapalak shaklida ko'rinadi. Kulrang moddaning turtib chiqqan

joylari shoxlar, deb ataladi. Oldingi yoki ventral (cornu ventrale), orqa yoki dorsal (cornu dorsale), 8-bo'yin va 3-bel segmentlari sohasida yon yoki lateral (cornu laterale) shoxlar tafovut qilinadi.

Orqa miyaning kulrang moddasi neyronlar tanasidan, mielinli va ingichka mielinli nerv tolalaridan hamda neyroglıyadan tashkil topgan. Kulrang moddaning oq moddadan farq qiladigan asosiy tarkibiy qismi bo'lib multipolyar neyronlar hisoblanadi. Kattaligi, nozik tuzilishi va funksional ahamiyatiga ko'ra o'xshash neyronlar kulrang moddada to'p-to'p bo'lib joylashadi, ular yadrolar deb ataladi.

**Orqa miya kulrang moddasi** neyronlari ichida ildizcha hujayralar, ichki hujayralar va tutamli hujayralar farqlanadi. Ildizcha hujayralar (neurocytus radiculatus)ga orqa miyaning barcha motoneyronlari kiradi. Ularning tanalari oldingi shoxlarda, yon shoxlardagi vegetativ markazlarda (lateral -oraliq yadro va orqa miyaning pastki segmentlarida – medial oraliq yadro da) joylashadi. aksonlari esa oldingi ildizcha tarkibida chiqib, orqa miya nervlarining harakatlantiruvchi qismini tashkil qiladi. Ichki hujayralar (neurocytus internus) ning o'simtalari orqa miyaning bir segmenti sohasida kulrang moddadan tashqariga chiqmaydi va sinapslar hosil qilib tugaydi. Ular assotsiativ neyronlar hisoblanadi. Tutamli hujayralar (neurocytus funicularis) ning aksonlari tolalarning alohida tutamlari shaklida o'sha yoki qarama-qarshi tomondagi oq moddaga o'tib, pastga tushadi yoki yuqoriga ko'tariladi hamda impulslarni orqa miyaning muayyan segmentlaridan uning boshqa segmentlari va bosh miyaning tegishli markazlariga olib boruvchi o'tkazuvchi yo'llarni hosil qiladi.

Orqa miyaning kulrang moddasi uch xil multipolyar neyronlardan tashkil topgan. Neyronlarning birinchi turi filogenetik jihatdan eng qadimgisi bo'lib, kam sonli, to'g'ri va kuchsiz shoxlangan dendritlarga ega (izodendritik tip). Bunday neyronlar oraliq zonada ko'pchilikni tashkil qiladi hamda oldingi va orqa shoxlarda uchraydi. Neyronlarning ikkinchi turi ko'p sonli kuchli shoxlangan dendritlar tutadi, ular o'zaro chatishib "koptokchalar" hosil qiladi (idiodendritik tip). Ular oldingi shoxlarning harakatlantiruvchi yadrolari hamda orqa shoxlar (jelatinasi

mon modda yadrolari, Klark yadrosi) uchun xosdir. Neyronlarning uchinchi turi dendritlarining rivojlanish darajasiga ko'ra birinchi va ikkinchi tur neyronlari o'rtasida oraliq o'rinni egallaydi. Ular oldingi (dorsal qismi) va orqa (ventral qismi) shoxlarda, orqa shoxning xususiy yadrosida joylashgan.

Orqa shoxlarda g'ovak zona, jelatinasimon modda, orqa shoxning xususiy yadrosi va ko'krak (Klark yadrosi) yadrolari farq qilinadi. Orqa va yon shoxlar o'rtasida kulrang modda tasmalar hosil qilib oq moddaga botib kirishi natijasida uning to'rsimon tuzilma nomini olgan, to'rga o'xshash yumshoq qismi hosil bo'ladi.

Orqa shoxlarning g'ovak zonasi keng tarmoqli glial sinch bo'lib, unda ko'p miqdorda mayda oraliq neyronlar bor.

Jelatinasimon moddada glial elementlar ko'pchilikni tashkil qiladi. Bu erda nerv hujayralari juda kam va mayda bo'ladi.

Orqa shoxlar diffuz joylashgan oraliq hujayralarga boy. Ular mayda multipolyar assotsiativ va komissural hujayralar bo'lib, ularning aksonlari orqa miya kulrang moddasining o'sha tomoni (assotsiativ hujayralar) yoki qarama-qarshi tomoni (komissural hujayralar) ichida tugaydi.

G'ovak zona va jelatinasimon modda neyronlari hamda oraliq hujayralar mahalliy reflektor Yoyini tutashtirib, orqa miya tugunlarining sezuvchi neyronlari va orqa miya oldingi shoxlarining harakat lantiruvchi neyronlari o'rtasidagi aloqalarni ta'minlaydi.

Orqa shox ning o'rtasida orqa shoxning xususiy yadrosi joylashadi. U oraliq neyron lardan tashkil topgan. Ushbu hujayralarning aksonlari oldingi oq to'siq orqali orqa miyaning qarama-qarshi tomonidagi oq moddaning yon ustuncha siga o'tadi, bu erda ventral orqa miya-miyacha va orqa miya-talamik o'tkazuvchi yo'llari tarkibiga qo'shiladi va miyacha hamda ko'ruv do'mbog'i tomon yo'naladi (rasm 9.5).



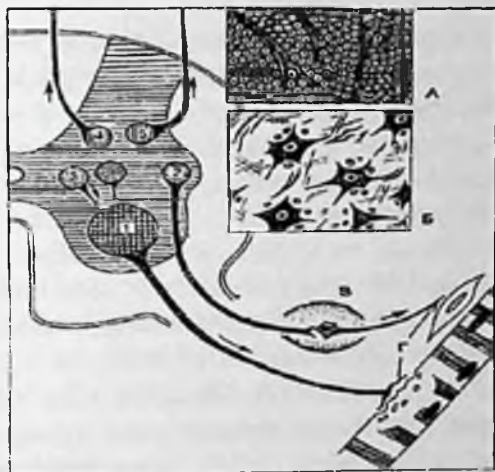
yadro tutadi. Yon shoxdagi yadrolarning hujayralari kabi bu neyronlar ham ildizcha hujayralar bo'lib, ularning aksonlari oldingi ildizchalar nerv tolalarining asosiy qismini tashkil qiladi. Aralash orqa miya nervlari tarkibida ular periferiyaga yo'naladi va skelet mushaklarida harakat nerv oxirlarini hosil qiladi. Ushbu yadrolar somatomotor markazlardir. Oldingi shoxlarda harakat neyronlarining medial va lateral guruhleri yaqqol farqlanadi. Medial guruh hujayralari tana va umurtqa mushaklari ishini boshqaradi va orqa miyaning butun uzunligi bo'ylab yaxshi rivojlangan. Lateral guruh bo'yin hamda bel sohasidagi bo'rtmalarda joylashadi va qo'l hamda oyok mushaklarini innervatsiya qiladi. Funksional ahamiyatiga ko'ra motoneyronlar uch guruhga bo'linadi: yirik  $\alpha$ -motoneyronlar, mayda  $\alpha$ -motoneyronlar va  $\gamma$ -motoneyronlar. Bulardan tashqari, oldingi shoxlarda tormozlovchi va assotsiativ hujayralar ham mavjud. Yirik  $\alpha$ -motoneyronlar na faqat oldingi shoxlardagi, balki butun orqa miyadagi eng yirik neyronlardir. Bu oldingi shoxlarni orqa shoxlardan ajratish mumkin bo'lgan asosiy belgilardan biridir. Yirik alfa-motoneyronlar skelet mushaklarining keskin qisqarishini ta'minlaydi, ixtiyoriy va shartsiz-reflektor harakatlarda ishtirok etadi. Mayda alfa-motoneyronlar bosh miyaning po'stloq osti markazlari nazoratida bo'ladi va beixtiyor yoki anglab olinmagan (shu jumladan, shart li reflektor) harakatlarni, bundan tashqari mushaklar tonusini ta'min laydi.

Gamma-motoneyronlar retikulyar formatsiya tomonidan boshqariladi va nerv-mushak urchug'lari tarkibidagi intrafuzal mushak tolalarining efferent innervatsiyasini amalga oshiradi, mushak tolalarining sekin qisqarishida ishtirok etadi.

Oldingi shoxlarning to'rtinchi neyronlari Renshou hujayralari bo'lib, ular tormozlovchi neyronlar hisoblanadi. Ular signallarni motoneyronlardan qabul qiladi va, ushbu signallar haddan ortiq bo'lganda, qarama-qarshi aloqalar prinsipiga ko'ra motoneyronlarni tormozlaydi.

Nihoyat, oldingi shoxlarda, Kaxalning interstitsial yadrosi tarkibida assotsiativ hujayralar ham mavjud. Ular orqa miya turgunlari ning sezuvchi neyronlaridan signallarni oladi va bir nechta qo'shni seg mentlarning motoneyronlariga uzatadi (rasm 9.6).





**Rasm 9.6. Orqa miya tuzilishi (sxema).**

- 1 – oldingi shoh motoneyroni
- 2 – lateral oraliq yadro (vegetativ)
- 3- medial oraliq yadro (vegetativ)
- 4 – dorsal yadro
- 5 – orqa shoh xususiy yadrosi

**Orqa miyaning neyrogliyasi.** Orqa miya kanali endimogliya bilan qoplangan, u orqa miya suyuqligini hosil qilishda va aylanishida ishtirok etadi. Ependimotsitlarning periferik oxiridan bitta uzun o'simta chiqadi va orqa miyaning barcha qavatlaridan o'tib, uning tashqi chegaralovchi membranasi tarkibiga kiradi.

Kulrang modda sinchining asosiy qismini protoplazmatik va tolali astrotsitlar tashkil qiladi. Tolali astrotsitlarning o'simtalari kulrang moddadan tashqariga chiqadi va birlashtiruvchi to'qima elementlari bilan birgalikda oq moddada to'siqlarni hamda qon tomirlar atrofidagi va orqa miyaning yuzasidagi glial pardalarni hosil qilishda ishtirok etadi. Oligodendrogliya hujayralari nerv tolalarining pardalari tarkibiga kiradi. Mikroglia orqa miyaga qon tomirlarining unga o'sib kirishi orqali tushadi va kulrang hamda oq moddaga tarqaladi.

**Orqa miyaning oq moddasi** bo'ylama yo'nalgan, asosan mielinli nerv tolalari va neyrogliyaning yig'indisidan iborat.

Nerv sistemasining turli qismlarini bir-biri bilan bog'lab turuvchi nerv tolalarining tutamlari orqa miyaning o'tkazuvchi yo'llari, deb ataladi. Kulrang moddaning shoxlari va glial to'siqlar oq moddani uch juft: orqa, yon va oldingi ustunchalarga ajratadi. Orqa ustunchalar bir-biridan orqa to'siq bilan ajralgan va asosan yuqoriga ko'tariluvchi yo'llardan iborat. Yon ustunchalarda yuqoriga ko'tariluvchi va pastga tushuvchi tolalar deyarli teng miqdorda bo'ladi. Oldingi ustunchalar o'rtasida chuqur oldingi yoriq bo'lib, ushbu ustunchalar tarkibidagi o'tkazuvchi yo'llar asosan pastga tushuvchi yo'llar hisoblanadi.

**Yoshga ko'ra o'zgarishlari.** Chaqaloqlarda orqa miya nerv tizimining boshqa qismlariga nisbatan yaxshi rivojlangan. Tug'ilishiga yaqin orqa miya kanali erkin yuzasi kiprik tutuvchi ependimotsitlar bilan qoplanadi. Bu kipriklar 5 yoshga kelganda yo'qoladi. Makro va mikrogliallar shakllanishi 6 oylikda tugaydi. Chaqaloqlarda orqa miyaning hamma yadrolari mavjud bo'lib, neyrotsitlari mayda, ular pigment tutmaydilar. Chaqaloqlar nerv tolalarining mielin lanishini kattalarga qaraganda ancha sust bo'ladi. Mielinizatsiya jarayoni 2-3 yoshga kelib yakunlanadi. Afferent tolalarda bu jarayon efferent tolalarga nisbatan tez boradi. Piramida yo'li tolalari 2-3 oylikda katta yoshdagilarga o'xshab qoladi. Yon tutam tolalari mielinizatsiyasi 4 yoshga kelib yakunlanadi.

Spinal gangliylar organizmning ko'p qismidan sezgi impulslarini orqa miyaga olib keladi. Shuning uchun uning jaroxati tashkaridan keladigan sezgini pasaytirishi yoki umuman o'tkazmasligi mumkin. Orqa miyada ko'p orttirilgan yoki tug'ma kasalliklar uchraydi. Tug'ma kasalliklar ko'proq nerv nayining taraqqiyoti bilan bog'liqdir. Bolalarda ko'p vaqt orqa miya churrasi uchraydi.

Katta odamda spinal suyuklik miqdori 150ml atrofida bo'ladi va har 4-7 soatda yangilanib turadi. Bir sutkada 500 ml gacha suyuklik ishlanadi. Suyuqlik tarkibida natriy, xlor, kaliy elementlari ko'p bo'ladi. Suyuqlik ko'prok to'r kavatda so'riladi.

## Bosh miya

Bosh miya nerv nayining oldingi (kranial) bo'limidan taraqqiy etadi. Dastlab kranial bo'lim tortmalar yordamida uchta: oldingi, o'rta va orqa pufakchalarga bo'linadi. So'ngra bir nechta qo'shimcha bo'ylama burmalar paydo bo'lib, oldingi va orqa pufakchalarning har birini ikkitadan qismga ajratadi. Natijada, bosh miyaning bo'lajak bo'limlari soniga mos ravishda beshta miya pufakchalari hosil bo'ladi. Ushbu bo'limlarning nerv to'qimasi pufakchalar devorining materialidan shakllanadi. Pufakchalar bo'shlig'ining o'lchamlari esa nisbatan kichrayib, ular bosh miya qorinchalari va silviy vodoprovodiga aylanadi.

Bosh miyada kulrang va oq moddalar tafovut qilinadi, lekin bu ikkala tarkibiy qismlarning bo'linishi orqa miyaga qaraganda ancha murakkab. Bosh miya kulrang moddasining ko'pchilik qismi katta yarim sharlar va miyachaning yuzasida ularning po'stlog'ini hosil qilib joylashadi. Kamchilik qismi oq moddaning ichida joylashib, miya o'zagining ko'p sonli yadrolarini hosil qiladi.

## Miya o'zagi yoki stvoli

Miya o'zagi tarkibiga uzunchoq miya, ko'prik, miyacha hamda o'rta va oraliq miyalarning tuzilmalari kiradi. U oq moddadan va uning turli sohalarida joylashgan neyronlar to'plami bo'lgan kulrang modda orolchalari – yadrolardan iborat. Kulrang moddaning barcha yadrolari faoliyatiga ko'ra harakatlantiruvchi, sezuvchi va assotsiativ guruhlariga bo'lingan multipolyar neyronlardan tashkil topgan. Miya o'zagining mukammal tuzilishi va o'tkazuvchi yo'llari normal anatomiya va nevrologiya kurslarida batafsil bayon qilingan. Miya o'zagida kalla nervlarining yadrolari va oraliq (o'zgartiruvchi) yadrolar farq qilinadi.

Kalla nervlari yadrolariga uzunchoq miyaning til osti, qo'shimcha, adashgan, til-yutqin, dahliz-chig'anoq nervlarining, ko'prikning yuz va uch boshli nervlarining yadrolari kiradi. Oraliq yadrolarga uzunchoq miyaning pastki qo'shimcha medial va orqa qo'shimcha oliva yadrolari; ko'prikning yuqori oliva yadrosi, trapetsiyasimon tana yadrosi, lateral ilmoq yadro; miyachaning

tishsimon yadrosi, po'kaksimon yadrosi, chodirning yadrosi, sharsimon yadrosi; o'rta miyaning qizil yadrosi va boshqalar kiradi.

**Uzunchoq miya.** Uzunchoq miyada, aksariyat, uning IV qorinchaning tubini hosil qiluvchi dorsal qismida, yuqorida sanab o'tilgan sezuvchi va harakatlantiruvchi kalla nervlarining yadrolari joylashgan. Oraliq yadrolardan pastki olivalarni aytib o'tish lozim. Ular aksonlari miyacha va ko'ruv do'mbog'ining neyronlari bilan sinaptik bog'lanishlar hosil qiluvchi yirik multipolyar nerv hujayralari tutadi. Pastki olivalarga miyacha, qizil yadro, retikulyar formatsiya va orqa miyadan tolalar keladi, ular bilan pastki oliva neyronlari o'ziga xos tolalar orqali bog'langan. Uzunchoq miyaning markaziy qismida bosh miyaning muhim koordinatsiya apparati – retikulyar formatsiya (to'rsimon tuzilma) joylashadi.

**Retikulyar formatsiya** (to'rsimon tuzilma) orqa miyaning yuqori qismida boshlanadi va uzunchoq miya orqali ko'prik, o'rta miya, ko'ruv do'mbog'ining markaziy qismi, gipotalamus va ko'ruv do'mbog'i bilan qo'shni bo'lgan boshqa sohalarga cho'zilib ketadi. Retikulyar formatsiyada turli tomonga yo'nalgan ko'p sonli nerv tolalari birgalikda to'r hosil qiladi. Ushbu to'rda multipolyar neyronlarning mayda guruhlari joylashadi. Neyronlar turli kattalikda bo'lib, juda kichik neyronlardan tortib, juda yirik hujayralar ham mavjud. Mayda neyronlar ko'pchilikni tashkil qiladi va retikulyar formatsiyaning o'zida juda ko'p birikishlar hosil qiluvchi kalta aksonlar tutadi. Yirik neyronlarning o'ziga xosligi shundaki, ularning aksonlari ko'pincha bifurkatsiyalar hosil qilib, birinchisi pastga, orqa miyaga va ikkinchisi yuqoriga. ko'ruv do'mbog'i yoki oraliq miyaning boshqa bazal sohalariga va katta yarim sharlarga ketuvchi tarmoqlarlarga ajraladi.

Retikulyar formatsiya orqa miya-retikulyar trakti, vestibulyar yadro, katta yarim sharlar po'stlog'i, ayniqsa, uning harakatlantiruvchi markazi, gipotalamus va boshqa shu kabi juda ko'p man'balardan sezuvchi tolalar oladi. Retikulyar formatsiya murakkab reflektor markaz bo'lib, markaziy nerv sistemasining turli bo'limlari faolligining dastlabki darajasiga javob beradi, ularni ko'taradi yoki pasaytiradi. Bunda, chunonchi, gamma-motoney-



ronlarga ta'sir qilish orqali skelet mushaklarining tonusi va stereotip harakatlar, masalan, nafas olish nazorat qilinadi.

Yuqorida qayd qilinganlar ko'rsatadiki, nafas markazi yo retikulyar formatsiyaning bir qismi hisoblanadi yoki uning nazorati ostida bo'ladi va uzunchoq miyada joylashadi. Nafas markazi ikki xil: inspirator (nafas oluvchi) va ekspirator (nafas chiqaruvchi) neyronlardan tashkil topgan. Neyronlarning unisini ham, bunisini ham aksonlari orqa miyaga, nafas mushaklari – diafragma va qovurg'alararo mushaklarni innervatsiya qiluvchi motoneyronlarga boradi. Nafas markazining neyronlari avtomatizmga ega bo'lib, nafas olish va nafas chiqarishni muntazam galma-galligini ta'minlaydi. Ushbu neyronlarning faolligiga ko'pchilik tuzilmalar va omillar ta'sir qiladi. Eng avvalo, bu qondagi  $\text{CO}_2$ ,  $\text{O}_2$  va vodorod ionlari miqdorini sezuvchi xemoretseptorlardir. Ma'lumki, ushbu parametrlarni o'zgarishi nafas olishning tezligi va chuqurligiga ta'sir qiladi. Nafas markaziga adashgan nervning yaqin joylashgan yadrolari ham ta'sir qiladi. Chunonchi, o'pka alveolarida mexanoretseptorlar bo'lib, nafas olganda ulardan signallar adashgan nerv (n. vagus) ning sezuvchi tolalari orqali nafas markazi neyronlariga keladi va ularning faolligini o'zgartiradi. Nihoyat, nafas markaziga markaziy nerv sistemasini boshqa bo'limlarining (katta yarim sharlari po'stlog'i, gipotalamus, varoliy ko'prigi) ayrim sohalari ham ta'sir qiladi. Masalan, bu nafas olishni ixtiyoriy boshqarishni hamda nafas olishning nutq va odamning ruhiy (emotsional) holatiga avtomatik tarzda moslashishini ta'minlaydi.

Uzunchoq miya tuzilmalari orasida to'rt juft (IX–XII) pastki kalla nervlarining yadrolari, shu jumladan, parasimpatik nerv sistemasining asosan adashgan nervga (X juft) tegishli bo'lgan yadrolari joylashgan. Ushbu yadrolar tomirlar tonusini, bronxlarni, yurak ishini va boshqa vegetativ faoliyatlarni boshqaradi. Uzunchoq miyada oq modda asosan ventrolateral sohani egallaydi. Mielinli nerv tolalarning asosiy tutamlari uning ventral qismida yotgan kortiyo-spinal tutamlar (uzunchoq miya piramidalari) dan iborat. Uning yon sohalarida orqa miya-miyacha yo'lining tolalaridan hosil bo'lgan arqonsimon tanalar joylashadi. Bu erdan



tolalar miyachaga boradi. Ponasimon va ingichka tutamlar yadrolari neyronlarining aksonlari ichki Yoysimon tolalar shaklida retikulyar formatsiyani kesib o'tadi, o'rta chiziqda chok hosil qilib kesishadi va ko'ruv do'mbog'iga yo'naladi.

Shunday qilib, hajmi uncha katta bo'lmagan uzunchoq miyada juda ko'p muhim markazlar va o'tkazuvchi yo'llar to'plangan. Shu sababli uning shikastlanishi hayot uchun o'ta havflidir.

**Ko'prik dorsal** (qopqog) va ventral qismlarga bo'linadi. Dorsal qismida uzunchoq miyaning o'tkazuvchi yo'llari, V-VII juft kalla nervlarining yadrolari, ko'prikning retikulyar format-siyasi joylashadi. Ventral qismida ko'prikning xususiy yadrolari va piramida yo'lining bo'ylama yo'nalgan tolalari joylashgan. Ko'prik yadrolari multipolyar neyronlardan tuzilgan bo'lib, turli yadrolarda ularning kattaligi va shakli turlichadir. Ko'prikning orqa qismini oraliq yadrolariga yuqori oliva yadrosi, trapetsiyasimon tana yadrosi va lateral ilmoq yadrosi kiradi. Chig'anoqsimon tugun neyronlarining aksonlari uzunchoq miyaning oldingi va orqa chig'anoqsimon yadrolarida tugaydi. Oldingi chig'anoqsimon yadro neyronlarining aksonlari yuqori oliva yadrosida va trapetsiyasimon tana yadrolarida tugaydi. Yuqori oliva yadrosi, orqa chig'anoqsimon yadro, trapetsiyasimon tana yadrolari hujayralarining aksonlari lateral ilmoqni hosil qiladi. Uning tarkibiga lateral ilmoq yadrosi neyronlari va ularning o'simtalari ham kiradi. Lateral ilmoq birlamchi eshituv markazlari – o'rta miya tomining pastki tepaligida va medial tirsakli tanada tugaydi.

**O'rta miya** o'rta miyaning tomidan (to'rt tepalik), o'rta miya qopqog'idan, qora modda va miya oyoqchalaridan tuzilgan. To'rt tepalik tomining plastinkasidan, ikkita rostral (yuqori) va ikkita kaudal (pastki) tepachalardan tashkil topgan. Rostral tepachalar (ko'ruv analizatorining tarkibiy qismi) neyronlarning qavatmaqavat joylashganligi bilan ajralib turadi, kaudal tepachalar (eshituv analizatorining tarkibiy qismi) yadro tarzida tuzilgan. O'rta miya qopqog'ida 30 ga yaqin yadrolar, shu jumladan, qizil yadro joylashgan. Qizil yadro yirik hujayrali va mayda hujayrali qismlardan tashkil topgan. Yirik hujayrali qismi oxirgi miyaning bazal gangliyalardan impulsni oladi va signallarni rubrospinal

trakt orqali orqa miyaga, rubrospinal trakt kollaterallari orqali esa retikulyar formatsiyaga uzatadi. Qizil yadroning mayda neyronlari miyacha-qizil yadro yo'li orqali miyachadan kelgan impulslar bilan qo'zg'aladi va retikulyar formatsiyaga impulslar yuboradi. Qora modda, deb atalishining sababi uning mayda urchug'simon neyronlarida melanin bo'ladi. Miya oyoqchalari katta yarim sharlardan kelgan mielinli tolalardan hosil bo'lgan.

**Oraliq miya.** Oraliq miyaning asosiy qismi ko'ruv do'mbog'idan iborat. Undan ventral tomonda mayda neyronlarga boy bo'lgan gipotalamik soha joylashgan. Ko'ruv do'mbog'i bir-biridan oq moddaning yupqa qatlamlari bilan ajralib turgan ko'pgina yadrolar tutadi. Yadrolar o'zaro assotsiativ tolalar bilan bog'langan. Talamik sohaning ventral yadrolarida yuqoriga ko'tariluvchi sezuvchi yo'llar tugaydi. Ulardan nerv impulslari po'stloqqa uzatiladi. Nerv impulslari bosh miyadan ko'ruv do'mbog'iga ekstramiramidal harakatlantiruvchi yo'llar orqali keladi. Yadrolarning kaudal guruhida (ko'ruv do'mbog'ining yostiqlashi) ko'ruv yo'lining tolalari tugaydi.

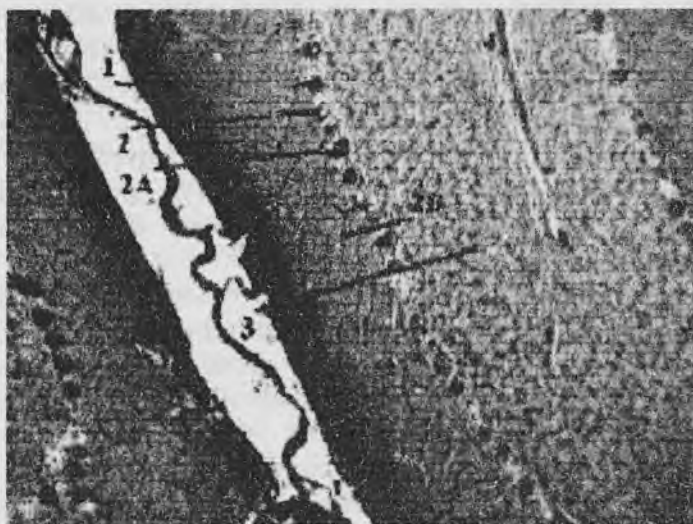
Gipotalamik soha bosh miyaning harorat, qon bosimi, suv, yog' almashinuvi va boshqalarni boshqaruvchi muhim vegetativ markazidir. Gipotalamik soha odamda 7 guruh yadrolardan tashkil topgan. Gipotalamus haqidagi batafsil ma'lumot "Endokrin sistema" bobida keltirilgan.

### **Miyacha**

Miyacha anglab olinmagan propriotseptiv va vestibulyar sezuvchanlikning bosh analizatori hisoblanadi, aynan u harakatning avtomatik koordinatsiyasiga va muvozanatni saqlashga javob beradi. Miyacha (cerebellum) uzunchoq miya va ko'priknig ustida joylashadi. U miya o'zagi bilan afferent va efferent o'tkazuvchi yo'llar orqali bog'langan. Ushbu yo'llar yig'ilib, miyachaning uch juft oyoqchalarini hosil qiladi. Miyachaning yuzasida egat va burmalar juda ko'p bo'lib, ular miyacha yuzasini ancha oshiradi (kattalarda 975–1500 sm<sup>2</sup>). Perpendikulyar kesmalarda egat va pushtalar miyachaga xos bo'lgan "hayot daraxti" ("arbor vitae") ko'rinishini hosil qiladi. Miyachada kulrang moddaning

asosiy qismi tashqarida joylashadi va uning po'stlog'ini tashkil qiladi. Kulrang moddaning kamchilik qismi markaziy yadrolar sifatida oq moddaning ichida chuqur yotadi. Har bir burmaning markazida oq moddaning yupqa qatlami mavjud bo'lib, u ustidan yaxlit po'stloq hosil qiluvchi kulrang modda qavatini bilan qoplangan (rasm 9.7).

Miyachaning po'stlog'ida uch qavat: tashqi molekulyar (*stratum moleculare*), o'rta ganglionar yoki noksimon neyronlar (*stratum neuronum piriformium*) va ichki donador (*stratum granulosum*) qavatlar farq qilinadi (rasm 9.7).



**Rasm 9.7.** Miyachaning kulrang moddasi (po'stlog'i).

1. Molekulyar kavat
2. Ganglionar kavat
3. Donador kavat

**Ganglionar qavat** qat'iy bir qator bo'lib joylashgan noksimon neyronlar (*neuronum piriforme*, Purkine hujayralari) dan tashkil topgan. Ularning yirik ( $60 \times 35$  mkm) noksimon tanasidan, odatda 2–3 ta dendrit chiqib, darhol to'g'ri burchak hosil qilib egiladi va ma'lum masofada burma yuzasiga parallel

joylashadi (rasm 9.8). Dendritlar juda ko'p shoxchalar berib, molekulyar qavatni teshib o'tadi va o'rmlavchi tolalar hamda donacha hujayralar aksonlari bilan sinapslar hosil qiladi. Dendritlarning hamma shoxchalari bitta tekislikda, burmalar yo'nalishiga perpendikulyar joylashadi, shu sababli burmalarning ko'ndalang va bo'y lama kesmalarida noksimon hujayralarning dendritlari turlicha ko'rinadi. Purkine hujayralari tanasining ostki qismidan akson chiqib, miyacha po'stlog'ining donador qavati orqali oq moddaga o'tadi va miyacha yadrolarining neyronlari bilan sinapslar hosil qilib tugaydi. Donador qavat ichida ushbu aksonlardan kollaterallar ketadi, ular ganglionar qavatga qaytib, qo'shni Purkine hujayralarining tanalari va dendritlarining pastki tarmoqlari bilan sinapslar hosil qiladi.

**Molekulyar qavat** asosan ikki xil: savatsimon va yulduzsimon neyronlar tutadi. Savatsimon neyronlar (neuronum corbiferum) molekulyar qavatning pastki 1/3 qismida joylashadi. Ular nog'o'g'ri shakldagi mayda (10–12 mkm) neyronlardir. Ularning uzun ingichka dendritlari asosan burmalarga ko'ndalang tekislikda tarmoqlanadi. Uzun aksonlari doimo burmalarga nisbatan ko'ndalang va noksimon neyronlar ustidagi yuzaga parallel yo'naladi. Ular butun uzunligi bo'ylab pastga, noksimon neyronlar tanasiga tushuvchi kollaterallar beradi. Kollaterallar boshqa tolalar bilan birgalikda Purkine hujayralarining tanasini zich o'rab, o'ziga xos tuzilma – nerv tolalarining savatchasini (corbis neurofibrarum) hosil qiladi. Savatsimon hujayralarning o'simalari molekulyar qavatdan tashqariga chiqmaydi. Savatsimon neyronlarning faollashuvi noksimon neyronlarni tormozlaydi.

Yulduzsimon neyronlar (neuronum stellatum) savatsimon hujayralardan yuqorida joylashadi va ikki xil bo'ladi. Mayda yulduzsimon neyronlar ingichka, kalta dendritlar va noksimon hujayralarning dendritlarida sinapslar hosil qiluvchi kam tarmoqlangan aksonlarga ega. Yirik yulduzsimon neyronlar maydalaridan farqli o'laroq, uzun va kuchli shoxlangan dendrit hamda aksonlar tutadi. Ularning aksonlarini shoxchalari noksimon

hujayralarning dendritlari bilan bogʻlanadi, lekin ayrim shoxchalar noksimon hujayralarning tanalarigacha etib boradi va savatchalar tarkibiga qoʻshiladi. Molekulyar qavatning savatsimon va yulduzsimon neyronlari oraliq neyronlarning yagona sistemasini hosil qiladi va burmalarga koʻndalang boʻlgan tekislikda noksimon neyronlarning tanasi va dendritlariga tormozlovchi nerv impulslarini uzatadi.

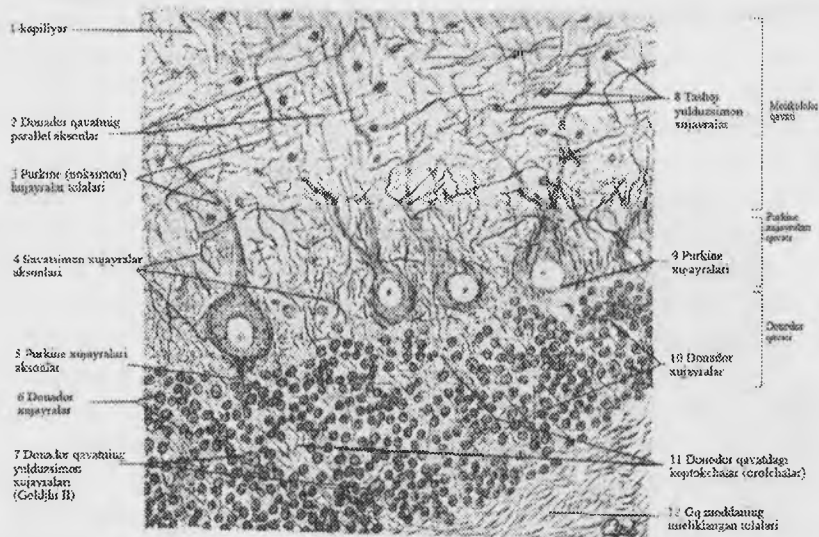
**Donador qavat** neyronlarga juda boy. Donador qavatni hosil qiluvchi asosiy hujayralar – donachalar yoki donacha neyronlar (*neuronum granuloformis*), deb ataladi. Ularning sitoplazmasi kam, kichik (5–8 mkm) perikarioni dumaloq va nisbatan yirik yadro bilan toʻlib turadi. Hujayraning tanasidan 3–4 ta kalta dendrit chiqadi va shu qavatning oʻzida qushlarning panjasiga oʻxshab shoxlanib tugaydi. Donacha neyronlarning dendritlari miyachaga kelgan qoʻzgʻatuvchi (afferent) moxsimon tolalar bilan sinaptik aloqaga kirib, “miyacha koptokchalari” (*glomerulus cerebellaris*), deb atalgan oʻziga xos tuzilmalarni hosil qiladi. Donacha hujayralarning aksonlari molekulyar qavatga etib boradi va erda T shaklida miyacha burmalari boʻylab poʻstloq yuzasiga parallel ravishda ikki tomonga yoʻnalgan ikkiga tarmoqqa ajraladi. Ushbu parallel tolalar katta masofani bosib oʻtib, koʻpgina noksimon hujayralar dendritlarining shoxchalarini kesib oʻtadi va ular bilan hamda savatsimon va yulduzsimon neyronlarning dendritlari bilan sinapslar hosil qiladi. Shunday qilib, donacha hujayralarning aksonlari moxsimon tolalardan olgan qoʻzgʻalishni uzoq masofadagi koʻpchilik noksimon hujayralarga uzatadi.

Miyachani donador qavati hujayralarining ikkinchi xili tormozlovchi yirik yulduzsimon Golji neyronlaridir (*neuronum stellatum magnum*). Ularning ikki: kalta aksonli va uzun aksonli turlari farq qilinadi. Kalta aksonli neyronlar (*neuronum stellatum breviaxonicum*) ganglionar qavatning yaqinida yotadi. Ularning shoxlangan dendritlari molekulyar qavatda tarqaladi va parallel tolalar – donacha hujayralarni aksonlari bilan sinapslar hosil qiladi. Aksonlari donador qavatga, miyacha koptokchalariga yoʻnaladi va moxsimon tolalar sinapslaridan oldinroqda donacha



hujayralar dendritlarining oxirgi shoxchalari bilan sinapslar hosil qilib tugaydi. Yulduzsimon neyronlarning qo'zg'alishi moxsimon tolalardan kelayotgan impulslarni to'sib qo'yishi mumkin. Uzun aksonli yulduzsimon neyronlarning (neuronum stellatum longiaxonicum) ba'zi birlari donador qavatda juda ko'p shoxlanuvchi dendritlar va oq moddaga chiquvchi aksonlar tutadi. Ushbu hujayralar miyacha po'stlog'ining turli sohalari o'rta-sidagi aloqalarni ta'minlaydi, deb taxmin qilinadi.

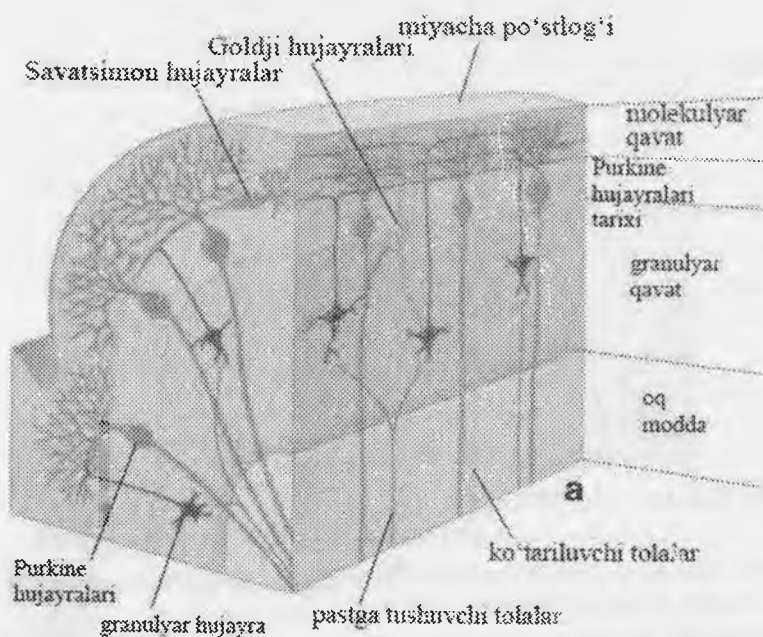
Hujayralarning uchinchi xilini urchuqsimon gorizontol neyronlar tashkil qiladi. Ular ko'proq donador va ganglionar qavatlar chegarasida joylashadi, kichkina cho'zinchoq tanasidan ikki tomonga, ganglionar va donador qavatlarida tugaydigan uzun gorizontol dendritlar ketadi. Ushbu hujayralarning aksonlari donador qavatda kollaterallar beradi va oq moddaga o'tib ketadi (rasm 9.8)



**Rasm 9.8.** Miyacha po'stlog' qavatidagi hujayralar joylashuvi

Miyachaning po'stlog'iga ikki xil: moxsimon va o'rmalovchi (lianasimon) afferent nerv tolalari keladi. Moxsimon tolalar oliva-miyacha hamda ko'prik-miyacha yo'llari tarkibida keladi va donacha hujayralar orqali bilvosita noxsimon hujayralarga

qo'zg'atuvchi ta'sir qiladi. Moxsimon tolalar miyachaning donador qavatining koptokchalarida donacha hujayralarning dendritlari bilan sinapslar hosil qilib tugaydi. Har bir tola ko'pgina miyacha koptokchalariga tarmoqlar beradi va har bir koptokcha juda ko'p moxsimon tolalardan tarmoqlar oladi. Donacha hujayralarning aksionlari molekulyar qavatning parallel tolalari orqali impulslarni noksimon, savatsimon, yulduzsimon neyronlarning, donador qavatning yirik yulduzsimon neyronlari-ning dendritlariga uzatadi. O'rmalovchi yoki linanasimon tolalar miyacha po'stlog'iga, aftidan, orqa miya-miyacha va dahliz-miyacha yo'llar bilan keladi. Ular donador qavatdan o'tib, noksimon neyronlarga jipslashadi va ularning dendritlari bo'ylab Yoyilib, ularning yuzalarida sinapslar hosil qilib tugaydi. O'rmalovchi tolalar qo'zg'alishni bevosita noksimon hujayralarga uzatadi. Noksimon hujayralarning degeneratsiyasi harakat koordinatsiyasini buzilishiga olib keladi (rasm 9.9).



**Rasm 9.9.** Miyacha neyronlarining o'zaro aloqasi (sxema).

Shunday qilib, miyacha po'stlog'iga kelayotgan qo'zg'atuvchi impulslar noksimon neyronlarga bevosita o'rmalovchi tolalar orqali, yoki donacha hujayralarning parallel tolalari orqali etib boradi. Tormozlash – molekulyar qavatning yulduzsimon va savatsimon neyronlari hamda donador qavatning yirik yulduzsimon neyronlarining vazifasi hisoblanadi. Molekulyar qavatning yulduzsimon va savatsimon neyronlarining aksonlari burmalarga ko'ndalang borib va noksimon hujayralar faoliyani tormozlab, ularning qo'zg'alishini po'stloqning tor diskret zonalar bilan chegaralab qo'yadi. Moxsimon tolalar, donacha hujayralar va parallel tolalar orqali qo'zg'atuvchi signallarning miyacha po'stlog'iga kelishi, donacha hujayralar dendritlarining oxirgi shoxlarida, qo'zg'atuvchi sinapslardan oldinroqda joylashgan tormozlovchi sinapslar tomonidan to'xtatib qo'yilishi mumkin. Miyacha po'stlog'idan po'stloq osti yadrolarga yuborilayotgan signallar tormozlovchi signallardir. Demak, Purkine hujayralarining aksonlari po'stloq osti yadrolar neyronlari bilan tormozlovchi sinapslar hosil qiladi. Bundan tashqari, miyacha po'stlog'ida faqat donacha hujayralargina qo'zg'atuvchi neyronlar hisoblanadi. Qolgan neyronlar (yulduzsimon, savatsimon, Golji hujayralari) Purkine hujayralari kabi tormozlovchi neyronlardir. Lekin son jihatidan qo'zg'atuvchi neyronlar ko'pchilikni tashkil qiladi. Misol uchun, bitta Purkine hujayrasiga 1600 ta donacha hujayra, 3 ta savatsimon hujayra, 5 ta yulduzsimon va 0,3 ta Golji hujayralari to'g'ri keladi. Bundan qo'zg'atuvchi (donacha hujayralar) va tormozlovchi neyronlar (po'stloqning boshqa hamma hujayralari) nisbati 1000:6 ga to'g'ri kelishini topish qiyin emas. Miyacha po'stlog'i turli glial elementlarni tutadi. Donador qavatda tolali va protoplazmatik astrotsitlar bo'ladi. Tolali astrotsitlar o'simtalarining oyoqchalari perivaskulyar membranalarni hosil qiladi. Miyachaning hamma qavatlarida oligodendroglitsitlar bo'ladi. Miyacha po'stlog'ining donador qavati va oq moddasi ushbu hujayralarga ayniqsa boy. Ganglionar qavatda noksimon hujayralar orasida qoramtir (to'q) yadro tutgan gliotsitlar yotadi. Ushbu hujayralarning o'simtalari po'stloqning yuzasiga yo'naladi va noksimon hujayralar dendritlarining shox-

ning hujayralarini joylanishi va tuzilishining ba'zi xususiyatlari, tolalarning joylanishi va funksional ahamiyati jihatidan bir-biridan farq qiluvchi turli sohalari maydonlar, deb ataladi. Ular nerv impulslarini analiz va sintez qilish oliy markazlari hisoblanadi. Ular o'rtasida aniq ifodalangan chegaralar yo'q. Po'stloqda hujayra va tolalarning o'ziga xos qavatma-qavat joylashganligi (sitoarxitektonika va mieloarxitektonika) ni kuzatish mumkin (rasm 9.10).

Katta yarim sharlar po'stlog'ining sitoarxitektonikasi. Po'stloqning barcha hujayralari multipolyar neyronlar bo'lib, ular orasida piramidasimon, yulduzsimon, duksimon, o'rgimchaksimon va gorizontal neyronlar farq qilinadi.

Piramidasimon neyronlar po'stloqning asosiy va eng o'ziga xos neyronlari hisoblanadi. Po'stloqning turli qavatlarining piramida simon hujayralarini kattaligi har xil va turli funksional ahamiyatga ega bo'ladi. Mayda hujayralar oraliq neyronlar bo'lib, ularning akson lari bitta yarim sharlarni (assotsiativ neyronlar) yoki ikkita yarim sharlar ning (komissural neyronlar) turli sohalarini bir-biri bilan bog'laydi. Ushbu hujayralar po'stloqning barcha qavatlarida turli miqdorda uchraydi. Ular odam miyasi katta yarim sharlarining po'stlog'ida ayniqsa ko'p. Yirik piramidasimon neyronlarning aksonlari impulslarni miya o'zagi va orqa miyaning tegishli markazlariga uzatuvchi piramida yo'llarini hosil qilishda ishtirok etadi. Po'stloqning turli shakl va kattalikdagi neyronlari ma'lum tartibda, chegaralari uncha aniq bo'lmagan qavatlar hosil qilib joylashib, po'stloqning sitoarxitektonikasini hosil qiladi. Har bir qavatda hujayralarning qaysidir bir turi nisbatan ko'proq bo'ladi. Po'stloqning harakatlantiruvchi sohasida, shartli ravishda, asosiy 6 qavat farq qilinadi: I -molekulyar qavat(lamina molecularis); II- tashqi donador qavat (lamina granularis externa); III-piramidasimon neyronlar qavati (lamina pyramidalis); IV-ichki donador qavat (lamina granularis interna); V-ganglionar qavat(lamina ganglionaris); VI-polimorf hujayralar qavati(lamina multiformis) (rasm 9.10).

Embrional rivojlanish davrida, yuqorida aytib o'tilganidek, birinchi bo'lib 6-oyda I va VI qavatlar differensiallashadi, II, III,

chalarini tutib turuvchi molekulyar qavatning glial tolalarini (gliofibra sustentans) hosil qiladi. Mikroqliya molekulyar va ganglionar qavatlarda qo'p bo'ladi. Oq modda miyachani bosh miyaning qo'shni bo'lim lari bilan bog'lab turuvchi miyacha oyoqchalariga davom etadi. Miyacha oyoqchalari miyachaga kelayotgan va undan ketayotgan o'tkazuvchi yo'llardan iborat. Pastki, o'rta va yuqorigi oyoqchalar farq qilinadi.

### **Bosh miya yarim sharlari po'stlog'i**

Odam va sut emizuvchilarning embrional taraqqiyotida katta yarim sharlar po'stlog'i (neokorteks) oxirgi miyaning kam differensiallashgan ko'payuvchi hujayralar joylashgan ventrikulyar germinativ zonasidan rivojlanadi.

Ushbu hujayralardan neokorteksning neyronlari differensial lashadi. Bunda hujayralar bo'linish qobiliyatini yo'qotadi va embrional radial gliotsitlarning vertikal tolalari bo'ylab, tug'ilgandan keyin yo'qolib ketadigan, shakllanayotgan po'stloq plastinkalariga ko'chib o'tadi. Dastlab po'stloq plastinkasiga bo'lajak I va VI qavatlarning, ya'ni eng yuza va eng chuqur qavatlarning neyronlari etib keladi. So'ngra, ushbu birlamchi po'stloq kurtagini huddi ikki yoqqa yorib kirib, ichkari va tashqi yo'nalish da birin ketin V, IV, III i II qavatlarning neyronlari joylashadi. Ushbu jarayon embriogenezning turli davrlarida (geteroxron) ventrikulyar zona ning kichik sohalarida hujayralarning hosil bo'lishi hisobiga amalga oshadi. Ushbu sohalarning har birida neyronlar guruhleri hosil bo'ladi va navbatma-navbat radial gliyaning bitta yoki bir nechta tolalari bo'ylab ustuncha shaklida joylashadi. Bunday ontogenetik ustunchalar, keyinchalik neokorteksning funksional integrativ birliklari: mini- va makroustun chalarning shakllanishi uchun asos bo'lib xizmat qiladi (rasm 9.10).

**Tuzilishi.** Bosh miya katta yarim sharlarining po'stlog'i 3 mm atrofida qalinlikdagi kulrang modda qatlamidan iborat. Ayniqsa u oldingi markaziy pushtada yaxshi rivojlangan bo'lib, qalinligi 5 mm ga etadi. Juda ko'p sonli pushtalar va burmalar bosh miya kulrang moddasining yuzasini ancha oshiradi. Po'stloqda 10–14 mlrd atrofida nerv hujayralari mavjud. Po'stloq-



IV va V qavatlar esa keyinroq, embrional hayotning 8-oylarida taraqqiy etadi.

Po'stloqning molekulyar qavati oz miqdorda urchuqsimon shakldagi mayda assotsiativ neyronlar tutadi. Ularning aksonlari molekulyar qavat nerv tolalarining tangentsial chigali tarkibida miya yuzasiga parallel o'ta di. Lekin, ushbu chigalning tolalarini asosiy qismi pastki qavat hujayra larining dendritlaridan tashkil topgan. Tashqi donador qavat diametri 10 mkm atrofida bo'lgan mayda dumaloq, ko'p burchakli, piramidasimon va yul duzsimon shakldagi neyronlardan tashkil topgan. Ushbu hujayralarning dendritlari molekulyar qavatga ko'tariladi. Aksonlari yo oq moddaga o'tib ketadi, yoki aylana hosil qilib qaytadi va molekulyar qavat tolalarining tangentsial chigaliga qo'shilib ketadi.

Katta yarim sharlar po'stlog'ining eng keng qavati – piramidasimon hujayralar qavatidir. U, ayniqsa, oldingi markaziy burmada yaxshi rivoj langan. Piramidasimon neyronlarning kattaligi ushbu qavat ning tashqi sohasidan ichkarisiga tomon 10–40 mkm atrofida asta-sekin kattalashib boradi. Piramidasimon hujayraning uchidan bosh dendrit chiqib, moleku lyar qavatgacha etadi. Piramidaning yon yuzalaridan hamda asosidan chiquvchi dendritlar kalta bo'ladi va ushbu qavatdagi qo'shni hujayralar bilan si napslar hosil qiladi. Piramidasimon hujayraning aksoni doimo uning asosidan chiqadi. Mayda hujayralarning aksoni po'stloq sohasida qoladi; yirikroq piramidasimon neyronlarning aksoni esa odatda oq moddaga o'tuv chi assotsiativ yoki komisural yo'llarni hosil qiladi.

Ichki donador qavat po'stloqning ayrim maydonlarida (masalan, po'st loqning ko'ruv sohasida) juda yaxshi rivojlangan. Lekin u ba'zi joylarda (oldingi markaziy burmada) deyarli bo'lmasligi mumkin. Ushbu qavat mayda yulduzsimon hujayralardan iborat. Bu qavatning tarkibida gorizental tolalar juda ko'p.

Ganglionar qavat yirik piramidasimon hujayralardan tashkil top gan. Ayniqsa, oldingi markaziy burmada (harakatlantiruvchi zonada) birin chi marta kievlik anatom V.A.Bets tomonidan 1874-yilda topilgan gigant piramidalar (Bets hujayralari) joylashgan. Bu

hujayralar juda yirik bo'lib, bo'yiga 120–140 mkmg, eniga 80 mkmg etadi. Po'stloqning boshqa piramidasimon hujayralaridan farqli o'laroq, gigant piramidalar o'z sitoplazmasida xromatofil moddaning yirik parchalarini tutadi. Ushbu hujayralarning aksonlari oq moddaga o'tadi hamda po'stloq-orqa miya (kor tiko-spinal) va po'stloq-yadro (kortiko-nuklear) effektor yo'llarning aso siy qismini tashkil qiladi va motor yadrolarda sinapslar hosil qilib tu gaydi. Piramida yo'li po'stloqdan chiqishidan oldin undan ko'plab kollaterallar ketadi. Betsning gigant piramidasimon neyronlarining aksonlari po'stloqning o'ziga tormozlovchi impuls-lar yuboruvchi kollaterallar beradi. Piramida yo'li tolalarining kollaterallari yo'l-yo'l tanaga, qizil yadroga, retikulyar format-siyaga, ko'prik va pastki olivalar yadrolariga yo'naladi. Ko'prik va pastki oliva yadrolari signallarni miyachaga uzatadi. Shunday qilib, piramida yo'li orqa miyaga harakat faolligini chaqiruvchi signallar uzatayotgan bir vaqtda bazal tugunlar, miya o'zagi va miyacha ham signallar oladi. Piramida yo'li kollaterallaridan tashqari, bevosita po'stloqdan oraliq yadrolarga: dumli tanaga, qizil yadroga, miya o'zagi retikulyar formatsiyasining yadrolariga va boshqalarga boruvchi tolalar ham mavjud.

Polimorf hujayralar qavati turli shakldagi, ko'proq urchuq-simon neyronlardan tashkil topgan. Ushbu qavatning tashqi sohasi ancha yirikroq hujayralar tutadi. Ichki sohasining neyronlari maydaroq bo'lib, bir-biridan uzoq masofada joylashgan. Polimorf qavat hujayralarining aksonlari bosh miyaning efferent yo'llari tarkibida oq moddaga ketadi, dendritlari esa molekulyar qavatga etib boradi.

Betsning gigant piramidasimon hujayralari markaziy nerv sistemasining boshqa bo'limlaridan sentrifugal tolalar bilan impuls-lar keladigan va sinapslar orqali ularning dendritlari va tanalariga uzatiladigan asosiy neyronlar hisoblanadi. Yirik piramidalardan impuls sentripetal efferent yo'llarni hosil qiluvchi aksonlar orqali ketadi. Po'stloqning ichida neyronlar orasida murakkab aloqalar shakllanadi (rasm 9.10).



*Rasm 9.10. Bosh miya katta yarim  
sharlari po'stlog'i qavatlari.*

- 1-molekulyar qavat 2-tashki donador qavat  
3-piramidasimon hujayra lar qavat  
a-piramidasimon hujayra b-dendrit  
4-ichki donador qavat 5-ganglionar qavat  
6-polimorf hujayralar qavati 7-qon tomir

Turli maydonlarning po'stlog'i u yoki boshqa qavatlarining turlicha rivojlanganligi bilan ajralib turadi. Masalan, harakat markazi hisoblangan oldingi markaziy burma po'stlog'ida III, V va VI qavatlar yaxshi rivojlangan, II va IV qavatlar esa sust rivojlangan. Bu po'stloqning agranulyar tipdagi tuzilishi, deb ataladi. Ushbu sohalaridan markaziy nerv sistemasining pastga tushuvchi o'tkazuvchi yo'llari boshlanadi. Hidlov, eshituv va ko'ruv a'zolaridan kelayotan afferent o'tkazuvchi yo'llar tugaydigan po'stloqning sezuvchi markazlarida yirik va o'rtacha piramidalar tutgan qavatlar sust rivojlangan bo'lib, donador qavatlar (II i IV) o'ta yaxshi rivojlangan bo'ladi. Bu po'stloqning granulyar tipi hisoblanadi.

**Bosh miya yarim sharlari po'stlog'ining mieloarxitektonikasi.** Bosh miya yarim sharlari po'stlog'ining nerv tolalari orasida quyidagi tolalarni ajratish mumkin: 1. Assotsiativ tolalar – bitta yarim sharlar po'stlog'idagi turli sohalarni bir-biri bilan bog'lab turadi; 2. Komissural tolalar – ikkala yarim sharlardagi turli markazlarni o'zaro bog'lab turadi; 3. Proeksion tolalar – ular ham afferent (markazga intiluvchi yoki sezuvchi) ham efferent (markazga intiluvchi yoki harakatlantiruvchi) tolalar bo'lib, po'stloqni markaziy nerv sistemasining quyi qismlarida yotuvchi yadrolar bilan bog'laydi. Ushbu tolalar katta yarim sharlar po'stlog'ining piramidasimon qavatida tugaydigan radial nurlarni hosil qiladi. Yuqorida tasvirlangan molekulyar qavatning tangentsial chigalidan tashqari ichki donador va ganglionar qavatlar sathida mielinli nerv tolalarining ikkita tangentsial qavatlari – tashqi va ichki tasmalar joylashgan. Chamasi, ushbu tasmalar afferent tolalarning oxirgi shoxchalaridan va po'stloqning piramidasimon kabi hujayralarini aksonlarining kollateral-laridan hosil bo'ladi. Gorizontol tolalar po'stloq neyronlari bilan sinaptik aloqalar hosil qilib, nerv impulsini po'stloq bo'ylab keng tarqalishini ta'minlaydi. Katta yarim sharlarning turli bo'limlarida po'stloqning tuzilishi keskin farq qiladi, shu sababli uning hujayra tarkibi va tolalar yo'nalishini mukammal o'rganish maxsus kursning vazifasi hisoblanadi. Katta yarim sharlar po'stlog'i trofik, himoya, tayanch va chegaralovchi vazifalarni bajaruvchi baquvvat neyroglial apparatga ega.

### **Vegetativ nerv sistemasi**

Vegetativ nerv sistemasi nerv sistemasining bir qismi bo'lib, organizmning ovqat hazm qilish tizimi a'zolari hamda o't yo'llarining motorikasi va sekretsiyasi, ko'zning silliq mushaklari tonusi, qon tomirlar tonusi va yurak faoliyati, bronxlar tonusi, qon bosimi, ter ajralishi, tana harorati, modda almashinuv jarayonlari va boshqa shu kabi visseral faoliyatlarini boshqaradi. Sanab o'tilgan faoliyatlarga, odatda, odam o'z ihtiyori bilan ta'sir qila olmaydi. Shu sababli, mazkur sistema "avtonom" nerv sistemasi, deb ham yuritiladi. Keng tarqalganligiga qaramasdan,

“avtonom” termini unchalik to‘g‘ri emas, chunki avtonom nerv sistemasining ko‘pchilik funksiyalari markaziy nerv sistemasi tomonidan tashkil qilinadi va boshqariladi. Avtonom nerv sistemasi tushunchasi ko‘proq funksional hisoblanadi.

O‘zining funksional hususiyatlari va tuzilishiga ko‘ra vegetativ nerv sistemasi simpatik va parasimpatik qismlarga ajratiladi. Odatda muayyan a‘zoga har ikkala sistemaning effektor tolalari keladi va o‘zining qo‘zg‘alishida o‘zaro qarama-qarshi effektlar chaqiradi:

Simpatik nerv sistemasi qo‘zg‘alganda organizmni o‘tkir stressga moslanishi ro‘y beradi: teri va ichki a‘zolarining qon tomirlari spazmi hamda yurak urishini tezlashishi hisobiga qon bosimi ko‘tariladi; nafas olish tezlashadi (bronxlarni kengayishi hisobiga); energiya ishlab chiqarish oshadi, u bilan birga tana harorati ko‘tariladi va ter ajralishi kuchayadi (terlash); ovqat hazm qilish a‘zolari faoliyati (ularning motorikasi va sekretsiyasi) hamda siydik pufagining bo‘shalishi tormozlanadi; ko‘z qorachig‘lari kengayadi.

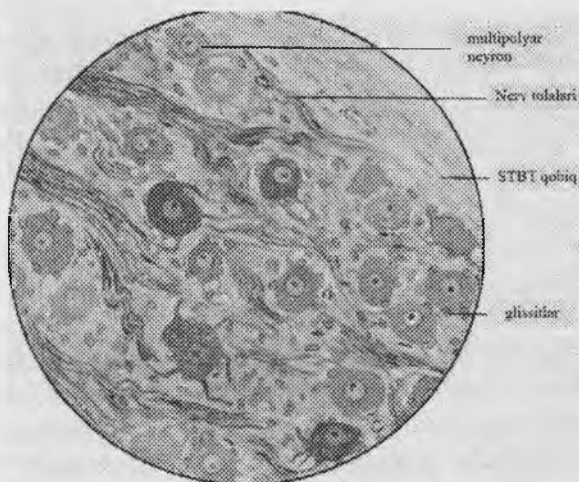
Parasimpatik nerv sistemasining qo‘zg‘alishi esa qayta tiklanish jarayonlarini ta‘minlaydi: qon tomirlar tonusi va yurak faoliyati pasayadi; nafas olish sekinlashadi (bronxlar torayadi); energiya ishlab chiqarish pasayadi (parasimpatik nerv sistemasi ter ajralishiga ta‘sir qilmaydi); ovqat hazm qilish a‘zolarining ishi kuchayadi va siydik pufagining bo‘shalishi tezlashadi; ko‘zning siliar mushaklari qisqaradi va ko‘z qorachig‘lari torayadi.

Vegetativ nerv sistemasi bosh miya va orqa miya yadrolaridan iborat markaziy hamda nerv stvollari, nerv tugunlari va chigallaridan iborat bo‘lgan periferik qismlardan tashkil topgan.

Vegetativ nerv sistemasining markaziy bo‘limining yadrolari o‘rta va uzunchoq miyada hamda orqa miyaning bo‘yin, bel va dumg‘aza segmentlarini yon shoxlarida joylashgan. Simpatik nerv sistemasiga orqa miya ko‘krak va yuqori bel bo‘limlari yon shoxlarining vegetativ yadrolari, parasimpatik nerv sistemasiga esa III, VII, IX va X juft kalla nervlarining vegetativ yadrolari va orqa miya dumg‘aza qismining vegetativ yadrolari kiradi.



Markaziy bo‘limning multipolyar neyronlari vegetativ reflektor Yoyining assotsiativ neyronlari hisoblanadi (rasm 9.11). Ularning aksonlari markaziy nerv sistemasidan orqa miyaning oldingi shoxlari yoki kalla nervlari orqali chiqadi va periferik vegetativ tugunlarning birini neyronlarida sinapslar hosil qilib tugaydi (rasm 9.11). Bu vegetativ nerv sistemasining preganglionar effektor, odatda, mielinli nerv tolasidir. Simpatik veparasimpatik vegetativ nerv sistemasining preganglionar tolalari xolinergik tolalar hisoblanadi. Elektron mikroskop yordamida o‘rganilganda, ularning terminallari mayda oqish sinaps pufakchalari (40–60 nm) va bitta-yarimta yirik qoramtir vezikulalar (60–150 nm) tutishi aniqlangan.



**Rasm 9.11. Vegetativ nerv tuguni**

Vegetativ nerv sistemasining periferik tugunlari a‘zolardan tashqarida (paravertebral va prevertebral simpatik tugunlar, kallaning parasimpatik tugunlari) hamda hazm nayining, yurak, bachadon, siydik qopi va boshqa a‘zolarning devoridagi intramural chigallar tarkibida bo‘lishi mumkin.

Paravertebral gangliyalari umurtqa pog'onasining ikki yonida joylashgan va o'zining biriktiruvchi to'qimali stvollari bilan simpatik zanjirchalarni hosil qiladi.

Prevertebral gangliyalari qorin aortasini va uning asosiy tarmoqlarini old tomonida qorin chigalini hosil qiladi, uning tarkibiga qorin, yuqori ichak tutqich va pastki ichak tutqich gangliyalari kiradi.

Vegetativ gangliyalari tashqaridan biriktiruvchi to'qimali kapsula bilan o'ralgan. Biriktiruvchi to'qimaning qatlamlari tugun pareximasiga o'sib kirib, uning stromasini hosil qiladi. Tugunlar shakli va kattaligi turlicha bo'lgan multipolyar neyronlardan tuzilgan. Neyronlarning dendritlari juda ko'p sonli va kuchli shoxlangan bo'ladi. Aksonlari postganglionar effektor (odatda mielinsiz) tolalar tarkibida tegishli ichki a'zoga boradi. Har bir neyron va uning o'simtalarini glial parda bilan o'ralgan. Glial pardaning tashqi yuzasi bazal mebrana bilan qoplangan, uni tashqarisida biriktiruvchi to'qimali yupqa parda joylashgan. Preganglionar tolalar tegishli gangliyalarga kelib, u erdagi neyronlarning dendritlari yoki perikarionida aksodendritik yoki aksosomatik sinapslar hosil qilib tugaydi. Sinapslar mikroskopda tolalarning varikozlari yoki terminal kengaymalari ko'rinishida aniqlanadi.

Simpatik gangliyalari neyronlari sitoplazmasi katexolaminlar tutadi, bu haqda mayda granulyar pufakchalarning va ularning tanalari hamda o'simtlarining, shu jumladan, tegishli a'zolarga postganglionar tolalar shaklida tushgan aksonlarining Falk usuli bo'yicha formaldegid bilan ishlov berilgan preparatlarida turli darajadagi flyuoessentsiyaning borligi dalolat beradi. Simpatik gangliyalari tarkibida granula tutuvchi, mayda intensiv flyuoessiyalanuvchi hujayralar (MIF-hujayralar) joylashgan. Ular o'simtlarining kaltaligi va sitoplazmasida flyuoessentsiya darajasi va elektron-mikroskopik xususiyatlariga ko'ra buyrak usti bezlari mag'iz moddasi hujayralarining pufakchalariga mos keluvchi granulyar pufakchalarning ko'pligi bilan ajralib turadi. MIF-hujayralar glial parda bilan o'ralgan. MIF-hujayralarning tanalarida, kamdan-kam ularning o'simtlarida, preganglionar tolalar terminallari hosil qilgan xolinergik sinapslar ko'rinadi.

MIF-hujayralarga gangliya ichi tormozlash sistemasi, deb qaraladi. Preganglionar xolinerik tolalar bilan qo'zg'atilib, ular katexolaminlar ajratadi. Katexolaminlar diffuz yo'l bilan yoki gangliyaning qon tomirlari orqali tarqalib, preganglionar tolalardan gangliyaning periferik neyronlariga sinaptik uzatishga tormozlovchi ta'sir ko'rsatadi.

Vegetativ nerv sistemasining parasimpatik bo'limi gangliyalari yo innervatsiya qilinadigan a'zo yaqinida yoki u ning intramural nerv chigallarida joylashadi. Preganglionar tolalar neyronlar tanasida, ko'pincha esa, ularning dendritlarida xolinerik sinapslar bilan tugaydi. Ushbu hujayralarning aksonlari (postganglionar tolalar) innervatsiya qilinadigan a'zolarning mushak to'qimasiga ingichka varikoz terminallar shaklida boradi va mionevral sinapslar hosil qiladi. Ularning varikoz kengaymalari xolinerik sinaptik pufakchalar tutadi.

**Intramural chigallar.** Vegetativ nerv sistemasi neyronlarining aksariyat qismi innervatsiya qilinadigan a'zolar: hazm nayi, yurak, siydik qopi va boshqalarning nerv chigallarida to'plangan.

Intramural chigallar gangliyalari boshqa vegetativ tugunlar kabi, efferent neyronlardan tashqari, mahalliy reflektor Yoylarining sezuvchi va assotsiativ neyronlarini tutadi. Intramural chigallarda tuzilishiga ko'ra, hujayralarning Dogel tomonidan tasvirlangan uch turi farq qilinadi:

1. **Uzun aksonli** effektor neyronlar yoki Dogelning I tip hujayralari ko'pgina kalta shoxlanuvchi dendritlar va gangliyadan tashqariga ketuvchi uzun akson tutadi. Aytib o'tish lozimki, ushbu neyronlarning aksonlari faqat intramural tugunning boshqa hujayralariga nisbatangina uzun. Simpatik va parasimpatik nerv sistemasining effektor neyronlari aksonlariga qaraganda esa ular ancha kalta. Uzun aksonli neyronlar hujayralarning asosiy turi bo'lib, ular xolinerik sinapslar yordamida preganglionar tolalardan signallarni qabul qiladi va ushbu signallarni gangliya joylashgan a'zolarning effektor yoki ishchi tuzilmalariga (masalan, silliq mushak hujayralariga) uzatadi. Ular mediator sifatida noradrenalin xizmat qiladigan sinapslarni hosil bo'lishida qatnashadi.

**2. Teng o'simtali sezuvchi neyronlar yoki Dogelning II tip hujayralari.** Haqiqiy sezuvchi nerv tugunlarining neyronlaridan farqli o'laroq ushbu hujayralar multipolyar hisoblanadi, ya'ni bir emas, bir nechta dendritlar tutadi. Morfologik belgilariga ko'ra o'simtalarning qay biri akson ekanligini ajratib bo'lmaydi, chunki o'simtalar shoxlanmasdan hujayra tanasidan ancha uzoqqa ketadi. Ushbu hujayralarning dendritlari a'zoda sezuvchi nerv oxirlarini hosil qiladi. Ulardan kelayotgan signallar hujayradan darhol o'sha tugunning effektor neyroniga (Dogelning I tip hujayralari) uzatiladi. Shunday qilib, ikki neyronli periferik yoki mahalliy reflektor Yoyi hosil bo'ladi, ya'ni Yoyning barcha neyronlari markaziy nerv sistemasidan tashqarida joylashadi.

**3. Assotsiativ neyronlar yoki Dogelning III tip neyronlarining aksonlari qo'shni gangliyalarga boradi va ularning neyronlarini dendritlarida sinapslar hosil qilib tugaydi.** Chamasi, ular tugunning sezuvchi neyronlaridan signallarni qabul qiladi va ularni qo'shni intramural tugunlarning effektor neyronlariga uzatadi. Natijada murakkabroq (uch neyronli va h.k.), lekin avvalgidek mahalliy reflektor Yoylari hosil bo'ladi.

Shunday qilib, intramural nerv tugunlari ikki xil vazifani bajaradi: ularning neyronlari ham markaziy, hamda periferik reflektor Yoylarini hosil bo'lishida qatnashadi. Shu bilan birga, ko'pchilik periferik reflektor Yoylari (effektor neyronlarning qaerga tegishli bo'lishiga muvofiq) parasimpatik effekt chaqiradi.

Meda-ichak yo'llarining intramural tizimi (enteral sistema) o'ziga xos xususiyatlari bilan ajralib turadi. Hazm nayining devorida nerv tolalari bilan bog'langan nerv hujayralarini tutuvchi uch xil: shilliq osti, mushaklararo va seroz osti intramural nerv chigallari uchraydi. Eng yirik nerv chigali – mushaklararo chigal – bo'ylama va aylana mushak qavatlarida o'rtasida joylashadi. Elektron mikroskop va gistoximik usullar yordamida mushaklararo nerv chigalida ichakning harakat faolligini qo'zg'atuvchi xolinergik neyronlar va adrenergik hamda purinergik neyronlardan iborat tormozlovchi neyronlar aniqlangan.

Tuzilishiga ko'ra purinergik neyronlar perikarionida va o'simtalarda yirik (80–120 nm kattalikda) elektron-zich

donachalar bo'lishi bilan ajralib turadi. Intramural vegetativ gangliyalar tarkibida qator gormonlar (vazointestinal peptid, R modda, somatostatin i boshqa) ajratuvchi peptidergik neyronlar bo'ladi. Ushbu neyronlar nerv va endokrin vazifalarni bajaradi hamda turli a'zolarining endokrin apparati funksional faoliyatini modullashtiradi, deb hisoblanadi. Intramural chigallar neyronlarining postganglionar tolalari mushak to'qimasida terminal chigallar hosil qiladi, ularning ingichka stvollari aksonlarning bir nechta varikoz-kengaymalarini tutadi. Varikoz kengaymalarning diametri 0,5–2 mkm bo'lib, ularda sinaps pufakchalari va mitoxondriyalar bo'ladi. Varikozlar orasidagi 0,1–0,5 mkm kenglikdagi sohalar mikronaychalar va neyrofilamentlar bilan to'lgan. Xolinergik mionevral sinapslarda mayda oqish, 30–60 nm kattalikdagi sinaps pufakchalari, adrenergik sinapslarda esa, 50–60 nm kattalikdagi mayda granulyar sinaps pufakchalari bo'ladi.

Ham simpatik, ham parasimpatik vegetativ nerv tugunlarida mediator sifatida atsetilxolin xizmat qiladi. Uning yordamida qo'zg'alish preganglionar toladan effektor (ishchi) a'zoga uzatiladi. Postganglionar tolalarning oxirida esa mediatorlar turlicha: parasimpatik sistema uchun yana o'sha atsetilxolin, simpatik sistema uchun esa – noradrenalin.

### **Bosh va orqa miya pardalari**

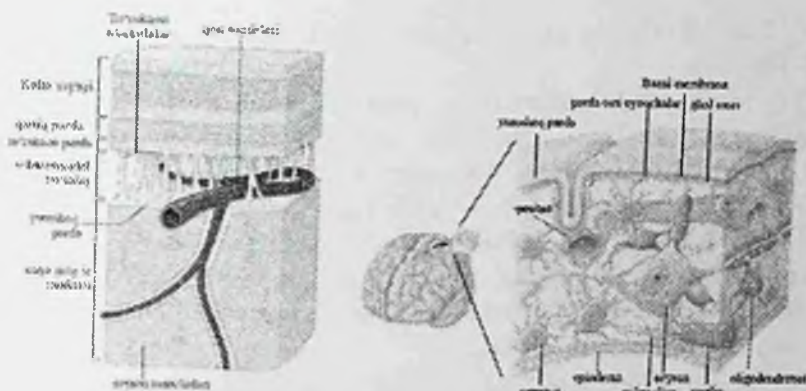
Bosh va orqa miya uch qavat parda bilan o'ralgan: miya to'qimalariga bevosita yopishib turuvchi yumshoq miya pardasi. to'r yoki o'rgimchak inisimon parda va kalla suyagi hamda umurtqa pog'onasining suyak to'qimasiga chegaradosh bo'lgan qattiq miya pardasi.

Yumshoq miya pardasi bevosita miya to'qimasiga yopishib yotadi va undan chetki glial membrana bilan chegaralangan. Parda nozik siyrak tolali biriktiruvchi to'qimadan tuzilgan, unda miyani oziqlantiruvchi juda ko'p qon tomirlari, ko'plab nerv tolalari, oxirgi apparatlar va bitta-yarimta nerv hujayralari joylashgan.

To'r parda siyrak tolali biriktiruvchi to'qimaning yupqa qatlamidan iborat. U bilan yumshoq miya pardasi o'rtasida kollagen tolalarning nozik tutamlari va ingichka elastik tolalardan tashkil topgan to'siqlar to'ri yotadi. Ushbu to'r pardalarni bir-biri bilan bog'lab turadi. Miya to'qimasini relefini takrorlaydigan yumshoq parda bilan chuqurliklarga kirmasdan, ko'tarilgan joylardan o'tuvchi to'r parda o'rtasida to'r parda osti (subaraxnoidal) bo'shliq bo'lib, pardalarni bir-biri bilan bog'lab turuvchi nozik kollagen va elastik tolalar uni teshib o'tgan. Subaraxnoidal bo'shliq gidravlik yostiqni hosil qiladi va markaziy nerv sistemasini shikastlanishdan saqlaydi. Ushbu bo'shliq miya qorinchalari bilan tutashgan va serebrospinal suyuqlik bilan to'lgan. Ba'zi joylarda to'r parda qattiq miya pardasi ichiga kirib boradi va qattiq miya pardasining venoz sinuslarida bo'rtmalar hosil qilib tugaydi. Venalarning endotelial hujayralari bilan qoplangan ushbu bo'rtmalar to'r parda vorsinkalari, deb ataladi. Ularning vazifasi orqa miya suyuqligini venoz sinuslar qoniga qayta so'rishdan (reabsorbsiya qilishdan) iborat.

Qattiq miya pardasi zich tolali biriktiruvchi to'qimadan tuzilgan bo'lib, juda ko'p elastik tolalar tutadi. Kalla bo'shlig'ida u suyak usti pardasiga zich birikib ketgan. Orqa miya kanalida qattiq miya pardasi umurtqa suyaklari periostidan epidural bo'shliq bilan ajralib turadi. Epidural bo'shliq siyrak tolali biriktiruvchi to'qima qatlami bilan to'la, bu esa qattiq miya pardasining nisbatan harakatchanligini ta'minlaydi. Qattiq va to'rsimon miya pardalari o'rtasida subdural bo'shliq joylashgan. Subdural bo'shliqda oz miqdorda suyuqlik bo'ladi. Miya pardalari subdural va subaraxnoidal bo'shliqlar tomonida yassi glial hujayralar bilan qoplangan (rasm 9.12).





*Rasm 9.12. Bosh miya pardalari (sxematik ko'rinishi).*

### **Nerv sistemasining yoshga qarab o'zgarishlari**

Markaziy nerv sistemasida ilk postnatal ontogenezda kuzatiladigan o'zgarishlar uning etilishi bilan bog'liq. Yangi tug'ilgan chaqaloqlarda po'stloq neyronlari uchun yadro-sitoplazma nisbatining yuqori bo'lishi xosdir. Yosh o'tgan sari sitoplazma hajmining oshishi hisobiga neyronlarning o'lchamlari kattalashadi. Bunda (dastlabki 3 oy ichida) II va IV qavatlarining piramidasimon neyronlarining o'lchamlari juda tez oshadi. Donacha hujayralar va IV qavatning kichik piramidalari kattaligi juda sekin oshadi. Sinaptik birikishlar soni ko'payadi.

Bosh miya katta yarim sharlar po'stlog'ining yoshga bog'liq o'zgarishlari. Odam ontogezi mobaynida katta yarim sharlar po'stlog'ining rivojlanish jarayonida uning asosiy elementlari bo'lgan neyronlar va neyrogliya hujayralari hamda qon tomirlarining tarqalishi va tuzilishida o'zgarishlar kuzatiladi. Tug'ilish paytini o'zida katta yarim sharlar po'stlog'ining neyrogliya-qon tomirlar ansambllari yuzaga keladi. Lekin ko'pchilik neyronlar noaniq shaklda, o'simtalar yaxshi rivojlanmagan va o'lchamlari kichik bo'ladi. Neyronlarning to'plamlari, ayniqsa "uyasimon" guruhchalari, lokal tolalar to'rlari o'ta kuchsiz rivojlangan. Glial hujayralar juda mayda. Pial qon tomirlari ingichka, kapillyarlar

to'ri kam va po'stloqning barcha qavatlarida bir xil zichlikda bo'ladi.

1-yoshda piramidasimon va yulduzsimon neyronlar shaklining tiplarga ajralishi, ularning kattalashuvi, dendrit va aksonlar shoxlanishini, ansambllar ichi vertikal aloqalarning rivojlanishi kuzatiladi. 3 yoshga kelib ansambllarda neyronlarning "uyasimon" guruhchalari, ancha ravshan shakllangan vertikal dendritlar tutamlari va radial tolalar tutamlari aniqlanadi. Aksonlarining kollaterallari vertikal yo'nalishda tarqalgan urchuqsimon yulduzsimon neyronlar soni ko'payadi.

5-6 yoshlarda neyronlarning funksional ixtisoslanishini aks ettiruvchi ularning polimorfizmi kuchayadi: piramidasimon neyronlar yon va bazal dendritlarining bo'yiga o'sishi va hamda ularning apikal dendritlarining yon terminallarini rivojlanishi hisobiga ansambllar ichi gorizontalar aloqalar sistemasi murakkablashadi. 9 yoshlarga kelib hujayralar guruhchalari kattalashadi, kalta aksonli neyronlarning tuzilishi murakkablashadi va po'stloqning turli sohalari ansambllarida aniq shakllangan vertikal ustunchalarni hosil qiluvchi interneuronlarning hamma turlarining akson kollaterallari to'ri kengayadi. 12-14 yoshlarda ansambllarda piramidasimon neyronlarning ixtisoslashgan shakllari yaqqol ko'rina boshlaydi, interneuronlarning barcha turlari o'z differentsiyasining eng yuqori darajasiga etadi; hamma ansambllarda tolalarning nisbiy hajmi hujayra elementlarining nisbiy hajmidan ancha yuqori bo'ladi; po'stloq ichidagi arteriyalarning diametri va devorining qalinligi ancha ortadi. 18 yoshlarga kelib po'stloqning ansambl tuzilishi o'z arxitektonikasining asosiy ko'rsatkichlari bo'yicha katta yoshli odamlar darajasiga etadi. Katta yoshli odamlarda chaqaloqlarga qaraganda po'stloqning hajm birligidagi neyronlar soni kamayadi. Kamayish qisman neyronlarning bir qismini o'lishi hisobiga, ammo asosan nerv tolalari va neyrogliyaning o'sib ketishi hisobiga po'stloqni qalinligini ortishi va neyronlarning mexanik "surilishi" hisobiga bo'ladi. Chaqaloqlarning o'rta peshona burmasi (harakatlantiruvchi zona) neyronlari sitoplazmasida bazofil modda bo'lmaydi; 3-6 oylik bolalarda neyronlarda bazofil modda

miqdori oshadi, ikki yoshda esa xuddi katta yoshli odamlardagidek bo'lib qoladi. Po'stloqning ba'zi sohalarida (o'rta va pastki peshona burmalari, o'rta va pastki chakka burmalari va boshqalar) aksonlar atrofida mielin pardani shakllanishi bola tug'ilgandan so'ng ro'y beradi.

Keksa yoshlarda markaziy nerv sistemasida sodir bo'ladigan o'zgarishlar, avvalo, miya qon tomirlarining sklerotik o'zgarishlari bilan bog'liq. Keksalarda yumshoq va to'rsimon miya pardalari qalinlashadi. Ularda oxaklanish nuqtalari paydo bo'ladi. Katta yarim sharlari, eng avvalo peshona va ensa bo'laklari, po'stlog'ining atrofiyasi kuzatiladi. Po'stloqning hajm birligidagi neyronlar soni, asosan hujayralarning o'limi hisobiga, kamayadi. Neyronlarning o'lchamlari kichrayadi, qisman bazofil moddani yo'qotadi. ularning chegaralari notekis bo'lib qoladi. Birinchi navbatda, po'stloqning harakatlantiruvchi zonasi V qavatining piramidason neyronlari va miyachaning noksimon hujayralari o'zgaradi. Nerv sistemasining turli bo'limlari neyronlari sitoplazmasida lipofussin donachalari to'planadi.

### **Markaziy nerv sistemasining qon bilan ta'minlanishi**

Orqa miya oldingi va orqa ildiz arteriyalari orqali qon bilan ta'minlanadi. Ular oldingi va orqa ildizlar bilan kiradi va yumshoq miya pardasida arterial to'r hosil qiladi. Bu erda bo'ylama arteriyalar shakllanadi. ularning asosiysi – oldingi spinal arteriya oldingi o'rta yoriqdan o'tadi.

Oq moddaga qaraganda kulrang moddada kapillyarlar to'ri zichroq bo'ladi. Orqa miya venalari arteriyalar bilan birga yurmaydi. Orqa miyaning chetlaridan va oldingi o'rta yoriqdan kelgan venalar yumshoq miya pardasida, ayniqsa orqa miyaning dorsal yuzasida chigallar hosil qiladi, ulardan qon ventral va dorsal ildizchalar bilan yuradigan venalarga oqib ketadi.

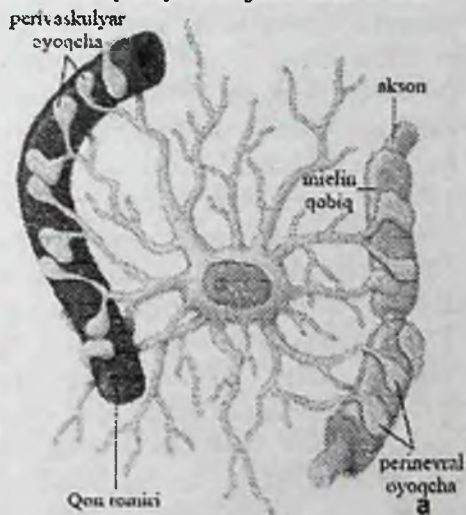
Bosh miya ichki uyqu va umurtqa arteriyalari orqali arterial qon bilan ta'minlanadi, ular miyaning asosida bazillyar arteriyaga quyiladi. Ushbu arteriyalarning tarmoqlari yumshoq miya pardasiga o'tadi, u erdan mayda tarmoqchalar miya moddasiga yo'naladi. Kapillyarlar to'ri bosh miyaning oq moddasiga

qaraganda kulrang moddasida zichroq bo'ladi. Bosh miya qon kapillyarlarining devori uzluksiz endoteliy va yaxshi rivojlangan bazal mebranadan iborat. Bu erda nerv to'qimasi va qon o'rtasida moddalarni tanlab almashinuvi sodir bo'ladi, bu jarayonda gematoentsefalik baryer, deb ataluvchi tuzilma ham ishtirok etadi. To'qima va qon o'rtasida moddalarni tanlab almashinuvi kapillyarlarni o'zini tuzilish xususiyatlaridan tashqari (yaxlit endoteliy qoplami yaxshi rivojlangan desmasomalar bilan, qalin uzluksiz bazal membrana), yana gliotsitlar, eng avvalo, astrotsitlar o'simtalarining kapillyarlar yuzasida neyronlarni bevosita qon kapillyarlari devoriga tegib turishiga to'sqinlik qilib turuvchi qavat hosil qilishi bilan ta'minlanadi.

**Gematoentsefalik to'siq baryer** qondan nerv to'qimasiga anti-biotiklar, kimyoviy va bakterial birikmalar kabi zararli moddalarni o'tishiga to'sqinlik qiluvchi funksional to'siq hisoblanadi. Klinik va eksperimental dalillar ushbu to'siqni mavjudligini, elektron-mikroskopik tadqiqotlar uning struktur asoslarini aniqlashidan ancha avval ko'rsatib bergan edi. Ma'lumki, ba'zi dorivor preparatlar qonga yuborilganda boshqa to'qimalarga o'tsa ham, bosh miyaga o'tmaydi. Bundan tashqari, qondan tananing boshqa qismlariga oson o'tuvchi ayrim bo'yoqlar kulrang moddada aniqlanmaydi. Bu esa, qon bilan miya to'qimasi o'rtasida qandaydir to'siq borligidan dalolat beradi. Elektron-zich markerlarni qo'llash orqali o'tkazilgan elektron-mikroskopik tadqiqotlar ushbu to'siqning elementlarini aniqlashga yordam berdi: gemokapillyarning yaxlit endoteliysi, uning qalin uzluksiz bazal membranasi, astrotsitar gliyaning bazal membranasi, gemokapillyarni har tomondan zich o'rab olgan astrotsitlarning o'simtali (rasm 9.13). Gematoentsefalik to'siqning faoliyati asosida nerv to'qimasining qon kapillyarlariga xos bo'lgan pasaygan o'tkazuvchanlik yotadi. Mazkur baryerning asosiy struktur tarkibiy qismi bo'lib tutashuvchi birikishlar hisoblanadi, ular ushbu kapillyarlar devori endoteliy qatlamining yaxlitligini ta'minlaydi. Boshqa, juda ko'p joylarda uchraydigan fenestrlar endotelial hujayralarning sitolemmasida bo'lmaydi, pinotsitoz pufakchalar juda kam bo'ladi. Ushbu kapillyarlar o'tkazuvchanligini pastligi, qisman uni zich o'rab turgan



neyroglia hujayralari o'simtlarining kengaygan oxirlari hisobiga ta'minlanadi, ular miya to'qimasini qondan turli yot va toksik moddalar o'tishidan himoya qiladi. Ammo gazlar hamda neyronlar va glial hujayralarining oziqlanishi uchun bo'lgan boshqa kichik molekularlar ushbu to'siq baryerdan juda oson o'tadi.



*Rasm 9.13. Gematoentsefalitik to'siq (sxema).*

### Serebrospinal suyuqlik

Markaziy nerv sistemasining nozik to'qimalarining himoyasi bir tomondan, ularni suyak g'ilofida joylashganligi bilan ta'minlansa, ikkinchi tomondan, ular suyuqlikda muallaq turadi. Mazkur suyuqlik subaraxnoidal bo'shliqda joylashgan, chunki to'rsimon (o'rgimchak inisimon) tuzilmaning hamma to'qimalararo bo'shliqlari o'zgargan to'qima suyuqligi bilan to'lgan bo'lib, uni serebrospinal suyuqlik (orqa miya suyuqligi), deb ataladi. Suyuqlik bilan shimilgan yumshoq pardalar bosh va orqa miyani to'liq o'rab oladi va gidravlik amortizator vazifasini bajaradi. Serebrospinal suyuqlik tiniq, solishtirma og'irligi past (1,004–1,008 g/ml) bo'lib, tarkibida tuzlar, juda kam miqdorda oqsil va faqat bir necha xil hujayralar, asosan limfotsitlar bo'ladi.

Serebrospinal suyuqlikning bir qismi bosh miyaning yuzasida, asosiy qismi esa miya qorinchalariga qon tomirlar chigallaridan ajraladi. Tomirlar chigallari qorinchalar bo'shlig'iga chiqib turuvchi kapillyarlarga boy tuzilmalar bo'lib, tashqaridan uzum shingillarini eslatadi.

Kapillyarlar tomirlar chigalining qorincha suyuqligi bilan yuvib turiladigan erkin yuzasi yaqinida joylashadi. Chigalning erkin yuzasi kubsimon epiteliy bilan qoplangan, suyuqlik qorinchalar bo'shlig'iga tushib, serebrospinal suyuqlikka aylanishidan oldin shu epiteliy orqali o'tishi lozim. Shu va boshqa sabablarga ko'ra, ba'zi moddalarni, ayniqsa makromolekulalarni oddiy to'qima suyuqligiga qaraganda serebrospinal suyuqlikka tushishi qiyin. Qon tomirlar chigallarini rivojlanishida nerv nayining uchinchi va to'rtinchi qorinchalarining tomi hosil bo'ladigan qismi juda yupqa, qon tomirlari bilan birga yumshoq va to'rsimon pardalar bilan qoplangan ependimani tashkil qiluvchi, faqat bir qavat kubsimon hujayralar qalinligida bo'lib qoladi. Ushbu joylarda miya pardalari ependimani o'z oldida tarib, qorinchalar bo'shlig'iga bo'rtmalar hosil qiladi. Shunga q'xshash jarayonlar yon qorinchalarda ham qon tomirlar chigallarining hosil bo'lishiga olib keladi. Natijada, har bir miya qorinchasida bittadan, jami to'rtta qon tomirlar chigallari hosil bo'ladi.

Qon tomirlar chigallari huddi bandida osilib turgan shingil kabi juda ko'p bargsimon o'simtalardan tuzilgan. Har bir o'simtada kapillyarlar chigaliga o'tib ketadigan mayda arteriya yoki arteriola bo'ladi. Egri-bugri kapillyarlar epiteliyda vorsinkalar (villi), deb ataluvchi bo'rtmalar hosil qiladi. Qon tomirlar chigalini qoplovchi kubsimon epiteliy ependimadan rivojlanadi va uni qon tomirlar chigalining epiteliysi, deb ataladi. Elektron mikroskopik tadqiqotlar epiteliy hujayralarining erkin yuzasi oxiri bir oz kengaygan mikrovorsinkalar bilan qoplanganligini ko'rsatdi. Markaziy nerv sistemasining jarohati yoki kasalligiga gumon qilinganda, serebrospinal suyuqlikni tekshirish katta diagnostik ahamiyatga ega. Masalan, suyuqlikda qon paydo bo'lishi kalla suyaging qon tomirlarni uzilishi bilan birga sinishi to'g'risidagi



tahmini tasdiqlaydi. Serebrospinal suyuqlikda hujayralar sonining ko'payishi miyaning yoki miya pardalarining yallig'lanish kasalliklaridan dalolat beradi. Hatto suyuqlikning bosimini o'lchash, ba'zan bosh yoki orqa miyaning ayrim patologik holatlarini aniqlashga yordam beradi.

Bosh miyaning yon qorinchalarida hosil bo'lgan serebrospinal suyuqlik ulardan qorinchalar orasidagi teshik orqali chiqadi va uchinchi qorinchaning serebrospinal suyuqligi bilan birga silviy vodoprovodi orqali to'rtinchi qorinchaga, so'ngra uning tomi orqali subaraxnoidal bo'shliqqa o'tadi. Bosh va orqa miyani o'ragan yumshoq va to'rsimon pardalarning bo'shliqlaridagi suyuqlikning ko'pchilik qismi qorinchalarda hosil bo'ladi. Shu sababli, agar to'rtinchi qorinchaning tomi orqali serebrospinal suyuqlikning chiqish yo'li bekilib qolsa, u qorinchalarda to'planadi va ularni kengaytiradi, bu esa miyaning ichkaridan ezilishiga olib keladi. Serebrospinal suyuqlik to'xtovsiz hosil bo'lganligi sababli, u o'z vaqtida olib ketilishi lozim, aks holda kalla ichidagi bosim ortib ketadi. Serebrospinal suyuqlik qanday tezlik bilan hosil bo'lsa, shunday tezlik bilan qayta qonga so'rilishini ta'minlovchi tuzilmalar mavjud; bu araxnoidal vorsinkalar – to'rsimon pardaning qattiq miya pardasining venoz sinuslariga turtib chiqib turuvchi o'simtalardir.

Orqa miya suyuqligining so'rilishini pasayishi yoki uning qorinchalardan chiqish yo'llarini bekilib qolishi gidrotsefaliya (yunocha hydro-suv + kephale-kalla) nomi bilan ma'lum bo'lgan holatga olib keladi. Markaziy nerv sistemasining bo'shliqlarida orqa miya suyuqligining ortiqcha miqdori to'planishi va kalla ichi bosimining ortib ketishiga olib keluvchi har qanday buzilish gidrotsefaliya, deb ataladi. Tug'ma gidrotsefaliyada kalla katta bo'lib, aqliy faoliyatning buzilishi va mushaklarning nimjonligi bilan kechadi. Katta odamlarda ham bosh miya nerv to'qimasining shikastlanishi natijasida kelib chiqqan juda ko'p nevrologik belgilar (simptomlar) kuzatiladi.

## X BOB

### ENDOKRIN SISTEMA

*Endokrin va nerv sistemalari* organizmdagi barcha a'zolar faoliyatini boshqaradi va muvofiqlashtiradi. Bunda endokrin sistema asosan organizmda kechadigan moddalar almashinuvi, tananing o'sishi, reproduktiv (jinsiy hujayralarning rivojlanishi) faoliyat kabi nisbatan umumiy jarayonlarni boshqaradi. Endokrin sistema – qon va limfaga gormon ajratuvchi tuzilmalar – a'zolar, a'zolarning qismlari, ayrim hujayralar to'plamidan iborat. Shuning uchun ham, endokrin bezlar ekzokrin bezlarga nisbatan qon tomirlariga boy va chiqaruv naylariga ega emas. Endokrin bezlarning mikrotsirkulyator tomirlar tizimi sinusoid kapillyarlar tutishi va kapillyar oldi bo'shlig'ining mavjudligi bilan tavsiflanadi.

*Gormonlar* (yunon. *Hormone* – qo'zg'atmoq, ta'sir qilmoq) asosan organizmning moddalar almashinuvi, somatik o'sish, reproduktiv faoliyat kabi asosiy funksiyalariga kuchaytiruvchi yoki susaytiruvchi ta'sir ko'rsatadigan yuqori faollikka ega boshqaruvchi omillardir.

Kimyoviy tuzilishi bo'yicha gormonlar quyidagi turlarga bo'linadi: aminokislotalarning hosilalari (adrenalin, noradrenalin va boshqalar), peptidlar (50dan ziyod gormonlarni o'z ichiga oladi, ular orasida insulin, glyukagon, ingibin, gastrin va boshqalar), steroidlar (jinsiy, buyrak usti bezi po'stlog'i gormonlari va boshqalar), to'yinmagan yog' kislotalari (prostaglandinlar). Fiziologik ta'siri bo'yicha ishga tushiruvchi gormonlar va ijrochi gormonlar farqlanadi. Gipotalamusning neyrogormonlari va gipofiz gormonlari ishga tushiruvchi gormonlardir, ular boshqa ichki sekretiya bezlarida gormonlarning hosil bo'lishi va sekretsiyasi jarayonlarini kuchaytiradi yoki tormozlaydi. Ijrochi-gormonlar nishon hujayralar va to'qimalardagi modda almashinuvi jarayonlariga bevosita ta'sir ko'rsatadi. Gormonlar barcha a'zolarga emas, balki hujayralari mazkur gormonga nisbatan retseptorlarga ega bo'lgan a'zolargagina ta'sir ko'rsatadi. Bu hujayralar (a'zolar) nishon hujayralar yoki effektorlar deb

nomlanadi. Nishon hujayralari ma'lum gormonga xos oqsil-retseptorlarga ega bo'lib, ular yordamida tegishli gormonni tanlab, o'ziga biriktirish xususiyatiga ega. Gormon retseptor bilan birikkanda plazmolemma ning gormonga tobe fermenti – adenilil-siklaza faollashadi va u sitoplazmada ATFdan siklik adozinmonofosfat (tsAMF) hosil bo'lishini kuchaytiradi, natijada hujayra o'zining funksional holatini o'zgartiradi. Gormonlar, garchand juda oz miqdorda ishlab chiqarilsada, yuqori biologik faollikka ega.

Ayrim gormonlar faqatgina bitta bezda, ayrim gormonlar esa bir necha a'zolarida hosil bo'lishi mumkin. Masalan, tiroksin – qalqonsimon bezda ishlab chiqarilsa, insulin gormoni – me'da osti bezi, quloq oldi bezi, timus va bosh miyaning ayrim hujayralarida sintezlanadi. Bir necha xil gormonlarni ishlab chiqaruvchi ayrim endokrin hujayralar ham mavjud. Masalan, me'daning shilliq pardasidagi G-hujayralar gastrin va enkefalin ishlab chiqaradi.

#### **Nerv va endokrin sistemalarining o'zaro aloqasi**

Endokrin sistema organizm faoliyatini boshqaruvchi yagona bo'g'in emas. Uning faoliyati nerv va immun sistemalari faoliyati bilan chambarchas bog'liq. Endokrin buzilishlar immun reaksiyalariga ta'sir ko'rsatishi mumkin yoki, aksincha.

Nerv va endokrin hujayralari uchun umumiylik – gumoral boshqaruv omillarini ishlab chiqarishdan iborat. Endokrin hujayralar gormon sintezlaydi va ularni qonga chiqaradi, neyronlar esa sinaps bo'shlig'iga ajraluvchi neyrotransmitterlar yoki o'zgartiruvchilar (aksariyati neyroaminlar: noradrenalin, serotonin va boshqalar)ni ishlab chiqaradi. Gipotalamusda nerv va endokrin hujayralar uchun xos bo'lgan xususiyatlarni o'zida mujassamlashtirgan sekretor neyronlar joylashgan. Ular ham neyroaminlar, ham oligopeptid gormonlarni sintezlash xususiyatiga ega. Neyroendokrin hujayralar nerv va endokrin sistemalarni yagona neyronendokrin tizimga birlashtiradi.

### **Tasnifi:**

I. Markaziy endokrin a'zolar (gipotalamus, epifiz, gipofiz);

II. Periferik endokrin a'zolar:

1) sof endokrin bezlar (qalqonsimon bez, qalqonsimon bez oldi bezi, buyrak usti bezi);

2) endokrin va noendokrin vazifani bajaruvchi aralash a'zolar (me'da osti bezi, yo'ldosh, jinsiy bezlar);

3) a'zo va to'qimalarda diffuz joylashgan ayrim endokrin hujayralar – diffuz endokrin sistema (DES): a) neyrogen rivojlanish manbaiga ega APUD sistema hujayralari (aminlarni hosil qiluvchilarni yutish va dekarboksillash xususiyatiga ega); b) neyrogen taraqqiyot manbaiga ega bo'lmagan hujayralar – jinsiy bezlarning steroid gormonlar ishlab chiqaruvchi interstitsial hujayralari.

Modomiki, endokrin bezlar funksional jihatdan yagona boshqaruv tizimni hosil qilar ekan, endokrin a'zolarining o'zaro aloqasi va ularning ierarxik bog'liqligini ko'zda tutuvchi tasnif ham mavjud:

I. Markaziy endokrin bezlar (aksariyat periferik endokrin bezlar faoliyatini boshqaradi):

1) gipotalamus (neyrosekretor yadrolar);

2) gipofiz (adenogipofiz va neyrogipofiz);

3) epifiz.

II. Adenogipofizga tobe periferik endokrin bezlar va endokrinotsitlar:

20.2.1. qalqonsimon bez (tirotsitlar);

20.2.2. buyrak usti bezi (po'stloq moddasi);

20.2.3. jinsiy bezlar (urug'don, tuxumdon).

III. Adenogipofizga tobe bo'lmagan periferik endokrin bezlar va endokrinotsitlar:

20.3.3. qalqonsimon bez kalsitoninotsitlari;

20.3.4. qalqonsimon bez oldi bezi;

20.3.5. buyrak usti bezining mag'iz moddasi va paragangliylar;

20.3.6. me'da osti bezi Langergans orolchalari endokrinotsitlari;

20.3.7. noendokrin a'zolar tarkibidagi neyroendokrinotsitlar,



dispers endokrin tizim endokrinotsitlari (APUD-sistema hujayralari).

## ENDOKRIN TIZIMNING MARKAZIY A'ZOLARI

### Gipotalamus

Gipotalamus (*hypothalamus*) o'rta miya pufagining bazal qismidan rivojlanib, organizm endokrin faoliyatini boshqaruvchi oliy nerv markazi hisoblanadi. U avtonom nerv tizimining simpatik va parasimpatik bo'limlari markazi sifatida organizmdagi barcha visseral funksiyalarni nazorat qiladi va muvofiqlashtiradi, shuningdek boshqaruvning endokrin va nerv mexanizmlarini birlashtiradi. Gipotalamusning neyrosekretor yadrolarida joylashgan neyrosekretor hujayralar nerv va endokrin tizimlarni birlashtiruvchi substrat hisoblanadi.

Gipotalamus gipofiz bilan quyidagi tizimlar orqali chambarchas bog'langan: 1) gipotalamo-adenogipofizar, uning yordamida gipotalamus gipofizning oldingi va o'rta bo'laklari bilan bog'lanadi; 2) gipotalamoneyrogipofizar, uning yordamida gipotalamus gipofizning orqa bo'lagi (neyrogipofiz) bilan bog'lanadi.

Mazkur tizimlarning har biri o'zining neyrogemal (o'zi gormon hosil qilmaydi, lekin gipotalamusda sintezlangan gormonlarni to'playdigan) a'zosiga ega. Gipotalamo-adenogipofizar tizimida – medial tepalik (*eminencia medialis*), gipotalamo-neyrogipofizar tizimida – gipofizning orqa bo'lagi neyrogemal a'zo bo'lib hisoblanadi.

Neyrogemal a'zoning o'ziga xos xususiyatlari: 1) kapillyarlarga boy; 2) aksovazal sinapslar tutadi; 3) o'zida neyrogormonlarni to'playdi; 4) unda neyrosekretor hujayralarning aksonlari tugaydi.

Gipotalamus oldingi, o'rta (mediobazal) va orqa bo'laklardan iborat bo'lib, ularda 30 juftdan ortiq yadrolar joylashgan. Gipotalamus yadrolari umumiy tuzilishga ega va bir xil funksiyani bajaruvchi neyrosekretor hujayralar to'plamidan iborat. Ayrim yadrolarda yirik – xolinergik, boshqa yadrolarda – mayda adrenergik neyrosekretor hujayralar joylashgan.



*Gipotalamusning oldingi bo'lagida 2 juft yadrolar mavjud: 1) supraoptik (nuclei supraoptici) va 2) paraventrikulyar (nuclei paraventriculares). Mazkur yadrolar tarkibi peptidlar va atsetilxolin sintezlash qobiliyatiga ega bo'lgan yirik xolinergik neyrosekretor hujayralardan iborat. Shuningdek, paraventrikulyar yadro tarkibiga mayda adrenergik neyrosekretor hujayralar ham kiradi. Yirik xolinergik va mayda adrenergik neyrosekretor hujayralar nafaqat neyrogormonlar ishlab chiqarish, balki nerv impulsini hosil qilish va uni o'tkazish xususiyatiga ham ega.*

Supraoptik yadrolar tarkibida zich sekretor granularlar tutuvchi yirik xolinergik neyrosekretor hujayralardan iborat. Paraventrikulyar yadrolar esa bir muncha murakkabroq tuzilgan. Yadroning markazida xuddi supraoptik yadrolardagi singari yirik xolinergik neyrosekretor hujayralar joylashgan. Paraventrikulyar yadroning periferik qismi aksonlari medial eminentsiyaga yo'nalgan mayda adrenergik neyrosekretor hujayralardan iborat.

Supraoptik va paraventrikulyar yadrolarda joylashgan neyrosekretor hujayralarning aksonlari medial eminentsiya va gipofiz oyoqchasi orqali gipofizning orqa bo'lagiga o'tadi va bu erdagi qon kapillyarlari atrofida kengaymalar (Gerring tanachalari) hosil qilib tugallanadi.

Har ikkala yadrodagi neyrosekretor hujayralar antidiuretik gormon (ADG) yoki vazopressin va oksitotsin gormonlarini ishlab chiqaradi, lekin odamda ADG asosan paraventrikulyar yadroning yirik neyrosekretor hujayralari tomonidan ishlanadi.

Vazopressin va oksitotsin zich donacha ko'rinishida supraoptik va paraventrikulyar yadrolarning neyrosekretor hujayralari tanasi va aksonlarida joylashadi. Mazkur ikkala gormon ham gipotalamoneyrosekretor tizimning neyrogemal a'zosi – gipofizning orqa bo'lagiga o'tib, bu erda qon kapillyarlari bilan akso-vazal sinaps hosil qiluvchi Gerring tanachalarida to'planadi.

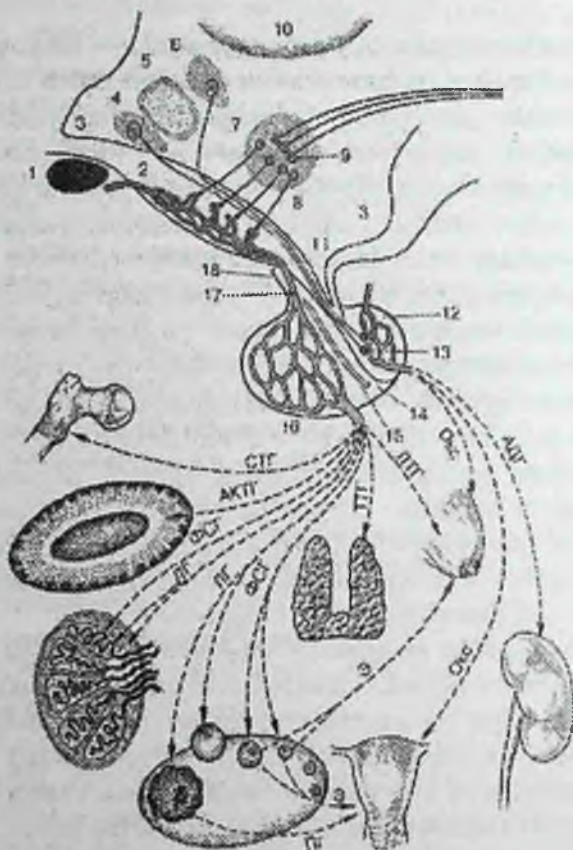
Vazopressin buyrak kanalchalarida reabsorbsiya jarayonini kuchaytiradi, oksitotsin bachadon mushaklarining qisqarishini stimullaydi.

Gipotalamusning o'rta bo'lagi (mediobazal va tuberal qismi) yadrolari mayda adrenergik neyrosekretor hujayralardan iborat

bo'lib, ular *adenogipofizotrop neyrogormonlar* – rilizing-gormonlar yoki omillar (ingl. *release – xalos qilish*)ni ishlab chiqaradi va ular yordamida gipotalamus adenogipofiz faoliyatini nazorat qiladi. Mazkur neyrogormonlar tabiatan kichik molekulyar oligopeptidlar bo'lib, ular gipofizning oldingi va o'rta bo'laklarida gormonlar ishlanishini stimullovchi *liberinlar*, hamda adenogipofiz faoliyatini pasaytiruvchi *statinlarga bo'linadi*. *Liberinlarning quyidagi turlari farqlanadi*: somatotropin-rilizing-omil – somatoliberin; tireotropin-rilizing-omil – tiroliberin; AKTG-rilizing-omil – kortiqoliberin; rilizing- follikulostimullovchi gormonning rilizing-omili – folliberin; lyuteinlovchi gormonning rilizing-omili – lyuliberin; prolaktin-rilizing-omil – prolaktoliberin; melanotsitstimullovchi gormon rilizing-omili – melanoliberin. Statinlar orasida quyidagilar mavjud: somatotropin-ingibirlovchi omil – somatostatin; prolaktin- ingibirlovchi omil – prolaktostatin; melanotsitstimullovchi gormonni ingibirlovchi omil – melanostatin.

*Gipotalamus o'rta bo'lagining eng muhim yadrolari* – arkuat yoki *infundibulyar* (nucl. arcuatus seu infundibularis) kulrang do'mboqcha (*tuber cinereum*)da joylashadi, ventromedial (nucl. ventromedialis) va dorsomedial (nucl. dorsomedialis) yadrolar gipofiz oyoqchasini Yoysimon o'rab oladi. Liberinlar va statinlarni ishlab chiqaruvchi asosiy yadro va tuzilmalar – arkuat va ventromedial yadrolar, shuningdek paraventrikulyar yadro, kulrang periventrikulyar modda, gipotalamusning preoptik sohasi va supraxiazmatik yadrolardagi mayda adrenergik neyrosekretor hujayralardir.

Mayda adrenergik neyrosekretor hujayralarning aksonlari medial eminentsiyaga yo'naladi va bu erdagi kapillyarlar bilan akso-vazal sinaps hosil qilib tugallanadi (rasm 10.1.).



**Rasm 10.1. Gipotalamo-gipofizar tizim va trop gormonlarning nishon-a'zolariga ta'siri:**

1 – ko'ruv xiazmasi; 2 – birlamchi kapilyarlar to'ri bilan medial eminentsiya; 3 – III qorincha bo'shlig'i, ayrim gipotalamus yadrolarining III qorincha devoriga proeksiyasi; 4 – supraoptik yadro; 5 – oldingi gipotalamik yadro (gipotalamusning preoptik zonasi); 6 – paraventrikulyar yadro; 7 – mediobazal gipotalamusning arkuat- ventromedial kompleksi; 8 – talamus;

9 – medial eminentsiyaning birlamchi kapilyarlar to'riga adenogipofizar gormonlarni ajratib chiqaruvchi gipotalamusning mediobazal qismidagi neyrosekretor adrenergik hujayralar (2);



- 10 – gipotalamusning mediobazal qismidagi tushuvchiefferent nerv yo'llarini boshlovchi adrenergik neyronlar (paragipofizar boshqaruv);  
 I – III qorincha voronkasi va gipofizar oyoqcha;  
 12 – gipofizning orqa bo'lagi; 13 – Gerring tanachasi (gipotalamusning oldingi bo'lagidagi neyrosekretor hujayralar aksonlarining oxirlari); 14 – gipofizning o'rta bo'lagi;  
 15 – gipofizar yoriq; 16 – ikkilamchi kapillyarlar to'rini tutuvchi gipofizning oldingi bo'lagi; 17 – portal (darvoza) vena;  
 18 – adenogipofizning tuberal qismi.

### **Periferik endokrin bezlar faoliyatining gipotalamus tomonidan boshqarilishi**

Gipotalamus periferik bezlarning faoliyatini 2 yo'l bilan boshqaradi: 1) gipofiz orqali (transgipofizar yo'l); 2) gipofizni chetlab o'tib (paragipofizar yo'l).

*Transadenogipofizar boshqaruvda gipotalamusning mediobazal qismida ishlab chiqariladigan adenogipofizotrop gormonlar (liberinlar va statinlar) qon bilan gipofizning oldingi bo'lagiga etib keladi. Liberinlar ta'sirida gipofizning trop gormonlari (gonadotrop, tirotrop, kortiqotrop va boshqalar) ishlab chiqariladi va ular qon bilan tegishli nishon a'zolarga etkaziladi (m-n, tireotrop gormon – qalqonsimon bezga) va ularning faoliyati oshadi.*

Demak, *transadenogipofizar boshqaruvda gipotalamusning periferik endokrin bezlarga ta'siri nishon hujayralari gipofizning oldingi bo'lagida joylashgan rilizing omillarni sekretiya qilish orqali gumoral yo'l bilan amalga oshiriladi.*

*Paragipofizar boshqaruvda gipotalamus periferik bezlar faoliyatini gipofizni chetlab o'tib boshqaradi. Paragipofizar boshqaruv quyidagi usullarda ta'minlanadi:*

1. Periferik bezlar faoliyatini simpatik va parasimpatik nerv tizimlari orqali boshqarish. Ma'lumki, gipotalamus vegetativ nerv tizimini boshqarishning oliy markazi hisoblanadi va u simpatik va parasimpatik nerv tolalari orqali barcha bezlar faoliyatini boshqaradi.

2. Boshqaruv teskari manfiy aloqa yo'li bilan ta'minlanadi. Masalan, agar qonda ma'lum bir endokrin bezdan ajraladigan

gormon miqdori ko'p bo'lsa, mazkur gormonni ajralishi kamayadi yoki qonda kam bo'lsa, aksincha – gormon ajralishi kuchayadi. Yohud, biron-bir gormonning ta'siri yuqori bo'lgan holatda ham uning ajralishini kamayishi qayd etiladi.

3. Ba'zan organizmda tirotrop (qalqonsimon bez faoliyatini stimullovchi) immunoglobulinlar yoki autoantitanalar ishlab chiqariladi. Mazkur autoantitanalar qalqonsimon bez hujayralari retseptorlari bilan birikib, uzoq vaqt davomida ularning funksiyasini oshiradi.

Gipotalamus funksiyasi bosh miya nazorati ostida ta'minlanadi. Uning turli bo'limlarida neuropeptidlar (50 dan ortiq) ishlab chiqaruvchi neuroendokrin hujayralar mavjud. Ular orasida, masalan enkefalin neyronlararo mediator bo'lib, uning ta'sirida limbik tizim neyronlari orqali neyroaminlar – serotonin va noradrenalin, retikulyar formatsiya neyronlari orqali noradrenalin sintezi amalga oshadi. Neyroaminlar gipotalamus neyrogormonlari sekretsiyasiga ta'sir qiladi, o'z navbatida ular ta'sirida gipofiz adenotsitlari faolligi oshadi yoki pasayadi. Shu tariqa nerv va endokrin tizimlarning chambarchas funksional aloqasi yuzaga kelib, u organizmdagi barcha tizimlar (a'zolar) faoliyatini nazorat qiladi va muvofiqlashtiradi.

Adenogipofizotrop gormonlar va ularning ta'siri: STG- organizmning umumiy va uning ayrim a'zolari (jumladan skelet)ning o'sishini stimullaydi; AKTG- buyrak usti bezining tutamli va to'rsimon zonalarini faoliyatini stimullaydi; LG- ovulyatsiya jarayoni, sariq tananing hosil bo'lishi va unda progesteron, urug'donda testosteron ishlanishini stimullaydi; FSG- tuxumdonda follikulalarning o'sishi va ularda estrogen ishalanishini, urug'donda spermatogenez jarayonini stimullaydi; TTG – qalqonsimon bezning tireoid gormonlarini sintezlanishi va ajralishini faollashtiradi; LTG – sut bezlarida sut ajralishini kuchaytiradi. Gipofizning orqa bo'lagida to'planadigan gormonlar: vazopressin yoki antidiuretik gormon (ADG) – qon tomirlarini toraytirish va arterial bosimni oshirish, buyrak kanalchalari orqali suvning reabsorbsiyasi (qayta so'rilishi)ni oshirish, ya'ni diurezni kamaytirish xususiyatiga ega. *Oksitotsin (Oks)* – sut bezlarining



sekretor bo'limidagi mioepitelial hujayralarni qisqartirish hisobiga sut ajralishini kuchaytiradi, ayollarda bachadon mushagi, erkaklarda urug' olib ketuvchi yo'llarning silliq mushaklarini qisqartiradi.

### Gipofiz

Gipofiz (grek. hypo- osti + physis – o'sish), og'irligi – taxminan 0.5 g; uning me'yordagi o'lchamlari odamda taxminan 10x13x6 mm tashkil qiladi. U muhim rentgenologik belgi bo'lgan ponasimon suyakning bo'shlig'i – turk egarchasini egallab turadi.

**Taraqqiyoti.** Embriogenez davrida gipofiz qisman og'iz bo'shlig'ining

ektodermasi va qisman nerv to'qimasi (3-qorincha tubi voronkasining distal qismi)dan rivojlanadi.

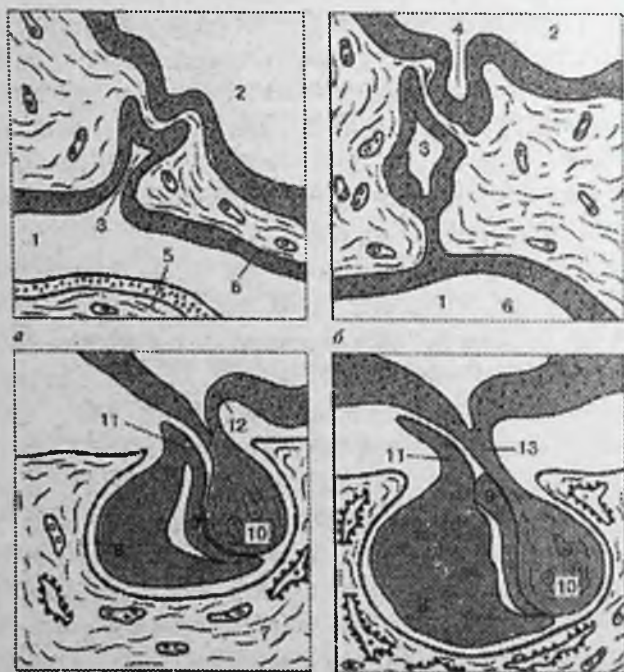
Embriogenezning 4–5 haftasida og'iz bo'shlig'i epiteliysi (ektoderma)dan adenogipofiz hosil bo'ladi: og'iz bo'shlig'i epiteliysining 3-qorincha tubiga tomon botib kirishi natijasida gipofiz (Ratke) cho'ntagi hosil bo'ladi. Ratke cho'ntagining oldingi devori epiteliysi qalinlashib gipofizning oldingi bo'lagini hosil qiladi, cho'ntakning orqa devori epiteliysidan – gipofizning oraliq bo'lagi rivojlanadi, cho'ntak bo'shlig'i torayib, oldingi va oraliq bo'laklar orasidagi gipofiz yorig'iga aylanadi. Odam homilasi gipofizida gipofiz yorig'i yo'qolib, uning oraliq bo'lagi oldingi bo'lagi bilan birikadi. O'z navbatida 3-qorincha voronkasining distal qismi Ratke cho'ntagiga tomon o'sib kiradi va gipofizning orqa bo'lagi (neyrogipofiz)ni hosil qiladi (rasm 10.2). Voronkaning proksimal qismi torayib, gipotalamusni gipofiz bilan bog'lovchi gipofiz oyoqchasi (poya)ga aylanadi.

Tug'ilish vaqtiga kelib gipofizning asosiy tuzilmalari differentsirovkasi yakunlanadi.

Demak, taraqqiyot manbai jihatdan gipofiz ikkita bezni o'z ichiga oladi – neyrogipofiz va adenogipofiz. Bu bezlar anatomik jihatdan birlashgan, lekin tuzilishi va funksiyalari bilan bir-biridan farq qiladi. Og'iz bo'shlig'i ektodermasidan rivojlanuvchi gipofizning qismi adenogipofiz nomi ostida ma'lum va u yirik –

oldingi va oraliq bo'lim hamda neyral oyoqchani o'rab turuvchi – tuberal qismlardan tashkil topgan.

Nerv to'qimasidan rivojlanuvchi neyrogipofiz esa asosan kattaroq o'lchamli – orqa bo'lak (pars nervosa) va kichikroq – neyral oyoqcha (poyacha)dan iborat. Neyral oyoqcha stvo! va oraliq tepalikdan tashkil topgan.



**Rasm 10.2 Gipofizning rivojlanishi davrlari (sxema):**

*a* – embrional kurtaklar; *b* – ektodermal va neyral kurtaklarning birlashishi; *v, g* – adeno- va neyrogipofizning shakllanishi. 1 – og'iz bo'shlig'i; 2 – miya qorinchasi bo'shlig'i; 3 – gipofiz (Ratke) cho'ntagi; 4 – oraliq miya divertikuli; 5 – til; 6 – og'iz bo'shlig'ining ektodermalepiteliysi; 7 – mezenxima; 8 – Ratke cho'ntagining oldingi devori (gipofizning oldingi bo'lagi); 9 – Ratke cho'ntagining orqa devori (gipofizning oraliq bo'lagi); 10 – gipofizning orqa bo'lagi; 11 – tuberal qismi; 12 – ependima; 13 – gipofiz oyoqchasi

**Tuzilishi.** Yuqorida qayd etilganidek, adenogipofiz oldingi bo'lak (lobus anterior), oraliq (pars intermedia) va tuberal qism (pars tuberalis), ya'ni gipofiz (Ratke) cho'ntagidan rivojlanuvchi barcha tuzilmalarni o'z ichiga oladi. Gipofiz og'irligining 75%ni oldingi bo'lak tashkil etadi.

Oldingi bo'lagi biriktiruvchi to'qimali kapsula bilan o'ralgan bo'lib, undan a'zo ichiga siyrak biriktiruvchi to'qima qatlamlari botib kirib, uning stromasini hosil qiladi. Biriktiruvchi to'qimali qatlamlarda qon va limfa tomirlari, ular orasida esa bo'lak parenximasini hosil qiluvchi epiteliy hujayralari (adenotsit)lardan iborat tasmalar joylashadi.

Ayrim adenotsitlar epiteliy tasmalarining chekkalarida joylashib, tarkibida bo'yoqlar bilan yaxshi bo'yaluvchi donachalar tutadi va ular xromofil endokrinotsitlar (endocrinocytus chromophilus), tasmalarning o'rta qismlarini egallagan boshqa xil hujayralarning sitoplazmasi esa kuchsiz bo'yilib, ular – xromofob endokrinotsitlar (endocrinocytus chromophobus) deb nomlanadi.

**Adenotsitlar tasnifi.** Yuqorida qayd etilganlardan kelib chiqqan holda gipofizning oldingi bo'lagi hujayralari xromofil va xromofob (bosh)larga bo'linadi. Shuningdek, gipofizning oldingi bo'lagida na xromofil, na xromofoblarga kiruvchi hujayralar ham mavjud, bular kortiqotrop adenotsitlardir. *Xromofil adenotsitlar* o'z navbatida 1) sitoplazmasidagi donachalari ishqoriy bo'yoqlar bilan bo'yaluvchi *bazofil*, va 2) donachalari kislotali bo'yoqlar bilan bo'yaluvchi *atsidofil* hujayralarga bo'linadi (rasm 10.3).

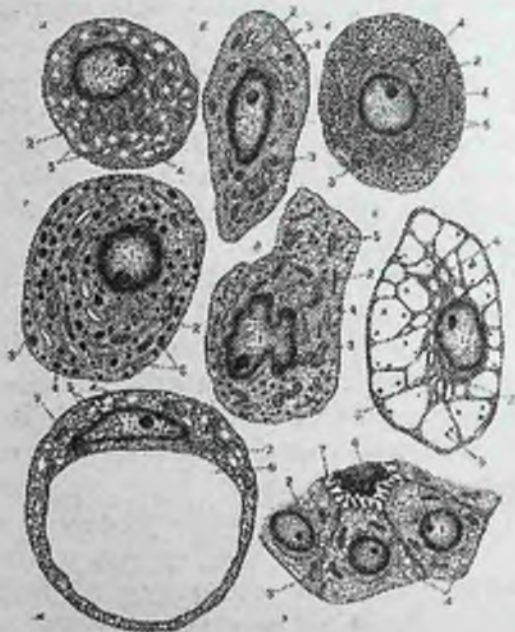
Bazofil adenotsit (endokrinotsit)lar 4–10%ni tashkil qiladi. Ular 2 guruhga bo'linadi: 1) gonadotropotsitlar va 2) tiotropotsitlar.

*Gonadotropotsitlar* – eng yirik hujayralar bo'lib, yumaloq yoki ovalshaklga ega, yadrosi ekssentrik joylashgan, sitoplazmasi donador EPT, mitoxondriyalar, Golji kompleksiga boy. Shuningdek, aldegidfuksin bilan bo'yaluvchi glikoproteidlardan iborat diametri 200–300 nm li bazofil donachalar tutadi. Gonadotropotsitlarning follikul stimullovchi gormon – FSG (follitropin) va lyuteinlovchi gormon – LG (lyutropin) ishlab chiqaruvchi ikki turi ajratiladi.

Follitropin jinsiy hujayralarni shakllanishiga ta'sir qiladi hamda tuxumdonda sariq tana hosil bo'lishi va urug'donning



interstitsial hujayralari tomonidan erkaklar jinsiy gormoni hosil bo'lishini stimullaydi.



**Rasm 10.3. Adenogipofiz bezli hujayralarining ultramikroskopik tuzilishi:**

- a* – gonadotrop follikulostimullovchi hujayra; *b* – tirotropotsit;  
*v* – somatotropotsit; *g* – laktotropotsit (mammotropotsit);  
*d* – kortiqotropotsit; *e* – tireoidektomiya hujayrasi; *j* – kastratsiya hujayrasi; *z* – *pseudofollikulning* follikulyar-yulduzsimon hujayralari.  
 1 – yadro; 2 – Golji majmuasi; 3 – mitoxondriya; 4 – endoplazmatik to'r; 5 – sekretor donachalar; 6 – vakuol; 7 – mikrovorsinka;  
 8 – kolloidsimon modda bilan to'lgan pseudofollikul

Organizmدا jinsiy gormonlar etishmagan holda manfiy teskari ta'sir mexanizmi bo'yicha gipofizning oldingi bo'lagida gonadotrop gormonlar (ayniqsa follitropin) ishlanishi kuchayadi va shu sababli ayrim gipertrofiyaga uchragan gonadotropotsitlarda hujayraning zichlashgan yadrosini chekkaga suruvchi va

sitoplazmani xalqa singari yuqalashtiruvchi yirik vakuol hosil bo'ladi. Bunday o'zgargan gonadotropotsitlar kastratsiya hujayralari deb nomlanadi (rasm 10.3).

Bazofil hujayralarning ikkinchi turi noto'g'ri yoki burchaksimon shaklga ega. Ularning sekretor donachalari juda mayda (diametri 80–150 nm) va aldegidfuksin bilan kuchli bo'yaladi. Ular gonadotropotsitlarga nisbatan kamroq glikoproteinlar tutadi. Mazkur hujayralar qalqonsimon bezning follikulyar endokrinotsitlari faoliyatini kuchaytiruvchi tirotrop gormoni (tirotropin) ishlab chiqaradi va *tirotropotsitlar deb ataladi*.

Agar organizmda tireoid gormonlar – yodotironinlar yetishmovchiligi yuzaga keladigan bo'lsa, tirotropotsitlar hajmi kattalashadi, endoplazmatik to'r sisternalari kengayadi, sitoplazma yirik katakli to'r ko'rinishini oladi. Hujayralarda oddiy tirotropotsitlarga nisbatan yirikroq bo'lgan aldegidofuksinofil donachalar joylashadi. Bunday vakuollashgan tirotropotsitlar tiroid-ektomiya hujayralari nomini olgan (rasm 10.3).

Atsidofil endokrinotsitlar uchun kislotali bo'yoqlar bilan bo'yaluvchi yirik zich oqsil tabiatli donachalar xosdir (rasm 10.3). O'lchami bo'yicha mazkur hujayralar bazofil hujayralarga nisbatan ancha kichik, biroq ularning soni gipofizning oldingi bo'lagidagi barcha adenotsitlarning 30–35%ni tashkil qiladi. Ular yumaloq yoki oval shaklga ega, yadrosi hujayra markazida joylashadi, donador endoplazmatik to'r kuchli rivojlangan.

Atsidofil endokrinotsitlarning ham 2 turi farqlanadi: organizmning o'sishini boshqaruvchi o'sish gormoni (somatotropin) ishlovchi *somatotropotsitlar*; laktotrop gormon (prolaktin) ishlovchi *laktotropotsitlar yoki prolaktinotsitlar*. Prolaktin sut bezlarida sut biosintezini faollashtiradi. Ayollarda tug'ruqdan so'ng, laktatsiya va bolani emizish davrida mazkur gormonni ishlanishi kuchayadi. Bundan tashqari prolaktin tuxumdonda sariq tananing faoliyati davomiyligini uzaytiradi, shuning uchun ham ilgari bu gormon lyuteotrop gormon ham deb nomlangan.

Somatotropotsitlarning sekretor donachalari yumaloq shaklga ega bo'lib, ularning diametri 350–400 nm ga etadi. Laktotropotsitlarning donachalari esa yanada yirikligi (uzunasi 500–600 nm



va kengligi 100–120 nm) va ovalsimon yoki cho‘ziq shakli bilan ajralib turadi.

Xromofil hujayralarning yana bir guruhi asosan gipofizning oldingi bo‘lagi markaziy qismida joylashuvchi kortiqotropot-sitlardir. Ular buyrak usti bezining po‘stloq moddasi tutamli zonasi hujayralarining sekretor faolligini kuchaytiruvchi oqsil tabiatli adrenokortiqotrop gormoni (AKTG yoki kortiqotropin)ni ishlab chiqaradi. Ushbu hujayralar noto‘g‘ri yoki burchaksimon shaklga ega, yadrosi bo‘lakchalardan iborat, endoplazmatik to‘ri yaxshi rivojlangan, sekretor donachalari membrana bilan o‘ralgan bo‘lib, o‘zida zich oqsil tabiatli o‘zak qismini tutadi, membrana bilan o‘zak o‘rtasida oqish bo‘shliq mavjud.

Xromofob endokrinotsitlar sitoplazmasi bo‘yoqlarni yomon qabul qiladi va aniq sekret donachalari tutmaydi. Bu hujayralar deyarli 60%ni tashkil qiladi. Xromofob hujayralar turli differentsirovka darajasi va turli fiziologik xususiyatlarga ega hujayralardir. Ular orasida bazofil yoki atsidofil hujayralarga ixtisoslasha boshlagan. lekin hali sekretor donachalarni to‘plab ulgurmagan hujayralarni ko‘rish mumkin. Boshqa xromofob hujayralar esa, aksincha to‘liq ixtisoslashgan, lekin intensiv yoki uzoq muddatli sekretiya tufayli o‘zlarining sekretor donachalarini yo‘qotg .i hujayralardir. Xromofob hujayralarning ma‘lum bir qismiga zahira hujayralari sifatida qarash mumkin. Shuningdek, xromofob hujayralar orasida follikulyar-yulduzsimon hujayralar ham uchraydi, ular uncha katta bo‘lmagan o‘lchamlarga ega, uzun shoxlangan o‘simtalar tutuvchi va o‘simtalari birlashib to‘r hosil qiluvchi hujayralardir. Mazkur hujayralarning ba‘zi o‘simtalari sinusoid kapillyarlarga birikadi. Ba‘zan, yulduzsimon hujayralar bo‘shlig‘ida glikoprotein tabiatli sekret to‘plovchi uncha katta bo‘lmagan follikulasimon tuzilmalarni hosil qilib joylashadi. Bunday yulduzsimon hujayralarning apikal yuzasida follikul bo‘shlig‘iga bo‘rtib turuvchi mikrovorsinkalar rivojlanadi (rasm 10.3).

Adenogipofizning *o‘rta (oraliq) bo‘lagi* ensiz epitelial tasmadan iborat. Ratke cho‘ntagining dorsal qismidan rivojlangan oraliq bo‘lak odamda rudimentar soha bo‘lib, mayda sekretor granular tutgan och bazofil bo‘yaluvchi hujayralardan iborat

tasma va follikullardan tashkil topgan. O'rta bo'lak endokri-notsitlari oqsil yoki shilliq tabiatli sekret ishlab chiqarish xususiyatiga ega bo'lib, ular mazkur sohada joylashgan follikulasimon kistalarning shakllanishini ta'minlaydi. O'rta bo'lak epiteliysi orqa bo'lakdan biriktiruvchi to'qimaning yupqa qatlami orqali ajralib turadi. Adenogipofizning o'rta bo'lagida melanotsitlarni hosil bo'lishini stimullovchi (melanotsitotropin), shuningdek lipidlar metabolizmini kuchaytiruvchi lipotrop (lipotropin) gormonlar ishlab chiqariladi.

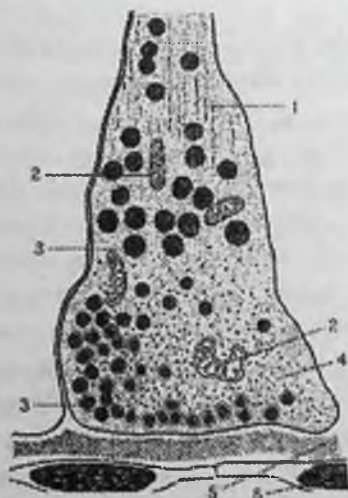
Adenogipofizning tuberal qismi – gipofiz oyoqchasiga yondoshgan va gipotalamusning medial do'mboqchasini pastki yuzasiga tegib turuvchi bo'limdir.

Bezning tuberal qismi sitoplazmasi och bazofil bo'yalgan kubsimon hujayralardan iborat epitelial tasmalardan tuzilgan. Tuberal tasmalarning ayrim hujayralarida ko'p bo'lmasada bazofil granularlar uchraydi.

**Gipotalamo-adenogipofizar qon aylanishi tizimi va uning ahamiyati.** Gipotalamo-adenogipofizar qon aylanishi tizimi port (darvoza) tizim ham deb nomlanadi. Olib keluvchi gipofiz arteriyalar mediobazal gipotalamusning medial do'mboqchas sohasiga kirib, kapillyarlar to'ri (portal tizimning birlamchi kapillyar chigali)ga tarmoqlanadi. Mazkur kapillyarlar gipotalamusning adenogipofizotrop sohasida joylashgan neyrosekretor hujayralar aksonlarining oxirlari bilan bog'lanuvchi koptokchalarni hosil qiladi. Birlamchi kapillyarlar to'ri gipofizar oyoqcha bo'ylab gipofizning oldingi bo'lagiga o'tadi va bu erda bez parenximasi trabekulalari orasida tarmoqlanuvchi sinusoid turdagi kapillyarlar (ikkilamchi kapillyarlar to'ri)ga ajraladi. Ikkilamchi sinusoid kapillyar olib chiquvchi venalarga quyiladi va ular orqali gipofizning oldingi bo'lagi gormonlariga boyigan qon umumiy sirkulyatsiyaga quyiladi.

*Gipofizning orqa bo'lagi yoki neyrogipofiz.* Neyrogipofiz orqa bo'lak (pars nervosa) va neyral oyoqchadan tashkil topgan. Orqa bo'lak adenogipofizdan farqli o'laroq, sekretor hujayralar tutmaydi. U supraoptik va paraventrikulyar yadrolarda joylashgan sekretor neyronlarning taxminan 100 000 ga yaqin aksonlaridan

tashkil topgan. Sekretor neyronlar tipik neyronlar uchun xos barcha xususiyatlarga (ta'sir potentsialini o'tkazish bilan birga) ega, shu bilan birga ularda neyrosekret ishlab chiqariladi. Gipotalamusning oldingi bo'lagi yadrolarida joylashgan neyrosekretor hujayralarning aksonlari gipofizning orqa bo'lagida kengayib, Xerring tanachalari (neyrosekretor tanachalar) deb nomlanuvchi tuzilmalarni hosil qiladi. Elektron mikroskop ostida Xerring tanachalari membrana bilan o'ralgan diametri 100–200 nm li sekretor granular tutishi aniqlanadi. Mazkur granular gipotalamusning oldingi bo'lagida joylashgan neyrosekretor hujayralarning mahsuloti (ADG yoki vazopressin va oksitotsin gormonlari)ni saqlaydi. Xerring tanachalari sinusoid kapillyarlar bilan akso-vazal sinapslarni hosil qiladi (rasm 10.4) va mazkur sinapslar orqali yuqorida qayd etilgan gormonlar qon oqimi bilan organizmga tarqaladi.



**Rasm 10.4.** Gipotalamus neyrosekretor hujayrasi aksoni oxirining gipofizni orqa bo'lagidagi gemokapillyar bilan birikishi:

- 1-neurofilamentlar 2-mitoxondriya
- 3-neyrosekretor donachalar 4-sitoplazma
- 5-bazal membrana
- 6-kapillyar devorining endoteliy hujayrasi



Neyrogipofiz asosan gipotalamik neyronlarning aksonlaridan iborat bo'lsada, uning hajmini taxminan 25% maxsus turdagi kuchli shoxlangan glial hujayralar tashkil qiladi. Pituitsitlar deb ataluvchi mazkur hujayralar o'simtali noto'g'ri yoki duksimon shaklga ega. Ularning ko'p sonli nozik o'simtali qon tomirlarining adventatsiyasi yoki kapillyarlarning bazal membranasida tugaydi.

## PERIFERIK ENDOKRIN BEZLAR

Endokrin bezlarning branxiogen guruhi jabra cho'ntaklari kurtaklaridan rivojlanadi va u qalqonsimon bez hamda qalqonsimon bez oldi bezlarini o'z ichiga oladi. Qalqonsimon va qalqonsimon bez oldi bezlari nafaqat umumiy taraqqiyot manbaiga egaligi bilan balki, funksional jihatdan ham bir-biri bilan bog'liq. Ular metabolik holat va organizmning ichki muhit doimiylikini saqlashda asosiy o'rin egallaydi: mazkur bezlarning gormonlari (tiroksin, kalsitonin, paratgormon) asosiy modda almashinuvi va qondagi kalsiy kontsentratsiyasini boshqaradi.

### QALQONSIMON BEZ (*GLANDULA THYROIDEA*)

Qalqonsimon bez turli taraqqiyot manbaiga ega o'zak hujayralardan rivojlanuvchi endokrinotsitlarning ikki hujayraviy differomini o'z ichiga oladi: 1) T-tirotsitlar (follikulyar hujayralar), eng ko'p sonli bo'lib, ular yodsaqlovchi gormonlar – tiroksin ( $T_4$ ) va triyodtironin ( $T_3$ ) ishlab chiqaradi va 2) tirokalsitonin gormoni hamda boshqa qator peptidlarni ishlab chiqaruvchi *C-tirotsitlar* (parafollikulyar hujayralar).

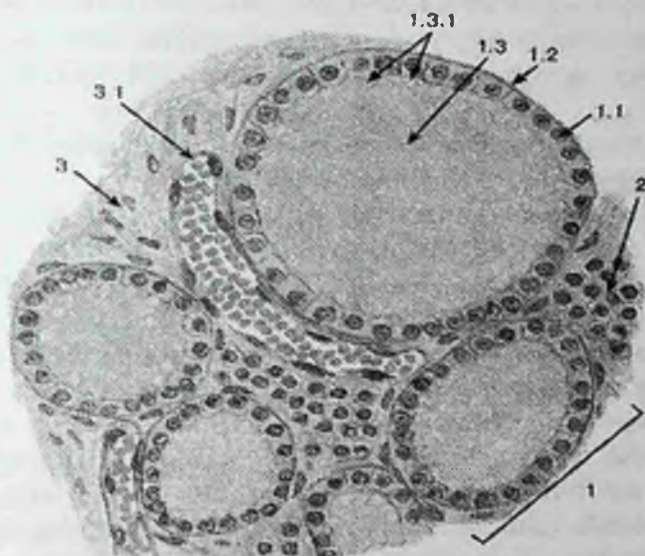
Tiroksin va triyodtironin hujayralardagi oksidlanish jarayonlarining kuchli stimulyatorlari hisoblanadi va bunda triyodtironin-ning faolligi 5–10-marta yuqoriroq hisoblanadi. Mazkur gormonlar modda almashinuvi, oqsillar sintezi, gaz almashinuvi, karbonsuv va yog' almashinuvi jarayonlarini kuchaytiradi. Tireoid gormonlar hujayra va to'qimalarning rivojlanishi, o'sishi va differensiallanishiga sezilarli ta'sir ko'rsatadi, ular suyak

to'qimasining rivojlanishini tezlashtiradi. Qalqonsimon bez gormonlari ayniqsa, nerv to'qimasining rivojlanishiga katta ta'sir ko'rsatadi. Qalqonsimon bez etishmovchiligida bosh miya hujayralari va to'qimalarining differentsirovkasi to'xtaydi, insonning ruxiy rivojlanishi buziladi. Tireoid gormonlar to'qimalardagi regeneratsion jarayonlarga rag'batlantiruvchi ta'sir ko'rsatadi. Qalqonsimon bezning normal faoliyati uchun yod ichimlik suvi va oziq-ovqat mahsulotlari bilan organizmga tushishi zarur. Qalqonsimon bezning yod saqlamaydigan uchinchi xil gormoni – tirokalsitonin – kalsiy va fosfor almashinuvini boshqarishda ishtirok etadi.

**Taraqqiyoti.** Qalqonsimon bezning taraqqiyoti embrional hayotning uchinchi haftalaridan boshlanadi. Halqumning ventral yuzasidan birinchi va ikkinchi jabra cho'ntaklarining qarshisida bo'rtma paydo bo'ladi. Bu bo'rtma ayrim hujayralar yig'indisiga aylanadi. Embrional hayotning to'rtinchi haftasida takomillashayotgan bezning ikki bo'lagi hosil bo'ladi. Sut emizuvchilarda IV jabra cho'ntagining hosilasi hisoblangan ultimobronxial tanachalar paydo bo'lib, bu tanachalar rivojlanayotgan qalqonsimon bez kurtagiga o'sib kiradi. So'ngra shu tanachalar tarkibida follikulyar hujayralar bilan bir qatorda K-hujayralar hosil bo'ladi. Takomillashishning boshlanishida qalqonsimon bez ekzokrin bez sifatida vujudga keladi, u chiqaruv nayiga ega bo'ladi. Keyinchalik chiqaruv nayi atrofiyaga uchraydi (nay ochiladigan yuza tilning ildiz sohasida ko'r chuqurchani hosil qiladi) va yuza endokrin organga aylanadi. Shu vaqtda hujayralar orasida kolloid yig'ila boshlaydi, follikullar hosil bo'ladi. Follikullarning dvori bir qavat hujayralardan iborat bo'ladi. Qalqonsimon bez faoliyatining boshlanishi embrional hayotning 3–4 oylariga to'g'ri keladi.

**Tuzilishi.** Qalqonsimon bezning voyaga etganodam organizmida og'irligi 22–25 gramm bo'lib, u tashqi tomondan biriktiruvchi to'qimali kapsula bilan o'ralgan. Kapsuladai bez parenximasiga botib kirgan to'siqlar uni alohida bo'laklarga bo'ladi. Bezning stromasini siyrak tolali shakllanmagan biriktiruvchi to'qima tashkil qiladi. Har bir bez bo'lagi follikul deb ataluvchi pufakchalardan iborat (rasm 10.5).





**Rasm 10.5. Qalqonsimon bez qismi.**

*Gematoksilin-eozin bilan bo'yalgan.*

- 1 – follikul: 1.1 – follikulyar hujayra, 1.2 – bazal membrana,  
 1.3 – kolloid, 1.3.1 – rezorbsion vakuolalar; 2 – follikulalararo  
 orolcha; 3 – biriktiruvchi to'qimali stroma 3.1 – qon tomiri

Follikul – kalkonsimon bezning struktur va funktsional birligi bo'lib, u devori bir qavat epiteliy hujayralar bilan qoplangan va bo'shlig'i kolloid modda tutuvchi yumaloq yoki ovalsimon shaklga ega tuzilmadir. Follikulalar orasida kollagen va elastik tolalar, fibroblast, makrofag, to'qima bazofilldari, plazmotsitlar tutuvchi siyrak tolali biriktiruvchi to'qima joylashgan. Mazkur biriktiruvchi to'qimali qatlamlarda follikullarni har tomondan o'rab oluvchi ko'plab sinusoid kapillyarlar va nerv tolalari mavjud. Follikulalar orasida tirotsitlarning to'plamlari joylashib, ular follikulalararo orolchalarni hosil qiladi. Follikulalar devori follikulyar endokrinotsitlar yoki tirotsitlar deb ataluvchi hujayralar bilan qoplangan. Follikul bo'shlig'i suyuq, yarim suyuq, ba'an quyuc konsistentsiyaga ega kolloid bilan to'lgan.

*Follikulyar endokrinotsit (tirotsit)lar* bir qavat bo'lib joylashib, follikul devorini o'rab turadi. Ularning apikal yuzasi follikul bo'shlig'iga qaragan, bazal qismi esa bazal membranada joylashadi.

Tirotsitlarning tuzilishi qalqonsimon bezning funksional holati (normal, giperfunksiya, gipofunksiya)ga bog'liq.

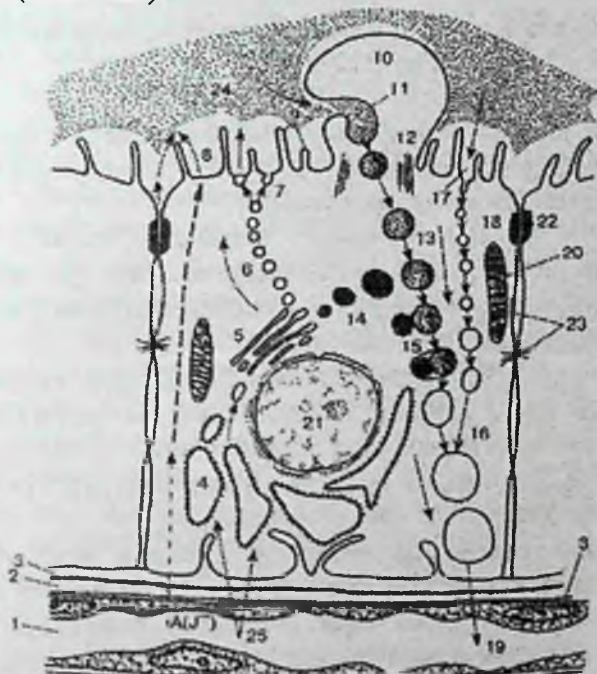
Bezning normal funksional holatida tirotsitlar kubsimon shaklga ega, ularning apikal yuzasida uncha ko'p bo'lmagan mikrovorsinkalar joylashgan. Yon yuzalari bilan tirotsitlar desmosoma va interdigitatsiyalar, apikal qismiga yaqin – hujayralararo tirqishni yopuvchi plastinkalar yordamida birikadi. Tirotsitlarning sitoplazmasida donador EPT, Golji kompleksi, lizosoma va peroksisomalar yaxshi rivojlangan. Peroksisomalar tarkibida tiroglobulin molekulasi sintezida, Golji kompleksida tiroglobulinning modifikatsiyalanishida, yodidlarning atomar yodgacha oksidlanishida qatnashuvchi tiroperoksidaza fermentining faolligi yuqori bo'ladi. Tirotsitlarning yadrosi yumaloq shaklga ega, hujayra markazida joylashadi. Kolloidiyarim suyuq konsistent-siyaga ega.

Bezning giperfunksional holatida tirotsitlar prizmatik shaklga ega, ularning apikal qismida mikrovorsinkalar soni ko'payadi, psevdopodiyalar paydo bo'ladi. Kolloid suyuq konsistentsiyaga ega bo'lib, unda rezobsionvakuolalar paydo bo'ladi.

Bezning gipofunksional holatida follikulyar endokrinotsitlar, ularning yadrolari yassilashadi, follikul bo'shlig'idagi kolloid zichlashadi, follikularning o'lchamlari kattalashadi.

**Qalqonsimon bez hujayralarining sekreter sikli.** Qalqonsimon bez gormonlari – tiroksin va triyodtironin o'z tarkibida yod tutadi. Shu sababli bu gormonlarning sintez qilinishi uchun ko'p miqdorda yod zarur. Qalqonsimon bez hujayralari qondagi yodni o'zida yig'ib qolish xususiyatiga ega. Qalqonsimonbezdagi yod butun organizmdagi yodning 36% ini tashkil qiladi. Qalqonsimon bez hujayrasining sekreter sikli murakkab jarayon bo'lib, u gormonlarni hosil qilish va to'plash hamda ularni bezdan qonga chiqarishdan iborat ikki bosqichni o'z ichiga oladi. Birinchi bosqichda tarkibidagi yod tutuvchi murakkab modda – tireoglobulin

hosil bo'ladi. Bu modda hujayradan follikula bo'shlig'iga chiqariladi va kolloid sifatida yig'iladi. Bu bosqichda boshqa bez hujayralari sekretor ssiklidagi singari bir necha fazani ajratish mumkin (rasm 10.6):



**Rasm 10.6. Tirotsit va sekretiya jarayoni:**

1-kapilyar; 2-perikapilyar bo'shliq; 3-tirotsit va endoteliotsitning bazal membranasi (o'q bilan qayta ishlanadigan moddalarning xarakat yo'nalishi keltirilgan); 4-donador endoplazmatik to'r; 5-Golji majmuasi; 6-glikoproteid tutuvchi sekret pufakchalarining apikal plazmolemmaga tomon harakatlanishi; 7-follikul bo'shlig'iga chiqarilishi – ekzotsitoz; 8-atomar yodni follikul bo'shlig'iga tushishi va glikoproteidni yodlanishi; 9 – mikrovorsinkalar; 10-kolloid rezorbsiyasi jarayonida psevdopodiylarni hosil bo'lishi; 11- intra-follikulyar kolloidni fagotsitoz qilinishi; 12-psevdopodiyalardagi mikronaychalar; 13-fagotsitoz qilingan intrafollikulyar kolloid tomchilari; 14-lizosomal; 15-koloid tomchisining lizosoma bilan qo'shilishi;tiroglobulin proteolizi va tireoid gormonni ajralishi;



16-proteoliz mahsulotlarini tutuvchi vakuolalar; 17-tirotsitning apikal yuzasida intrafollikulyar kolloid proteolizi va mazkur proteoilz mahsulotlarining endotsitozi; 18 –pinotsitoz pufakchalar transporti; 19-tiroid gormonni kapillyarga o'tishi; 20-mitoxondriyalar; 21- T-tirotsit yadrosi; 22 –tutashuvchi plastinka; 23-hujayralararo tirqish; 24 – intrafollikulyar kolloid; 25 –moddalarning kapillyardan tirotsitga o'tishi

*Birinchi faza.* Bu fazada gormonlar sintezi uchun zarur xom ashyo (aminokislota, monosaxarid, yog' kislotalari, mineral tuzlar va yodidlar) qondan tireotsitlarga o'tadi.

*Ikkinchi faza.* Tireoglobulin tarkibiga kiruvchi oqsil molekulasini sintez qilish fazasi. Hujayralarga kirgan aminokislotalardan (tirozin aminokislota) endoplazmatik to'r membranalarda oqsil molekulasini sintez qilindi.

*Uchinchi faza.* Bu fazada sintez qilingan oqsil molekulasi karbonsuvli qism birikadi. Bu qism tireotsit hujayralar plastinkasimon kompleksida monosaxarilardan sintez qilinadi. Shunday qilib, murakkab karbonsuvli oqsil tabiatga ega bo'lgan tireoglobulin molekulasini vujudga keladi.

*To'rtinchi faza.* Bunda tireoglobulinga yod atomlari biriktiriladi. Hujayraga kirgan yodid oksidlanib, undan yod atomlari ajraladi va tireoglobulin oqsil molekulasini tarkibidagi har bir tirozin aminokislota 1 yoki 2 tadan yod atomi birikadi. Bu jarayon tireotsitlarning plastinkasimon kompleks sohasida borib, sekreter granular hosil bo'lishi bilan yakunlanadi.

*Beshinchi faza.* Bu fazada sekretor material – merokrin sekretiya yo'li bilan follikul bo'shlig'iga – kolloidga chiqariladi.

Ikkinchi bosqich o'z navbatida uchta fazadan iborat: 1) kolloid moddaning tireotsitlar tomonidan *qayta* so'rilishi – reabsorbsiya. 2) tireoglobulinning parchalanishi – proteoliz. 3) hosil bo'lgan tiroksin va triyodtironinlarni qonga chiqarilishi.

Gormonning qayta qonga chiqarilishi quyidagicha amalga oshadi: bo'shliqdagi kolloid modda tireotsitlar tarkibidagi fermentlar ta'sirida suyuqlanadi va shu hujayralarning o'ziga pinotsitoz yo'li bilan qayta so'riladi; reabsorbsiya qilingan ti-

reoglobulin hujayra lizosomalarida proteolitik fermentlar ta'sirida parchalanadi va natijada monoyodtirozin va diyodtirozinlar ajralib chiqadi. Monoyodtirozin va diyodtirozinlarning birikishi natijasida qalqonsimon bezning faol gormonlari tiroksin (tetrayodtironin va triyodtironinlar) hosil bo'ladi. Mazkur gormonlar tirotsitlarning bazal yuzasi orqali qonga chiqariladi. Triyodtironin tiroksinga nisbatan kuchliroq ta'sir etish xususiyatiga ega. Bulardan tashqari, monoyodtirozin va diyodtirozin gormonlari ishlab chiqariladi, lekin ular qonda juda oz miqdorda bo'ladi. Qalqonsimon bez gormonlari organizmda umumiy modda almashinish jarayonlarini boshqarish bilan birga, o'sish jarayoni, organlar regeneratsiyasi, oqsil, karbonsuvlar almashinuvi kabi jarayonlarga stimullovchi ta'sir ko'rsatadi. Parafollikulyar hujayralarda ishlanadigan tireokalsitonin gormoni qonda kalsiy miqdorini kamaytirish xususiyatiga ega.

C-tirotsitlar yoki parafollikulyar endokrinotsitlar (*endocri-nocytus parafollicularis*). Katta yoshdagi organizmda parafaollikulyar hujayralar follikulalar devorida, qo'shni tirotsitlar orasida joylashadi, lekin ularning apikal qismi follikul bo'shlig'igacha etib bormaydi (parafollikulyar hujayralarning intraepitelial joylashuvi). Bundan tashqari, parafollikulyar hujayralar biriktiruvchi to'qimaning follikulalararo qatlamlarida ham joylashadi. O'lchamlari jihatdan parafaollikulyar hujayralar tirotsitlarga nisbatan yirikroq, ba'zan yumaloq yoki oval shaklga ega (rasm 10.7).

Tirotsitlardan farqli o'laroq ular yod atomlarini yutmaydi, biroq ularda tirozin va 5-gidroksitriptofanni dekarboksillash yo'li bilan neyroaminlar (noradrenalin va serotonin)ni hosil qilish hamda kalsitonin va somatostatin kabi oqsil tabiatli (oligopeptid) gormonlarni biosintez qilish jarayonlari kechadi. Parafaollikulyar hujayralarning sitoplazmasida zich joylashgan sekretor donachalar osmiofillik va argirofillik xususiyatlarini namoyon etadi. Parafollikulyar hujayralar sitoplazmasida donador EPT va Golji kompleksi yaxshi rivojlangan. Parafollikulyar hujayralar tarkibidagi sekretor donachalarning ikki turi mavjud. Ayrim parafollikulyar hujayralarda mayda, lekin kuchli osmiofil donachalar tutadi va ular kalsitonin gormonini ishlab chiqaradi.



Ikkinchi xil hujayralar yirikroq, lekin kuchsiz osmiofil donachalar tutadi, ular somatostatin sintezlaydi.



**Rasm 10.7.** Qalqonsimon bezning follikulyar va S-hujayralari (elektronogrammadan olingan sxema).

1 – follikulyar hujayra: 1.1 – donador endoplazmatkik to‘r sistemalari, 1.2 – mikrovorsinkalar; 2 – follikul bo‘shlig‘idagi kolloid; 3 – S-hujayra (parafollikulyar): 3.1 – sekretor donachalar; 4 – bazalmembrana; 5 – qon kapillyari

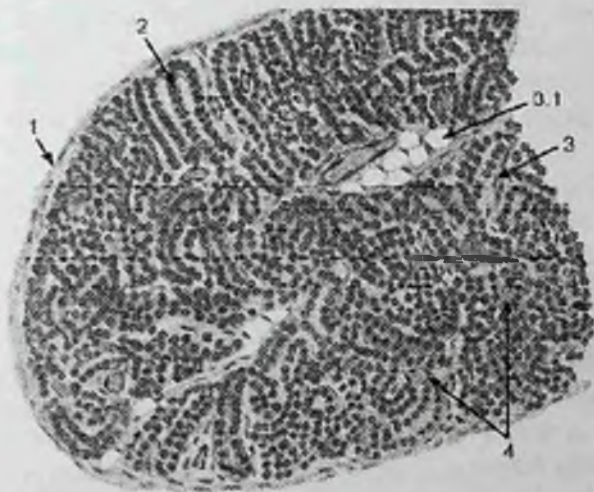
### **QALQONSIMON BEZ OLDI BEZI (CLANDULA PARATHYROIDEA)**

Qalqonsimon bez oldi bezi mayda bo‘lakchalardan iborat bo‘lib, ularning soni 2 tadan 8 tagacha, umumiy og‘irligi esa 0,13–0,36 grammni tashkil qiladi.

**Taraqqiyoti.** Qalqonsimon bez oldi bezi embrional hayotning 5–6 haftalarida bo‘qoq bezi kurtagidan orqaroqda, 3–4 jabra cho‘ntaklarining entodermal epiteliysidan o‘sib chiqqan hujayralarning kompakt massasi shaklida vujudga keladi. Intensiv o‘shish natijasida bu o‘simtalar “kurtaklarga” aylanadi, 7–8 haftaga borib o‘zlari o‘sib chiqqan erdan ajraladi va hosil bo‘layotgan qalqonsimon bez bo‘laklarining orqa yuzasiga birikadi.

Qalqonsimon bez oldi bezlarining embrional davrdan boshlab funksional aktivlikka ega ekanligi aniqlangan.

**Tuzilishi.** Har bir bez biriktiruvchi to'qimali kapsula bilan o'ralgan bo'lib, undan to'siqlar chiqadi va bezning stromasini hosil qiladi. Tarkibida sinusoid kapillyarlar tutuvchi biriktiruvchi to'qima qatlamlari orasida 2–4 qator endokrinotsit (paratirotsit)lardan iborat epitelial tasmalar joylashadi (rasm 10.8).



**Rasm 10.8.** Qalqonsimon bez oldi bezi  
(umumiy ko'rinishi). Gematoksilin-eozin bilan bo'yalgan.

1 – kapsula; 2 – paratirotsitlar hosil qilgan tasmalar; 3 – biriktiruvchi to'qimali stroma; 3.1 – adipotsitlar; 4 – qon tomirlari

Bezda zich joylashgan ikki xil epiteliy hujayralari – bosh va oksifil hujayralar tafovut etiladi. Aniqlanishicha, yosh organizmlarda qalqonsimon bez oldi bezlari faqat bosh hujayralardan iborat bo'lib, 4–7 yoshda ularda oksifil hujayralar paydo bo'la boshlaydi. Yosh ulg'ayishi bilan oksifil hujayralarning soni ko'payib, qari organizmda ular bezning asosiy massasini tashkil etadi. Bosh hujayralar unchalik yirik bo'lmay, poligonal shaklga ega va ular sitoplazmasiga qarab to'q va och rangli bo'lishi mumkin. Bosh

hujayralar sitoplazmasida barcha umumiy organellalardan tashqari glikogen kiritmalari, lipid tomchilari va sekretor granulalari uchraydi. Bosh hujayralar o'z navbatida qoramtir va oqish hujayralarga bo'linadi.

Oksifil hujayralar sitoplazmasi kislotali bo'yoqlarga bo'yalishi va yumaloq shakli bilan bosh hujayralardan yaqqol ajralib turadi. Ularning sitoplazmasida kristallarga boy bo'lgan mitoxondriyalar va yaxshi rivojlanmagan Golji kompleksi joylashgan.

**Funksiyasi.** Qalqonsimon bez oldi bezi organizm uchun nihoyatda muhim bez hisoblanadi. Agarda qalqonsimon bez oldi bezi olib tashlansa, qonda kalsiy miqdori keskin kamayib ketadi va natijada skelet mushaklarida tetanik tirishish ro'y beradi va bu holat tezda o'limga olib kelishi mumkin.

Qalqonsimon bez oldi bezida *paratgormon (paratirin)* ishlab chiqariladi, osteoklastlar mazkur gormonga nisbatan retseptorlarga ega bo'lib, unga nisbatan nishon hujayralari hisoblanadi. Paratirin qonda kalsiy va fosfor almashinuvini tartibga solib turadi. Qonda paratirin miqdori oshganda osteoklastlar faollashib, suyak to'qimasining hujayralararo moddasi parchalanadi va kalsiy qonga yuvib chiqariladi. Bundan tashqari, paratirin kalsiyni ichak orqali so'rilishini stimullaydi. Bir vaqtning o'zida paratirin buyrak kanalchalarida fosforning qayta so'rilishini kamaytiradi va qonda fosfor miqdorini kamayishiga olib keladi. Shunday qilib, paratirin qonda kalsiy miqdorini oshishini ta'minlaydi va qalqonsimon bezda ishlab chiqariladigan kalsitonin gormonining antagonistini hisoblanadi.

Qalqonsimon bez oldi bezining faoliyati quyidagilar yordamida boshqariladi: 1) vegetativ nerv sistemasi va 2) manfiy qayta bog'lanish tamoyili bo'yicha. Simpatik nerv tolalari qo'zg'alganda – mazkur bezlarning kuchsiz faollashuvi kuzatiladi, parasimpatik nerv tolalari qo'zg'alganda – bezning sekretor faolligi pasayadi. Biroq manfiy qayta bog'lanish tamoyili eng samarali yo'l hisoblanadi. Periferik qonda paratirin miqdori oshganda kalsiy miqdori oshadi. Qondagi kalsiy miqdorining oshishi parat gormoni sekretsiasini kamaytiradi.



## BUYRAK USTI BEZI (CLANDULA SUPRRENALIS)

Buyrak usti bezlari juft a'zo bo'lib, u muhim funksiyaga ega. Har bir buyrak usti bezi anatomik jihatdan bitta a'zo bo'lsa ham, aslida u ikkita bezning birlashuvidan vujudga keladi. Bu bezning ikki tarkibiy qismi – miya va po'st moddalari o'zining tuzilishi va rivojlanishi jihatidan mustaqil a'zolar hisoblanadi va o'ziga xos gormonlarni ishlab chiqaradi.

**Taraqqiyoti.** Bu jarayon embrional hayotning 4–5 haftalarida ichak tutqichi asosining ikki yonidagi selomik epiteliyda ko'plab qalinlashgan epiteliyda ko'plab qalinlashgan qismlarning paydo bo'lishidan boshlanadi. 6-haftaga kelib, qalinlashgan epiteliy atsidofil sitoplazmali hujayralardan iborat bo'ladi. Bu hujayralar 7-haftada mezoteliydan ajraladi va interrenal tanaga aylanadi. Interrenal tana aortaning lateral tomonida joylashgan hujayralar massasi hisoblanadi. Keyinchalik bu massaga qon tomirlar o'sib kiradi va po'st moddaning turli zonalarini takomillashadi. Demak, bezning po'stloq qismi jinsiy bezlar bilan birga bir manbadan takomillashar ekan. Shuning uchun ham jinsiy va buyrak usti bezlarining faoliyati uzviy bog'langan. Embrional hayotning to'rtinchi oylariga borib, po'stloq moddada tashqi koptokchasimon zonani, o'rta-tutamli zonani va ichki-to'rsimon zonani tafovut qilish mumkin. To'rsimon zona mag'iz moddaga yondoshib turadi. Po'stloq modda hujayralarining sekretor faoliyati embrional hayotning 12–13 haftalaridan boshlanadi. Buyrak usti bezining mag'iz moddasi qorin aortasi sohasidagi simpatik nerv tugunlaridan rivojlanadi. Embrionning 6–7 haftalik davrida simpatik nerv tugunlaridan simpatoblast hujayralari ajrala boshlaydi. 7–8 haftalarga kelib bo'lg'usi bez miya moddasining hujayralari – xromofinnoblastlar takomillashib, interrenal tana ichiga botib kiradi va bezning miya moddasini hosil qiladi. Ana shu vaqtga kelib buyrak usti bezlarning kapsulasi ham vujudga keladi. Lekin nerv hujayralari to'plamlarining buyrak usti bezi ichiga kirish jarayonini chaqaloqning 4 oylik davrigacha davom etadi. Arteriyalar fibroz kapsuladan o'tib, buyrak usti bezi parenximasida nihoyatda ko'p sinusoid kapillyarlar to'rini hosil qiladi.



*Rasm 10.9. Buyrak usti bezi. Gematoksilin-eozin bilan bo'yalgan.*

1 – kapsula; 2 – po'stloq modda; 2.1 – koptokchasimon zona, 2.2 – tutamli zona,

2.3 – to'rsimon zona; 3 – mag'iz modda; 4 – sinusoid kapillyarlar

**Tuzilishi.** Buyrak usti bezi ichki siyrak va tashqi zich qavatlardan iborat birlashtiruvchi to'qimali kapsula bilan qoplangan. Kapsulaning ichki siyrak qavatida vena va arteriya qon tomirlari chigallari joylashgan. Kapsula ostida mayda epitelial hujayralar joylashgan. Mazkur hujayralar buyrak usti bezi po'stloq moddasi hujayralarining regeneratsiya manbai hisoblanadi.

Buyrak usti bezi o'rtasidan kesilganda uning ikki qismi: po'stloq va miya moddalarini yaqqol ko'rish mumkin. Bezning po'stloq moddasi kapsula ostida, mag'iz moddasi esa bezning markaziy qismida joylashgan.

*Buyrak usti bezining po'stloq moddasi* – epitelial hujayralar (kortiqual endokrinotsitlar) tasmalaridan iborat. Ular orasida sinus-



oid kapillyarlar tutuvchi siyrak tolali shakllanmagan biriktiruvchi to'qima qatlamlari joylashadi. Kortiqal endokrinotsitlar kortiqosteroidlarni ishlab chiqaradi. Kortiqosteroidlarni sintezi uchun xom ashyo lipidlar hisoblanadi, shuning uchun ham buyrak usti bezi po'stlog'i bez hujayralari sitoplazmasida yog' kiritmalari bo'ladi. Epiteliy tasmalarining joylashishi va shakliga mos ravishda buyrak usti bezining po'stloq moddasida 3 ta zona farqlanadi: 1) koptokchasimon (qalinligi 15%); 2) tutamli (70%ni egalladi), 3) to'rsimon (butun po'stloqning 10%).

*Koptokchasimon zona.* Bu zonada epiteliy hujayralari sinusoid kapillyar atrofida doira yoki yarim doira – koptokcha hosil qilib joylashadi, shuning uchun ham mazkur zona koptokchasimon zona deb ataladi. Koptokchali zonada joylashgan kortiqal endokrinotsitlar mayda, ko'pincha kubsimon yoki konussimon shaklga ega, oz miqdora lipid kiritmalarini saqlaydi. Ularning sitoplazmasi silliq EPT, Golji kompleksi, mitoxondriyalarga boy. Yadrosi yumaloq yoki oval shaklga ega (rasm 10.10).

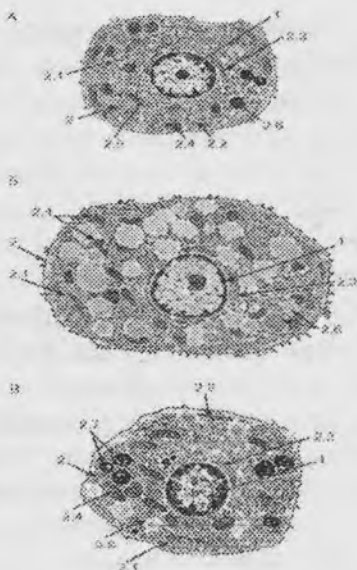
Koptokchasimon zona funksiyasi: aldosteron ishlab chiqaradi. Uning ta'sirida: 1) buyrak kanalchalari orqali natriy, xlor va karbonat ionlarining kapillyarlarga reabsorbsiyasi (qayta so'rilishi) amalga oshadi va 2) yallig'lanish jarayonlari kuchayadi.

Aldosteron gormonining etishmasligi natijasida organizmda suv, elektrolitlar almashinuvi buziladi, organizm keskin suvsizlanib, qonning quyuqligi ortadi, qon plazmasida natriy konsentratsiyasining kamayishi natijasida kaliy bilan natriyning qondagi o'zaro munosabati o'zgaradi.

Sudanofob qavat koptokchasimon zona ostida joylashib, u kubsimon shakldagi 3–4 qavat hujayralardan tashkil topgan. Mazkur hujayralar sitoplazmasida lipidlar bo'lmaganligi uchun ular sudan bo'yog'i bilan bo'yalmaydi. Shuning uchun ham bu hujayralar *sudanofob hujayralar qavati* deb ataladi. Mazkur qavatning ahamiyati shundan iboratki, uning hujayralari tutamli va to'rsimon qavat hujayralari uchun regeneratsiya manbai hisoblanadi.

Sudanofob qavatidan so'ng buyrak usti bezi po'stloq moddasining eng yirik zonasi boshlanadi.

Bu zonada hujayralar cho‘zinchoq bo‘lib, radial tutamlar hosil qilib joylashgani uchun *tutamli zona* deb ataladi. Bu zona hujayralari sitoplazmasida ko‘p miqdorda lipid kiritmalari tutadi, agarda ular yuvilib ketsa, sitoplazma g‘ovak ko‘rinishni oladi va shuning uchun ham, bu hujayralar *spongiotsillar* deb ataladi. Tutamli zona hujayralaridagi mitoxondriyalar maxsus tuzilishi bilan ajralib turadi. Ular yumaloq yoki oval shaklga ega, kristallari esa butun matriksni to‘ldirib turuvchi mayda pufakchalardan iborat (rasm 10.10). Tutamli zona hujayralaridagi mitoxondriyalarning tuzilishi ularda sodir bo‘ladigan steroidogenez sikli bilan bog‘liqdir. Mitoxondriyalar o‘zlarida xolesterinni pregnenolonga aylantiruvchi fermentlar tutadi. Pregnenolon esa steroidlar sintez qilinishi uchun boshlang‘ich xom ashyo hisoblanadi. Steroid gormonlar mitoxondriyalarning pufakchasimon kristalarida sintez qilinadi va ularning qobig‘i orqali hujayra sitoplazmasiga chiqariladi. Tutamli zona hujayralari orasida oqish va qoramtir hujayralar fraqlanadi. Qoramtir hujayralar lipid kiritmalarining tutmasligi va ribosoma va donador EPTga boyligi bilan tavsiflanadi. Qoramtir hujayralarning donador EPTda gormonlar sintezida qatnashuvchi fermentlar sintezlanadi. Taxmin qilinishicha, qoramtir va oqish hujayralar sekretor siklning turli davrlariga mansub hujayralardir.



**Rasm 10.10.** Po'stloq modda hujayralari (sxema).

A – koptokchasimon,  
 B – tutamli, V – to'rsimon  
 zona hujayralari  
 1 – yadro; 2 – sitoplazma:  
 2.1 – donasiz endoplazmatik  
 to'rs sisternalari,  
 2.2 – donador endoplazmatik  
 to'rs sisternalari, 2.3 – Golji  
 majmuasi, 2.4 – tubulyar-  
 vezikulyar kristalar bilan  
 mitoxondriyalar,  
 2.5 – lamellyar kristalar bilan  
 mitoxondriyalar, 2.6 – lipid  
 tomchilari, 2.7 – lipofussin  
 donachalari

Tutamli zona funksiyalari: glyukokortiqoidlar deb ataluvchi kortiqosteroidlarni sintezlash. Kortizol (gidrokortizon), kortizon, kortiqosteron faol glyukokortiqoidlardir. Ular orasida eng faoli kortizoldir.

Glyukokortiqoidlarning ta'siri: 1) karbonsuvlar, oqsillar va lipidlar almashinuvini boshqaradi; 2) glyukoneogenez (oqsil va lipidlar hisobiga karbonsuvlar hosil qilish)ni ta'minlaydi; 3) yallig'lanish jarayonini kuchsizlantiradi; 4) glyukokortiqoidlar miqdori haddan ziyod oshganda qon yaratuvchi a'zolar va periferik qonda eozinofillar va limfotsitlar nobud bo'ladi; 5) hujayralarda fosforlanish jarayonlarini boshqaradi, buning hisobiga energiya to'planadi; 6) turli noqulay holatlarda zo'riqish (stress) reaksiyalarida qatnashadi.

Tutamli zona po'st moddaning to'rsimon zonasiga davom etadi. Bu zonada hujayralar bir-biri bilan chalkashib to'rs hosil qiladi. Bu zona hujayralari to'qroq sitoplazmaga ega, yadrolari esa boshqa zonalardagidan maydaroq bo'ladi (rasm 10.10). Hujayralar sitoplazmasining to'q bo'yalishi ularda mitoxondriyalarning

nihoyatda ko'pligiga bog'liq. Plastinkasimon kompleks va endoplazmatik to'r unchalik rivojlanmagan. To'rsimon zona hujayralari orasida ham ko'plab sinusoid kapillyarlar joylashadi. Urg'ochi sut emizuvchi hayvonlarda to'rsimon zona bilan miya moddening orasida X-zona joylashadi. Bu zona kam takomillashgan hujayralardan iborat.

Funksiyasi: To'rsimon zonada testosteron (erkaklar jinsiy gormoni), estrogen va progesteron (ayollar jinsiy gormoni) sintezlanadi. Agar ayollarda to'rsimon zona giperfunksiyasi kuzatilsa, testosteron gormoninig ko'payishi natijasida virilizm (soqol, mo'ylovlarni o'sishi, ovozning dag'allashuvi) kuzatiladi.

Buyrak usti bezining mag'iz moddasi bezning markaziy qismida joylashgan bo'lib, uning stromasi siyrak tolali shakllanmagan biriktiruvchi to'qimadan iborat. Miya qismining hujayralari nihoyatda yirik va ko'p burchakli bo'lib, gematoksilin-eozin bilan bo'yalganda ularning sitoplazmasi och pushti rangga bo'yaladi. Hujayralar kalta tasmachalar trazida bo'lib, ular orasida sinusoid kapillyarlar joylashadi. Miya moddasi hujayralarining sitoplazmasi xrom tuzlari bilan yaxshi bo'yalishi sababli ular *xromofin hujayralar* deb ataladi. Miya moddasida ikki xil hujayralar tafovut qilinadi. Bularning biri formalin bilan fiksatsiya qilingandan so'ng ultrabinafsha nurlarida kuchli fluoressentsiallanish xususiyatga ega bo'ladi, to'q bo'yaladi. Bu hujayralar *noradrenalin* ishlab chiqaradi. Ikkinchi tur hujayralar fluoressentsiyalanmaydi, och bo'yaladi va ular *adrenalin* ishlab chiqaradi.

Xromaffin hujayralarining plazmatik membranasi atrofida atrofida ko'pgina nerv tolalari va ularning terminaliyalari joylashadi.

Funksiyasi. Buyrak usti bezning miya qismi hujayralarida ishlanadigan *adrenalin* va *noradrenalin* gormonlari qon tomirlarini toraytirishi tufayli qon bosimini oshiradi, lekin adrenalin bosh miya va ko'ndalang-targ'il mushak tomirlarini kengaytiradi. Adrenalin qondagi qand miqdorni oshirsa, noradrenalin bunday xususiyatga ega emas. Noradrenalin periferik atreriolalar devorini qisqartirishi tufayli sistolik va diastolik



arteriya bosimini oshiradi. Adrenalin noradrenalin bilan birgalikda lipidlarni parchalash xususiyatiga ham ega.

**Buyrak usti bezi po'stloq moddasi sekretor faoliyatini boshqarilishi.** Buyrak usti bezining po'stloq moddasidagi tutamli va to'rsimon zonalar faoliyati gipofizning AKTG ta'sirida boshqariladi. Koptokchasimon zona faoliyatining boshqarilishi bir muncha murakkabroqdir. Ma'lumki, aldosteron gormoni kortiqosterondan hosil bo'ladi. Kortiqosteronning biosintezi esa gipofizning AKTG tomonidan boshqariladi, ya'ni mineralokortikoidlar sintezining boshlang'ich davri gipofizda ishlanadigan AKTG ta'siri bilan bog'liq. Biroq kolrtikosteronning aldosteronga aylanishi buyrakda ishlab chiqariladigan reninning qo'shimcha ta'siri bilan belgilanadi. Bundan tashqari, aldosteronni hosil bo'lishi epifizning adrenoglomerulotropin gormoni tomonidan rag'batlantiriladi.

**Yoshga ko'ra o'zgarishi.** Buyrak usti bezining po'stloq moddasi odamda 20–25 yoshga etganda to'liq rivojlanadi, bunda uning koptokchasimon, tutamli va to'rsimon zonalarini o'zaro nisbati 1:9:3ga yaqinlashadi. 59 yoshdan so'ng po'stloq moddaning qalinligi kamayadi. Po'stloq modda hujayralarida sekin-asta yog' kiritmalari soni va o'lchamlari kamaya boshlaydi, epitelial tasmalar orasidagi biriktiruvchi to'qimali qatlamlar esa qalinlashadi. 59 yoshdan so'ng bezning po'tloq moddasi ingichkalashib boradi, epiteliy tasmalari orasidagi biriktiruvchi to'qima qatlamlari qalinlashadi. Po'stloq moddaning reduksiyasi asosan to'rsimon va qisman koptokchasimon zonalarini qamrab oladi. Tutamli zonaning qalinligi esa nisbatan qalinlashadi. Buyrak usti bezining mag'iz moddasi yoshga bog'liq kuchli o'zgarishlarga duchor bo'lmaydi. 40 yoshdan keyin xromaffin hujayralar bir muncha gipertrofiyaga uchraydi, keksa yoshga etganda ularda atrofik o'zgarishlar yuzaga keladi, ularda katexolaminlar sintezi sustlashadi, stromasi va tomirlarida skleroz belgilari aniqlanadi.

**Reaktivligi va regeneratsiyasi.** Qo'rquv va g'azabning kuchli hissiy reaksiyalari bilan kechuvchi stress holatlarida simpatik nerv tizimining faolligi parasimpatik nerv tizimidan ustunlik qiladi.



Bunda nafqat postganglionar simpatik neyronlar faolligi, balki buyrak usti bezi mag'iz moddasidagi hujayralarning sekretor faoliyati oshadi, qonga ko'p miqdorda adrenalin va noradrenalin chiqariladi. Natijada yurak qisqarishlari kuchayadi va tezlashadi arterial bosim oshadi, mushaklar va markaz nerv tizimi tomirlarida harakatlanuvchi qon hajmi ko'payadi, jigardan qonga glyukoza zahiralari ajraladi. Mag'iz modda tarkibidagi hujayralardan adrenalin va noradrenalinni kuchli ajralishi qattiq sovuq qotish, og'riq va stressning boshqa turlarida ham kuzatiladi.

Buyrak usti bezi po'stlog'ining fiziologik regeneratsiyasi AKTG nazorati ostida kapsula osti hujayralari va ko'ptokchasimon hamda tutamli zonalar orasida joylashgan hujayralar ishtirokida amalga oshadi. Buyrak usti bezining bittasi olib tashlanganda ikkinchi buyrak usti bezi hujayralarining kompensator gipertrofiyasi va giperplaziyasi kuzatiladi.

## DIFFUZ ENDOKRIN TIZIM

DET turli a'zolarda tarqalgan neyrogen (APUD) va noneyrogen kelib chiqishga ega alohida endokrin hujayralardan iborat. Diffuz tarqalgan endokrin hujayralarning aksariyatini neyrogen kelib chiqishga ega endokrinotsitlar tashkil qiladi, ya'ni ular nerv qirrasidan hosil bo'ladi.

Mazkur hujayralar nafas olish, siydik ayiruv yo'llari epiteliysidan, eng ko'p me'da-ichak nayi epiteliysida, ayrim endokrin bezlar (qalqonsimon bezning parafollikulyar hujayralari, buyrak usti bezi mag'iz moddasi hujayralari, epifiz)da uchraydi. APUD-tizimini ilk bor angliyalik olim Pirs tasvirlagan. APUD qisqartmasi quyidagicha sharhlanadi: Amine Precursors Uptake and Decarboxylation. Mazkur endokrin hujayralar: neuroaminlar va oligopeptid gormonlar tutuvchi zich sekretor donachalarga ega, og'ir metall tuzlari bilan bo'yalish hamda aminlarni hosil qiluvchilarni yutish xususiyatiga ega.

APUD-tizim endokrinotsitlarining taraqqiyot manbalari: 1-neuroektoderma (gipotalamus, epifiz, buyrassi bezining mag'iz moddasi, markaziy va priferik nerv tizimining peptidergik

neyronlari); 2-teri ektodermasi (adenogipofiz, Merkel hujayralari); 3- entoderma (me'da-ichak nayi endokrinotsitlari); 4-mezoderma (bo'lmachada joylashgan endokrin kardiomiotsitlar); 5-mezenxima (labrotsitlar).

*Noneyrogen* taraqqiyot manbaiga ega endokrin hujayralar kamchilikni tashkil etadi. Ularga erkaklar jinsiy bezlaridagi Leydig hujayralari va tuxumdonning follikuliyar hujayralari kiradi. Ular selomik epiteliydan taraqqiy etadi va steroid gormonlar ishlab chiqaradi.

Yakka-yakka joylashgan endokrin hujayralar parakrin va distant ta'sirga ega. Parakrin – qo'shni hujayralarga ta'sir etish; Distant ta'sirning mohiyati shundan iboratki, endokrin hujayralar gormonlari qonga chiqariladi va qon orqali shu gormonga nisbatan hujayralari retseptorlar tutuvchi nishon a'zolarga etkaziladi.

## Foydalanilgan adabiyotlar

1. Zufarov K.A. Gistologiya: darslik – Toshkent, 2005 y.
2. Гистология: Учебник /Под ред. Афанасева Ю.И., Юриной Н.А. – Москва.: Медицина, 2012 г.
3. Tursunov E.A. Gistologiya: oquv qollanma, I qism – Toshkent, 2010 y.
4. Tursunov E.A. Gistologiya: oquv qollanma, II qism – Toshkent, 2011 y.
5. Og'iz bo'shlig'i gistologiyasi va embriologiyasi bo'yicha atlas (o'quv qo'llanma) / A.Yu.Yuldashev, S.Murtazoyev, M.X.Raxmatova, L.S.Knyazeva, Toshkent, 2018 y.
6. Жункейра Л.К., Карнейро Ж. Гистология: учебное пособие, атлас. – перевод с англ. под ред. Быкова В.Л.– М. ГЕОТАР-Медиа, 2009 г.
7. Улумбеков Э.А. и Челышев Ю.А. Гистология, эмбриология, цитология: учебник/Под ред. 3-изд., перераб. и доп. – М.: «ГЕОТАР-Медиа», 2009 г.
8. Кузнецов С.Л., Мушкамбаров Н.Н. – Гистология. цитология и эмбриология – М.:ООО «Медицинское информационное агентство», 2007 г.
9. Кузнецов С.Л., Мушкамбаров Н.Н., Горячкина В.Л. – Атлас по гистологии, цитологии и эмбриологии. – М.: МИА, 2010 г.
10. Юшканцева С.И., Быков В.Л. – Гистология, цитология и эмбриология. Краткий атлас – Санкт-Петербург, 2007 г. .
11. Ross M.H., Palwina W. Histology: Text and Atlas. 7-th ed - 2016-y.
12. Jungueira L.C., Carneiro J. Basic Histology: Text and Atlas. 13-th ed.-2013-y.
13. Gartner L.P, Hiatt J.M. Color Textbook of Histology, 3th ed., The Mc Graw-Hill Companies, 2006, 592 p., 446 Ill.
14. Young B., Lowe J.S., Stevens A., Heath J.W. Wheater's Functional Histology: A Text and Colour Atlas, 5th ed., 2006

## Mundarija

So'z boshi .....	3
I bob. Gistologiya, sitologiya va embriologiya faniga kirish (To'xtayev Q.R., Azizova F.X., Tursunov E.A.) .....	5
II bob. Sitologiya (To'xtaev Q.R., Azizova F.X.) .....	24
III bob. To'qimalar haqidagi ta'limot. Epiteliy to'qimasi va bezlar (Raxmatova M.X., Rasulev Q.I.) .....	98
IV bob. Biriktiruvchi to'qimalar. Qon, limfa va gemopoez (To'xtayev Q.R., Azizova F.X., To'xtayev N.R.) .....	113
V bob. Biriktiruvchi to'qimalar. Tolali va maxsus to'qimalar (Abduraxmonov M., To'xtayev Q.R., Jumaniyozova G.S.) .....	162
VI bob. Biriktiruvchi to'qimalar. Tog'ay va suyak to'qimalari (Tursunov E.A., Otajonova A.N.) .....	198
VII bob. Mushak to'qimasi (Raxmatova M.X., Rasulev Q.I.) .....	228
VIII bob. Nerv to'qimasi (Abduraxmonov M., Tursunov E.A., Otajonova A.N.) .....	243
IX bob. Nerv sistemasi (Abduraxmonov M., Tursunov E.A., Otajonova A.N.) .....	300
X bob. Endokrin sistema (Azizova F.X., Zokirova N.B., Jumaniyozova G.S.) .....	344
Foydalanilgan adabiyotlar .....	380



-TAFAKKUR BOSTONI-  
NASHRIYOTI

978-9943-993-51-8



9 789943 993518