

Э.ҚОДИРОВ

ГИСТОЛОГИЯ

Э.ҚОДИРОВ

ГИСТОЛОГИЯ

**Ўзбекистон Республикаси Олий ва ўрта махсус таълим
вазирлиги университет ва педагогика институтларининг
биология факультетлари талабалари учун ўқув қўлланма
сифатида тавсия қилган**

ТОШКЕНТ “ЎҚИТУВЧИ” 1994

Маълумки шу вақтгача “Гистология” курсида дастур асосида дарслик ёзилган эмас. Шунингга назарда тутиб, ушбу қўлланмада умуртқали амфибиялар, рептилиялар, қушлар ва сут эмизувчи ҳайвонлар тўқималарининг гистологик тузилишига оид маълумотлар замонавий усуллардан фойдаланиб, ҳозирги замон талабларига жавоб берадиган даражада ёритилган.

Қўлланма университетлар ва педагогика институтларининг биология факультетлари талабларига мўлжалланган.

Тақризчилар: тиббиёт фанлари доктори, проф. Е.К.Шишова ва
биология фанлари номзоди, доц. М.А.Нишонбоева

СЎЗ БОШИ

Маълумки, гистология фани университет ва педагогика институтларнинг биология факультетларида умумий курс сифатида ўқитилади. Лекция ва амалий машғулотларда асосан олий гистологияга доир материаллар ўрганилади. Кейинги йилларда гистология кенгроқ ўқитилишига талаб ва эҳтиёж тобора ортиб бормоқда. Чункибиология ва гистология билан алоқадор бўлган бошқа фанлар тўхтовсиз ривожланиб бормоқда. Шундай бўлгач, ўқув дастурини кенгайтириш, мазкур курсга ажратилган соатларни кўпайтириш зарурият бўлиб қолмоқда. Аммо шу вақтгача университетларда ва педагогика институтларида ўқитиладиган умумий гистология курси бўйича рус тилида ҳам, ўзбек тилида ҳам дарслик ёзилган эмас. Медицина ветеринария институтлари учун ёзилган дарсликлар асосан шу соҳага мўлжаллаб ёзилган. Университетлар ва педагогика институтларида эса гистология фанини асосан тўқималарнинг микроскопик ва ультрамикроскопик тузилишини вазифасига функциясига) боғлаб ўрганиш билан бирга, ҳар бир тўқиманинг тарихий ва индивидуал ривожланишини ўрганишга кўпроқ аҳамият берилади. Буни умуртқасиз ва умуртқали ҳайвонлар тузилишини бир-бирига боғлаб ўрганган ҳолда тасвирлаб бериш мумкин. Шу мулоҳазаларга асосланиб янги дастур асосида университетлар ва педагогика институтлари биология факультетларида ўзбек тилида таҳсил кўрадиган талабалар учун ушбу қўлланма ёзилди.

Қўлланмада асосан умумий гистологияга оид материаллар киритилган бўлиб, умуртқали ва умуртқасиз ҳайвонлар тўқимасининг микроскопик тузилиши, уларнинг вазифаси ва ривожланишига доир маълумотлар берилди. Ҳозирги замон гистологиясидаги қиёсий-гистологик ёндашишнинг аҳамияти имкони тўлиқ ёритилди. Бинобарин, унда келтирилган материаллар ва унинг назарий баёни бўлажак биологларни гистологиядан билим билан таъминлайди.

Қўлланмани ёзишда рус ва ўзбек тилларида нашр қилинган гистологияга доир турли хил адабиётлардан, қўлланмалар ҳамда кўп йиллик тажриба давомида кафедрада тўплангани материаллардан фойдаланилди. Ундан умуртқасизлар шунингдек, умуртқалилардан – амфибиялар, рептилиялар, қушлар ва сут эмизувчи ҳайвонлар тўқимасининг гистологик тузилишига оид маълумотлар ва уларнинг тасвирига доир расмлар берилди.

Мазкур қўлланма биринчи марта нашр этилаётганлиги сабабли унда айрим камчилик ва нуқсонлар бўлиши эҳтимолдан ҳоли эмас. Бинобарин, мазкур китоб ҳақидаги ўз фикр-мулоҳазалари ва истакларини билдирган ҳурматли ўртоқларга муаллиф миннатдорчилик билдиради.

БИРИНЧИ КИСМ

УМУМИЙ ГИСТОЛОГИЯ

I боб. ГИСТОЛОГИЯ ФАНИНИНГ МАВЗУИ ВА ВАЗИФАСИ

Маълумки, ҳайвонларнинг ҳам, одамнинг ҳам организми ҳужайралардан ва уларнинг йиғиндиси – тўқималардан таркиб топган. Ҳайвонлар билан одам танасидаги барча катта-кичик органлар ўзига хос ҳужайра ва шу ҳужайралардан ташкил топган тўқималардан тузилган. Шу жиҳатдан қараганда, тирик организмнинг энг кичик, яъни заррача қисми бу–ҳужайрадир. Ҳужайраларнинг тузилиши, яратилиш ва ривожланиш босқичларини, одатда, цитология ўрганади. Тўқималарнинг тузилиши, ривожланишини, ҳаётий фаолиятини эса гистология ўрганади. Бинобарин, «Гистология» фанининг мавзуи билан вазифаси унинг номидан ҳам англашилиб турибди. Антропология, анатомия, эмбриология, цитология каби фанлар қаторида гистология ҳам фундаментал морфологик фан бўлиб, унинг асосий предмети тирик материя ташкил топишида моддий асос бўлиб хизмат қиладиган тўқима–мураккаб биологик системадир. Университетларнинг биология факультетида ўтиладиган гистология предмет бу–гистология курси бўлиб, унда ҳайвонлар организми тўқималарининг тузилиши, ривожланиши, фаолияти ва эволюциясининг асосий хусусиятлари ўрганилади ва тадқиқ қилинади. Шу жиҳатдан қараганда, мазкур курсда гистологияни икки катта қисмга–умумий гистология билан хусусий гистологияга бўлиб ўрганиш мақсадга мувофиқ бўлади. Курс дастури ҳам ана шуни тақозо этади. Бинобарин, умумий гистологияда тўқималар тузилишининг умумий қонуниятлари, текшириш усуллари, гистология фанининг ривожланиш тарихи каби масалалар ўрганилади. Хусусий гистологияда эса ҳар қайси органнинг тўқималари микроскопик жиҳатдан алоҳида-алоҳида ўрганилади ва тадқиқ қилинади. Бу ҳам, албатта, шартли. Чунки тирик организм бир бутун бўлиб, унинг барча органлари бир-бири билан ўзаро узвий боғлиқ ҳолда яшайди. Бинобарин гистологияни бўлиб ўрганишдан мақсад, биринчидан, методик жиҳати бўлса, иккинчидан, организмнинг ўзига хос қисмларини системага солиб ўрганишдир. Учинчидан, бу усул тўқималарни уларнинг эволюцияси жараёнида морфологик қиёсий ўрганиш имконини беради.

Умуман олганда, гистология биология фанининг бир тармоғи бўлиб, у ҳам биологияга оид бир қатор соҳалар (эмбриология, иммунология ва ҳоказолар) билан бир қаторда ўрганилади ва тадқиқ қилинади. Айниқса кейинги йилларда ўрганишнинг мураккаб усуллари пайдо бўлиши бу боғланишнинг янада аниқлашиб, мустахкамланишига ёрдам берди.

Бинобарин, гистологиядаги конкрет тадқиқот объектлари, шунингдек, мураккаб текшириш усуллари уни тармоқларга бўлиб ўрганишни тақозо этмоқда. Натижада гистологиянинг гистохимия, гистофизиология, қиёсий гистология, экспериментал гистология, тасвирий гистология, эволюцион гистология, экологик гистология каби соҳалари юзага келди.

Гистохимия (синоними гистологик химия) тўқималарнинг химиявий хоссаларини ўрганади. Бу бўлимда гистологик ва химиявий усуллар ёрдамида ҳужайра ва

тўқималарнинг тузилиши, улардаги химиявий элементларнинг тақсимланиши ўрганилади. Гистохимиявий усулларнинг афзаллиги шундаки, ҳужайра ёки тўқималарнинг айрим моддалари, уларнинг тегишли группалари алоҳида-алоҳида бўйб ўрганилади. Чунончи, агар ҳужайра ядросидаги ДНК миқдори аниқланадиган бўлса, уни ўзига хос бўёқ билан бўялади, бунда ҳужайранинг бошқа элементлари бўялмайди. Натижада ДНК аниқ-равшан бўйлиб кўринади. Худди шунингдек, гистохимиявий усуллар ёрдамида оксиллар, ферментлар, аминокислоталар, углеводлар, липидлар ва бошқаларни ҳам аниқлаш мумкин. Электрон микроскоп кашф этилиши билан ҳужайра ва тўқималарни текширишнинг электрон-гистохимиявий усули яратилди.

Гистофизиология ҳайвонлар ва одам ҳужайралари ва тўқималарининг микроскопик тузилишини уларнинг вазифасига боғлаб ўрганади. Чунки ҳозир гистологияда тўқималарнинг фақат микроскопик ёки ультрамикроскопик тузилишини ўрганмасдан, балки ҳар қайси тўқима, ҳужайра, органоид ва ҳужайра киритмаларининг оддий тузилиши, уларда содир бўладиган ҳар қандай ўзгариш физиологик вазифасига боғлаб ўрганилади. Шунга кўра, ҳар бир мутахассис гистофизиология билан шуғулланар экан, фақат тўқималар структурасинигина ўзлаштирмай, балки унда борадиган морфологик ўзгаришларни содир бўладиган физиологик жараёнларга боғлаб ўрганади.

Қиёсий гистология гистологиядаги йўналишлардан бири бўлиб, унинг асосий усули ҳар хил ҳайвонлар тўқимасининг ривожланишини, тузилиши ва функциясини қиёсий ўрганишдир. У тарихий тараққиёт даврида тўқималарнинг ривожланишини тадқиқ этувчи эволюцион гистология асосида таркиб топган. Бинобарин, қиёсий гистология ҳозирги текшириш усуллари ёрдамида кўп ҳужайрали ҳайвонлар тўқималарининг эволюцион тараққиёти даврида таркибий ўзгаришларга учрашини, ҳужайра ва оралик моддалардаги тўхтовсиз жараёнларни ва бу жараёнлар туфайли уларнинг такомиллашиб боришини ўрганади.

Маълумки, ҳужайра тубан ҳайвонларда анча содда тузилган бўлади. Умуртқалиларнинг яшаш шароити эволюцион тараққиёт даврида мураккаблашиб борган сари улар организмнинг тузилиши ҳам шунга мослашиб боради.

Натижада организмдаги бошқа морфологик-физиологик ўзгаришлар билан бирга тўқималар тузилишида ҳам такомиллашиш-мураккаблашиш жараёни содир бўлади. Шундай экан, қиёсий гистологияда тўқима ёки органларнинг микроскопик тузилиши худди шундай физиологик функцияни бажарувчи бошқа тўқима ёки органларга қиёслаб ўрганилади. Бинобарин, ҳужайралардаги эволюцион ривожланиш даврида содир бўладиган ўзгаришлар динамикаси шу йўл билан тадқиқ қилинади.

Экспериментал гистология гистологиядаги йўналишлардан бири бўлиб, ҳайвонларга экспериментал таъсир кўрсатиш натижасида улар тўқималарида бўладиган ўзгаришларни ўрганади. Экспериментал гистология патологик анатомия билан ҳам бирга иш олиб боради. Чунки организмга тушган ҳар қандай зоотоксинлар таъсирини ўрганиш шу организм ҳужайра ва оралик моддаларидаги патологик ҳодисаларни ўрганиш билан боғлиқдир.

Тасвирий гистология гистологиядаги йўналишлардан бири бўлиб, унинг асосий текшириш усули тўқималар тузилишини тасвирлаб беришдир.

Эволюцион гистология гистологиядаги йўналишлардан бири бўлиб, филогенез жараёнида тўқималарнинг ривожланиш қонуниятларини ўрганади. Бу соҳада ватанимизда эволюцион гистологияга асос солган олим А. А. Заварзиннинг хизматлари катта. Заварзин ва унинг шогирдлари қисқичбакасимонлар, ҳашаротлар, моллюскалар ҳамда тубан умуртқалилар бириктирувчи тўқималарининг яллиғланиш ўсмаларини ўрганиш бўйича тадқиқот ишлари олиб бордилар. Бу ишлар ҳайвонларнинг бир қатор гуруҳлари вакилларида бўладиган яллиғланиш ва регенератор жараёнларда ўзаро принципиал ўхшашлик борлигини кўрсатди.

Экологик гистология яшаш шароитининг ҳайвонлар организмига таъсири ва уларнинг атроф-муҳитга мослашиши билан боғлиқ ҳолда тўқималарнинг ўзига хос ривожланиши ҳамда тузилишини ўрганадиган бўлим.

Хулоса қилиб айтганда, гистология кўп хужайрали ҳайвонлар билан одам тўқималарини тадқиқ қилар экан, медицина, биология, ветеринария ва қишлоқ хўжалиги билан ҳам назарий, ҳам амалий жиҳатдан боғлиқ равишда иш олиб боради ва уни олдиға қуйидаги аниқ вазифаларни қўяди: 1) тўқималарнинг структураси, функцияси ва ривожланиш қонуниятларини ўрганади; 2) ҳайвонлар ва одам организмнинг гистологик тузилишидаги экологик шароитга ва ёшга боғлиқ ўзгаришларни текширади; 3) хужайра ва тўқималардаги морфогенез жараёнларини бошқаришда нерв, эндокрин ва иммун системаларнинг ролини аниқлаштиради; 4) турли хил биологик физик химиявий ва бошқа омиллар таъсирига ҳайвон ва одам организми хужайралари ҳамда тўқималарининг мослашувини (адаптациясини) тадқиқ қилади; 5) хужайра ва тўқималарнинг дифференцияланиш ва регенерацияси қонуниятларини ўрганади ва ҳоказо.

II боб. ГИСТОЛОГИЯДА ҚЎЛЛАНИЛАДИГАН ТАДҚИҚОТ УСУЛЛАРИ

Маълумки, гистология мустақил фан сифатида ривожланар экан, унинг *асосий тадқиқот объекти* билан *текшириш усуллари* ҳам ривожланиб боради. Гистологияда тадқиқот объекти—турли хил шароитда ҳар хил усуллар ёрдамида тайёрланадиган *гистологик препаратлардир*. Текшириш усуллариға *микроскопик тадқиқотлар* билан *гистохимиявий (цитохимиявий) тадқиқотлар*, *радиавтография* билан *махсус экспериментал морфологик, усуллар* ва бошқалар киради.

Микроскопик тадқиқотлар

Организм тўқималари ва органларининг соғлом ҳолатини, тузилишини (структурасини), касалликларда содир бўладиган патологик-морфологик ўзгаришларни чуқур ва мукамал ўрганиш учун аввал улардан гистологик препаратлар тайёрланади. Гистологик препаратлар тайёрлаш усуллари, масалан, цитология, эмбриология ва патологик анатомиядаги усуллар билан деярли бир хил.

Гистологик препаратлар қандай микроскопда текширилиға қараб, етарли даражада юпқа бўлиши керак. Масалан, ёруғлик микроскопида ўрганиладиган препаратларнинг қалинлиги 1 микрометрдан (мкм) 50 микрометргача бўлганда улар нур тутамини осон ўтказади; электрон микроскопда ўрганиладиган препаратларнинг қалинлиги эса 30 нанометрдан (нм) 60 найометргача бўлганда улар электронларни бемалол ўткази оладиган бўлади. Препаратлар тирик тўқималардан ҳам, нобуд бўлган, яъни фиксация қилинган тўқималардан ҳам тузилмалар (структуралар) олиб

тайёрланиши мумкин. Ташқи кўринишидан *суртма* бўлиши, *из* бўлиши, *парда* (*қобик*) бўлиши, *тотал* бўлиши ва бирор органиинг юпқа кесилган *кесмаси* бўлиши мумкин. Шулардан энг кўп қўлланадигани тўқима ёки органнинг *фиксация қилинган* ва *бўялган кесмасидир*. Фиксация деганда, тузилмаларнинг (кесмаларнинг) бутунлигини сақлаб қолиш учун улар айнимаслигининг чорасини кўриш тушунилади. Бунинг учун орган ёки тўқимадан кесиб олинган кесма фиксаторга—спирт, формалин, буэн эритмаси, оғир металл тузлари, фиксацияловчи аралашма кабиларга солиб қўйилади ёки музлатилади натижада кесмадаги тузилмалар ўз ҳаёт фаолиятини тўхтатади, яъни фиксацияланади. Кесмаларни бўяш деганда эса (электрон микроскоп учун препаратлар металл тузлар билан чанглатилади), кесмадаги айрим тузилмаларнинг контрастлигини ошириш учун уларни турли хил бўёқлар билан бўяш тушунилади. Бўёқлар, одатда, *кислотали*, *асосли* (*ишқорий*) ва *нейтрал* бўлади. Ўз навбатида, кислотали бўёқлар билан бўяладиган тузилмалар *оксифил* деб, асосли (анилин) бўёқлар билан бўяладиган тузилмалар *базифил* деб юритилади. Ҳар иккала бўёқлар билан бўяладиганлари *нейтрофил тузилмалар* дейилади. Тайёр препаратларни махсус усуллар билан бир неча дақиқадан бир неча йилларгача сақлаб қўйиш ва ўрганиш мумкин.

Гистологик препаратлар одатда, турли текшириш—микроскопия усуллари ёрдамида тадқиқ қилинади. Масалан, биология лабораторияларида аксари ёруғлик микроскопидан фойдаланилади. Бу микроскопнинг ундан ортиқ маркалари бор. Улар ё табиий ёруғлик билан ёки сунъий ёруғлик билан ишлайди. Ёруғлик спектрининг кўзга кўринадиган қисмининг энг минимал тўлқин узунлиги ўртача 0,4 мкм. Бу кўрсаткич 0,2 мкм бўлганда объектнинг катталиги 2500 марта ортади.

Ҳозирги вақтда гистологик препаратларни микроскопда кўришнинг 15 дан ортиқ усули мавжуд. Қуйида уларнинг энг асосийлари устида қисқача тўхталиб ўтамиз.

Қоронғи майдонли микроскопда кўриш. Бу микроскопнинг тузилиши ва унда препаратларни кўриш принципи ёруғ майдонли микроскопдаги билан деярли бир хил бўлиб, у тирик ҳужайра ва тўқима тузилмаларини ўрганишга мўлжалланган. Унда ҳужайрани қоронғи майдонда кўриш махсус конденсор ёрдамида амалга оширилади, яъни ёруғлик нури конденсор орқали объектга қиялатиб туширилади. Бунда объект (препарат) ёришиб, майдон қоронғилигича қолади. Тирик ҳужайра таркибидаги тузилмалар яхши кўриниши учун объектга тушаётган ёруғлик нури ҳар хил оптик қалинликда бўлиши шарт. Мазкур микроскопда бўялган ёки бўялмаган тирик ҳужайраларни, бактерия ва структураларни тадқиқ этиш анча қулай.

Фазали контраст микроскопда кўриш. Бўялмаган тирик ҳужайралар, одатда, ёруғлик нурини тўплаб қолмасдан ўтказиб юборади. Шунинг учун улар микроскопда кўринмайди ёки англаб бўлмас даражада кўринади. Уларни кўриш учун тегишли бўёқлар билан бўяшга тўғри келади. Фазали контраст микроскопия усули ўрганилаётган бўялмаган тузилмаларнинг бизга зарур бўлган контрастлигини таъминлайди. контрастликни, одатда, объективдаги фазали пластинка деб аталадиган конденсорга ўрнатилган махсус халка-диафрагма ҳосил қилади. Объектни қанча яхши кўриш нурнинг қанча сингишига боғлиқ, ёруғлик нури объектдан қанча тез ўтса, унинг ёритилиши, демак, контрастлаш шунча ортади, бинобарин, ҳужайра тузилмалари ҳам шунга яраша яхши кўринади.

Интерференцион микроскопда кўриш. Мазкур микроскопда кўриш усули

фазади контраст микроскопда кўришга ўхшасада, унга нисбатан кўпроқ имкониятга эга. Масалан, унинг ёрдамида бўялмаган тирик ҳужайраларнинг аниқ тасвирини ва уларнинг қуруқ вазнини (массасини) аниқлаш мумкин. Бундан ташқари, бу усул ёрдамида ҳужайраларнинг қалинлигини, таркибидаги қуруқ моддаларнинг зичлигини, шунингдек сув, нуклеин кислоталар (НК), оксил ва ферментларнинг миқдорини билиш мумкин. Интерференциал усулда бўялган препаратларнинг ядроси, одатда, қизилга, цитоплазмаси эса зангори рангга бўялади.

Люминесцент (ёки флюоресцент) микроскопда кўриш. Люминесцент қатор моддаларнинг атомлари (молекулалари) қисқа тўлқинли нурланишни ютар экан, у қўзғалган ҳолатга келади. Уларнинг қўзғалган ҳолатдан нормал ҳолатга ўтиши эса ёруғликни катта тўлқин узунлигида тарқатиб юбориш ҳисобига боради. Бинобарин гистологик препарат унга нур таъсир қилиш вақтида ҳосил бўлган энергия ҳисобига нурланади, яъни флюоресценцияланади. Бинафша нурлар ёки тўлқин узунлиги 0,27—0,4 мкм ли спектрнинг кўк қисми ёруғлик манбаи бўлиб хизмат қилади. Энергия объектга (препаратга) турли йўллار орқали ва турлича таъсир қилиши мумкин. Шунга кўра, улар бир неча хилга бўлинади фотолюминесценция, рентгенюминесценция, радиолюминесценция шулар жумласидандир.

Электрон микроскопда кўриш. Гистологик препаратларни электрон микроскопда ўрганиш ҳозирги вақтда кенг тарқалган усул бўлиб, унинг ёрдамида ҳужайраларнинг нозик тузилмалари, органоид ва ҳужайра тўқималарининг тузилиши ҳамда уларда содир бўладиган нозик ўзгаришлар кузатилади. Электрон микроскоп 100000 марта ва ундан ҳам ортиқ катталаштиради. Чунки электрон микроскопда ёруғлик микроскопдаги каби узун тўлқинли нурдан эмас, балки қисқа тўлқинли электронлар нуридан фойдаланилади. Бинобарин, кузатилмоқчи бўлган объект тасвири электронлар нури ёрдамида кўрсатилса, бундай прибор электрон микроскоп дейилади. Демак, қисқача таърифлайдиган бўлсак, электрон микроскопда кўриш бу—объект орқали ўтказилган электронлар тутамини электромагнитли линзалар билан фокуслаш орқали препарат тасвирини олиб ўрганишдир.

Оддий микроскопда ҳайвонлар тўқимасининг микроскопик тузилишини ўрганиш учун кесмаларни (препаратларнинг) қалинлиги тахминан 3–5 микрон (мк) бўлиши керак, бундан қалин бўлса, ҳужайралар қавати ортиб кетиб, объект тасвири аниқ кўринмайди, уларни ўқиш яна ҳам қийинлашади. Электрон микроскопнинг афзаллиги шундаки, тўқималардан олинадиган кесма анча юпқа (0,02 мк) бўлади. Албатта, бундай кесмалар, одатда, ультрамикротомдан фойдаланиб тайёрланади. Бунинг учун эса микротом столга қимирламайдиган қилиб ўрнатилади, пичоқлари алоҳида шишадан ясалади. Кесманинг қалинлигини металл стерженнинг кенгайиши таъминлайди. Оддий микроскопда объектнинг қалинлиги, яъни ҳужайра ёки ядроларнинг йирик-майдалиги, уларнинг диаметри «микрон» билан ўлчанса, электрон микроскопда «нанометр» билан, аксари ҳолларда эса «ангстрем» (А)² билан ўлчанади.

Ҳозирги вақтда электрон микроскопнинг янги-янги турлари яратилмоқда. Масалан, ҳажмий (растрловчи) электрон микроскоп шулар жумласидандир. Унинг ёрдамида препаратларнинг ўажмий тузилиши ўрганилади.

Гистохимиявий тадқиқотлар

Юқорида айтиб ўтилганидек, ҳозирги микроскоплар ёрдамида тирик ёки фиксация қилинган объектларнинг нозик морфологик тузилмалари ҳар томонлама ўрганилса ҳам, аммо уларнинг сифат ва миқдорий таркиби тўла очилмай қолаверади. Буни, одатда, алоҳида гистохимиявий (цитохимиявий) тадқиқот усуллари ёрдамида ўрганилади.

Сифатий гистохимиявий усуллар. Бу усуллар гистологик ва химиявий текшириш усуллари бирга қўллаш натижасида келиб чиққан. Бинобарин, сифатий гистохимиявий текшириш усуллари объект (препарат)лар структурасидаги химиявий моддалар тақсмотини аниқлаш йўлида турли хил химиявий реакциялардан фойдаланишга асосланган. Демак, улар ёрдамида орган, тўқима ва ҳужайраларнинг химиявий тузилиши, уларда борадиган химиявий жараёнлар ўрганилади. Улар ёрдамида тўқималарда содир бўлиб турадиган моддаларнинг алмашинуви жараёнлари ҳамда физиологик жараёнлар ҳақида аниқ тасаввурга эга бўлиш мумкин. Масалан, ҳозир гистохимиявий усуллар қўллаб, тўқималар таркибидаги аминокислоталар, оксиллар, нуклеин кислоталар (НК), углеводлар ва липидлар ҳамда ферментлар активлигини аниқлаш мумкин. Буларни аниқлаш, одатда, химиявий реактив моддалар билан тўқима ҳамда ҳужайра структураси таркибига кирадиган субстрат моддалар ўртасидаги реакцияларнинг спецификлигига ва шунингдек, химиявий реакция маҳсулотларининг бўялган тўқима кўринишида ажралиб чиқишига асосланган. Масалан, галлоцианин рибонуклеин кислота (РНК)ни кўк-бинафша рангга бўяйди ва ҳоказо.

Миқдорий гистохимиявий усуллар. Гистологик усуллар узлуксиз такомиллашиб, мураккаблашиб бормоқда. Эндиликда шундай гистохимиявий текшириш усуллари яратилдики, улар ёрдамида фақат тўқималар таркибидаги моддалар, яъни элементларнинг сифатини эмас, балки уларнинг миқдорини ҳам аниқлаш мумкин. Бундай усуллар гистологияда миқдорий гистохимиявий тадқиқот усуллари деб ном олди. Улар ёрдамида, одатда, муайян тўқима ва ҳужайралар структураси аниқланади. Бундай усулларга цитоспектрофотометрия, цитоспектрофлюориметрия, интерферометрия кабиларни киритиш мумкин.

Радиоавтография усули. Бу усул янги замонавий усул бўлиб, унинг ёрдамида ҳужайра ва тўқималардаги моддалар алмашинуви ўрганилади. Бунинг учун ҳайвон организмига овқат ҳазм қилиш системаси орқали ёки инъекция йўли билан ҳар хил радиоактив элементлар ёки нишонланган бирикмалар юборилади. Радиоактив фосфор P^{32} , углерод C^{14} , олтингугурт S^{34} , водород H^3 ёки ҳар хил изотоплар, чунончи радиоактив изотоп кабилар шулар жумласидандир. Мазкур моддалардан бирортаси экспериментал ҳайвон организмига у ёки бу йўл билан киритилгач, ҳар хил муддатларда лозим топилган органлардан бўлакчалар олиб, улардан гистологик препаратлар тайёрланади. Препарат тайёрлаш одатдаги гистологик препаратлар тайёрлаш усули билан деярли бир хил. Лекин фарқи бунда микротом ёрдамида олинган кесмалар алоҳида фотоэмульсияга солиб қўйилади (бу ишлар албатта, қоронғи жойда бажарилади). Бу вақтда радиоактив моддалар нури тўқималарга фотоэмульсия орқали ўтиб, кумуш бромид дончаларини сенсibiliзация қилади. ҳар хил муддатлардан сўнг шу қоронғи жойда уларни худди фотография қоғозларини тайёрлагандек қилиб «проявитель» ва бошқа эритмаларга солиб ишлов

берилади. Шунда тўқиманинг радиоактив моддалар тўпланган жойида кумуш дончалари кўплаб йиғилиб қолади. Бинобарин, ана шу кумуш моддаларининг йиғилган миқдориға қараб, шу органдаги моддалар алмашинуви тез ёки секин бораётгани ҳақида фикр билдириш мумкин. Масалан, ҳайвоннинг қалқонсимон безига радиоактив изотоп I^{131} юбориб, уни мазкур орган қандай қабул қилишига қараб безнинг функцияси ортганлиги ёки сусайганлигини аниқлаш мумкин.

Махсус экспериментал-морфологик тадқиқот усуллари

Ҳозирги вақтда ҳайвонлар ёки одам органлари, тўқималари ва ҳужайраларининг тузилиши ҳамда функциясини ҳар томонлама ўрганиш, тадқиқ қилиш учун юқорида баён этилган тадқиқот усулларида ташқари, яна бир қатор усуллар борки, уларга *иммунологик химиявий тадқиқот* усуллари билан *махсус экспериментал морфологик тадқиқот* усуллари киритиш мумкин. Шулардан кейингиси, яъни махсус экспериментал-морфологик тадқиқот усуллари амалий текшириш усуллари бўлиб ҳисобланади. Текширишнинг бу усули, одатда, *радиацион химерлар, диффузион камералар усули* ва *орган ҳамда тўқималарни трансплантация қилиш усуллари*ни ўз ичига олади.

Мазкур иш гистология курси дастурига асосланганлиги учун шулардан энг кўп учрайдиган ва студентларга анча таниш бўлган орган ва тўқималарни трансплантация қилиш усулига тўхталиб ўтамиз.

Бу ўринда шуни айтиб ўтиш керакки, орган ва тўқималарни трансплантация қилиш, яъни кўчириб ўтқазиб ҳайвонлар айна ҳаёт кечираётган даврда бажарилади. Бутун бир орган ёки унинг бир қисми, аксарият, тўқималар парчаси бир ҳайвондан олиниб иккинчи бир ҳайвонга ёки шу ҳайвоннинг бирон бирор ерига кўчириб ўтказилади. Бундан мақсад кўчириб ўтқазилган орган ёки тўқиманинг яшаб кетиш қонуниятини, улар структурасидаги ўзига хос хусусиятларни, табиатини ва бизга ҳали номаълум бўлиб келаётган томонларни ўрганишдан иборат. Айниқса қон билан бирикувчи тўқима гистогенезининг ўзига хос томонларини тадқиқ этишда мазкур усул анча қўл келади. Масалан, нурланган ҳайвонга (реципиентга) бошқа ҳайвон (донор) суяк кўмиги ҳужайраларининг суспензиясини юбориб, қоннинг ўзак ҳужайралари билан бириктирувчи тўқималарнинг дифференцияланиш йўлини кузатишга имкон туғилди (бу радиацион химерга ҳам мисол бўлади, чунки тажрибадаги ҳайвон радиацион нур билан нурлантирилган).

Орган ва тўқималарни кўчириб ўтқазиб жойига кўра, икки хил трансплантация фарқ қилинади: 1) *гетеротопик трансплантация*—орган ёки тўқима ўз ўрнига эмас, балки бошқа жойга кўчириб ўтқазилади. Масалан, тоғай ёки мускулни суяк бўшлиғига кўчириб ўтқазиб ва ҳоказо; 2) *ортотопик трансплантация*—орган ёки тўқима бўшатиш, яъни олиб ташланган орган ёки тўқима ўрнига кўчириб ўтқазилади. Масалан, олиб ташланган касал юрак ёки буйрак ўрнига бошқа соғлом юрак ёки буйракни кўчириб ўтқазиб ва ҳоказо.

Умуман, трансплантация масалаларини, орган ва тўқималарни консервациялаш, сунъий органлар яратиш ҳамда қўллаш усуллари ишлаб чиқиш ва ўрганиш ўзига хос катта соҳа бўлиб, у билан биология ҳамда медицинанинг трансплантология соҳаси шуғулланади.

Хулоса қилиб айтганда, ҳозирги замон гистологияси кўп қиррали, мураккаб тадқиқот усуллариға эга. Айниқса электрон микроскопия, гистохимия,

радиоавтография каби усуллар тўқима ва ҳужайраларнинг структураси ҳамда таркиби ҳақида тўла тушунча бериш билан бирга метаболик жараённинг ўтиши хусусида бизга мукамал тушунча беради. Ҳар қайси тадқиқот усули ўзига хос алоҳида текшириш позициясига эга. аммо бу бутун ҳолда улар ҳужайра ва тўқималарнинг макро ва микро тузилишини, дифференцияланиши ҳамда регенерациясини, ирсий белгиларнинг наслдан-наслга ўтиш қонуниятларига ўрганади ва ҳоказо.

III бoб ГИСТОЛОГИЯ ФАНИНИНГ ҚИСҚАЧА РИВОЖЛАНИШ ТАРИХИ

Гистология фани тарихини ўрганар эканмиз, у анатомия фани билан узвий боғлиқлигининг ва кейин унинг бир шохобчаси сифатида ажралиб чиққанлигининг гувоҳи бўламиз. Чунки гистология, юқорида айтиб ўтилганидек тўқималар ҳақидаги фан; тўқималарнинг микроскопик структураси, таркибий қисм морфологиясини тадқиқ этиш унинг мавзусига киради. Буларни эса илгари оддий кўз билан кўриб ўрганиш мумкин эмас эди, ҳозирги микроскоплар ҳали бунёд этилмаган эди. Бинобарин, одам ва ҳайвонлар орган ва тўқималарининг нозик тузилишини ўша даврнинг анатом олимлари тадқиқ этган. Эрамиздан олдинроқ V – IV асрларда яшаб, ижод этган юнон файласуф ва олимлари Гиппократ (460–377) ва Аристотель (384–322) медицина билан биология фанларига салмоқли ҳисса қўшдилар. Аристотель одам ва ҳайвонларнинг аорта, диафрагма, меконий, трахея, фаланга каби аъзоларининг анатомик тузилишини ўрганиш билан бирга тўқималарни бир-биридан фарқ қилиб, тоғай, суяк ёғ тўқималарига ажратган. Мазкур тўқималар номини ҳам биринчи марта Аристотелнинг ўзи қўллаган. Бу унинг бир йўла лексика фанига қўшган ҳиссаси ҳам бўлди. Буюк юнон врач ва табиатшуноси Гален (129-199) ва буюк ўзбек олими Абу Али ибн Сино (980–1037) бошқа фанлар билан бир қаторда медицина ва биология фанлари ривожига ҳам улкан ҳисса қўшдилар. Ибн Сино (Авиценна — европаликлар уни шундай аташган) одам ва ҳайвонлар органларини, тўқималарини ҳозирги тил билан айтганда, албатта, анатомия нуқтаи назардан ўрганган. Шу туфайли ҳам у тўқималарнинг микроскопик тузилишини ва вазифасини ёзиб қолдирган. Шунинг учун бўлса керак у айрим тўқималарни ташқи томондан бир-бирига ўхшаш бўлганлигидан, аралаштириб ҳам юборган. Масалан, нервлар билан пайлар оддий кўз билан қараганда бир бирига ўхшаб кетади. Уларнинг гистологик тузилишидан беҳабар одам ҳақиқатан ҳам бир хил тўқима деб ўйлади.

Маълумки, XVII аср бошларида Галилей дастлабки телескоп яратди. 1609–1610 йилларда эса у соддароқ бўлса ҳам микроскоп конструкциясини ишлаб чиқди. Аммо микроскоп ва уни илмий медицинада қўллаш ҳамон олимлар назаридан четда қолаверди. Фақат XVII асрнинг ўрталарига келганда инглиз физиги Роберт Гук (1635–1703) 1665 йилга келиб микроскопни такомиллаштиради ва унда ўсимликларнинг тузилишини ўрганади. Ундаги майда катакчаларни кўриб, уларга ҳужайра деган ном беради.

Микроскоп билан қизиқиб қолган Марчелло Мальпиги (1628–1694) биринчи бўлиб ҳайвонлар териси талоғи буйраги ва бошқа органларининг микроскопик тузилишини ўрганди. Натижада у биринчи бўлиб тасвирлаб бериш оргонларнинг айрим структуралари унинг номи билан аталадиган бўлди. Масалан, Мальпиги

буйрак коптокчалари, Мальпиги қавати, Мальпиги таначаси ва бошқалар шулар жумласидандир. Ботаник олим Неемия Грю (1641–1712) тўқималар ҳақида тадқиқот ишлари олиб бориб биринчи марта фанга тўқима тушунчасини киритди. Айниқса 1677 йилга келганда голландиялик ҳаваскор микроскопчи Антон ван Левенгук (1632–1723) объектни 300 марта катталаштириб кўрсатадиган микроскоп ихтиро қилди. Ўша давр учун жуда улкан ихтиро бўлган бу микроскоп ёрдамида у сув томчисидаги микроорганизмларни, уларнинг ҳаракатини, одам ва ҳайвонлар организмидаги қизил қон таначаларини, уларнинг капилляр томирлардаги ҳаракатини, кўндаланг йўлли мускуллар, нерв ва пайлар тузилишини ўрганиб тасвирлаб берди.

Бу ишлар ўша замон учун ниҳоятда қизиқарли бўлишига қарамай, илмий нуқтаи назардан чуқур системага солинмаган эди. Жуда катта кашфиётлар ҳам у вақтларда жила бўлмаса янгилик бўлиб қолар эди. Шундай бўлса ҳам маълумки, микроскопнинг кашф қилиниши ва унинг воситасида тўқима ҳамда ҳужайранинг ихтиро этилиши организмнинг микроскопик тузилишини ўрганишда келажак олимлари учун кенг йўл очиб берди.

XVII асрнинг охири VIII аср бошларида тахминан 100 йил давомида) Ғарбий Европада ҳукмронлик қилган метафизик қарашлар ва феодализм идеологияни натижасида илмий тадқиқот ишлари деярли тўхтаб қолди. Олимлар ўзларидан олдин ёзиб қолдирган кашфиётларни ўқиб ўрганишлари мумкин бўлсада лекин ўзлари янги кашфиётлар устида иш олиб боролмай қолдилар. Натижада бу даврга келиб *преформация*¹ назариячилари ҳукмронлик қилдилар. Уларга немис физиолог Галлер раҳбарлик қилар эди. Преформистларнинг фикрича, ҳеч бир нарса янгидан пайдо бўлмайди, мураккаб тирик организм дунё яратилгандан бери мавжуд, у уруғдон ва тухумдонларга жуда кичкина шаклда жойлаштирилган бўлиб, бор нарса аста-секин катталашади ва охири туғилади. Бу назария бемаънилиги, тутўруқсизлиги туфайли преформистлар орасида ўзаро келишмовчиликка сабаб бўлди. Улар кичик организм эркаклар организмига жойлаштириб қўйилганми ёки аёллар организмига жойлаштириб қўйилганми, деган масала устида йиллар давомида баҳслашиб келдилар. Преформизм ривожланиб бораркан овизм, анималькулизм каби босқичларни босиб ўтди ва унга қарама-қарши *эпигенез*² назарияси пайдо бўлди. Бу назария тарафдорлари анча прогрессив олимлар бўлиб, уларнинг фикрича, кичик организм эркакларнинг жинсий безларида ёки аёлларнинг ҳужайраларида жойлаштириб қўйилмаган балки ҳозирча бизга номаълум бўлган йўллар билан ривожланиш жараёнида янгидан пайдо бўлади, бинобарин, *ривожланиш юқорига кўтарилувчи жараён бўлиб оддийликдан мураккабликка, тубанликдан оддийликка интилади*. Бинобарин, муртак (эмбрион) ривожланиб бораркан, урғланган тухум моддасидан бирин-кетин эмбрионнинг орган ва қисмлари пайдо бўла бошлайди.

Эпигенез назариясини сиқиб, преформистларга зарба берган олимлардан бири немис морфологи К. Ф. Вольф (1733–1794) бўлди. У 1759 йили «Яратилиш назарияси» темасида докторлик диссертациясини ёқлаб, эпигенез назариясини илмий жиҳатдан асослаб берди. Вольф ҳайвонлар эмбриони ривожланишини мукаммал ўрганиб, эмбрион ривожланиб бораркан, дастлаб эмбрион варақлари ҳосил бўлишини ва кейин улардан айрим органлар ривожланишини исботлади.

Унинг номи билан аталадиган *бирламчи сийдик йўли* (бирламчи буйракларнинг сийдик йўли) жуфт найчалар бўлиб, эмбрион ривожланишининг биринчи ойи охирида оралиқ *мезодермадан* ҳосил бўлади. Мана шу бирламчи сийдик йўлидан эркакларда уруғ оқиб чиқадиган найча аёлларда тухумдон ортигининг кўндаланг рудиментар найчаси ривожланади. Вольф эволюция ҳақида таълимот яратиб, 1759 йили турларнинг доимийлиги назариясига биринчи ҳужум қилган олимдир, деб унга юксак баҳо берилган.

Россияда биринчи микроскоп Петр I даврида яратилди. У оптика устахонасини очиб, бу ерга уддабурон мутахассисларни йиғди ва шу билан микроскоп ихтиро қилинишига асос солди.

1725 йили Россия Фанлар академияси ташкил бўлиши билан бу устахона шу академияга кўчирилди. XVIII аср ўрталарида микроскопик такомиллаштириш устида иш олиб борган академик Л. Эйлер ва унинг шогирди Н. Фусс 1774 йили шу давргача ишлатиб келинган микроскопнинг камчиликларига доир ҳисобларни ишлаб чиқиб, *ахроматик* линзалар яратиш мумкинлигини назарий жиҳатдан исботлаб бердилар. 1784 йилга келиб, Петербург академиги Ф. Эпинус эса биринчи марта ахроматик микроскопнинг конструкциясини яратди ва яна янги шундай микроскопнинг анча такомиллашган иккинчи модели лойиҳасини кўрсатиб берди. 1805–1808 йиллар орасида мана шу лойиҳа асосида Дерпт университетининг ректори Е. Х. Паррот раҳбарлигида унинг модели яратилди. Аммо ўша вақтдаги шароитга кўра, бу модель ҳам корхона шароитида ишлаб чиқарилмай қолиб кетди. Шундан кейин дунёнинг қатор мамлакатларида ҳар хил даврларда ҳар хил конструкцияли микроскоплар яратилди. Улар гарчи ўзига яраша нуқсонларга эга бўлса ҳам, ҳар ҳолда бир-бирининг камчиликларини тўлдириб, борган сари такомиллашиб бораётгани сезилиб тўрарди. Айниқса машҳур рус ихтирочиси И. И. Кулибин (1735– 1618) яратган дунёда ягона ахроматик микроскоп биология фани тарихида катта кашфиёт бўлди.

М. В. Ломоносовнинг (1711– 1765) бу соҳадаги хизматларини алоҳида таъкидлаш лозим. У химиявий элементларнинг тадқиқ этишда биринчи марта микроскопдан фойдаланди. Иван Кулемон эса XVIII аср ўрталарида урғочи кўй тухумдонидида бўғозликка қадар ва бўғозлик даврида бўладиган ўзгаришларни микроскопдан фойдаланиб ўрганишга муваффақ бўлди. Бу ўша даврдаги дастлабки гистологик тадқиқот эди. Чех физióлоги Я. Е. Пуркинё (1787– 1869) товуқ тухуми ядросини ва кейинчалик бир нечта бошқа тўқималар ядросини, ундан сўнг эса хужайра протоплазмасини атрофлича ўрганиб, уларни таърифлаб берди. Р. Броун 1831 йили ўсимлик хужайрасини ўрганиб, ядро хужайранинг ажралмас қисми деган хулосага келади. Гарчи ундан анча илгари бўлса ҳам А. М. Шумлянскийнинг 1782 йилдаги тадқиқотини эслаб ўтмасликнинг иложи йўқ. У биринчи бўлиб буйракнинг мураккаб тузилишини инъекция қилиш йўли билан тадқиқ қилади ва нефрон структурасини биринчи бўлиб тасвирлаб беради.

К.М. Бэр (1792–1876) биринчи бўлиб тухум хужайраларнинг мураккаб тузилишини тасвирлайди ва уруғланган хужайрани ўрганади. Унинг қушларнинг кўпайиши устида олиб борган ишлари ҳам катта аҳамиятга эга. Бэр организмнинг кўпайиши устида олиб борган ишлари билан ҳозирги замон эмбриология фанига асос солган.

Профессор П. Ф. Горянинов 1834 йили ёзиб тугатган «Табиат системасининг бошланғич белгилари» номли асарида эволюция ва ҳужайра назарияси ҳақида муҳим маълумотларни келтирди. Бу асарни у 1839 йили матбуотда эълон қилди. Шундан кейин у ҳужайра назариясига асос солувчилардан бири деб тан олишди. Ундан кейин немис зоологи Теодор Шванн (1810–1882) 1839 йили «Ҳайвон ва ўсимлик танасининг тузилиши ва ўсишидаги ўзаро ўхшашликларни микроскопда текшириш» номли асар ёзиб, дунёга машҳур бўлиб кетди. У ўзигача бўлган шу соҳадаги маълумотларни умумлаштириб «ҳужайра назарияси»ни яратди. Шванн мазкур асарида ҳайвон ва ўсимлик танаси ҳужайралардан таркиб топган, деган ғояни илгари суради. «ҳужайра назария»си илмий материалистик эволюция назариясини бирдан-бир асосий босқичи бўлиши билан бирга Ч. Дарвиннинг эволюция назариясининг асосий негизига айланди.

Бу даврда йирик немис олимларидан Р. Верхов (1858) Шванн ва Дарвин назарияларига қарши чиқиб, преформация назариячиларининг фикрини излаб чиқди. Унинг таълимотига кўра, организм ҳужайрадан ташкил топгани билан уларнинг ҳар бири ўзига мустақил, улар ўртасида ҳеч қандай боғланиш йўқ, организм кўпайиш вақтида фақат жинсий ҳужайралар кўпаяди бошқа қисмлари эса бунда иштирок этмайди организмда содир бўладиган ҳар қандай патологик жараёнларда фақат шу органларнинг ўзидаги ҳужайралар иштирок этади. Бу назария организмнинг бир бутунлигини инкор қилувчи назариядир. Кўп ўтмай, прогрессив кайфиятдаги материалист олимлар етишиб чиқдилар ва Верхов каби реакцион назариячиларни ҳар томонлама фош этиб, Дарвин ва Шванн назарияларини ҳимоя қилдилар.

XIX асрнинг бошларига келиб, олимлар организмнинг микроскопик тузилишини чуқурроқ ўрганишга киришдилар ва орадан кўп ўтмай, янгидан-янги кашфиётлар ихтиро қилинди. Натижада ўтган асрнинг бошларидан бошлаб, гистология фани анатомия ва физиология фанларидан ажралиб чиқиб, мустақил фан сифатида ривожлана бошлади. Қатор йирик шаҳарлардаги университетларда гистология ва эмбриология кафедралари очила бошлади. Дастлаб Москва ва Петербург (1879), кейинчалик Қозон, Киев, Харьков университетларининг медицина факультетларида очилган гистология ва эмбриология кафедралари шулар жумласидандир. Бу кафедраларни йирик мутахассислар – А. П. Бабухин, К.А. Арнштейн, Ф. В. Овсянников, Ф. Н. Заварикин, П. И. Перемежколар бошқардилар. Тез орада бу кафедралар гистологик тадқиқот ишларини олиб борадиган марказга айланди, натижада у ердан кўплаб цитолог олимлар етишиб чиқа бошладилар. Шулардан гистолог ва физиолог А. Н. Бабухин (1827–1891) Москвада биринчи бўлиб (1886) гистология кафедрасини очди. Мускул ва нерв тўқималарининг микроскопик тузилиши ва вазифасига оид ишлар шу ерда ўз ифодасини топди. Умуртқали ҳайвонларнинг кўз тўр пардасини қиёслаб ўрганишга оид илмий тадқиқотлар ва баликлардаги электр органларининг тараққиёти устида олиб борилган ишлар ўша даврнинг йирик кашфиётларидан эди.

Қозон университет гистология кафедрасининг мудирини К.А. Арнштейн (1840—1919) ва унинг шогирдлари томонидан яратилган илмий ишлар ҳозирги вақтгача ўз аҳамиятини йўқотгани йўқ. Унинг кафедрасида метил кўки билан препаратларни бўйаш яхши йўлга қўйилди. Масалан, шу усул билан ҳар хил ҳужайралар ва

органлардаги нерв толалари ва нерв тугунларининг морфологиясини ўрганиб, нейрофизиология соҳасида йирик кашфиётларга эришилди. Шу даврда гистология фанини ривожлантириш билан бирга цитологияда хужайраларни ўрганишга оид кўпгина илмий ишлар қилинди. Чунончи, Москва университетининг профессори И. Д. Чистяков (1874) бир қатор олимлар билан биргаликда ҳайвон ва ўсимлик хужайраларининг кўпайиш жараёнини ўрганиб, фанга биринчи марта митоз атамасини киритди.

М. Шлейхер 1878 йили ядронинг бўлинишини ўрганиб, фанга кариокинез атамасини олиб кирди. Амитоз бўлинишнн эса биринчи марта ҳайвон хужайраларида 1841 йили А. Рема, ўсимликларда 1882 йили Э. Страсбурглар ўрганиб, системали равишда исботлаб бердилар. Немис олими В. Ру эса барча ўсимлик ва ҳайвон хужайраларининг бўлиниш принциплари умуман бир хил эканлигини исботлаб берди. 1884 йили Страсбургар профаза, метафаза, анафаза атамасини, Гейденгейн эса телофаза терминини яратиб фанга олиб кирдилар.

Киев университетининг гистология кафедрасини П. И. Перемченко (1833– 1893) бошқариб, шогирдлари билан бирга эмбрион варақларининг ривожланиши ва улардан органлар ҳосил бўлишини мукамал ўрганди. Бундан ташқари, у ҳар хил амфибияларда эритроцитлар ядросининг бўлинишини кузатишга муваффақ бўлди.

А.О.Ковалевский (1840 – 1901) эса хордалилар (ланцетник, асцидий) билан умуртқасиз ҳайвонларнинг эмбрион тараққиётини тадқиқ қилди. У ҳар хил ҳайвонларда эмбрионал тараққиётни солиштириб ўрганиб, турли ҳайвонот синфига ва типларига кирувчилар ўртасида ўхшашлик борлигини аниқлади; бинобарин, деярли кўпчилик ҳайвонларда эмбрион ўз тараққиётининг бошланғич даврларида эмбрион варақлари ҳосил бўлиш босқичини бошидан кечирар экан.

И. И. Мечников (1845– 1916) Ковалевский билан биргаликда ковакичлиларнинг эмбрион тараққиёти устида тадқиқот ишлари олиб борди. Уларнинг биргаликда олиб борган ишлари, ҳайвонларнинг микроскопик тузилишини ўрганишдаги қатор тадқиқотлари келажакда эволюцион гистология ва эмбриология фанига асос бўлиб хизмат қилди. Олий ўқув юртлари, илмий-тадқиқот институтлари очилди ва уларнинг кафедраларида илмий-тадқиқот ишлари олиб борилди. Кўпгина илмий ишлар, масалан тасвирий текшириш ва экспериментал текшириш усуллари билан бир қаторда, янги замонавий текшириш усуллари кенг жорий қилина бошланди. Масалан, биохимия, цитохимия, радиография ва охириги вақтларда электрон микроскопиянинг қўлланиши фанга янгидан-янги маълумотларни олиб кирди.

А. А. Заварзин (1886– 1945) Ленинград университетида эволюцион гистологияга асос солувчилардан бири бўлди. У тўқималарнинг эволюцион тараққиёти билан шуғулланди. Функционал принципга асос солган ўзининг машҳур классификациясини тузди. Олим организмнинг ҳар хил органларида учрайдиган тўқималарни асосан 4 гурппага бўлади. Биринчисига ҳимоя вазифасини бажарувчи чегара ёки эпителий тўқима киради. Бу тўқимада моддалар алмашинуви жараёни содир бўлади. Иккинчи типдаги тўқима гурппасига ички муҳитни таъминловчи тўқималар киради умуртқалиларда бу гурппага скелет суяклари ҳам киради. Бу тўқималар иштирокида ҳамма моддаларнинг алмашинув реакциялари содир бўлади. Учинчисига мускул, тўртинчисига эса нерв системасини ҳосил қилувчи нерв тўқима киради. Булар органларнинг бир-бири билан алоқадорлигини

таъминлабгина қолмай, балки ташқи муҳит билан бўладиган алоқани ҳам таъминлаб туради.

У филогенетик жиҳатдан бир-биридан узоқ турувчи ҳайвонлар тўқимасидаги ўхшашликни «тўқималар эволюциясининг параллел катори» деб атади.

Н. Г. Хлопин (1897– 1961) гистология фанида ўзининг «тўқималарининг диверген эволюцияси» ғояси билан машҳурдир. Бу ғояга кўра тўқималар дивергент йўл билан ривожланиб боради. Бинобарин ҳар бир ҳайвонот тури пайдо бўлишида шу тур ичидаги белгилар ажралиб, ўз навбатида, бу белгилар янгидан-янги тўрлар оилаларни ҳосил қилади.

Б. И. Лаврентьев (1892– 1944) нейрогистология соҳасида буюк кашфиётлар қилди. У ўз ишларида вегетатив нерв системаси, интернейронал синапсларнинг ва бошқа турли хил синапсларнинг гистологик тузилишлари ва уларнинг вазифаларини ўрганиб чиқиш. У тўқима ва органлар иннервациясини уларга борадиган нерв толаларини кесиб қўйиб ўрганиш самарали эканлигини тасдиқлаб берди ва олдин қўллаб келинган фибринлар узлуксиз назарияни бекор қилиб, фанда нейрон назариясига асос солди. Йирик гистологлардан А. Е. Румянцев, В. Г. Елисеев, Г. К. Хрущёв ва бошқалар бириктирувчи тўқима гистофизиологиясини атрофлича ўрганиб, унга кирувчи тўқима хужайралари билан механик элементларнинг микроскопик, тузилишини ва ҳар қайсисининг организмдаги физиологик фаолиятини мукамал ўрганиб, гистофизиология фанига янги тадқиқотлар билан кирдилар.

Сўнгги вақтларда бир гуруҳ гистологлар цитология соҳасида ҳам талайгина ишлар қилдилар. Хужайраларнинг морфологик физиологик биохимиявий ва физик-химия тузилишини чуқур ўрганиб чиқдилар. Замонавий усуллар ёрдамида хужайралар ичидаги органоидлар билан хужайра киритмаларини, уларда содир бўладиган морфологик ҳамда сифат ўзгаришларининг физиологик жиҳатларини тадқиқ қилдилар. Масалан, олим Д. И. Насонов ҳар бир хужайранинг вазифаси унинг яшаш шароити ва ҳолатига боғлиқ эканлигини тасдиқлаб, *паранекроз* назариясини яратди.

Бир қатор олимлар эса замонавий усуллардан фойдаланиб, хужайра морфологиясини атрофлича чуқур ўрганар эканлар, эндоплазматик тўр, рибосома ва лизосомаларни кашф этдилар. Молекуляр биология усуллари ёрдамида ДНК нинг ролини исботладилар.

Хулоса қилиб айтганда, ҳозирги замон гистологияси мустақил фан сифатида таркиб топар экан, биология соҳасида жуда кўп муаммоларни ечиб берди ва эндиликда етакчи фанлар каторидан ўрин олди.

Айниқса электрон микроскопнинг дунёга келиши гистология фанида жуда катта воқеа бўлди. Ҳозир электрон микроскопик тадқиқотлар жуда яхши йўлга қўйилган. Москвада МГУ нинг кафедра ва лабораторияларида олиб борилаётган илмий тадқиқотлар, Медицина Фанлар академиясига қарашли Одам морфологияси институтидаги илмий ишлар шулар жумласидандир. Цитология ва гистология фанларининг ривожланишида Ўзбекистон олимлари ҳам ўзларининг муносиб ҳиссаларини қўшдилар. Ўзбекистон Фанлар академияси Биохимия билимгоҳида академик Ж. Х. Ҳамидов раҳбарлик қилаётган коллектив томонидан радиация таъсирида эндокрин безлар ва нейронэндокрин системалар морфофизиологиясида

бўладиган ўзгаришларга оид илмий ишлар замонавий усуллар ёрдамида ёритилиб борилмоқда. Ҳозирги вақтда бу коллектив нейронларнинг ўсиши, ривожланиши ва табақаланишида муҳим вазифани бажарадиган нерв ўсишини таъминладиган омилларни ҳар хил тўқима ва органлардан ажратиб олиш каби муаммолар билан шуғулланмоқдалар. Сўнгги йилларда коллектив томонидан соғлом ҳайвон гени бошқа уруғланган тухум хужайрага микроинъекция қилиш усули билан ўтказиш келажакда ирсий касалликларни йўқотиш ҳамда зотли молларни танлаб олиш каби ирсият омиллари ва хужайра инженериясига оид биотехнология муаммолари ёритилиб борилмоқда. Тошкент давлат медицина институтида эса академик К. А. Зуфаров раҳбарлигида Ўзбекистонда биринчи бўлиб медицина соҳасида электронмикроскопик автордиография ҳамда цитохимия усуллари йўлга қўйилди. Бўйрак меъда ичак системасининг цитологияси, цитохимияси ва электрон микроскопияси К.А. Зуфаров коллективи ишида асосий ўрин эгаллайди. Эндиликда олимлар олдида хужайра биологияси, гистология ва иммунология ҳамда биотехнология соҳасида олиб борилиши лозим бўлган улкан тадқиқотларни ривожлантириш муаммолари турибди, молекуляр биология, қиёсий гистология муаммолари ёритилиб берилмоқда.

ХУЖАЙРА БИОЛОГИЯСИ

Хужайра – тирик организмнинг тузилиш асосларини, яшаш жараёнларини ҳамда ирсий белгиларини ўзида мужассамлаштирган тузилмадир. Бинобарин, одам ёки ҳайвонлар бир бутун организм ҳолида хужайралар ва хужайралараро тузилмалар йиғиндисидан таркиб топган. Физиологик ҳолатига кўра, хужайралар шакли ва таркиби ҳар хиллиги билан бир-биридан фарқ қилади, яъни хужайраларнинг вазифаси уларнинг шаклини белгилайди. Тарихий биологик ривожланиш нуқтаи назаридан қарайдиган бўлсак, ҳаёт ер юзидаги жонсиз материянинг жонли материяга айланишидан аниқроқ қилиб айтганда, хужайралар пайдо бўлишидан келиб чиққан. Масалан, дастлаб юмалоқ шаклдаги оксилли энг содда таначалар пайдо бўлган. Сўнг улар танасида моддалар алмашинуви жараёни пайдо бўлган. Шу билан улар яшаши учун зарур моддаларни ташқи муҳитдан ўзлаштириб, ўз ҳаёт фаолиятида ҳосил бўлган чиқинди моддаларни ажратиб турган. Бундай содда организмларнинг яшаш муҳити аста-секин ўзгариши ва мураккаблашиши натижасида улар организмда моддалар алмашинуви жараёнлари ҳам ўзгариб, табақаланиб борган, бу эса ўз навбатида организмларнинг тузилиши ҳам қисман ўзгаришига олиб келган, яъни организмда шакли ва моҳияти жиҳатдан дастлабки таначалардан фарқ қилувчи янги тузилмалар пайдо бўла бошлаган. Йиллар ўтиши билан тарихий биологик ривожланиш давом этиб, атроф-муҳит ўзгариши ва яшаш шароитининг яна ҳам мураккаблашиши оқибатида аста-секин мураккаб тузилган янги-янги организмлар пайдо бўла бошлаган. Бу эса, албатта, улар танасидаги оксиллар тузилишига ҳам таркибий ўзгаришлар киритган, натижада улар турли вазифаларни бажаришга ҳам мослашиб борган. Маълумки, ҳозирги фан нуқтаи назаридан қараганда, тирик организмларнинг ривожланишида ва шаклланишида нуклеин кислоталар–дезоксирибонуклеин (ДНК) ва рибонуклеин (РНК) кислоталар асосий вазифани бажаради. Улар организм учун зарур бўлган оксил моддаларни синтезлайди ва ўзида генетик маълумотларни сақлаб келади. Бундай хусусият фақат

кўп ҳужайрали организмларда ҳам учрайди. Бир ҳужайрали организмлар тузилиши ва яшаш хусусиятларига кўра кўп ҳужайрали организмларга ўхшасада, лекин ўзига хос яшаш шароити (сув, қуруқлик) уларнинг тузилиши ва вазифаларини тубдан ўзгартириб юборган. Чунончи, бактериялар, кўк-яшил сувўтлар, актиномицетлар шаклланган ядро ва хромосомалари бўлмаслиги билан фарқ қилади. Уларнинг генетик ахборот аппаратлари (ДНК) қобик билан ўралмаган ипчалардан ташкил топган. Вирусларда эса ҳатто моддалар алмашинуви учун зарур бўлган ферментлар ҳам бўлмайди. Шу сабабли улар фақат бирон-бир ҳужайра ичига кириб олганидан кейингина кўпаяди ва ўсади. Одам ва ҳайвонлар орган ҳамда тўқималарини ташкил қилувчи ҳужайра ва ҳужайралараро моддалар ҳамда тузилмалар эса ўз вазифасига кўра ҳар хил шаклда ва мураккаб таркибда тузилишга эга. Кейинчалик, узоқ эволюцион ривожланиш жараёнида муҳит шароитининг ўзгариши натижасида кўп ҳужайрали организмлар ҳужайрасида вазифа тақсимооти белгилари пайдо бўла бошлайди. Ҳар хил вазифаларни бажарувчи ҳужайраларнинг ички структура тузилишида ҳам мураккаб химиявий ва структура ўзгаришлари содир бўлади. Ҳужайралардаги хилма-хил вазифаларни улар ичида жойлашган турли хил органоидлар бажаради. Буларга ядродаги хромосомалар, цитоплазмадаги рибосомалар, митохондрий, эндоплазматик тўр, Гольжи комплекси, лизосомалар, ҳужайра марказини киритиш мумкин. Бундан ташқари, ҳужайраларда уларнинг шаклини таъмиилаб турувчи ҳужайра тузилмалари учрайди. Уларга микронайчалар, микрофибриллалар ва ҳар хил киритмалар киради. Ҳужайранинг асосий химиявий компонентларига эса оксиллар билан ферментлар киради, улар фақат ҳужайра таркибида бўлмай, балки унинг атрофидаги суюқ модда таркибида ҳам учрайди. Лекин аслида суюқликдаги моддани ҳам асосан ҳужайралар синтезлайди.

Ўсимликлар ҳужайрасининг ҳайвонлар ҳужайрасидан фарқи шундаки ўсимликлар ҳужайраси плазматик мембранасининг усти қаттиқ қобик билан қопланган бўлади. Қобик асосан полисахаридлар, яъни целлюлоза, пектин моддалар ва гемицеллюлозадан, замбуруғлар ва айрим сувўтларда хитиндан ташкил топган. Қобикда жуда кўп тешикчалар бўлиб, улар орқали моддалар алмашинуви содир бўлади. Табақаланган ўсимликлар ҳужайрасида, одатда, бир нечта ёки битта *марказий вакуола* махсус органоидлардан *пластидалар*, *лейкопластлар* (*крахмал*) тўпланади, *хромoplastлар* (хлорофиллга бой, фотосинтезни амалга оширади), *хромoplastлар* (каротиноидлар гуруҳига оид пигментлар), тарқоқ ҳолда Гольжи комплекси учрайди.

Ҳужайраларнинг ўзига хос энг асосий хусусиятларидан бири ўзидан тикланиши, яъни кўпайишидир. Буни митоз йўли билан кўпайиш жараёнида яққол кўриш мумкин. Кўпайиш хусусияти фақат тўла табақаланган нерв ҳужайрасида бўлмайди. Шунга кўра, табақаланган нерв ҳужайраси организм умрининг охиригача кўпаймай уз вазифасини бажариб боради. Лекин унинг ядролари бўлиниш хусусиятини йўқотмайди. Айрим шароитда ядро бўлиниши мумкин. Айрим ҳужайраларда тўла митоз бўлиниш бўлмайди натижада ядро бўлиниб, цитоплазма бўлинмайди. Бунда бир ёки кўп ядроли ҳужайра ҳосил бўлади. Ҳужайрадаги доимий жараёнларнинг бошқарилишида ҳар хил метаболитлар, ферментлар ва ионлар иштирок этади. Улар иштирокида ҳужайралар хилма-хил вазифаларни бажаради. Ҳужайраларнинг физиологик ҳолатига бошқа орган ҳужайраларининг маҳсулоти таъсир кўрсатиши

мумкин. Масалан, ички секреция безларининг гормонлари бошқа органлар физиологиясини бошқариб туради.

Хулоса қилиб айтганда, организмнинг бир бутун ҳолда яшаши ҳужайралар фаолиятининг бир-бирига муносабатига ва тўғунлигига боғлиқдир.

Ҳужайранинг тузилиши

Биргина ҳужайранинг тузилиши ва вазифасида организмдан барча ҳужайралар учун хос бўлган умумий ўхшашликлар мавжуд бўлсада, конкрет ҳолатда улар фақат муайян вазифани бажаришга ихтисослашган. Шунга кўра, ҳужайраларнинг шакли ва таркиби ўзгариб туради. Масалан, қопловчи эпителий ҳужайралари ясси, кубсимон, цилиндрсимон шаклда бўлса, қисқариш вазифасини бажарадиган мушак ҳужайралари дуксимон ҳужайралардан ёки цилиндрсимон толачалардан ташкил топган. Мезенхима ва ретикула ҳужайралари эса ўсимтали бўлиб, шу ўсимталари орқали бир-бири билан туташиб туради. Нерв ҳужайралари таъсирни узатишга мослашган бўлиб, кўп ўсимтали тузилишга эга. Эритроцитлар овалсимон, тухум ҳужайралар эса юмалоқ бўлади.

Ҳужайра ташқи томондан уни ўраб турган қобик, яъни мембранадан ва унинг ичида жойлашган протоплазмадан ташкил топган. Протоплазма деганда, унинг ичидаги ҳамма қисмлари, яъни цитоплазма, ядро ва қобик тушунилади. Цитоплазма қисмида гиалоплазма, органеллалар ва ҳужайра киритмалари бўлади. Ядро асосан хроматин, ядроча ва кариолимфадан ташкил топган. Цитоплазмадаги органоидларга муайян вазифаларни бажаришга ихтисослашган ҳужайра маркази, митохондриялар (хондриосомалар), тўрсимон аппарат (Гольжи комплекси) ва эндоплазматик тўр киради. Ҳужайра киритмаларига оксиллар, ёғ томчилари, полисахаридлар, пигмент ҳужайралари, секретлар ва бошқалар киради. Ҳужайра цитоплазмаси ташқи томондан уч қаватдан ташкил топган қобик, яъни плазмолемма билан ўралган. Ташқи ва ички қобиклари оксил молекулаларидан ташкил топган бўлса, ўрта қобик эса икки қаватни ташкил этувчи липид молекуласини ташкил этади. Айрим ҳужайраларда плазмолеммадан ташкил топган айрим тузилмалар – микроворсинка, десмосома ва бошқалар ҳосил бўлиши мумкин.

Цитоплазма асосан ярим суюқ консистенциядаги майда доначалардан ташкил топган бўлиб, унинг ичида ядро ва органеллалардан ташқари, ҳужайрада моддалар алмашинувида, яъни метаболизмида иштирок этувчи моддалар учрайди. Буларга оксиллар, ёғлар, углеводлар, анорганик моддалар, сув, липидлар, нуклеин кислоталар киради. Ҳар бир қуритилган ҳужайра таркибида ўрта ҳисобда 50– 80% оксил, 1– 5% углеводлар, 5– 9% ёғ. 2– 3% липидлар, қуритилмаган ҳужайрада 75– 85% сув бўлади.

Оксиллар аминокислоталардан ташкил топган юқори молекулали органик моддалардир. Таркибида ўзгармас нисбатда азот, углеводлар, водород, кислород, деярли ўзгармас нисбатда олтингугурт ва баъзан фосфор учраган. Оксиллар ҳужайра таркибида протеин ёки сут таркибидаги оддий альбунин ҳамда қон зардобидеги глобулин шаклида учраши мумкин. Оддий оксилларга айрим таянч ва механик вазифаларни бажарувчи тўқималарда учрайдиган, уларнинг чўзилишида асосий материал бўлиб хизмат қилувчи коллаген, хондрин, кератин оксиллар киради. Оксиллар ҳужайраларда мураккаб, яъни оксил бўлмаган моддалар билан бириккан ҳолда ҳам учрайди. Бундай мураккаб оксилларга ядро таркибида учрайдиган

протеиннинг нуклеин кислотаси билан бириккан нуклеопротеин оксиди, Гольжн комплексининг митохондрийсида учрайдиган протеинларнинг липидлар билан бирикмаси бўлмиш липопротеидлар айрим безларнинг секрет маҳсулотидида учрайдиган протеиннинг углеводлар билан бирикмасини ҳосил қилувчи гликопротеидлар киради. Таркибида темир бўлган гемоглобин ва мушакларда учрайдиган миоглобинлар ҳам шулар қаторига киради. Цитоплазма таркибида оксиллар парчаланишдан ҳосил бўладиган ва янги оксиллар синтез бўлишида иштирок этадиган аминокислоталар ҳам учрайди.

Углеводлар органик бирикмалар бўлиб, водород ва кислород боғланишидан ҳосил бўлади. Улар, одатда, организмда оддий ва мураккаб шаклда учрайди. Оддий углеводларга (моносахаридларга) глюкоза киради. Бир нечта оддий углеводларнинг бирикишидан мураккаб углеводлар (полисахаридлар) ҳосил бўлади. Буларга хужайралардаги гликоген ва ўсимлик хужайраларида учрайдиган крахмални мисол қилиб келтириш мумкин. Углеводлар ферментлар таъсирида парчаланиб, организм учун зарур бўлган энергия ҳосил қилади. Мураккаб углеводларга яна бириктирувчи тўқима ва безларнинг секрет, яъни маҳсулоти таркибида учрайдиган мукополисахаридлар ҳам киради. Мукополисахаридлар ҳайвон ва одам тўқималарида кўп-кўп учрайди. Асосан икки хил – кислотали ва нейтрал бўлади. Ҳайвон тўқималарида кўпроқ кислотали мукополисахаридлар мавжуд. Уларга гиалурон кислота, хондроитин, сульфат кислота ва гепарин киради.

Ёғлар ва липоидлар. Ёғ кислота билан глицериннинг бирикишидан нейтрал ёғлар, мураккаброқ тузилганларидан эса ёғга ўхшаш липоидлар ҳосил бўлади. Липоидлар эриш хусусиятига кўра ёғларга яқин туради. Липоидлар ёғларни эритувчи моддаларда, яъни спирт, эфир, ацетон ва бензолда яхши эрийди.

Ёғлар тузилишига ва учрайдиган жойига кўра турлича бўлади. Хужайра протоплазмасида улар йирик-майда томчилар шаклида учрайди ва запас энергетик озиқ вазифасини бажаради. Липоидлар протоплазма ва унда жойлашган органеллаларнинг қобиғини ташкил қилувчи мембраналар тузилишининг асосини ташкил этади. Кўпинча улар оксиллар билан бириккан ҳолда учрайди. Уларга хужайра липоидларининг асосини ташкил қилувчи липопротеидлар киради. Организм касалланганда ана шу хужайра липопротеидлари парчаланиб, улардан ёғ томчилари ажралиб чиқади.

Анорганик моддалар. Маълумки, тўқима хужайралари таркибида ҳар хил миқдорда сув ва минерал тузлар бўлади. Хужайраларда учрайдиган сув эркин ва боғланган ҳолатда бўлади. Моддалар алмашинуви жараёнида, яъни моддаларнинг эришида асосан эркин ҳолдаги сув иштирок этади. Боғланган ҳолда учрайдиган сув оксил молекулалари билан бирикиб, хужайралар тузилишини сақлаб туради ва бундан ташқари, сув хужайрада содир бўладиган кимёвий ва биокимёвий реакцияларда иштирок этади. Хужайраларда сувдан ташқари, анорганик моддалар минерал тузлар ҳолида ёки оксиллар, углеводлар ва липоидлар билан бириккан ҳолда учрайди. Улар хужайралардаги кислота-ишқорли мувозанатни сақлаб туради, осмотик босимни, минералларда адсорбция қилинувчи тузларнинг ионларини тартибга солиб туради. Анорганик моддалар, одатда, чин ёки коллоид эритмалар ҳолида бўлади. Коллоид ҳолда улар органик бирикмалар билан боғланган бўлади. Органик моддалар билан бирга учрайдиган элементларга қуйидагиларни киритиш

мумкин: фосфор – АТФ нуклеин кислоталарда, темиргемиоглобин таркибида магний– хлорофилл таркибида учрайди ва ҳоказо.

Нуклеопротеидлар нуклеин кислоталарнинг оксиллар билан бирикишидан ҳосил бўлган мураккаб комплекс бўлиб, протоплазмада содир бўлиб турадиган мураккаб кимёвий реакциялардан бири–оксиллар метаболизмини бошқаради. Нуклеопротеидлар таркибига кирувчи нуклеин кислоталарнинг табиатига қараб икки хил бўлади. Биринчиси дезоксинуклеопротеидлар (ДНП), иккинчиси рибонуклеопротеидлар (РНП)дир. ДНП барча ҳужайралар ядросида, яъни уларнинг асосий массаси бўлган хроматинда, митохондрийда ва сперматозоиднинг бош қисмида учрайли. ДНП таркибини ташкил этувчи оксилларга гистонлар ва протаминлар киради. РНП дан эса рибосомалар, вируслар, информосомалар ташкил топган бўлади.

Йод – қалқонсимон без гормони тироксин ва трийодтиронин таркибида учрайди. Кобальт – В витаминда учрайди. Ҳужайрада минерал тузлар етишмаслиги ундаги барча физик ва кимёвий жараёнлар бўзилишига сабаб бўлади. Натижада турли касалликлар келиб чиқади.

Нуклеин кислоталар мураккаб органик бирикмалар бўлиб, таркибида фосфат кислота бўлиши туфайли улар кислотали характерга эга. Нуклеотидларнинг табиатига кўра, барча табиий нуклеин кислоталар бир-биридан тубдан фарқ қилувчи икки хилга–дезоксирибонуклеин кислота (ДНК) ва рибонуклеин кислота (РНК)га бўлинади. ДНК таркибида пиримидин асослари–тимин ва цитозин ҳамда пурин асослари–аденин ва гуанин учрайди. ДНК молекуласида дезоксирибоза углеводи молекуласидаги кислород РНК дагига нисбатан бир атом камдир. РНК да фосфат кислотадан ташқари, пентоза гуруҳига мансуб рибоза углеводи, цитозин ва урацил деб аталувчи пиримидин асослари ҳамда аденин ва гуанин номи билан юритиладиган пурин асослари каби азотли бирикмалар киради. ДНК фақат ядрода топилган бўлса, РНК ядроча ва айниқса эргастоплазмада кўп учрайди.

Нуклеин кислоталарнинг асосий биологик вазифаси – биологик йўл билан оксил синтезлаш ва синтезланган оксилларнинг ўзига хос тузилишини белгилашдан иборат. Жамики тирик мавжудотнинг тузилшиидаги хилма-хиллик ана шунга боғлиқ.

Ҳужайра марфологияси

Одам билан ҳайвонларнинг орган ва тўқималарини ташкил қилувчи ҳужайраларда умумий ўхшашлик бўлишига қарамай, улар шакли, тузилиши, химиявий таркиби ва моддалар алмашинуви жараёни билан бир-биридан фарқ қилади. Юқорида қайд қилиб ўтилганидек, ҳар бир ҳужайранинг физиологик ҳолати уларнинг морфологиясини белгилайди. Масалан, нерв, мускул ҳужайраларини кўрайлик. Уларнинг йирик-майдалиги ва шакли ҳар хил бўлишига қарамай, барча тирик организмлар ҳужайрасининг ички тузилишида бир-бирига ўхшашлик бор. Ҳар бир ҳужайра бир бутун мураккаб физиологик хусусиятга эга тузилма бўлиб, уларда организм учун зарур бўлган барча ҳаётий жараёнлар кечади. Масалан, деярли ҳамма ҳужайраларга хос бўлган моддалар алмашинуви, энергия ажратиш, таъсирчанлик ўсиш, тикланиш ва ҳоказо. Ҳужайраларнинг морфологик тузилиши билан танишар эканмиз, улар қуйидаги асосий компонентлардан, яъни ташқи томондан ўраб турувчи мембрана, цитоплазма ва ядродан ташкил топганлигини

кўрамиз. Ҳар бир ҳужайрада ана шу компонентлар бўлиши ва уларнинг ўзаро муносабати ҳамда ташқи муҳит билан боғлиқлиги талаб даражасида бўлгандагина ҳужайра ҳаёт кечириши ва ўз вазифасини тўхтовсиз бажариши мумкин.

Ташқи мембрананинг тузилиши. Барча орган ва тўқималар ҳужайрасининг цитоплазмасини ташқи муҳитдан уч қават – ташқи қават – *қобиқ* ажратиб туради. Бунга *цитолемма* ёки *плазмолемма* ҳам дейилади. Унинг ўртача қалинлиги $7,5 \text{ нм}^2$ га тенг бўлиб, ёруғлик микроскопида кўринмайди. Шунга кўра унинг тузилишини ўрганиш учун фақат электрон микроскопдан фойдаланилади. Қобиқнинг иккита четки қаватлари оксилдан ташкил топган бўлиб, ўрта қавати ёғсимон моддадан иборат. Мембранасида майда тешикчалар бўлиб, улар орқали керакли моддалар ҳужайра ичига ўтиб, моддалар алмашинуви натижасида ҳосил бўлган чиқинди моддалар ташқарига чиқади. Мембраналар фагоцитоз ва пиноцитоз қилиш хусусиятига эга заррачаларни ҳамда таркибида ҳар хил моддалар эриган суюқлик томчиларини ўраб олиб емириб юборади. Бинобарин, ҳужайра ташқи мембранасининг физиологик вазифаси ҳужайрага керакли озик моддаларни ўтказиб, кераксизларини ташқарига чиқариб, емириб, ҳужайра бутунлигини ва ҳаёт фаолиятини таъминлаб туришдан иборат. Мембрананинг ташқари ва ичкарига ўсиб чиққан ўсимталари ҳам бўлади. Улар ана шу ўсимталари, ҳосил қилган қатламлари билан қўшни ҳужайраларга бевосита бирикиб, улар билан ўзаро боғлиқлигини ва мустаҳкамлигини ҳамда алоқасини таъминлаб туради. Ичкари томондан ички қават бўртиб чиқиб, ядро қисмигача боради ва фақат цитоплазма билан эмас, балки ядро билан ҳам муносабатда бўлади.

Ҳужайра органеллалари ҳужайранинг доимий таркибий қисми бўлиб, муайян тузилишга эга ва муайян физиологик вазифани бажарувчи қисми *органелла* дейилади. Органеллалар умумий ва махсус органеллаларга бўлинади. Умумий органеллаларга: митохондрий, цитоплазматик (эндоплазматик) тўр, рибосома, Гольжи комплекси, лизосома, микронайча, центросома, пероксисома ва пластидалар кирса, махсус органеллаларга тонофиллар, миофибриллалар, нейрофибриллалар, киприкчалар, микроворсинкалар киради.

Цитоплазматик (эндоплазматик) тўр. Ҳужайра цитоплазмасида жойлашган каналчалар системаси вакуолалар ва цистерналардан иборат мураккаб тузилма бўлиб, цитоплазматик мембрана билан қопланган. Цитоплазматик тўр ҳайвон ва ўсимликлар ҳужайраси, шунингдек, бир ҳужайрали содда организмларда бўлиб, тухум ҳужайраси билан ядроси бўлмаган эритроцитларда учрамайди. Цитоплазматик тўр донатор (грануляр) ва донасиз (агрануляр) бўлади. Донаторларининг мембранасида майда донатор шаклда рибосомалар бўлади. Донасизларида эса рибосомалар бўлмайди. Донатор цитоплазматик тўр ҳужайрада оксил ва ферментларни синтез қилишда иштирок этса, донасизлари липидлар ва полисахаридлар синтезини таъминлайди. Цитоплазматик тўрнинг мураккаб тузилишини фақат электрон микроскопда ўрганиш мумкин. Ҳужайранинг физиологик ҳолатига боғлиқ равишда цитоплазматик тўр элементлари тўқ ва оч рангда бўлиши мумкин.

Эндоплазматик тўр ҳужайра органоиди сифатида фақат оксил, липид ва углеводларни синтез қилишда иштирок этмасдан, балки ҳужайрада содир бўладиган ҳаракатларни ҳам таъминлайди.

Ўрни келганда шуни ҳам айтиш керакки, цитоплазматик тўр жуда таъсирчан ва ўзгарувчан органелла бўлиб, ҳар хил таъсир натижасида вакуолалари шишиб, найчалари парчаланиб кетиши мумкин. Уларнинг бундай структура ўзгаришлари айрим касалликларда аниқ-равшан кузатилади ва уларга диагноз қўйишда жуда қўл келади.

Рибосомалар эндоплазматик тўр системасига кирувчи, шакли юмалоқ, диаметри 150—350 А га тенг тўқима бўлиб, уларни фақат электрон микроскопда кўриш мумкин. Хужайраларда, одатда, икки хил рибосомалар бўлиб, уларнинг кўпчилик қисми донатор эндоплазматик тўр мембраналарида, иккинчи қисми эркин ҳолда цитоплазмада ёки митохондрий ёхуд хлоропласт матриксида жойлашган бўлади. Рибосомалар ядро қобиғининг ташқи мембранасида ҳам учрайди. Айрим вақтларда улар инфорацион РНК билан бириккан бўлиб, уларга *полирибосомалар* дейилади. Рибосомаларнинг 40% РНК дан, 60% оксиллардан ташкил топган. Рибосомаларнинг асосий вазифаси оксиллар синтезида иштирок этишдан иборат. Донатор эндоплазматик тўрда жойлашган рибосомалардаги синтез жараёни, одатда, жадалроқ кечади.

Лизосомалар органеллалар каторига киради. Уларнинг вазифаси хужайраларда овқат ҳазм қилиш ҳамда фагоцитоз жараёнларида иштирок этишдан иборат. Цитоплазмадаги лизосомаларнинг атрофи бир контурли мембрана билан ўралган, диаметри 0,2—0,8 мкм келадиган юмалоқ шаклда бўлади. Матрикс билан мембрана таркибида 20 дан ортиқ гидролитик ферментлар (кислотали фосфатаза, нуклеазалар, катепсин, коллогенез, глюкозидаза ва бошқалар) борлиги аниқланган. Уларнинг қобиғи бўзилганида ферментлари цитоплазмага чиқиб кетади. Лизосомалар амфибиялар, қушлар, сут эмизувчилар ва бошқа ҳайвонлар ҳамда одамда топилган. Айниқса улар фагоцитоз қилиш хусусиятига эга бўлгани хужайраларда яхши кўринади. Хужайралардаги икки хил — бирламчи ва иккиламчи лизосомалар Гольжи комплекси атрофида жойлашган бўлиб, улар таркибидаги ферментлар суст фаолият кечиради. Плазматик мембранадан ҳосил бўлган эндоцитоз пуфакчалар (фагосомалар)нинг бирламчи лизосомалар билан бирикиши натижасида уларнинг ферментлик фаолияти кучаяди ва иккиламчи лизосомалар (гетерофагосомалар), яъни ҳазм вакуолалари ҳосил бўлади. Озиқ моддаларнинг ҳазм бўлиши жадаллашади.

Микронайчалар узунлиги 2,5 мкм, диаметри 20—30 нм га тенг шохланмаган ичи бўш найчалар бўлиб, асосан оксиллардан таркиб топган ҳайвонлар ҳамда киприкчалардан иборат. Цитоплазмада жойлашган центриола ҳамда базал таначалар ҳам шу микронайчалардан ташкил топган. Улар, одатда, таянч ҳамда шаклни белгилаш вазифасини бажаради. Аксарият ҳайвонлар хужайрасидан олинган микронайчаларнинг кимёвий тузилиши деярли бир хил бўлиб, асосан, ўзига ҳос тубулин оксидидан таркиб топган.

Гольжи комплекси (Гольжи аппарати, пластинкасимон комплексини биринчи бўлиб 1898 йили итальян олими Камилло топган, Уни фанда Гольжи аппарати, пластинкасимон комплекс, тўрсимон аппарат, тўрсимон комплекс деб аташ расм бўлган. Улар ҳайвон хужайраларида асосан ядро атрофида жойлашган, тўрсимон шаклда бўлади. Ўсимликлар ва энг содда организмларнинг хужайраларида эса ўтрок ёки таёкча шаклида учрайди. қандай тўқима хужайраларида учрамасин уларнинг

электрон микроскопик тузилиши деярли бир хил, яъни асосан ясси шаклдаги цистерналар системаси, найчалар ҳамда диаметри 20 нм дан 60 нм гача бўладиган майда ва йирик пуфакчалардан ташкил топган. Уларнинг усти қалинлиги 7—10 нм келадиган цитоплазматик мембрана билан ўралган. Хужайранинг вазифаси ўзгаришига қараб, у катталашиб ёки кичиклашиб туради. Гольжи комплекси без хужайраларида яхши ўрганилган. Масалан, без хужайраларининг секрет катталиги ҳар хил пуфакча шаклида Гольжи комплекси атрофида топилган. Оксиллар даставвал донатор эндоплазматик тўрдан Гольжи комплексига ўтади. Мазкур комплексида улардан мураккаб оксиллар (липопротеидлар, мукопротеидлар, мукополисахаридлар) ҳосил бўлади. Тайёр бўлган мураккаб оксиллар пуфакчаларга йиғилиб, сўнг цистерналардан секрет ҳолида ажралиб чиқади. Пуфакчалар асосан микронайчалар орқали ҳаракат қилади. Ўсимликлар хужайрасидаги Гольжи комплекси гемицеллюлоза ва хужайра қобиғида пектин моддасини синтезланди. Шилимшиқ моддалардаги полисахаридларни синтезлашда ва чиқариб беришда ҳам иштирок этади. Гольжи комплекси гранулоцитлар билан семиз хужайралардаги махсус гранулоларнинг ҳосил бўлишида ҳам иштирок этади.

Митохондрия ҳайвонлар ва айрим ўсимликлар хужайрасида учрайдиган органелла бўлиб, диаметри 0,2—1 мкм га тенг. Шакли ҳар хил юмалоқ овалсимон, таёқчасимон ва ипсимон бўлади. Митохондрияларнинг сони ҳар хил хужайраларда турлича 1 донадан 100 минг донгача бўлиши мумкин. Масалан, сутэмизувчилар жигарининг битта хужайрасида 2500 та митохондрия бўлади. Уларнинг вазифаси ўзгариши билан сони ҳам ўзгаради, яъни хужайранинг вазифаси ошганда митохондрияларнинг сони ҳам ортади. Бунда фақат сони ўзгармай, балки шакли ҳам ўзгаради.

Митохондриянинг нозик, тузилишини электрон микроскопда яхши кўриш мумкин. Объектив катталаштириб кўрилганда эса унинг девори икки қаватдан иборат эканлиги яққол кўринади. Унинг ташқи қавати текис, ички қаватидан бўшлиқ томон ўсимталар ўсиб чиққан бўлади. Бу ўсимталарга *крипталар* дейилади. Уларнинг сони ҳам ҳар хил бўлади. Бўшлиқ қисмида ярим суюқ ҳолдаги модда бўлиб, унга *матрикс* дейилади. Матрикс таркибида ДНК махсус РНК ва рибосомалар бўлади. Ички мембранаси асосан оксиллардан (70%), фосфолипидлардан (20%) ва бошқа моддалардан ташкил топган. Ташқи мембранаси 15% оксил ва 85% фосфолипидлардан иборат. Митохондрияларнинг асосий вазифаси энергия ҳосил қилишдан иборат. Масалан, хужайралардаги энергиянинг 95% ни митохондриялар ҳосил қилади. Бу уларда углеводлар, аминокислоталар, ёғларнинг оксидланиши ҳисобига рўй беради. Оксидланиш билан кечадиган фосфорланиш жараёнида макроэнергиянинг асосий манбаи—АТФ синтезланади. АТФ синтези митохондрияларнинг асосий вазифасига киради. Митохондрияларда АТФ дан ташқари, оксиллар ҳам синтезланади.

Хужайра маркази, яъни центросома. Центриоль ҳамма ҳайвон ва тубан ўсимликлар хужайрасида топилган органелладир. Биринчи марта Ф. Флеминг (1875) томонидан аниқланган. У вақтда центросома биринчи марта бўлинаётган хужайраларда топилган. Кейинчалик текширишлар натижасида маълум бўлдики центросома бошқа хужайраларга нисбатан бўлинаётган хужайраларда яхши кўринар экан. Бу органелла оддий ёруғлик микроскопида иккита центриола шаклида

кўринади. Электрон микроскопда бундай эмас, яъни центриола цилиндрсимон танача бўлиб, узунлиги 0,3–0,5 мкм, диаметри 0,1–0,15 мкм. Унинг деворлари нозик 9 жуфт найсимон тўпладан иборат. Ҳар бир тўпланда 3 тадан найча жойлашган бўлиб, уларга *триплет* дейилади. Ҳар бир триплетнинг узунлиги центриоланинг узунлигига тенг.

Центриолалар жуфт-жуфт бўлиб бир-бирига перпендикуляр жойлашади. Центриола ўқи бўлиниш ўқини белгилайди. Центриолалар сферик масса марказида жойлашиб бу масса *центроплазма* ёки *центросфера* дейилади. Центросферада мембрана бўлмай, зичлигига кўра цитоплазмадан фарқ қилади, протеинларга бой. Айрим манбаларда центриоланинг тузилиши киприкчалар ёки хивчинларнинг ички тузилишига ўхшатилади. Ҳақиқатан ҳам электрон микроскопда олиб борилган текширишларда улар ўртасида ўхшашилиқ борлиги тасдиқланди.

Базал таначалар цилиндрсимон шаклда бўлиб, центриола сингари 9 жуфт микронайчалардан ташкил топган. Шу вақтгача ҳужайранинг бўлиниши центриоланинг вазифасига боғлаб келинган. Эндиликда эса айрим олимлар ҳужайраларда киприкчалар билан хивчинлар ҳосил бўлишида центрполаларнинг вазифаси бор деган назарияни илгари сурмоқдалар.

Махсус органеллалар. Буларга: миофибриллалар, хивчинлар, киприкчалар, нейрофибриллалар, микроворсинкалар ва бошқалар киради. Юқорида махсус органоидлар ҳақида гапирилганда буларнинг тузилиши, таркиби ва вазифалари баён қилиб ўтилди. Шунинг учун қайта тўхталиб ўтirmаймиз.

Ҳужайра киритмалари цитоплазманинг доимий бўлмаган таркибий қисмидир. Уларга оксиллар, ёғ томчилари, гликоген тўпламлари, секретлар, пигмент киритмалари ва бошқалар киради.

Оксил киритмалари ҳужайра цитоплазмасида пластинкасимон, таёкчасимон тўпламлар ва кристаллар шаклида учрайди. Ёғ киритмалари ва липидлар ҳар бир тирик организмда учрайди. Улар ёғ томчилари шаклида кўринади. Ёғ томчилари, одатда, бир-бири билан қўшилиб йириклашади. Улар кўпчилик ўсимликлар ҳужайрасида учрайди. Гликоген киритмалари дончалар ёки уларнинг қўшилишидан ҳосил бўлган тирик тўпламлар шаклида учрайди. Пигмент киритмалари турлича ранг берувчи ҳар хил моддалардан ҳосил бўлган. Ҳайвонлар ҳужайрасида кенг тарқалган пигмент киритмаларига мелонин, липофусцин, каротиноидлар кирса, ўсимликлар ҳужайрасидаги пигментларга ксантофил ва каротин, ликопин, криптоксантин киради.

Секретор киритмалар одам ва ҳайвонлар организмида кенг тарқалган без маҳсулотлари, яъни секретдир. Улар цитоплазмада, одатда, майда томчи ёки тўплам шаклида учрайди. Киритмалар ўзи махсус бўёқларда бўяб, кейин кўрилади.

Ҳужайра ядросининг тузилиши

Ядро ҳамма тирик ўсимлик ва ҳайвонлар ҳужайрасида бўлиб, унинг ҳаёт фаолиятида иштирок этадиган доимий тузилмадир. Ядронинг фаолияти цитоплазма ва унинг таркибидаги органеллалар билан узлуксиз боғлиқ бўлиб, ядро бутунлигининг бўзилиши уларнинг ўзаро фаолиятининг бўзилишига ва ҳужайранинг нобуд бўлишига олиб келади. Масалан, ядронинг қобиғи микроманипулятор ёрдамида бўзилса, ядро моддалари цитоплазмага қўшилиб кетиб ҳужайра нобуд бўлади. Ядро аксарият ҳужайраларда битта, айрим ҳужайраларда —

остиокласт, кўндаланг йўлли мускуллар ҳужайраларида кўп бўлади. Уларнинг шакли, йирик-майдалиги ҳужайраларнинг шакли ва йирик-майдалигига боғлиқ. Аммо кўпчилик ҳужайраларда улар юмалоқ ёки овалсимон бўлади. Лейкоцитларда таёқчасимон, ловиясимон, мезотелийда ясси бўлади. Ядро қобиғининг икки қаватдан иборат бўлиши, ҳар бирининг қалинлиги 10 нм га тенглиги электрон микроскопда аниқланган. Ядронинг ички ва ташқи қобиғи оралиғида 10–30, баъзан 100 нм га тенг *перинуклеар* бўшлиқ бўлади. Деворида диаметри 80–90 нм га тенг кўплаб тешикчалар бўлади. Бу тешикчалар орқали цитоплазма кариоплазма (ядро плазмаси) билан боғланади. Ядро таркибида мураккаб оксиллар, липоидлар, ферментлар бўлади. Нуклеин кислоталар орасида ДНК ва РНК муҳим вазифа бажаради РНК оксилнинг мураккаб синтезида иштирок этади.

Ядрочалар деярли ҳамма ўсимлик ва ҳайвон ҳужайраларида топилган. Одатда, улар ҳужайраларда битта ёки иккита бўлади. Ядроча кариоплазманинг энг зичлашган қисми бўлиб ажралиб туради. Таркиби ипсимон кўринишдаги гологен тузилмалардан ташкил топган. Ядроча рибосома РНК синтезида иштирок этади.

Ҳужайранинг бўлиниши ўсимлик ва ҳайвонлар ҳужайрасига хос хусусиятдир. Бошқача айтганда, ҳужайраларнинг бўлиниши тирик организмларнинг тобора ривожланишини, узоқ муддат яшашини таъминлаши демакдир. Ҳужайраларнинг бўлиниш жараёни, одатда, организмнинг - эмбрионлик давридан бошланиб, то умрининг охиригача давом этади. Эмбрионал даврда ҳужайраларнинг бўлинишидан янги муайян ҳужайралар ҳосил бўлса, айрим ҳужайралар кўпайиши (гистогенези) натижасида ҳар хил тўқималар тикланади.

Маълумки, ҳужайраларнинг ўзига хос яшаш муддати бор. Онтогенез даврида ҳужайралар нобуд бўлиб, уларнинг ўрнини янги-кўпайиш жараёнида ҳосил бўлган ёш ҳужайралар эгаллайди. Ҳозирги вақтда ҳужайралар кўпайишининг уч хили аниқланган: 1) *митоз* (*mitos*–ип) ёки нотўғри бўлиниш ёхуд кариокинез 2) *амитоз* (а–инкор этиш. *mitos*–ип ёки тўғри бўлиниш ва 3) мейоз (*meiosis*–камайиш).

Митоз ёки нотўғри бўлинишда ҳужайрада хромосома ипчалари пайдо бўла бошлайди. Бундай усулда бўлиниш организмда кўпчилик ҳужайраларга хос бўлиб, бунда ҳужайра иккига бўлиниб, ирсий ахборотни белгиловчи тузилмалар ва бошқалар ҳам қиз ҳужайралар орасида иккига бўлинади. Ҳужайраларнинг бўлиниши жараёнида цитоплазматик ва ядро таркибида мураккаб ўзгаришлар содир бўлади. Бу жараён тўрт босқичга (фазага) бўлинади: профаза, метафаза, анафаза, телифаза. Иккита фаза ўртасидаги даврга *интермитоз фаза* ёки *интерфаза* дейилади.

Профаза ҳужайрадаги ядро маҳсулотларининг ўзгаришидан бошланади: таёқчасимон ёки юмалоқ шаклдаги хромосомалар пайдо бўлади, ҳужайрада қутбланиш жараёни бошланади. Хромосома таркибида бўлган хроматиндаги ДНК яхши кўриниб туради. Шунга ўхшаш жараён ҳужайра марказида ҳам содир бўлиб, улардаги центриолалар бир-биридан узоқлашади ва қарама-қарши томонга ўтади ва дук ипчалари ёрдамида бирикиб туради. Профазанинг охири хромосомаларнинг тикланиши, ядро қобиғи ва ядрочанинг йўқолиши билан якунланади.

Метафаза ёки она юлдуз босқичи, бунда хромосомалар ҳужайра марказига силжиб, дук ўртасида метафазали ёки экваторияли бир текис пластинка ҳосил қилади. Метафаза охирида ҳар бир хромосома иккита хроматидга, яъни қиз

хромосомаларга бўлинади.

Анафаза. Бу даврда гомологик хроматидлар қарама-қарши қутбларга ажралади. Она хужайрада нечта хромосома бўлса, ҳар бир қутбда шунча хромосома пайдо бўлади. Хужайра танасида белбоғ ҳосил бўлиб, хужайрани аста-секин иккига бўлади.

Телофаза. Бунда янги ҳосил бўлган хужайрада бир бутун хужайра шакллана бошлайди. Ахроматин дук йўқолиб, центриоладан хужайралар маркази пайдо бўлади. Хромосомаларда йиғилган ядро моддаси бир текис кўринишни эгаллайди, ядроча билан ядро қобиғи юзага келади. Цитоплазмадаги органеллалар билан хужайра киритмалари ўз жойини эгаллайди. Хужайранинг танаси иккига ажралиб, иккита ёш мустақил хужайра ҳосил бўлади.

Амитоз–тўғри ёки оддий бўлиниш ўсимлик ва ҳайвонлар хужайрасининг бўлинишида учрайди. Одамда кўпинча эмбрион хужайралари кўпайишида учрайди, яъни бўлиниш натижасида мустақил ҳолда яшаш ва кўпайиш хусусиятига эга хужайралар ҳосил бўлади. Бундай бўлинишда дастлаб хужайраларнинг ядро ва ядрочаларида бўлиниш бошланади. Бунда дастлаб ядро чўзилиб белбоғ ҳосил қилади. Шу билан бир вақтда ядрочада ҳам бўлиниш жараёни бошланади. Ядро ва ядроча белбоғлари аста-секин чўзилиб ингичкалашади ва охири ўзилади. Бу вақтда ядро билан бирга хужайранинг ўзи ҳам иккига бўлинади. Айрим вақтларда ядронинг ўзигина бўлиниб, хужайра танасида бўлиниш бўлмайди. Бунда кўп ядроли хужайралар ҳосил бўлади.

Мейоз–редукцион бўлиниш хужайраларнинг бўлиниш усулларида бири бўлиб, ядро бўлинишининг мураккаб жараёни ҳисобланади. Чунки бунда хромосомалар диплоид ҳолатдан гаплоид ҳолатга ўтади. Хромосомалар сони икки марта камаяди (редукцияланади). Бу эса жинсий хужайралар (гаметалар) шаклланишининг муҳим омили ҳисобланади.

Мейознинг муҳим биологик аҳамияти шундаки, у бирор турга мансуб организмнинг қатор бўғинларида кариотип турғунликни сақлаб, жинсни таъминлар экан, хромосома ва генлар рекомбинацияси учун шароит туғдиради.

Қуйидаги тўқималар ҳақида фикр юритамиз.

IV боб. ҚИЁСИЙ ГИСТОЛОГИЯНИНГ БИОЛОГИЯДАГИ АҲАМИЯТИ

Илгари айтиб ўтилганидек, гистологиянинг мустақил фан сифатида шаклланиб келиши асрнинг иккинчи ярмида тадқиқот ишларида методологик жиҳатдан туб бурилиш ясалганлиги билан боғлиқ. Методологиядаги мана шу бурилиш туфайли кўп хужайрали ҳайвонлар танасидаги тўқималарнинг қанчалик такомиллашганлиги билан тўқима структураларининг функционал аҳамияти ўртасидаги қонуният жиддий анализ қилина бошланди. Натижада кўп хужайрали бир хил ҳайвонлар тўқимасидан бир-бирига солиштириб ўрганиш *филогенез*¹ жиҳатдан катта аҳамиятга эга эканлиги маълум бўлди. Секин-аста фанга биологиянинг бир бўлими ҳисобланган *филогенетика* (филогенез қонуният асосида ривожланишини ўрганади), филогенезда айрим тўқималар ривожланишини қиёсий-анатомик жиҳатдан тадқиқ қилувчи *филогистогенез* назариялари кириб келди. Шундан маълум бўлдики, масалан, ичак эпителийсининг сўрувчи хужайралари, ҳаракатлантирувчи мускуллар, сутэмизувчилар ва ҳашаротларнинг интерстициал

тўқималарининг хужайралараро моддалари (элементлари) бир типда тузилган экан. Аммо улар айнай бир хил тузилмалар эмас, балки бир-бирига ўхшаш типдаги моддалар (элементлар) модификациясидир, бунинг устига улар бир хил вазифани бажаришга мослашган. Буни билиш орқали функционал (вазифаси) жиҳатдан айнай бир хил тўқималар тузилмасининг асосий вариантларини умумий қонуниятлар асосида тарихий жиҳатдан анализ қилиш мумкин бўлди. Масалан экологик жиҳатдан бир-биридан фарқ қиладиган яқин қариндош ҳайвонлар тўқимасининг тузилиши ҳам, филогенезида аллақачонлар бир-биридан узоқлашиб кетган кўп хужайрали ҳайвонлар тўқимасининг тузилиши ҳам функционал жиҳатдан бир-бирига ўхшаш бўлганлиги учун тарихан осон ўрганиш мумкин. Юқорида айтилганларга кўра, А. А. Заварзин тўқималарнинг эволюцион динамикасига оид масалаларни ишлаб чиқишни ҳозирги гистология фани олдида асосий вазифа қилиб қўйди. Бунда албатта, тўқималар такомиллашувидаги биологик қонуниятларни анализ қилиш замонавий тадқиқот усулларида фойдаланиб тарихан ёндашувни талаб этади. Демак, гистологиянинг умумбиологик аҳмияти яна ҳам ортади. Иккламчи томондан эса, —дейди Заварзин, —хусусий цитология орқали гистология фани умумий цитология билан яқиндан боғланиб боради, чунки у ишлаб чиқиладиган янги-янги тадқиқот усулларида фойдаланади. Ана шундай тадқиқот усулларида бири *қиёсий* усулдир. Бир хил ва ҳар хил организмларда тўқималар табақалашувидаги функционал жиҳатдан бир хил ва ҳар хил элементар структура-химиявий механизмларни тадқиқ қилишда бу усул кўпроқ қўл келади. Ҳозирги вақтда қадимги бирламчи тўқималар табақалашувини уларга ўхшаш иккламчи ва учламчи тўқималар ва шунингдек, эволюция мобайнида бошқа манбалардан кечроқ юзага келувчи тўқима элементлари билан солиштиришда қиёсий усул муваффақиятли қўлланилмоқда. Иккламчи ва учламчи тўқималар эволюцион динамикасининг ўзига хос томонларини аниқлаб олиш, —дейди Заварзин, —нафақат патологик (касаллик) жараёнларнинг моҳиятини тарихий нуқтаи назардан тушунтиришга, балки уларни маълум даражада *оқибати* нима билан тугашини олдиндан билишга ва шикастланган (касалланган) соҳани бартараф этиш ёки тиклашга қаратилган чора-тадбирларни биологик жиҳатдан асослаб беришга имкон беради. Чунончи, юрак целом мускул тўқимасининг эволюцион динамикасини билиш унинг регенераторлик механизмининг соматик мускуллар (гавда мускуллари) тўқимасининг ана шундай механизмдан принципаал фарқ қилишини кўрсатди — дейди Заварзин. Шундай экан, мускулида инфаркт бўлган юракнинг функционал фаолиятини тиклашга қаратилган чора-тадбирлар шикастланган соматик мускулларнинг тўла регенерация¹ бўлишини таъминлашга қаратилган чора-тадбирлардан тубдан фарқ қилиши керак. Кўриниб турибдики, патологик ўзгаришга учраган организмнинг бирор қисмини тиклашга қаратилган ҳаракат бефойда бўлмаслига ёки у тўғри бўлиши учун дардга чалинган ўша қисм тўқимасининг биологик табиатини аниқ-равшан билиш талаб этилади ва аксинча, патологик жараён оқибатида тўқималарда содир бўлган ўзгаришларни билиш соғлом тўқималарнинг хоссаларига таъриф бериш учун бой маълумот беради.

Яна бир мисол, маълумки, ҳайвонлар ҳаракатини таъминлашда мускул тўқималарида содир бўладиган қисқариш тезлиги тўқима физиологик кучи ва

толачаларининг ривожланишига боғлиқ ҳайвонларда тез ва секин қисқариш хоссасига эга мускуллар бўлиб, улар морфологик ва таркибий тузилишига кўра бири-биридан фарқ қилади. Тез қисқарадиган кўндаланг йўлли толачаларнинг саркомерлари калтароқ, миофибриллаларининг сони кўп, саркотубуляр системаси ривожланган бўлади. Оксидланиш ферментларига нисбатан гликолитик ферментлар кўп учрайди. Аксинча, секин қисқариш хусусиятига эга мускуллар таркибига гликоген ва ер резервлари кўп учрайди, оксидланиш ферментларига бой нерв учлари ҳам кўп учрайди. Мускул толаларидаги «Т» система каналчалари тартибсиз жойлашган. Жуда ҳам секин қисқарадиган мускул толачалари одатда, ингичка бўлиб, кўндаланг йўлни дисклари деярли кўринмайди. Тубуляр система ривожланмаган бўлади.

Ҳозирги вақтда гистология амалиётида организмнинг интегратив системаларини анализ қилишда, масалан, нерв марказларини тадқиқ қилишда қиёсий усул яхши натижа бермоқда. Чунки Заварзин фикрича, сутэмизувчи ҳайвонлар билан одамнинг нерв марказларидаги жуда кўп миқдордаги нейронлар мазкур марказларнинг иши билан структура тузилмаларининг нозик механизмини аниқлашни анча қийинлаштириб қўймоқда. Бошоёқли моллюскаларда, айниқса, ҳашаротларда жуда кўплаб мураккаб ва такомиллашган нерв марказлари борки, улар вазифасига кўра юқори табақали умуртқали ҳайвонларнинг нерв марказларига ўхшаб кетади. Фақат ҳашаротларнинг нерв марказлари камроқ нерв хужайраларидан таркиб топган бўлади, ҳолос. Ўз навбатида, бу ҳодиса ҳам нерв марказлари тузилмаларининг умумий принципларини тадқиқ қилишни тақозо қилади. Нейрогистология билан нейрофизиологияда бунинг аҳамияти ката. Чунки, масалан, ҳашаротларнинг кўриш марказларини ҳам морфологик жиҳатдан, ҳам физиологик жиҳатдан текшириш, ўрганиш аниқ илмий хулосалар чиқариш кўп хужайрали барча ҳайвонларнинг кўриш марказлари ишининг нозик, аммо умумий механизмлари устида хулосалар чиқаришга бевосита ёрдам беради, бу—қиёсий тадқиқот усулининг яна бир муҳим томони.

Айтилганлардан маълумки, қиёсий гистологиянинг асосий назарий масаласи бўлган тўқималарнинг эволюцион динамикасини ишлаб чиқишда қиёсий-тарихий ёндашиш гистология фанинг физиология, биохимия, умумий цитология, молекуляр генетика, биология ва зоология фанлари билан яқиндан ҳамкорлик қилишга олиб келади. Чунки, шу вақтга келиб маълум бўлдики, тўқималарнинг эволюцион динамикасини палеонтологик қолдиқлар, қазилмалар ёрдамида ўрганиб бўлмас экан. Бу ҳам текширишнинг эмбриологик ва экспериментал усуллари қаторида қиёсий гистологик усулнинг афзаллигини яна бир қарра исботлайди. Демак, хулоса қилиб айтадиган бўлсак, филогенезда муайян орган тўқималари қай тариқа ривожланган, табақалашган ва такомиллашган деган саволни ҳал қилишда бошқа тадқиқот усуллари қаторида қиёсий тадқиқот усулига ҳам катта ўрин ажратиш керак бўлади. Бу соҳада олимлардан И. И. Мечников, А. А. Заварзин, Н. Г. Хлопин ва бошқаларнинг хизмати катта бўлди.

V боб. ТЎҚИМА ҲАҚИДА ТАЪЛИМОТ

1-§ Тўқима нима

Цитология курсидан маълумки, одам ва ҳайвонлар организмнинг энг кичик

органи бу — хужайрадир. Ҳар бир хужайра ўзининг морфологик тузилиши ва жойлашган урнига кўра муайян физиологик вазифага эга ва аксинча, ҳар бир хужайранинг физиологик вазифаси унинг тузилиши ва ўрнини белгилайди. Эволюцион тараккиёт даврида экологик муҳитнинг ўзгариши организм бу ўзгаришларга мослашишига, яъни адаптацияга мажбур этади. Организмнинг бундай мослашиш жараёнида хужайра асосий роль ўйнайди. Хужайра ташқи муҳитга мослашар экан, организм ташқаридан морфологик ўзгаришга учрайди. Бу хилдаги ўзгаришларни, масалан, турли синфларга мансуб ҳайвонлар турларида очик ойдин кўриш мумкин. Демак, ташқи муҳит тадбирида хужайралар ўзгарар экан, улардан таркиб топган тўқималарда ҳам шундай ўзгариш (мослашиш) жараёни содир бўлади. Хўш, тўқиманинг ўзи ними?

Тўқима бу—кўп хужайрали организмнинг тарихий филогенетик ривожланиши жараёнида вужудга келган, муайян бир физиологик вазифани бажаришга ихтисослашган хужайра ва хужайралараро элементлар (структуралар) мажмуасидан таркиб топган тузилма. У ҳам ўзига хос бир система, чунки бир эмас, балки бир неча элементдан хужайра ва хужайралараро моддалардан ташкил топган бўлади. Тўқимани хужайрага нисбатан система десак, органларга нисбатан элемент дейилади. Чунки тўқималар бирлашиб муайян органни ҳосил қилади. Аммо барча органларнинг тўқималари ҳамиша бир хил тузилган бўлмайди. Ҳар қайси тўқима у қайси орган тўқимаси бўлишига қараб, муайян морфологик структура ва вазифага эга бўлади. Чунончи: 1) структурасига кўра: *эпителий* (чегараловчи) тўқимаси, *ички муҳит тўқималари* (қон, интерстициал, скелет тўқималари), *нерв системаси тўқимаси* ва *мускул тўқимаси* бўлади. Булар кўп хужайрали ҳайвонларнинг барчасида учрайди ва қайси органда бўлишига қараб, кўпми-озми аҳамиятга эга; 2) бажарган вазифасига кўра, гарчи умумий бўлса ҳам: чегаралаб турувчи, ички муҳити доимий равишда бир хил сақлаб турувчи, қисқартирувчи, таъсирланишни идрок этувчи, узатувчи ва анализ қилувчи тўқималар фарқ қилинади. Яна ҳам аниқроқ қилиб айтадиган бўлсак, уларнинг ҳар қайсиси умумий вазифалари доирасида алоҳида ихтисослашган махсус функцияни бажаради. Масалан, ички муҳит тўқималари—қон билан лимфа томирларда ҳаракатланиб, моддалар алмашинуви маҳсулотларини, шунингдек, озик моддаларни ташийди; шу ички муҳит тўқималарининг бошқа бир хили, масалан, ғовак бириктирувчи тўқима эса бошқа механизмлар ёрдамида бу моддаларни томирлар деворидан ишлаб турган тўқималарга ўтказди. Нерв системаси тўқималари хусусида ҳам шундай фикрни билдириш мумкин. Масалан, нерв тўқимаси мазкур системада асосий вазифани бажарса ҳам, аммо нерв системаси тўқимасининг бир хил типи ҳисобланган нейроглиялар ёрдамсиз у ҳам ўз вазифасини тўла бажара олмайди ва ҳоказо.

Тўқималар, одатда, эмбрион ривожланиши даврида эмбрион варақларининг у ёки бу қисмларидан ривожланади, бунёдга келади ва ҳаёт фаолияти даврида, юқорида айтилганидек жойлашган ўрнига, бинобарин, тўрига кўра ҳар хил вазифа бажаради. Демак, тўқималарни ўрганишда дастлаб уларнинг эволюциясига мурожаат қилиш керак. Бу жараёни ўрганувчи предмет *эволюцион гистология* деб аталади. Гистологиянинг бу соҳасини асосан И. И. Мечников, А. А. Заварзин, Н. Г. Хлопни ривожлантирдилар ва янги ғоялар билан бойитдилар.

2-§. Онтогенезда тўқималарнинг шаклланиши

Одам ва ҳайвонларнинг эмбрионал ривожланиши билан танишар эканмиз, жинсий йўл билан кўпаядиган барча кўп хужайрали организмлар икки жинснинг гаплоид хужайралари қўшилишидан вужудга келади. Аниқроқ қилиб айтганда, иккита жинсий (урғочи ва эркек) хужайра қўшилганда зигота ҳосил бўлади. Цитологиядан маълумки, зигота организмда мавжуд барча хужайраларга бошланғич моддийлик беради.

Организм эмбрионал ривожланишининг дастлабки босқичларида ирсий омиллар билан бирга муҳит таъсирида эмбрион хужайралари табақаланади ва ўзига хос мураккаб тузилишга эга бўлади. Сўнг бу хужайралар ривожланиб улардан ҳар хил тўқима элементлари шаклланади. Эмбрион муртагидан ҳосил бўлган ва кам табақаланган хужайраларнинг ривожланиши натижасида (онтогенезда) тўқима пайдо бўлиш жараёни *гистогенез* деб аталади.

Маълумки, хужайралар табақаланиб бориши билан бир вақтда уларнинг сони ҳам ортиб боради, ҳажми ҳам катталашади, бунга *ўсиш*, жараёни дейилади. Хужайралар фаолиятида бундай жараён кечиши индивидуал ривожланиш биологиясига хос хусусият деб қаралади. Демак организмнинг эмбрионал ривожланиши даврида хужайралар муттасил кўпаяди, ўсади ва такомиллашиб боради. Бу эса ҳар хил хужайраларнинг таркиб топишига ва организмни шаклланишига сабабчи бўлади, яъни такомиллашиш жараёнлари натижасида эмбрион хужайрасида келажакда ҳосил бўладиган тўқимага хос структура ва хусусиятлар шакллана боради.

Одатда тўқималарнинг шаклланишигача бўлган давр, яъни жинсий хужайралар қўшилиб, зигота ҳосил қилганидан бошлаб то тўқима шакллангунча бўлган давр тўрт даврга бўлиб ўрганилади: 1) оотипик давр; 2) бластомер даври; 3) муртак даври; 4) тўқима (гистогенез) даври.

*Оотипик давр*да келгуси тўқима ҳосил бўладиган материаллар тухум хужайра зигота цитоплазмасининг тегишли қисмида жойлашган бўлади. Масалан, амфибияларда хорда–мезодерма материаллари тухум хужайра цитоплазмасининг ўроқсимон қисмида жойлашган. Ҳозирги вақтда тухум хужайра ёки зиготанинг ривожланиши даврида келгуси ҳосил бўладиган тўқима қисмларини тахминий аниқлаш мумкин хужайранинг ана шу қисми такомиллашиб бориб, келажакда ундан у ёки б у тўқима шаклланади. Бунга *презумптив* (бошланғич) *урчуқлар* дейилади. Ҳозирги вақтда гистогенез жараёни замонавий радиоавтография усулида, яъни радиоактив моддалар юбориб тадқиқ қилиш усулларида яхши ўрганилган.

Бластомер даври оотипик даврнинг давоми бўлиб, бунда зигота бўлиниши натижасида кўплаб бластомерлар яъни ўзига хос янги мустақил хужайралар ҳосил бўла бошлайди. Булар эса ўз навбатида бўлиниб майдаланар экан, ўзи билан келажакда ҳосил бўладиган тўқима ёки органларнинг бошланғич элементларини олиб ўтади. Бинобарин, етилган бластуланинг турли қисмларини ташкил қилувчи бластомерлар ҳам ўзаро бир-биридан фарқ қилади.

Эмбрион ривожланишининг навбатдаги давларида бластомерлар шаклланиши, ички тузилиши ҳамда вазифалари бир-биридан фарқ қиладиган турлича йўналиш олади. Эмбрион ривожланишининг бластомер даври ҳам ҳозирги кунда яхши ўрганилган бўлиб, ҳар бир бластомернинг келажакдаги тақдири, яъни у келажакда организмнинг қайси системалари ривожланишида иштакрок этиши маълум.

*Муртак даври*да эмбрионал ривожланишининг бластула даври тугаб, муртакнинг

бошланғич урчуклари ҳосил бўла бошлайди. Бунда келажакда турли тўқима ва органларни ҳосил қиладиган хужайралар, яъни урчуқлар (чегараланган қисмлар) пайдо бўлади. Муртак даврида ўзига хос тузилган хужайралардан ташкил топган *эмбрион варақлари* ҳосил бўлади ва улар табақаланиши натижасида ҳар хил тўқималар вужудга келади. Масалан, эктодермадан шакли найсимон нерв тўқимаси урчуғи ажралиб чиқади, мезодермадан эса ҳар хил сомит бўғимлар ҳосил бўлиб, сўнгра улар склеротом, митом, дерматом ва спланхиотомларга ажралади.

Умуртқали ҳайвонларда, кўпинча, юқорида айтилган бошланғич урчуқлар билан биргаликда мезенхима ҳам шакллана бошлайди. Мезенхима асосан эмбрионнинг ўрта варағидан ҳосил бўлган мезодерманинг турли қисмларидаи ажралиб чиққан хужайрадан таркиб топган бўлади ва бошланғич урчуқларнинг оралик бўшлиқларини тўлдириб туради. Мезенхима табақаланиши натижасида эса шакли ва вазифаси ҳар хил тўқималар ҳосил бўла бошлайди. Масалан, қон хужайраларига, суяк бириктирувчи ва силлиқ мускул тўқималарига бошланғич моддийлик мана шу мезенхимадан ўтади.

Тўқима (гистогенез) *даврида* тўқима урчуғидан ўзига хос тузилган ва муаян вазифаларни бажаришга мослашган етук тўқималар етишиб чиқади. ҳар бир тўқиманинг шаклланиш жараёни ўзига хос йўналишда содир бўлиб, бир-биридан тубдан фарқ қиладди. Тўқималарнинг мана шундай бошланғич урчуқдан ҳосил бўлиш жараёни *гистогенез* деб аталади. Бинобарин, тўқима даври гистогенез даври ҳамдир. Тўқималар ҳосил бўладиган бошланғич урчуқда ўзига хос ўзгаришлар содир бўладик, натижада урчуқ хужайралари ва хужайрасиз тузилмалари ихтисослашиб, ҳар хил тўқимага хос морфологик тузилиш ва ўзига хос физиологик, шу билан бирга химиявий хусусиятлар касб этади. Бу жараён давом этиши натижасида бора-бора организмда тўқима, орган ва системалар бунёдга келади.

Демак эмбрионал ривожланиш даврининг дастлабки босқичида аввал оддий тузилган муртак ҳосил бўлса, ривожланишнинг охириги даврларида мураккаб тузилган ва эндиликда муайян вазифани бажара оладиган тўқима ва органлар пайдо бўлади.

Эмбрионал ривожланишнинг мана шу гистогенез даврида хужайраларнинг морфологик тузилиши ва физиологик ҳолатини уларнинг таркибий қисми, яъни химиявий структураси таъминлайди. Чунки хужайраларнинг химиявий структураси уларда борадиган моддалар алмашинуви жараёнига боғлиқ. Бинобарин, ҳар бир эмбрион хужайрасида моддаларнинг алмашинуви, жараёни ўзига хос физиологик фаолиятига қараб турлича, озиқ моддаларга бўлган эҳтиёжи ҳам турлича бўлади. Масалан, жўжа эмбриони юрагини ривожланиши учун организмда глюкоза концентрацияси жуда паст бўлиши керак нерв тўқимаси эса бундай шароитда ривожлана олмайди, чунки унинг ривожланиши учун глюкоза камида икки барабар кўп бўлиши шарт

Ҳозирги вақтда экспериментал тажрибалар ўтказиб объектга гистогенез жараёнига таъсир қилувчи ҳар хил моддалар юбориб, уларнинг тўқималар ривожланишига таъсири ўрганиб чиқилган. Маълум бўлишича гликолиз (йодацетат) ва цианидлар жўжа миясининг ўсишини сусайтиради, юракнинг ривожланишига эса айтарли таъсир қилмайди; флюоридлар эса аксинча, юрак тўқимасининг ривожланишини сусайтиради, мия ривожланишига эса унча таъсир қилмайди.

Эмбрионал ривожланиш даврида моддалар алмашинуви жараёни турли тўқималарда турлича бориши улар таркибидаги ферментлар миқдори ва активлиги ҳар хил бўлишини тақозо қилади. Демак *табақаланиши (дифференцияланиши)* жараёни деганда, ўз регионида ўзига хос моддалар алмашинувига эга бўлган, натижада ўзига хос морфологик тузилишга ва физиологик вазифани бажаришга олиб келадиган жараён тушунилса, ҳужайра ва тўқималар табақаланиши (дифференцияланиши) деганда, бир хил ҳужайра ва тўқималарда фарқланиш юзага келиши, уларнинг онтогенез жараёнида ихтисосланишга сабаб бўладиган ўзгаришларга учраши тушунилади.

3-§. Тўқималар классификацияси

Тўқималар ҳозирги замон микроскоплари ва янги тадқиқот усуллари ёрдамида ҳар томонлама ўрганилишига қарамай, шу вақтгача уларни аниқ мужассамлаштирадиган ягона классификация тузилган эмас. Бинобарин, тўқималар тузилиши, вазифасига ва ривожланиш хусусиятларига қараб бир оз шартли равишда бир неча гуруҳга бўлинади. Ҳар қайси тўқима ҳужайралари ўзига хос морфологик тузилишга эга бўлиб, организмнинг турли қисмида жойлашган ва турлича вазифаларни бажаришга мослашган. Яна шундай тўқималар борки, ўзи бир хил бўлишига қарамай, организмнинг ҳамма қисмида учрайди ва ҳар хил морфологик тузилишга эга бўлади ва турлича физиологик вазифани бажаради.

Масалан, *эпителий тўқимаси* организмнинг жуда кўп қисмида учрайди ва ҳар қайсиси вазифасига кўра бошқасидан фарқ қилади. Чунончи, *ясси эпителий* — у асосан ички органларнинг ташқи муҳит билан боғланмаган бўшлиқ юзаларини қоплаб туради ва чарви, ўпканинг плевра пардаси ва юрак халтачаси юзасини қопловчи вазифаси билан бирга трофик ва ҳимоя вазифаларини ҳам ўтайди. *Кубсимон* ва *цилиндрсимон эпителий* ҳужайралари буйрак каналчалари деворида ва ташқи секреция безларининг кичик ва катта диаметрдаги чиқарув каналчалари деворида ҳамда қалқонсимои без ва овқат ҳазм қилиш системасининг деворларида учраб, ўзига хос махсус физиологик вазифаларни бажаради. Худди шунингдек кўп қаторли *киприкли эпителий* ва *кўп қаватли эпителий* ҳам ўзига хос морфологик тузилишга эга бўлиб, турли хил вазифаларни бажаради. Организмда учрайдиган бошқа хил тўқималар ҳам шунга ўхшаш кенг тарқалган. Уларнинг ҳужайра элементлари ва оралнк моддалари ҳам ўзига хос физиологик хусусиятларга эга.

Айтилганларидан кўриниб турибдики, тўқималар ҳар хил, уларнинг вазифаси ҳам ҳар хил. Шунинг ҳисобга олган олимлар уларнинг ягона классификациясини тузишга кўп марта уриниб кўрдилар. Масалан, тўқималарнинг микроскопни тузилиши ва ривожланиши асосида биринчи классификация тузиш XIX асрда Европада бошланди. И. Лейдиг 1853 йили «Рептилия ва балиқлар анатомияси билан гистологияси ҳақида маълумотлар» номли асарида биринчи марта тўқималарнинг морфологик тузилиши ва физиологик хусусиятларига асосланган классификацияни тақдим этди. Албатта, бу классификация айрим камчиликлардан холи эмас эди. Лекин шунга қарамай, гистология фанини ўрганишда у анча қулайликлар яратди. Бежиз эмаски, ўша давр мутахассис ва олимлари ўз асарларида бу классификациядан узоқ йиллар мобайнида фойдаланиб келганлар. Масалан, А. Келлинггер 1855 йили ёзган «Гистологиядан дарслик» асарида биринчи марта классификациядан фойдаланган. И. Лейдиг билан А. Келлинггер бу

классификацияни яна ҳам мукамал ўрганиб, такомиллаштириб тўқималарни тўрт гуруҳга бўладилар. Булар: 1) эпителий; 2) бириктирувчи тўқима ва қон; 3) мускул; 4) нерв тўқимаси. Бу классификацияда тўқималарнинг морфологик тузилиши ва физиологик хусусиятлари назарга олингани учун унга «Тўқималарнинг морфофункционал классификацияси» деб ном берилди. Ҳозирги вақтда ҳам кўпгина гистологлар шу классификациядан фойдаланиб келмоқдалар.

Кейинги йилларда тўқималарни ҳар томонлама чуқур ўрганишда бир неча хил классификациялар тақдим этилди. Гистологлардан акад. А. А. Заварзин организмнинг эволюцион ривожланиш давридаги ҳаёт фаолиятини назарда тутиб, функционал принципга асосланган классификация тузди. Бунда у тўқималарни бир-биридан қуйидагича фарқ қилади.

1. *Чегараловчи тўқима*—эпителий тўқимаси назарда тутилади, яъни химоя вазифасини бажарувчи тўқима.

2. *Ички муҳит тўқималари*—моддалар алмашинувида иштирок этадиган, таянч ва механик, вазифаларни бажарадиган тўқималар.

3. *Мускул тўқимаси*—организмнинг ички ва ташқи органлари ҳаракатини таъминловчи тўқима.

4. *Нерв тўқимаси*—ташқи ва ички таъсиротга жавоб бериш (реакция кўрсатиш) хусусиятига эга тўқима.

А. А. Заварзин умуртқасиз ва умуртқали ҳайвонлар тўқимасини қиёсий ўрганар экан, улар бажарадиган вазифасига кўра, морфологик тузилиш жиҳатдан бир-бирига ўхшаш бўлади, лекин ҳар қайси организмда эволюцион ривожланиш даврида бу ўхшашлик қисман фарқ қилиб қолиши мумкин, деб тушунтиради.

Н. Г. Хлопин ўзининг генетик классификациясини тузганда эса тўқималарнинг филогенез ва онтогенез даврлардаги ривожланишини асос қилиб олади. Бунда ҳар бир тўқима ривожланиш даврида муайян бир вазифани бажариш учун шаклланиб, ўзгариб боради ва бутун организм билан бир бутун ҳолда муайян физиологик вазифани ўтайди. Бинобарин, генетик эволюция жараёнида белгилар шундай ажрала бошлайдики, аجدодлардан қолиб келган организмлар гуруҳлари ўртасида морфологик ва функционал фарқ пайдо бўлади, деб таъкидлайди.

Берталанффи ва Лоу (Bertalanff F. G. Lage., 1962) классификациясида тўқима хужайраларининг кўпайиши, яъни уларнинг пролефератив хусусиятлари асос қилиб олинган. Унинг назарида, организмнинг ҳамма орган ва системалари пролефератив хусусиятларига кўра уч гуруҳга бўлинади:

1. Митотик бўлиниш хусусиятига эга бўлмаган хужайралар.

2. Камроқ кўпайиш хусусиятига эга бўлган хужайралар.

3. Доимо бўлиниб туриш хусусиятига эга бўлган хужайралар.

Лейблонд (Leblond I. f., 1964) тузган классификация ҳам юқоридагига ўхшайди:

1) митотик яъни кўпайиш хусусиятига эга бўлмаган хужайралар, бунга нерв тўқимаси, яъни нейроннинг кўпаймаслик хусусияти мисол қилиб олинади;

2) ўсиш хусусиятига эга бўлган хужайралар. Бундай хужайрали органлар онтогенез даврида ўсиб, хужайралари кўпайиб боради, лекин орган етарли даражада шаклланиб олганидан сўнг кўпайиш жараёни сусаяди. Бунга жигар паренхимаси ва мускул тўқимасининг толачалари мисол қилиб олинади;

3) доимо тикланиб турувчи тўқималар. Бундай хужайрали органлар содир бўлиб

турадиган бўлиниш натижасида тўқималарнинг юза қисмидаги хужайрадан муттасил нобуд бўлиб, тўкилиб туради ва уларнинг ўрнини кўпайиш натижасида ҳосил бўлган ёш хужайралар тўлдириб боради. Бунга эпидермис, ичак эпителийси ва қон шаклли элементлари уларни ишлаб чиқарадиган хужайраларни мисол қилиб кўрсатиш мумкин.

Кейинги классификация Д. С. Саркисовга (1970) тегишли бўлиб, у тўқималарнинг қайта тикланиши, яъни регенерацияга асосланган классификациядир. Бунда тўқималардаги регенерация жараёни ҳар хил тўқималарда турлича тезликда бориши назарда тутилган.

Адабиётларда юқоридаги классификациялардан ташқари, яна бир канча классификациялар келтирилган бўлиб, улар асосан тўқималарнинг айрим хусусиятларига асосланиб тузилган. Ҳозирги вақтда асосан морфофункционал классификациядан фойдаланилади. Бу классификацияга мувофиқ организм тўқималари беш гуруҳга бўлиб ўрганилади.

1. Эпителий тўқимаси ўзига хос морфологик тузилишга эга бўлиб, хужайралари зич, яъни қатлам-қатлам бўлиб жойлашган. Бу тўқима орқали организм билан ташқи муҳит ўртасида моддалар алмашинуви содир бўлади. Бундан ташқари, ҳимоя қилиш, сўриш, секреция ва экскреция қилиш хусусиятларига эга бўлган эпителийлар ҳам бор. Эпителий тўқимаси эмбрион ривожланиш даврида организмнинг учала варағидан (эктодерма, энтодерма ва мезодермадан) ҳосил бўлади ва ўзи қоплаб турган орган ва системаларни, кўп хужайрали ҳайвонларнинг ташқи ва ички эпидермис қаватини, овқат ҳазм қилиш системаси, ҳаво йўллари, сийдик ва таносил йўллари шиллиқ пардасини, сероз пардаларини ва шунингдек, организмдаги бир қатор безларнинг ўз вазифасини бажаришида иштирок этади. Бордию, шу орган ёки системалар, ҳайвонларнинг тери ёки шиллиқ пардалари шикастланса (жароҳатланиб некрозга учраса), эпителизация содир бўлиб, ўрнида янги эпителий тўқимаси ҳосил бўлади. Бу унинг ҳимоялаш хусусиятларидан биридир.

2. Қон ва лимфа. Булар суюқ ҳолда бўлишига қарамай тўқималарга кўшиб ўрганилади. Чунки улар таркиби жиҳатидан суюқ хужайралараро моддадан ва унда эркин сузиб юрувчи тўқима хужайраларидан ташкил топган. Қон ва лимфа томирларни тўлдириб туради. Моддалар алмашинувида ўзига хос муҳим вазифаларни бажаради. Организм учун зарур бўлган моддаларни етказиб бериш билан бирга моддалар алмашинуви жараёнида ҳосил бўлган чиқинди маҳсулотларни ажратиш органлари орқали ташқарига чиқарилишида иштирок этади, кислород алмашинувида эса актив қатнашади. Шу билан бирга барча органлар ўртасида гуморал вазифани ўтайди, яъни организмга гормонлар, минерал тузлар ва витаминлар етказиб беради.

3. Бириктирувчи тўқима. Бунга сийрак бириктирувчи тўқима, тоғай ва суяк тўқималари киради. Бириктирувчи тўқималарнинг асосий морфологик ўхшашлиги, улар тўқима хужайраларидан ва толали хужайралараро моддадан ташкил топганлигидадир. Бу тўқималар организмда трофик пластик ҳимоя, механик ва таянч вазифаларини бажаради.

Бу ўринда шуни қайд қилиш керакки, қон, лимфа ва бириктирувчи тўқималар эмбрионал ривожланиш даврида унинг мезенхима хужайраларидан ҳосил бўлади.

Шунинг учун айрим қўлланмаларда бу тўқималар мезенхима тўқима деб, бир гуруҳга қўшиб ҳам ўрганилади.

4. Мускул тўқимаси. Организмда морфологик тузилиши ва жойлашган ўрнига кўра икки хил, яъни силлиқ ва кўндаланг йўлли мускул тўқималари учрайди. Силлиқ мускул тўқимаси дуksимон мускул ҳужайраларидан, кўндаланг йўлли мускул тўқимаси цилиндрсимон мускул толачаларидан таркиб топган. Мускулларнинг асосий вазифаси организмнинг ташқи ва ички органлари ҳаракатини таъминлашдан иборат.

Силлиқ мускул асосан ички органларнинг мускул қаватини ташкил қилади ва ритмик ҳолда қисқариб тураркан, ҳеч қачон чарчамайди, одам ёки ҳайвон ихтиёрисиз ҳаракатланиб туради.

Кўндаланг йўлли мускул асосан скелет мускулатурасини ташкил этиб, тез қисқариб, тез чарчайди. Қисқариш ёки ёзилиш ҳам ихтиёрий юзага келади. Аммо юрак мускули ҳам кўндаланг йўлли мускул толасидан ташкил топганига қарамай, силлиқ мускулларга ўхшаб ихтиёрсиз қисқариш хусусиятига эга.

Силлиқ мускуллар мезенхимадан, кўндаланг йўлли мускуллар мезодермадан ривожланади.

5. Нерв тўқимаси. Нерв ҳужайралари асосан нейронлар билан нейроглиядан ташкил топган. Нейронларнинг вазифаси ташқи ва ички таъсирни қабул қилиб, уни бир нейрондан иккинчи нейронга ўтказишдан иборат. Нейроглия ҳужайраларининг вазифаси ҳам нерв ҳужайраларининг вазифаси билан узвий боғланган бўлиб, трофик механик таянч ва фагоцитоз вазифаларни бажаради. Нерв тўқимаси организмнинг эмбрионал ривожланиши даврида эмбрионнинг эктодерма ҳужайраларидан ажралиб чиқади ва ривожланади. Нейроглия ҳужайралари мезенхимадан тарқалади.

Базал мембрана организмда учрайдиган тўқима ҳужайраларидан эпителиоцит ва эндотелиоцитларнинг базал қисмлари, уларнинг остида жойлашган бириктирувчи тўқимадан базал мембрана (базал пластинка) орқали ажралиб туради. Худди шунга ўхшаш, кўндаланг йўлли мускул толалари ҳам базал мембрана ёрдамида атрофдаги тўқималардан ажралиб туради. Базал мембрана аниқ морфологик тузилишга эга бўлмаган парда бўлиб, углерод, оксил ва липопроteid моддалардан таркиб топган мураккаб тузилмадир. У ўз фаолиятида трофик тўсиқ ва чегаралаб турувчи каби муҳим вазифаларни бажаради. Базал мембранада (пластинкада) қон томирлар бўлмайди, унинг атрофидаги тўқима ҳужайраларига озик моддалар шу парда орқали филтрланиб ўтади, шу билан улар тўқималараро моддалар алмашнивида иштирок этади.

4-§ –Тўқималарнинг ўзаро боғлиқлиги

Одам ва ҳайвонлар организми бир бутун бўлиб, уларнинг орган ва системалари билан физиологик хусусиятлари бу бирликни таъминлаб туради. Ҳар бир орган ёки тўқима организмдан ташқарида узоқ вақт давомида яшай олмайди.

Ҳар бир орган бир неча тўқималар йиғиндисидан ташкил топган, масалан, овқат хазм қилиш системасидаги органлар таркибида эпителий, бириктирувчи тўқима, силлиқ мускул, нерв тўқималари, безлар ва бошқа тўқималар бор. Ҳар бир орган строма ва паренхима қисмларидан иборат бўлиб, *строма* шу орган негизини ташкил қилиб турувчи тўқимадан иборат бўлса, *паренхима* шу органга хос эпителий ёки специфик вазифани бажарувчи тўқима ҳужайраларидан ташкил топган. Булар

ҳамма вақт бир-бири билан узвий боғлиқ ҳолда ишлайди. Ҳеч бир органи тўқималарсиз тасаввур қилиб бўлмайди, Овқат ҳазм қилиш системасининг асосий вазифаси овқатни парчалаш ва сўриб беришдан иборат. Лекин унинг ҳаракатини таъминловчи силлиқ мускулларнинг физиологик фаолияти пасайса, овқат яхши парчаланмайди ва сўрилмайди ёки ҳаракати яхши сақланиб қолган овқатни сўриб берувчи эпителийнинг фаолияти бузилган бўлса ҳам овқатнинг тўла ҳазми меъёрига етмайди.

Агар меъда ёки ичакларни иннервация қилиб турувчи нерв толасини кесиб қўйилса, уларнинг ҳаракати тўхтаб, бошқа тўқималар фаолиятига салбий таъсир кўрсатади. Шунга ўхшаш, кўндаланг йўлли мускул толалари ҳам атрофдаги бириктирувчи нерв ва бошқа тўқималар билан бирга ўз фаолиятини давом эттиради. Хуллас, ҳар бир органининг таркибида учрайдиган тўқималар йиғиндиси биргаликда шу органининг физиологик ҳолатини таъминлашда бевосита иштирок этади. Бундан ташқари, органи ташкил этувчи тўқималарнинг ўзаро фаолияти уларнинг ҳар хил патологик ҳолатларида ҳам рўй-рост намоён бўлади.

Организмнинг интеграционлигига, яъни организм яхлитлиги, бир бутунлигини таъминлайдиган ва регуляция қилиб турадиган, шунингдек организм қисмларининг ўзаро боғланиб туришида хизмат қиладиган системалар борки, буларсиз у бир бутунлигини йўқотади, чунки барча тўқима ва органларнинг бир-бирига мувофиқ келиб ишлаши мана шу нерв ва эндокрин системаси орқали амалга ошади. Шу жиҳатдан олиб қаралганда, нерв системаси билан турли хил тўқималар ўртасидаги ўзаро алоқадорлик (боғлиқлик)ни ўрганиш, тадқиқ қилиш жуда муҳим. Чунки бирор тўқиманинг нерв системаси томонидан иннервация қилиниши издан чиқар экан, шу тўқима ва органининг структурасида ҳар хил морфологик ўзгаришлар юзага келади. Чунончи, мускул ҳаракати иннервацияси издан чиқса, шу мускул атрофияга учрайди. Елецкий ва бошқаларнинг фикрича, меъда ости безининг қуёш чигали деб аталувчи нерв тугунчалари олиб ташланса, унинг актив фаолиятида ўзгаришлар юзага келади: панкреатитларда етилмаган сектор дончалар қўплаб пайдо бўлади, секрет маҳсулотларининг ташқарига чиқиши сусаяди ва ҳоказо.

Маълумки, юқорида айтиб ўтилганидек организм ўз тарихий ривожланиши даврида ташқи муҳит ва яшаш шароити ўзгариши ва уларнинг муттасил таъсири натижасида ўзгариб, такомиллашиб борган, бинобарин, ички органлар интеграцияси ва регуляцияси системасида ҳам ана шундай такомиллашиш жараёни борган, натижада охири олий даражада тузилган ҳайвонлар ва одам нерв системаси орқали организмнинг бошқа барча системалари ўртасида мустаҳкам боғланиш вужудга келган.

Организмда бир нечта эндокрин, яъни ички секреция безлари бўлиб, улар ўз маҳсулоти—гормонлари билан кўпгина система ва органлар ишини бошқаради ва шу билан уларнинг ҳамда бутун организмнинг физиологик фаолиятини таъминлайди. Масалан, нерв системасига таъсир қилиш билан унинг иш фаолиятини оширади ёки сусайтиради. Ўз навбатида, нерв системаси шу безлар фаолиятини бошқаради. Демак, нерв системаси билан ички секреция безлари орасида узвий боғланиш бўлиб, бир-бирининг физиологик фаолиятига ҳолатига таъсир қилиб туради. Бошқа орган ва системалар ҳам ана шу икки система орқали бошқарилиб туради ва ҳоказо.

Ўзаро боғлиқлик фақат тўқималар орасида эмас, балки бир хил тўқиманинг

хужайралари орасида ҳам мавжуд, яъни «қариндош» хужайралар ўзаро боғлиқ бўлади. Масалан, бир хил тўқималардан хужайраларни бир-биридан ажратиб културага қўйсақ улар ўзаро топишиб олади. Ёки ҳар хил тўқималардан олинган хужайраларни аралаш қўйиб, қориштириб юборилса, маълум вақтдан кейин улар ўз «қариндошлари»ни топиб, бир ерга ғужанак бўлиб тўпланиб олади. Бу ҳодиса гистологияда *адгезия* деб аталади. Адгезия ҳодисаси хужайралар мембранасидаги бир-бирини «таниш»га имкои берувчи информациялар тўплами билан белгиланади. Бундан ташқари, яна хужайралар оралиғида ҳам ўзаро боғланиш бор, буни «ёрик орқали боғланиш» дейилиб, бу боғланиш орқали, одатда, оддий молекулали моддалар—гормонлар, АТФ, нуклеотидлар, пептидлар, метаболитлар, анорганик ионлар бир хужайрадан иккинчи хужайрага диффузия йўли билан ўтади. Ўсишни бошқариб турувчи, тўқималар ривожланишида дифференцияланиб турувчи моддаларнинг хужайраларга силжиши ҳам, шунингдек, злектр, синапслар сигналларининг келиши ҳам шу боғланиш орқали амалга ошади.

5-§. Тўқималар регенерацияси

Регенерация организмнинг ташқи муҳит омиллари таъсирига мослашуви натижасида такомиллашиб борадиган ёки ҳар хил сабабларга кўра нобуд бўладиган хужайралар, тўқималар ва органлар ўрни қопланиб турадиган ва тикланадиган жараёндир. Регенерация уч хил: физиологик регенерация, реператив регенерация, патологик регенерация бўлади.

Физиологик регенерация—кундалик нормал ҳаёт давомида яшаб, эскириб, нобуд бўладиган тўқима хужайралари ўрнига янги хужайралар бунёдга келишидир. Физиология регенерацняга тери эпидермис қаватининг хужайралари яққол мисол бўлади. Бунда эпидермиснинг юқори қаватини ташкил этувчи мугузланган хужайралар муттасил тўкилиб туради, ўрнини эса базал хужайралар кўпайиши натижасида ҳосил бўладиган янги хужайралар тўлдириб туради. Худди шунингдек физиологик регенерация жараёнини қон шаклли элементлари мисолида ҳам кўриш мумкин, яъни қизил қон таначалари ўз вазифасини бажариб бўлганидан сўнг, улар ўрнини кўмикда ҳосил бўладиган янги ёш эритроцитлар тўлдириб боради. Бундай ҳолни бошқа хужайралар фаолиятида ҳам кўриш мумкин.

Реператив регенерация. Бу регенераиянинг физиологик регенерациядан фарқ қиладики, бунда тўқима хужайралари физиологик эскириши (нобуд булиши) натижасида янгидан ҳосил бўлмай, балки патология натижасида нобуд бўлиб. емирилиб, янгилари вужудга келади. Реператив регенерация цитологик шароитда юзага келади ва шу сабабли ҳам у нормадан миқдор ва сифат жиҳатидан фарқ қилади. Бунга операциялардан сўнг тиф теккан жойининг битиши, тиклаиши мисол бўлади.

Патологик регенерация. Ҳар хил сабабларга кўра, патологик жараёнлардан кейин тўқима хужайраларининг нобуд бўлиши ва ўрни тўлдирилишига патологик регенерация дейилади. Бунда регенерация жараёни кечикиши бузилиши ёки бутунлай бўлмаслиги мумкин. Регенерация жараёни қандай кечмасин, унинг тезлиги ва сифати организмнинг ўша вақтдаги хилма-хил реактив ҳолатига боғлиқ бўлади. Бу ҳолатни, одатда, нерв системасининг ҳолати, озиқланиш, яллиғланишнинг бор-йўқлиги, тўқимадаги маҳаллий шарт-шароит—иннервация, лимфа айланиши, қон айланишининг қоникарли ёки қоникарсиз бўлиши, организмнинг ёши, яшаш

шароити ва бошқалар белгилайди. Шуларга асосланиб, регенерация жараёни тўқималарда маълум суръат билан бориши ёки бутунлай юзага чиқмаслиги мумкин деймиз. Шикастланган тўқима нерв системасидан маҳрум бўлган (тажриба вақтида нервсизлантирилган ёки нерв травматик шикастланган) ҳолларда регенерация бутунлай бўлмаслиги ёки ниҳоятда суст, сифатсиз бўлиши мумкин. Ҳа деганда, битавермайдиган хроник жароҳатлар, яралар пайдо бўлишига асосий сабаб шу ердаги нерв ҳужайраларининг нобуд бўлганлигидир.

Бу ўринда шуни айтиб ўтиш керакки, шикастланган ёки бир қисм патологик жараён туфайли хасталанган ички органлар (жигар, меъда ости беzi, буйраклар жинсий безлар, талоқ ва бошқалар)да регенерация фақат шуларнинг ўзида бормасдан, балки соғ қолган орган қисмида ҳам боради. бунга *компенсатор гипертрофия* дейилади. Бундай регенерация, одатда, органнинг дастлабки ҳажми ва функциясини тиклашга олиб келади.

Айрим ҳолларда регенерация жараёни кучайиб кетиб, ортикча тўқималар ҳосил бўлишига сабаб бўлади, бунга *суперрегенерация* дейилади.

Регенерация жараёнида тўқиманинг бир тури ўрнида иккинчи тури ҳосил бўлиш ҳолатлари ҳам учрайди. Масалан, бронхлар яллиғланиши натижасида улар деворини қоплаган киприкли цилиндрсимон эпителий ўрнида кўп қаватли ясси эпителий ҳосил бўлиши мумкин.

Тўқималарнинг регенерация йўли билан ўсиши (гистогенез) кам табақаланган бирламчи ҳужайраларнинг янгидан ҳосил бўлиши натижасида содир бўлиши ҳам мумкин. Бинобарин, уларнинг кўпайиши жароҳатланган жойни тўлдириб, тўқима битишини таъминлайди.

Регенерация тўлиқ ва чала бўлиши мумкин. Тўлиқ регенерация *реституция* деб юритилади. Бунда нобуд бўлган тўқима ўрнида тузилиши ҳамда функцияси жиҳатидан йўқотилган тўқимага батамом мос келадиган янги тўқима ҳосил бўлади, тери жароҳатининг битишида эпителий қатламининг тўлиқ тикланиши, мускул бутунлиги бузилганида эса мускул тўқиманинг тўлиқ тикланиши бунга мисол бўлади. (Чала регенерация, яъни *субституция*да жароҳатланган жой асли тўқимага ўхшаш тўқима билан тўлдирилмасдан, балки бириктирувчи тўқима билан тўлдирилади ва аста-секин зичлашиб, буришиб чандиқа айланади. Бундай чала регенерацияга жароҳатнинг чандикланиб битиши ҳам дейилади.

Айрим вақтларда тўқималар уларда ўзига хос регенератор элементлар пайдо бўлиши билан ҳам тикланиши мумкин. Масалан, шикастланган мускул тўқимасида «мускул муртаклари» ҳосил бўлиб, уларнинг кўпайиши натижасида тикланиш жараёни боради, лекин, албатта, бу охиригача етмайди, натижада, нуқсон асосан бириктирувчи тўқима ҳисобига тўлади.

Юқорида айтилган ҳолатлар кўпинча регенерация бўладиган *метаплазия* (тубдан ўзгариш) асосида юзага келади. Мазкур ҳолда метаплазия тўқима функцияси ўзгариши туфайли содир бўлади. Шундай қилиб, тўқималарда регенерация, яъни тикланиш жараёни бир неча хил бўлиб, уларнинг нормал кечишига кўп омиллар таъсир этади.

6-§. Тўқималарнинг қайта тузилиши ва метаплазия

Организмда содир бўладиган ҳар хил патологик жараёнлар оқибатида тўқималар структурасида ўзига хос ўзгаришлар юз беради, улар албатта, муайян қонуният

асосида амалга ошади. Масалан, тўқималарда янги функционал шароит ҳосил бўлганида ёки муайян тўқима муҳити ўзгариб қолганда ундаги физиологик мосланиш натижасида бундан ўзгаришлар содир бўлади. Тўқималарнинг бу хусусияти тарихий ривожланиш даврида ташқи муҳитнинг ҳар хил таъсирига ва организмнинг ўзида рўй берадиган ўзгаришларга жавоб реакцияси юзага келган. Бунда, албатта, нерв-гуморал омиллар ўз таъсирини ўтказмай қолмайди.

Маълумки, ташқи муҳитнинг ўзгариши тўқиманинг физиологик ҳолатига турлича таъсир кўрсатади, натижада, тўқималарда хилма-хил адаптация жараёнлари кечади. Масалан, организмда баъзи бир бўшлиқлар адаптацияланиб кенгайиб боришини ёки бирор тўқима ўсиб кетишини мисол қилиб келтириш мумкин. Айрим вақтларда эса тўқималарда мураккаб ўзгаришлар юз беради. Оқибатда уларнинг функцияси ва шакли ўзгаришга учрайди. Бундай адаптацион қайта тузилишга қон айланишида содир бўладиган ўзгаришлар мисол бўлади. Қон томирларининг физиологик хусусияти кучайиб бориши билан янги коллатерал томирлар ҳосил бўла бошлайди ва ўз навбатида уларда қон босими ортиш билан мускул қавати гипертрофияланиб улар юзасида янги эластик толачалар ҳосил бўлади. Майда коллатерал томирларнинг функцияси кучайиши натижасида эса уларнинг девори йирик томирларга хос тузилиш касб этади. Бинобарин, бир оз вақт ўтмай йирик томирларга айланади. Демак адаптация беради.

Шунингдек, адаптация жараёни суяк тўқимасида ҳам содир бўлади. Чунончи, скелет суяқларининг айрим қисмларига берилган таъсир ўз йўналишини ўзгартириши натижасида унга тушадиган босим ва тортиш кучи ўзгариб, суякнинг морфологик тузилишини ҳам ўзгартириб юборади, яъни эски трабекулалар системаси ўрнига янги трабекулалар системаси ҳосил бўлади. Бундан ташқари, айрим тўқималар гуруҳида уларнинг функцияси ўзгариши натижасида тури ҳам ўзгаради. Масалан, бириктирувчи тўқима адаптация натижасида тоғай ва суяк тўқимасига айланиши мумкин, кубсимон ёки цилиндрсимон эпителий кўп қаватли ясси эпителийга айланади ва хоказо.

Маълумки, организмдаги барча тўқималар морфологик ва физиологик жиҳатдан ўзига хос тузилган. Уларда содир бўладиган регенерация жараёнлари натижасида ўзига хос ҳужайра элементлари ва ҳужайралараро тузилмалар ҳосил бўлиб туради. Тўқималарнинг ана шу хусусиятига *детерминация* дейилади.

Маълумки, айрим вақтларда бирор сабабга кўра, масалан, тўқималарда моддалар алмашинуви бузилиши, касалликларда тўқималарнинг нормал физиологик ҳолати ўзгариши натижасида уларнинг морфологик хусусияти ҳам ўзгаради. Бошқача қилиб айтганда, муайян бир тўқима ўрнида бошқа хил тўқима ҳосил бўла бошлайди, яъни бир тўқима бошқа бир тўқимага айланади. Тўқималарнинг бундай хусусияти юқорида қисман кўриб чиққанимиздек, метаплазия деб таърифланади. Метаплазия патологик ҳолатларда ҳам эксперимент материалларида ҳам бўлиши мумкин. У иккига бўлиб ўрганилади: 1) тўғри яъни бевосита метаплазия; 2) билвосита, яъни янгидан ҳосил бўладиган метаплазия.

Бевосита метаплазия деб, бир тўқима ҳужайраларининг кўпаймасдан бошқа тўқимага айланишига айтилади. Масалан, коллаген субстанциянинг остеоид субстанцияга, бириктирувчи тўқиманинг суяк тўқимасига айланиши бунга яққол мисол бўлади.

Билвосита метаплазиянинг асосини хужайраларнинг кўпайишидан деб тушунмоқ керак. Хужайралар кўпайиш жараёнида даставвал етилмаган ёш хужайралар пайдо бўлади. Ёш хужайраларнинг етилиши натижасида эса бошқа турга мансуб тўқима ҳосил бўлади. Масалан, ўпка альвеолаларига ҳаво кириши тўхтаганда ўпканинг ясси альвеоляр эпителийсининг кубсимон хужайраларга айланиши ёки буйрак томирлари чигалнинг ҳажми кенгайганда коптокчадан капсуладаги кубсимон эпителий хужайраларининг баланд призмасимон хужайраларга айланиши ва ҳоказо. Шунинг ҳам айтиб ўтиш керакки, метаплазия жараёнида бир тўқима ўрнида бошқа бир тўқима ҳосил бўлиши фақат ўз гуруҳи ичида содир бўлиши мумкин. Чунончи, метаплазия бириктирувчи тўқимада содир бўлса, у тоғай ва суяк тўқималарига айланиши мумкин; эпителий тўқимада эса фақат унинг бошқа бир тури ҳосил бўлади ва ҳоказо.

7-§. Тўқималар эволюциясини ўрганишнинг аҳамияти

Маълумки, ҳар бир тирик мавжудотнинг ўз эволюцияси бор. Худди шунингдек тўқималарнинг ҳам эволюцияси бор. Хусусан, тўқималар эволюцияси уларнинг филогенезда ривожланишидан бошланади. Уни ўрганишда И. И. Мечниковнинг фагоцителла назарияси муҳим роль ўйнайди. Унинг фикрича, қадим аجدодларимизда «фагоцителлалар» деб аталувчи шарсимон колониал шакллар бўлган. Колониялар ташқарисидаги хужайралар озиқ моддани қамраб олиб колониялар орасига кириб кетган. Кейинчалик мазкур хужайралар колонияларнинг муайян ерига ўрнашиб олган, уларнинг чеккасида қолган хужайралар эса ҳаракатланиш ҳамда озиқ моддани қамраб олиш вазифасини бажарган. Шунда ичкаридаги хужайралар амёбасимон ҳаракатланиш қобилиятини сақлаб қолиб, озиқ билан таъминлайдиган ва фагоцитоз ёрдамида ҳимоя қиладиган функцияларни бажарадиган бўлиб қолган.

Л. А. Заварзин Мечниковнинг мазкур назариясига қисман қарши чиққан бўлсада, аммо кўп хужайрали содда ҳайвонлар фагоцителлаларга ўхшайдиган жуда майда шаклга эга бўлган ва улар иккита тўқимадан ташкил топган, дейди. Улар чегараловчи тўқима билан ички муҳит тўқимасидир. *Чегараловчи* тўқима ҳайвоннинг ташқи юзасида жойлашган бўлиб, озиқ моддаларни қамраб олган, уни ҳаракатлантириб турган ва бирламчи жавоб берадиган бўлган. *Ички муҳит тўқимаси* эса моддалар алмашинувини таъминлаб турган ва ташқи муҳит билан организм ўртасидаги боғловчи функциясини бажарган. Бор-йўғи мана шу икки хил тўқима бутун ҳайвонлар организмдаги барча — чегараловчи, ҳаракатлантирувчи, трофик функцияларни ва шунингдек таъсирланиш вазифасини бажарган. Илгари яшаган кўп хужайрали содда ҳайвонларнинг жами ана шундай морфологик ва функционал табиатга эга бўлган. Бироқ вақт ўтиши билан улар организмда секин-аста такомиллашиш жараёни кетади ва бир вақт келадикки, чегараловчи тўқиманинг фуикцияси жадал такомиллашиб, структура жиҳатдан табақаланиш юз беради. Натижада ундан нерв системаси билан мускул системаси ажраб чиқади. Шунга кўра, уларнинг вазифаси ҳам мураккаблаша бориб, етук кўп хужайрали ҳайвонларнинг нерв ва мускул системаларига айланади. Ички муҳит тўқималари эса бу вақтга келиб организмнинг ички бўшлиғи пардаларини скелет тўқималарини, қон, лимфа, асл бириктирувчи тўқима каби бир талай тўқималарни ҳосил қилади.

Заварзин таълимотига кўра, тўқима эволюцияси ҳар қайси тўқиманинг функцияси

такомиллашиб бориши билан давом этиб боради. Ҳар қайси тўқима бу—эпителий тўқимаси, ички муҳит тўқимаси (таянч ва ҳимоялаш тўқималари), мускул тўқимаси ҳамда нерв тўқимасидир. Бу тўқималардан қайси бирининг функцияси кўпроқ такомиллашиб борса, шу тўқиманинг айрим ҳужайралари шунчалик ихтисослашиб боради. Бинобарин, мазкур тўқима таркибида янги-янги ҳужайралар хили пайдо бўлади. Биргина тўқима таркибида ихтисослашган ҳужайралар тўрининг сони ортиб бориши ходисасини академик Заварзин «эволюцион бўлиниш» деб атади. У шу назарияга асосланиб, «параллел қаторлар» ғоясини илгари сурди. Бунинг маъноси шу эдики, тўқималар эволюцияси параллел қаторлардаги ҳайвонларнинг ҳар хил ишлари ва синфларида бир хил йўналишда, яъни ҳужайралар шаклли сонининг ортиб бориши ва уларнинг ихтисосланиши томон кечган. Бу жараён тобора прогрессив тус олиб, мазкур параллел ривожланиш турли хил ҳайвонларда, ҳатто, филогенетик жиҳатдан узоқ бўлган ҳайвонларда ҳам функционал жиҳатдан бир хил тўқималарида устунлик қилиб келган.

Н. Г. Хлопиннинг тўқималар эволюцияси ҳақидаги назариясига кўра, органлар ривожланиб борар экан, уларнинг тўқималари дивергенция йўли билан ўзгариб боради. Демак эволюция жараёнида ҳайвонларнинг тузилиши мураккаблашиб борар экан, тўқималар ҳам турли хилда шаклланиб боради. Бинобарин олдинги аجدодларда бўлмаган янги-янги тўқималар бунёдга келади. Чунончи, суяк тўқимаси ёки умуртқали ҳайвонларнинг кўп қаватли эпителийси ўзидан олдинги аجدодларида бўлмаган.

Шундай қилиб, организмнинг жами функциясини таъминлайдиган тўқималар— нерв тўқималари билан ички муҳит тўқималари (таянч-трофик тўқималар ва ҳимоя тўқималари) аксарият дивергенция йўли билан табақалашган, яъни дифференциялашган бўлиб чиқади. Мускул тўқимаси эса параллел ривожланиш орқали табақалашган, яъни дифференциялашган. Заварзин фикрича, тўқималарнинг филогенетик дифференциясини ўрганиш учун тўқималараро корреляцияни ўрганиш характерлидир. Чунки бир хил тўқимали содда ҳайвонларга нисбатан юқори ҳайвонлар тўқималарининг анча такомиллашган ва табақалашган функциялари ҳужайраларнинг морфологик-биохимиявий тузилиш ва ҳужайралараро тузилмалари жиҳатидан тўқималараро корреляциянинг мураккаблашиб борганидек мураккаблашган эмас. Бунга мисол тариқасида ўз хоссасига кўра бириктирувчи тўқимага мансуб бўлган тери эпителийсининг табақаланишини кўрсатиш мумкин.

А. Н. Северцов ҳам эволюцион морфологияга асос солган олимлардан бири. Унинг фикрича ҳам, эволюция жараёнида организмнинг орган ва системаларида бўладиган ўзгаришлар тўқималарга ҳам мансубдир. У буни тасдиқлаш учун эмбрионал гистогенезда айрим тўқималарнинг аجدодлардан қолиб кетаётган содда элементларнинг рекапитуляциясини мисол қилиб кўрсатади.

Ҳақиқатан ҳам, масалан, қуруқликда яшовчи умуртқали ҳайвонлар муртагида онтогенезнинг илк босқичларида жабра ёриқлари бўлади. Эмбрион ривожлана бориши билан у йуқолиб кетади ва хоказо.

ИККИНЧИ ҚИСМ

VI боб. ЭПИТЕЛИЙ ТЎҚИМАСИ

8-§. Эпителий тўқимасининг умумий таърифи

Маълумки, эпителий (*epithelium*) термини биринчи марта 1701 йили Рюиш томонидан қўлланган. *Эпи*–устидан қопловчи *теле–сўргич* деган маънони ифодалайди. Эпителий номи мазкур ишимизда биринчи марта терининг микроскопик тузилишини ўрганилганда тилга олинган ва ўшанда эпителий терининг сўргичсимон қаватини қоплаб турадиган тўқима деб эътироф этилган эди. Шу жиҳатдан бу терминни шартли равишда гистология фанига оид термин десак ҳам бўлади.

Сўнгги йилларда одам ва ҳайвонлар организмнинг микроскопик тузилиши чуқур ва ҳар томонлама ўрганилиши натижасида гистология фани анча ривожланди ва юксалди. Организмда яна *янги* эпителий тўқималари топилди. Уларга айрим безлар ҳам киритилди. Худди шундай эпителийлар айрим содда ва умуртқали ҳайвонларда ҳам топилди ҳозирги вақтда улар ҳар томонлама ўрганилмоқда.

Эпителий тўқимаси одам ва ҳайвонлар организмда кенг тарқалган бўлиб *эпителиоцит* ҳужайраларидан таркиб топган. Бу тўқима (ёки қисқача эпителий) одам ва ҳайвонлар танасининг ташқи ва ички томонида жойлашган. У танани ҳам ташқи, ҳам ички муҳитдан ажратиб туради. У мана шу ажратиб туриш вазифаси туфайли *чегараловчи* (чегаралаб турувчи) *тўқима* деб ҳам юритилади. Ташқи ва ички муҳитда организмни чегаралаб турар экан, у муҳит билан бевосита боғлиқ туради. Эпителий тўқимасининг ҳужайралари, одатда, қатлам-қатлам бўлиб органларни ўраб туради. Унинг қатлам ҳосил қилиш хусусияти ҳатто улардан тайёрланган культураларда ҳам кўринади эпителий ҳужайралари бир-бири билан туташиб, ўз вазифасига кўра ташқи муҳитдан чегараланиб (ажралиб) олади. Бундан ташқари, эпителий тўқимасининг асосий массасини ҳужайралар массаси ташкил қилади. Бириктирувчи тўқимада бўлганидек унда ҳам ҳужайралараро моддалар деярли бўлмайди.

У организмнинг ташқи муҳит билан боғлиқ бўлган ички органлари юзасини қоплаб туради. Масалан, бу эпителий овқат ҳазм қилиш системасининг ички юзасини яъни оғиз бўшлиғи, қизилўнғач, меъда, ингичка ҳамда йўғон ичакларнинг юзаларини, нафас йўллари, айириш ва таносил органлари деворини қоплаб туради ва уларнинг муҳитлари билан боғлиқ бўлади.

Ташқи муҳит билан боғлиқ бўлмаган органлар юзасини *қоплавчи эпителий сероз парда эпителийси* дейилади. Бунга ўпкани ўраб турувчи плевра пардасининг устини қоплаб турган эпителий–*перикард* ва *қорин пардаси эпителийси* киради.

Эпителий тўқимаси қоплаб турадиган безларга қалқонсимон ва айрисимон безлар ҳамда гипофиз, яъни аденогипофиз эпителийси киради. Бундан ташқари содда ҳайвонларда учрайдиган *эндостил*, сувда ва қуруқликда яшовчи ҳайвонлар ҳамда балиқларда учрайдиган *бронхиал таначалар* ҳам эпителий тўқимасига ўхшаб тузилган. Эпителий тўқимаси иккита йирик қисмга: қопловчи ва без эпителийсига бўлиб ўрганилади. Овқат ҳазм қилиш системасини қоплаб турувчи эпителий бевосита моддалар алмашинуви (трофик) жараёнида иштирок этади, яъни парчаланган овқат моддалари қон ва лимфа томирларига сўрилишини таъминлайди.

Айириш органлари эпителийси организмда моддалар алмашинуви жараёнида

ҳосил бўлган чиқиқиди моддаларни. яъни мочевино сийдик кислота ва чиқинди тузларни ажратиб, ташқарига чиқаради. Булардан ташқари эпителий тўқимаси организмни ҳимоя қилиш вазифасини ҳам бажаради. Тери эпителийси ўзига хос морфологик тузилганлиги туфайли организм ҳар хил ташқи таъсирдан, яъни механик химиявий таъсирдан ва унга ҳар хил инфекция киришидан сақлайди.

Без эпителийси ташқи ва айрим ички секреция безларини ташкил этаркан, мазкур безлар ҳар хил маҳсулот ишлаб чиқаради. Ташқи секреция безларининг ана шундай маҳсулотига *секрет*, ички секреция безларининг маҳсулотига *гормон* дейилади. Безларнинг бу маҳсулоти, одатда организмда жуда муҳим вазифаларни бажаради. Масалан, қалқонсимон без гормони организмда моддалар алмашинув жараёнида унинг ўсиб ривожланишида фаол иштирок этади. Меъда ости бези секретини ўн икки бармоқ ичакка қуйилиб оқсилларни, ёғларни парчаласа унинг *инсулин* деб аталувчи гормони қонга ўтиб, углеводларнинг қондаги концентрацияси барқарор сақланиб туришига хизмат қилади. Қолган безлар маҳсулоти—секрет ва гормонлар ҳам организмнинг ривожланишида ўзига хос муҳим вазифани бажаради. Организмда улардан қайси бири етишмаса, ўзига хос патологик жараёнларга сабаб бўлади.

Энди эпителий тўқимасининг ўзига хос хусусиятлари жойлашиши ва бошқа тўқималардан фарқ қиладиган белгилари устида тўхталиб ўтамиз.

Эпителий тўқимасининг хужайралари ҳамма жойда ҳамма вақт бир-бирига нисбатан ёнма-ён зич жойлашган бўлади. Унинг эпидермис хужайралари қават-қават бўлиб жойлашиб, ҳимоя вазифасини ўтайди. Юқорида айтилганидек бу хужайраларда оралиқ модда бўлмайди. Улар бир-бири билан *десмосомалар* ва *туташтирувчи пластинкалар* ёрдамида бириккан бўлади. Эпителий тўқимасининг хужайралари ҳамма вақт базал мембрана устида жойлашади. Базал мембрана муайян структурага эга бўлмаган ғоваксимон яъни аморф модда ва фибринлар структурасига эга тузилма бўлиб, эпителий тўқимаси ҳаётида муҳим вазифани бажаради. Масалан, биринчидан, эпителий тўқимаси хужайраларининг трофикасини таъминлайди, яъни озиқ моддалар базал мембрана орқали диффузия йўли билан капилляр қон томирлардан (филтрланиб) эпителий хужайраларига ўтади (эпителий тўқимасининг ўзида эса қон томирлар бўлмайди). Кўп қаватли эпителийнинг юқори қаватида жойлашган хужайралар ҳам шу йўл билан ўз трофикасини таъминлайди, шунингдек базал мембрана ўз остида жойлашган бириктирувчи тўқиманинг эпителий тўқимаси юзасига ўсиб чиқиб кетмаслигини таъминлайди. Борди-ю, эпителий жароҳатланса (кесилиб кетса, операция вақтида тиг тегса), шу жойдан бириктирувчи тўқима ўсиб, эпителий юзасига чиқиши мумкин.

Эпителий хужайралари доим қутбли, яъни *базал* ва *апикал* қисмларга эга бўлади. Хужайраларнинг пастки, яъни базал мембранага қараган қисми ташқи ва ички морфологик тузилиши ва бажарадиган вазифасига кўра апикал қисмидан фарқ қилади. Айниқса бир қаторли ёки кўп қаторли цилиндрсимон эпителий хужайраларининг апикал қисми ҳар хил специфик морфологик тузилишга эга. Бу тузилмаларнинг ҳар қайсиси бажарадиган муайян вазифасига мослашган. Масалан, организм нафас олиш системаси деворларини қоплаб турувчи эпителий хужайраларининг апикал қисмида майда киприкчалар бўлиб улар доим ҳаракатланиб туради. Уларнинг вазифаси нафас билан олинган ҳавони намлаб, илтиб, ҳаво зарраларидан тозалаб беришдир.

Шунга ўшаш мосламаларни ичакдаги эпителий хужайраларининг апикал қисмида ҳам кўриш мумкин. Хужайраларнинг ана шу апикал мембранаси бир неча минг протоплазматик ўсимталар ҳосил қилади. Бу ўсимталар фанда микроворсинкалар дейилади. Ҳар бир хужайрада шундай микроворсинкалардан мингга яқини учрайди. Буларнинг асосий вазифаси ичакларда парчаланган овқат қон томирларга сўйилишини, шу билан организм трофикасини таъминлашдир.

Эпителий хужайралари, одатда фақат ташқи тузилиши билан эмас балки ички, яъни цитоплазмасидаги органоидларнинг жойлашиши ва шакли билан ҳам фарқ қилади. Масалан, цилиндрсимон базал эпителий хужайраларида шали овалсимон ёки юмалоқ ядролар хужайранинг базал қисмига сурилган (жойлашган) бўлади. Ядронинг юқориги қисмида, одатда, хужайранинг тўрсимон аппарати (Гольжи комплекси) жойлашади. Митохондрий эса кўпроқ хужайраларнинг ядроси атрофида ҳамда базал қисмида учрайди. Агар эпителий кўп қаватли бўлса, унда ҳар бир қаватни ташкил этувчи хужайралар тузилиши жиҳатидан бир-биридан фарқ қилади, яъни ташқи муҳитга яқин жойлашган эпителий хужайралар базал хужайраларидан анча фарқ қилиб буни терида тирноқлар, тукчалар киприкчалар ҳосил қилишга мослашиши билан тушунтириш мумкин.

Эпителий хужайраларига хос яна бир хусусият шундан иборатки, улар юқори даражада ихтисослашганлигига қарамай таркибида бўлиниш қобилиятига эга бўлган хужайралар кўп учрайди. Тўқима таркибида доим ана шундай хужайралар бўлиши, одатда, унда регенерация, яъни тикланиш жараёни жадал боришини таъминлайди. Эпителий тўқимасининг бу хусусияти организмнинг ташқи муҳит билан бевосита боғлиқ қисмлари ташқаридан кўплаб механик химиявий ва бошқа таъсирга учрашида жуда муҳим вазифани ўтайди.

Шундай қилиб, терининг эпидермис қаватида организмнинг бутун умри мобайнида борадиган *физиологик регенерация* жараёнидан ташқари, *репаратив регенерация*, яъни ҳар хил механик таъсир (операция, ўқ, снаряд парчалари тегиши) натижасида яхлитлиги бузилган тўқимада содир бўладиган тикланиш жараёни ҳам ниҳоятда кучли боради. Унинг бу хусусияти жуда узоқ даврни ўз ичига олган эволюция жараёнида таркиб топгандир. Бинобарин регенерация хужайраларнинг қисқа вақт ичида кўпая олиши натижасидир. Тўқима мазкур хужайраларга қанча бой бўлса унинг жароҳати шунча тез битади. Бироқ бу ўринда шуни айтиб ўтиш керакки, без тўқималари эпителий ҳисобланса ҳам уларнинг жароҳати битиши нисбатан қийин бўлади.

9- Эпителий тўқимаси хужайраларининг махсус структуралари

Организмнинг тарихий ривожланиши даврида турли физиологик вазифаларни бажаришга мослашиш натижасида хужайралар шаклини ва ички тузилишини морфологик жиҳатдан унга мувофиқ равишда ўзгартиради, деб юқорида айтиб ўтилган эди. Бундай ўзгаришларни организмнинг ҳар хил қисмларида учрайдиган эпителий хужайраларида яхши кўриш мумкин. Бу хужайраларнинг кўпчилигида турлича махсус структуралар ҳосил бўлган. Булар хужайра цитоплазмасининг дифференциацияланиши (табақаланиши) натижасида пайдо бўлиб, ўзига хос физиологик вазифаларни бажаришга мослашган. Эпителий тўқимаси хужайраларида учрайдиган бундай махсус структураларга: микроворсинкалар, кўприкчалар, хивчинлар,

патсимон ўсимталар ва танофибриллалар киради.

Микроворсинкалар—майда цитоплазматик ўсимта бўлиб, хужайранинг апикал қисми юзасида жойлашган, шакли цилиндрсимон учи юмолоқ, яъни гумбазсимон бўлади. Ҳар бир хужайрада бундай микроворсинкаларнинг сони 1000 тага яқин бўлади. Уларнинг узунлиги тахминан 1,1 мм диаметри 0.1 мкм га тенг. Ҳар хил хужайраларда турлича узунликда ва турлича сонда бўлади. Уларни фақат электрон микроскопда кузатиш мумкин. Ичак эпителийси микроворсинкалари йиғиндиси сўрувчи *жсиак ёки кутикулани* ҳосил қилади. Микроворсинкалар асосан жадал равишда сўриши керак бўлган органларнинг эпителий юзаларини (ичак буйрак каналлари юзаларини) қоплаб туради. Меъдада парчаланган овқат моддалари ичакларга тушганида микроворсинкалар текисланиб ёзилади, натижада уларнинг сўриш юзаси 30 бараваргача катталашади. Овқат моддалари қон томирларга сўрилганидан кейин ворсинкалар яна ўз ҳолатига қайтади ва аввалги ҳажмини эгаллайди. Ичак эпителийсининг 1 мм² юзасида 2-10⁸ та микроворсинка бўлади. Ҳар қайси микроворсинка ичида субмикроскопик каналчалар бор. Бу каналчалар фақат микроворсинкаларнинг озиқ моддаларни сўриш юзасининг кенгайишини таъминламай, балки уларнинг ўзига хос «ғоваклигини» ҳам таъминлайди.

Бундан ташқари, микроворсинкалар бағрида овқатнинг етарли даражада парчалаб сўрилишини таъминлайдиган айрим ферментлар бўлиб, улар мураккаб бирикмаларни парчалаб оддий бирикмаларга айлантиради. Натижада етарли даражада парчаланган овқат хужайра мембраналаридан бемалол ўтиб, қон томирларга тушади. Микроворсинкаларнинг яна бир хусусияти парчаланмайдиган ва организм учун керак бўлмаган айрим микроорганизмларни қонга ўтказмайди, яъни у тўсиқ (барьер) вазифасини ҳам ўтайди. Бундай эпителий бир қаватли, бир қаторли *цилиндрсимон микроворсинкали эпителий* дейилади.

Киприкчалар ташқи кўрниишидан майда тукчаларга ўхшаган бўлиб, тебранувчи эпителий хужайраларининг апикал қисми юзасини қоплаб туради. Уларнинг сони 250–300 тага етади. Киприкчалар худди протоплазматик ўсимталарга ўхшаб, ташқи томондан хужайра апикал қисмидаги мембрана билан қопланган бўлади. Киприкчалар ўзига хос морфологик тузилишга эга. Уларнинг кўндаланг кесими микроскопда кўрилганда марказида бир жуфт, периферик қисмида эса 9 жуфт микронайчалар борлиги аниқланган. Электронмикроскоп ёрдамида ўрганилганда улар хужайра цитоплазмасининг апикал қисмида жойлашган базал таначалар билан бевосита туташганлиги маълум бўлди. Киприкчаларнинг узунлиги бўйлаб микронайчалар ўтган бўлиб, улар кўндаланг кесимининг ўлчами 200–250 А ни ташкил қилади. Микронайчаларнинг иккитаси одатда киприкчанинг ўртасида, қолган тўққиз жуфти чекка қисмида жойлашган бўлади. Айрим умуртқасиз ва тубан ҳайвонларда базал тангачалар толачалар ҳосил қилиб, улар йиғиндиси эпителий хужайра цитоплазмасининг ички қисмида ҳилпилловчи киприкчалар илдизини ҳосил қилади. Одатда, киприкчалар узлуксиз тез ҳаракатланиб туради. Киприкчаларнинг ана шу ҳаракати—тебраниш хусусияти туфайли улар бир қаватли кўп қаторли *киприкли, призмасимон ёки ҳилпилловчи эпителий* дейилади. Киприкчаларнинг асосий вазифаси: нафас йўлларидаги ҳавони тозалаб, илтиб беришдан ҳаво билан кирган ёт зарраларни тутиб қолишдан иборат. Улар узлуксиз ҳаракатланиб туриши туфайли эпителий юзасига чиқиб турган суяк

моддалар бир томонга оқади. Жинсий йўлларда эса жинсий хужайраларнинг ҳаракатини таъминлайди.

Хивчинлар айрим умуртқасиз ҳайвонлардан игнатанлилар, елка оёқлилар ва бош скелетсизларнинг овқат ҳазм қилиш системаси эпителийсини ташкил этувчи хужайраларнинг апикал юзасида биттадан ўсимтаси бўлиб, бу эпителий бир қаватли, бир қаторли *хивчинли призмасимон эпителий* деб юритилади. Юқори табақаланган умуртқали ҳайвонларнинг сперматозоидининг ҳаракат органи ҳам хивчинларга киради. Хивчинларнинг ўзига хос вазифасига қарамасдан, морфологик тузилиши киприкчаларга ўхшайди. Эпителий киприкчалари ҳамда хивчинларининг кўндаланг кесими электрон микроскопда анча яхши ўрганилган. Натижада улар таркибида аденозинтрифосфатаза ферменти кўп бўлиши аниқланган. Маълумки, бу фермент умуртқали ҳайвонларнинг мускул толаларида кўп учрайди ва уларнинг қисқаришини таъминлайди. Албатта, сперматозоид хужайраларнинг ҳаракати фақат аденозинтрифосфатаза ферментига боғлиқ бўлмасдан балки бошқа комплекс таъсирга ҳам боғлиқ. Масалан, сперма суюқлиги таркибидаги моддалар шундай таъсир кўрсатади. Хивчинлар қайси ҳайвонда қаерида бўлмасин, улар киприкчалар билан бир хил тузилган бўлади.

Агар ичак эпителийси элементлари қиёсий ўрганиладиган бўлса, айтишимиз мумкинки ҳаракатланмайдиган ковакичли ҳайвонларнинг овқат ҳазм қилиш йули эпителийсининг хужайралари икки хил тузилган бўлади, баъзиларининг хужайралари баланд бўлиб, хивчинлари бўлади бошқаларининг хужайралари пастроқ бўлиб, уларнинг ҳам хивчини бўлади, аммо шу билан бирга ички секретор киритмалар билан тўла бўлади. Бўйи баланд хужайралар сўришни ва хужайра ички ҳазмини амалга оширса, бўйи пастроқ хужайралар секретор вазифасини ўтайди. Бошқа хил ковакичли чувалчангларнинг ички эпителийси киприккли. Бинобарин, турли хил чувалчанглар синфига мансуб ҳайвонларнинг сўрувчи эпителийси бир-биридан шу тариқа бир оз фарқ қилади.

Патли эпителий судралиб юрувчилар ва айрим қушлар (сувда сузиб юрувчилар ва баъзи кундузи ҳаёт кечирадиган йирқич қушлар бунга кирмайди) кўзи пириллаш пардасининг ички томонини қопловчи эпителийнинг апикал қисмида жойлашган. У кўзнинг шох (мугуз) пардасини муттасил тозалаб туради. Бунга бир қаватли, кўп қаторли *призмасимон патли эпителий* дейилади.

Тонофибриллалар эпителий хужайраси цитоплазмасининг табақаланиши жараёнида ҳосил бўладиган ўзига хос элемент. Ҳар бир тонофибрилланинг диаметри 60–150 А га тенг бўлиб, жуда майда кератиндан ташкил топган *тинофиламент*, яъни *протонофибрилла* толачаларидан иборат. Ҳозирги замон текширишлар шуни кўрсатдики, тонофибриллалар ёнма-ён турган хужайралар мембранасига тутшиб туради, лекин бир хужайрадан иккинчи бир хужайра цитоплазмасига ўтмайди. У эпителий хужайра ва тўқимани мустаҳкамлашда актив иштирок этади.

10- Эпителий тўқимасининг классификацияси

Демак тўқималар организмларнинг узок эволюцияси жараёнида дивергенция йўли билан бир-биридан ажраб, бўлиниб ихтисослашиб борган. Натижада тўқималар тўри пайдо бўлган. Вақт ўтиши билан организмлар билан бир қаторда тўқималар тури ҳам ўз ичида бўлиниб, табақаланиб, янги ихтисосга эга бўлган

тўқималар пайдо бўлган. Эпителий тўқимаси ҳам ана шундай «ўз ичида» бўлиниб, ихтисослашиб борган тўқимадир. Шу жиҳатдан олиб қараганда эпителий одам ва ҳайвонлар организмнинг кўп қисмига тарқалиб, морфологик тузилиши ва қайса органни қоплаб туриши жиҳатдан ҳар хил физиологик вазифаларни бажарадиган бўлган. Масалан, тери эпителийси ташқи муҳит билан бевосита боғлиқ бўлиб, ташқаридан бўладиган таъсирдан организмни сақлаб туриш, яъни ҳимоя қилиш вазифасини бажаришга мослашган. Овқат ҳазм қилиш системасини қоплаб турувчи эпителий эса организм трофикасини таъминлайди.

Шундай қилиб, эпителий тўқимасининг ўзига хос тузилиши ва вазифаси методик нуқтаи назардан бир неча хил классификацияларнинг келиб чиқишига сабаб бўлган. Ҳозирги вақтда қўлланиладиган ана шундай классификациялардан асосийси учта: 1) морфологик, 2) физиологик ва 3) генетик классификациядир.

Морфологик классификация

Морфологик классификацияда эпителий тўқимаси ҳужайраларининг шакли, тузилиши ва қаватлар ҳосил қилиши асос қилиб олинган ҳозирги вақтда эпителий тўқима ҳужайраларининг микроскопик препаратларини ўрганишда ва ўқишда асосан морфологик классификациядан фойдаланиб келинмоқда, чунки бу классификацияда эпителийнинг тузилишига хос барча хусусиятлар эътиборга олинган бўлиб, бунда гистологик препаратлар осон кўринади ва ўрганилади. Шу билан бирга тўқиманинг морфофункционал тасвири яхши ёритиб берилади. Шунини эътиборга олиб биз ҳам эпителий тўқимадан олинган гистологик препаратларни кўриш ва ўрганишда асосан шу классификациядан фойдаланамиз (қуйидаги схемага эътибор беринг).

Эпителий тўқимаси, юқорида айтиб ўтилганидек морфологик тузилиши жиҳатидан иккита йирик гуруҳга: бир қаватли ва кўп қаватли эпителийга бўлинади.

Бир қаватли эпителий. Бу эпителийда барча ҳужайраларнинг пастки базал қисмлари базал мембрана билан бевосита

Эпителий тўқимаси ҳужайраларининг шакли ва қаватларининг ифодаланиши

Бир қаватли эпителий				Кўп қаватли эпителий		
Бир қаватли бир қаторли			Бир қаватли кўп қаторли	Мугузла надиган	Мугузланма йдиган	Ўзгарувчан
1. Бир қаторли ясси эпителий	1. Бир қаторли кубсимон эпителий	1. Бир қаторли цилиндрсимон эпителий	1. Цилиндрсимон киприкли эпителий	1. Мугузла надиган ясси эпителий	1. Мугузланма йдиган ясси эпителий	1. Ўзгарувчан эпителий
2. Киприкли ясси эпителий	2. Бир қаторли кубсимон микроворсинкали эпителий	2. Бир қаторли микроворсинкали цилиндрсимон	2. Хивчинли эпителий		2. Мугузланма йдиган кубсимон эпителий	

		эпителий				
3. эпителиал мускул ясси эпителийси	3. Бир қаторли кубсимон киприкли эпителий	3. Бир қаторли цилиндрсимон эпителий	3. Патли эпителий		3. Мугузланмайдиган призмасимон эпителий	
		4. Бир қаторли хивчинли цилиндрсимон эпителий				
		5. Бир қаторли микроворсинкали чукур жойлашган цилиндрсимон эпителий				

туташган бўлиб, бир қатор жойлашган бир қават ҳужайралардан иборат эпителийни ташкил қилади.

Организмнинг айрим жойларида (ичакларда, нафас олиш системаси эпителийсида) учрайдиган бундай эпителий ҳужайралари орасида бўйи-бўйига тенг бир ҳужайрали (кадоксимон) без ҳужайралари ҳам учрайди. Бир қаватли эпителий ўз навбатида яна иккига: бир қаторли ва кўп қаторлига бўлинади.

Бир қаватли бир қаторли эпителий ҳужайраси базал мембранага туташган бўлиб, юқоридаги эркин яъни *апикал* қисми ташқи муҳит билан боғлиқ бўлади. Шу билан бирга бу эпителий ҳужайралари, одатда бир хил ўлчамда бўлиб, уларнинг ядроси бир қатор бўлиб жойлашади, айримларида эса ядро ҳужайранинг базал қисмига силжиган бўлади.

Бир қаватли кўп қаторли эпителийда ҳам ҳужайраларнинг базал қисмлари базал мембрана билан туташган, лекин ҳужайраларнинг бўйи -ҳар хил, яъни баланд-паст бўлади. Фақат бўйи узун ҳужайраларнинг апикал қисмлари тўқима юзасига етиб чиққан бўлиб, қолганлариники ораликда қолиб кетади. Натижада уларнинг учи тўқима юзасигача ўсиб чиқмайди. Шунинг учун уларнинг ядроси бир текис жойлашмаган бўлади.

Эпителий ҳужайралари шаклига қараб қуйидагича бўлинади: *ясси шаклдаги эпителий* ҳужайрасининг бўйи энидан анча кичик бўлади. Кубсимон ҳужайранинг бўйи энига тенг бўлади, *цилиндрсимон* ёки *юқори призмасимон* ҳужайранинг бўйи энидан анча узун бўлади.

Кўп қаватли эпителий. Эпителий тўқимаси ҳужайралари организмнинг айрим қисмларида бир неча қаватни ташкил этган, бунини *кўп қаватли эпителий* деб

юрителиди. Кўп қаватли эпителий бир неча қават, шакли ҳар хил ҳужайралардан ташкил топган бўлиб, энг пастки қаватни ташкил этувчи ҳужайраларгина базал мембрана билан туташган бўлади. Юқори қаватдаги ҳужайралар эса мембрана билан туташмайди. Бу эпителий бир неча қават ҳужайралардан ташкил топган бўлиб базал мембрана билан энг биринчи қават ҳужайралари орқали тутшиб туради, юқори қаватдагилари эса туташмайди. Бу эпителий бир неча хил бўлиб, таркибидаги қаватларни ташкил этувчи ҳужайралар кубсимон, ўсимтали ва цилиндрсимон бўлишига қарамасдан, тўқима энг устки қаватини қоплаб турувчи ҳужайраларнинг шаклига қараб номланади. Масалан, тўқиманинг устки қаватини ясси эпителий қоплаб турган бўлса, уни *кўп қаватли ясси эпителий* дейилади. Кўп қаватли эпителий умуртқали ҳайвонларда мугузланадиган ва мугузланмайдиган ҳолда учрайди. Эпителий ҳужайралари мугуз қават, яъни тангача ҳосил қилиш хусусиятига эга бўлиб, тўқимада шу қатлам ҳосил бўлса, унда бундай тўқима *кўпқаватли мугузланадиган эпителий* дейилади. Бинобарин, ҳужайраларда мугузланиш хусусияти бўлмаса, яъни мугуз қавати бўлмаса бундай эпителий *кўп қаватли мугузланмайдиган эпителий* дейилади.

Шуни айтиб ўтиш керакки, эпителий тўқимасининг морфологик классификацияси ҳали маромига етмаган бўлиб, умуртқали ва умуртқасиз ҳайвонларнинг мазкур тўқималарини янада чуқурроқ ўрганиб, унга ўзгартиришлар киритиш ва тўлдириш керак бўлади.

Мазкур классификациянинг афзаллиги шундаки, тўқима қаватлари ва уларни ташкил этувчи ҳужайралар препаратда яхши кўринади. Масалан, ясси, кубсимон, призмасимон ҳужайра шакллари ёки кўп қаторли ҳамда кўп қаватли эпителий ҳужайраларини осон аниқлаш мумкин.

Маълумки, организмдаги айрим эпителий ҳужайралари актив фаолияти жараёнида шаклини ўзгартириб туради яъни бир шаклдан иккинчи шаклга ўтади (эпителийнинг морфологик классификациясини тузишда мана шу хусусияти ҳам назарга олинган). Масалан, умуртқалиларда сийдик қобиғининг ички юзасини қоплаб турувчи эпителий ҳужайралари шаклини доим ўзгартириб туради. Бу албатта физиологик ҳолат қовуқ бўш бўлганида ҳужайралар кубсимон шаклда бўлса, ичига суюқлик–сийдик йиғилиши билан аста-секин тортилиб бориб, ясси ҳужайра шаклига киради. Қовуқ бўшаб кичик тортганида эпителий ҳужайралари яна дастлабки ҳолатига қайтади ва яна кубсимон шаклга киради. Шунинг учун бундай эпителий ўзгарувчан эпителий деб аталади.

Физиологик классификация

Маълумки, эпителий тўқимасининг ҳужайралари умуртқали ва умуртқасиз ҳайвонларда кенг тарқалган бўлиб, организмнинг турли қисмларида учрайди ва ўзига хос физиологик вазифани бажаради. Физиологик классификацияда ҳужайралар шаклига қараб эмас, балки бажарадиган вазифасига қараб белгиланади. Масалан, қопловчн эпителий, ичак эпителийси, киприкли эпителий айириш ва таносил органлари эпителийси, без эпителийси ва ҳоказо. Шуни айтиб ўтиш керакки, эпителий тўқима бажарадиган вазифасига қараб классификацияланса, унда схема жуда мураккабланиб кетади, чунки айириш органлари эпителийсининг ўзи бир неча хил бўлиб турлича вазифаларни бажаради ёки безларни олсак уларнинг вазифаси ҳам ҳар хил, яъни таркиби ҳар хил секрет ва гормонлар ишлаб чиқаради.

Эпителый тўқимаси хужайраларининг вазифаси умуман олганда қуйидагича таърифланади:

1. Қопловчи эпителий–тери, сероз парда эпителийси. Бунга чиқарув каналчалари деворини қопловчи эпителий; плевра, перикард эпителийси, организм ички бўшлиқларининг деворини қоплайдиган эпителий киради.

2. Ичак эпителийси бутун организм трофикасини таъминлайди, физиологик вазифасига кўра ўзига хос морфологик тузилишга эга.

3. Киприкли ёки ҳилпилловчи эпителий.

4. Айириш органлари эпителийси.

5. Таносил органлари эпителийси.

6. Без эпителийси.

Генетик классификация

Организмнинг эмбрионал ривожланиши даврида қайси эмбрион варақларидан яъни эктодерма, энтодерма ёки мезодермадан келиб чиқишига қараб эпителий уч гуруҳга бўлинади. Бу классификацияни Н. Г. Хлопин аниқ экспериментал материалларга асосланиб тузган.

1. Эктодермадан ҳосил бўладиган эпителий. Бунга тери эпителийси тер безлари эпителийси, оғиз бўшлиғи эпителийси, сўлак безлари эпителийси киради.

2 Энтодермадан ҳосил бўладиган эпителий. У одатда, бир қаватдан иборат бўлиб яхши кутбланган бўлади. Сўриш хусусиятига эга бўлганлиги учун ҳам организм трофикасини таъминлашда иштирок этади. Юқорида айтиб ўтилганидек у организм учун керак бўлмаган ёт моддаларни (заррачаларни) тутиб қолиш билан ҳимоя вазифасини ҳам бажаради. Айримлари эса секрет ишлаб чиқаради.

3. Мезодермадан одатда, бир қанча эпителий ҳосил бўлади. Улар турлича вазифаларни бажариб, ўзига хос тузилишга эга бўлади. Одатда, қуйидагича гуруҳга бўлиб ўрганилади: 1) таносил органлари эпителийси; 2) айириш органлари эпителийси; 3) мезотелий. Бундай бўлишига сабаб мезодерма организмнинг эмбрионал ривожланиш даврида филогенетик жиҳатдан мустақил, кам табақаланган хужайра гуруҳларидан ҳосил бўлиб, ундан ҳар хил вазифаларни бажарувчи ва ўзига хос тузилган эпителий тарқалади.

4. Эпендима–глиал эпителий. Орқа мия ўзагининг ички юзасини қоплаб туради (эпендима).

5. Эндотелий (мезенхима). Бу ўринда шуни айтиб ўтиш керакки, улардан охириги иккитаси организмда қоплаб турувчи вазифани бажарса ҳам кейинги вақтларда уларни эпителий тўқимасига қўшиб ўрганилмайдиган бўлинди. Сабаби орқа мия канали ва мия қоринчалари деворини қоплаб турувчи эпендима нерв тўқимаси билан, қон томирининг ички деворини қоплаб турувчи эндотелий эса бириктирувчи тўқима билан қўшиб ўрганилади.

11-§. Эпителийнинг турлари, уларнинг жойлашиши ва вазифаси

Эпителий тўқимасининг классификациясидан маълум бўлдики мазкур тўқима тузилиши, функционал хусусиятлари, келиб чиқиши, ташки ва ички михитга нисбатан жойлашиши янгиланиб туриши ва бошқа шунга ўхшаш жиҳатлари билан бир неча турларга, кенжа турларга бўлинади. Шу принципга асосланиб, эпителий тўқимасининг қаватлари ва қаторларини ҳамда уларнинг ички бўлинишини назарга олган ҳолда морфологик классификация бўйича кўриб чиқамиз (6-расм).

Бир қаватли эпителий

Эпителийнинг бу тури ҳам ўз навбатида бир неча хилларга бўлинади ва ҳар қайсиси ўзига хос физиологик вазифани бажаради ва ўзига хос морфологик тузилишга эга бўлади; одам ва ҳайвонларнинг турли органларида учраган ва шу органлар юзасини қоплаб туради.

Бир қаватли эпителий ҳужайраларининг барчасига хос хусусиятлардан бири уларнинг базал мембрана устида жойлашиб, у билан бевосита туташган бўлиши ва ўз трофикасини таъминлашидир. Юқориги эркин юзалари эса бажарадиган вазифасига қараб турлича дифференциалланган, яъни ўзига хос морфологик тузилишга эга бўлади. Бу эпителий ҳужайраларининг шаклига кўра ясси, кубсимон, цилиндрсимон (призмасимон) бўлади. Уларнинг ядроси бир хил текисликда, яъни бир қаторда жойлашади. Шунга асосланиб, уни бир қаторли эпителий дейилади. Агар бир қаватли эпителий ҳар хил шаклда бўлиб, ядролари ҳар хил текисликда, яъни ҳар хил қаторда жойлашса, уни *кўп қаторли эпителий* дейилади.

Бир қаватли бир қаторли ясси эпителий (мезотелий). Бу эпителий сут эмизувчи ҳайвонлар ва одам ўпка пуфакчалари, сероз бўшлиқлари деворининг плевра пардаси ҳамда юрак халтаси юзасини, чарви ва қорин пардасининг висцерал ҳамда париетал варақларини қоплаб туради. Мезотелий номи организмнинг эмбрионал ривожланиши даврида эмбрионнинг мезодерма варақаларидан ҳосил бўлганлигига қараб берилган, Сут эмизувчи ҳайвонлар ва одамда учрайдиган бир қаторли ясси эпителий (мезотелий)нинг бошқа эпителийлардан фарқи унинг аксарияти ташқи муҳит билан боғлиқ бўлган органлар юзасини қоплаб туришидадир. Тубан ҳайвонларда эса (масалан, ланцетникда) эмбрион ривожланишининг бошланғич давларида ҳосил бўладиган иккиламчи бўшлиқ деворини қоплаб турувчи бир қаторли эпителий ташқи муҳит билан боғлиқ бўлади.

Хордали тубан ҳайвонлар мезотелийсининг ҳужайралари морфологик тузилишига кўра бошқалардан фарқ қилади. Ҳужайранинг апикал қисмида киприкчалари бўлиб, аниқ қутбланган табақаланиш хусусиятига эга бошқа ҳужайралар билан мустаҳкам боғланиб туради. Организмнинг тарихан ривожланиши даврида табиатнинг экологик таъсирида сутэмизувчи ҳайвонлар ва одамда мезотелий ташқи муҳит билан боғланмай қўяди ва ўз вазифасини ўзгартиради. Мезотелий билан ташқи муҳит ўртасида бевосита моддалар алмашинуви жараёни кечмайди. Лекин иккиламчи бўшлиқдаги тўқима суюқлиги билан мезотелий остидаги бириктирувчи тўқима таркибидаги қон томирлар ўртасидаги моддалар алмашинуви жараёни мезотелий орқали содир бўлади. Демак мезотелий организмда моддалар алмашинуви жараёнида бевосита иштирок этади, дейиш мумкин. Бундан ташқари, мезотелий организм трофикасида иштирок этиши билан бирга органларнинг ташқи ва ички юзасини қоплаб, силлиқ юзаларини ҳосил қилиб тураркан, уларнинг актив ҳаракатини ҳам таъминлайди. Бинобарин, ҳаракатланиб турган органларнинг шаклланишида бўладиган жароҳатланишдан сақлаб туради; кўкрак қафаси билан қорин бўшлиғидаги органлар орасида пай ҳосил бўлишига йўл қўймайди. Ўзи шикастланганда йиртилиши ва кесилиши мумкин. Бундай ҳолларда кесилган ёки йиртилган жойларида бириктирувчи тўқима ўсиб чиқади.

Мезотелийни ташкил этувчи ҳужайралар сут эмизувчи ҳайвонларда ва одамда одатда ясси тузилган бўлиб, гистологик препаратларда юқори томондан яхши

кўринади. Хужайраларнинг бўйи жуда паст, юқоридан кўриниши юмалоқ ёки овалсимон бўлишига қарамай полигонал шаклда, яъний четлари нотекис, узун-қисқа ўсимталар ҳосил қилган бўлади. Айрим ички органлар, яъни жигар, талоқ, тухумдон устини қоплаб турувчи мезотелий хужайралари кубсимон шаклда бўлиши мумкин.

Мезотелий хужайралари кумуш тузини сингдириш хусусиятига эга. Шу сабабли мазкур бўёқ билан яхши бўялади. Бинобарин, кумуш тузи билан бўялган мезотелий хужайраларининг ўзи ва унинг четлари гистологик препаратда яхши кўринади ва ён атрофдаги хужайралардан аниқ ажралиб туради.

Кўндаланг кесилган препаратларда мезотелий хужайралари остида бир йўналишда жойлашган базал мембрана яхши кўриниб туради. Хужайра одатда, битта, лекин айрим вақтларда 2–3 та ядроли бўлиши мумкин. Хужайранинг ядро жойлашган жойи баландроқ бўлади. Мезотелий хужайралари электрон микроскопда кўрилганида хужайранинг апикал қисмида протоплазматик ўсимталар, яъни ворсиналар кўзга ташланади. Ворсинкаларнинг сони ичак эпителийси ворсинкаларининг сонига нисбатан кам бўйи ҳам калта бўлади. Бу ердаги ворсиналарнинг узунлиги тахминан 1,5–3 мк бўлса диаметри 350–670 мк ни ташкил этади. Уларнинг асосий вазифаси тўқималарнинг сўриш юзасини катталаштиришдан иборат. Мезотелий хужайралари ҳам ён томонларида бир-бирини мустаҳкам туташтириб турувчи демосомаларга эга. Базал қисмида қалинлиги 500 А га тенг базал мембрана ётади. Цитоплазма қисмида деярли ҳамма хужайра органоидлари учрайди. Митохондрий, эндоплазматик тўр, эргостопазма, Гольжн комплекси ва пиноцитоз вакуолли органоидлар яхши кўринади.

Мезотелий хужайралари ҳар хил таъсир туфайли ёки шамоллаганда кўпайиш хусусиятига эга, натижада хужайралар бир-бирига нисбатан тортилиб, уларнинг ораларида ҳар хил тешикчалар пайдо бўла бошлайди, буларга *стоматозлар* дейилади. Мазкур тешикчалар орқали фагоцитлар бириктирувчи тўқимадан мезотелий юзасига ўтиб, организмни ҳимоя қилган. Шу йўл билан организм бўшлиқлари билан тўқималар ўртасида ҳимоя тўсиғи ҳосил бўлади.

Киприкли ясси эпителий (мезотелий). Бу эпителий асосан тубан ҳайвонлар организмда учрайди. Уларда мезотелий ясси кубсимон, цилиндрсимон бўлади. Хужайра юзасини майда тукчалар–киприкчалар қоплаган бўлиб уларга *киприкли ясси эпителий* дейилади. Бу эпителий тубан ҳайвонларда қопловчи эпителий вазифасини ўтаб, умуртқалиларда бундай хусусиятини йўқотади. Масалан, тўғарак оғизлиларда мезотелий хужайралари цилиндрсимон бўлса, амфибияларда ясси ёки кубсимон бўлади. Рептилия ва қушларда эса мезотелий хужайралари киприкчаларини йўқотган бўлади ва асосан ясси шаклда учрайди.

Эпителиал-мускул ясси эпителий (миоэпителий). Тўқиманинг бу хужайралари ўзига хос морфологик тузилишга эга. Бу хужайралар цитоплазмасининг базал қисмида миофибриллалар жойлашган бўлиб, уларни *эпителиал-мускул ясси эпителийси* ёки *миоэпителий* дейилади. Миоэпителий тубан ҳайвонлар–пукакчилар, ковакиччилар ва пардалилар устини қоплаб туради. Кўпчилик умуртқали тубан ҳайвонларда ички бўшлиқлар, одатда қорин ва плевра бушлиқларига бўлинмайди. Умумий целом бўшлиғидан фақат перикард ажралиб туради.

Целом бўшлиғи бўлган умуртқасиз ҳайвонлар (аннелидлар, моллюскалар. Бурғмоёқчилар ва игнатанлиларнинг иккиламчи бўшлиқлари юзасини ҳам

мезотелий қоплаб туради. Рептилия ва кушларда ҳам мезотглий хужайралари кубсимон бўлиб кипикчалари бўлмайди.

Мезотелий регенерацияси ва унинг янгилашиб туриши

Мезотелий хужайралари физиологик ва реператив регенерацияланиш хусусиятига эга.

Физиологик регенерация. Бу регенерацияда ўз вазифасини ўтиб бўлган хужайралар дегенератив ҳолатга учрайди ва аста-секин ён томонлардаги хужайралардан ва базал мембранадан ажралиб, бўшлиқларга тушиб туради. Уларнинг ўрнини бўлиниш хусусиятига эга бўлган ён хужайралар тўлдириб боради. Физиологик регенерация жараёнида ён хужайра ва базал мембранада ҳеч қандай патологик ўзгариш содир бўлмайди.

Реператив регенерация, одатда тўқималар жароҳатланганидан, масалан, операциядан сўнг содир бўлади. Бунда жароҳатланган ҳамма хужайралар тўқимадан ажралиб тушади. *Фақат* яшаш қобиляти сақланиб қолган хужайраларгина қолади. Сўнг тўқиманинг жароҳатланган, яъни бўшаб қолган жойини атрофидаги соғлом хужайралар митоз йўли билан тез кўпайиб тўлдириб туради. Шу йўл билан тўқима яна бутунлигини тиклаб боради.

Мезотелийнинг қиёсий гистологик элементлари

Юқорида мезотелийнинг турлари, шакллари ва жойлашган ўрни ҳақида тўхталиб ўтганимизда маълум бўлдики, бир органда бўладиган мезотелий шакллари иккинчи бир органда учрамаслиги мумкин экан. Бу мезотелийларнинг бажарган вазифаларига асосланб табақаланиш (мослашиш) хусусиятидир. Худди шунинг сингари, тузилишига кўра бир ҳайвонда учрайдиган мезотелий иккинчи бир ҳайвонда учрамаслиги мумкин. Чунончи, тўғарак оғизлиларда ҳилпилловчи цилиндрсимон эпителий бўлиб, ясси ёки кубсимон эпителий бўлмайди, амфибияларда ясси ёки кубсимон эпителий бўлади, ҳилпилловчи цилиндрсимон эпителий бўлмайди. Урғочи бақада бор эпителий тури эркагида бўлмаслиги мумкин. Масалан, урғочи бақанинг целомик турларида ҳилпилловчи кубсимон мезотелий бир қатор оролчалар ҳосил қилиб жонлашади, эркагиникида бўлмайди. Бу ўринда балки киприкли эпителийлар мезотелийга мансуб эмасдир, улар тухум йўлларида келиб қолган хужайралардир. Бир тўқима чегарасининг иккинчи хил тўқима чегарасига ўтиб кетиши туфайли бир хил тўқима бошқа бир хил тўқима орасига ўтиб қолиш ҳодисасини 1908 йилдаёқ В. М. Шимкевич *меторизис* деб атаган эди.

Меторизис ҳодисасини эмбриондаги эктодерма билан энтодерма ўртасидаги чегаранинг кўшилиб кетишида ҳам, тери ва ичак эпителийсига мансуб тўқималарнинг овқат ҳазм қилиш найида пайдо бўлиб қолишида ҳам, жинсий йўллардаги эктодерма билан мезодерма чегараларининг бир-бирига ўтиб кетишида ҳам кўриш мумкин. Рептилия билан кушлар мезотелий эпителийсида яссилари бўлиб киприкли мезотелий бўлмайди. Сутэмизувчиларнинг эпителийда бир қаватли ясси мезотелий бўлади. Мезотелийлар хужайраларининг шакли уларнинг чўзилиш даражасига қараб ўзгаради. Масалан, ядронинг чўзилмаган нормал ҳолатида хужайранинг ядро жойлашган жойи, ядросиз периферик қисмига нисбатан энидан баландроқ яъни бўйдор бўлади. Хужайра чўзилганда эса ядро ҳам яссилаинб, ядроли ва ядросиз қисмлари яссиланади.

Бир қаторли кубсимон эпителий. Бу эпителий сут эмизувчи ҳайвонлар ва одам

буйрак каналчаларининг девори), жигар ҳамда ташқи секреция безларининг ўрта диаметрдаги чиқарув каналчалари (меъда ости бези, сўлак ва сут безлари)нинг ички юзаларини қоплаб туради. Улар ички секреция безларидан қалқонсимон безнинг вазифаси нормал ҳолатда бўлганда, улардан ташқари тухумдонда, ўпка бронхларининг охирги майда тармоқлари–бронхиолаларнинг деворида, яъни 1-3 тартибли респиратор бронхиолалар деворида учрайди.

Кубсимон эпителий дейилишига сабаб ҳужайранинг эни бўйига тенг бўлиб, куб шаклини эслатадн. Ядрози, одатда, битта бўлиб, у ҳужайра марказида жойлашади. Бундан ташқари, бир қаторли кубсимон эпителий сут безлари, буйрак каналчалари, сийдик ажратиш йўллариининг ички юзасини қоплаб туради. Бу ҳужайраларнинг апикал қисмида майда ворсиналар бўлиб, уларга *бир қаватли бир қаторли ворсинали кубсимон эпителий* дейилади.

Буйрак каналчаларидаги бу эпителий ҳақиқий сийдик ҳосил бўлишида иштирок этади. Масалан, у бирламчн сийдик таркибидаги организм учун керак моддаларнинг (сув, ҳар хил тузлар ва қанд моддасининг) қайтадан яна қонга сўрилишини таъминлайди. Бундан ташқари, организмда диаметри кичик бронхларнинг ички юзасини қоплаб турувчи эпителий бўлиб, уни *бир қаватли бир қаторли киприкли кубсимон эпителий* дейилади. Бу хилдаги эпителий, шунингдек сувда ва қуруқликда яшовчи ҳайвонларнинг эмбрионал ривожланиши даврида уларнинг қопловчи эпителий тўқимасини ҳам ташкил этади. Киприкли кубсимон эпителий ҳужайраларининг эркин юзалари, одатда, ҳилпилловчи киприкчалар билан қопланиб туради. Уларнинг асосий вазифаси нафас йўлларида ўпкага ўтадиган ҳавони чангдан тозалаш, совуқ ҳавони илтиб бериш, шунингдек қуруқ ҳавони намлаб беришдан иборат. Микроскопик тузилшига кўра, улар трахея ва йирик бронхлар деворини қоплаб турувчи кўп қаторли цилиндрсимон ҳужайра киприкчалари тузилишига ўхшаб кетади, улардан фарқли ўлароқ булар кубсимон бўлади.

Киприкли эпителий тубан ҳайвонлардан ясси чувалчанглар билан моллюскаларда ҳам учрайди. Уларнинг айирув органлари бўлган протонефридлар шохчаланган майда каналчалардан иборат бўлиб, шохчаларнинг учи ҳилпилловчи эпителий ҳужайралари билан қопланиб туради. Ҳужайра тукчалари каналча ичига қараган бўлади. Тўқималардан каналчаларга сўрилган чиқинди моддалар киприкчалар ҳаракати билан ташқарига чиқарилади. Ҳалқали чувалчангларда иккиламчи ички бўшлиқ пайдо бўлиши билан ажратиш органларининг метанефрнтларига айланади. Уларнинг учи кенг, яъни саватчасимон бўлиб, ички бўшлиққа очилади. Каналчаларнинг учлари, яъни кенгайган қисмларининг юзаси тукчалар билан қопланган. Булар ҳам чиқинди моддаларнинг ташқарига чиқарилишини таъминлайди.

Бир қаторли прнзмасимон (цилиндрсимон) эпителий ҳужайралари базал мембранада жойлашади, 6-7-8 қиррали призмага ўхшаб кетади, овалсимон ёки юмалоқ шаклдаги битта ядрога эга. Ҳужайраларининг бўйи бир-бирига тенг бўлгани учун уларнинг ядрози ҳам бир хил текисликда, бир қатор бўлиб, ҳужайранинг базал қисмида жойлашади. Прнзмасимон (цилиндрсимон) ҳужайраларнинг бўйи энига нисбатан узун. Базал қисмлари бевосита базал мембрана билан туташган апикал қимлари эса бўшлиққа қараган бўлиб, организмда учрайдиган жойига ва бажарадиган вазифасига кўра ўзига хос морфологик тузилишга эга бўлади.

Сутэмизувчи ҳайвонларда бир қаватли цилиндрсимон эпителий меъда ва ичакларнинг ички юзаларини, ўт пуфаги, кўп хужайрали ташқи секретция безларининг йирик чиқарув каналчалари деворини, меъда ости бези, сўлак безлари, жигар ва буйрак каналчалари, бачадон ва унинг найчаси деворини қоплаб туради. Морфологик тузилишига кўра цилиндрсимон эпителий хужайралар: микроворсинкали, киприкли ва *хивчишли бўлади*.

Бир қаторли призмасимон микроворсиннали эпителий хужайралари асосан овқат ҳазм қилиш йўли деворида учрайди, яъни асосан ингичка ва йўғон ичаклар деворини қоплаб туради. Шунинг учун бу эпителийни ичак *эпителийси* ёки *сўрувчи эпителий* ҳам дейилади. Бу хужайралар цилиндрсимон, яъни бўйи энига нисбатан анча узун, кўп қиррали бўлиб, базал мембранада бир қават бўлиб жойлашган. Бундай эпителий хужайраларининг шакли бир хил бўлгани учун уларнинг ядроси ҳам бир текисда. Бир қаторда жойлашган бўлади. Ингичка ва йўғон ичакнинг макроворсинкали эпителий хужайралари орасида призмасимон шакли билан ажралиб турадиган бир хужайрали қадахсимон без хужайралари ҳам кўп миқдорда учрайди. Одатда, бу хужайраларнинг апикал қисми қисман кенгайган бўлиб, базал қисмига томон ингичкалашиб боради ва орган ташқарисидан худди хужайрани тутиб тўрувчи оёқчага ўхшаб кўринади. Унинг бу шакли қадахни эслатгани учун уни бир хужайрали *қадахсимон без* деб юритиш расм бўлган. Мазкур хужайранинг асосий вазифаси ичак бўшлиғига ўз маҳсулотини, яъни секретини чиқариб беришдан иборат. Бу билан у ичаклар деворини механик ва химиявий таъсирдан сақлайди, ичак бўшлиғида оқат маҳсулотларининг сўрилишини ва сўрилишини таъминлайди. Шундай қилиб, без секретини овқат ҳазм қилиш жараёнини таъминлашда актив иштирок этади. Ингичка ва йўғон ичакнинг эпителий хужайралари бажарадиган вазифасига қараб ўзига хос морфологик тузилишга эга. Улар сўриш вазифасига мослашиб, апикал қисмида сўриб бериш жиягини, яъни кутикуласини ҳосил қилади. Бундай хужайраларга *бир қаторли жиякли эпителий* ҳам дейилади. Ичакларда сўрилиш жараёни жадал суръатлар билан борадиган қисмларидаги жиякли эпителий хужайралари организмда муҳим вазифаларни бажаради, улар овқат сўриладиган юзани етарли даражада масалан, 25–35 барабар катталаштиради ва актив сўрилишни таъминлайди.

Жиякли эпителий ингичка ичак эпителийсида бошқа жойдагига нисбатан юқори даражада табақаланади. Жиякли хужайралар электрон микроскопда текширилганда хужайранинг апикал қисмида майда, кўп миқдорда бармоқсимон протоплазматик ўсимталардан иборат эканлиги аниқлаingan. Улар ворсиналар билан қопланган бўлиб, микроворсиннали хужайралар дейилади. Микроворсиналарнинг сони ҳар хил асосан хужайралар бўлинишидан кейинги даврга боғлиқ. Масалан, денгиз чўчқаси ички эпителийсининг янги бўлинган хужайраларида, ўрта ҳисобда, 280 га яқин бўлади. Ўлчами 1 мм² келадиган ичак юзасида 200 минг донa микроворсина учраши мумкин.

Юқори даражада табақаланган, ўз вазифасини тўла бажариш хусусиятига эга бўлган ичак хужайраларида микроворсиналар миқдори жуда кўп-мингтага яқин бўлиши мумкин. Хужайраларнинг ўрта қисмида эса ундан ҳам кўп бўлиши мумкин. Аксинча хужайраларнинг учиди кам бўлади, бу ерда хужайралар аста-секин эскириб, ўз вазифасини ўтаб бўлганидан сўнг ажралиб, ичак бўшлиғига тўкилиб

туша бошлайди. Улар ўрнини етилиб келаётган ёш хужайралар эгаллайди.

Ичак шиллиқ қаватида бўлиниш хусусиятига эга бўлган *камбий хужайралари* жойлашган. Булар бир нечта бўлиб, ичак шиллиқ қаватига ўсиб кирган бўлади. Эпителийнинг бу қисмига *крипталар* дейилади. Улар муттасил кўпайиб туриш хусусиятига эга. Бунда ҳам бўлиниш натижасида ҳосил бўлган шу хужайралар тўкилиб турадиган хужайралар ўрнини тўлдириб боради.

Кейинги йилларда электрон микроскоп ва гистохимиявий текшириш усуллари ёрдамида жиякли хужайра ва айниқса жияк таркибида ҳар хил ферментлар, яъни липаза ва фосфатаза, мукополисахаридлар топилган. Улар таъсирида ичакларда қисман парчаланган озиқ моддалар, у ерда, яъни хужайра мембранасидан ўта оладиган аминокислоталар, қанд, ёғ кислота ва бошқа моддалар тўла парчланиб қонга сўрилади.

Текширишлар шуни кўрсатадики крипталардаги бўлинишдан сўнг ҳосил бўлган хужайралар табақаланиш жараёнида активлиги ҳам кучайиб борар экан. Шундай қилиб, табақаланаётган бу хужайраларда инвертаза активлиги 31 марта, ишқорий фосфатаза 60 марта, эстераза 4 марта лейкоцинаминопептидаза 4 марта ортик активлашиб боради (Н. L. Webster, F. F. Harrison, 1969). Бу ферментлар асосан микроворсиналарни қоплаб турувчи хужайралар плазмолеммасида топилган. Уларнинг активлашиши ичаклар деворида овқат парчланишининг мураккаб жараёни кечишидан дарак беради. Микроворсиналар ичида ингичка найчалар бўлиб, уларнинг диаметри 100–200 А га тенг. Улар орқали сўрилган озиқ моддалар хужайраларга, сўнг қон томирларига ўтади. Шунини айтиб ўтиш керакки, микроворсиналар бир-бирига нисбатан ниҳоятда зич жойлашади. Улар орасига ҳеч қандай микроорганизм кира олмайди. Фақат ҳар хил касалликлар натижасида ичакнинг вазифалари бузилганда микроворсиналар ораси очилиб қолиши мумкин. Натижада улар орасига микроорганизмлар кириб, тайёр озиқ билан озиқланиши, сўнг кўпайиб қонга сўрилиши мумкин.

Бир қаторли призмасимон (цилиндрсимон) киприкли эпителий. Бундай хужайралар 6–7 қиррали призма тузилишида бўлиб, цилиндрсимон шаклга эга. Овалсимон ядроси хужайранинг базал қисмига бир оз сурилган бўлади. Бошқа призмасимон хужайралардан асосий фарқи унинг апикал қисмида майда киприкчалар бўлиб, улар доим бир томонга қараб ҳилпиллаб туришидир. Шу сабабли ҳам улар *ҳилпилловчи эпителий* ҳам дейилади. Бундай хужайралар, одатда, сутэмизувчи ҳайвонларда ва одамда бачадон найчаси ички девори билан бачадоннинг ички юзасини қоплаб туради. Бундай эпителий хужайраларининг атрофида кўпгина без хужайралари ҳам жойлашган бўлиб, уларнинг чиқарув каналчалари найча бўшлиғига очилади. Ишлаб чиқарилган секрет най бўшлиғига чиқади. Найчанинг кўприкли эпителий хужайрасининг асосий вазифаси ўз ҳаракати, яъни доимо ҳилпиллаб туриш билан най бўшлиғида уруғланган тухум хужайрани без секретини ёрдамида бачадон бўшлиғи томон суришдан иборат. Бачадонга келиб тушган уруғланган тухум хужайра бачадон бўшлиғи деворига ўрнашиб олиб, шу ерда ўзига макон топади ва ривожлана бориб эмбрионга айланади. Бинобарин, ҳомила шу тариқа дунёга келади.

Бир қаторли хивчинли призмасимон (цилиндрсимон) эпителий. Бир қаватли хивчинли цилиндрсимон эпителий қаторига цилиндрсимон шаклдаги юқори

призмасимон хужайралар киради. Уларнинг апикал қисмида битта ёки иккита хивчин бўлади. Бундай эпителий хужайралари, асосан умуртқасиз ҳайвонларнинг овқат ҳазм қилиш органларида учрайди. Ҳар хил умуртқасиз ҳайвонларда бу хужайра ҳар хил тузилган бўлади. Масалан, булутларнинг овқат ҳазм қилиш органларидаги сўрувчи эпителий, яъни гастрал хужайралар пастдан юқорига томон конус шаклида ингичкалашиб боради, апикал қисмида биттадан хивчин бўлади. Хивчинларининг вазифаси хилпиллаб озиқ моддаларни ичкарига йўналтиришдан иборат.

Ковакичлиларда ҳам овқат ҳазм қилиш органларидаги эпителий хужайралар хивчинли бўлади. Булар иккига бўлинади; бири овқат ҳазм қилишда иштирок этади, булар апикал қисмида иккитадан хивчинга эга. Иккинчиси без хужайралари қаторига киради, улар овқат ҳазм қилиш йўлига секрет ишлаб чиқаради. Без хужайраларининг апикал қисмида ҳам иккитадан хивчин бор.

Ҳозирги вақтда аниқланишича, хивчинли цилиндрсимон эпителий булутлардан ташқари, ковакичлиларда, игнатанлиларда, елкаоёқлилар ва бош склетсиз ҳайвонларда ҳам учрайди. Одамда ва умуртқали ҳайвонларда хивчинли хужайралар бу - эркак жинсий хужайралари, яъни сперматозоидлардир.

Бир қаторли чуқур жойлашган микроворсинали цилиндрсимон эпителий умуртқасиз ҳайвонлардан сўргичлилар, тасмасимон чувалчангларнинг қопловчи эпителийсида учрайди. Бу хужайра ҳам бошқа эпителий хужайраларига ўхшаб базал мембранада жойлашган бўлади. Лекин у ядро ва цитоплазмаси билан бирга тўқима остида жойлашиб, юқориси ингичкаланиб кетган қисми тўқима юзасига чиқиб кенгаяди ва микроворсиналар шаклига киради. Хужайранинг асосий қисми: ядро, цитоплазма, органоид ва хужайра киритмалари тўқима чуқурлигида жойлашган бўлади.

Ичак эпителийсининг эмбрион даври

Ичак эпителийси организм эмбрионал ривожланишининг бошланғич даврида энтодермадан ҳосил бўлади. Маълумки, эмбрионнинг 3-4 ҳафталигидан бошлаб унда ингичка ичак шакллана бошлайди. Ичакни қоплаб турган цилиндрсимон эпителий хужайраларининг юқори қисмида ингичка, нозик тузилган жияги кўринади. Бундан ташқари, хужайраларнинг асосан базал қисмида бир қатор бўлиб жойлашган ядролар ҳам кўзга ташланади. Айрим хужайралар ядроси хужайранинг апикал қисмига сурилган бўлади. Шуни айтиб ўтиш керакки, организмнинг эмбрионал ривожланиши даврида ичак эпителийси бошқа тўқималарга нисбатан жадал ривожланадн. Масалан, эмбрионнинг 5-7 мм узунликдаги ривожланиш даврида хужайралар ниҳоятда тез кўпаяди, натижада ичакларнинг ички бўшлиқлари эпителий хужайрасига тўлиб, эмбрионнинг узунлиги 16-18 мм га етганида ўз вазифасини ўтаб бўлган хужайралар аста-секин базал мембранадан ажралиб туради ва ичак бўшлиғини бўшата бошлайди. Хужайранинг мана шу ичак бўшлиғидан чиқиш жараени *реканализация* дейилади.

Реканализация, одатда, ингичка ичакнинг бошланғич, қисмида, яъни ўн икки бармоқ ичакка яқин қисмида бўлади. Ингичка ичакнинг қолган қисмида ва йўғон ичакда реканализация бўлмайди.

Эмбрион 5-6 ҳафталик бўлганда ичаклар деворида ворсиналар ҳосил бўла бошлайди, уларнинг айримлари бўйига чўзилади, сони аста-секин кўпаяди.

Ворсиналарнинг учлари эса тез ўсиб, тўғнағич шаклига киради. Улардан айримлари тез етилиб, бўйи узун, эни кенг, асоси йўғонлиги билан бошқаларидан фарқ қилади. Ворсиналарнинг жадал кўпайиши ва ўсиш жараёни, одатда, эмбрион ривожланишининг 8-10 ҳафтасига тўғри келади. Энг узун ворсиналар аксари ингичка ичак деворидаги эпителий ҳужайраларида учрайди.

Эмбрион ривожланишининг 4 ойлик даврида ворсиналарнинг узунлиги 700 мкм га етади, яъни катта одам ворсинлари узунлигининг ярмини ташкил этади.

Эмбрионнинг 8-ҳафталарида ингичка ичак крипталарининг пайдо бўлиш аломатлари кўринади, 13-ҳафтасида эса крипталар эндоэпителиал шаклда, яъни юмалоқ ҳужайралар йиғиндиси базал мембрананинг бириктирувчи тўқимаси томонга қараб ўсиб кирган ҳолатда кўринади. Сўнг улар етилиб 10-ҳафтасидан кўпая бошлайди. Балиқ амфибия ва рептилияларнинг ичак эпителийсида сутэмизувчиларникига ўхшаш алоҳида комбиал зона бўлмайди.

Қадахсимон ҳужайралар эмбрионининг 9-ҳафтасидан бошлаб ҳосил бўла бошлайди. Уларнинг сони ичакнинг бошидан охиригача аста кўпая бошлайди. Ингичка ичак эпителийсини химиявий усулда ва электрон микроскопда текшириш натижасида (Helley. 1979) эмбрионнинг 8-ҳафтасидан бошлаб уларда икки хил ҳужайра, яъни сўрувчи ва қадахсимон ҳужайралар ҳосил бўлиши аниқланган. Эмбрионнинг 10-ҳафтасидан бошлаб эпителий ҳужайралари бўйига ўса бошлайди, эпителий жияги қисмида ШИК-мусбат моддалар ҳосил бўлади.

Сўрувчи ҳужайраларда микроворсиналардан ташқари, митохондрий, донатор эндоплазматик ретикулум ва липид дончалари (гранулалар) топилган. Эмбрионнинг 10-ҳафтасидан бошлаб бу ҳужайраларда лизосомалар ҳосил бўлади ва ҳоказо.

Ичак эпителийсининг регенерацияси ва янгиланиб туриши

Ичак эпителийсида ҳам айрим бошқа эпителий ҳужайраларига ўхшаш регенерация жараёни физиологик ва реператив йўл билан боради. Ичаклардаги регенерация жараёни ҳозирги вақтда яхши ўрганилган. Масалан, организмга ҳар хил моддалар юбориш йўли билан ва айрим нурлар ёрдамида ичак эпителийсининг тикланиш жараёнида содир бўладиган ўзгаришларни кузатиб, пролифератив жараёнлар қандай кечаётганлигини аниқлаш мумкин. Юқорида қисман айтиб ўтилганидек ҳозир аниқланишича, ичак крипталарини ташкил этувчи ҳужайралар кўпайиш хусусиятига эга. Кўпайган ҳужайралар аста-секин ворсина учига етиб бориб, сўнг базал мембранадан ажралиб тўкилиб тушади.

Эндиликда бўлинган ҳужайраларнинг силжиш жараёни ва юқорига кўтарилиши натижасида қандай табақаланиши ва ҳужайра таркибидаги моддалар миқдорининг ўзгаришини нишонланган тилидин моддасини ҳайвон организмга юбориб ўрганиб чиқилган. Масалан, сичкон организмга юборилган нишонланган тилидин моддаси бир соатдан сўнг деярли ҳаммаси ичак крипталари билан ворсина ҳужайраларига йиғил бошлайди. Орадан 72соат ўтгач, ворсиналарнинг юқори қисмида кўринади. Бундан маълумки, бўлиниш натижасида ҳосил бўлган ҳужайралар аста-секин ворсиналар юқорисига силжиб боради ва тўкилиб тушиб турган ҳужайралар ўрнини тўлдиради. Маълум бўлишича, ворсиналардаги эпителий ҳужайраларининг барчаси янгидан тикланиши учун 2,5-3 сутка вақт кетар экан (К. Леблон).

Шуни айтиб ўтиш керакки ичакнинг эпителий ҳужайраларида содир бўладиган

хар хил жароҳатлар ён-веридаги ҳужайраларга таъсир қилмайди. Бунинг асосий сабаби, ичак эпителийсидаги шиддатли физиологик регенерация комбиал ҳужайраларининг мунтазам бўлиниб туриш жараёнининг ўзгинасидир. Комбиал ҳужайралар мунтазам бўлиниб туриши натижасида ҳосил бўладиган янги ҳужайралар эскисини сиқиб чиқариб туради, оқибатда жароҳатланган ҳужайра узоқ вақт дош бера олмай у ҳам тушиб кетади. Бунинг натижасида ҳужайралар орасига кириб олган микроорганизмлар шу ҳужайралар билан бирга ичак бўшлиғига тушади. Эпителий ҳужайралари бу хусусияти билан юқорида эслатиб ўтилганидек, тўқималарни бошқа ёт моддалардан ва микроорганизмлардан муттасил тозалаб туради ва уларнинг қонга сўрилишига имкон бермайди.

Ичак эпителийсининг қиёсий гистологик элементлари

Умurtқаснз ҳайвонларда овқат ҳазм қилиш жараёни умurtқалилардагига караганда бирмунча содда бўлиб, ичакнинг озиқ моддаларни сўрувчи эпителий ҳужайралари ўзига хос морфологик тузилишга эга. Масалан, умurtқасизлардан булутлар танасининг кўп қисмини ташкил этувчи парагастрал бўшлиқнинг ички қисми цилиндрсимон, яъна юқори призмасимон шаклдаги, хивчинли-ёқали — *хоаноцит* ҳужайралар билан қопланган. Булутлар танасининг ташқи қисмидаги майда тешикчалардан (ғоваклардан) сув оқими билан кирган озиқ моддаларни эпителий ҳужайралари тутиб қолиб, ҳазм қилиб юборади ва ўзлаштирилган озиқ моддаларни бошқа ҳужайраларга узатиб беради. Ҳужайранинг базал қисми қисман кенгайган бўлиб, апикал қисмига қараб ингичка тортиб боради, яъни конус шаклини олади. Ҳар қайси ҳужайранинг ингичкалашган апикал қисмида биттадан хивчин бўлиб, унинг асоси ёқа шаклида ўралган. Улар фагоцитоз вазифасини ҳам бажаради. Булутларда ҳазм қилиш жараёни асосан шу ҳужайралар цитоплазмасида содир бўлади.

Умurtқасиз ҳайвонлардан ковакичлиларнинг, чучук сув гидрасининг гастрал бўшлиғини асосан икки хил эпителий ҳужайралари қоплаб туради. Улардан биринчиси—цилиндрсимон ҳужайралар бўлиб, апикал қисмида иккитадан хивчини бўлади, бу хивчинлар доим ҳаракатланиб туриб, бўшлиқдаги суюқликнинг бир томонга ҳаракат қилишини таъминлайди ва суюқлик таркибидаги озиқ моддаларни сўриб парчалаб, бошқа ҳужайраларга узатади. Иккинчиси призмасимон шаклда бўлиб, уларнинг ҳам хивчини бор. Бу ҳужайралар секрет ишлаб чиқариш хусусиятига эга. Демак булар ичак безининг ҳужайралари қаторига киради. Улар ишлаб чиқарган секрет ичак бўшлиғига тушиб, ҳазм қилишда иштирок этади. Бу демак гидрада озиқланиш жараёни икки хил ҳужайралар ёрдамида содир бўлар экан.

Цилиндрсимон тузилган ичак эпителийси айрим ипсимон чувалчангларда — гемагельминтларда ҳам учрайди. Улар ичагининг сўрувчи эпителий ҳужайралари юқори призма шаклида бўлиб апика қисми микроворсиналардан ташкил топган. Ҳалқали чувалчанглар типига кирувчи ёмғир чувалчанглари, яъни димбрицидалар синфига кирувчи жониворлар ичак эпителийсининг айримлари киприкли бўлади. Сўрувчи ҳужайралар асосида жуда кўп бир ҳужайрали безлар жойлашган бўлиб улар озиқ моддаларни ҳазм қиладиган шира (секрет) ишлаб чиқаради.

Юмшоқ танлиларда, яъни моллюскаларда ва игнатанлиларда ҳам ичакнинг эпителий ҳужайралари киприкчали бўлиб, улар ҳам хилпилловчи эпителий қаторига киради. Бўғимоёқлиларнинг ичак эпителийсида ҳам цилиндрсимон ҳужайралар

учрайди. Буларда ичак системаси уч қисмдан: олдинги, орқа ва ўрта қисмлардан ташкил топган бўлиб, олдинги ва орқа ичаклар ички томосдан, танасини ташқи томондан қоплаб турган кутикулали эпителийнинг давоми ҳисобланади. Ҳайвонлар туллаганида бу эпителий ҳам туллаб кўчиб тушади ва қайтадан тикланади. Ичакнинг ўрта қисмини қоплаб турувчи эпителий цилиндрсимон микроворсинали хужайралардан ташкил топган. Ичаклар деворида ҳар хил безлар учраб, уларнинг маҳсулот ва ферментлари ичак бшшлиғига тушиб, озиқнинг парчаланишида, сўнг ҳазм бўлишида иштирок этади.

Айрим бош скелетсиз ҳайвонлар, тўғарак оғизлилар ва балиқларда ҳам ичак эпителийси киприкчали бўлади. Амфибия, рептилия, қушлар ва сутэмизувчи ҳайвонларда ичак эпителийсини ташкил этувчи хужайралар цилиндрсимон микроворсинали бўлади. Демак маълум бўлишича умуртқасиз ва умуртқали ҳайвонлар ичагининг сўрувчи эпителий хужайралари асосан цилиндрсимон бўлиб, апикал қисмида киприкчалар ва микроворсиналар бўлади.

Cestodes ларда ичак умуман бўлмайди. Озиқ моддалар қопловчи эпителий орқали сўрилади. Аммо паренхимасида айрим хужайралар ёки бир тўп фагоцитлар бўладик, шулар хужайра ички ҳазмини бажаради. Шундай ясси чувалчангсимонлар борки, уларнинг овқат ҳазм қилиш йўлида битта тешикча — оғиз бўлади. Мана шу оғиз орқали улар ҳам озиқ олиб, ҳам ҳазм жараёнида ҳосил бўлган чиқинди моддаларни чиқаради. Бўғимоёқилар ҳазм қилиш йўлининг турли бўлимларидаги эпителий турлича тузилган бўлади, аммо киприкчали эпителий бўлмайди. Ичакнинг олдинги ва орқа бўлимларида қатик органик модда—хитинли тузилмалар бўлиб, хужайраларни апикал томонидан қоплаб туради. Ўрта бўлимидаги цилиндрсимон хужайраларда микроворсиналар бўлади.

Умуртқали ҳайвонларда ҳазм қилиш йўли: оғиздан то меъданинг чиқиш—пилорик қисмигача бўлган қисм—олдинги ичак ўн икки бармоқ ичак ингичка ичак аччиқ ичакдан иборат ўрта қисм—ўрта ичак ва орқа ичакдан тузилган.

Кўп қаторли эпителий

Умуртқали ва умуртқасиз ҳайвонларда кўп қаторли эпителий кўп учрайди. Одамда юқори даражада табақалашўган бўлиб, нафас йўллари (бурун бўшлиғи, кекирдак трахея, бронх ва бронхиолалар) деворини, орқа мия канали, бош мия қоринчалари деворини қоплаб туради. Айрим умуртқали ҳайвонларда (амфибия ва балқларда) ҳазм қилиш органлари юзаларининг айрим қисмларида учрайди. Умуртқасиз ҳайвонлардан очик жабрали (положаберние) моллюскалар танасининг кўп қисмида учрайди. Улар умуртқали ва умуртқасиз ҳайвонларда уч хил шаклда учрайди: 1) киприккли; 2) хивчинли; 3) патли.

Кўп қаторли, киприккли призмасимон эпителий. Бу эпителий узун бўйли цилиндрсимон хужайралардан ташкил топган бўлиб, уларнинг апикал қисмида майда, аммо бир текис жойлашган анчагина киприкчалар бўлади. Ҳар бир хужайрада бундай киприкчалардан 250–300 дона бўлиши мумкин. Киприкчалар хаамиша бир томонга қараб ҳаракатланиб, бўшлиқ юзасидаги суюқликнинг бир томонга силжишини таъминлайди. Шунинг учун бундай тузилган хужайралардан ташкил топган эпителий ҳилпилловчи эпителий ҳам дейилади. Кўп қаторли дейилишига сабаб шуки, бундай эпителий уч хил шаклдаги хужайралардан ташкил топган: 1) киприкчали хужайралар; 2) майда кўшимча хужайралар; 3) йирик

қўшимча хужайралар. Лекин киприкчали хужайралар ингичка базал қисми билан базал мембранага туташган бўлиб, киприкчалар билан қопланган кенг апикал қисми эса эпителий юзасигача чиқиб, уни ташкил этиб туради. Майда қўшимча хужайралар эса, аксинча, кенгайган базал қисмга эга бўлиб, апикал қисми ингичкалашиб, кўтарилган бўлади. Лекин тўқима юзасигача чиқмайди, анча пастда жойлашган, киприкчалари ҳам бўлмайди. Бу хужайралар бўлиниш хусусиятга эга бўлиб, тўқимада содир бўладиган физиологик ва репаратив регенерацияни таъминлаб туради. Йирик қўшимча хужайралар ҳам кенг базал қисмга эга бўлиб, апикал қисми ингичкалашиб боради ва майда қўшимча хужайрадан бир оз баланд туради. Бунда ҳам киприкчалар бўлмайди, тўқима юзасигача ўсиб чиқмайди.

Юқорида айтилган учала хужайранинг бундай тузилиши натижасида уларнинг ядролари бир текисда эмас, балки ҳар хил баландликда жойлашган бўлади. Ядроларнинг микроскопда бундай кўриниши тўқимага кўп қаторли кўриниш беради. Ҳақиқатда эса эпителий тўқимасининг бундай тури ҳам бир қаторли формасига киради. Хужайрадаги ядронинг жойлашишига қараб, уларни бир-биридан ажратиш мумкин. Одатда, пастки қатордаги ядролар майда қўшимча хужайраларга, иккинчи қатордаги ядролар эса йирик қўшимча хужайралар ва қадахсимон без хужайраларига мансуб бўлиб, юқори қатордагилари эса киприкчали эпителий ядролари ҳисобланади.

Ҳозирги вақтда эпителий киприкчаларининг микроскопик ва электрон микроскопик тузилиши деярли яхши ўрганилган. Киприкчалари хужайра апикал қисми мембранасининг протоплазматик ўсиб чиқишидан ҳосил бўлади. Унинг девори оддий хужайраларникига ўхшаб уч қаватдан ташкил топган.

Текширишлардан шу нарса маълумки, киприкчи хужайралар интоплазмасининг апикал қисмида фибриллалар йиғиндиси ҳосил бўлган чигал коптокча бўлиб, улар базал танача билан туташган ва киприкчалар асосини, яъни ўзагини ташкил қилади.

Умуртқасиз ва айрим тубан умуртқали ҳайвонларда базал таначалар хужайра цитоплазмасининг ички қисмида жойлашган ичгичка ипчалар билан туташган бўлади. Булар ўз навбатида бир-бири билан тутшиб, ўзаро киприкчалар ўзагини ҳосил қилади.

Киприкчалар юқорида айтилганидек доим ҳаракатланиб туради. Уларнинг ҳаракати шароитга қараб тез ёки секин бўлиши мумкин. Бир секундда 1-2 мартадан то 100 мартагача тебраниши маълум. Киприкчалар ҳаракати, одатда, бир томонлама бўлади. Улар ҳаракатини оддий кўз билан кўриш қийин. Лекин бақанинг кизилўнгачига тикиб қўйилган шиша таёқчанинг юқorigа силжишини бемалол кузатса бўлади.

Кўп қаторли киприкчали эпителий сувда яшовчи бир қанча умуртқасиз ҳайвонларнинг тери эпителийсини ташкил қилади. Эпителий хужайраларининг апикал қисмида киприкчалари бўлади. Бундай ҳайвонларга: турбеярия, немертин, полихета, коловратка, моллюска ва бошқалар киради.

Кўп қаторли, хивчинли призмасимон эпителий. Хивчин аслида бир хужайрали ҳайвонлардан ёки бошқа хил хужайралардан ўсиб чиққан ипсимон ўсимта бўлиб, ҳаракатлантириш вазифасини бажаради. Бактериялар турини аниқлашда ана шу хивчинларига эътибор берилади. Хивчинлилар деганда бутун ҳаёти давомида битта ёки бир нечта хивчинга эга бўладиган тубан ҳайвонлар синфи тушунилади. Аммо,

масалан, булутларнинг ҳазм қилиш органи хужайралари ҳам ана шундай хивчинлар билан таъминланган. Улар қиёсий гистология нуқтаи назаридан кўриб чиқиладиган бўлса, ҳар бир хужайрасида биттадан хивчин бўлади.

Кўп қаторли хивчинли эпителийга мисол қилиб яна денгиз қирғоғининг саёз қисмида яшовчи гиатостомулиднинг тери эпителийсини олиш мумкин. Бундай эпителий хужайраларининг ҳам апикал қисмида биттадан хивчини бўлиб, у доим ҳаракатланиб туради ва атроф-муҳитдаги ўзгаришлардан — ёқимли ёки ёқимсиз таъсирдан организмни хабардор қилиб туради. Бундай тўқимага бир қаватли кўп қаторли цилиндрсимон хивчинли эпителий дейилади.

Кўп қаторли, патли призмасимон эпителий. Бу эпителий тузилиши жиҳатидан қушларнинг патиға ўхшаб кетади. Гистологик тузилиши жиҳатидан кўп қаторли эпителийга ўхшаб паст-баланд бўлиб жойлашади, ядролари ҳам бир текисда эмас. Киприкчали хужайра тўқима юзасига чикқан бўлиб, протоплазматик ўсимталар ҳосил қилади. Уларнинг атрофидан майда патсимон киприкчалар ўсиб чиқади. Бу эпителий судралиб юрувчилар ва айрим қушлар кўзининг пардасида учрайди.

Кўп қаватли эпителий

Эпителийнинг бу тури номидан ҳам кўриниб турибдики, бир нечта қават хужайралардан ташкил топган. Ҳар бир қаватини ташкил этувчи хужайралар морфологик тузилиши ва бажарадиган вазифасига қараб бир-биридан фарқ қилади. Энг пастки қаватни ташкил этувчи эпителий хужайралари базал мембрана устида жойлашган бўлиб, у билан бевосита боғлиқ. Шунини айтиб ўтиш керакки, ҳар бир қаватни ташкил этувчи хужайралар бажарадиган вазифасига кўра бир-бири билан боғлиқ агар уларни бир-биридан ажратиб олиб, энг қулай шароит яратилса ҳам, улар нобуд бўлади.

Кўп қаватли эпителий умуртқали ҳайвонлар организмнинг аксарият қисмини қоплаб туради. Йўлдош орқали кўпаювчи сут эмизувчиларда ва одамда улар тери, оғизнинг кириш қисми ва ички юзаси, қизилўнгач, кўзнинг мугузланган пардаси, аёллар жинсий органларининг ички юзаларини қоплаб туради. Микроскопик тузилишига кўра улар уч турга бўлинади: 1) мугузланадиган; 2) мугузланмайдиган; 3) ўтиб турувчи эпителий.

Кўп қаватли мугузланувчи ясси эпителий. Бу эпителий одам ва ҳайвонлар терисининг юзасини қоплаб туради. Маълумки, тери асосан иккита қалин қаватдан тузилган. Биринчиси ташқи эпителий хужайралардан ташкил топган *эпидермис*, иккинчиси унинг остида жойлашган асосий қават—*дермадир*. Уларнинг ўртасида бир-биридан ажратиб турувчи базал мембрана жойлашган. Эпидермиснинг ўзи бир неча қаватни ташкил этувчи эпителий хужайралардан иборат. Ҳар бир қават хужайралари морфологик тузилиши ва вазифасига кўра бир-биридан фарқ қилади. Эпидермис 4–5 қават хужайралардан ташкил топган. Терининг тук бўлмаган қисмига кафт ва товон юзалари киради, бу жойларда эпидермис 5 қаватдан иборат. Эпидермиснинг қолган қисми 4 қаватдан иборат бўлиб, уларда бешинчи ялтирок қават бўлмайди:

1. Биринчи пастки—*базал қават* кўп қиррали цилиндрсимон, бир қатор жойлашган хужайралардан ташкил топган. Улар базал мембрана устида жойлашиб, у билан бевосита тутшиб туради. Ҳар бир хужайранинг базал, яъни мембранага

караган кисмида кўпинча бармоқсимон ўсимталар бўлиб, улар мембранага ўсиб киради ва у билан жинс туташиб кетади. Бундай туташиб иккита ёнма-ён жойлашган хужайраларнинг десмосомалар ёрдамида бирикишидан фарқ қилади, сабаб—бу ерда хужайралараро бирикиш бўлмай, хужайра базал мембрана билангина бирикади. Шунинг учун бундай бирикишга ярим бирикиш, яъни гемодесмосомалар ёки полидесмосомалар ёрдамида бирикиш дейилади. Базал хужайраларнинг ён томонларидан ҳам хужайралараро бушлиққа кўпгина микроворсиналар ўсиб чиқади. Бу бармоқсимон ўсимталар ва микроворсиналар терининг пастки қаватидан озик моддаларни сўриб, юқори қават хужайраларига узатади.

Базал хужайралар доим бўлиниб туради, шунинг учун уларни комбиал, яъни бўлиниш хусусиятига эга хужайралар дейилади. Бўлиниш натижасида ҳосил бўлган янги хужайралар мунтазам равишда юқори қаватга ўтиб, уни тўлдириб туради.

2. Базал хужайралар қаватидан сўнг иккинчи яъни *тиканли хужайралар қавати* келади. Бу ўз навбатида бир неча қават хужайралардан ташкил топган. Кўпинча бу иккала биргаликда ўсувчи қават ҳам дейилади, чунки тиканли қават хужайраларининг ҳам кўпчилиги бўлиниш хусусиятига эга бўлиб, эпидерманинг ўсишида иштироки бор. Бу қаватни ташкил этувчи хужайралар нотўғри шаклда ўзидан қанотсимон (тикансимон) ўсимталар чиқариб атрофдаги хужайралар билан туташиб туради ва тўқима мустахкамлигани таъминлайди, бу ўсимталарга *десмосомалар* дейилади. Электрон микроскопда текшириш шуни кўрсатадики, бу десмосомалар қадам таъриф қилинганидек бир хужайрадан иккинчи хужайрага кириб бормас экан хужайра плазмолеммасининг десмосома фибриллалари туташган жойлари қисман қалинлашади ва хужайралараро моддалар ёрдамида қаттиқ қотади, шу билан хужайралараро механик жипслашиш содир бўлади.

Хужайра цитоплазмаси томонидан ҳар бир десмосомага майда фибриллалар келиб туташади, улар йиғиндисига эса тонофламентлар дейилади. Гистохимиявий усулларда текшириш шуни кўрсатадики, плазмолемманинг қалинлашган қисми ва шу ерда ҳосил бўлган хужайраларнинг оралиқ моддаси асосан оксиллардан ва мукополисахаридлардан ташкил топган. Бинобарин, базал хужайраларнинг базал мембрана билан бирикиши ҳам худди шу йўсинда содир бўлади. Лекин бунда ёнма-ён жойлашган иккита хужайра туташмай, балки хужайра пастки томонида базал мембрана билан туташади. Шунинг учун бу ерда десмосомалар фақат базал хужайраларнинг ён томонидагина кўринади. Бу ерда ҳам плазмолеммалар қалинлашади ва десмосома фибриллалари хужайралараро моддалар ёрдамида жипслашади, таркиби ҳам оксил ва мукополисахаридлардан иборат. Тиканли қават хужайраларининг бошқа хужайралардан асосий фарқи шундаки, уларнинг цитоплазмасида протонофибриллалар нисбатан кўп бўлади. Улар оддий микроскопда ҳам яшрин кўринадиган топофибриллалардир.

3. *Донадор қаватни* ташкил этувчи хужайралар цитоплазмасида тўқ бўяладиган кўпгина йирик доначалар бўлади. Улар фибрилляр оксил моддадан ташкил топган бўлиб, унга *кератогиалин доначалари* дейилади. Эпидермиснинг юқориги ялтирок қаватида бу модда *элеидин*, мугузланувчи қаватида *кератин* моддасига айланади. Кератогиалин доначаларининг таркиби полисахаридлар, липидлар ва қисман оксиллардан ташкил топган. Бу хужайралар бир неча десмосомалар ёрдамида бири-бири билан бирикиб тўрқроқ, бўяладиган ядрога эга. Цитоплазмасида доначалардан

ташқари, кўп миқдорда ипсимон майда структуралар учрайди, улар нейрофибриллалар йиғиндисидир.

4. *Ялтироқ қават*, юқорида айтиб ўтилганидек терининг туксиз жойларида, яъни кўл кафти билан оёқ кафти юзаларида учрайди. Терининг бошқа қисмларида учрамайди. Бу қават ҳужайралари ва уларнинг чегаралари оддий микроскопда кўринмайди. Ҳужайра цитоплазмасига нурни кучли снндирувчи элеидин моддаси шимилган, шунинг учун оддий микроскопда у ялтироқ лентага ўхшаб кўринади. Бу қават ҳужайраларини кўриш учун ўзига хос бўяш усулидан фойдаланиш керак

Ялтироқ қават 1-2 қават ясси ҳужайралардан ташкил топган, ядро ва цитоплазмасида аста-секин дегенератив (карпорексия) ўзгаришлар юз бериб, бу ерда мугузланувчи қаватини ташкил этувчи мугуз тангачалар ҳосил бўла бошлайди. Бунинг натижасида элендин моддасидан, яъни мугузланувчи қават моддаси шаклланадиган ялтироқ қавати бўлмаган жойларда эса бу модда кератогиалин ва тонофибрилляр моддалардан ташкил топган бўлади.

5. *Мугузланувчи қават* ичи мугуз моддаси ва хоанадан иборат ясси ҳужайралардан ташкил топган. Терининг юза қисмида жойлашган мугуз таначалар доим ёнида жойлашган ҳужайралардан ажралиб тушиб, уларнинг ўрнини ўсиш қаватида ҳосил бўлган ҳужайралар тўлдириб туради. Бу жараён организм охиригача содир бўлиб бунга *тери эпидермисининг физиологик регенерацияси* дейилади.

Тери эпидермис қаватининг, юқорида айтиб ўтилганидек мураккаб микроскопик тузилиши организмни ҳар ҳил ташқи таъсирдан ҳимоя қилишга мослашган. Терининг ниҳоятда эгилувчан ҳужайралари зич жойлашган бўлиб, касаллик қўзғатувчи ҳар хил микроорганизмларни ўзидан ўтказмайди. Шу билан бирга у терини қуриб қолишдан сақлайди ва организмнинг терморегуляциясини тартибга солади.

Ташқаридан ҳар хил омиллар таъсир эттириб мугузланиш жараёнини тезлатиш ёки секинлатиш мумкин. Масалан, карбонат ангидрид (CO_2) А витамин етишмаслиги ва гидрокортизон ҳамда эстероген гормони бу жараённи тезлатса, рентген нури секинлаштиради.

Кўп қаватли мугузланмайдиган ясси эпителий. Эпителийнинг бу тури умуртқали ҳайвонларда ва одамда юқори даражада табақаланган бўлиб, ўзига хос ҳужайралар қавати билан ажралиб туради. Бундай эпителий кўзнинг мугуз пардаси қизилўнгач, оғиз бўшлиғи ва унинг ички юзасини қоплаб туради. Бу турдаги эпителийнинг микроскопик тузилиши кўз мугуз пардаси мисолида яққол кўринади. У асосан уч қаватдан ташкил топган. Ҳар бир қават ҳужайралари ўзига хос физиологик тузилишга эга. Пастдан биринчи қаватни ташкил этувчи ҳужайралар базал мембрана устида жойлашганлиги учун улар *базал ҳужайралар* дейилади. Улар цилиндрсимон бўлиб, базал мембранага нисбатан перпендикуляр жойлашган. Бу ҳужайралар эпителий ҳаётида муҳим вазифани бажаради. Улар юқори даражада табақалашган бўлиб, доим митоз йўли билан бўлиниб, кўпайиб туради. Бўлинган ҳужайралар ажралиб, юқори қават ҳужайраларининг орасига сукилиб киради. Юқори қаватлардаги ўз вазифасини ўтаб бўлган ҳужайралар эса буларга ўрнини бўшатиб беради. Базал ҳужайралар базал мембрана билан, у эса остида жойлашган бириктирувчи тўқима билан мустаҳкам бирикиб, эпителий тўқиманинг мустаҳкамлигини таъминлайди.

Иккинчи қаватни ташкил этувчи ҳужайралар нотўғри шаклда бўлиб, 2–3 қават ҳужайралардан ташкил топган. Кўп қиррали, ўзидан қуш қанотига ўхшаган бир нечта ўсимта чиқарган. Бу ўсимталар ҳужайралараро бўшлиқда жойлашган бўлиб, ёнидаги ҳужайра мембраналари билан тутшиб туради ва тўқима мустаҳкамлигини таъминлайди. Шунинг учун бу қават «тиканли» ёки «қанотли» ҳужайралар қавати дейилади. Шунинг айтиб ўтиш керакки, ўсимталар ҳужайралар ичига ўсиб кирмайди. Шунинг учун ҳужайралар орасида қисман бўшлиқ бўлиб, бу ердан ҳужайралараро суюқлик оқиб туради ва юқоридаги ҳужайраларин озиқ моддалар билан таъминлайди. Тўқимада моддалар алмашинуви жараёнида ҳосил бўлган чиқинди моддалар ҳам шу бўшлиқ орқали ҳаракатланади.

Эпителийнинг юқори қаватини ташкил этувчи ҳужайралар яссилашган бўлиб, ён атрофдаги ҳужайралардан аста-секин ажралиб, тўкилиб туради. Ҳужайра яссиланиши билан бир қаторда унинг оралиқ моддаси юқори томонга оқиб чиқиб кета бошлайди ва суюқликнинг тўқима юзасига чиқиб кетишдан сақлайди. Тўкилган ҳужайралар ўрнини пастки қаватдан юқориги қаватга ўсиб чиқувчи ҳужайралар эгаллаб боради, шундай ҳодиса ҳақида олдин ҳам бир неча марта гапирилган.

Жароҳат натижасида эпидермис қаватлари тикланиши билан бир қаторда дерма қаватида ҳам тикланиш жараёни юз беради. Бинобарин, дерма билан эпидермис ўртасида базал мембрана ҳосил бўлади.

Ҳозирги текширишлар шунини кўрсатадики, жароҳатланган юза кўпайиш натижасида ҳосил бўлган ҳужайралар билан қопланмай, аксинча жароҳат атрофидаги ҳужайраларнинг жароҳат юзасига сурилиши ҳисобига қопланади. Демак жароҳат атрофидаги соғлом эпидермис ҳужайралари бир-бири билан яқинлашиб, жароҳат юзасининг битишига сабаб бўлади. Бунда дастлаб 1-3 қаватдан ташкил топган парда пайдо бўлиб, сўнг қолган қаватлар ҳосил бўлади.

Кўп қаватли муғузланмайдиган кубсимон эпителий. Эпителийнинг бу турининг тузилиши ҳам кўп қаватда муғузланмайдиган ясси эпителийнинг тузилишига ўхшайди. У асосан балиқлар ҳазм қилиш йўлининг ҳалқум ва қизилўнгачга ўтиш чегарасида, шунингдек қушлар тухумдонининг фолликуллари деворида, ёғ ҳамда тер безларининг секрет чиқариш йўлларида учрайди. Айрим ҳолларда мазкур кубсимон эпителий киприкчали бўлади. Шунга кўра у кўп қаватли муғузланмайдиган кубсимон кўприкчали эпителий деб юритилади. У аксарият ҳам сувда ҳам қуруқликда яшовчи ҳайвонларнинг оғиз бўшлиғи эпителийсида бўлади. Унинг иккинчи номи ҳилпилловчи эпителийдир.

Кўп қаватли муғузланмайдиган призмасимон эпителий. Бу эпителийнинг тузилиши ҳам кўп қаватли муғузланмайдиган ясси эпителийникига ўхшайди. У сутэмизувчи (плацентар) ҳайвонларнинг (одамнинг ҳам) мойяк ортиғи найида, уруғ йўлида, қулоқ олди сўлак безлари секрет чиқарув йўлининг охири бўлимида, бурун бўшлиғида ва айрим сут эмизувчи ҳайвонларнинг бачадонида бўлади. Унинг ҳам кўп қаватли муғузланмайдиган призмасимон киприкчали (ёки ҳилпилловчи) эпителий деб номланувчи тури бор. Бу эпителийлар аксарият кавш қайтарувчилар айрим турининг бачадонида ва қушларнинг тухум йўли билан бачадонида учрайди. У икки қават базал қават ва апикал қават ҳужайралардан ташкил топган. Базал қават, одатда, базал мембранада жойлашган бўлади. Апикал қаватнинг бўш юзасида киприкчлари бўлади. Шу киприкчалари қаторида эпителий ҳужайралари

микроворсиналар ҳосил қилади. Унинг шу жиҳати туфайли бундай эпителийни кўп қаватли мугузланмайдиган призмасимон микроворсинали эпителий дейилади.

Ўзгарувчан эпителий. Ўзгарувчан эпителий бажарадиган физиологик вазифасига кўра доим таранглашиб ва бўшашиб турадиган органларнинг ички юзасини қоплаб туради. Буларга буйрак жоми, буйракнинг ички ва катта косачалари, қовуқ, сийдик чиқариш йўллари киради. Бундай эпителий простата безининг сийдик чиқарув каналчалари деворида ҳам учрайди. Демак ўзгарувчан эпителийнинг гистологик тузилиши шу органларнинг бажарадиган вазифасига батамом мослашган бўлади. Қовуқ секин-аста тўлиши билан унинг ҳужайралари яссиланиб боради, бўшашиши билан эса яна ўз ҳолига қайтади. Бинобарин, ҳужайраларнинг шакли бир шаклдаи иккичи бир шаклга ўтиб туради.

Ўзгарувчан эпителийнинг иккинчи физиологик хусусияти шундан иборатки, унинг айрим ҳужайралари секрет ишлаб чиқариб, эпителий юзасини (қовуқнинг ички юзасини) концентранган сийдик моддасининг захарли таъсиридан сақлаб туради. Секретнинг бир қисми сийдик билан аралашиб, уни диффузия ҳолатдаги суюқликка айлантиради ва шу билан организм учун захарли бўлган сийдикнинг қайта сўрилишига тўсқинлик қилади.

Ўзгарувчан эпителийнинг гистологик тузилиши ҳозирги вақтгача яхши ўрганилмаган. Айрим олимлар мазкур эпителийнинг ҳар бир қаватидаги ҳужайралар оёқчасимон ингичка ўсимталари ёрдамида базал мембрана билан боғлиқ бўлади, деб уни кўп қаторли эпителийга киритадилар ва бир қаватли, кўп қаторли ўзгарувчан эпителий деб юритадилар. Бошқа бир гуруҳ олимлар эса бу эпителийнинг гистологик тузилишини кўп қаватли эпителий тузилишига ўхшатадилар.

Умуман олганда гистологик тузилиши жиҳатидан бу эпителий уч қават ҳужайралардан ташкил топган; базал қават; оралик қават; юқори қават ёки қопловчи ҳужайралар қавати. Ҳар бир қават ҳужайралари шакли, ядросининг жойлашиши ва ҳужайра киритмаларининг таркиби жиҳатидан бир-биридан фарқ қилади.

1. Базал ҳужайралар қавати майда, кам табақаланган, кўпайиш хусусиятига эга ҳужайралардан ташкил топган. Улар доим митоз йўли билан бўлиниб туради. Базал мембрана устида жойлашган, шунинг учун ҳам базал ҳужайралар дейилади. Чегаралари аниқ эмас, ҳар хил шаклга эга, цитоплазмасида ҳамма органоидлар мавжуд. Айниқса, эндоплазматик тўр ва унинг рибосомалари яхши ривожланган. РНК нинг миқдори бошқа ҳужайралардагига нисбатан кўп. Майда базал ҳужайралар орасида улардан йирикроқ лекин бўёқларда яхши бўялмайдиган, цитоплазмасида РНК кам бўлган ҳужайралар ҳам учрайди.

2. Оралик қават ҳужайралари ноксимон ёки шакли нотўғри бўлиб, бир ёки икки қаватни ташкил этади. Улар ингичка, цитоплазматик ўсимтадан иборат оёқчалари билан базал мембранага туташиб туради. Цитоплазма қисми бўёқларда яхши бўялмайди, яъни базофил хусусиятини йўқтади. Ёш ҳайвонларда бу бир қават ҳужайралардан ташкил топган бўлади, ҳайвонларнинг ёши каттарган сари икки қаватга айланади, ҳужайралар бир-бирига нисбатан зич жойлашишига қарамасдан, уларнинг чегараси яхши кўриниб туради.

3. Юқори, яъни қопловчи қават, бир-бирига нисбатан қатлам ҳосил қилиб тузилган, шакли пирамидасимон ҳужайралардан иборат. Митоз йўли билан кўпайиши натижасида кўп ядроли ҳужайралар яхши кўринади, ядроларининг сони

иккитадан ўнтагача бўлиши мумкин.

Юқори қават ҳужайралар органларнинг бажарадиган вазифасига қараб ўз шаклини ўзгартириб туради. Ичи сийдикка тўла қовуқда ҳужайралар яссиланиб борса, у бўшаши билан пирамидасимон шаклга киради. Ҳужайраларнинг апикал қисмида кутикула шаклида жияк бўлиб, устки қисми мукополисахаридлар, яъни сиаломуцин моддаси билан қопланган бўлади.

Ўсимлик билан озикланувчи ҳайвонларнинг сийдик пуфагида шиллиқ парда қавати яхши ривожланган бўлиб, ўрта қават ҳужайраларининг цитоплазмасида ҳам секретор томчилари учрайди. Гистохимиявий методлар ва электрон микроскопда ўрганиш натижасида юқори қават ҳужайралари орасида секретор ҳужайралар борлиги аниқланган. Бундай ҳужайралар қўй, маймун, от ва бошқа ҳайвонларнинг сийдик пуфагида (қовуғида) ҳам учрайди. Тўқима юзасига ишлаб чиқарилган шиллиқ модда тўқимани сийдикнинг захарли таъсиридан ҳимоя қилади ва сийдик тузлари билан аралашиб, уларнинг чўкишига, узоқ туриб қолишига тўсқинлик қилади.

Ўзгарувчан эпителийда регенерация жараёни муттасил содир бўлиб туради. Сийдикни анализ қилиб бунга ишонч ҳосил қилиш мумкин. Одатда, соғлом одамнинг сийдиги таркибида эпителий ҳужайралари учрайди. Улар тўқиманинг юқори қаватларидан тушиб турган ҳужайралардир (физиологик регенерация). Ҳар хил патологик жараёнларда мана шу регенерация тезлашиши ва сийдик таркибидаги эпителий ҳужайралари сони ортиб кетиши мумкин (репаратив регенерация).

Кўп қаватли эпителий регенерацияси ва унинг янгиланиб туриши

Маълумки, тери устки қаватининг ҳужайралари муттасил тўкилиб ўрнини пастки қават ҳужайралари тўлдириб туради. Терида содир бўлиб турадиган бундай жараёнга унинг *физиологик регенерацияси* дейилади. Аниқроқ қилиб антганда, эпидермиснинг ўсиш қаватидаги ҳужайралар доим бўлиниб туради, янги ҳосил бўлган ҳужайралар юқори қаватлар томон силжийди ва тўкилган ҳужайралар ўрнини эгаллайди.

Бир қаватли эпителий тўқимасида фақат базал ҳужайралар кўпаяди кўп қаватли эпителий да эса ҳамма базал ҳужайралар ва мугузланувчи айрим (шоҳ) қават ҳужайралари кўпаяди.

Терига бўладиган ҳар хил ташқи таъсир (механик химиявий; оператив ва ҳоказолар) натижасида нобуд бўлган тўқималар ўрнини тикланишига, яъни жароҳат битишига *репаратив регенерация* дейилади. Репаратив регенерация, одатда, жароҳатланган жойда қон оқиши бутунлай тўхтагандан сўнг бошланади. Қон чиқиб турган жароҳат юзаси битмайди. Қон оқиши тўхташи билан дастлаб кесилган ва ҳамма жароҳатланган ҳужайралар нобуд бўлиб, ташқарига чиқади. Жароҳатланган юза чегарасидаги ҳужайралар жадал равишда кўпая бориб, қотган қон остига ўсиб киради ва очиқ юзани аста-секин бекитади. Қотган қон тушганидан сўнг кўпайган ҳужайралардаи эпидермиснинг бошқа қават ҳужайралари ривожланади. Баъзан шундай ҳам бўладики, жароҳатланган жойда соғ жойдагига қараганда кўпроқ (ортиқча) ҳужайралар қатлами ҳосил бўлади. Бу ўринда яна шуни айтиб ўтиш керакки, агар жароҳатга инфекция тушиб, уни йиринглатиб юбормаса, жароҳат битган жойда тер ва ёғ безлари тикланиши ва ҳатто тук чиқиши мумкин. Бу ҳодиса

аксарият соғ эпителийнинг жароҳатланган ердаги тўқима устига чиқиб боришидан юзага келади. Юқорида айтиб ўтилганларни умумлаштирадиган бўлсак жароҳат биринчидан, унинг тўқималар юзага келишидан, иккинчидан, жароҳат четларининг соғ тўқималар томонидан сиқилиб келишидан, учинчидан, соғ тўқималарнинг жароҳатланган тўқима устига чиқиб боришидан битар экан.

Кўп қаватли эпителийнинг қиёсий гистологик элементлари

Маълумки, умуртқали ҳайвонларнинг барчасида қопловчи эпителий кўп қаватлидир. Шунга асосланиб кўп қаватли эпителий қиёсий ўрганилар экан, умуртқали ҳайвонларнинг қопловчи эпителийси хусусида фикр юритамиз. Чунончи, тўғарак оғизлилар билан балиқларнинг эпителийси (эпидермиси) гарчи улар қавати жуда кўп бўлмаса-да, ҳамиша кўп қаватлидир. Унинг характерли томони шундаки, эпителий бағрида шиллик, оксил ҳужайралари билан бирга колбасимон без ҳужайралари ҳам бўлади. Мана шу без ҳужайралари оксил ва мукополисахаридлар аралашмасидан иборат махсус «қўқитадиган» модда ажратадики, бундан хабар топган балиқлар тўдаси қочиш тараддудини кўради. Бундан фаркли ўлароқ бошқа бир хил балиқлар эпителийсида темир хлоридли ҳужайралар бўлиб, улар балиқ танасидаги осмотик босимнинг бир хилда сақланиб туришига хизмат қилади. Эпителий ҳужайраларининг усти микроворсиналар билан қопланган бўлади. Амфибияларда қопловчи эпителий юқорида таърифланганидек хиёл мугузланган бўлиб, безлари бўлмайди, шилимшиқ безлардан ташқари, 4-6 қатор ўсувчи ҳужайра қаватларидан ва 1-2 мугузланган ҳужайра қаватидан иборат. Аксарият ҳолларда ўсувчи қават билан устки ҳужайралар қавати ўртасида оралик бўлмайди. Кўпинча устки қаватнинг мугузланган ҳужайраларида ядро сақланиб қолган бўлади. Эпителийда кератогиалин доначалар билан тонофиламентларнинг қайта ташкил топиши муносабати билан унда кератин ҳосил бўлиб туради. Рептилияларда тери эпителийси яхшигина мугузланган бўлади. Мугуз тангачалар, ҳатто бутун бир совут ҳосил қилади. Тангачалар бўртган шаклда, пластинкага ўхшаган бўлиши мумкин. Шакли қандай бўлишидан қатъи назар черепица сингари бир-бирининг устига мингашиб жойлашади. Баъзи рептилияларнинг, масалан, тошбақаларнинг қорни билан устидаги тангачалар бутун бошли тошдек қалқон ҳосил қилади. Тимсоҳларда эса кўпинча тангачалар остида, яъни терининг бириктирувчи тўқима қисмида тангачаларнинг ҳар қайсисига алоқадор суяк пластинкалар бўлади. Рептилиялар терисида ҳеч қандай безлар бўлмайди. Аммо эпителий қатлаидан нарида махсус секрет ишлаб чиқарадиган безлар бўлиши мумкин. Чунончи, тимсоҳларнинг пастки жағининг икки ён томонида бир жуфт мускат безлари бўлади тошбақаларда эса худди шу сингари без қалқонининг қорин қисми билан устки қисми туташган жойда бўлади.

Илон билан калтакесакларда эпителийнинг мугузланувчи қавати вақти-вақти билан тушиб туради, тушганда ҳам бирин-кетин эмас балки бирдан тушади, уни халқ орасида «илон пўст ташлабди», «калтакесак пўсти бу» дейишади. Лекин бу вақтга келиб, унинг остидаги ёш мугузланувчи қават етилиб улгурган бўлади. Уларда мугуз моддалар ҳосил бўлиши кератогиалинли доначалар билан тонофиламентлар иштирокида юзага келади. Энди мана шу пўст ташлаш олдида улар эпителийси қандай тузилган бўлади: ташқаридан β кератиндан ҳосил бўлган мустаҳкам устки мугуз модда билан қопланган бўлади. Электрон микроскопда кўрилганда, бу қават

толали бўлиб кўринади. Тангачалар усти қипиқланиб қовжираган бўлади. Чуқурроқда микроскопик гомоген қатлам бўлиб, 10-20 қават мугуз тангачалардан (қипиқлардан) тузилган бўлади. Улар ўртасидаги чегара бир-бирига (қўшилиб кетган бўлади. Бу қават юпқа бўлиб фақат β кератин фибрилларида ташкил топган, ҳар бир фибрилининг диаметри 2 нм. Бу қават остида эса мугузланган ҳужайралар билан қалинлашган бир хил юпқа микроскопик пластинка жойлашган. *Оралик қават* деб шуни айтилади. Баъзи бир ҳолларда бу қават устки қават билан қўшилиб кетган бўлади. Бундан кейинги анчагина чуқур жойлашган қават бу—бир қатор қалин, мугуз тангачалардан тузилган, диаметри 8 нм ли фибриллар кўринишидаги—кератин билан тўлган қават келади. Бу қаватнинг мугузланувчи ҳужайралари чегараси сақланиб қолган. Сўнгра ядроси бўлган, кератогиалин палахсалари бўлган ёруғ ҳужайралар билан қалинлашган (зичлашган) қават келади. Мана шу ҳужайралар қавати навбатдаги пўст тушишини чегаралаб туради. Вазифаси — олдин унда мугуз модда ҳосил бўлади, кейин ҳужайраларда гормонлар таъсирида лизосома ва ферментлар активлашиб, бутун қават кўчиб тушишига сабаб бўлади. Бинобарин, мана шу жараён пўст ташлашни яъни бутун устки мугуз қаватнинг кўчиб тушишини таъминлайди ва ҳоказо.

Қушларнинг қопловчи эпителийсӣ рептилияларникига ўхшайди, яъни без ҳужайралари бўлмайди. Думғазасидаги безлардан ташқари, эпителийнинг мугузланувчи қавати анча мураккаб тузилишга эга, масалан, қушлар эпителийси мугуз қават — патлар билан қопланган мугузланувчи пат ҳужайралари тузилиши ва химиявий таркиби жиҳатидан бошқа кератин ишлаб чиқарувчи ҳужайралар билан бир хил.

Энди сут эмизувчи ҳайвонларнинг яшаш шароити билан боғлиқ ҳолда эпителий тузилишига эга бўлган кўп қаватли тўқималаридаги ўзгаришлар билан танишамиз. Маълумки, дельфинлар билан китларнинг мугузланувчи қопловчи эпителийси кам ривожланган бўлиб, ўрнига бириктирувчи сўрғичлар яхши ривожланган. Мана шу сўрғичлар ёрдамида эпителий бириктирувчи тўқима билан пишиқ бирикиб туради. Улардаги бу хусусият ҳайвонлар танасининг сувга ишқаланишида терини шикастланишдан сақлаб туради. Эпителийсининг бир оз мугузланган бўлишига сабаб сув ҳароратининг кам ўзгариб туришидир. Бинобарин, мугуз модданинг терморегуляция вазифаси бу ўринда аҳамиятсиз бўлиб қолган. Морж ва сув мушугида эса эпителий бир қатор мугузланган ҳужайралар қаватига эга, чунки бу ҳайвонлар қуруқликка чиққан вақтида улар танасидаги ҳароратни бошқариб турадиган мугузланувчи тўқиманинг зарурияти туғилади. Демак мугузланган қават улар танасидаги ҳароратни бирдай тутиб туради. Бундай ташқари, уларнинг жуни бўлиб, бу ҳам ҳароратнинг бошқарилишида аҳамиятга эга.

Умуман олганда, қуруқликда яшовчи сут эмизувчи ҳайвонларнинг кўп қаватли тўқималари (қопловчи эпителийси) ҳазим мугузланувчи қаватга, тер ва ёғ безларига эга. Бунинг устига қўшимча қилиб айтиш мумкинки, ҳайвонларнинг қаерида жуни қалин бўлса, ўша ерида мугузланувчи эпителий қавати кам ривожланган (масалан, кўнларнинг устида), қаерда жуни бўлмаса ёки кам бўлса, ўша ерида мугузланувчи қават жуда яхши ривожланган бўлади (масалан, ҳайвонларнинг оёқлари қафтида) ва ҳоказо.

Айирув органлари эпителийси

Маълумки ҳайвонларнинг эволюцион ривожланиши деворида Ер юзидида содир бўлган турли табиат ўзгаришлари уларни мослашишга мажбур қилган. Натижада ҳайвонлар органларида ҳам морфологик ва физиологик ўзгаришлар рўй бера бошлаган. Ҳар хил экологик шароитда яшовчи ҳайвонлар системасида ҳам ўзгаришлар юз беради. Масалан, айирув органлари ишини кузатар эканмиз, тубан ҳайвонларда содда тузилган, юқори умуртқалиларда мураккаблашиб борадиган морфофизиологик тузилишни кўрамиз. Айирув органлари эпителийсининг физиологик ҳолати кузатиладиган экан, унда моддалар алмашинуви оқибатида ажралиб чиқадиган охирги суюқ маҳсулотларнинг юзага келиш жараёни тушунилади. Уларнинг ҳар иккаласи одатда, махсус аралаш *осморегуляция* ва айирув органларининг такомиллашуви ҳамда фаолияти натижасида юзага чиқади. Бу органлар ташқи кўринишидан ҳар хил манбалардан ривожланади. Аммо уларнинг хужайравий механизмлари ва фаолият принцип жиҳатидан ҳаммасида бир хил. Чунончи бундай органлар одатда эпителиал каналчалардан ҳосил бўлиб, каналчаларнинг бир учи берк ёки тананинг бошқа иккиламчи бўшлиғи билан туташган бўлади, иккинчи учи эса ташқарига ёки ичак бўшлиғига очилган бўлади. Қандай тузилган бўлишига қарамасдан, мазкур органларнинг жами ҳамма ҳайвонларда бир мил *фаолият* кўрсатади. Масалан, нефронлардан ташкил топган бундай органлар ҳаммасининг ичига бир хилдаги ультрафилтрат тушади. Мана шу суюқ ультрафилтрат каналчадан ўтиб бораркан организм учуи зарур бўлган моддалар ажралади ва танага сўрилади, шаклланиб келаётган сийдикка эса азот алмашинувидан ҳосил бўлган ва чиқариб ташланадиган охирги маҳсулотлар, баъзан эса ионлар кўшилади. Шундай қилиб каналчалар бўшлиғидан бирикмаларнинг ажралиши—*реабсорбция* ва каналчалар бўшлиғига органик ҳамда аноргник бирикмалар тушиши—*секреция* ўзига хос мураккаб жараён бўлиб, улар каналчалар деворидаги эпителий хужайраларининг фаолияти туфайли юзага келади. Хўш, бу жараён қандай юзага келади? Бу жараён А. Л. Заварзин (1985) таърифига кўра, трансмембрана транспорти ёрдамида юзага келади, яъни каналчалар деворидаги хужайралар ичида ва хужайралараро бўшлиқларда осмотик босим ҳосил бўлади. Бу эса каналчаларнинг эпителий хужайраларида актив транспорт вазифасини ўташга ихтисослашган ва энергия манбаи бўлиб хизмат қиладиган плазматик мембраналар бўлишини тақозо этади. Эпителий хужайраларида эса, одатда, плазматик мембрана гипертрофияланган ва у билан боғлиқ митохондриялар сони ортган бўлади. Бу ўринда шуни айтиш керакки плазматик мембрананинг гипертрофияланиши қуйидагича юзага чиқади: хужайраларнинг базал қисмида чуқур ботикликлар ҳосил бўлади, уларнинг апикал юзасида микроворсинкалар пайдо бўлади ва ниҳоят хужайраларнинг ён юзаларида цитоплазма ўсмалари вужудга келади. Демак моддаларнинг ташилиши жараёнида мембраналар ўтказувчанлигининг ўзгариши, сув учун хужайралараро муносабатнинг ва мембрана тўпламида моддалар билан ионлар ташилишининг ўзгариши катта аҳамиятга эга экан.

Аксарият ҳайвонларнинг бундай каналчаларида деб давом эттиради Заварзин, 4 та бўлим бор: 1 та бошланғич бўлим, 2 та проксимал ва дистал (асосий) бўлим ва 1 та охирги бўлим. Шулардан *бошланғич бўлимда* суюқлик тўқимасидан, тана бўшлиқларидан ва қондан каналчалар ичига бирламчи сийдик филтрланиб (силжиб) ўтади. *Проксимал бўлимда* сув ва у билан бирга организм учун зарур бўлган

моддалар реабсорбцияланади. Бу жараён тўқима суюқлиги билан бирламчи сийдик таркибидаги моддалар концентрациясининг нисбати бузилганда тенглашиш ҳисобига юзага келади. Бинобарин, бунда организм учун зарур бўлган моддалар талайгина сув билан бирга каналча бушлиғидан ташқарига сизилиб ўтади. Дистал бўлимда бунинг тамоман акси юзага келади, яъни реабсорбцияланувчи сувнинг миқдори кам бўлади, ионлар концентрация градиентига қарама-қарши ўлароқ, танлаб реабсорбцияланади. Проксимал бўлим билан дистал бўлимда (кейингисида камроқ) ионлар билан азот алмашинуvidан ҳосил бўлган айрим охирги органик маҳсулотлар ва организм учун заҳарли бўлган экзоген моддалар секреция қилинади. яъни ажратиб чиқарилади. Охирги бўлимда сийдик йиғилиб, чиқаришга ҳозирлик кўринади.

Айрим ҳайвонларнинг ана шундай каналчаларида. масалан, баъзи бир балиқларникида агломеруляр нефронлар, баъзи бир ҳашаротларникида эса Мальпигий томирлари бўлмайди. Бирламчи сийдик проксимал бўлимга осмотик филтрация ёки изоосмотик секреция йўли билан тушади, яъни бунда осмотик босими кучайган соҳалар ҳосил бўлади. Демак, балиқлар нефронларининг проксимал бўлимига ва ҳашаротларнинг Мальпигий томирларига ўзида эриган органик ҳамда анорганик бирикмалар компонентлари бор сув бевосита қондан ва гемолимфадан ўтар экан.

Умurtқали ҳайвонларнинг нефрони, моллюскаларнинг буйраги, қисқичбақасимонларнинг яшил безлари каналчаларидаги филтрловчи аппаратлар ўзига хос тузилишга эга. Қуйида айрим сут эмизувчилар буйрагидаги нефронлар каналчаларининг бошланғич бўлими устида тўхталиб ўтамиз.

Маълумки, каналчаларнинг бошланғич бўлими капсуладан тузилган, мана шу капсула филтрловчи аппаратда ихтисослашган соҳани ташкил қилади. Аппаратнинг иккинчи соҳасида (қисмида) артериал капиллярлар коптоксаси жойлашган, бу коптокча, одатда, нефрон капсуласи ички варағининг эпителий ҳужайраси билан мустаҳкам боғланган бўлади. Капсула ташқи варағининг эпителийси бевосита нефрон каналчасининг эпителийсига туташиб кетади. Капсуланинг ички ва ташқи варақлари оралиғида эса бўшлиқ ҳосил бўлиб, шу бўшлиқда бирламчи сийдик филтрация бўлади. Филтрация жараёни асосан коптокча капиллярларидаги гидростатик босим юқори бўлишидан юзага келади. Бундан босимнинг коптокчада ортиб кетишига унга қон олиб келувчи артериялар йўғон-ингичкалигидаги фарқ сабаб бўлади. Босим ошишига коллагенларнинг алоҳида типларидан ҳосил бўлган капиллярлар деворидаги базал мембрананинг сусг чўзилиши ҳам имкон беради. Демак, жуда кўплаб ғовақлари бор коптокча капиллярлари деворидаги эндотелий ҳужайраларидан нефроннинг Мальпигий таначасидаги ультрафилтрат йўлида дастлабки (биринчи) филтр ҳосил бўлади. Иккинчи филтр эса нефрон капсуласи ички варағининг эндотелий ва эпителий ҳужайралари оралиғида жойлашган қалин базал мембранадан иборат. Мембрана эса капсуласининг эпителий ҳужайралари ажратган алоҳида коллаген (4-типдаги коллаген)нинг фибриллаларидан ҳосил бўлган бўлиб, ички ҳамда ташқи иккита сийдик қатлами билан анчагина зич марказий пластинкаларга тафовут қилинади. Бу базал мембрана одатдаги базал мембранадан 3 барабар қалин. Шунинг учун ҳам у йирикroқ оксил молекулаларини ўзидан ўтказиб юбормайди ва тузилишига кўра динамик тузилмадан иборат. Ультра-

филтрат йўлидаги учинчи филтр бу–подоцитлардир, дейди А.А.Заварзин. *Подоцитлар* нефрон капсуласи ички варағининг ихтисослашган эпителий хужайраларидир. Подоцитлар ўзига хос тузилишга эга: хужайраларининг ядро тутувчи қисмидан базал мембрана томон цитоплазма ўсимталари чиқади, бу ўсимталарни гистологияда *асосий ўсимталар* ёки *цитотрабекулалар* дейилади. Улар капиллярлар ўқиға параллел ҳолда боради ва бутун узунлиги бўйлаб қисқа ўсимталар–*цитоподийлар* ҳосил қилади. Цитоподийлар базал мембрана билан бевосита боғлиқ бўлади. Қўшни цитоподийлар билан хужайралараро бўшлиқлар, бошқача қилиб айтганда филтрловчи тирқишлар ўртасидан диафрагма ўтган бўлади. Умуман олганда, филтрловчи тирқишлари бўлган подоцитлар цитоподийси билан диафрагма жойлашган соҳалар, одатда, ультрафилтрат йўлидаги учинчи филтр ҳисобланади. Буни олдинроқ айтиб ўтдик. Одатдаги шароитда бу филтр қон плазмасидаги энг майда оксил молекулаларини ҳам тутиб қолади. Бинобарин, подоцитлар ҳайвонларнинг осморегуляцияси ҳамда ажратиш каналчаларида энг муҳим вазифани бажаради. Улар қисқичбақасимонлар, ҳашаротлар, бошоёқлилар, айрим қориноёқли моллюскалар, полихетларда, умуртқалилар ва бўғимоёқлиларда бўлади. Ланцетникларда филтрланиш жараёнини бошқарадиган хужайранинг ҳар иккала механизми мавжуд, яъни, унда тармоқланган подоцит ўсимтаси ҳам бўлади, саватчасимон аппарат тирқиши деб аталадиган цитоподоцитлар ҳам бўлади.

Маълумки, бутун бир кеча-кундузда ҳосил бўлган бирламчн сийдикнинг 99% га яқин қисми таркибидаги органик ва аорганик моддалар билан бирга нефрон каналчалари асосий бўлимларининг эпителий хужайралари ёрдамида қайта реабсорбцияланади. Бу жараённинг улканлигини шундан ҳам билса бўладики, фосфорланиш-оксидланишда организм оладиган бутун энергиянинг" 10–12% буйракларда сарфланади.

Эгри-бугри бошланғич каналча билан Генли сиртмоғининг тушувчи йўғон тўғри қисмидан иборат нефроннинг проксимал бўлими реабсорбциянинг энг кўп миқдорини бажаради, яъни реабсорбция қилинган бутун сув билан ионларнинг 85% унинг улушига тўғри келади. Бундан ташқари деярли барча аминокислоталар билан глюкозалар шу ерда реабсорбцияланиб бўлади. Чунки каналчаларнинг проксимал бўлимлари девори призмасимон хужайралардан тузилган. Уларнинг апикал юзасида яхшигина ривожланган кликокаликсли талайгина микроворсиналардан ҳосил бўлган жияк бор, яъни плазматик мембранаси ўта гипертрофияланган. Ана шунинг ҳисобига проксимал бўлимда мембрананинг ультрафилтрат билан туташуш майдони нефроннинг бошқа бўлимларига нисбатан катта бўлади. Бунинг устига мазкур хужайранинг базал плазматик мембранаси анчагсн гипертрофсияланган. Унда митохондрийлар кўплаб тўпланиб туради. Хужайранинг базал қисми тармоқланган капиллярлар тўри билан боғлиқ бўлади. Базал ва латерал плазматик мембраналарда талайгина мембрана насослари тўпланган бўлиб, булар муттасил равишда ионларнинг хужайралараро тирқишсимои бўшлиқларга ўтиб туришини таъминлайди. Хужайралар мембраналарининг ультрафилтрат билан туташган майдонининг катталиги туфайли осмотик шароитда қолган сув ионлар қонцентрацияси юқори бўлган томонга интилади. Яхшигина ривожланган капиллярлар системаси ортиқча ионлар билан сувнинг зудлик билан қон ўзанига ўтишини таъминлайди. Бундан ташқари, проксимал бўлимларнинг хужайралари

аминокислоталар, глюкозалар ва бошқа бирикмаларнинг қайта сўрилишини ҳам ўзи таъминлайди. Бинобарин, маскур бўлимларда моддалар алмашинувида ҳосил бўлган охирги органик маҳсулотлар, захарли бирикмалар каналчалар бўшлиғига чиқарилади.

Заварзин (1985) маълумотига кўра, нефрон дистал бўлимларининг энг муҳим қисмлари Генли сиртмоғининг кўтарилувчи қалин бўлими билан эгри-бугри каналчалар дистал бўлимининг диаметри проксимал бўлим диаметридан бир қадар кичик бўлади. Каналчалар деворини ҳосил қилувчи хужайралар проксимал бўлимнинг призмасимон хужайраларидан бир оз майда. Уларнинг апикал юзасида «тиканли» жияк бўлмайди. Фақат унда-бунда микроворсиналар топилади. Хужайраларнинг базал қисмида (проксимал бўлим хужайраларидагидек) талайгина митохондрийлар билан бирга плазматик мембрананинг чуқур ботик системаси бўлади. Мазкур хужайраларнинг энг қизиқарли функционал томони улар мембранасининг сувни яхши ўтказмаслиги ва хужайралараро боғлиқликнинг сустлигидир. Шунга кўра, бу бўлимда ионлар реабсорбцияси кузатилмайди. Натижада нефрон дистал бўлимининг охирги қисмида сийдик гипосмотик хоссага эга бўлиб, каналчаларни ўраб турган бириктирувчи тўқималарда эса Na^+ ионларининг реабсорбцияси ҳисобига осмотик босим ортади. Ионларнинг бир қисми эса Генле қовузлоғининг пастга тушувчи юпқа бўлими девори орқали каналча бўшлиғига тушади. Нефроннинг дистал бўлимларида ионлар реабсорбцияси жараёнининг бундай ўзига хослиги сийдикдаги моддалар концентрациясини (хусусан, гипертоник сийдик ҳосил бўлишини) бошқарадиган система шаклланиши учун шароит яратади. Маълумки, иссиқ иқлимли ўлкаларда гипертоник сийдик ҳосил бўлиши яшаш учун энг зарур омиллардан биридир.

12-§. Безлар

Одам ва ҳайвонлар организмида турли хилда бир талай безлар бўлади. Уларнинг кўпчилиги терида, овқат ҳазм қилиш системаси ва нафас йўллари деворида жойлашган. Айримлари мустақил ҳолда жойлашган бўлиб, секрет чиқарадиган йўллари организмнинг ташқарисига ёки ички бўшлиқларига очилади. Масалан, кўз ёши безининг маҳсулоти ташқарига чиқади ва кўз пардасини тозалаб, намлаб туради. Сўлак безларининг йўли оғиз бўшлиғига очилади, сўлак овқатни намлаб, уни қисман парчлаб беради.

Меъда ости беи йўллари ўн икки бармоқ ичакка, простата безининг секрет йўллари сийдик чиқарув найига очилади. Уларда ишланиб чиққан секрет организмда ўзига хос муҳим вазифаларни бажаради. Умуман хужайралари ўзига хос суюқлик - секрет ишлаб чиқарадиган ва организмда муайян вазифа бажарадиган орган *без* деб айтилади. Секрет ишлаб чиқарадиган безларнинг хужайралари *гланулоцитлар* дейилади. Безлар ўз маҳсулоти билан организмнинг ўсишида, овқат ҳазм қилишида ва бошқа талайгина жараёнларда актив иштирок этади. Безларнинг деярли ҳаммаси эпителий тўқимасидан таркиб топган.

Ҳар бир без ўзича мустақил орган ҳисобланади, йириклари ташқи томондан бириктирувчи тўқимадан тузилган қобик билан ўралган. Уларнинг ҳар қайсиси қон айланиш системасига ва специфик каналчалар тармоғига эга. Ҳар хил нервлар билан иннервация қилинади. Ўз маҳсулотининг таркиби ва вазифасига кўра бир-биридан фарқ қилади.

Организмдаги барча безлар одатда иккита йирик гуруҳга бўлиб ўрганилади: 1) ташқи секреция безлари, яъни экзокрин безлар; 2) ички секреция безлари, яъни эндокрин безлар.

Морфологик тузилиши жиҳатидан *экзокрин безлар* чиқарув каналчаларига эга бўлиб, ўз маҳсулотини шу каналчалар орқали организмнинг ташқарисига, яъни тери юзасига ва ички бўшлиқларига (оғиз бўшлиғи, қизилўнгач, меъда ва ичакларга) чиқаради. *Эндокрин безларда* эса бундай каналчалар бўлмайди, улар ўз маҳсулотини бевосита қон ва лимфа томирларига, орқа мия суюқлигига чиқаради. Ташқи секреция безларидан ишланиб чиқадиган маҳсулот *секрет* дейилади, ишлаб чиқариш жараёни эса *секреция* дейилади. Организмда моддалар алмашинуви жараёнида ҳосил бўлган ва ташқарига чиқариладиган моддалар *эксретлар* дейилади. Экзокрин безларга сўлак тер, сут безлари, меъда ва ичак деворидаги безлар, кўз ёши ва меъда ости безининг кўпгина қисми киради. Эндокрин безларга гипофиз, эпифиз, қалқонсимон без, қалқонсимон без олди беzi, буйрак усти ва жинсий безлар киради. Тубан хордалилардан эндостил, балиқлар, сувда ҳам қуруқда яшовчилардан ультимо-бронхиал таначалар киради. Эндокрин безлардан ишланиб чиқадиган маҳсулот *инкрет*, яъни *гормон* дейилади.

Ташқи ва ички секреция безлари эпителий тўқималарига, нисбатан жойлашишига қараб иккига: экзоэпителий ва эндоэпителий гуруҳга бўлинади. *Экзоэпителий безлар* эпителий тўқимасининг ташқарисида ёки унинг остида жойлашган безлардир. Булар, масалан, сўлак, тер, ёғ безлари ва жигар. Агар безлар эпителий тўқимасининг ташқарисида эмас, балки унинг қатламида жойлашган бўлса, улар *эндоэпителий безлар* дейилади. Масалан, кекирдак шилимшиқ пардаси эпителийсининг бағрида жойлашган безлар шулар жумласидандир.

Экзокрин безлар

Одам ва ҳайвонлар организмдаги безларнинг кўп қисмини *ташқи секреция безлари* ташкил этади. Улар ўз маҳсулотини овқат ҳазм қилиш системасининг ички бўшлиғига ва нафас йўллариغا чиқаради. Демак, бундай безлар секрет ишлаб чиқариш хусусиятига эга бўлган ҳужайралардан ташқари, чиқарув каналчалари системасига ҳам эга. Безларнинг маҳсулоти ҳар хил бўлиб, таркиби жиҳатидан бири-биридан фарқ қилади.

Без қайси органда жойлашган бўлса, шу органнинг бажарадиган физиологик вазифаси таъминланишида актив иштирок этади. Маълум бўлишича, ташқи секреция безлари жуда хилма-хил бўлиб, улар тузилиши, секреция қилиш усуллари (секреция типлари), секретининг таркиби ва ташқарига чиқариш йўллари билан бири-биридан фарқ қилади. Ташқи секреция безларини ўрганишда ҳар хил классификациялардан фойдаланилади.

Ташқи секреция безлари бир ҳужайрали, кўп ҳужайрали ва кам ҳужайрали безларга бўлинади.

Бир ҳужайрали экзокрин безлар

Бу безлар асосан битта без ҳужайрасидан ташкил топган. Умуман олганда, умуртқали ва умуртқасиз ҳайвонлар организмнинг турли жойида учраб, ҳар хил шаклда бўлади. Буларга *бир ҳужайрали қадақсимон без* ҳам дейилади.

Умуртқали ҳайвонлар билан одамда бир ҳужайрали без кўп тарқалган. Бу без организмнинг нафас йўлларида кўп қаторли эпителий таркибида учраб, ўз секретини

шу эпителий юзасига чиқаради. Ҳавони чангдан тозалаш ва намлаб бериш вазифасини ҳам бажаради. Бу без йўғон ичакда, айниқса, унинг охирги қисмида жуда кўп учрайди, бу ерда эса ҳимоя вазифасини бажаради. Чиқинди моддаларни бир-бири билан ёпиштириб, ичак деворини ортиқча механик ишқаланишдан сақлаб, яра-чақа бўлишига тўсқинлик қилади ва ичак перистальтикаси ёрдамида сўрилишни осонлаштиради. Ниҳоят, тубан умуртқалилар, немертин, моллюскалар ва кўпгина бошқа жониворларнинг без маҳсулотлари тўсиқлик вазифасини ўтайди. Турли умуртқасиз ҳайвонларда бир ҳужайрали безнинг бошқа шакллари ҳам учрайди.

Ичак эпителиysi таркибида учрайдиган бир ҳужайрали без микроскопда яхши кўринади. Секрет асосан ҳужайранинг апикал қисмига сурилган бўлиб, ўлчами ҳар хил бўлган пуфакчалар шаклида цитоплазмани тўлдириб туради. Ядро ва органоидлари цитоплазма деворига яқин ёки базал қисмига сурилган бўлади. Органоидлардан кўзга яхши кўринадигани бу—ядронинг апикал қисмида жойлашган. Гольжи аппаратидир. Бу ҳужайра асосан шиллиқ секрет ишлаб чиқаради. Ҳужайранинг апикал қисми кенгайган бўлиб, базал қисми томон ингичкалашиб боради. Секрет апикал қисмидаги тешикчадан ташқарига чиқиб, ҳужайра яна қадахсимон шаклга киради.

Кўп ҳужайрали экзокрин безлар

Бу хилдаги безлар ҳар хил йирикликда ва мустақил тузилишга эга бўлади. Таркибида без ҳужайраларидан ташқари, бошқа тўқима ҳужайралари ҳам учрайди. Лекин секрет ишлаб чиқаришда фақат glanduloцитлар иштирок этса, бошқа тўқималари безнинг трофик ва метаболит жараёнларида иштирок этади. Экзокрин безлар турлича мураккабликка ва хилма-хил структурага эга (20-расм). Шунинг учун уларни ўрганишда морфологик тузилишига асосланиб яратилган классификациядан фойдаланилади.

Организмда учрайдиган кўп ҳужайрали ташқи секреция безлари чиқарув каналчаларининг тармоқланишига қараб, оддий ва мураккаб безларга бўлинади. *Оддий безлар*, ўз навбатида, тармоқланмаган ва тармоқланган чиқарув каналчали гуруҳларга бўлиниб, ҳар бир гуруҳдаги безлар ўз шаклига эга ва организмнинг ҳар хил жойларида тарқалган. Тармоқланмаган оддий безлар найсимон, альвеоляр (шарсимон) ҳамда калавасимон шаклда бўлади, яъни улар узун найсимон шаклда бўлиб, най деворининг асосий қисмида секретор ҳужайралари жойлашади, ишлаб чиқарган секрет эса шу най бўшлиғига ўтиб, ташқарига чиқарилади.

Тармоқланган оддий безларнинг секретор қисмлари ҳам худди юқоридагидек (найсимон, альвеоляр) шаклда бўлади, лекин найчалари битта бўлмай, бир нечта тармоқлардан ташкил топган бўлади.

Тармоқланмаган оддий найсимон безларга тер безлари, йўғон ичак криптлари деворидаги безлар, меъданинг пилорик қисмидаги ва айрим фундал безлар киради. Тармоқланмаган альвеоляр безларга эса теридаги айрим ёғ безлари киради. Калавасимон безлар ҳам меъда деворида учрайди.

Кўп ҳужайрали мураккаб безлар юқорида айтиб ўтилганидек анча йириклиги ва ниҳоятда мураккаб тузилганлиги билан фарқ қилади. Мураккаб безлар таркибида фақат секретор без ҳужайралари бўлмай, балки бошқа тўқималар ҳам иштирок этади. Қолган тўқималар бошқа, яъни ўзига хос вазифани бажаради. Масалан, бириктирувчи тўқима безнинг ичига ўсиб кириб, уни бўлакчаларга бўлади ва ўзи

билан томирларни олиб кириб, без трофикасни таъминлайди. Айрим безларнинг чиқарув каналчалари атрофида силлиқ мускул боғламчалари учрайди, улар қисқариши билан каналчаларни секретлардан бўшатиб туради. Каналчаларнинг ички юзасини кубсимон ёки цилиндрсимон эпителий тўқима қоплаган бўлади. Найсимон мураккаб безларга— кўз ёши ва тил ости сўлак безлари, мураккаб альвеоляр безларга эса терининг айрим ёғ безлари, меъда ости беши ва кулоқ олди сўлак безлари киради. Аралаш, яъни найсимон-альвеоляр безларга қушларнинг қизилўнгачи деворидаги безлар ва жағ ости сўлак безлари киради. Аралаш безлар таркибида икки хил секретор ҳужайралар учрайди. Бири оксилларга бой секрет ишлаб чиқарса, иккинчиси шиллиқ модда ишлаб чиқаради. Кўп ҳужайрали безларни секретор бўлимларининг шакли, тармоқланиши, секрет чиқариладиган йўллари-нинг тури, секретининг таркиби, секреция типлари ва бошқа хусусиятларига қараб классификациялаш мумкин.

Кам ҳужайрали экзокрин безлар

Бундай безлар асосан бирламчи оғизли жониворлар организмида тарқалган. Масалан, қўш қанотли ҳашаротларнинг сўлак безларида ана шундай кам ҳужайрали экзокрин безлар учрайди. Бу безлар асосий секретор ҳужайралар ва секрет чиқарув найчасида жойлашган ҳужайралардан тузилган бўлиб, секрет ҳужайралари мураккаб табақаланишга эга. Ҳужайралар цитоплазмасида эндоплазматик тўрдан иборат цистерна кўринишида оксил синтез қилувчи аппарат жуда яхши ривожланган. Унда талайгина митохондрийлар бўлиб, уларнинг бир қисми плазматик мембрананинг базал бурмаларида жойлашган. Гольджи аппарати эса цитоплазманинг ҳамма ерида алоҳида-алоҳида комплекс бўлиб жойлашган бўлади.

Умуртқасиз ҳайвонлар орасида кам ҳужайрали безларга эга бўлган жониворларга мисол қилиб, приапүлидларни кўрсатиш мумкин. Улар танасидаги безлар ана шундай кам ҳужайралидир. Бу ҳужайралар асосан аралаш мукопротеид ишлаб чиқарувчи икки хил ҳужайраларга бўлинади: цитоплазмаси зич, ўта базофил қорамтир ҳужайралар ва цитоплазмасида вакуолалар бўлган оқш ҳужайралар. Уларни цитохимиявий ва автордиография усуллари ёрдамида анализ қилиш шунинг кўрсатадики, биринчи хил ҳужайралар оксил синтез қилар экан, иккинчи хил ҳужайралар эса жуда кам миқдорда оксил синтез қилиб, кўпроқ нордон мукополисахаридлар синтез қилар экан. Бундай мураккаб таркибли секретлар синтез қиладиган ҳужайралар фақат кам ҳужайрали приапүлидлар танасидаги безлардагина учрамай, балки сут эмизувчиларнинг жағ ости безларининг айрим қисмларида ҳам учрайди. Кам ҳужайрали безларни қиёсий ўрганишда буни билишнинг аҳамияти катта.

Экзокрин безларнинг ривожланиши ва регенерацияси. Маълумки, экзокрин безларнинг ҳаммаси ўзига хос ривожланиш хусусиятига эга. Мазкур гистология курсида уларнинг ҳаммаси билан танишиб чиқишнинг имконияти йўқ. Шунга кўра қуйида фақат сўлак безлар хусусида қисқача тўхталамиз.

Оғиз бўшлиғи деворининг эпителийсидан ҳужайралар тасмаси ўсиб чиқа бошлайди. Бу дастлаб қутбланмаган ва махсус табақаланмаган бўлади. Кейинчалик ана шу тасмаларда ҳужайралар гуруҳларга бўлиниб, найсимон тузилмалар ҳосил бўлади. Бундай найсимон тузилмалар орасида бўшлиқ пайдо бўлиши билан эпителий тартибга тушиб, бир қават ҳосил қила бошлайди ва шу билан у

кутбланади. Шундан бошлаб, эмбрион ривожлана борган сари безлар шаклланиб, ишлай бошлайди, яъни секрет синтез қилиниб ажралиб чиқадиган бўлади. Аммо уларнинг таркиби ҳали етук ҳайвонларникига ўхшамайди. Чунончи, каламушнинг кулоқ олди сўлак безидаги ацинар хужайралар оксилли секрет ажратади, каламуш эмбрионининг шундай хужайралари эса шиллиқ секрет ажратади ва ҳоказо.

Безларнинг секрет ишлаб чиқариш фаолиятига кўра, уларда доимо физиологик регенерация жараёни кечади. Буни текшириб кўриш учун ичак бир хужайрали безининг ядролари тимидин билан нишонлаб қўйилади. Орадан бир кун ўтгач, шундай нишонланган қадахсимон хужайраларнинг 10%, яна бир неча соатдан кейин уларнинг 50–60% ажралиб чиқа бошлайди. Демак ичак крипталарида қадахсимон хужайраларнинг олдинги авлоди–ствол хужайралар бўлиб, табақаланишнинг дастлабки белгилари пайдо бўлиши билан (шиллик тўпланиши билан), улар митоз йўли билан бўлина олмайди. Нишонланган қадахсимон хужайралар 2–3 кундан кейин шундай тезлик билан камая бошлайдики, худди шундай тезлик билан сўрувчи эпителий хужайралари сони камайиб боради. Бундан ўйлаш мумкинки, қадахсимон хужайралар крипталардан ворсиналар томон силжийди ва эпителий қатламидаги бошқа хужайралар каби улар ҳам ичак бўшлиғига емирилиб тушади, демак, физиологик регенерация рўй беради.

Реператив регенерацияга мисол қилиб, бирор органнинг, аниқроқ қилиб айтганда, жигарнинг бирор бўлаги кесиб олиб ташланса, қолган қисмидаги хужайралар катталашиб wz кўпайиб, йўқолганининг ўрнини тўлдиради, аммо бунда органнинг илгариги шакли ўз ҳолига қайтмайди, жигарнинг тиз теккан жойидаги хужайралар эса айтарли кўпайиб, катталашиб бормайди, улар фақат жароҳат юзаси битиб кетиши учун хизмат қилади, ҳолос. Албатта, бу ўринда шуни айтиб ўтиш керакки, барча органлар ҳам жигарга ўхшаб тез тикланиш хусусиятига эга эмас.

Эндокрин безлар

Умуртқали ва айрим умуртқасиз ҳайвонлар организмида ўзига хос морфологик тузилишга эга ва бажарадиган физиологик вазифасига кўра, ҳар хил бўлган бир неча безлар учрайди, улар эндокрин, яъни ички *секреция безлари* дейилади. Улар биргаликда эндокрин ва гуморал системани ташкил қилишда иштирок этади.

Эндокрин безларнинг экзокрин безлардан асосий морфологик фарқи шундаки эндокрин безлар, юқорида қайд қилиб ўтилганидек секретини, яъни гормонини экзокрин безлар каби чиқарув каналчаларига эмас, балки бевосита қон, лимфа томирларига ва орқа мия суюқлиғига чиқаради.

Эндокрин безлар эволюцион ривожланиш даврининг сўнгги босқичларида пайдо бўлган органларга киради ва кўп хужайрали организмларнинг кўпчилигида учрамайди. Фақат бўғимоёқлилар ва умуртқалиларда улар юксак даражада ривожланган бўлади. Умуртқали ҳайвонларда қуйидаги ички секреция безлари фарқ қилинади: гипофиз, эпифиз, айрисимон без, қалқонсимон без, қалқонсимон без олди беzi, меъда ости безининг эндокрин қисми, яъни Лангерганс оролчалари, буйрак усти безлари, жинсий безларнинг эндокрин қисмлари ва йўлдош шулар жумласидандир.

Эндокрин безлар унча йирик бўлмаса ҳам, лекин улар ўзига мустақил бўлиб, организм учун жуда зарур гормонлар ишлаб чиқаради. Без гормонлари организмда моддалар алмашинуви, ривожланиш ва ўсиш, жинсий балоғатга етиш каби муҳим

жараёнларда иштирок этади ва уларни жадаллаштиради. Морфологик тузилишига кўра, улар худди бошқа органларга ўхшаб, ташқи томонидан бириктирувчи тўқимадан тузилган капсула билан ўралган. Сўнг бу тўқима без ичига ўсиб, ўзи билан қон-томир ва нерв системасини олиб киради. Шунинг ҳам айтиш керакки, эндокрин безлар бошқа органларга нисбатан қон томирларга бой, шу туфайли ҳам улар қонни ўзидан кўп ўтказади. Уларда ҳар бир гранулоцит ҳужайралар атрофидан капилляр томирлар ўтган бўлиб, улар ўз гормонини бевосита шу капилляр томирларга чиқаради.

Эндокрин безлар организмнинг кўп қисмида жойлашган. Улар эмбрионал ривожланиш даврида эмбрионнинг учала варағидан (эктодерма, энтодерма ва мезодермадан) ҳосил бўлади.

1. *Эктодермадан ҳосил бўладиган безлар.* Булар ўз навбатида: а) нерв системаси билан бирга битта пуштадан келиб чиқадиган безларга (буларга бошоёқлиларнинг оптик безлари, умуртқалиларнинг буйрак усти безининг мағиз, яъни адренал қисми киради) ва б) эктодерманинг бошқа қисмларидан ҳосил бўладиган безларга (умуртқалиларда аденогипофиз безлари) фарқ қилинади.

2. *Энтодермадан ҳосил бўладиган безлар.* Буларга қалқонсимон без, қалқонсимон без олди бези, меъда ости безининг эндокрин қисми киради.

3. *Мезодермадан ҳосил бўладиган безлар.* Буларга буйрак усти безининг пўстлоқ қисми билан жинсий безлар киради.

Секреция типлари. Маълумки, юқорида ташқи ва ички секретор безлар ҳар хил секрет ва гормон ишлаб чиқариш хусусиятига эга эканлиги ҳақида гапирилди. Без ҳужайралари ичидаги маҳсулот қандай йўл билан ҳужайра ташқарисига чиқариб берилади? Бу ҳодисани ҳозирги вақтда учга бўлиб ўрганиш расм бўлган, мерокрин, апокрин ва голокрин секреция типлари шулар жумласидандир.

Мерокрин типда секреция қиладиган безларнинг секретор ҳужайраларида морфологик ўзгаришлар бўлмайди, яъни безларнинг бир бутунлиги ўзгармайди. Ҳужайра ичида томчи ёки дона шаклида йиғилган секретлар ҳужайра ташқарисига оддий йўл билан чиқарилади. Бунга мисол қилиб, бир ҳужайрали қадахсимон безларни олиш мумкин. Уларнинг апикал қисмида кичкина тешикча бўлиб, бу тешикча орқали секрет ташқарига чиқарилади.

Апокрин типдаги секрецияда ҳужайра қисман морфологик бузилишга учрайди. Бунда ҳужайра ичида секрет апикал қисмига йиғилиб, унинг юзасида йирик-майда пуфакчалар ҳосил қилади. Уларнинг ичи секретга тўла бўлиб, пуфакчалар ҳужайрадан узоқлашган сари пастки қисмида мембраналари бир-бирига яқинлашиб туташади ва ўзаро битишади. Натижада пуфакча ҳужайрадан ажралиб ёрилади ва маҳсулоти ташқарига чиқади. Ҳужайраларда содир бўладиган бундай морфологик ўзгаришлар улар учун нормал физиологик ҳодиса ҳисобланади. Апокрин типда секреция қиладиган безларга сут безлари, тер безлари, қалқонсимон безлар киради.

Е.А.Шубникова (1981) апокрин типдаги секрецияни макроапокрин ва микроапокрин типга, яна иккига ажратади. Макроапокрин типдаги секреция, одатда, ёруғ майдонли микроскопда кўринади. Ҳужайранинг бўш турган юқори қисмида ўсимталар ҳосил бўлиб кейинчалик улар узилиб тушади. Натижада ҳужайранинг бўйи пасайиб қолади. Микроапокрин секреция типини эса электрон микроскопда кузатилади. Бунда микроворсиналарнинг кенгайган учини ҳужайрадан узилиб тушади.

Голокрин типда секреция қиладиган безларнинг хужайралари тамоман nobуд бўлиб, секретга айланиб кетади. Уларнинг ўрнини бўлиниш йўли билан ҳосил бўладиган ёш хужайралар тўлдириб боради. Бунга теридаги ёғ безлари мисол бўлади.

УЧИНЧИ ҚИСМ

ИЧКИ МУҲИТ ТЎҚИМАЛАРИ

Ички муҳит тўқималари деганда, одатда, ташқи муҳит билан ҳам ички органлар бўшлиқлари билан ҳам туташиб турмайдиган, морфологияси ва вазифаси ҳар хил, аммо ҳайвон ёки одамнинг ичида жойлашган тўқималар тушунилади. Улардан қон, лимфа ва сийрак бириктирувчи тўқималар бутун организм хужайраларини озик моддалар билан таъминлайди. Мана шу хусусияти, яъни вазифасига кўра улар *трофик тўқима* дейилади. Улар организмни турли хил зарарли моддалар ва инфекциялардан ҳимоя қилади, яъни Мечниковнинг фагоцитоз қонуниятига кўра, организмга тушган микроб ёки бошқа ёғ моддаларни муайян қон ва бириктирувчи тўқима хужайралари ўзига камраб олиб емириб юборади. Шунингдек мазкур тўқималар хужайралараро моддаларнинг химиявий ва коллоид-дисперс таркиби доим бирдай бўлишини таъминлайди ҳам. Суяк тоғай, пай, бойламлар, фасция (парда, қобиқлар) ва апоневрозлар эса таянч вазифасини бажаради. Улар учун бирдан-бир умумий хусусият тўқималарда хужайралараро моддалар ривожланган бўлади. Шунга кўра, хужайра элементлари бир-биридан анча узоқда ётади. Бундан ташқари, қон билан лимфа тўқималаридаги хужайралараро модда суюқ, тоғай билан суяк тўқималаридаги хужайралараро модда зич бўлади ва ҳоказо.

VII боб. УМУРТҚАЛИ ҲАЙВОНЛАРНИНГ ҚОН ВА ЛИМФА ТЎҚИМАЛАРИ

Маълумки, ички муҳит тўқималарига юқорида кўриб ўтилган бир қатор тўқималар билан бирга қон ва лимфа тўқималари ҳам киради. Бинобарин, ички муҳит тўқималарининг бирдан-бир ягона белгиси ва уларни бир-бирига бирлаштириб турган омил бу—хужайралараро модданинг жуда яхши ривожланганлигидир. Унинг бунчалик яхши ривожланиши хужайраларни бир-биридан узоқлаштириб туради. Эпителий тўқимасида эса хужайралараро модда деярли йўқ, шу сабабдан ҳам уларнинг хужайралари ёнма-ён ёки бир-бирининг устида жойлашган, бу ҳақида юқорида гапирилган эди.

13-§. Қон

Қон ҳақида гапирганда қон яратувчи аъзолар—суяк кўмиги (мияси), лимфа тугунлари, талоқ ҳақида ҳам гапиришга тўғри келади. Буларни алоқида ажратиб ўрганиш мумкин эмас, чунки истасангиз-истамасангиз бири ҳақида гап борганда иккинчисини ҳам қисқача бўлса ҳам тилга олиб ўтишга тўғри келади. Қон ҳайвонларда бўлсин, одамда бўлсин доим ҳаракатланиб туради. Шу ҳаракати жараёнида унинг таркиби доим ўзгариб туради. Шу жиҳатдан қараганда, қон яратувчи органлардаги қоннинг таркиби билан томирларда айланиб юрган, яъни периферик қоннинг таркиби ўртасида бир оз фарқ бўлади.

Хўш, қон ўзи нима, у нимадан пайдо бўлади? Маълумки, организмнинг эмбрион ривожланиши даврида эктодерма, энтодерма ва мезодермадан ташқари, улар

оралиғида мезенхима деб аталувчи эмбрион тўқимаси ҳам ривожланади. Келажакда мазкур тўқимадан бир қатор янги тўқималар ривожланади. Бинобарин, қон ва лимфа ҳам ана шу мезенхима хужайраларидан ривожланади.

Мезенхима хужайралари, одатда, протоплазматик ўсимталарга ўхшаш бир нечта ўсимталари билан ўзаро тутшиб, тўрсимон шаклда тузилган. Буларнинг ҳаммаси кам табақаланган хужайралар қаторига киради, Хужайраларнинг орасини ярим суюқлик ҳолатида бўладиган модда тўлдириб туради. Мезенхиманинг турли қисмларидаги хужайраларнинг кўпайиши ва табақаланиши эмбрионда ҳар хил тўқималар ривожланишига олиб келади. Булар жумласига қон ва лимфа, уларнинг томирлари, шаклли элементлар ҳамда суюқликлари киради. Қон ва лимфанинг бошқа бириктирувчи тўқималардан фарқи организмнинг ички муҳитини таъминлашда иштирок этишидир. Эмбрион ривожланиш даврида олдин қон томирлар системаси, сўнг лимфа системаси пайдо бўлади. Қон ва лимфа ўзининг таркибий тузилиши жиҳатидан бир-бирига ўхшаш моддалардир. Масалан, қон асосан суюқ плазма ва унда эркин сузиб юрган шакилли элементлардан ташкил топган. Лимфа томирлари ўз суюқлигини қон томирларга қуйиб, уни ҳар томонлама тўлдириб туради. Қон организм учун муҳим бўлган бир неча хил вазифаларни бажариши ҳаммага маълум. Шулардан биринчиси унинг трофик (озиклантирувчи) вазифаси бўлиб, ичаклардан қонга сўрилган барча озиқ моддаларни организмга тарқатиб беради ва тўқималарда моддалар алмашинуви жараёнида ҳосил бўлган чиқинди моддалар организмдан ташқарига чиқарилишини таъминлайди.

Иккинчиси, организмда газлар алмашинуви (нафас) жараёнини таъминлайди. Яъни қон ўпка пуфакчалари (альвеолалари) дан кислород бириктириб олиб, органлар тўқималарига тарқатади ва у ердан карбонат ангидрид газини олиб, ўпка орқали ташқарига чиқаради. Бу вазифани асосан қизил қон таначалари—эритроцитлар бажаради.

Учинчиси, организмда ҳимоя вазифасини бажаради. Бу вазифани бажаришда қон таркибидаги бир нечта элементлар иштирок этади. Масалан, қоннинг оқ қон таначалари—лейкоцитлар фагоцитоз хусусиятига эга, яъни организмга ташқаридан тушган ҳар хил микроорганизмларни камраб олиб, парчалаб юборади. Қасаллик туфайли некрозга учраган, организм учун ёт моддаларга айланган хужайраларни ютади. Қоннинг баъзи шаклли элементлари ҳар хил иммунитет ҳосил қилади. қоннинг мана шу хусусияти туфайли организм соғлом бўлади.

Бундан ташқари, қон организмда бир нечта гуморал вазифани ҳам бажаради. Эндокрин ва нерв системаси билан бирга у организмнинг ички турғунлигини (муҳитини), яъни гомеостазини сақлаб туришда ҳам иштирок этади.

Қон тузилишига кўра икки қисмга бўлиб ўрганилади: суюқ қисми—плазма ва унда эркин сузиб юрувчи шаклли элементлар—эритроцитлар, лейкоцитлар ва қон пластинкалари—тромбоцитлар. Қон плазмаси ҳажми жиҳатидан қоннинг 55–60% ни, шаклли элементлари 40–45% ни ташкил этади. Қоннинг умумий массаси одам организмнинг тахминан 7% ни ташкил этади. Масалан, массаси 70 кг келадиган одамда тахминан 5–5,5 л қон бўлади.

Қон плазмаси

Плазма хужайралараро суюқ модда бўлиб, таркибининг 90–93% ни сув, 7–10% ни қуруқ моддалар ташкил қилади қоннинг ана шу плазма ва қуруқ қисмини

центрифуга ёрдамида бир-биридан бемалол ажратиш мумкин. Бунда пробирканинг тагига куруқ моддалари чўкиб, юзасига плазма ажралиб чиқади. куруқ модданинг тахминан 7% и оксиллар, 3% бошқа органик ва анорганик моддалардир.

Организм ҳаётида қон плазмаси муҳим вазифаларни бажаради. Унинг таркибида организм учун зарур бўлган кўп органик ва анорганик моддалар мавжуд. Буларга оксиллар, ёғлар, углеводлар, гормонлар, антитело ва антиоксинлар киради. Бундан ташқари, моддалар алмашинувида организмда ҳосил бўладиган чиқинди моддалар – сийдик кислота, мочевино ва бошқалар ҳам бўлади. Қон плазмасидаги оксиллардан энг муҳими фибриноген бўлиб, у қоннинг қуюлишида иштирок этади, яъни тананинг жароҳатланган жойида, қондаги эриш хусусиятига эга бўлган фибриноген фибринга–майда ипчаларга ўхшаш оксилга айланади ва жароҳатланган томир юзасини беркитади, натижада қон оқиши тўхтади. Аммо фибриногеннинг фибринга айланиши учун унга қондаги кальций қони билан тромбин оксили таъсир қилиши керак. Улардан биттаси бўлмаса ҳам қон қуюлмайди. Одатда, қон таркибида тромбин оксили бўлмайди, агар бўлганида қон томирларда ивиб қоларди. Қонда, одатда, тромбоген моддаси бўлиб, у тромбокиназа ферменти таъсирида тромбинга айланади. Тромбин билан кальций иони бирга фибриногенга таъсир қилиб уни фибринга, яъни майда ипчаларга айлантиради, натижада қон қуюлади. Тромбокиназа эса қон томирлар жароҳатланган жойда қон шаклли элементларнинг емирилиши ва кислород билан реакцияга киришиши натижасида ҳосил бўлади. Шундай қилиб, қон қуюлиши учун албатта, қон томирларнинг жароҳатланган қисми ва фибриноген, кальций иони ва протромбин моддаси иштирок этиши шарт. Қонда шу элементлардан биронтаси кам бўлса ёки ўзаро бир-бирига таъсири бузилса, қон қуюлиш жараёни сусайиши ёки умуман тўхташи мумкин. Айрим қон касалликларида унинг қуюлиш жараёни бузилиб кичкина жароҳатланган қон томирдан ҳам кўплаб қон оқиб кетиши мумкин. Гемофилия касаллигида қон қуюлиши бузилган бўлиб, қон томирларнинг кичкина жароҳати ҳам организмни ҳалокатга олиб келади.

Қоннинг шаклли элементлари

Демак қоннинг шаклли элементлари қон яратувчи органларда етилгач, томирларга ўтади ва периферик қон томирлар бўйлаб айланиб юраркан, қонга хос умумий вазифани бажаришга киришади.

Эритроцитлар. *Эритроцитлар* – қизил қон таначалари қон шаклли элементларининг энг кўп қисмини ташкил қилади. Уларнинг сони, одатда, эркекларда 1 мм³ қонда 5–5,5 млн бўлса, аёлларда 4,5–5 млн, ёш организмда улар сони нисбатан кўп бўлади. Одам катта бўлгач, бу миқдор одатдаги даражага тушади ва организм қариган сари унинг миқдори яна ортиб боради, таркибидаги гемоглобин миқдори эса ёшларникига нисбатан камаяди. Эритроцитлар ҳар хил физиологик ҳолатларда ва касалликларда ошиб ёки камайиб туриши мумкин. Эритроцитларнинг сони умуртқали ҳайвонларнинг яшаш шароитига, жинси, ёшига ва йил фаслига қараб ўзгариб туради. Ҳар хил ҳис ва туйғулар натижасида ва жисмоний ҳаракат вақтида эритроцитлар сони кўпаяди. Улар миқдорининг бундай ўзгариб туриши организмнинг мослашиш хусусиятидан келиб чиқади. Ҳар бир эритроцит, масалан, одамда 3 ойдан ортиқ яшайди. Организмда жигар, талок ва терида қон деполари бўлиб, у ерда ҳамма вақт эритроцитлар мавжуд бўлади ва керак вақтида қонга

чиқариб турилади. Эритроцитлар газлар алмашинувини, қон плазмасидаги ионлар муносабатини бошқаришда, гликолиз жараёнида, яъни углеводларнинг парчаланишида, токсинларнинг адсорбиланишида иштирок этади, вирусларни тутиб қолиш каби вазифаларни бажаради. Эритроцитларнинг газлар алмашинувидаги вазифаси организмни кислород билан таъминлаш ва карбонат ангидридни ташқарига чиқаришда намоён бўлади, Умуртқали ҳайвонлар эритроцитларининг таркибида кислородни ўзига тез қабул қилиб олиш хоссасига эга бўлган нафас пигменти–гемоглобин бўлади. Қон ўпка пуфакчаларидан (альвеолаларидан) ўтар экан, эритроцитлар гемоглобини худди магнитга ўхшаб кислородни ўзига тортиб олади ва хужайраларга етказиб беради.

Эритроцитлар, одатда, ниҳоятда ихтисослашган бўлиб, ривожланиш даврининг охириги поғоналарида ядро ва бошқа органоид ҳамда хужайра киритмаларини ўзидан ташқарига чиқаради. Цитоплазмаси фақат қонга қизил ранг бериб турувчи гемоглобин моддаси билан тўлади, бўлиниш хусусиятини йўқотади. Амфибияларда ва паррандаларда (бақа ва товукларда) эритроцитлар таркибида ядролар охиригача сақланиб қолади, бинобарин, уларнинг эритроцитлари ядролигича қолади. Умуртқали ҳайвонларда ва одамда (туя ва ламалардан ташқари) эритроцитларнинг шакли деярли юмалоқ икки томони ботиқ диск шаклида бўлади. Уларнинг бундай морфологик тузилиши физиологик жиҳатдан катта аҳамиятга эга, гемоглобин ўзига кислородни тез қабул қилиб, организм талабини етарли даражада кислородга қондиради. Эритроцитлар жуда эластик хусусиятга эга бўлиб, ўз диаметридан кичик диаметрли капилляр томирлардан шаклини ўзгартирган ҳолда бемалол ўтиб кетаверади. Айрим тубан умуртқалиларда эритроцитлар шакли овалсимон, тухумсимон ёки икки томони қаварик, бўртиқ бўлиши ҳам мумкин. Эритроцитларнинг диаметри ҳар хил бўлади. Масалан, товукларда 12 мк, филда 8 – 10 мк, эчкида 4, қўйда 4,3, одамда 7,5 мк га тенг. Шунинг ҳам айтиб ўтиш керакки, умуртқалиларда эритроцитларнинг диаметри уларнинг умумий вазнига қараб ўзгармайди. Тубан умуртқалиларда ҳам эритроцитларнинг диаметри ҳар хил бўлиши, яъни йирик-майда бўлиши мумкин. Сутэмизувчиларда, одатда, майда, тубан хордалиларда анча йирик айниқса, протейларда 58 мк бўлади. Битта эритроцитнинг сатҳи 128 мк^2 га; одамнинг 5,3 л қонидаги эритроцитларнинг умумий сатҳи 3700 м^2 га тенг.

Замонавий скенур электрон микроскоп ёрдамида эритроцитларнинг нозик тузиллиши яхши ўрганиб чиқилган. Шундан маълумки, эритроцитлар цитолеммасининг қалинлиги 20 нм га тенг бўлиб, унинг ташқи юзасида фосфолипаза, кислота, адсорбция қилинган протеинлар, ички юзасида эса гликолитик ферментлар, натрий ва калий, гликопротеинлар ва гемоглобин топилган. Эритроцитнинг мембранаси танлаб ўтказиш хоссасига эга бўлиб, ўзидан натрий, калий, кислород ва карбонат ангидридни ўтказади.

Эритроцитларнинг химиявий таркиби: 60% сув, 40% қуруқ моддадан ташкил топган. Қуруқ модданинг 95% ни гемоглобин, 5% ни унинг қобиғи (стромаси) ва бошқалар ташкил этади. Битта эритроцит вазнининг 32,5% ни гемоглобин моддаси ташкил этади. Организмдаги барча гемоглобиннинг массаси тахминан 800 г га тенг. Маълумки, гемоглобин мураккаб оксилларга кириб, унинг оксил қисми – *глобин*, оксил бўлмаган қисми – *геминдир*. Улар таркибида темир бўлиб, протопорциринлар

гурухига киради. Гемоглобин ўпкага кирган кислород билан тезда бирикиб, оксигемоглобинга айланади. Ўзидаги кислородни тўқималарга бериб, у ердан карбонат ангидридни олиб карбоксигемоглобинга айланган ҳолда уни ўпка орқали ташқарига чиқариб юборади. Эритроцитларда қондаги карбонат ангидриднинг 1/3 қисми бўлади. Эритроцитлар, одатда, Романовский-Гимза (эозин ва лазур бўёқларининг аралашмаси) усули билан бўяб ўрганилади. Қон суртмаларининг фиксацияси этил ва метил спиртлар ёрдамида бажарилади. Бунда эритроцитлар кўзга яхши кўриниб туради. Одатда, қонда 5% атрофида ёш гемоглобин бўлади. Уларнинг цитоплазмасида тўрсимон доначалар бўлиб, буларни *редукулоцитлар* дейилади. Улар эндоплазматик тўр билан рибосомаларнинг қолдиғидир.

Эритроцитлар таркибида гемоглобин бўлгани учун кислотали бўёқларда оксифил бўялади. Қонда кам учрайдиган ёш эритроцитлар таркибида гемоглобин кам бўлганлиги учун кислотали бўёқларда яхши бўялмайди, аксинча, ишқорий бўёқларда базофил бўялади. Бундай эритроцитларга *полихроматофил эритроцитлар* дейилади. Умуман, эритроцитларнинг ҳар хил бўёқларда ҳар хил бўялишига *полихроматофилия* дейилади.

Сут эмизувчиларда эритроцитлар ҳар хил ташқи ва ички таъсирга сезгир бўлади. Айниқса, қонда осмотик босимнинг ўзгариши уларга кучли таъсир қилади. Масалан, 0,9% ли ош тузли изотоник эритма эритроцитлар учун нормал ҳисобланади. Гипотоник эритмаларда эритроцитлар сувни ўзига тортиб шишиб кетади, натижада улар ёрилиб, гемоглобин ташқарига чиқади. Бундай ҳолатга *гемолиз* дейилади. Гемолиз фақат гипотоник эритмада эмас балки бошқа моддалар (хлороформ, спирт ва илон захари) таъсирида ҳам содир бўлиши мумкин. Аксинча, гипертоник эритмада эритроцитлар ўзидан сувни ташқарига чиқариб юбориб, буришиб қолади, бунга *плазмолит* дейилади. Иккала ҳолатда ҳам эритроцитларнинг физиологик фаолияти бузилади.

Эритроцитларнинг умри ўртача 110 кун, эркакларда—126 кун, аёлларда 90 кун. Маълум бўлишича, организмда ҳар куни 200 млн га яқин эритроцитлар нобуд бўлиб, емирилиб туради. Уларнинг ўрнини янги эритроцитлар эгаллайди. Эритроцитлар емирилиши натижасида гемоглобин глобин ва геминга ажралади. Бунда ажралиб чиққан темир элементларини янги ҳосил бўлган эритроцитлар ўзига қабул қилиб олади ва ундан ўз фаолиятида катта фойдаланади.

Лейкоцитлар. Лейкоцитлар—оқ қон таначалари қоннинг шаклли элементларидан бири. Уни биринчи марта 1673 йили А.Левингук аниқлаган. Улар протоплазматик ўсимталари орқали амёба шаклида сурилиб юриш хусусиятига эга. Морфологик тузилиши ва бажарадиган физиологик вазифасига кўра ҳам бир-биридан фарқ қилади. Лейкоцитларнинг сони ҳар хил ҳайвонларда ҳар хил: 1 мм³ қонда 3 мингдан 18 минггача бўлади, қушларда 30 мингдан ҳам ошади. Ёш болаларда уларнинг сони 1 мм³ қонда 10–12 минг, катталарда 6–8 минг. Лейкоцитларнинг сони ўзгариб туради, масалан, овқатланишдан ва жисмоний ҳаракатдан кейин кўпайиши мумкин. Шунинг учун анализга оладиган қонни одатда, наҳорда олинади. Борди-ю, лейкоцитларнинг сони 1 мм³ қонда 10 минггача ўзгарса, уни одатда физиологик ўзгариш дейилади, патологик ҳолат деб тушунилмайди. Айрим вақтларда, масалан оғир касалликларда лейкоцитларнинг сони ундан ҳам кўпайиб кетади, уларнинг бундай ҳолатига *лейкоцитоз* дейилади, камайиб кетишига

эса *лейкопения* дейилади. Лейкоцитлар актив ҳаракат қилиб кўчиб юриш хусусиятига эга, яъни сохта оёқчалари билан ҳаракатланиб, қон томирлардан атрофдаги бириктирувчи тўқималарга чиқиб, у ердаги патологик жараёнларда иштирок этади. Улар ҳаракатининг тезлиги ҳарорат, рН га боғлиқ. Лейкоцитларнинг энг муҳим вазифаларидан бири, юқорида эслатиб ўтганимиздек организмга тушган ёт моддаларни ёки микроорганизмларни ўзига қамраб олиб, уни парчалаб юборишдир. Унинг бу иши *фагоцитоз* дейилади.

Лейкоцитлар микроорганизмларга икки хил: бактериоцит ва бактериостатик таъсир кўрсатади. Биринчисида лейкоцитлар таркибидаги ферментлар ёрдамида микроорганизмларни тўла қамраб олиб, парчалаб юборади, иккинчисида эса уларни чалажон қилиб, касаллик келтириб чиқариш хусусиятини йўқотади. Бундан ташқари, лейкоцитлар гуморал вазифани бажараркан, иммунитет ҳосил бўлишида ҳам иштирок этади.

Умurtқали ҳайвонлар ва одамда лейкоцитлар цитоплазмасида доначалари бор ёки йўқлигига қараб икки гуруҳга бўлинади. Биринчиси донатор лейкоцитлар—*гранулоцитлар*, иккинчиси, доначасиз лейкоцитлар—*агранулоцитлар*. Лейкоцит доначалари кислотали (эозин) бўёқлар билан текис бўялса, *эозинофил лейкоцитлар*, доначалари ишқорни (азур) бўёқ билан бўялса, *базофил лейкоцитлар*, кислотали ва ишқорий бўёқ билан бўялса, *нейтрофиллар* дейилади. Доначасиз лейкоцитлар лимфоцит ва моноцитларга бўлинади.

Донатор лейкоцитлар—гранулоцитлар. Юқорида айтиб ўтилганидек донатор лейкоцитлар—гранулоцитлар ўз навбатида нейтрофил, эозинофил ва базофилларга бўлинади. Қуйида уларни бирма-бир кўриб чиқамиз.

Нейтрофил лейкоцитлар қонда лейкоцитлар тўрининг энг кўп қисмини, яъни жами лейкоцитларнинг 65–75% ни ташкил қилади. Нейтрофиллар асосан юмалоқ шаклда бўлиб, диаметри 7–15 мкм га тенг. Цитоплазмасида жойлашган майда доначалар бўлиб, улар очроқ бўялган. Электрон микроскопда яхши кўринади. Хужайра марказида жойлашган ядроси ишқорий бўёқ билан яхши бўялади. Ядроларининг шакли хужайра шаклига қараб ҳар хил. Ёш нейтрофилларнинг ядроси таёқчага ўхшаган бўлгани учун *таёқчасимон ядроли нейтрофиллар* дейилади, улар жами лейкоцитларнинг 3–5% ни ташкил этади. Ёш хужайралар етила бориши билан бўғимлар ҳосил қилади.

Ҳар бир бўғим жуда ингичка, кўзга кўринмайдиган элементлар билан туташган бўлиб, уларга *бўғим ядроли нейтрофиллар* дейилади. Нейтрофиллар лейкоцитларнинг 60–65% ни ташкил этади. Одатда, нейтрофил лейкоцитлар ядросининг шаклига қараб уларнинг ёшини аниқлаш мумкин. Нейтрофил лейкоцитлар таркибида протеолитик ферментлардан цитохромоксидаза, ишқорий фосфатаза ҳамда аминокислоталар, липидлар ва гликоген борлиги аниқланган. Нейтрофил лейкоцитлар организмга тушган микроорганизмларни ва касалликларда ҳосил бўладиган чиқинди моддаларни қамраб олиб, парчалаш хусусиятига эга. Ана шу фагоцитоз қилиш хусусиятига қараб уларга *микрофаглар* деган ном берилган.

Шуни ҳам айтиш керакки, ҳар хил умurtқалиларда нейтрофилларнинг сони, шакли ва ички тузилиши бир-биридан фарқ қилади. Масалан, мушук қонидаги нейтрофил лейкоцитлар доначаси жуда ҳам майда бўлиб, катта объективда ҳам деярли кўринмайди. Одатда улар қизғиш рангга бўялади. Отларда ва кавш

кайтарувчи хайвонларда эса нейтрофил доначалар кислота ва ишқорий бўёққа бўялади. Уй қуёнлари билан қушларники кислотали бўёққа (эозинга) бўялади. Шунинг учун нейтрофил лейкоцитларни фақат бўялишига қараб ажратиш умуртқали хайвонларда аниқ маълумот бермайди.

Нейтрофил лейкоцитлар сони патологик ва физиология ҳолатларга қараб ўзгариши мумкин. Чунончи, яллиғланиш жараёнида, жисмоний ҳаракат вақтида, хомиладор аёлларда унинг сони ортиб боради.

Эозинофил (ацидофил) лейкоцитлар қондаги лейкоцитлар умумий миқдорининг 2–5% ни ташкил этади. Бошқа доначали лейкоцитларга нисбатан улар анча йирик бўлиб, диаметри 9–14 мк га тенг. Цитоплазма қисмидаги доначалар бошқа гранулоцитларнинг доначасига нисбатан анча йирик, бир текис жойлашган доначалар бўлиб, эозин ва бошқа кислотали бўёқларда яқши бўялади. Отлар қонидаги эозинофил лейкоцитлар анча йириклиги билан фарқ қилади. Романовский бўёғида қизил рангга бўялади.

Эозинофил доначаларининг шакли юмалоқ ёки овалсимон бўлиб, бошқа лейкоцит доначаларидан анча йирик диаметри 0,7–1,3 мк га тенг. Уларнинг доначалари оддий микроскопнинг кичик объективида ҳам яқши кўринади. Улар липоидлардан (оксил моддалардан) ташкил топган. Доначалар таркибида фосфор, темир, оксидланиш ва қайтарилиш жараёнида иштиток этадиган ферментлар учрайди. Электрон микроскопда олиб борилган текширишлар шуни кўрсатадики цитоплазма қисмида яқши ривожланган эндоплазматик тўр, Гольжи комплекси, хужайра маркази ва митохондрийлар бор экан. Эозинофил ядроси хужайра марказида жойлашган бўлиб, одатда, иккита, баъзида эса учта сегментдан ташкил топган, улар ингичка белбоғчалар ёрдамида бир-бири билан тутшиб туради. Эозинофил лейкоцитлар ҳам сурилиб кўчиш хусусиятига эга. Организмнинг касалланган жойларида кўплаб учрайди. Фагоцитоз хусусиятига эга. Организмда ҳар хил захарлар таъсирида интоксикация бўлганда уларнинг активлиги янада ортади.

Эозинофилия баъзи бир юқумли касалликларда ҳам аниқланган. Масалан, гижжа касалликларида, аллергия ҳолатларда ва организмга ёғ оксиллар тушиб қолганида уларнинг қондаги миқдори бирмунча кўпаяди. Хайвонларда буйрак усти беши олиб ташланганида эозинофилия бўлиши кузатилган. Аксинча қалқонсимон без олиб ташланганида эса унинг камайиши, яъни *эозинопения* содир бўлади.

Базофил лейкоцитлар умумий лейкоцитларнинг 0.52% ни ташкил этади, диаметри 6–10 мк. Базофиллар қушлар қонида бошқа умуртқалилардагига нисбатан кўпроқ бўлади. Ядроси бошқа гранулоцитларга нисбатан анча оч бўялади, бўғимлари деярли кўринмайди. Цитоплазмасида интенсив равишда ишқорий бўёққа тўқ бўялган йирик доначаларни кўрамыз. Доначалар сувда тез эрийди, организмдаги вазифаси яқши ўрганилган эмас. Рентген нури ҳамда токсинлар таъсирида кўпаяди, янги базофиллар юзага келади.

Доначасиз лейкоцитлар – агранулоцитлар.

Доначасиз лейкоцитлар морфологик тузилиши ва вазифасига кўра доначали лейкоцитлардан фарқ қилади. Хужайра марказида битта юмалоқ ядроси бор. Доначали лейкоцитларга ўхшаш сегментлари ёки доначалари бўлмайди. Одатда, кам миқдорда бўлиб, шароитга қараб тузилишини ўзгартириб туради. Айрим вақтларда фагоцитоз вазифасини бажаради. Доначасиз лейкоцитлар бемалол қон

томирлардан ташқарига чиқиб, у ердаги бириктирувчи тўқималарга киради, қонда уч хил: лимфоцит, плазмоцит ва моноцитлар шаклида бўлади.

Лимфоцитлар оқ қон таначалари орасида кўп тарқалганлар қаторига киради. Микдори ҳар хил умуртқалиларда турлича. Айрим сут эмизувчилар ва қушларда лимфоцитлар умумий лейкоцитлар микдорининг 40–60% ни ташкил қилса, йиртқич тоқ туёқлиларда 20–40% ни ташкил этади. Лимфоцитлар кўпчилик умуртқали ҳайвонларда ва одамда лейкоцитлар умумий микдорининг 25–35% ни ташкил этади, шакли юмалоқ, ўртача диаметри 7–10 мк. Йирик-майдалигига қараб – йирик, ўртача ва майда лимфоцитларга бўлинади. Улар орасида энг кўп учрайдигани майдаси бўлиб, лимфоцитларнинг 60% ни, ўртачаси – 33% ни ва йириги 1% ни ташкил этади. Майда ва ўртача лимфоцитлар ядроси тўқ бўлиб, микроскопда яхши кўринади. Йирик лимфоцитларда ядро йирик овалсимон бўлади. Лимфоцитлар кам табақаланган ҳужайралар қаторига киради ва бошқа ҳужайраларга айланиб, организмда улардан гистиоцит, макрофаг ва гемоцитобластлар ҳосил бўлади. Цитоплазмасида органоидларнинг ҳаммасидан учрайди. Лимфоцит ўртача 3–6 кун яшайди. Улар йирик-майдалигидан ташқари, Т – лимфоцит ва В–лимфоцитларга бўлинади.

Т-лимфоцитлар айрисимон без – тимус ичида *тимоцитлар* дейилса, ундан чиққанидан сўнг яна *Т-лимфоцитлар* дейилади. Булар организмда иммунитетнинг сақланишида иштирок этади, фагоцитоз қилиш хусусиятига эга.

В-лимфоцитлар номи қушларнинг лимфоид органи ҳисобланган бурсе фабрициус деган номдан олинган бўлиб, биринчи марта у шу органда топилган. В-лимфоцитлар ҳам иммунитетни таъминлашда иштирок этади. Ўзидан махсус оқсил –антитело ишлаб чиқариб, организмни бактериялардан ва юқумли касалликлардан сақланди. Унинг антитело ишлаб чиқариши Т-лимфоцитлар таъсирида юзага келади. Одатда, юқумли касалликдан тузалаётган одамларда лимфоцитлар сони ортиб кетади, касалликнинг бошида эса кам бўлади.

Плазмоцитлар айрим В-лимфоцитларнинг табақаланиши жараёнида ҳосил бўладиган ҳужайралардир. Улар суяк кўмиги, талоқ лимфа тугунлари ва сийрак бириктирувчи тўқималар таркибида учрайди. Ҳамма лейкоцитларнинг 1% ни ташкил этади. Бу ҳужайралар ҳам юмалоқ шаклда бўлиб, диаметри 8 мк га тенг. Ядроси овалсимон, эксцентрик жойлашади. Эндоплазматик тўрнинг юксак даражада ривожланиши ҳужайранинг иммун оқсиллари, яъни гамма-глобулин ишлаб чиқариши билан боғлиқ. Айрим вақтларда қондаги глобулин оқсиллини ҳам ишлаб чиқариши билан боғлиқ.

Моноцитлар (қон макрофаглари) доначаспз лейкоцитлар орасида энг йириклари ҳисобланади, диаметри 20 мк га тенг. Қондаги лейкоцитларнинг 5 – 8% ни ташкил этади. Ядроси йирик ловиясимон ёки юмалоқ бўлиб, сийрак тузилишга эга, хроматиндан ташкил топган. Цитоплазмасида барча органоидлар учрайди. Фагоцитоз қилиш хусусиятига эга. Организмни ҳимоя қилиш вазифасини бажаради.

Моноцитлардан бир қатор ҳужайралар ҳосил бўлади. Масалан, сийрак бириктирувчи тўқимадаги гистиоцит ҳужайралари, айрим макрофаглар, жигарнинг Куффери ҳужайралари, остиокласт, микроглия ва бошқалар шулар жумласидандир.

Қон пластинкалари – тромбоцитлар. Қон пластинкалари– тромбоцитлар қонда ҳар хил шаклда бўлиши мумкин. Кўпроқ юмалоқ ёки овалсимон шаклда кўринади.

Агглютинация, яъни парчаланиш хусусиятига эга. Ўлчами 2–3 мк га тенг. Умумий микдори 1 мм³ қонда 200–300 мингга етади. Ҳар қайси пластинкаси гиаломер ва грануломер (хромомер) доначаларидан ташкил топган. *Гиаломерлар* пластинканинг асосини ташкил этса, *грануломерлар* майда доначалар шаклида унинг марказида бўлади ёки тарқалиб жойлашади. Романовский бўёғи билан бўялганида гиаломер оқиш-ҳаво рангга бўялади. Грануломер (доначалар) тўқ қизил ёки бинафша рангга бўялади. Одам ва сут эмизувчиларнинг қон пластинкасида ядролари бўлмайди. Цитохимиявий усулда бўялганда ДНК мусбат натижа беради. Умurtқалиларнинг бошқа синф вакиллари (кушларда ҳам) қон пластинкаларида ядролари бўлиб, уларни тромбоцит хужайралар дейилади. Бу хужайралар мустақил хужайра бўлиб, суяк кўмигида учрайдиган йирик хужайра – мегакариоцитларнинг юқори даражада табақаланган цитоплазмасидан ҳосил бўлади. Пластинкалар таркибида тромбопластин ферменти бўлиб, қон қуюлишида, томирлардан қон оққанда унинг тўхташида муҳим вазифа бажаради. У қон пластинкаси парчаланганида ажраб чиқади ва қон қуюлишида иштирок этади. Пластинкаларнинг ўртача умри 8 кун.

Қон ҳосил бўлиши

Қон ҳосил бўлиши, яъни гемопоэз (грекча *homa* – қон, *poisis* – яратилиш демакдир) деб, қон шаклли элементларининг ҳосил бўлиши, яъни ривожланишига айтилади. Гемопоэз организмнинг эмбрионал ривожланиши даврида тўқима сифатида пайдо бўлса, постэмбрионал даврда физиологик регенерацияга учрайди. Чунки организмда доимо нобуд бўлиб турадиган шаклли элементларнинг ўрнини янгилари тўлдириб туради.

Эмбрионда қон ҳосил бўлиши

Эмбрионда қон дастлаб сариқ таначада, сўнг жигар, талоқ ва суяк кўмигида ҳосил бўлади. Ҳамма жойда ҳам қон яратилиши учун мезенхима хужайралари бирламчи қон хужайраси бўлиб хизмат қилади. Эмбрионнинг учинчи ҳафталарида сариқ танача деворидаги мезенхима хужайралари аста-секин юмалоқ шаклга кириб, бирламчи қон хужайралари пайдо бўла бошлайди. Улар йиғилиб, қон оролчаларини ҳосил қилади. Оролчалар атрофидаги хужайралар аста-секин яссиланиб, бошқа хужайралардан ажралади ва эндотелий хужайраларига айланади. Улар бирламчи қон томирлар деворини ташкил этади. Бир нечтаси йиғилиб бир-бири билан туташади ва бошланғич қон томирлар системасини ҳосил қилади. Қон оролчалари ўртасидаги мезенхима хужайраларидан бирламчи қон хужайраси – *бирламчи гемоцитобласт* пайдо бўлади. Гемоцитобласт хужайралар юмалоқ шаклда бўлиб, диаметри 13 – 15 мк га тенг. Ўртасида хроматинга бой юмалоқ ядроси, ядроси ичида 2 – 3 дона ядрочаси бўлади.

Гемоцитобластлар кўпайиши натижасида бирламчи эритроцитлар ҳосил бўлиб, уларда тезда гемоглобин моддаси йиғила бошлайди. Эмбрион ривожланишининг иккинчи ярмида бирламчи эритроцитлар аста-секин йўқолиб қолган гемоцитобласт хужайралардан иккиламчи эритроцитлар ҳосил бўлади. Улар биринчисига нисбатан анча мураккаб йўл билан табақаланади. Иккиламчи эритроцитларда аста-секин гемоглобин йиғила бошлайди, натижада, аввал *полихроматофил эритробласт* ҳосил бўлади. Шундай қилиб эритроцитлар бир йўла *эритропоэз йўли* билан ҳам пайдо бўлади. Қизил қон таначаси пайдо бўлиши билан бирга қон оролчаларидан ҳосил бўлган томирларнинг атрофидаги мезенхима хужайраларидан доначали

лейкоцитлар ҳам ҳосил бўла боради. Бинобарин, гранулопозз жараёни ҳам бирга кечади. Бунда гемоцитобласт хужайралари цитоплазмасида доначалар тез йиғилиб, ядролари жипслашиб етилган хужайралар ҳосил бўлади.

Хулоса қилиб айтганда, дастлабки қон элементлари сарик танача деворида пайдо бўлади, эритропозз интраваскуляр жараён томирлар ичида кечади, гранулопозз экстраваскуляр йўл билан содир бўлади.

Эмбрион ривожланишининг олтинчи ҳафтасида сарик танача аста-секин атрофияга учраши билан қоннинг кейинги такомили жигарга ўтади. Жигардан эритро ва гранулопозздан ташқари, гигант хужайралар, яъни мегакариоцитлар (35 – 60 мк) ҳам ҳосил бўла бошлайди. Қон такомиллашишида кўмигидаги жараён учинчи босқич ҳисобланади. Бинобарин, 3–4-ойдан бошлаб қоннинг кейинги такомиллашуви жигардан суяк кўмигига ўтади. Унда эритроцит, лейкоцит ва қон пластинкалари ҳосил бўлади.

Вояга етган организмда қон ҳосил бўлиши

Вояга етган организмда (постэмбрионал) қон ҳосил бўлиши жараёни анча қисқа бўлади. Суяк кўмигида қон шаклли элементларини етказиб берадиган тайёр хужайралар, яъни *ортохром эритробластлар* ва гранулопоззда ҳосил бўладиган доначали шаклли элементлар кўп бўлади. Суяк кўмигидаги кам табақаланган хужайралар доим кўпайиб туриши натижасида у ерда узлуксиз гемопоэзни таъминлаб туради. Ҳозирги вақтда вояга етган организмда қон ҳосил бўлиши тўғрисида унитар назария асослидир. Бу назарияга мувофиқ қоннинг барча шаклли элементлари дастлаб ягона хужайрадан, яъни гемоцитобластлардан пайдо бўлади. Улар бўлиниши натижасида ҳосил бўлган хужайралар кейинчалик табақаланиб ҳар хил шаклли элементлар учун бошланғич хужайраларга асос бўлади. Маълум бўлишича, суяк кўмигидаги хужайраларнинг 60% дан эритроцитлар, 30% дан лейкоцитлар ва 5% дан мегакариоцитлар ҳосил бўлади, Т-лимфоцитлар, яъни тимоцитлар суяк кўмигидаги хужайраларга таъсир қилиб, гемопоэз бошқарилишида иштирок этади.

Қон шаклли элементларининг такомиллашувида бош хужайралар гемопоэз жараёнининг бошланғич даврида икки хил хужайрани ҳосил қилади. Биринчи хужайралардан келажакда эритроцитлар, доначали лейкоцитлар, моноцитлар ва қон пластинкалари ҳосил бўлади. Бу жараён суяк кўмигида содир бўлгани учун унга *миелопоэз* дейилади. Иккинчи гуруҳ хужайралар ҳам суяк кўмигида ҳосил бўлади, лекин келажакда улардан пайдо бўладиган хужайралар, яъни лимфоцитлар лимфа органларига қараб миграцияланади. Лимфоцитларнинг ривожланиш жараёни *лимфопоэз* дейилади. Тромбоцитларникига эса *тромбоцитопоэз* дейилади. *Эритропоэз* деб, қизил қон таначалари–эритроцитларнинг яратилишига айтилади. Бунда гемоцитобластлар бошланғич хужайра ҳисобланади.

Эритропоэз –эритроцитлар қон томирларга тушгунига қадар бир нечта босқични ўтади. Бу босқичларга уларнинг яратилиш босқичлари дейилиб, схема равишида у қуйидагича бўлади: гемоцитобласт–базофил эритробласт (проэритробласт) – полихроматофил эритробласт оксихроматофил эритробласт–нормобласт–эритроцит.

Энди буларнинг ҳар қайсисини қисқача алоҳида-алоҳида кўриб чиқайлик.

Гемоцитобластлар (I) йирик хужайралар қаторига киради, диаметри 15–20 мк га тенг. Қон ишлаб чиқарадиган органларда кўп бўлади. Цитоплазмаси яхши (базофил)

бўялади, ядроси юмалоқ ёки овалсимон ядрочаси ҳам яхши кўринади. Улар 3–4 та хужайрадан ташкил топган тўпларни ҳосил қилади, бўлиниш хусусиятига эга. Уларнинг бўлиниши натижасида проэритробласт, яъни базофил эритробластлар (2) ҳосил бўлади. Улар юмалоқ бўлиб, гомоген РНК га бой цитоплазмага эга. Цитоплазмасида оз миқдорда бўлса ҳам ҳар хил йирик-майда митохондрийлар, диффуз ҳолда тарқалган рибосомалар учрайди. Проэритробластлар ҳам бўлиниш хусусиятига эга. Бўлинганди улардан ҳам майдароқ кўплаб юмалоқ хужайралар ҳосил бўлади. Буларнинг цитоплазмаси базофил ҳолатини йўқотиб, фақат ишқорий бўёққа эмас, балки кислотали бўёққа ҳам бўяладиган бўлади. Шунинг учун улар *полихроматофил эритробластлар* (3) дейилади. Таркибида гемоглобин моддаси йиғила бошлайди, ядроси йўқолиб, ядро хроматини ядронинг ҳаммасига ёйилиб кетади. Охири *оксихроматофил эритробластларга* (4) айланади. Булар бўлинганида майда *нормобластлар* (5) ҳосил бўлади, нормобластлар ядросида дегенерация жараёни кечиб, кариолизисга учрайди ва ташқарига чиқиб эритроцитларга (6) айланади.

Миелопоз (гранулоцитопоз, гранулопоз) – доначали шаклли элементларнинг ҳосил бўлиши. Буларнинг ҳам бошланғич хужайралари бўлиб, уларга *гемоцитобластлар* дейилади. Бу хужайралар бўлиниши натижасида уч хил йўналишга эга бўлган хужайралар ҳосил бўлиб, улардан келажакда нейтрофил, эозинофил ва базофиллар пайдо бўлади. Улар ривожланишида куйидаги боикичларни ўтади: гемоцитобласт–промиелоцит–миелоцит–метамиелоцит–етилган гранулоцит.

Гемоцитобласт (1) хужайралар табақаланиб промиелоцит (2) хужайраларни ҳосил қилади. Булар овалсимон бўлиб, ядросида, бир нечта ядрочаси бўлади. Промелоцитлар бўлиниши натижасида нейтрофил, эозинофил ва базофил (3) хужайралар ҳосил бўлади. Нейтрофил миелоцитлар жадал равишда бўлинниб, цитоплазмасида специфик доначалар диффуз ҳолда пайдо бўла бошлайди. Сўнг ядроларида ҳам ўзгаришлар бўлиб, тақасимон шаклга киради. Буларга *метамиелоцитлар* (4) дейилади. Сўнгги етилиш даврида ядро таёқчасимон шаклга киради. Кейин ядро сегментланиб, кейтрофил лейкоцитларга айланади. Эозинофил миелоцитлар ривожланиши даврида катта ўзгаришлар содир бўлмайди. Цитоплазма қисмида специфик доначалар йиғила бошлайди. Бир неча бор бўлинганидан сўнг ядросида ўзгаришлар бўлиб, тақасимон шаклга киради.

Базофил миелоцитлар кам учрайди, цитоплазмасида ҳар хил катталиқда базофил доначалар ҳосил бўлади, улар микроскопда яхши кўринади.

Лимфопоз–лимфоцитопоз деб ҳам юритилади. Юкорида β-лимфоцитлар ва Т-лимфоцитлар фарқ қилинган эди. Уларнинг ҳосил бўлиши ҳам ўзига хос табақаланиш йўлини босиб ўтади. Масалан, β-лимфоцитларнинг табақаланиш йўлини схема равишда куйидагича ифодалаш мумкин: плазмобластлар–проплазмоцитлар–плазматик хужайралар– β-лимфоцитлар.

Плазматик хужайралар ўз фаолиятида кўплаб ҳар хил иммуноглобулинлар ишлаб чиқаради. Т-лимфоцитлар эса пролимфоцитлардан табақаланиб ҳосил бўлади ва *киллер*, *супрессор*, *хелпер* деб аталувчи хужайраларга дифференцияланади. Мазкур хужайраларни морфологик жиҳатдан гистогенезда фарқлаш қийин, чунки улар бир-бирига ўхшаб кетади. Фақат гистогенез охирида юзага келган майда лимфоцитлар

активлашиб, митозга киришиши мумкин. Агар улар митозга киришса, бластлар типдаги хужайраларга айланади. Чакалоқлар қонида лимфоцитлар (тимоцитлар) пайдо бўлиши ташқи муҳит таъсирига қарши иммунологик реакцияларнинг юзага келиши билан боғлиқ.

Моноцитопоз. Маълумки моноцитлар суяк кўмигида ҳосил бўлади, яъни қоннинг барча шакилли элементлари сингари моноцитлар ҳам дастлаб қон яратувчи ўзак хужайралардан дифференцияланиб юзага келади. Моноцитларининг ҳосил бўлиш популяциясини қуйидагича схемага солиш мумкин: ўзак хужайралар—моноцитобластлар—промоноцитлар—моноцитлар.

Моноцитобластлар йирик хужайралар бўлиб, юмалоқ ядро ва ингичка хошияли цитоплазмага эга. Цитоплазмаси ўта базофил, бунинг устига уларни бошқа бласт формаларидан ажратиш анча қийин. Моноцитобластларнинг промоноцитларга ва моноцитларга айланишида ана шу цитоплазмалар зўр бериб кўпаяди, базофилияси бир оз пасаяди ҳам цитоплазма таркибидаги лизосомалар сони орта бошлайди, ядроси эса ловия шаклига киради.

Периферик қон таркибида айланиб юрган моноцитлар тўқималарга ўтар экан, улар фагоцитоз хусусиятини оширади, турли хил макрофагларга бўлинади.

Айтилганларни хулосалайдиган бўлсак моноцитопоз жараёнида моноцитлар ўзак хужайрадан бошлаб лизосомалар сони ортишигача бўлган даврни босиб ўтар экан.

Тромбоцитопоз—тромбоцитлар—қон пластинкалари гигант хужайралар деб аталмиш мегакариоцитлардан ҳосил бўлади, улар фақат қон яратувчи суяк кўмигида бўлади. Тромбоцитлар пайдо бўлиш даврининг бошларида қон яратувчи ўзак хужайралар миелопоэз хужайраларига, кейин мегакариобластларга айланиб тромбоцитопознинг сезгир хужайраларга ажралади. Мегакариобластларда эса полиплоидизация жараёни кечиб, натижада хужайра йириклашиб ядроси ўсади. Шундан сўнг мегакариобластлар промегакариоцитларга айланади. Промегакариоцитлардаги хромосомалар тўплами кўпайиб 32–64 тага етди деганда хужайралар мегакариоцитлар шаклига киради. Бунда уларнинг диаметри 40–50 мкм келадиган бўлади, ядроси кўп парракли, цитоплазмаси бўш базофил; таркибида азурофил доначалар тутати. Мегакариоцитлардан тромбоцитлар пайдо бўлиши вақти келганда уларнинг чеккасига кўплаб цитолеммалар сўриб чиқарилади. Цитоплазмасида агрануляр ретикулум каналчалари зўр бериб ривожланади. Натижада плазмолеммалар мегакариоцитлар чеккасига сурилиши билан каналчалар бўйлаб цитоплазмалар майда бўлакчаларга ажрала бошлайди. Ажралган бўлакчаларнинг, одатда усти плазматик мембрана билан қопланган бўлади. Мана шу бўлакчалар *тромбоцитлар* деб аталади. Агар тромбоцитлар ҳосил бўлиш жараёнида иштирок этувчи компонентларни схема равишда тасвирласак қуйидагича бўлади: қон яратувчи ўзак хужайра — миелопоэз — тромбоцитопозин — мегакариобластлар—промегакариоцитлар — мегакариоцитлар — тромбоцитлар.

14-§. Лимфа

Лимфа (латинча *lympha* — сув, намлик) бир учи берк томирлар системасидан оқадиган оқсилли сарғиш суюқлик бўлиб у вена томирларига очилиб қонга араллашиб кетади қон плазмаси эса капилляр қон томирлар деворидан сизиб чиқиб, тўқималар суюқлигига ва хужайралараро моддаларга кўшилиб туради. Шароит

туғилиши билан яъни осмотик ва гидростатик босимлар таъсирида лимфатик томирларга шимилиб, у ердиги яна қон томирларга ўтади. Ана шу суюқликка *лимфа суюқлиги* дейилади. Суюқликлар тўқималарда қолиб кетса, уларни шишириб юборади. Қон плазмаси тўқима суюқлиги, хужайралараро модда ва лимфатик томирлардаги лимфа суюқлиги гарчи жами бирга лимфа деб юритилса ҳам уларнинг ҳар қайсисининг таркиби бир-биридан фарқ қилади. Ҳатто, ҳайвон танасининг ҳар хил жойидан оқиб келаётган лимфалар таркиби ҳам ҳар хил бўлади. Бу ўша органларнинг хусусиятларига боғлиқ. Масалан, ичаклар деворидан оқиб келаётган лимфа таркибида ёғлар (3–4%), оксиллар (5%) ва қанд кўп бўлса, қон яратувчи органлардан, чунончи лимфа тугунларидан оқиб келаётган лимфа суюқлигида лимфоцитлар кўп бўлади ва ҳоказо. Бундан ташқари, лимфа суюқлиги таркибида қоннинг шаклли элементларидан яна дончасиз лейкоцитлар, моноцитлар учрайди. Дончали лейкоцитлар, айниқса эритроцитлар эса жуда кам бўлади, чунки лимфа суюқлиги қоннинг шаклли элементлари учун яшаш муҳити бўла олмайди. Шу сабабли ҳам улар лимфага тушганида тез nobуд бўлади.

Лимфа суюқлиги – лимфаплазма химиявий таркибига кўра қон плазмасига яқин туради, аммо оксили камроқ. Оксиллар фракцияси орасида альбумин глобулинга қараганда кўпроқ бўлади. Оксилнинг бир қисмини эса диастаза, липаза ва гликолитик ферментлар ташкил қилади. Бундан ташқари, лимфоплазмада нейтрал ёғлар, оддий қандлар, минерал тузлар (NaCl , Na_2CO_3) ва кальций, магний ҳамда темир тутган турли хил бирикмалар бўлади. Улар қай даражада бўлиши қондан хужайралараро моддаларга ўтаётган сувга (плазмага) ва тўқималарда ҳосил бўлаётган суюқликка боғлиқ.

Умуман, лимфаплазмани таркибига кўра учга бўлиш мумкин: периферик лимфаплазма, бу – лимфатик тугунларгача бўлган масофадаги суюқлик оралик лимфаплазма, бу – лимфатик тугунлардан ўтиб бўлган суюқлик марказий лимфаплазма, бу – куўкракдаги ва ўнг лимфа йўлларидаги лимфаплазма. Буларнинг таркиби бир-биридан фарқ қилади, функцияси ҳам сезиларли, баъзи ерда сезилмас даражада фарқ қилади ва ҳоказо.

15-§. Лимфоид тўқима

Лимфоид тўқима ўзида кўплаб лимфоцитлар сақлайдиган ретикуляр тўқима бўлиб, лимфа тугунлари, талоқ бодомча безлар, айрисимон без паренхимасини, шунингдек ички органлар шиллиқ пардасининг асл пластинкаларини ҳосил қилади. Шу жиҳатдан қараганда, умуртқали ҳайвонларнинг аксариятида улар марказий периферик органлар системасини ҳосил қилади. Марказий органларга–суяк кўмиги айрисимон без, Фабрициев халтачаси кирса периферик органларга–лимфа тугунлари, талоқ, лимфоид эпителий тўпланлари киради. Қон, лимфаплазма ва тўқима суюқлиги таркибидаги кўп сонли лимфоцитлар ҳам шу тўқима таркибига киради. Бунинг устига лимфоцитлар лимфоид тўқималар орасида асосийси ҳисобланади. Бежиз эмаски, худди шу лимфоцитлар ҳисобига лимфоид тўқима умуртқали ҳайвонларда иммунитет реакциясини юзага келтиради. Сутэмизувчи ҳайвонларда уч хил периферик лимфоид тўқималар фарқ қилинади: а) овқат ҳазм қилиш нафас олиш ва сийдик–таносил аъзолари йўлларида тўпланган лимфоид тўқималар; б) лимфа томирлари йўлида жойлашган лимфа тугунчалари тўқималари; в) талоқ тўқимаси. Булар ҳар қайсисининг жойлашишига кўра вазифаси ҳам ўзига хос. Чунончи: 1)

лимфоид тўплamlари шиллиқ пардалар юзасидаги антигенларни тутиб қолиб ичкарига, яъни тўқималар суюқлигига ўтишига йўл қўймайди; 2) лимфа тугунчалари антигенларни тутиб қолиб лимфаплазмага ўтиб кетишининг олдини олади; 3) талок эса бундай антигенлар қонга қўшилиб кетишини тўхтатиб қолади ва ҳоказо. Бу ҳодисани А. А. Заварзин (1985) таърифлаб берган лимфа тугунчалари мисолида кўриб чиқамиз.

Лимфа тугунчаларининг шакли гарчи ҳар хил бўлса ҳам, аксарият ҳолларда, ловиясимон бўлади ва доимо лимфа томирлари йўлида жонлашади. Бундан тушунарлики, лимфа тугунчаларига ҳар томондан лимфа суюқлиги оқиб келади. «Ловия»нинг чуқурчасидан чиққан битта йирик томир орқали кетади. Худди шу тугунчанинг ўзидан лимфа томирларидан ташқари, 2 та артерия ва 2 та вена қон томири ҳам ўтади. Лимфа тугунчасини уст томондан йирик коллаген толачалар тутами бор зич бириктирувчи тўқимали капсуладан ўраб туради. Мана шу капсуладан тугунча бағрига коллаген толачалардан трабекулалар кириб унинг механик каркасини ҳосил қилади. Лимфа тугунчасининг стромасини ретикуляр тўқима ташкил қилади, унинг таркибига эса ўсимтали фибробластлар билан улар синтез қилган ретикуляр толалар киради. Ретикуляр толачалар, одатда, фибробластлар юзасидаги новсимон чуқурчаларда жойлашиб уларга зич бирикиб турган, иккинчи учи билан эса трабекула ва капсулага ёпишган бўлади. Шу билан у тугунчанинг барча тўрсимон ретикуляр стромасининг механик пишиқлигини таъминлаб туради. Тўр ўрамларида фибробластлар билан бирга ўзига хос ўсимтали макрофаглар ҳам жойлашган. Улар айниқса тугунчанинг пўстлоқ соҳасида кўп бўлади. Макрофаглар бу тури устки юзасида антиген молекулаларини узоқ вақт тутиб қолиш хусусиятига эга. Ўсимтали макрофаглардан ташқари, у ерда оддий макрофаглар ҳам кўп бўлади, буни унутмаслик керак.

Лимфа тугунчасининг стромасида эндотелийдан тўшалган синуслар системаси бор. Бу система капсула остида жойлашган чекка синусдан бошланади. Чекка синусга эса лимфа томирлари очилади. Улардан эса лимфа суюқлиги пўстлоқ синуси билан пўстлоқ оралиқ синусига, кейин мағиз синусларига қўйилади ва мағиз синусларидан битта олиб кетувчи томирга йиғилади. Синуслар эндотелий тўшамаларининг қизиқарли томони базал мембрана бўлмай, эндотелий хужайралари ўртасида тирқишсимон бўшлиқ бўлишидир. Шу туфайли тугунчада хужайралар стромадан синус ичига бемалол кириб ундан бемалол чиқиб туради. Бундан ташқари, мана шу тирқиш орқали синус ичига махсус макрофагларнинг ўсимталари киради. Бутун лимфа тугунча эса лимфоцитлар билан тўла бўлади. Унинг пўстлоқ моддаси чеккаларида кўпроқ β -лимфоцитлар зич бўлиб тўпланади. Улар шу тўпланишда ўзига хос майда (митти) тугунчалар ҳосил қилади ҳар қайси тугунча марказида эса кўпаяётга хужайралар ўчоғи борлиги кузатилади. Пўстлоқ соҳасидаги митти тугунчалар остида Т-лимфоцитларнинг тасмасимон тўплamlари жойлашади. Заварзин фикрича бу пўстлоқ соҳаси *тимус-мусбат* ёки *паракартикал соҳа* деб юритиладиган бўлади. Лимфа тугунчасининг мағиз моддасида лимфоид элементлар тасмалар ҳосил қилади тасмалар одатда тугунчанинг ташқи томонига перпендикуляр йўналган бўлиб, улар *гўштли тизимчалар* деб ҳам аталади. Улар таркибида лимфоцитлардан ташқари плазматик хужайраларга айланишнинг турли босқичларида бўлган талайгина хужайралар бўлади ва ҳоказо.

Аммо шуни айтиш керакки, одамдаги ва сутэмизувчи ҳайвонлардаги айрисимон без ташқи кўринишидан агар катталигини ҳисобга олмасак лимфа тугунчаларининг ўзгинасидир. Масалан айрисимон без ҳам ташқи томондан бириктирувчи тўқимали капсула билан ўралган. Капсула муайян оралиқларда тортишиб безни бўлакчаларга бўлгандай бўлиб туради. Ҳар қайси бўлакча худди лимфа тугунчасидагидек пўстлок ва мия моддасидан иборат. Капсулада туташган чекка лимфоид тўқималар зич жойлашган лимфоцитлардан, бундан чуқурроқ ётган лимфоид тўқималар эса анчагина сийрак тўқималардан тузилган. Ташқари томондан қараганда масалан, микроанатомик жиҳатдан улар орасида муҳим фарқ борлиги сезилади. Бирок функционал жиҳатдан қараганда, лимфа тугунчаларининг строма ва синусларининг барча тузилмалари β -лимфоцит ва Т-лимфоцитларнинг антигенлар билан контакда бўлишини таъминласа, айрисимон безда аксинча, унинг строма тузилмалари Т-лимфоцитларни антигенлар билан контакда киришишдан сақлайди. Бу ҳол айрисимон без тузилмалари гистологик жиҳатдан ўзига хос тузилишга эга эканлигини кўрсатади.

Хулоса қилиб шуни айтиш мумкинки, тўғарак оғизлилар акуласимон балиқлар каби тубан ҳайвонлардан тортиб юқори табақали ҳайвонлар, масалан, рептилиялар, қушлар, сут эмизувчиларгача барча умуртқали ҳайвонлардаги лимфоид тўқималарнинг мураккаб тузилишига эга. Улар барчасининг қонида, лимфа плазмасида ва тўқима суюқлигида лимфоцитлар бўлади, плазматик ҳужайралар эса бўлмайди. Шунга қарамай, улар плазмасида иммуноглобулинлар бор, шу туфайли ҳам улар гуморал иммунитет реакциясини юзага чиқара олади. Тубан ҳайвонлардан акуласимон балиқларда айрисимон без билан талоқ ҳам бор. Умуртқали ҳайвонларнинг бошқа синфларига оид вакилларида эса лимфоид тўқималар айрисимон без билан талоқдан ташқари яна қўшимча равишда буйракларда ичак деворларида тўпланган бўлади, думсиз амфибияларда лимфомиелоид ва лимфоид безлар, қушларда эса Фабрициев халтачаси мавжуд. Фабрициев халтачаси ташқи кўринишидан буқоқ безига ўхшайди. У, одатда, клоака деворида жойлашган бўлади. Унинг стромасини ретикуляр толачалари бор ўсимтали фибробластлар билан ўсимтали эпителий ҳужайралари ташкил қилади ва ҳоказо. Умуман олганда барча умуртқали ҳайвонларда гуморал ва ҳужайра иммунитетлари мавжуд бўлиб, улар асосан ҳайвонлар танасида айланиб юрган лимфоцитларнинг иммунитет реакциялари туфайли юзага чиқади.

VII боб. БИРИКТИРУВЧИ ТЎҚИМА

Бириктирувчи тўқима организмнинг ҳамма органларида учрайди ва ўзига яраша ҳар хил вазифани бажаради. Уларнинг бир-бирига ўхшашлиги бу тўқималарнинг бир хил механик элементлардан ва ҳужайралардан ташкил топганлигидадир. Булар бир-бирига нисбатан муайян муносабатда жойлашиб тўқима тузилишини ташкил этади.

Организмнинг эмбрионал ривожланиши даврида унда бирор орган йўқки, бириктирувчи тўқима учрамасин. Улар ўз фаолиятида трофик, химоя ва механик (таянч) вазифаларни бажаради. Бириктирувчи тўқималарга ҳақиқий бириктирувчи тўқима, тоғай ва суяк тўқималари киради.

Ҳақиқий бириктирувчи тўқима. Ҳақиқий бириктирувчи тўқима икки хил, яъни толали бириктирувчи тўқима ва махсус хусусиятларга эга бўлган бириктирувчи

тўқималардан иборат. Толали бириктирувчи тўқима сийрак ва зич бириктирувчи тўқималарга, зич бириктирувчи тўқима эса ўз навбатида шаклланмаган ва шаклланган бириктирувчи тўқималарга бўлинади ва ҳоказо.

Толали бириктирувчи тўқима. Толали бириктирувчи тўқимага кирувчи сийрак бириктирувчи тўқима билан зич бириктирувчи тўқималар механик элементлари ва тўқима ҳужайраларининг ўзига хос жойлашиши ва вазифасига қараб фарқ қилади. Айниқса, сийрак бириктирувчи тўқима таркибидаги элементлари билан организмда трофик, ҳимоя ва механик вазифаларни бажарар экан, ички гомеостаз (ички биологик турғунлик) таъминланишида иштирок этади.

16 -§. Умurtқали ҳайвонларнинг сийрак бириктирувчи тўқимаси. Сийрак бириктирувчи тўқима ҳам организмнинг эмбрионал ривожланиши даврида эмбрион мезенхимасидан ҳосил бўлади. Асосан трофик ва ҳимоя вазифаларини бажаради. У ҳам организмда кўп тарқалган тўқималар қаторига киради ва тери остида, ички органларнинг шиллиқ пардаси остида, бўлакчалардан ташкил топган органлар оралиғида, нерв, артерия, вена ва лимфа томирлари ҳамда безларнинг чиқарувчи каналчалари атрофида учрайди. Умurtқали ҳайвонларда ва одамда уларнинг таркибий тузилиши деярли бир хил. Микроскопик тузилиш жиҳатидан сийрак бириктирувчи тўқима ҳам бошқа бириктирувчи тўқималарга ўхшаш ҳужайралараро модда ва унда жойлашувчи ҳар хил ҳужайра элементларидан ташкил топган. Ҳужайра элементлари, одатда, тўқима оралиқ моддасига нисбатан кўп бўлади. Оралиқ модда таркибидаги элементлар тўқимада механик ва Эластик вазифаларни бажарса, ҳужайра элементлари трофик, ҳимоя вазифаларини ўтайди. Шунинг учун тўқимада камроқ оралиқ модда, кўпроқ ҳужайра элементлари учраса, сийрак бириктирувчи тўқима дейилади. Аксинча оралиқ модда кўпроқ бўлиб, ҳужайра элементлари камроқ бўлса, зич бириктирувчи тўқима деб юритилади. Иккала тўқимада ҳам оралиқ моддалар толалари ҳар хил йўналиш ва зичликда жойлашиши билан фарқ қилади. Ҳужайралар миқдори ҳам тўқималарда ҳар хил бўлади. Зич бириктирувчи тўқима таркибида сийрак бириктирувчи тўқимада учрайдиган кўпгина ҳужайралар учрамайди. Сийрак бириктирувчи тўқима билан қоннинг айрим ҳужайралари организмда фагоцитоз вазифаларни бажаради. Шу жиҳати билан улар бир-бирига ўхшаш бўлиб, биргаликда ретикула эндотелий системасида иштирок этувчи ҳужайралар деб юритилади. Сийрак бириктирувчи тўқима оралиқ моддасининг таркибида коллаген ўз эластик толачалардан ташқари мураккаб оксиллар ва углеводлардан ташкил топган мукоид модда кўп учрайди. Коллаген ва эластик толачалар сийрак бириктирувчи тўқима таркибида кўп учраса, ретикула толачаси асосан ретикуляр тўқимани ташкил этади. Қуйида сийрак бириктирувчи тўқиманинг оралиқ моддасида учрайдиган элементлар билан танишамиз.

Сийрак бириктирувчи тўқиманинг ҳужайралараро моддаси

Сийрак бириктирувчи тўқиманинг ҳужайралараро моддаси коллаген, эластик, ретикула толачаларидан ва аморф моддалардан ташкил топган. Буларнинг ҳаммаси тўқима ҳужайраларининг махсулоти ҳисобланади. Организмда улар доимо сарфланиб, доимо ўрни тулиб тўрада.

1. **Коллаген толачалар** узоқ вақт сувда қайнатилса, олдин шишади, сўнг эриб елимга ўхшаш моддага айланади. Коллаген толачалар унча чўзилувчанлик хусусиятига эга бўлмаса ҳам лекин жуда пишиқ бўлади. Сувда қайнатилганида

умумий ҳажмига қараганда 50% га бўртиб кетади. Суюлтирилган кислота ёки ишқорга солиб қўйилганида ундан ҳам кўп, яъни 55% га бўртиб кетади. Коллаген толачалар фақат сийрак бириктирувчи тўқимада эмас, балки тоғай ва суяк тўқималарида ҳам кўплаб учрайди. Тоғайдагиси *хондрин*, суяк тўқимадагиси *оссеин* толалари дейилади. Толалар ҳар хил узунликда бўлиб диаметри 1–15 мк атрофида. Микроскопда яхши кўринади. Тўқимада ҳар томонга йўналган тартибсиз ҳолда жойлашиб, тўрсимон шакл ҳосил қилади. Бошқа толачаларга нисбатан йўғонроқ ҳамма вақт тўлқинсимон бўлиб жойлашади. Чуқур ўрганиш шуни кўрсатдики, коллаген толачалар диаметри 1–3 мк келадиган майда ипсимон *фибриллалар* йиғиндисидан ташкил топган. Улар ўзаро *гликолиз аминокликан* ва *протеогликан* моддалар ёрдамида ёпишган бўлади. Толачаларнинг йўғонлиги уларнинг ичидаги фибриллаларнинг сонига боғлиқ. Фибриллалар ўзи шохланмайди, лекин толачалари шохланиши ва ажраб чиқиши мумкин. Электрон микроскопда ўрганиш шуни кўрсатдики, фибриллалар ундан ҳам майда коллаген оксил молекулаларидан иборат протофибриллалардан ташкил топган. Уларда навбатма-навбат бир хил такрорланувчи оқиш ва қорамтир чизиқлар борлиги аниқланган. Уларнинг такрорланиш оралиғи 640 Å га тенг.

Коллаген толачаларнинг химиявий таркиби яхши ўрганилган. Толасидан ажратиб олинган коллаген оксили, яъни *тропоколлаген* 280 мк узунликда ва 1,4 мк кенгликда бўлиб, бир-бири билан боғланган учта ярим пептидлардан ташкил топган занжирдан иборат. Ҳар бир занжир (пролин–глицин–оксипролин) аминокислоталардан иборат. Аминокислоталарнинг ўрин алмаштириб туришига қараб ҳозирги вақтда 4 хил коллаген борлиги аниқланган. *Биринчи хил коллаген ҳақиқий* бириктирувчи тўқимада, суякда кўзнинг шох пирдасида, тиш боғламларида учрайди. *Иккинчи хили гиалин* ва толали тоғай таркибида, *учинчи хили* эмбрион терисининг дерма қаватида, қон томирларда ретикула томирларида *тўртинчи хили* базал мембрана билан кўз гавҳари капсуласида учрайди. Ҳар бир коллаген аминокислоталарининг таркибига қараб бир-биридан фарқ қилади. Гликопротеин моддаси эса коллаген толачаларини бир-бирига ёпиштириб туради.

Тропоколлаген молекуласидан ташкил топган коллаген *склеропротеид* группасига кирувчи оксиллардан иборат. Коллаген ўз таркибидаги аминокислоталарнинг миқдорига қараб ҳам фарқ қилади. Унинг таркибида энг кўп учрайдиган аминокислоталардан *глицин* ҳамда *пролин* ва *оксипролинлар*. Одатда, оксипролин коллаген ва эластик таркибида учрайдиган характерли модда қаторига кириб бошқа оксилларда учрамайди. Коллаген учун характерли моддалардан яна бири оксизиндир.

Коллаген толача деганда, организмда учрайдиган кўпгина тўқималар таркибида бўладиган толачиларнинг бири тушунилади. Коллаген деганида эса толача таркибини ташкил этувчи асосий, ўзига хос оксил моддасини тушуниш керак. Коллаген толача протофибриллаларининг нозик тузилиши рентген нурлари ёрдамида жуда яхши ўрганилган. Маълум бўлишича, протофибриллалар протоколлаген оксидан иборат макромолекулалардан ташкил топган бўлиб, улар эса коллагенга ўхшамаган аминокислоталар таркибидан иборат пептид молекулалари яъни телопептидлар ёрдамида бир-бири билан туташган бўлади. Пептидлар тропоколлаген молекулаларини ён томонларидан бир-бирига туташтириб

туради. Коллаген толача протофабриллаларининг нозик, морфологик тузилиши ҳам электрон микроскопда яхши ўрганилган. Маълум бўлишича, протофибриллалар кўндаланг жойлашган оқ ва қорамтир чизиклардан ташкил топган бўлиб, уларнинг такрорланиш оралиғи 640^0 А га тенг. Бу чизикларнинг морфологик ва таркибий тузилиши ҳозиргача яхши ўрганилган эмас. Кўпчилик олимларнинг фикрича, тропоколлаген макромолекулаларининг ён агрегацияланиши натижасида содир бўлади. Ҳар бир молекулага 5 та қутбли (актив) қисми тўғри келса, 4 та қутбсиз (актив эмас) қисми тўғри келади. Тропоколлаген молекулалари бўйига қараб спирал ҳолда айланма жойлашиши натижасида бир-бирининг орқа томонида ҳам шундай қисмлари содир бўлади. Электрон микроскопда улар оқ ва қора чизиклар ҳосил қилиб кўринади, яъни электрон қаттиқ ва юмшоқроқ ҳошиялар навбатма-навбат жойлашган бўлиб кўринади. Олимларнинг фикрича, толачаларни кўндаланг кесиб ўтган қора чизиклар асосан қутбли аминокислоталардан ташкил топган бўлиб, улар ўртасидаги оқ чизиклар қутбсиз аминокислоталарни ташкил этади. Бошқа олимларнинг фикрича; бирин-кетин келувчи қора ва оқ чизиклар толача таркибидаги коллаген билан полисахарид моддаларнинг жойлашишига қараб содир бўлади. Толача таркибидаги мукополисахаридлар эритиб олинганида қора ва оқ чизиклар кўринмаган. Коллаген толача пепсин ва коллогеназа ферменти таъсирида 550% гача шишиб, сўнг парчаланиб кетади сув ва кучсиз кислота ҳамма ишқорлар таъсирида 50% гача шишади.

Коллаген толачалар бошқа толачаларга қараганда жуда қаттиқ бўлади. Уларнинг қаттиқлик модули 60–70 кг/мм га тенг. Қаттиқликни толача устини қоплаб турувчи молекулаларнинг жойлашуви таъминлайди. Улар худди спирал шаклда ўралган арқонга ўхшаб жойлашади. Натижада бутун толачалар бир-бири билан мустаҳкам ҳолда ёпишиб кетган бўлади. Бундай боғланишда фақат ташқарисида жойлашувчи молекулалар иштирок этмай, балки ички фибриллар ҳам туташиб кетган бўлади. Коллаген толачаларнинг қаттиқ тузилишида фақат протоколлаген иштирок этмасдан, балки бошқа оқсиллар ҳамда кислотали мукополисахаридлар (гиалурон ва хондроитинсульфат кислота ҳам иштирок этади. Шунинг ҳам айтиш керакки, коллаген толачалар фақат умуртқали ҳайвонлар организмида учрамай, балки кўпгина умуртқасизларда ҳам учрайди. Ҳозирги вақтда моллюскалар, аннелидлар, игнатанлилар, ковакичлилар ва пўкаклиларда топилган, ҳаммаси бўлиб, аминокислоталар таркибига қараб умуртқалиларда 32 та, умуртқасизларда 10 та коллаген хиллари топилган.

2. **Эластик** толачалар бошқа толачаларга нисбатан унча пишиқ бўлмаса ҳам, анча эгиловчан ва чўзилувчан хусусиятга эга. Шулар ҳисобига тўқима қисман бўлса ҳам чўзилиб-ёйилиб туради. Эластик толачалар ёруғликни кучли синдиради, орсин ва резорцин-фуксин ҳамда пикрин кислота бўёқларида яхши бўйлиб, микроскопда бошқа толачалардан ажралиб туради. Ҳовак бириктирувчи тўқимада учрайдиган эластик толачаларнинг диаметри 1–3 мк бошқалариники 10 мк га тенг.

Электрон микроскоп ёрдамида аниқланишича эластик толачалар эластин оксидан иборат протофибриллалардан ташкил топган бўлиб уларнинг диаметри 304 мк га тенг. Ҳар хил моддаларга солиб бўктирилганида дарров шишмайди лекин кейинроқ бориб шилимшиқ моддаларга парчаланиб кетади. Овқат ҳазм қилишда иштирок этадиган пепсин ва трипсин каби ферментларда деярли яхши парчаланмайди.

3. Ретикула толачалари бошқа толачаларга нисбатан калтароқ ва ингичка бўлиб, тўрсимон шаклда. Гистология препаратлари кумуш тузига солинса, яхши кўринадиган бўлади. Кумуш тузини ўзига яхши қабул қилиб бўялгани учун улар *аргирофил толачалар* деб ҳам юритилади. Ретикула толачаларининг химиявий тузилиши яхши ўрганилмаган. Кўпчилик олимлар уларнинг асосий коллаген ва эластик толачаларга ўхшаш оксилдан ташкил топган дейдилар. Унинг кумуш тузини яхши қабул қилиш хусусияти толачаларнинг оксидига эмас, балки таркибидаги мукополисахаридларга боғлиқ. Таркибидаги аминокислоталарнинг сифати ва миқдори қараб коллаген ва эластик толачалар бир-биридан фарқ қилади. Ретикула толачаларида аминокислоталардан кўпроқ серин, оксидизин ва глютамин кислота учрайди. Тўқимада аморф модданинг миқдори ҳар хил бўлиши мумкин, ҳужайра элементлари қанча кўп бўлса, аморф модда шунча кам бўлади.

4. Аморф модда гомоген моддага ўхшаш бўлиб, унга асосий *цементловчи аморф модда* дейилади. У худди коллоидга ўхшаш тузилган бўлиб, бўёқларда яхши бўялмайди. Шу модда ичида ҳар хил тўқима толалари ва ҳужайра элементлари ётади. Таркиби гиалурон ва хондроитин кислота ҳамда гепаринлардан ташкил топган. Айримларини семиз ҳужайралар ишлаб чиқарса, кислоталарни фибробласт ҳужайралари синтез қилиб туради. Асосий модда организмда моддалар алмашинуви жараёнида муҳим вазифани бажаради. Томирлардан сўрилган озиқ модда шу асосий модда орқали ҳужайраларга ўтади ва ҳосил бўлган чиқинди моддалар ҳам улар орқали томирларга ўтади ва ташқарига чиқарилади. Улар айрим касалликларни келтириб чиқарадиган микроорганизмларни тутиб қолади. Асосий модданинг физик-химиявий таркиби ҳар хил таъсир натижасида ўзгариши мумкин. Қалқосимон безнинг вазифаси пасайиб кетганида микседема касаллиги пайдо бўлади. Бунда тери остидаги юмшоқ бириктирувчи тўқиманинг асосий моддаси суюлиб, шилимшиқ моддаси кўпайиб кетади ёки организмда С витамин етишмай қолганида коллаген модданинг ҳосил бўлиши бузилиб, асосий моддасининг таркиби ўзгаради. Аскорбин кислота юборилганида у яна ўз ҳолига қайтади. Демак мълум бўлишича асосий модда организмда моддалар алмашинуви жараёнида муҳим вазифа бажаради. Унинг таркибидаги ҳужайра элементлари организмни ҳар хил касалликлардан сақлаб туради. Таркибининг бузилиши патологиядан дарак беради.

Сийрак бириктирувчи тўқима ҳужайралари

Сийрак бириктирувчи тўқима ҳужайраларига фибробластлар, гистоцитлар плазматик ҳужайралар, семиз ҳужайралар (лаброцитлар), пигмент, адвентициал ҳужайралар ва қон томирлардан миграция йўли билан ташқарига чиқадиган айрим лейкоцитлар киради.

1. Фибробластлар сийрак бириктирувчи тўқима таркибида ҳамиша бўлади. Ташқи тузилиши жиҳатидан аниқ контурга эга эмас, йирик узунчоқ ҳужайра бўлиб марказида юмалоқ қон овалсимон хроматиннинг камроқ ядроси бор. Ядроси ичида 2–3 дона ядрочаси бўлади. Ҳужайранинг бир нечта протоплазматик ўсимталари ҳам бор. Ҳужайра цитоплазмаси тузилишига қараб иккига бўлинади. Унинг ташқи, яъни периферик қисми эктоплазма–суюқроқ, гомоген ҳолда бўлиб бўёқларга жуда суст бўялади. Шунинг учун препаратларда яхши кўринмайди. Фақат махсус ишлов берилганидагина уни яхши кўриш мумкин. Фибробласт ядросининг атрофида жойлашувчи цитоплазмаси, яъни эндоплазма қуюқроқ тузилишга эга бўлиб,

бўёқларда яхши бўялади ва микроскопда аниқ кўринади. Хужайра органоидлари: митохондрий, эндоплазматик тўр, Гольжн комплекси ва хужайра маркази эндоплазма қисмида жойлашади. Эндо–ва эктоплазманинг нисбий миқдори ҳар хил бўлиши мумкин. Бу асосан хужайранинг ёшига вазифасига ва турига боғлиқ. Шакли эса уларнинг учрайдиган жойига қараб ўзгариб туради. Ёш фибробластлар доимо митоз йўли билан бўлиниб туради ва қариши билан бу хусусиятини йўқотади. хужайра қариши билан унинг эктоплазмаси камайиб боради, ҳажми кичиклашади, ядроси хужайра шаклини эгаллай бошлайди. Бўёқларда яхши бўяладиган бўлиб қолади. Хужайраларнинг бундай ихтисослашган шакли *фиброцит* деб юритилади.

Фиброцитлар, бу фибробласт хужайралар ривожининг сўнгги босқичида ҳосил бўладиган хужайралардир. Кейинги вақтларда электрон микроскоп ёрдамида ўрганиш шуни кўрсатадики, фибробласт хужайралар цитоплазмасида аниқса, унинг протоплазматик ўсимталарида (псевдоподияларида) диаметри 60–70⁰ А га тенг майда ипсимон микрофибриллалар бўлар экан. Улар хужайралар ҳаракатини таъминлаб туради. Бундан ташқари, диаметри 250 А га тенг микронайчалар ҳам топилган.

Фибробластларнинг вазифаси сийрак бириктирувчи тўқимада жуда катта. Улар асосий модда ва толачалар яратилишида иштирок этади. Ҳар хил касаллик ҳолатларида, масалан, яллиғланишда, операциядан сўнг жароҳат битишида янги тўқима ҳосил қилиб туради. Агар организмга ёт моддалар (темир парчалари, милтиқ ўқи ва бошқалар) кириб қолса, унинг атрофида фиброз тўқима ҳосил бўлиб, уни ўраб бошқа органлардан ажратиб олади.

2. Гистиоцитлар (макрофаглар) ғовак бириктирувчи тўқима таркибида учрайдиган хужайраларга киради. Ташқи кўринишидан юмалоқ ёки овалсимон тасвирга эга, лекин шаклини ўзгартириб туради. Цитоплазма ва ядроси фибробластларга нисбатан интенсив бўлади. Органоидларда эндоплазматик тўр, митохондрий ва Гольжи комплекси борлиги аниқланган, лизосомалар кўплаб учрайди, хужайра хусусиятига эга.

Электрон микроскопда ўрганиш шуни кўрсатдики, хужайра мембранасини ташқи томонидан мукополисахарид ва оксилдан ташкил топган юпка фибриляр парда ўраб туради. Тахмин қилинишича, бу хужайралар ўзига яқинлашган ёт моддаларни ёпиштириб олади. Организмда яллиғланиш жараёни содир бўлса, гистиоцит хужайралар у ерга қараб актив ҳаракат қилади. Бу ерда улар нобуд бўлган хужайра ёки микроорганизмларни қамраб олиб, парчалаб юборади. Шу жиҳати билан улар қоннинг шакилли элементларига ўхшайди. Гистиоцитларнинг асосий вазифаси атрофидаги ёт моддаларни ўраб олиб, эритиб юбориш ва организмда нисбатан патологик таъсирини йўқотишдан иборат. Гистиоцитлар фанда яхши ўрганилган. Маълум бўлишича, улар ҳар хил бўёқларда тез бўялади. Экспериментал ҳайвонларга бўёқ юбориб уларнинг тўқимаси ўрганилганида, цитоплазмасида шу бўёқлар кўплаб топилган. Бошқа хужайраларда эса бу бўёқ деярли топилмаган. Гистиоцитлар ретикула тўқимаси, қоннинг шаклилли элементлари лимфоцит ва моноцитлардан ривожланади, шунинг учун ҳам уларнинг ташқи кўриниши ҳар хил бўлиши мумкин.

3. Плазматик хужайралар (плазмоцитлар) организмда антитело яратилишида иштирок этади. Организмда антиген пайдо бўлиши билан ўздан унга қарши гамма-глобулин оксили, яъни антитело ишлаб чиқара бошлайди. Плазматик хужайралар

суяк кўмигида, талақ, жигар, буйрак ва лимфа тугунларида кўплаб учрайди. Ҳар хил касалликларда уларнинг сони кўпайиб кетади, қизамиқ, лейкоз касалликларида эса қон таркибида ҳам учрайди.

Юқорида айтиб ўтилган органлар таркибидаги сийрак бириктирувчи тўқимада плазматик ҳужайралар қон капилляр томирлари атрофида тўп-тўп бўлиб туради. Уларнинг кўриниши юмалоқ ёки овалсимон шаклда бўлиб, йирик лимфоцит ёки моноцитдек келади. Цитоплазмаси ўртача базофил бўлиб, РНК га бой, ядроси атрофи қисман оч бўялган, шу қисмида эса ҳужайра маркази, атрофида эса митохондрий, эндоплазматик тўр ва рибосомалар жойлашган. Ядро хроматини тўқ бўялади, юмалоқ шаклда бўлиб, ҳужайра марказида жойлашади. Унинг цитоплазмасида ҳар хил ацидофил ҳужайра киритмалари пайдо бўлиб, улар эозин бўёғида тез бўялади. Ҳужайра танаси юмалоқланиб, цитоплазма базофилияси сусаяди, ядро кўпинча фрагментацияга (парчаланишга) учрайди. Бу жараён давом этиши натижасида бириктирувчи тўқиманинг моддасида махсус оксифил таначалар (Руссел таначалар) ҳосил бўлади. Буларнинг пайдо бўлиши, одатда, организмда хроник яллиғланиш жараёни тамом бўлганини билдиради. Плазматик ҳужайралар ҳозирги замон назариясига қараганда суяк кўмигида қон ишлаб чиқарадиган бирламчи ҳужайралардан ҳосил бўлади.

4. Семиз ҳужайралар (лаброцитлар) бўқоқ безида, тил, муртаклар бачадон, сут безлари, меъда-ичак йўллари каби органларнинг капилляр томирлари деворида кўплаб учрайди. Шакли юмалоқ бўлиб, кўчиб юриш хусусиятига эга. Ядросида хроматин кўп. Бошқа ҳужайралардан асосий фарқи цитоплазмасида базофил лейкоцитларникига ўхшаш талайгина доначалар бўлади. Бундан ташқари, митохондрий, Гольжи комплекси, эндоплазматик тўр ва ҳужайра маркази бўлади. Уларнинг вазифаси узоқ вақтларгача маълум бўлмай келди. Ниҳоят, чуқур тадқиқотлар шуни кўрсатдики, семиз ҳужайра доначалари оксил билан бириккан гепарин моддасидан ташкил топган бўлиб, таркибида гистамин, липаза кислотали ва ишқорий фосфатаза цитохромасидаза ва пероксидазалар топилган. Электрон микроскопда эса ҳужайра доначалари нотўғри шаклда эканлиги, мустақил мембранаси бўлмаслиги митоз ва амитоз йўл билан кўпайиш хусусиятига эга эканлиги маълум бўлди. Улар, охириги маълумотларга қараганда, суяк кўмигида бирламчи ҳужайра–миелоцит ва лимфоцитлардан тарқалади. Семиз ҳужайраларнинг миқдори организмда ҳар хил физиологик ҳолатга қараб ўзгариб туради. Масалан, ҳомиладорлик даврида бачадонда ва сут безларида кўпайиб кетади овқат ҳазм қилиш органларида улар актив ишлаб турган вақтда ҳам кўпаяди.

Ҳайвонлар танасида улар ҳар хил жойлашган. Масалан, денгиз чўчқалари ва куёнларнинг сийрак бириктирувчи тўқимасида семиз ҳужайралар камроқ учрайди. Аксинча, ит, мушук маймун ва одамларнинг мазкур тўқималарида уларга нисбатан кўп учрайди. Худди шунингдек ҳар хил касалликларда уларнинг миқдори турлича ўзгариб туради.

5. Ёғ ҳужайралари юмалоқ шаклда бўлиб, устидан парда ўраб туради. Судан III бўёғи билан бўялган ёғ тўқимада ҳужайралардаги ёғ томчилари маржонга ўхшаб тўқ сариқ рангга бўялади. Ҳужайра таркибида ёғ томчиларидан ташқари эстераза, фосфатаза ва бошқа ферментлар ҳам учрайди. Ҳужайрага ёғ йиғилиши билан у кенгайиб, катталашиб боради, ядроси ҳужайранинг периферик қисмига сурилган

бўлади. Агар ёғ тўқимани спирт, эфир ёки ксилолдан ўтказсак унинг ёғи эриб фақат хужайра қобиғининг ўзи қолади. Организмда ёғ тез сарф бўладиган бўлса, хужайра бошланғич даврига қайтиб қолади, яъни у фибробласт, гистиоцит ёки кам табақаланган хужайраларга ўхшаб қолади. Шундан ҳам маълумки, ёғ хужайралари ана шу хужайралардан ҳосил бўлар экан.

6. Ретикула хужайраси. Умurtқали ҳайвонлар организмда кўп тарқалган тўқималарга *ретикула тўқимаси* ҳам киради. Улар аксарият қон ҳосил килувчи органларда, чунончи, суяк кўмиги, лимфа тугунлари ва талокда ҳамда жигарда кўп учрайди. Микроскопик тузилишига келганда улар ретикула толачалари билан ретикула хужайраларидан ташкил топган. Улар орасида аморф моддаси ҳам бор. Ретикула хужайраларига келсак улар кам табақаланган ва мўл табақаланган ретикула хужайраларига бўлинади кам табақаланган хужайралар одатда, оз базофилли бўлиб, киритмалари бўлмайди, деярли ҳамма органоидлари бўлади, ядроси овалсимон бўлиб, оқиш бўялади. Бу хужайралар бошқа хужайраларга айланиб кетиш хусусиятига эга. Масалан физиологик ҳолатларга қараб улар гемоцитобласт макрофаглар, фибробласт хужайраларга айланиши мумкин. Ретикула тўқимасининг иккинчи тур хужайраси, одатда кам табақаланган хужайралардан ҳосил бўлади ядросида хроматин кўпроқ бўлиб, яхши бўялади. Айрим вақтларда атрофдаги хужайралардан узилиб макрофагларга айланади.

Ретикула хужайраси бошқа бириктирувчи тўқима хужайралари ҳамда қоннинг шаклли элементлари билан бирга ретикула-эндотелий системани ташкил этади. Бу система бутун организмда ёки локал қисмида ҳимоя вазифасини бажаради. Организмга тушган ёт микроорганизмларни фагоцитоз қилади. Бу хужайраларнинг яна энг муҳим хусусиятларидан бири таъсирланганда юмалоқланиб бошқа ён хужайралардан ажралиб олишидир.

7. Пигмент хужайралари овалсимон ёки чўзинчоқ шаклда бўлиб, атрофида узунлиги ҳар хил майда ўсимталар бўлади. Одамларда пигментлар тўғри ичакнинг ташқи чиқарув тешиги (анус) атрофида, ёрғоқда, кўкрак сўрғичлари атрофида учрайди. Бундан ташқари, пигмент хужайралари кўзнинг томирли ва рангдор пардаларида ҳам кўп учрайди. Бу хужайраларга меланобластлар дейилади. Пигмент хужайраси цитоплазмасида меланин пигментининг майда доначалари бор. Бу доначалар ультрабинафша нурлар таъсирида кўпайиб-камайиб туради. Аниқланишича, у тирозиназа ферменти таъсирида тирозин аминокислотасидан ҳосил бўлар экан. Унинг асосий вазифаси организмни қуёшнинг ультрабинафша нури таъсиридан сақлашдир.

8. Адвентициал, яъни комбиал хужайралар асосан капилляр қон томирлар атрофида кўп ривожланган бўлади. Улар аслида кам табақаланган хужайралар бўлиб, дуксимон шаклда, ўртасида битта ядроси бор, органоидлари кам ривожланган. Табақаланиши натижасида бу хужайралар фибробласт, лимфобласт ва лимфоидларга айланиши мумкин. Демак сийрак бириктирувчи тўқтмадаги шароитга қараб адвентинал хужайралардан бошқа хужайралар ҳосил бўлиши ҳам мумкин бўлган. Шунинг учун уларни комбиал хужайралар дейиш расм бўлган.

9. Перицитлар қон томирлари микроскопик тузилишининг замонавий усулларда чуқур ўрганилиши натижасида топилган. Улар эндотелий хужайраларнинг базал мембрана билан туташган қисмидаги ораликда кўп ўсимталарга эга хужайра

қурилган бўлиб, унга перицит ёки перикапилляр хужайралар деб ном берилган. Мавжуд гипотезаларга қараганда, бу хужайра эндотелий хужайраларига нерв томирларидан импульс ўтказишда иштирок этади. Текширишлардан маълум бўлишича, нерв толаларининг учлари бевосита эндотелий хужайралари билан туташган бўлмай, балки перицит хужайраларда тугаб, уларнинг ўсимталари ёрдамида эндотелий хужайралари билан туташади ва капилляр томирларни ҳаракатга келтиради, натижада томирлар кенгайиб туради (В. А. Шахламов, 1970).

Юқорида айтилганидек қон томирлар деворида адвентициал хужайралар учрайди. Кўпгина олимларнинг фикрича, адвентициал ва перцит хужайралар иккаласи битта хужайра деб юритилган. Лекин В. В. Куприянов фикрича, булар алоҳида ўзига мустақил ва ҳар хил вазифаларни бажарувчи хужайралардир. Унинг фикрича, перицит хужайралари эндотелий хужайраларига узвий туташган ҳолда жойлашса, адвентициал хужайралар бундай тузилишга эга бўлмай, балки бир жойдан иккинчи жойга кўчиб юриш хусусиятига эга.

Маълумки, сийрак бириктирувчи тўқима таркибида қондан миграция йўли билан ўтган ҳар хил лейкоцитлар, яъни лимфоцит ва моноцитлар бўлади. Чарвида ва сут безларида эозинофиллар сони бирмунча кўп бўлиб, аммо турли хил касалликларда уларнинг бу миқдори ўзгаради.

Эндотелий хужайралари

Эндотелий мезодермадан келиб чиқувчи қаватлар ҳосил қилиб тузилган энг майда қон ва лимфа капилляр томирлардан бошлаб то йирик томирлар ҳамда юрак камераларининг ички юзаларини қоплайдиган тўқима. Эндотелий ўзига хос морфологик тузилишга эга хужайралардан ташкил топган ҳамда мустақил физиологик вазифани бажарса ҳам алоҳида тўқима сифатида ўрганилмайди. Айрим олимлар эндотелий артерия ва вена томирлари ички юзаларини қоплаб тургани ҳамда хужайралари базал мембрана билан тутшиб тургани учун уни қопловчи эпителий билан бирга ўрганишни тавсия этадилар. Эндотелийни сийрак бириктирувчи тўқима билан боғлаб ўрганишга ҳам ҳеч қандай асос йук. Эндотелий кўпроқ хусусий гистологияда, юрак ва қон томирларнинг морфологик тузилишини ўрганишда мукамал ифодаланади. Лекин шунга қарамасдан, эндотелий хужайраларининг (эндотелиоцит) организмдаги тўқималар билан бевосита физиологик боғлиқлигини ва организмда кўп тарқалганлигини назарга олиб, гистологиянинг умумий курсида ўрганилади.

Эндотелий хужайралари ташқи морфологик тузилиши жиҳатидан худди мезотелий, яъни ясси эпителий хужайраларининг тузилишига ўхшайди. Хужайраларнинг бир-бири билан туташган ён чегаралари нотекис, айрим ҳолларда бевосита бириккан бўлса, баъзи ҳолларда эса хужайра ён қисмлари бир-бирининг устига чиқиб тургандек яъни черепица териб қўйилгандек кўринади, шунинг учун кўп қаватли яъни қатламлар ҳосил қилиб тузилганга ўхшайди. Эндотелий хужайралари ўзига кумушни яхши қабул қилиб у ёрдамида яхши бўялади. Шунинг учун бу хужайралар ҳам аргирофил хужайралар каторига киритилади. Кейинги вақтда замонавий усуллар ёрдамида эндотелий хужайралар цитоплазмасида майда ипсимон структуралар, протофибрилляр топилган бўлиб, уларнинг таркибий тузилиши ва асосий вазифалари яхши ўрганилган эмас. Шу билан биргаликда кўплаб пиноцитоз пуфакчалар мавжуд бўлиб, улар капилляр томирлардан ҳар хил

моддаларни хужайра оралиқ моддасига ва тўқималардаги моддалар алмашинуви жараёнида ҳосил бўладиган чиқинди моддаларни томирларга ўтказишда иштирок этади. Пуфакчалар таркибидаги АТФ-азанинг активлиги аниқланган бўлиб, улар АТФ-ни парчалаб, ҳосил булган энергия ёрдамида капилляр томирлар ва тўқималар орасидаги моддалар алмашинуви жараёнини таъминлайди. Эндотелий хужайралар цитоплазмасида кўплаб гликоген топилган. Электрон микроскоп ёрдамида текширилганда хужайра таркибида бошқа хужайралардагига ўхшаб, органоидлардан митохондрий. Гольжи комплекси, донатор цитоплазматик тўр ва рибосомалар ютилган. Айрим органларда (буйрак нейрогипофизда) эндотелий хужайралари жуда ҳам юпқа тузилганлиги учун уларнинг ташқи ва ички мембраналари бир-бирига тегиб ёпишиб туради. Хужайранинг бундай қисмлари «фенестр» тешикча дейилиб, хужайранинг шу жойида моддалар алмашинуви жараёни тезроқ боради. Эндотелий хужайраларининг базал мембрана томонига қараган қисмида хужайра плазмолеммаси майда, айрим жойларда йирик микроворсина ва ўсиқларига эга. Эндотелий хужайраларининг базал томонида худди эпителий хужайраларига ўхшаб базал мембрана жойлашган. Мембрана асосан фибрилляр толачалардан оқсил ва ўзида кўплаб мукополисахаридлар сақловчи аморф моддалардан, гиалурон кислота ва липидлардан ташкил топган.

Базал мембрана орқали капилляр томирлардан сўрилган моддалар филтрланиб, тўқималарга ўтади. Демак базал мембрана ўтказувчанлик хусусиятиги эга. Гиалуронидаза фермент таъсирида гиалурон кислота эриб базал мембрана орқали моддаларнинг ўтишини тезлаштиради. Липидлар эса ёғларда эрувчи моддаларнинг базал мембранага сингишини таъминлайди. Ҳар хил органларда капиллярлар деворидаги эндотелий хужайралари жойлашган базал мембрана турлича ривожланган бўлади. Буйрак капилляр тўпчаси ва мия капилляр томири эндотелий хужайраларининг базал мембраналари анча қалин бўлади аксинча юрак мускул ва эндокрин безларда эса юпқа тузилган. Айрим органларидан қизил иликда эса базал пластинка умуман кўринмайди, жигарда узилиб-узилиб ёки тешикчалар ҳосил қилиб тузилган (Шахламов, 1971).

Ҳар хил томирлар системасида, яъни артерия, вена ва лимфа эндотелий хужайралари морфологик тузилишига кўра бир-биридан қисман бўлса ҳам фарқ қилади. Артерия капилляр томирлари эндотелий хужайраларининг юзаси текисроқ тузилган бўлса, веналарда ўсимта, бўртиқлар ва ботиқлардан ташкил топган. Лимфа томирларида эса биринчидан, базал пластинка бўлмайди, иккинчидан, эндотелий хужайралари базал томонидан унинг остида жойлашувчи тўқима коллаген толалардан иборат тутиб турувчи филоментлар ёрдамида туташган бўлади. Бу толачалар худди парашют арқонларига ўхшаб хужайрани тутиб туради. Бундай тузилиш лимфа капилляр томирлари коллаген толачалар билан ниҳоятда мустаҳкам туташганлигини билдиради. Толачалар бир томондан, хужайра цитоплазмасигача кириб борган бўлса иккинчи томондан, хужайра ташқарисида чигал ҳосил қилиб тузилган бўлади. Бундай тузилиш моддаларнинг филтрланиб ўтишида катта аҳамиятга эга.

Эндотелий хужайралари фақат томирларнинг ички деворини қоплаб турмай, балки митоз йўл билан бўлиниб, жроҳатланган томир тизимининг битишида иштирок этади. Қон ишлаб берувчи органларда айрим хужайралар алоҳида ажралиб

чикиб, макрофагларга айланиш хусусиятига эга, бу билан ретикула-эндотелий системаси ташкил этишда ҳам иштирок этади.

Умуртқасиз ҳайвонларнинг интерстициал тўқималари

Интерстициал тўқима деб паренхиматоз органларнинг стромаларини ҳосил қилувчи толали сийрак бириктирувчи тўқимага айтилади. Унинг синоними *игерсаций*—оралиқ деган маънони англатади. У аксарият умуртқасиз ҳайвонларда бўлади. Масалан, бирламчи оғизлилардан бўғимоёқлиларда интерстициал трофик тўқима характерли тузилишга эга. Аниқса, бурун шохли кўнғизлар личинкасида интерстициал тўқима аморф моддали пластинкалардан ва толали структуралардан тузилган. Бу ерда фибробластлар учрамайди ва шу сабабли бу структураларнинг ҳосил бўлиш манбаи ҳамон ноаниқлигича қолмоқда. Ипак қурти ғумбагида хужайралараро моддада фибробластлар кўп бўлади. Заварзин (1985) маълумотига кўра баъзи бир хашаротлар хужайралараро моддасининг айрим жойларида эластаза ферменти кесмаларидан чиққан толачалар топилган. Топилган бу толачалар умуртқали ҳайвонлар сийрак бириктирувчи тўқимасининг эластик толачаларига жуда ўхшайди.

Қисқичбақасимонлар билан қилич думлиларнинг интерстициал трофик тўқималари ҳам ипак қурти ғумбагиники билан бир хил.

Бу ўринда шуни айтиб ўтиш керакки, бўғимоёқлиларнинг фибробластлари структура-биохимиявий тузилишига кўра бошқа кўп хужайрали ҳайвонларнинг фибробластларига ўхшайди. Уларда цитоплазманинг мембрана органоидлари, айниқса эндоплазматик тўр (ЭПТ) ва Гольжи комплекси яхши ривожланган. Хашаротларнинг фибробластларида ҳам, умуртқали ҳайвонларникига ҳам ЭПТ нинг кенгайган цистерналари Гольжи комплекси цистерналарининг марказий қисми билан кетма-кет туташган бўлади. Бу туташиб, одатда, силлиқ ЭПТ каналчалари ёрдамида бўлади. ЭПТ нинг цистерналари ичида ўртача электрон зичликда материал борлиги сезилиб туради. Бинобарин, хашаротлар фибробластининг тузилиши билан вазифаси умуртқали ҳайвонларникига ўхшаш. Бундан ташқари, дейди А. А. Заварзин—хашаротларда ҳам, умуртқали ҳайвонларда ҳам фибробластларда прогрессив табақаланиш вақтида цитоплазма метаболик аппаратининг редукциясини кузатиш мумкин. Аниқроқ қилиб айтганда ЭПТ цистернасининг диаметри қисқаради. Гольжи комплекси структуралари жойлашган соҳа кичраяди, гиоплазма зичлашади ва ҳоказо, яъни хужайраларнинг қариш босқичларини акс эттирувчи фибробласт-фиброцитларни кўплаб аниқлаш мумкин.

Заварзин баёнига кўра, бирламчи оғизлилар хусусан, хашаротлар интерстициал тўқималарининг хужайралараро моддалари худди умуртқали ҳайвонларники сингари асосий модда ва толали тузилмалардан ташкил топган. Толалар орасида умуртқалиларникидек коллаген толачалар топилади. Улар жуда аниқ-равшан ва бир тартибда бўлади. Ҳар қайси толанинг четларида иккитадан кенг электрон зич дисklar жойлашган бўлади.

Тубан кўп хужайралилардан, айниқса, булутлар, ковакичлилар ва умуман танасида иккинчи бўшлиғи бўлмайдиган чувалчангларнинг интерстициал тўқималари характерлидир. Уларнинг интерстициал тўқималари бурунги аждодларининг фагоцитал табиатини уйғотиб юборган. Масалан, тўқима тузилиши бўлмаган булутларда росмана коллаген толачалар топилган. Уларнинг ўлчами

умуртқалилар ва юқори бирламчи оғизлиларники билан деярли бир хил—66 нм бўлиб чиқди. Немертин паренхимаси хужайраларида жуда кўплаб фибробластлар билан бирга хужайралараро моддаларнинг мураккаб системаси мавжуд. Улар толали ва пластинкасимон мукопротеид тузилмага эга бўлади. Бинобарин улар умуртқали ҳайвонларнинг ғовак бириктирувчи тўқимаси тузилишига ўхшашдир. Агар немертиннинг бириктирувчи тўқимасидан намуна олиб, препарат тайёрлаб микроскопда кўрилса, унда: томир, фибробластлар, толали тузилмалар, асосий моддалар ва мускул толалари яққол кўринади.

Юқорида айтилганлардан маълум бўладики, интерстициал трофик тўқималарнинг ривожланган даражаси билан тузилиш характери бир хил бўлмайди. Бу, айниқса, умуртқасиз ҳайвонларда жуда сезиларли фарқ қилади. Аммо шунга қарамай, айрим умуртқасизлар бирламчи паренхимасининг интерстициал тўқимаси умуртқали ҳайвонларнинг худди шундай тўқимасига ўхшайди. Масалан, умуртқали ҳайвонларнинг сийрак бириктирувчи тўқима типдаги интерстициал трофик тўқимасини айрим нинатерилилар (голотуриялар) билан моллюскалар синфига мансуб барча ҳайвонлардан топиш мумкин. Чунки уларнинг ҳар иккаласининг интерстициал тўқимасидаги асосий хужайра элемент юқорида айтиб ўтилганидек бу—фибробластдир. Тўқима ва хужайралардаги бошқа ўхшашлик ва фарқ юқорида бошқа қиёсий мисолларда кўриб чиқилди.

Интерстициал тўқима умуртқали ҳайвонлар ва одам органларининг ички қисмида учрайдиган тўқималарни ташкил этиб, физиологик вазифани бажаришда иштирок этади. Бундай тўқима кўпгина ички органлар бўлакчаларининг орасида, безлар, жигар, силлиқ ва скелет мускуллар орасида учрайди. Тўқима билан бирга ҳар бир органнинг ички қисмига томирлардан артерия, вена ва лимфа, нерв биргаликда ўсиб киради ва ҳар бир органнинг бир бутунлигини ташкил эгади. Шунинг ҳам айтиб ўтиш керакки, интерстициал тўқима ҳар хил органларда турлича ривожланган бўлади. Айрим органларда кучли ривожланган бўлиб, микроскопда яхши кўринади, айримларида эса кам ривожланган бўлади. Интерстициал тўқима турли синфларга кирувчи умуртқали ҳайвонларда ҳам турлича ривожланган. Масалан, чўчка, туя ва айиқнинг жигар оралиқ тўқималари яхши ривожланган бўлиб, каламушларда ва одамда кам ривожланган. Микроскопик тузилиши жиҳатидан зич толали бириктирувчи тўқимага ўхшаган бўлади, таркибида коллаген ва эластик толачалар, хужайра элементларидан фибробласт ва гистиоцитлар доимо учрайди.

17- Ички муҳит тўқималари турларининг ўзаро функционал муносабати

Асосий мақсадга ўтишдан аввал ички муҳит тўқималари турлари хусусида яна бир бор қисқача тўхталиб ўтайлик. Демак барча умуртқасиз ҳайвонлардаги ички муҳит тўқималарида биринчидан, доначасиз амёбацитлар—лимфоцитларнинг аналоглари бўлиб, улар ҳаракатчан бўлиш билан бирга фагоцитоз хусусиятига эга. иккинчидан, десмобласт хужайралар мавжуд, булар фибробластларнинг аналоглари бўлиб, бириктирувчи тўқиманинг хужайраларо моддасини ҳосил қилади. Эритроцитлар эса ҳамма умуртқасиз ҳайвонларда бўлмайди, аммо умуртқали ҳайвонларнинг ҳаммасида бўлади. Масалан моллюскалар қонининг хужайралари бўлган амёбацитлар уларнинг ҳамма турларида бўлса, эритроцитлар фақат қўш оғизлиларда бўлади. Ҳашаротлар қонида амёбацитларнинг ҳар иккала доначасиз ва доначали тури бўлади. Бириктирувчи тўқималари таркибида эса десмобластлар, ёғ

таначаларида трофоцитлар учрайди. Маълумки, трофоцитлар таркибида ёғ киритмалари билан гликоген сақлайди. Тўғарак оғизлилар қонида эритроцитлар, лимфоцитлар, моноцитлар ва доначали лейкоцитлар бўлади. Тромбоцитлар эса бўлмайди. Уларнинг бириктирувчи тўқималарида фибробластлар билан гистиоцитлар учрайди. Балиқлар қонида ядроли эритроцитлар, ядроли тромбоцитлар ва лейкоцитлар кўп. Уларнинг бириктирувчи тўқималарида ҳам фибробластлар баъзан гистиоцитлар, палахсасимон хужайралар билан семиз хужайралар ҳам топилади. Амфибиялар қонида бўлса, ядроли эритроцитлар, ядроли тромбоцитлар, лимфоцитлар, нейтрофил, эозинофил, доначали лейкоцитлар бўлади. Фибробластлар, гистиоцитлар учрайди. Ғовак бириктирувчи тўқима камдан-кам топилади. Рептилиялар ва қушлар қонида ҳамиша ядроли эритроцитлар, доначали базофил ва эозинофил лейкоцитлар, майда ядроли тромбоцитлар бўлади. Бириктирувчи тўқималарда фибробласт, гистиоцит хужайралар, ёғ хужайралари, плазматик ва семиз хужайралар мавжуд, лимфоцитлар билан гранулоцитлар жуда кўп. Сутзмизувчи ҳайвонлар билан одамда лейкоцитлар доначали ва доначасиз лейкоцитларга бўлинади, аммо ядросидаги сегментлар билан бўялиши жиҳатидан эса фарқланади. Чунончи, одам қонининг лейкоцитлари, нейтрофил доначали, денгиз чўчқаси билан қуёнларники эса эозинофил доначалидир. Итлар билан мушукларда ҳам доначали нейтрофиллар устун туради. Барча сутэмизувчи ҳайвонлар билан одамдаги бириктирувчи тўқималарда фибробластлар, гистиоцитлар, макрофаглар, семиз ва ёғ хужайралари, плазматик хужайралар, доначасиз ва камроқ доначали лейкоцитлар бўлади. Фақат цитоплазмаси қанчалик ривожланганлиги ва ядросининг шакли билан бир-биридан бир оз фарқ қилади.

Кўриниб турибдики, умуртқали ҳайвонлардаги ички муҳит тўқималари энг кучли ривожланган ва энг кўп ҳамда мураккаб функцияларни бажаради. Бирламчи оғизли ҳайвонлардан моллюскаларда, айниқса бошоёқли моллюскаларда мазкур тўқиманинг солиштира микдори кўпни ташкил қилади. Сутэмизувчи ҳайвонларда химоя функциясини фагоцитлар ва улар асосида шаклланган доначали амёбацитлар ҳамда лимфоид тўқималар бажаради. Бундан ташқари ички муҳит тўқималарининг ҳаммаси учун умумий бўлган функцияси ҳам бар. Масалан, бир неча хил механизмлар ёрдамида юзага чиқадиган трофик ўтказувчи функцияни олайлик. Уларнинг бу функцияси лакуналар ва томирлар системалари биргаликда махсус оксил полисахаридли асосий модда ҳосил қилиш ёки хужайрали паренхималар яратиш йўли билан юзага чиқади.

Кўп хужайрали ҳайвонларнинг турли гуруҳларида ички муҳит тўқималарининг функцияси тартибсиз равишда турли хил механизмлар ёрдамида юзага чиқиши ҳам мумкин. Тартибсизлик филогенетик метаплазия ҳодисаси таъсирида яна ҳам кучайиши мумкин. Бунинг маъноси шуки, бир тўқима турига мансуб бўлган функцияни бошқа бир тўқима тури ўз зиммасига олади. Масалан, ички муҳит тўқималари мусбат метаплазияда, силлиқ мускул тўқималари фибробластлар асосида шаклланади. Бундай ҳодисани умуртқали ҳайвонлар билан моллюскаларда кўриш мумкин. Заварзин фикрича, силлиқ мускул тўқималари фибробласт элементларининг кўпгина хусусиятларини сақлаб қолади. Бинобарин, улар бошқа тўқима турлари функцияларнинг ўз зиммасига ола оладиган бўлади—манфий метаплазия. Бу бирламчи оғизлилар—полихет, олихет, ҳашаротлар ва бошқа

бўғимоёқлиларга хос хусусиятлардир. Чунончи, хашаротлар билан куруқликда яшовчи бўғимоёқлилардаги қопловчи кутикуляр эпителий скелет функцияси билан газлар алмаштириш функциясини ўз зиммасига олган бўлади. Иккинчи бир мисол: нафас пигментлари целомик эпителийларига айланар экан, химоя функциясини ва шунингдек кислород ғамлаш вазифасини бажаришга ихтисослашади ва ҳоказо. Кўриниб турибдики ички муҳит тўқималари турларидан бирортаси бўлмаса, у бажарадиган функцияни бошқа мавжуд тўқима тури бажарар экан. Юқорида эслатиб ўтилган ва қон лимфоид тўқималари ҳамда уларнинг хужайралари шаклли элементларининг ўзаро муносабатлари хусусида гапирилганда ҳам шуларни айтиш мумкин.

IX бо6 СКЕЛЕТ ТЎҚИМАЛАРИ

18-§. Умуртқали ҳайвонларнинг скелет-таянч тўқималари

Умуртқали ҳайвонларнинг таянч тўқималари ўз компонентлари билан сийрак бириктирувчи тўқималардан фарқ қилмайди. Уларнинг асосий хужайра элементлари ҳам фибробластлардир. Хужайралараро структуралар бирдан-бир таянч вазифасини ўтайди. Бунда биринчи типдаги коллагенлардан ҳосил бўлган коллаген толачалар асосий роль ўйнайди. Улар тўпланиб мустақкам тутамлар ҳосил қилади ва мазкур тўқималарнинг пишиқлигини асосан шу тутамлар таъминлайди. Зич бириктирувчи тўқималар деб аслида шуларга айтилади.

Зич бириктирувчи тўқима

Зич бириктирувчи тўқима юқорида айтиб ўтилганидек таркибида механик элементлар кўплиги билан фарқ қилади. Уларнинг толалари зич жойлашган бўлади, демак тўқима мустақкамлигини таъминлайди. Зич бириктирувчи тўқима коллаген толачаларининг жойлашишига кўра *шаклланмаган зич бириктирувчи тўқима* ва *шаклланган зич бириктирувчи тўқимага* бўлинади.

Шаклланмаган зич бириктирувчи тўқима. Тўқиманинг бу турини «шаклланмаган» дейилишига сабаб коллаген толачалар тутамларининг тартибсиз жойлашган бўлишидир. Бу тўқимага терининг тўр қавати, бўғимлар ва ички органлар устини қоплаб турувчи капсула тўқималари киради. Шаклланмаган зич бириктирувчи тўқима ҳар хил йўналишда жойлашган коллаген толачаларидан иборат тутамлардан ҳамда тўрсимон шаклда жойлашувчи эластик толачалардан ташкил топган бўлиб, улар орасида ретикула толачалари ҳам учрайди. Бириктирувчи зич тўқимада асосий модда кам бўлади, хужайралардан фақат фибробласт ва кичрайган узунчоқ шаклда фиброцитлар бўлади. Айрим вақтларда шаклланмаган ва шаклланган бириктирувчи тўқималарни бир-биридан ажратиш қийин. Масалан, терининг сўрғичли қаватидаги эластик толачалар узилмасдан тўр қаватига ўтиб киради. Эластик толачалар, одатда, мазкур тўқимага кўшимча пишиқлик ва қайишқоқлик беради. Шу туфайли зич бириктирувчи тўқима чўзилиш ва қисқариш яъни механик вазифани бажариб бўлгандан кейин асли ҳолига қайтиш хусусиятига эга бўлади. Демак шаклланмаган зич бириктирувчи тўқима организмда асосан механик вазифани бажаради.

Шаклланган зич бириктирувчи тўқима. Бу тўқимани ажратиш турувчи асосий фарқ унда коллаген ва эластик толалардан ташкил топган тутамлар бир-бирига нисбатан муайян тартибда жойлашган бўлишидир. Тутамлар жойлашиши органлар

вазифасига қараб турлича бўлиши мумкин. Шаклланган зич бириктирувчи тўқима пайлар ва бойламларда, фиброз мембрана (пластинка) ва пластинкасимон бириктирувчи тўқималарда учрайди.

Пайлар. Одамда ва сутэмизувчи ҳайвонларда таянч ва ҳаракат органларига кирувчи пайларда коллаген толачалар тутамлари бир-бирига нисбатан зич, параллел жойлашган. Уларнинг бундай жойлашиши мускулларнинг қисқариши ва ёзилишига мувофиқ келади. Толачалар ва тутамлар орасида тўқима хужайраларидан фиброцитлар учрайди. Фиброцитлар узунчоқ шаклда бўлиб, пластинкасимон учлари билан бир нечта толачалардан ташкил топган бойламнинг атрофидан ўраб олиб, бирламчи тутам ҳосил қилади. Бу фиброцитлар пай хужайралари ҳам дейилади. Бир нечта бирламчи бойламлар йиғиндисининг атрофидан сийрак бириктирувчи тўқима ўраб олиб, иккиламчи тутам ҳосил қилади. Иккиламчи тутамни ўраб турган сийрак бириктирувчи тўқима эндотеноний ҳам дейилади.

Бир нечта иккиламчи тутам йиғиндиси атрофидан бир оз зичроқ бириктирувчи тўқима ўраб олган бўлиб улар учламчи тутам ҳосил қилади. Шундай йўл билан тўртламчи тутам ҳам ҳосил бўлиши мумкин. Пайларнинг устки қаватини ўраб турадиган бириктирувчи тўқима перитеноний деб юритилади. Эндотеноний ва перитенонийлар орқали қон томирлар билан пайларни иннервация қиладиган нерв толалари ўтади.

Бойламлар. Шаклланган зич бириктирувчи тўқималардан яна бири бойлам тўқималардир. Улар ҳам бойламларнинг бўйига параллел жойлашган бўлиб эластик толачалар тўридан ҳамда мембраналардан ташкил топган. Бойлам тўқималари пай тўқималаридан кўп фарқ қилмасда, аммо уларда фибробластлар каторининг комбиал хужайралари жойлашган органларига қараб фарқланиб турмайди. Шундай бўлса ҳам ҳайвонларнинг елинидаги ёки овоз бойламларидаги тўқималар эластик толачаларининг ўзига хос механик вазифаси билан ажралиб туради. Масалан, пайларда асосай ва механик вазифа коллаген толачаларга юкланган бўлса, буларда эластик толачаларга юкланган. Бундаги эластик толачалар коллаген толачалар сингари ўта пишиқ бўлмасда, аммо эгиловчанлиги, чўзилувчанлиги ва эластиклиги билан устунлик қилади. Уларнинг бир-бирининг устига чиқиб кетадиган суякларни (бўғимларда) бириктириб туриш вазифаси ҳам шундандир.

Фиброз мембрана (пластинка)га фасция, апоневрозлар, диафрагманинг пайли қисмлари, ички органлар капсулалари, тоғай ва суяк устки пардаси, мойк ва тухумдоннинг оқсил пардаси киради. Бу тўқима коллаген тутамлардан ташқари, эластик толачалардан ташкил топган тутамлар ҳам учрайди. Фиброз мембранадаги коллаген тутамлар айтарли чўзилиш хусусиятига эга эмас. Толалар бир-бирига нисбатан параллел жойлашган бир неча қават ҳосил қилади. Улар қисман тўлқинсимон ҳолда жойлашган. Тутам толалари айрим органларда қийшиқ ҳолда жойлашиб, бир тутамдан иккинчи тутамга ўтиб туриши мумкин. Шунинг учун уларни бир-биридан ажратиш қийин. Толалар ва тутамларнинг оралиғида фибробласт ва кўпроқ фиброцит хужайралар жойлашади. Эластик толачалардан ташкил топган тутамлар суяк устки пардасида, тухумдон ва уруғдоннинг оқ пардасида бўғимлар капсуласида учрайди. Кўп органларда фиброз мембраналар юқори ва пастки қаватдаги тутамларга бевосита ўтиб қўшилиб кетиши мумкин.

Пластинкасимон бириктирувчи тўқима фиброз мембрананинг бир тури бўлиб,

айрим ички органлар деворида ёки устки қатламида учрайди. Нерв ўзини қоплаб турувчи тўрсимон парда (периневрит)да ёки уруғдоннинг эгри-бугри каналчалари деворидаги зич бириктирувчи тўқима таркибида бўлади.

Пластинкасимон бириктирувчи тўқимани микроскопда кўрилганда кўпроқ узунасига, айрим органларда кўндаланг ёки тартибсиз жойлашган коллаген толачалардан ташкил топганлиги, улар орасида ўсимтали фибробласт хужайралар борлиги кўзга ташланади. Бундан ташқари, пластинкалар ўртасида макрофаглар ҳам учрайди. Айрим органларда толалар оралиғида оралиқ модда ва силлиқ мускул хужайралари ҳам учраши мумкин.

Эластик бириктирувчи тўқима одамда ва сутэмизувчиларда асосан бўйин ва овоз боғламларида учрайди. Бу тўқималарнинг микроскопик тузилиши коллаген толачалардан ташкил топган зич бириктирувчи тўқимага ўхшаган бўлади. Асосий фарқи структура элементларининг асосини бир-бирига параллел ҳолда жойлашган эластик толалар ташкил этади. Эластик толаларнинг атрофини ғовак бириктирувчи тўқима ўраб, уларни бир-биридан ажратиб туради. Ораларида айрим коллаген толалар ҳам учраши мумкин. Боғламчалар ҳосил қилиб тузилиш эластик бириктирувчи тўқимада учрамайди. Эластик толалар орасида фиброцит хужайралар жойлашади. Тўқиманинг кўндаланг кесимида эластик толалар баъзан йирик-майда гуруҳлар ҳосил қилиб жойлашгани кўринади. Улар орасида эса сийрак бириктирувчи тўқима кўринади. Тўқимада эластик толалар кўп бўлганлиги сабабли очроқ рангга бўялиб кўринади. Тўқималарнинг асосий вазифаси учрайдиган органларнинг эластик ҳолатини таъминлашдан иборат. Асосан доимий ҳаракатда бўлиб турадиган органлар деворида учрайди. Масалан, йирик артерия деворида, аорта, ўпка артерияларида ва ҳоказо. Бу ерда асосан тўрсимон дарчалар ҳосил қилиб тузилган бўлади, бундай қават органларнинг катта ёки кичиклигига ва улардаги босимнинг кучига қараб бир неча мембраналарни ташкил этиши мумкин. Мембраналар орасида силлиқ мускул хужайралари ва мукоид моддалар учрайди.

Ретикуляр тўқима бириктирувчи тўқималар қаторига кириб, тўрсимон тузилишга эга. Асосан ретикула хужайра ва ретикула толачаларидан ташкил топган. Хужайралари толачалари билан бириккан ҳолда бўлиб, толалар тартибсиз йўналишдаги органлар асосини ташкил этади. Қизил илиқ ва лимфа тугунларида ҳамда ичакнинг шилимшиқ қаватида, буйракда ва бошқа органларда ретикуляр тола асосини коллаген микрофибриллалар ташкил этган бўлиб, устини мураккаб углевод моддалар қоплаб туради. Шунинг учун бу толача осмий кислотани ўзига яхши сингдиради.

Ретикуляр тўқима организмда муҳим вазифаларни бажаради. Қон ҳосил қилувчи органларда қоннинг шаклли элементларини яратади. Ретикуляр тўқима бор жойдан ўтаётган қон ва лимфа томирларида учрайдиган организм учун ёт бўлган оксилларни ва микробларни тутиб, яъни макрофагларга айланиб фагоцитоз қилиш ва уларга қарши антитела ишлаб чиқариш хусусиятига эга. Одатда, ретикуляр тўқима таркибида (лимфа тугуни мисолида кўрсак) лимфоцитлар кўп бўлганлиги туфайли ретикуляр тола ва хужайра яхши кўринмайди. Шунинг учун кесмада лимфоцитлар йўқ ёки кам жойларни топиб, катта объективда кузатиш мумкин.

Ёғ тўқимаси ҳайвонлар организмда учрайдиган бириктирувчи тўқима

қаторига киради. Ёғ тўқимаси хужайра ва унинг цитоплазмасининг ёғ киритмаларидан иборат. У парчаланганда (ёнганда) кўплаб энергия ҳосил бўлади. Ёғ организмда фақат энергия манбаи бўлиб қолмай, балки ундан сув ҳам ажраб чиқади. Демак ёғ тўқимаси организм учун фақат озиқ ва энергия манбаи ҳисобланмай, сув манбаи ҳам ҳисобланар экан. Организмда сув етишмаса, унинг эриши тезлашади. Ёғнинг таркиби атроф-муҳитга ва истеъмол қилинадиган овқатга боғлиқ Эчки ва чўчкалардан ташқари, деярли ҳамма ҳайвонларнинг ёғ тўқимаси таркибида каратиноид пигменти бўлиб, ёғга сарғиш ранг бериб туради. Организм қариши билан унинг сарғайиши кучайиб боради. Умуртқали ҳайвонларда икки хил—оқ ва қўнғир ранг ёғ тўқима бўлади.

Оқ ёғ тери остида, қорин деворида ва думба ҳамда чарвида кўп йиғилади. Ёғ томчилари сийрак бириктирувчи тўқима орасидаги хужайраларда тўплана бошлайди. Бошқа тўқима хужайраларини сўриб четлатиб қўяди. Бу тўқима орасида коллаген, эластик толачалар ва қон томирлар бор. Оқ ёғнинг миқдори истеъмол қилинадиган овқат таркибига боғлиқ. Кам овқат қабул қилинганида, яъни одам очиқиб юрганида ёғ эриб, хўжайра яна дастлабки ҳолига қайтади.

Қўнғир ёғ тўқима ёш болаларда ва қишда узоқ вақт уйкуга кетувчи айрим умуртқали ҳайвонларда учраган. Буларда ёғ бўйин қисмида, умуртқа поғонаси бўйлаб ва кўраклар ўртасида учрайди. Тузилиши жиҳатидан майда ёғ хужайраларидан ташкил топган. Бу билан у без хужайраларига ўхшайди. Ҳар бир хужайра капилляр томирлар тўри билан ўралиб туради. Организмда моддалар алмашинувида актив иштирок этади. Оқ ёғга нисбатан 20 марта кўп энергия беради. Бу ёғ тўқима қушларда ҳам топилган.

Тоғай тўқимаси

Тоғай тўқимаси морфологик тузилишига, ривожланиши ва вазифасига кўра бошқа тўқималардан тубдан фарқ қилади. У бириктирувчи тўқималар қаторига киради ва улар билан биргаликда ўрганилади. Бунга сабаб тоғай организмнинг эмбрионал ривожланиши даврида бириктирувчи тўқималар ҳосил бўладиган эмбрионал тўқимадан, яъни мезенхима хужайраларидан тарқалади, яъни организмнинг дастлабки онтогенез ривожланиши даврида скелет суяқларининг аксарияти ўрнида олдин тоғай тўқимаси пайдо бўлиб, сўнг улар суяк тўқимага айланади.

Тоғай организмда таянч, механик ва бириктирувчи вазифани бажаради. Одамда ва сутэмизувчи ҳайвонларда етук ва юксак даражада табақаланган бўлади. Тузилиши жиҳатидан қаттиқ тўқималар қаторига киради. Қаттиқлиги жиҳатидан эса скелет суяқларидан кейин иккинчи ўринда туради. Шунинг учун тоғай тўқима таркибида қон томирлари ва нерв толалари каби бошқа тўқималар учрамайди.

Тоғайда моддалар алмашинуви унинг устини ўраб турган тоғай устки пардаси орқали содир бўлади. Нерв толалари билан таъминланиши ва иннервацияси ҳам шу парда орқали амалга ошади. Тоғай гидратив тўқималар қаторига киради, таркибининг 80% сув, 15% органик моддалар ва 5% минерал тузлардан ташкил топган. Органик моддаларнинг асосини оксиллар, мукополисахаридлар ва липидлар ташкил этади. Тўқимада учрайдиган оксиллар асосини эса фибрилляр оксиллар, яъни коллаген ва эластик ҳамда мукополисахаридлар билан бириккан ҳолда учрайдиган нофибрилляр оксиллар—хондроитин сульфатлар, кератосульфат ва

сиалит кислота ташкил этади. Хондромукопротеин ва хондромукоид тоғай тўқиманинг асосий моддаси сифатида кўплаб учрайди.

Тоғай тўқимаси ҳам бошқа бириктирувчи тўқималарга ўхшаш, тўқима хужайралари ва оралиқ моддадан ташкил топган. Хужайралар таркибига шакли юмалоқ ёки овалсимон тоғай хужайралари (хондроцитлар) ва тўқиманинг ривожланиши ҳамда регенерациясини таъминловчи хондриобласт хужайралари киради. Хужайра ораликларини эса оралиқ модда тўлдириб туради. Оралиқ модда бошқа тўқималардагига нисбатан бу ерда кўпроқ бўлади ва таянч ҳамда механик вазифаларни бажаради. Вазифаси ва морфологик тузилишига кўра уч хил тоғай тўқимаси учрайди; гиалин, эластик ва толадор тоғай тўқималар. Хужайра ва оралиқ моддаларни қуйидагича классификация қилиш мумкин.

Тоғай тўқимаси хужайралари. Тоғай тўқимаси хужайралари тузилиши ва вазифасига кўра хондроцит ва хондробластларга бўлинади.

Хондроцит тоғай тўқимасининг асосий қисмини ташкил этади. Одатда, юмалоқ ёки овалсимон шаклда бўлиб, ташқи юзаси нотекис, хужайра юзасида микроворсиналарга ўхшаш ўсимталар бор. Ҳар бир тоғай хужайраси ёки бир нечта хужайрадан ташкил топган бир гуруҳ хужайралар тўқиманинг оралиқ моддасида ҳосил бўлган бўшлиқларда жойлашади. Тоғай хужайраларининг битта бўшлиқда ҳосил қилган гуруҳи *изоген гуруҳ* дейилади. Одатда, бундай гуруҳлар битта хужайранинг кўпайиши натижасида ҳосил бўлади. Ҳар бир тоғай хужайрасида биттадан, айримларида иккитадан ядро бўлиб, бу ядролар ичида бўёқларга яхши бўйладиган битта ёки иккита ядроча бўлади.

Электрон микроскопда хужайра цитоплазмасида митохондрий, донатор эндоплазматик тўр ва яхши ривожланган Гольжи комплексини кўрамиз. Ёш тоғай хужайраларида митохондрийларнинг сони одатда кўп бўлади. бошқа органоидларнинг шакли ҳам аниқ кўринади хужайралар қариб боргани сари митохондрийларнинг сони камайиб, органоидларнинг шакли кўринмайдиган бўлиб боради. Хужайраларда содир бўладиган бундай жараён *регрессив ўзгариш* дейилади. Бунинг оқибатида хужайранинг физиологик вазифаси ҳам анча пасаяди. Тоғай хужайраларининг химиявий тузилишини тадқиқ қилиш унинг таркибида гликогенлар, липидлар, ферментлар яъни ишқорий фосфатаза липаза ва оксидаза ферментлари борлигини кўрсатади.

Хондробласт кам табақаланган ёш хужайра бўлиб шакли ясси, ўртасида битта ядроси бор. Тоғайнинг устки пардасига яқин жойларда кўп учрайди. Хондробласт доим кўпайиб туриш хусусиятига эга. Кўпайиши натижасида янги тоғай хужайралари–хондроцитлар ҳосил бўлади. Натижада тоғай периферик қисмига қараб ўсади. Тоғайнинг бундай ўсишига *периферик (оппозицион) ўсиш* дейилади. Хондробластларнинг иккинчи хусусияти хужайралараро модда–коллаген ҳосил бўлишида актив иштирок этишидир. Коллаген хужайралараро мода бўлиб, унинг таркибида тропоколлаген, эластин ва тоғайнинг асосий моддаси учрайди. Хондробласт цитоплазмасида РНК кўп хужайра органоидлари ҳам яхши ривожланган.

Тоғай тўқиманинг хужайралараро моддаси. Тоғай тўқиманинг хужайралараро моддаси коллаген (хондрин) ва камроқ учрайдиган эластик толалардан ҳамда асосий аморф моддадан ташкил топган. Хондрин толачалари химиявий тузилишига

кўра бириктирувчи тўқима таркибида учрайдиган коллаген толачаларга ўхшайди. Микроскопда оддий нур ёрдамида кўринмайди, уни кўриш учун трипсин, барийли сув билан импрегнация қилиш керак. Шунда толачаларнинг тўрсимон шаклда жойлашганлиги яхши кўрилади.

Тоғай тўқимасининг асосий аморф моддаси протеин ва углеводдан ташкил топган. Улар бир-бири билан мустаҳкам бирикиши натижасида тоғайнинг асосий моддаси—хондромукоид бирикмаси ҳосил бўлади, яъни бунда хондроитин сульфат кислота оксил билан бирикади. Гистологик препаратларда хондроитин сульфат кислота асосий бўёқларга базофил, яъни тўқ бўялади. Коллаген толачалар оксифил, яъни анча оч бўялади.

Тоғай тўқимаси таркибида толачалар ва хондромукоид модда нотекис жойлашганлиги учун бўялиши ҳам турлича бўлади. Тоғай хужайралари ва изоген гуруҳларининг атрофида хондромукоид кўп бўлиб, тўқиманинг бошқа жойларига нисбатан бўёқларга базофил яъни тўқ бўялади. Хондромукоид моддаларнинг тўқимада нотекис жойлашиши ёши ўтган организмда рўй-рост кўзга ташланиб туради. Бундай жараён натижасида тўқима пишиқлигини йўқотади. Кейинчалик унинг ички қисмларида, яъни озик модда етиб бориши қийин жойларда кальций тузлари йиғилиб, тўқимани янада мўрт, синувчан қилиб қўяди. Бу тўқима эластиклигини йўқотди, деган сўздир.

Юқорида айтилганлардан кўриниб турибдики, тоғай тўқималари таркибий тузилиши билан ажралиб туради. Худди шунинг учун ҳам тоғай тўқимаси гиалин тоғай тўқима, эластик тоғай тўқима, толали тоғай тўқималарга бўлинади. Уларнинг учаласи ҳам микроскопик ва ультрамикроскопик тузилишига кўра бир типдаги хужайралардир. Бироқ хужайралараро моддалари бир-биридан фарқ қилувчи ўзига хос хоссаларга эга. Уларнинг ана шу хусусияти тоғайларни бўлиб ўрганишни тақозо этади.

Гиалин (ялтироқ) тоғай тўқима. Гиалин тоғай организмда учрайдиган тоғайларнинг асосий қисмини ташкил этади. Гиалин тоғай нафас олиш системасининг ҳаво ўтадиган найсимон қисми билан эмбрион скелетининг кўпгина қисмини ташкил этади. Бундан ташқари, қовурғаларнинг тўш суяги билан бирикадиган жойда, узун найсимон суякларнинг эпифиз ва диафиз қисмлари туташадиган жойларда (метаэпифизар тоғай), скелет суяқларининг бўғим юзаларида учрайди. Бўялмаган тоғай тўқима ялтироқ оч пушти бўлиб ташқи томондан бириктирувчи тўқимадан иборат юпка парда яъни тоғай устки пардаси (перихондрий) билан ўралган. Бу парда асосан узунчоқ шаклдаги тоғай хужайраси — фибробласт ва коллаген толалардан ташкил топган тутамлардан тузилган. Буларнинг орасида қон томирлар билан нерв толалари тарқалган. Тоғай устки пардаси аста-секин тоғай устки қатламларига қўшилиб кетади. Шу зонада учрайдиган тоғай хужайралари — хондробластлар, одатда, биттадан бўлиб, улар устидан хужайра оралиқ моддаси капсулага ўхшаб ўралиб туради.

Хондробластларнинг бўлиниш натижасида ҳосил бўлган ёш хондроцитлар аста-секин ажралиб чиқиб, тоғай тўқима хужайрасига — хондроцитга айланади. Тоғай пардасининг остида эса асосан дуксимон ёш хондроцитлар бўлади. Тўқиманинг ички қаватларида хондроцитлар овалсимон ёки ғовак бўлади. Айрим хондробластларнинг бўлиниши натижасида ҳосил бўлган хужайралар бир-

биридан узоқлашиб кетмай битта капсула ичида қолиб, хужайра гуруҳини ҳосил қилади. Бундай гуруҳга *изоген гуруҳ* дейилади. Буни юқорида эслатиб ўтган эдик.

Тўқима ичидаги айрим хондроцитлар ҳам кўпайиш хусусиятига эга. Ана шундай кўпайиш хусусиятига эга бўлган хужайра I тип хондроцитлар дейилади. Демак маълум бўлишича, тоғай тўқимада икки хил ўсиш жараёни кечади. Биринчи тоғай устки пардасидаги хондробластларнинг кўпайиши натижасида (оппозицион) ўсиш содир бўлса, иккинчиси тўқима ичидаги I тип хондроцитларнинг ўсишидир. Бунга *интерстиционал* ўсиш дейилади. хужайра оралиқ моддаси етарли даражада каттик бўлгани учун бўлинган хужайралар бир-биридан узоқлашиб кета олмайди. Шу сабабли ҳам тоғай тўқимада изоген гуруҳлар кўп учрайди. Организм қариган сари улар сони купайиб боради.

Изоген гуруҳда 3–10 тагача хондроцит учраши мумкин. Ҳар бир гуруҳ хужайралараро модда бўшлиқларида алоҳида-алоҳида жойлашади. Хужайралар жойлашган бўшлиқларни ўраб турган хужайралараро модда анча зич жойлашган бўлиб, бўёқларга тўқ бўялади. Шу жиҳати билан зич жойлашмаган қисмларидан ажралиб туради. Бунга *хужайра капсуласи* ҳам дейилади. Бу ўринда шунини эслатиб ўтиш лозимки капсула термини ноўрин ишлатилади, чунки капсула дейилганда, одатда, каттик, ўзига хос мустақил структура тушунилади. Бу ерда эса «капсула» зич жойлашган хужайралараро моддалар йиғиндисидан ташкил топган.

Тўқима фиксация қилинганида, одатда, хондроцитлар зичлашиб, капсула деворидан қисман қочган бўлади. Капсула деворини ўраб турувчи тўқ бўялган хужайралараро модда юқори даражада концентрланган мукополисахаридлардан иборат. Микроскопда кичик объектив орқали қараганда хужайра капсуласи овалсимон ёки юмалоқ шарчаларга ўхшаб кўринади. Шунинг учун улар *хондрин шарчалари* ҳам дейилади. Ҳар бир шарча бир-биридан маълум масофада жойлашади. Организм қариган сари мана шу масофа узоқлашиб боради.

Хондрин шарчаларининг атрофидаги тўқ бўялган хужайралараро модда *территориал модда* дейилади. Шарчалараро масофада жойлашган хужайралараро модда *интертерриториал модда* дейилади. Интертерриториал модда очроқ бўялган бўлиб, таркибида хондрамукоид, яъни тоғайнинг асосий моддаси кам учрайди. Аксинча, альбумид ва коллаген (хондрин) эса кўп бўлади.

Гиалин тоғай хужайралараро моддаси асосан коллаген толадан ва камроқ эластик тола билан асосий аморф моддадан ташкил топган. Толачалар коллаген таркибида учрайдиган II тип молекулалардан ташкил топган. Бундай модда суяк ва зич бириктирувчи тўқима ҳамда эластик тўқима оксидада учрайди.

Тоғайнинг асосий аморф моддаси юқори молекулали полиамин, галактозамингликол, гликозамингликал, хондриосульфат, кератосульфат, гиалуронат ва сиадат кислота, гепариндан ташкил топган. Булар оксиллар билан бирикиши натижасида ҳосил бўлган протеогликаннинг молекуляр структураси тоғайни эгилувчан қилиб туради. Шунини айтиб ўтиш керакки, тоғайнинг эгилувчанлик хусусияти асосан хужайралараро модданинг тузилишига ҳам боғлиқ. Тоғай тўқиманинг айрим моддалар (пепсин, барийли сув ва калий перманганат эритмаси) ёрдамида таъсир кўрсатиши натижасида тоғайнинг асосий аморф моддаси эриб, хондромукоид билан ёпишиб турган коллаген толачалар кўринадиган бўлиб қолади. Организм қариши билан хужайралараро оралиқ моддасида кальций тузлари

йиғилиб бориб, тоғай мўртлашади ва синувчан бўлиб қолади.

Эластик тоғай тўқима бошқа тоғайларга нисбатан кам тарқалган, лекин организм учун муҳим бўлган органларда учрайди, айримларининг эса скелетини ҳосил қилади. Сутэмизувчи ҳайвонларда эластик тоғай кулоқ супраси ҳамда кекирдакнинг чўмичсимон ва нўхатсимон тоғай пластинкаларини ташкил этади. Шу билан бирга ташқи кулоқ йўли, кулоқ пайи ва эшитиш найининг скелети қурилишида материал бўлиб хизмат қилади. Янги фиксация қилинган эластик тоғай сағриш бўлади.

Гистологик тузилишига кўра у гиалин тоғайга ўхшайди. Ташқи томонидан тоғай устки парда билан қопланган. Табақаланган ёш тоғай хужайралар, хондроцитлар юқоридаги тоғайга ўхшаб хужайра капсулаларида биттадан ёки бир нечтадан гуруҳ ҳосил қилиб жойлашади.

Эластик тоғайнинг бошқа тоғайлардан асосий фарқи хужайралараро моддасида коллаген толачалардан ташқари кўп миқдорда эластик толачалар бўлишидир. Улар тўқимани эгилувчан қилади. Тўқиманинг тоғай устки пардасига яқин жойлашган эластик толачалар ҳеч қандай чегарасиз, тўсиқсиз хамиша бир-бирига ўтиб туради. Эластик тоғайнинг таркибий тузилишидаги асосий фарқ бунда оксиллар гликоген ва хондронтин-сульфатлар кам учрайди, кальций тузлари ҳеч қачон йиғилмайди. Шунинг учун ҳамма вақт эластиклик хоссасини сақлаб туради.

Толали тоғай тўқимаси умуртқа поғоналари орасидаги тоғай дискларни ҳосил қилади. Зич бириктирувчи тўқиманинг гиалин тоғайга ўтиш қисмида (пай ва боғламлар таркибида) бўлади. Сонининг юмалоқ боғламчаси ҳам толали тоғайдан ташкил топган. Толали тоғай микроскопик тузилишига кўра гиалин тоғайга ўхшайди. Уларнинг асосий фарқи шундаки, хужайралараро моддадаги коллаген толачалар гиалин тоғайда тўрсимон шаклда бўлса, толали тоғайда боғламчалар ҳосил қилиб жойлашади. Тоғай хужайралари бу ерда ҳам биттадан ёки изоген гуруҳлар ҳосил қилган ҳолда учрайди. Хужайра цитоплазмасида вакуолалар нисбатан кўп. Толали тоғай бириктирувчи тўқимага яқинлашгани сари таркибий тузилиши ўзгариб, пайларнинг тузилишига ўхшаб боради. Тоғай тўқимаси билан бириктирувчи тўқима чегарасида овалсимон ёки юмалоқ тоғай хужайралари, хондроцитлар аста-секин шаклини ўзгартириб яссилашиб боради ва у ҳам бириктирувчи тўқима хужайраларига ўхшаб жойлашади. Тоғай тўқимасининг хужайралараро моддасидаги одатда кўринмайдиган коллаген толачалар бириктирувчи тўқимага яқинлашгани сари боғламчалар шаклида кўрина бошлайди.

Шундай қилиб, толали тоғай гиалин тоғай билан бириктирувчи тўқима ўртасидаги оралиқ тўқимани ташкил қилади. Бинобарин, толали тоғайларда коллаген толачаларнинг специфик яъни узунасига ва кўндалангига жойлашган бўлиши тўқиманинг қаттиқлигини, оғир босим остида эзилмаслигини ва йиртилмаслигини таъминлайди.

Тоғай устки пардаси–перихондрий. Тоғай устки пардаси зич бириктирувчи тўқимадан таркиб топган бўлиб, организмдаги тоғайлар устини қоплаб туради. Унинг таркибий қисми асосан коллаген ва эластик толачалардан ва улар орасида жойлашган дуксимон шаклдаги фибробластларга ўхшаган хужайралардан иборат. Микроскопик тузилиши яққол чегарага эга эмас икки қаватдан ташкил топган: 1) ташқи (қаттиқ) атрофдаги тўқималарга бевосита туташиб кетган қават; 2) ички

(юмшоқрок) қавати. Бевосита тоғай тўқима устига ёпишиб туради, унга *хондроген қават* ҳам дейилади. Мана шу хондроген қават хужайралари кўпайиб тоғай тўқимани ўстиради. Тоғайдаги регенерация жараёни ҳам шу вақтда содир бўлади. Хондробласт бўлиниши натижасида хондроцитлар ҳосил бўлади. Коллаген ва эластик толачалар ҳеч қандай чегара ҳосил қилмасдан тўқиманинг хужайралараро моддасига қўшилиб кетади. Перихондрийда қон томирлари билан нерв толалари кўплаб учрайди.

Тоғай тўқиманинг ривожланиши ва регенерацияси

Тоғай тўқимасининг ривожланиши ўрганилар экан, икки нарсага: тўқималарнинг эмбрионал ва постэмбрионал даврдаги ривожланишига ва хужайралараро моддалар билан аморф моддаларнинг ҳосил бўлиш жараёнига аҳамият бериш керак. Тоғай тўқиманинг ривожланишида иккала жараён деярли барабар кечади.

Тоғай организмнинг эмбрионал ривожланиши даврида мезенхима хужайраларидан келиб чиқади. Организмнинг бундай тоғай ҳосил бўладиган қисмларида мезенхима хужайралари аста-секин ўзгара бошлайди. Дастлаб хужайралар шаклини ўзгартиради, ўсимталари йўқолади, сўнг кўпаяди. Ҳосил бўлган хужайралар аста-секин овалсимон ёки юмолоқ шаклга айланади, бир-бирига яқинлашади, уларнинг цитоплазмасида ҳам бир йўла ўзгариш бўлади. Мезенхима тўқиманинг шундай қисмларига *скелетоген пуштар* ёки *скелетоген тўқима* дейилади. Мезенхима хужайраларидан аста-секин хондробласт хужайралари табақаланади. Кейинги босқичларида марказда жойлашган хужайралар тоғай хужайралари шаклига киради ва улар табақаланиши натижасида хондроцитлар ҳосил бўлади. Уларнинг ораларида коллаген оксиллардан ташкил топган хужайралараро моддалари тўплана бошлайди. Натижада бошланғич перихондриал тоғай тўқимаси пайдо бўлади. Кейинчалик ёш хондроцитлар хужайралараро модда комплексини ташкил этувчи фибрилляр оксил гликозаминогликан, протогликоген моддаларни синтезлай бошлайди. Хужайралараро оралик модданинг ёш тоғай хужайраси цитоплазмасига тегиб турадиган жойида ялтироқ қават, яъни тоғай хужайрасининг капсуласи ҳосил бўлади. Ҳосил бўлган тоғай тўқимасининг периферик қисмида эса яъни мезенхима билан чегараланган жойида, ниҳоят икки қаватдан иборат тоғай устки пардаси ҳосил бўлади. Тоғай устки пардасининг ички комбиал қаватида жойлашган хондроген, яъни хондробласт хужайралари кўпайиб, ҳосил бўлган тоғай тўқимаси устки қаватида йиғила бошлайди. Натижада тоғай тўқимасида периферик ўсиш жараёни содир бўлади. Тоғай тўқимасининг ички қисмларида жойлашган ёш хондроцитлар митоз ва амитоз йўли билан кўпайиб, тоғайнинг ичида интерстициал ўсиш жараёни кечади, бу ўз навбатида, тоғайнинг ички массасини кўпайтиради.

Одатда, интерстициал ўсиш организмнинг актив шаклланиши даврида ва тоғайларда кечадиган регенерация жараёнларида содир бўлади. Тоғай ривожланишининг сўнгги давларида тўқима ўртасида, яъни орасида жойлашган хужайраларда қон томирлар узоқлашган сари моддалар алмашинуви жараёни сусая боради. Бу даврда хужайралар диффузия йўли билан тўқимага тарқалаётган озик моддалар билан озикланиб туради. Натижада бу хужайраларда кўпайиш хусусияти аста-секин сўниб, улар дистрофияга учрайди.

Айрим вақтларда ўз вазифасини ўтаб бўлган хужайралар ўрнига суяк тўқимаси

ҳосил бўлади. Тоғай тўқимасининг суяк тўқимасига айланиши жараёнида кўп ядроли остиокласт (хондрокласт—суяк майдаловчи) хужайралар актив иштирок этади. Бу хужайралар ўзидан хужайралараро моддани эритиб юборадиган ва суяк тўқимаси ҳосил бўлишини таъминлайдиган ферментлар ишлаб чиқаради.

Тоғай тўқимасининг регенерацияси жараёнида тоғай устки пардасининг комбиал хужайралари билан тўқима ичидаги ёш хондроцитлар актив иштирок этади.

Суяк тўқимаси

Суяк тўқимаси таркибида оҳакланган хужайралараро моддалар тутадиган бириктирувчи тўқима бўлиб, суяк скелетининг асосий структура компоненти ҳисобланади. У механик вазифаларига кўра бошқа бириктирувчи тўқималардан фарқ қилади, яъни умуртқали ҳайвонлар (одам) скелетини ташкил этади гавда тузилишини шакллантиради, ҳаракат функцияларини юзага чиқаради (чунки уларга кўндаланг йўлли мускуллар бириккан бўлади). Химиявий-биологик жиҳатдан эса суяк тўқимаси организмда минерал моддалар алмашинуви балансини таъминлаб туради ва ҳоказо. Унинг хужайралараро моддалари таркибида кўп миқдорда кальций тузлари ва фтор elementi бор. Организмдаги кальций тузининг 97 % суяк тўқимасида учрайди.

Тирик организмнинг суяк тўқимасида минерал элементларнинг миқдори доим ўзгариб туради. Бундай ўзгаришларга, одатда, биринчидан, организм ёшининг улғайиб бориши, кундалик қабул қилинадиган овқат таркиби иккинчидан нерв системасининг ички секреция безларининг унга кўрсатадиган таъсири сабаб бўлади. Суяк тўқимаси ҳам бошқа бириктирувчи тўқималарга ўхшаб асосан суяк хужайраларидан ва хужайралараро моддалардан таркиб топган.

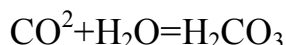
Суяк тўқимасининг хужайралари. Демак суяк тўқимаси хужайралари бажарадиган физиологик вазифаси ва морфологик тузилишига кўра учга бўлинади: остиобласт, остиоцит ва остиокласт хужайралар.

1. *Остибласт хужайралар* кам табақаланган битта ядроли суяк ҳосил қилувчи хужайра бўлиб, суяк тўқимаси хужайралараро моддаси билан асосий модда учун керакли моддаларни синтез қилиб беради. Остиобласт хужайралар табақаланган суяк тўқимасида, унинг синган ёки тикланаётган жойларида кўп учрайди. Барча скелет суяклари устини қоплаб турувчи суяк устки пардаси таркибида доимо бўлади. Шакли ипсимон ёки бурчаксимон. Цитоплазмасининг периферик қисмида юмалоқ ёки овалсимон ядроси бўлади. Ҳар бир хужайра ядросида битта ёки бир нечта ядроча бўлади. Электрон микроскопда кўрилганда таркибидаги органоидлардан митохондрий, эндоплазматик тўр ва Гольжи комплекси яхши кўриниб туради. Бундан ташқари цитоплазма қисмида кўплаб РНК ва юқори активликка эга бўлган ишқорий фосфатаза учрайди. Булар тўқимада минерал тузлар алмашинувида иштирок этади. Организмнинг эмбрионал ривожланиши даврида остеобласт хужайралар мезенхима хужайраларидан ҳосил бўлиб, сўнг эмбрион скелетининг ривожланишида актив иштирок этади. Шу билан бирга тўқимада содир бўладиган физиологик ва репаратив регенерация жараёнларини ҳам таъминлайди. Остеобласт хужайралар аста-секин остиоцитларга айланиши ҳам мумкин.

2. *Остиоцитлар* етилган, юқори даражада табақаланган, суяк тўқимасининг асосини ташкил этувчи хужайралар жумласидандир. Атрофи хужайралараро модда билан ўралган ҳар бир хужайра хужайралараро моддада ҳосил бўлган

бўшлиқларда жойлашган. Остиоцитлар яссилашган юмалоқ ёки овалсимон шаклда бўлиб, атрофидан каналчасимон бир нечта ўсимта чиқарган. Ёнма-ён жойлашган хужайра ўсимталари бир-бири билан туташган бўлиб, тўқимага тўрсимон шакл беради. Хужайра ўсимталари хужайралараро моддада жойлашган бўлиб, шу йўл орқали тўқиманинг ички қисмига озик модда киради. Ишдан чиққан ёки қариган тўқима каналчаларида озик моддалар кўринмайди. Остиоцитлар жойлашган бўшлиқларнинг деворидаги хужайралараро модда таркибида, одатда, тузлар йиғилмайди. Эски адабиётларда тоғай хужайраларининг капсуласига ўхшаб уни ҳам суяк хужайрасининг капсуласи деб аташган ва ўзига хос мустаҳкам тузилишга эга бўлган деб тушунишган. Лекин электрон микроскоп ёрдамида олиб борилган тадқиқот ишлари шуни кўрсатдики, ҳақиқатан ҳам капсулада минерал тузлар йиғиндиси бўлмас экан, капсула деворидаги модда, тўқиманинг бошқа қисмидаги тузларга бой моддаларга нисбатан кўпинча юмшоқ тузилишга эга экан. Шунинг учун капсула микроскопда ялтираб кўринар экан. Остиоцитнинг очроқ бўялган цитоплазмаси марказида одатда, битта тўқ бўялган ядро бўлади. Органоидлардан митохондрий кўп учрайди. Гольжи комплекси ҳам унча ривожланмаган. Остиоцитлар тўқима фаолиятида деярли актив иштирок этмайдиган, тўқимада стабил ҳолатда жойлашган хужайралардир. Айрим ёш остиоцитлар кўпайиш хусусиятига эга. Тўқиманинг хужайралараро моддаси таркибидаги минерал тузлар алмашинувида иштирок этади. *Остиокласт* хужайралар тоғай ва суяк хужайраларини бузиш хусусиятига эга. Бошқа суяк хужайраларидан анча йирик (50–90 нм), нотўғри шаклда бўлиб, қон ядроли хужайралар қаторига киради. Таркибида 3–10 тагача ядроси бўлиниши мумкин хужайралараро моддага тегиб турган ташқи мембранасида цитоплазматик ўсимталарга ўхшаш ингичка ичак эпителийси микроворсинларини эслатувчи кўп миқдордаги ўсимталарга эга. Ўсимталар ичида кўп миқдорда лизосомаларга ўхшаш вакуолалар учрайди. Улар хужайра мембранаси орқали ташқарига, яъни хужайралараро моддага чиқиб, уни шиддат билан эритади. Шу йўл билан остиокласт хужайралар тўқиманинг ривожланишини, ўсиши ва тикланишини таъминлайди.

Остиокласт хужайралар цитоплазмасининг маркази асосан базофил яъни тўқ бўялади периферик қисмлари оксифил, яъни очроқ бўялади. Хужайра ўсимталарининг ичидаги лизосомаларда гидролитик ферментлар кўп. Митохондрийларнинг сони ҳам кўп. Донали эндоплазматик тўр донализ эндоплазматик тўрга нисбатан оз. Лизосома билан вакуолалар кўп миқдорда бўлади. Остиокласт хужайраларнинг хужайралараро моддаси билан туташган жойларида майда бўшлиқлар ёки лакуналар ҳосил бўлган. Остиокласт хужайралар нормал физиологик ҳолатда атрофидаги хужайралараро моддаларга карбонат ангидрид чиқаради, у ерда карбонат ангидрид сув билан бирикиб, карбонат кислота ҳосил қилади:



Натижада кальций тузлари эриб, оралиқ модданинг органик структураси бузилади.

Кўриниб турибдики, остиокласт хужайралар суяк тоқимасининг эмбрионал ва постэмбрионал ривожланиши даврида ва регенерация жараёнларида ўзига хос муҳим вазифаларни бажарар экан.

Суяк тўқимасининг хужайралараро моддаси

Хужайралараро модда структура тузилишига ва таркиби компонентларига кўра тоғай тўқимасининг оралиқ моддасига деярли ўхшайди яъни хужайралараро модданинг таркиби суякнинг асосий моддаси бўлган оссиомукоид толачалар ва ҳар хил анорганик тузлардан иборат. Оссеин ёки оссиоколлаген ном билан аталувчи толачалар сийрак бириктирувчи тўқима таркибидаги коллаген толачаларга ўхшайди ва суяк тўқимасининг 20–40% ни ташкил этади. Оссеомукоид ҳам тоғайнинг асосий моддаси – хондромукоидга ўхшайди. Асосан, глюкопротеидлардан, яъни оксилларнинг углеводлар билан бирикишидан ҳосил бўлган ҳамда гидратланган нордон сульфатланган мукополисахаридлардан ташкил топган. Суяк тўқимаси ниҳоятда қаттиқ бўлишига қарамасдан таркибида нисбатан кўп миқдорда сув бўлади. Аниқроқ қилиб айтганда, мазкур тўқиманинг 50% ни сув, 15,7% ни ёғ, 12,45% ни органик моддалар ва 21,85% ни ҳар-хил тузлар ташкил қилади. Суяк тўқимасининг қаттиқ бўлишига асосий сабаб унинг таркибида коллаген (фибрил) ва минерал тузларнинг кўплиги ҳамда улар бирикмасининг мустаҳкамлигидир. Агар тўқима таркибидаги анорганик моддалар (масалан, кальций тузи) декальцинация усулида эритиб ажратиб олинса, унда тўқиманинг гистологик тузилишини сақлаб турувчи органик бирикмаларнинг ўзигина қолади. Натижада суяк қаттиқлик хусусиятини йўқотиб, юмшоқ тортиб қолади. Одатда суяк тўқимадан гистологик препарат тайёрлашда унинг шу хусусиятидан фойдаланилади. Чунончи бир парча суяк бўлакчаси 5% ли сульфат кислотага 8–24 соат мобайнида солиб қўйилса юқорида таърифланган ҳодиса рўй беради. Суяк тўқимасини қуйдириш йўли билан таркибидаги органик моддалар ажратиб олинса, у ҳолда суяк ўз шаклини сақлаб қолади, лекин мўрт бўлиб қолиб осон майдаланиб кетади.

Таҷрибалардан ҳам кўриниб турибдики, суяк тўқимасининг қаттиқлиги фақат органик ва анорганик моддаларнинг ўзаро бирикишидан юзага келар экан.

Суяк тўқимасида коллагенлашган протофибриллалар (яъни фибрилларнинг асосини ташкил этувчи элементлар) ҳар хил йўналишда жойлашган бўлади. Масалан улар хужайраларнинг атрофида тартибсиз ҳолда жойлашган бўлса, атрофидаги кальций тузлари кўп жойларда эса бир-бирига нисбатан зич бўлиб параллел боғламчалар ҳосил қилиб жойлашади.

Толачаларнинг қалинлиги ёш организмда 100 А дан 600 А гача келади. Катта одамда уларнинг қалинлиги 1600 А га тенг. Суяк тўқимаси минерал моддаларнинг қалинлиги 15–75 А, узунлиги 1500 А. Шакли нинча учига ёки пластинкасимон заррачаларга ўхшаш гидроксипатит кристалларидан ташкил топган.

Организм ривожланиши даврида суяк тўқимасида кальций тузларининг йиғилишидан олдин тўқима фибриллалари ҳосил бўлади, улар орасига тузлар йиғилади ва бир-бири билан мустаҳкам бирикади.

Суяк тўқимасининг хужайралараро моддасида кўп миқдорда овалсимон бўшлиқлар бўлиб, уларда суяк хужайралари жойлашади. Бўшлиқларнинг узунлиги 22–25 мк эни 6–14 мк қалинлиги 4–9 мк га тенг. Бўшлиқларнинг тўқима устки пардаси олиниб, метилен кўки билан бўялса яхши кўринади. Бўялган препаратларда хужайра бўшлиқлари билан уларни бир-бири билан туташтириб турган каналчалар ҳам яхши кўринади. Суяк бўшлиқлари ва каналчаларининг деворлари бошқа қисмларига нисбатан тўқроқ бўялган асосий модда билан қопланган. Бу ерда суякнинг асосий моддаси тоғай хужайрасининг капсуласига ўхшаш анча зич

жойлашган, уни суяк бўшлиғининг капсуласи дейилади.

Коллаген толачалар ҳужайралараро модданинг қаерида ва қандай йўналишда жойлашганлигига қараб суяк тўқимаси: дағал толали суяк тўқимаси ва пластинкасимон суяк тўқимасига бўлинади.

Дағал толали суяк тўқимаси кўпроқ эмбрион скелети суяқларини ташкил этади. Катта организмда эса калла суяқлари чеккаларининг юзаларида, пайларнинг суяқларга бирикадиган жойларида учрайди. Тубан умуртқалилардан балик амфибияларнинг скелет суяқлари, асосан, дағал суяк тўқимасидан ташкил топган. Тўқимада толачалар йирик дағал боғламчалар ҳосил қилиб, ҳар томонлама йўналган бўлади ва оддий микроскопда ҳам яхши кўринади. Дағал суяк тўқимасининг ҳужайралараро моддасида лакуналар ҳамда майда микроскопик чуқурчалар кўп учрайди, уларда тўқима ҳужайралари–остиоцитлар жойлашган бўлади. Бундан ташқари, бириктирувчи тўқимага тўлган бўшлиқлар ҳам кўп. Суяк тўқимасининг устини суяк устки пардаси ўраб туради.

Пластинкасимон суяк тўқимаси мураккаб тузилган бўлиб, скелет суяқларининг талайгина қисмини ташкил этади. Пластинкасимон суяк тўқимасининг асосий қисми суяк пластинкаларидан иборат (номининг аталишига эътибор беринг). Суяк пластинкаси оссеин (коллаген) толалардан ва улар оралиғидаги минерал тузларга бой аморф моддадан ҳамда суяк ҳужайрасидан ташкил топган.

Пластинкалардаги толачалар, одатда, бир-бирига нисбатан зич параллел жойлашиб, бир томонга йўналган бўлади. Қалин пластинкаларда эса аксинча, толачалар тескари томонга йўналган бўлиб, шу билан суякнинг тузилишидаги қаттиқликни таъминлаб туради. Ясси ва найсимон скелет суяқларининг ғовак ва зич қисмлари пластинка шаклларида ташкил топган. Пластинкасимон суяқларнинг гистологик тузилиши (найсимон суякнинг диафиз қисми мисолида) катта организмларда икки хил шаклда учрайди: сийрак ва компакт (зич) суяқлар. Буларнинг иккаласи ҳам, одатда, пластинкасимон суяк тўқимасидан ташкил топган.

Пластинкасимон ғовак (ковак) суяк тўқимаси, одатда, юпқа суяк пластинкаларидан ташкил топган. Пластинкалар бир-бири билан кесишиб жойлашиши натижасида ҳосил бўлган бўшлиқлар ичида қизил кўмик ва капилляр томирлар жойлашган.

Пластинкасимон компакт (зич) суяк тўқимасида суяк пластинкалари ниҳоятда тартибли, найсимон суяк ўкига (бўйламасига) параллел ҳолда жойлашган. Қон томирлари атрофидаги суяк пластинкалари цилиндр шаклда жойлашган. Ҳар бир қон томир-атрофида 5–15 тагача суяк пластинкалари жойлашиши мумкин. Суяк пластинкаларининг ораларида суяк ҳужайралари ётади. Битта қон томир атрофида жойлашган суяк пластинкалари комплексига *остион* ёки *Гаверсов системаси* дейилади. Найсимон суяк кўндалангига кесиб кўрилганида остионлардан бир нечтаси кўзга ташланади, яъни нечта қон томир бўлса, ҳар бирининг атрофида биттадан остион кўринади. Остионлар бир-бирига нисбатан яқин жойлашган, ораларидаги бўшлиқларида оралик ёки қўшимча суяк пластинкалари бор. Найсимон узун суяқларда суяк пластинкалари бир неча шаклда учрайди. Улар жойлашишига қараб тўртга бўлинади:

1) ташки умумий ёки улкан пластинкалар; 2) ўрта остион пластинкалар; 3) оралик ёки қўшимча пластинкалар; 4) ички умумий ёки улкан пластинкалар.

Ташқи умумий ёки улкан пластинкалар. Суяк тўқимасида учрайдиган ҳамма остион ва бошқа қисмларни ташқи томондан ўраб туради. Бир неча донча бўлиб жойлашган, айтарли зич бўлмаган суяк пластинкаси қаватидан иборат. Юқори томондан суяк устки пардаси ички қавати билан бевосита чегараланиб, ундан тўқима ички қисмига қараб толачалар ва озиқ модда олиб келувчи қон томирлар каналчалари ўтади.

Ўрта остион пластинкалар асосан қон томир каналчаларининг атрофида доирача бўлиб жойлашган пластинкалардан ташкил топган, ўртасидан остион канал ўтади.

Оралиқ ёки қўшимча пластинкалар тўқимада учрайдиган барча остионлар, яъни Гаверлов системаси ораларини тўлдириб туради.

Ички умумий ёки улкан пластинкалар пастки томондан, яъни суяк канали томондан худди ташқи умумий бош пластинкаларга ўхшаб ҳар томонлама ўраб туради.

Бундан ташқари, найсимон суяк канали деворида ҳам бир неча қават суяк пластинкаси бўлиб, ички юзаси коллаген толачалардан ташкил топган ва юпқа парда – эндост билан қопланган.

Бу ўринда шуни айтиб ўтиш керакки, суяк тўқималарининг дағал толали ва пластинкасимон тўрларидан ташқари, яна дентиноид тўри ҳам бор, у морфологик тузилиши жиҳатдан тубдан фарқланади. Унинг энг характерли томони– бағрида хужайралараро модда бўлмайди. Юксак даражада ривожланган ҳайвонлар билан одамда бу тўқима фақат тишсиз бўлади (тишнинг дентин қавати деганда мана шу суяк тўқима тури тушунилади). Тубан ҳайвонларда бундай суяк тўқимаси скелет суяқларида ташқи томондан қоплаб туради. Қазилмалардан топилган қадимги тубан ҳайвонлар қолдиқларида ҳам ана шундай тўқима бўлганлиги фанга маълум.

Суяк тўқимаси гистогенези

Суяк тўқимаси асосан икки йўл билан ривожланади. Биринчисида у организмнинг эмбрионал ривожланиши даврида эмбрионнинг мезенхима тўқимаси хужайраларидан ҳосил бўлса, иккинчисида суяк тўқимаси тоғай тўқимасидан ҳосил бўлади. Шуни айтиб ўтиш керакки, иккала ҳолда ҳам суяк тўқимасининг ривожланишида мезенхима хужайралари бирламчи материал бўлиб хизмат қилади. Тоғай тўқимасининг ўзи аслида бошланғич даврда мезенхимадан келиб чиқади.

Буни юқорида кўриб ўтган эдик. Суяк тўқимасининг асосий моддасини эса суяк хужайралари ишлаб чиқаради.

Суяк тўқимасининг мезенхимадан ривожланиши

Суяк тўқимаси организмнинг эмбрионал ривожланиши даврида эмбрионнинг кам табақаланган мезенхима хужайраларидан пайдо бўлади. Бу ҳодиса билан атрофлича танишамиз.

Маълумки, дастлаб пластинкасимон суяқларга нисбатан оддий тузилишга эга бўлган дағал суяк тўқимаси пайдо бўлиб, сўнг у аста-секин суяк пластинкасига айланади. Бунгача мезенхиманинг суяк тўқимаси ҳосил бўладиган қисмидаги хужайралар шиддат билан бўлинади. Бўлинган хужайралар бир-биридан узоқлашиб кетмай, қаттиқ бирикма ҳосил қилади. Шу билан бир вақтда улар оралиғида бошланғич хужайралараро модда ҳам йиғила бошлайди. Шу моддадан кейинчалик табақаланиш жараёни натижасида коллаген толачалар ҳосил бўлиб, уларнинг

зичлашиб каттиқлашиши оқибатида суяк пластинкалари ҳосил бўлади. Оралик модданинг кўпайиши натижасида суяк хужайралари бир-бири билан ўсимталари орқали туташган ҳолда ипча узилишидан сўнг аста-секин асосий модда таркибида (оссимукоид) пайдо бўлиб, тўқима толачаларини бир-бирига зичлаштиради ва наҳоят каттиқ модда (масса) шаклланади. Шаклланмаган суяк тўқимасининг периферик қисмидаги мезенхима хужайраларидан остиобласт хужайралар пайдо бўлиб, улар ҳам шиддат билан бўлина бошлайди. Бўлиниш натижасида ҳосил бўлган хужайралар суяк пластинкасининг ташқи томонига жойлаша бошлайди. Сўнг бўлинишдан тўхтаб, аста-секин остиоцитларга айланади ва яна мезенхима хужайраларидан ҳосил бўлган остиобластлар кўпайиб, бошқа суяк хужайралари қатламини ҳосил қилади. Шундай қилиб, аста-секин суяк пластинкалари қаватлари ҳосил бўлади.

Суяк тўқимасининг оралик моддаси ҳосил бўлишида остиобласт хужайралари асосий роль ўйнайди. Остиобласт хужайралар, одатда икки қисмдан таркиб топган. Биринчиси ташқи– периферик қисми бўлиб, уни *эктоплазма* дейилади. Иккинчиси ички қисми буни *эндоплазма* дейилади. Эктоплазма қисми, одатда, аста-секин хужайрадан ажралиб чиқиб оралик модда ҳосил қилади, сўнг унинг орасига минерал тузлар ва бошқа компонентлар йиғилиб, каттиқ модда ҳосил қилади. Натижада, суякнинг оралик моддаси ҳосил бўлади. Бу жараён суяк тўқимасининг эмбрионал ривожланиши даврида ниҳоятда шиддат билан боради.

Тоғайдан суяк тўқимасининг ривожланиши

Умуртқали ҳайвонларда эмбрионал ва постэмбрионал ривожланиш даврида тоғай тўқимасидан суяк тўқимаси ҳосил бўлиши жараёнида узун найсимон суяклар мисолида жуда яхши ўрганиш мумкин. Қуйида бу ҳодисани чуқурроқ кўриб чиқамиз.

Маълумки, эмбрионал ривожланишнинг бошланғич давларида, яъни унинг иккинчи ойидан бошлаб бўлажак узун найсимон суяклар ўрнида найли тоғай тўқимасидан суякнинг дастлабки элементлари пайдо бўла бошлайди. Тоғай устки пардасида жойлашган хондробласт ва ичидаги хондроцит хужайралар ҳисобига тоғайда шиддатли равишда ривожланиш жараёни кечади. Бу даврда тоғай таркибида гликоген моддаси кўп бўлиб, аста-секин суяк тўқимасига айланиш билан унинг микдори камайиб боради ва охирида тугайди. Ривожланишнинг бошланғич даврида тоғай устки пардасида интенсив равишда қон томирлар ривожланиб, суякнинг кам табақаланган остиобласт хужайралари пайдо бўла бошлайди. Остиобласт хужайралар аста-секин суяк атрофини ўраб олиб, дастлабки дағал суяк тўқимасини вужудга келтиради. Суяк тўқимаси ривожланишининг бу даврига тоғай тўқимасининг суяк тўқимасига айланишининг дастлабки даври дейилади.

Кейинчалик остиобласт хужайралардан остиоцит хужайралар ва хужайралараро модда ҳосил бўла бошлайди. Бундай йўл билан тоғайнинг суякка айланиш жараёни суякнинг диафиз қисмидан бошланиб, аста-секин эпифиз қисмига ўтади. Тоғай устки пардаси ҳам аста-секин суяк устки пардасига айланади. Суяк тўқимаси ривожлана борган сари мураккаблашиб боради. Унинг орасига остиоцитлар билан бирга остиобласт хужайралар ҳам кириб боради. Остиобласт хужайралар тоғай хужайраларининг суяк хужайраларига айланиш жараёнини тезлаштиради. Шундай қилиб, диафиздан бошлаб эпифиз томон кечаётган суяк тўқимаси ҳосил бўлиш

жараёни натижасида суякнинг тўқима қавати қалинлашиб боради. Суяк пластинкалари ва остионлари, яъни Гаверсев системалари юзага келади. Постэмбрионал даврда ҳам 23–25 ёшгача диафиз ва эпифиз чегараларида тоғайнинг суяк тўқимасига ўтиш жараёни давом этади. Организмда ўсиш жараёни тўхтамагунча бу жараён давом этади. Тахминан 25 ёшдан кейин ўсиш жараёни тўхтаб, ҳамма тоғай тўқимаси суякка айланиб бўлади.

Шу даврда ҳосил бўлган барча дағал суяклар ҳам пластинкасимон суякларга бутунлай айланиб бўлади. Шу билан организмдаги ўсиш жараёни тўхтайди. Дағал суяклар скелет суяқларининг айрим қисмларидагина қолади.

Суяк тўқимасига таъсир этувчи омиллар ва регенерация

Суяк тўқимасига таъсир этувчи асосий омиллардан бири истеъмол қилинадиган овқат таркибида кальций ва фосфор етишмаслигидир. Масалаи, овқатда Д витамин етишмаса, кальций тузларининг емирилиши издан чиқади ва етарли даражада бўлмайди. Натижада коллаген толачалар яхши шаклланмайди, остиобласт хужайраларнинг вазифаси ҳам шу билан бузилади.

Суяк тўқимасининг ривожланишига эндокрин безлар маҳсулоти, яъни гормонлар ҳам катта таъсир кўрсатади. Масалан, организмда қалқонсимон без ёки безининг гормони таъсирида суяк тўқимасининг ривожланиши бошқарилади. Агар қонда бу безнинг гормони кўпайиб кетгудай бўлса, остиокласт хужайралар кўпайиб кетиб тўқимада резорбция жараёни тезлашади. Қалқонсимон безнинг гормони етишмаслиги сабабли суяк тўқимасининг ривожланиши сусайиб қолади ёки суяк тўқимасининг ривожланишида гипофиз безининг саматотроп гормони ҳам катта таъсир кўрсатади. У суякларда оксил модда синтезланишини тезлаштиради. Шу билан суяк ривожланиши ҳам тезлашади. Бу эса акромегалия касаллигига олиб келиши мумкин.

Ёш организмда жинсий фаолият барвақт бошланса ҳам найсимон узун суяклардаги тўқиманинг ривожланиши тезлашиши аниқланган. Суяк тўқимаси узок вақт фаолият кўрсатмай қолган ҳолларда эса унинг таркибида остиокласт хужайралар кўпайиб кетиб, тўқимани емириб юборади.

Суяк регенерацияси одатда, суяк синганида остиобластлар билан хондриобластларга айлана оладиган кичик хужайралари билан суяк устки пардаси хужайралари фаолиятидан юзага чиқади, яъни шикастланган жойда мазкур хужайралардан мустаҳкам суяк-тоғай қадоқлари ҳосил бўлади. Албатта суяк тоғай қадоқлари дастлаб остеон тузилишдан маҳрум қаттиқ массадан иборат бўлади. Аммо вақт ўтиши билан улар қайта -қурилиб, ортикча материаллар сўрилиб кетади ва ўрнида суяк пластинкалар ҳосил бўлади (Гаверсов томирлари атрофида). Натижада суяк қадоқ бўшлиғи юзага келади. Баъзан шундай ҳам бўладики нормал ҳолатда суяк тўқимаси бўлмайдиган жойда пайдо бўлиб қолади. Бу албатта, патологик ҳолат бўлиб, хусусан, буйракларда, маткада, қалқонсимон безда, кўз пардасида кузатилади. Суяк ҳосил бўлишининг бундай турини *гетеротоп (эктопик)* усул дейилади. Айрим суяклар регенерацияланиш хусусиятига эга бўлмайди. Масалан, калла суягининг гумбази шикастланганида у қайта тикланмайди. Шикастланган жойда фақат фиброз бириктирувчи тўқима ҳосил бўлади, холос. Фикримизни яқунлар эканмиз, юқорида кўриб чиқилган тўқималарнинг морфологияси, вазифалари, ҳосил бўлиши ва эволюцияси гистология фанида ўзига

хос муҳим ўрин эгаллайди, дея оламиз. Бунда А. А. Максимов, Н. Г. Хрущёв, А. А. Заварзин, А. Я. Фриденштейн, А. Н. Студнитский. Л. В. Полежаев ва бошқа гистолог ҳамда морфолог олимларнинг хизмати катта.

19-§. Умurtқасаз ҳайвонларнинг таянч-бириктирувчи тўқимаси

Умurtқасиз ҳайвонларнинг таянч-бириктирувчи тўқимаси асосан ички органлар тўқималари бағрида танани бақувват тутди. Умurtқасиз ҳайвонларнинг таянч тўқималари тузилишига кўра икки хил бўлади: минераллашган скелет системаси ва тоғайлашган тўқималар системаси.

Минераллашган скелет системаси ўзига хос морфологик тузилма бўлиб, ковакичлилар, булутлар (сув жониворлари) ва нинатанлиларнинг ички муҳитида ривожланган бўлади. Шулардан, масалан, ковакичлилар билан булутларда таянч тўқималар спикул скелет тарзида яъни нинасимон суяклар кўринишида учрайди, нинатанлиларда эса пластинкалар ёки шуларга ўхшаш тузилмалардан таркиб топган субэпителий скелет ҳосил бўлади. Қандай бўлганда ҳам бу хилдаги таянч тўқималар химиявий таркибига кўра ҳар хил бўлади. Чунончи оҳакли булутларда спикуллар кальций (CaCO_3) дан, булутларда кремнезем (SiO_2) дан таркиб топган бўлади. Уларнинг ҳужайраси *спикулобласт* дейилади ва минерал ҳамда органик компонентларга фарқ қилинади. Органик компонентларга толасимон тўқималар ва аморф матркслар киради.

Нинатанлилар билан ковакичлиларнинг спикул скелетларида минерал тузилмаларнинг тўқима уюшмалари бўлмайди, булутларнинг спикул скелетларида эса бўлади. Нинатанлиларда минераллашган пластинкалар ҳар хил шаклда бўлиб, игнасимон спикуллари бириктирувчи тўқималарда ривожланади. Уларнинг шаклланиш характери ва ҳужайралар билан бўлган ўзаро муносабати булутларники билан деярли бир хил умurtқали ҳайвонлар суяк тўқимасининг тўқима уюшмалари билан эса бир хил эмас. Юксак даражада ривожланган бирламчи оғизлиларда минераллашган скелетлар фақат баъзи бир кутикуляр эпителийлар учунгина типикдир. Аммо бир қатор бирламчи оғизлиларнинг ички таянч тўқималари тоғай тўқима ҳосил бўлиши учун кўпроқ имкониятга эга бўлади. Бундай тоғай тўқималар эса одатда, органик моддалар асосида юзага келиб, механик скелет структуралари вазифасини ўтайди. Одатда, тоғай тўқимаси умurtқасиз ҳайвонларда деярли барча типларининг айрим вакилларида бўлади. Нинатанлилар билан булутларда эса тоғай тўқимаси умуман бўлмайди.

Тоғайлашган тўқима системаси полихетларнинг пайпаслагичлари асосида яхши ривожланган бўлади. Тўқима таркибида ҳужайралараро модда билан йирик полигонал ҳужайраларнинг юпқа қатламлари яссиланиб ётади. Бундай тоғай тўқимаси тубан умurtқали ҳайвонларнинг ҳужайралари тоғайини эслатади. Ҳужайралараро моддаси эса хондроитинсульфатлар ва коллаген толачалардан таркиб топган. Қориноёқли моллюскаларда субрадуляр тоғай тўқима кенг тарқалган, аммо вазифасига қараб ҳар хил даражада ривожланган. Масалан бош-жабрали моллюскаларда тоғай тўқимаси бўлмайди, таяниб турадиган тузилмалари—коллаген толачалари яхши ривожланган зич бириктирувчи тўқимадан таркиб топган Қориноёқли моллюскаларнинг бошқа бир хилларида тоғай ҳужайралари тарқоқ ҳолда бўлади, уларда мускул толалари ҳам бўлади. Мана шуларнинг ҳар иккаласи бир бўлиб, қисқариш ва таянч системаларини ҳосил қилади.

Қилич думли *Limulus* да мезодермадан ҳосил бўладиган икки хил тоғай тўқимаси фарқ қилинади: жабра ўсимталари асосида жойлашган тоғай тўқимаси ва бош-кўкрак қисмининг қорин томонида жойлашган тоғай пластинка. Катта қилич думлиларнинг тоғай ҳужайралари йирик пуфаксимон ҳужайралардан иборат бўлиб, таркибида вакуол, цитоплазма ва эксцентрик жойлашган ядро бўлади. Цитоплазмасида йирик вакуоллардан ташқари, ҳар хил катталиқдаги мембрана билан ўралган доначалар, липид томчилари, гликоген доналари ва дегенерацияланган рибосомалар учрайди. Ҳужайралараро моддаси тўқима ҳужайраларидан асосан икки йўл билан ҳосил бўлади. Биринчисида анчагина ёшроқ ҳужайралар цитоплазмасининг периферик қисмида таёқчасимон тузилмалар пайдо бўла бошлайди. Кейин, микроскопнинг секреция йўли билан мазкур тузилмалар—ҳужайралар суриб чиқарилади. Иккинчисида ҳужайралараро модда тамоман қайтадан пайдо бўлади. Қайта пайда бўлган жойда ҳужайралараро модданинг характерли қисмлари қолади. Уларнинг периферик соҳаси концентрик пластинкаларнинг зич жойлашган системаларидан таркиб топади ва ҳоказо. Бу ўринда шуни айтиб ўтиш керакки умуртқасиз ҳайвонларда типик тоғай тўқимаси бўлиши билан бирга зич бириктирувчи тўқима ҳам бўлади. Унинг асосий функционал структураси коллаген толачалардир. Улар, одатда мукопротеинлар билан боғланиб туради. Масалан, юсак тузилган бирламчи ҳашаротларнинг айрим вакилларидаги типик зич коллаген бириктирувчи тўқима айниқса характерлидир. Бунга *Locusta migratoria* чигирткаси эркагининг копулятив органлари таянч тузилмаларини мисол қилиб кўрсатиш мумкин, яъни копулятив органлари каналининг эпителий тўшамаси типик бириктирувчи тўқима билан қопланган. Унда ҳар хил коллаген толачалар ва ҳужайралараро асосий модда рўй-рост фарқланиб туради. Мазкур чигирткада асосий модда жуда яхши ривожланган бўлиб у тоғай тўқима билан зич бириктирувчи тўқима ўртасида оралиқ вазифани ўтайди.

ТҶРТИНЧИ ҚИСМ

МУСКУЛ ТҶҚИМАСИ ВА НЕРВ СИСТЕМАСИ ТҶҚИМАСИ

Х 606. МУСКУЛ ТҶҚИМАСИ

Мускул бу—қисқариш хусусиятига эга бўлган, тирик организмнинг у ёки бу бўлагини ҳаракатга келтирадиган орган: у аксарият, кўндаланг йўлли ва силлиқ мускул тўқималаридан тузилган. Ҳўш мускул ҳайвонларда ва одамда қандай пайдо бўлган? Уларнинг тузилиши, ишлаш принципи қандай? У нималар таъсирида ва қандай ҳаракатга келади? Қисқариш ва чўзилиш механизми нималарга ёки қандай жараёнларга асосланган?

Кўп ҳужайрали организмларнинг пайдо бўлиш тарихи шундан гувоҳлик берадики, мускуллар яъни мускул тўқималари организм ривожланишининг анча кеч даврида, эпителий ва бириктирувчи тўқима пайдо бўлганидан кейинги даврда вужудга келган. Ҳар қайси органнинг келиб чиқиши ташқи муҳит тақозоси билан, яъни ташқаридан таъсир этиб турган муҳит омилларига мослашиш эҳтимоли билан пайдо бўлар экан, мускуллар ҳам организмнинг ташқи муҳит қўйнида унинг таъсирларига жавоб қайтариш ёки тирик мавжудот сифатида озик излаш, унга интилиш зарурияти туфайли пайдо бўлган. Бинобарин, мускул тўқимаси эволюция

жараёнида цитоплазмасида қисқариш хусусиятига эга бўлган оксил тузилмалари бор ҳужайралардан келиб чиққан. Ҳозирги замон фан тили билан айтадиган бўлсак эндиликда мускул тўқимаси эмбрион ривожланиши даврида бошқа тўқималарга ўхшаб мезенхиманинг турли қисмларидан ҳосил бўлади.

Мускулатура—бутун гавданинг ёки унинг бирор қисмининг, органнинг мускуллар мажмуаси. Кўзнинг силлиқ мускулли пардаси ва тер безларининг атрофидаги силлиқ мускуллар эктодермадан ривожланади. Кўндаланг йўлли мускуллар мезенхиманинг сегментланган мнотомларидан тарқалса бош мия мускуллари мезенхиманинг ўзгаришидан келиб чиқади. Юрак мускуллари ҳам асосан мезодермадан тарқалади. Бундан ташқари эктодермадан вужудга келадиган мускулларга сўлак ва сут беги мускуллари ҳам киради.

Умуман олганда барча мускул турларини уларнинг функциялари ва тузилишидаги ўзига хос бирлик яъни цитоплазмасидаги оксил иплари—миофиламентлар (мускул протофибриллалари) йиғилиб *миофибриллалар* деб аталадиган тутамлар ҳосил қиладиган бирлик бирлаштириб туради. Аммо умуртқали ҳайвонлар билан умуртқасиз ҳайвонларнинг мускуллари гарчи вазифалари бир хил бўлса ҳам, тузилиши бир-биридан бир оз фарқ қилади. Шунга кўра мускулларни белгиларига қараб қуйидагича классификациялаш мумкин: 1) тузилиши бўйича: а) кўндаланг йўлли мускуллар, б) силлиқ мускуллар; в) иккиёқлама қия мускуллар; 2) организмда жойлашиш ҳолати бўйича: а) ички аъзолар мускуллари; б) юрак мускуллари; в) соматик мускуллар; 3) функциялари бўйича: а) тоник мускуллар; б) тетаник мускуллар; в) кулфдош (бекитиш) функциясига эга бўлган мускул тўқималари; 4) келиб чиқиши бўйича: а) эктодермал мускуллар; б) энтодермал мускуллар; в) мезодермал мускуллар.

20-§. Скелетнинг кўндаланг йўлли мускул тўқималари

Скелетнинг кўндаланг йўлли мускул тўқимаси асосини узун, кўп ядроли қора ва оқ дисклардан иборат толачалар ташкил этади. Толачалар цилиндр шаклида бўлиб, учлари юмалоқ айримлариники тармоқланган. Уларнинг узунлиги 100 мм дан 12 см гача. Диаметри бир неча микрондан—100 мк гача. Ҳар бир толача юпқа парда—*сарколемма* билан ўралган. Сарколемма уч қаватдан ташкил топган: 1) ички қаватининг қалинлиги 50–100 А; 2) Ўрта ёки оралиқ қатининг қалинлиги 150–250 А; 3) ташқи— базофил қаватининг қалинлиги 300–500 А.

Ҳар бир мускул толасига устки томондан тўрсимон шаклда реколлаген толачалар келиб туташади. Уларни устки томондан эса базал мембрана ёпиб туради. Ингичка фибриллалардан ташкил топган базал мембрана аморф модда ёрдамида бир-бири билан ёпишиб, мускул толаси атрофида жойлашувчи бириктирувчи тўқима—коллаген ва аргирофил толачалар билан туташади. Шундай қилиб, ҳар бир мускул толачаси ўзига тегишли бириктирувчи тўқимадан иборат қават билан ўралиб туради. Бу қаватга *эндомизиум* дейилади. Бир нечта шундай эндомизиумлар йиғилаб битта тутам ҳосил қилади ва уларни бириктирувчи тўқимадан иборат иккинчи бир янги парда ўраб олади. Бу пардага *перимизиум* дейилади. Битта ёки бир нечта мускулни ўраб турган пардага *фасция* дейилиб, унга *эпимизиум* номи берилган.

Бириктирувчи тўқима орқали ҳар бир мускул толачаларига қон томирлар билан нерв шохобчалари кириб келган. Кўндаланг йўлли мускул толачалари, одатда, кўп

ядроли бўлиб, ядроларининг сони ўнтадан юзтагача бўлиши мумкин. Ядролар, одатда, толачаларнинг периферик қисмига жойлашган. Ядро ва протофибриллалар атрофидаги бўшлиқларни цитоплазма (саркоплазма) суюқлиги тўлдириб туради. Бундан ташқари, толачалар таркибида ҳужайра органонидлари ва киритмалари бор. Булар орасида энг кўп учрайдигани миоглобин (пигмент ҳамда оксил глобин) билан мускулларга қизил ранг берувчи гемоглобиндир. Кўндаланг йўлли мускул тўқималари таркибидаги миоглобин оксилларнинг кўп ёки озлигига қараб улар қуйидагича фарқ қилинади:

Қизил мускуллар. Бу мускулларда миоглобин кўп бўлиб, уларга тез ҳаракатланадиган мускуллар киради. Масалан, қолибра номли қушнинг қанот мускуллари тез ҳаракатланадиган мускуллар жумласидандир. Бу қуш жуда кичкина бўлиб, узунлиги 5–21 см, вазни 2–10 г, жуда тез учади. Улардан баъзилари бир секундда 80 тагача қанот қоқади, учиб тезлиги соатига 80 км, бир нуқтада учиб туриши ҳам мумкин, орқага ҳам уча олади. Мускул тўқимасининг бошқа хил тўқималардан фарқи шундаки, эволюция жараёнида камдан-кам ҳолларда бошқа тўқимага айланади. Масалан, бундай ҳодисани балиқларнинг мускул тўқималарида кўриш мумкин, эволюция жараёнида балиқларнинг мускул тўқимаси қисқариш хусусиятига эга бўлган тўқимага эмас, балки электр энергиясини аккумуляция қилиш хусусиятига эга бўлган тўқимага айланади, яъни янги функция мембрана системаларининг ўзгариши ва гипертрофияланиши асосида юзага келади. Буни бир қатор балиқларнинг кўндаланг йўлли мускул тўқималарида ҳам, силлиқ мускул тўқималарида ҳам кўриш мумкин.

Оқ мускуллар. Бу мускулларда миоглобин кам. Улар ҳам кам ҳаракат қилади. Масалан, товуқ қанотининг мускуллари қизил мускул толачаларига кириб, қон томирларга анча бой, мускулларда эса аксинча, жуда оз бўлади.

Кўндаланг йўлли мускул толачалари компонентлардан таркиб топган:

1. Қисқарувчи аппарат. Бунга миофибриллалар киради.
2. Таянч аппарати. Бунга плазмолемма, базал мембрана, тартибли жойлашган мио- ва протофибриллалар бириктирувчи тўқимадан иборат пардалар, бундан ташқари, миофибриллаларда учрайдиган кўндаланг жойлашган қора ва оқ (анизотроп ва изотроп) дисклар ҳамда улар ўртасидан ўтган телофрагма ва мезофрагмалар киради.
3. Трофик аппарат. Бунга саркоплазма органонидлари, митохондрийлар (мускул толачаларида уларни саркосомалар дейилади. Гольжи комплекси ва эндоплазматик тўр киради.
4. Нерв аппарати. У нерв найчаларидан ташкил топган саватча ва нерв-мускул рецепторларидан ташкил топган.

Кўндаланг йўлли мускулнинг қисқарувчи аппарати

Қисқарувчи аппарат асосан мускул тўқимаси ҳаракатини таъминлайди. Фибриллалар қисқариш-бўшашиш хусусиятига эга. Уларнинг морфологик тузилиши ҳам бажарадиган вазифаларига мослашган. Мускул толачаларининг қисқарувчи аппарати асосан миофибриллалар киради. Уларнинг узунлиги, одатда, толасининг узунлигига тенг бўлади. Кўндаланг кесими эса ҳар хил умуртқали ҳайвонларда турлича бўлиб, ўртача 0,5–2 микронга тенг. Миофибриллалар ўзига хос физик ва химиявий тузилишга эга, изчил жойлашган оқ ва қора дисклардан ташкил топган.

Қора диск бўёқларда яхши бўялиш ва иккита нур синдириш хусусияти билан ажралиб туради. Шунинг учун улар *анизотроп* дисклар дейилиб, *A* ҳарфи билан белгиланади. Иккинчиси – оқ дисклар эса яхши бўялмай, икки марта нур синдириш хусусиятига эга эмас. Буларни *изотроп* дисклар дейилиб, *I* ҳарфи билан белгиланади. Ҳар иккала дискнинг ўртасидан кўндаланг ҳолда чизик ўтган бўлиб улар иккига бўлиниб туради. *A* дискнинг ўртасидан ўтган чизикқа *мезофрагма* дейилиб, *M* ҳарфи билан белгиланади изотроп ёки *I* дискни кесиб ўтган чизикқа эса *телофрагма* дейилади ва *T* ҳарфи билан белгиланади. Ҳозирги вақтда бунга *Z* чизиги ҳам дейилади. Бўшашган ҳолатда турган мускулда анизотроп дискнинг ўртасида оқиш жиякка ўхшаган чизик ҳосил бўлиб, унга *H* диск дейилади. Одатда шу *H* ўртасидан мезофрагма ўтган бўлади. Миофириллалар саркомер қисмлардан ташкил топган. Саркомер деб, одатда, иккита *T* дискларнинг ўртасидаги миофибрил қисмларга айтилади. Ҳар бир саркомерга биттадан тўла анизотроп ва икки томондан яримтадан изотроп дисклар киради.

Электрон микроскоп ёрдамида текширишлар шуни кўрсатадики, ҳар бир миофибриллалар бир-бирига параллел ҳолда жойлашган ингичка майда оксил ипчалардан яъни протофибриллалардан (миофламентлардан) ташкил топган. Ана шу ипчаларнинг бири йўғон иккичиси ингичка бўлади. Йўғон протофибриллаларнинг кўндаланг кесими 100–250 А га, ингичка протофибриллаларнинг кўндаланг кесими 50–70 А га тенг. Йўғонларининг узунлиги 1,5–2 мк бўлса, ингичкаларининг узунлиги 2 мк га тенг. Миофибриллаларнинг кўндаланг кесимида протофибриллалар гексагонал тартибда жойлашади, яъни ташқаридан бир нечта қалам йиғиндиси–тутами шаклида кўринади. Ҳар бир йўғон протофибрилла олтига майда протофибриллалар билан ўралган. Бу одамда тахминан 1:3 нисбатда бўлади. Йўғон найчалар *A* диск асосини ташкил этиб, таркиби миозин оксидан ташкил топган, ингичка ипчалар эса *I* диск асосини ташкил этиб, актин оксидан таркиб топган. Ингичка ипчалар *I* дискдан бошланиб, *T* чизигига келиб туташади. Саркомерлар қисқарганида актин ипчаларнинг учлари миозин ипчаларнинг орасига кириб *H* чизикқача етиб боради. Бипобарин, *A* дискнинг периферик қисмида йўғон ҳамда ингичка ипчалар ҳам бўлади. Ҳозирги вақтда мускул толачаларида юқорида айтиб ўтилган оксиллардан ташқари, яна бир нечта бошқа оксиллар топилган. Буларга тропомиозин билан тропонинни мисол қилиб келтириш мумкин.

Кўндаланг йўлли мускулнинг таянч аппарати (элементлари)

Юқорида айтиб ўтилганидек миофибриллалар қисқариши натижасида уларнинг охириги структура элементи бўлган йўғон ва ингичка миофиламентлар, яъни протофибриллалар бир-бирига қарама-қарши ҳаракат қилиб, ингичка протофибриллалар йўғон протофибриллаларнинг орасига киради, бўшашганида эса ўз ҳолига қайтади, бу уларнинг физиологик ҳолатидир. Фибриллаларнинг бу ҳаракати албатта таянч аппаратларсиз содир бўлмайди. Демак ҳар бир фибрилла, ўзининг таянч структура элементига эга. Бу уларнинг морфологик ва физиологик хусусиятига хос ҳодиса. Бундай структураларга – сарколемма *M* ва *Z* чизикларини ташкил этувчи тузилмалар, субфибриллалар ҳамда бириктирувчи тўқима толалари киради. Кейинги вақтларда электрон микроскоп ёрдамида ультраюпқа кесмаларни

кўздан кечириш шуни кўрсатдики, ҳар бир миофибриллаларнинг ичини тўлдириб турувчи миофиламентлар ўз таянч структурасига эга экан. Ингичка миофибриллаларнинг бир учи майда ўсимталарга (субфибриллаларга) шохланиб, улар кўшни саркомер миофиламент субфибрилла шохчалари билан туташади. Миофиламентларнинг (протофибриллаларнинг) ана шу туташган қисмига *Z* чизиги дейилади. Миофиламентларнинг иккинчи учи эса йўғон протофибриллалар орасида тармоқланмай тугайди ва миофибрил қисқараганда эркин ҳолда сирғалиб ҳаракат қилади. Ташқи таянч элементларига сарколемма ва миофибриллаларни тўрсимон шаклда ўраб турган бириктирувчи тўқима толалари киради. Улар, одатда, қисқарган тола чегарадан чиқиб кетмаслигини ва яна эркин ҳолда ўз холига қайтишини таъминлайди.

Кўндаланг йўлли мускулнинг трофик аппарати (элементлари)

Мускул тўқимасининг трофик аппаратида саркоплазма органоидлари, ядро ва ядроча, митохондрия киради. Оксил ва оксил бўлмаган айрим моддалар ҳам трофик аппаратга киритилган.

Мускул толасининг цитоплазмасида жуда кўплаб саркосомалар учрайди. Улар морфологик тузилиши ва физиологик вазифасига кўра асосий хужайра митохондрийларига ўхшайди. Саркосомалар ҳам митохондрийларга ўхшаб кислород кўп сарфланадиган жойларда учрайди. Демак саркосомалар ҳам мускул толачаларида оксидланиши ва кўплаб энергия ҳосил қилиши билан актив иштирок этади. Саркосомалар таркибида суксिनоксидза ва бошқа оксидланиш ферментлари кўп. Митохондрийлар одатда, ядролар атрофида ва плазмолемманинг капилляр томирлар тегиб турган жойларида кўплаб учрайди. Маълум бўлишича, қизил мускулларда суксинатдегидрогеназа билан ишқор фосфатаза юқори актив бўлганида фосфорилиза ҳам актив бўлади ва аксиича оқ мускулларда фосфорилаза юқори актив бўлганида суксинатдегидрогеназа билан фосфатаза кам актив бўлади ва ҳоказо.

Толача геоплазмасида (мембрана ва вакуола компонентларисиз цитоплазмада) мускулнинг физиологик вазифани бажаришида актив иштирок этадиган миоглобин кўп бўлади. Миоглобиннинг асосий вазифаси тўқимада кислородни ўзига бириктириб кўплаб йиғиб беришдир. Тўқимада миоглобин қанча кўп бўлса, кислород ҳам шунча кўп тўпланади. Сувда яшовчи ҳайвонлардан тюленнинг мускул тўқимасида 47% кислород миоглобин билан бириккан ҳолда учрайди, 3,8% кислород эса унинг қонида бўлади.

Мускул толачасининг кейинги трофик элементларига саркоплазматик тўрни киритиш мумкин. Цитоплазмада улар кучли ривожланган бўлади. Айниқса доимо ҳаракатда бўладиган мускулларда (кекирдак, кўршапалак мускулларида) ниҳоятда яхши ривожланган бўлади. Аксинча, кам ҳаракатланадиган мускулларда у айтарли ривожланмаган.

Шуни ҳам айтиб ўтиш керакки, ҳар хил ҳайвонларда бир хил номли мускулнинг активлиги ҳар хил бўлиши мумкин. Масалан, товукнинг кўкрак мускули кам ҳаракат қилади, пассив, яъни оқ мускулларга киради, тез учадиган қалдирғочнинг кўкрак мускули эса кўп ҳаракатда бўлгани учун актив, яъни қизил мускулларга киради, миоглобинга ҳам бой. Баъзан қизил мускул таркибида оқ мускул толачалари ҳам

учрайди.

Кўндаланг йўлли мускулнинг нерв аппарати (элементлари)

Маълумки, мускуллар ўз-ўзидан қисқармайди, қаерда, қандай ҳолатда бўлса шундай тураверади. Уни ҳаракатга келтириш, яъни қисқартириш, ёзилтириш учун на совук, на иссиқ, на тиг, на калтак таъсир қила олади. Бир сўз билан айтганда, ҳеч қандай омил уни қисқартира олмайди. Уларнинг қисқариб ҳаракатга келиши учун мускул толаларига бириккан махсус ҳаракатлантирувчи–эффектор нерв учлари–мотор пиликчалари импульс бериши керак ана шундай мотор пилакчалари, одатда, бирлашиб *мотор нерв толасини* ҳосил қилади. Биргина нерв толасини эмас, балки бир неча юз, минг мускул толаларини бошқариб туради. Масалан, одамнинг болдир мускулининг медиал бошчасида жойлашган битта нейрон 1634 та мускул толасини, болдирининг олд томонидаги мускуллар эса 667 та мускул толасини иннервация қилиб туради.

Бундан ташқари, мускул тўқималарида афферент (сезувчи) нерв аппарати бўлиб, у нерв мускул урчуқларидан иборат бўлади. Мускулларнинг пай қисмида мускул пай урчуқлари, сезувчи қадахсимон ва дарахтсимон афферент нерв учлари жойлашган. Ана шулар иннервацияси оқибати ўлароқ мускул толалари–мускуллар у ёки бу тарзда қисқаради, ёзилади, чўзилади, бўшашади ва ҳоказо. Бир сўз билан айтганда, мускуллар фақат нерв фаолияти туфайли ҳаракатланади. Нерв–нерв тўқимаси бирор тарзда шикастланиб, фоллятдан тўхтаса, шу нерв идора этувчи–иннервация қилувчи мускул–мускул тўқима шу вақтдаёқ ҳаракатдан тўхтайди. Натижада мускуллар фалажи касаллиги (шол) келиб чиқади.

Кўндаланг йўлли мускул тўқимасининг регенерацияси

Организм эмбрионал ривожланишининг бошланғич даврида мезодерманинг сегментлашган қисмидаги миотомлардан ривожлана бошлайди. Калланинг айрим мускуллари, силлиқ мускулларга ўхшаб, бевосита мезодермадан вужудга келади. Миотомлар эмбрионнинг бўйи бўйлаб узунасига жойлашган, бир-бирига яқин ётувчи узунчоқ хужайралардан иборат. Буларга *миобласт хужайралар* дейилади. Цитоплазма қисми найча шаклидаги майда фибрилла ипчалари билан тўлиб туради. Миобласт хужайралар митоз йўли билан тез бўлиниб, мезенхима атрофига тарқалади ва келажакда улардан мускул тўқималари вужудга келади. Бошланғич даврда миобластлар бир-бири билан занжирсимон шаклда туташиб қўшилишади ва *синпласт* шаклини олади.

Кейинчалик хужайралар цитоплазмасида специфик элементлар шакллана бошлайди. Йўғон ва ингичка протофибриллалар пайдо бўлади, баъзан бир миобластлар табақаланмай қолади, бундай миобластларни *сителлитлар* дейилади. Булар мускул толаси яқинида жойлашиб, атрофдаги бириктирувчи тўқима билан бирга сарколеммага ёпишади ва уни атрофидан ўраб олади. Кейинчалик уларнинг ядроси кўпайиб катталашади ва периферик қисмини эгаллаб, миофибриллалари йўғонлашиб, *T* системасини ҳосил қилади.

Физиологик ва репаратив регенерация жараёнларида мускул тўқимасида миобласт хужайралар анча кўпайиб кетади. Бу кўпайиш, одатда, кам табақаланган сателлитларнинг бўлиниши ҳисобига бўлади. Ёш мускул хужайралари пайдо

бўлиши билан бирга уларнинг бошқа структура элементлари ҳам такомиллашиб боради.

21-§ Юракнинг кўндаланг йўлли мускул

Юрак мускули бажарадиган вазифасига ва микроскопик тузилишига кўра юқорида айтиб ўтилган мускулларга ўхшайди. Бу мускул силлиқ мускулларга ўхшаб ритмик равишда қисқариб чарчамайдиган хусусиятга эга. Мускул ҳужайраларининг таркиби ҳам шунга мослашган. Иннервацияси ҳам одам ёки ҳайвонлар ихтиёрига боғлиқ эмас, марказий бош мия орқали муттасил бошқариб турилади.

Микроскопик тузилиши кўндаланг йўлли бошқа мускулларникига ўхшайди. Масалан, унинг миофибриллаларида анизотроп ва изотроп дисклар ва уларнинг ўртасида телофрагма ва мезофрагмалар бор.

Ҳозирги замонавий электрон микроскоплар ёрдамида олиб борилган тадқиқот ишлари шуни кўрсатдики, юрак мускули ўзига хос нозик микроскопик тузилганлиги билан бошқа мускуллардан қисман фарқ қилар экан. Масалан, у толачалардан эмас, балки занжирсимон шаклда бир-бирига бирикиб кетган узун мускул ҳужайраларидан таркиб топган. Бинобарин, узунчоқ шаклдаги мускул ҳужайралари цитоплазмасининг ўртасида асосан ядро жойлашган бўлиб, миофибриллари периферия қисмида ётади. Миофибриллаларда худди скелет мускуллари толачаларидагидек қора ва оқ диск учрайди.

Миофибриллалари ингичка (актин) ва йўғон (миозин) протофибриллалардан ташкил топган. Улар худди скелет мускулатурасидагига ўхшаб сарколемма ичида гексагональ шаклда жойлашади. Миофибриллалар ораларида митохондрийлар (саркосомалар) нисбатан кўп учрайди. Характерли томони шундаки, бу ерда митохондрийларнинг кристалари кўп учрайди. Бундан маълум бўладики, мускул тўқимасида оксидланиш жараёни ниҳоятда тез боради натижада жадал равишда АТФ (адинозинтрифосфат) ишлаб чиқарила бошлайди.

Чуқур текиширишлардан маълум бўлишича, ҳар бир мускул ҳужайрасининг чегараси бу – қўшимча чизик бўлиб, уларни бир-биридан ажратиб туришда хизмат қилади. Бинобарин, ҳар бир ҳужайра территорияси шундай чизик билан ажралиб туради. Бу чизик, одатда, тўпланувчи иккита ҳужайранинг плазмолеммалари туташидан ҳосил бўлади. Плазмолеммалар орасида жуда кичкина бўшлиқ ҳам бор. Плазмолеммалар бир-бирига бармоқсимон ўсимталар ёрдамида бирикади. Саркоплазма ичида бошқа элементлардан ташқари, ўзига хос структуралар бўлиб, улар ҳужайралар қисқаришида актив иштирок этади. Уларга *саркоплазматик тўр* дейилади. Нозик тузилишига кўра, у ҳам худди скелет мускулатурасининг мембрана аппарати тўқимасига ўхшаш бўлади. Саркоплазматик тўр ўзига мустақил икки хил структурадан ташкил топган. Улардан биринчиси миофибриллалар бўйлаб узунасига жойлашган бўлиб, бошқа ҳужайралардаги эндоплазматик тўр вазифасини бажаради. Иккинчиси, мускул толасига кўндаланг жойлашган «Т» система структурасини ташкил этади. Айрим жойларда бу структура сарколеммага ҳам туташиб туради. У организмда таъсирни ташқаридан мускул ичкарисига узатилишини таъминлайди.

Юракнинг ритмик равишда қисқариб туриши унда борадиган физиологик регенерацияни ҳам бир йўла таъминлаб туради. Ўз вазифасини ўтаб бўлган ҳужайралар регенерация жараёнида янгилари билан алмашилиб туради. Юракнинг

мускул хужайралари ҳам, одатда, кўпайиш хоссасига эга.

Заварзин фикрига таянадиган бўлсак юракнинг мускул тўқимаси онтогенезда спланхатам висцерал варағининг алоҳида эпителий қисмларидан ҳосил бўлади. Муртак миокардининг содда хужайра толачалари системасини шакллантирувчи хужайраларининг табақаланиши онтогенезнинг дастлабки босқичларидаёқ юзага келади.

Шикастланган миокард миоцитлари, одатда, nobуд бўлади. Бинобарин, миокард репарацияси уч хил механизм орқали рўёбга чиқади:

1) миоцитлар шикастланган жойда зич чандикли бириктирувчи тўқима ҳосил бўлади; 2) шикастланмаган ва демак nobуд бўлмаган миоцитлар гипертрофияланади; 3) ихтисослашган миоцитлар қисман дифференцияланади ва митоз йўл билан бир марта бўлинади, бу ҳодиса фақат шикастланган соҳада юз бермай, балки юрак мускулларининг бошқа соҳаларида ҳам юзага келади. Чунончи, тажрибада каламушнинг юрак қоринчасида инфаркт юзага келтирилганда юрак бўлмачасидаги миоцитлар кўплаб митотик бўлиниш циклини бошидан кечиради. Ваҳоланки, бўлмача шикастланган қоринчадан анча узоқда туради.

Маълум бўлишича, одам ва ҳайвонларнинг юрагида миокард инфаркти юз берганда ўлган мускул тўқимаси ўрни ана шу механизмлар орқали аниқланади.

22-§. Силлиқ мускул тўқимаси

Одамда ва умуртқали ҳайвонларда силлиқ мускул тўқимаси асосан ички органларда бўлиб, улар ҳаракатни таъминлайди. Масалан, ички органларга овқат хазм қилиши ва нафас олиш системаси органлари, ажратиш органлари ҳамда қон томирлар ва лимфа томирларининг ҳаракатини таъминловчи мускуллар киради. Умуртқасиз ҳайвонлардан бўғимоёқлилар ҳамда оёқли моллюскалардан ташқари, барча жониворлар мускулатурасини ташкил этади. Силлиқ мускуллар, одатда, ритмик қисқариб, чарчаш хусусиятига эга эмас. Тузилишига кўра, уларнинг асосий қисми дуksимон шаклдаги мускул хужайраларидан ташкил топган. Хужайраларнинг узунлиги 20–100 мк диаметри 10–20 мк га тенг. Айрим физиологик ҳолатларда, масалан, ҳомиладорликда бачадон силлиқ мускулларининг хужайраси 500 мк га чўзилиши ва бола туғилгандан сўнг ўз ҳолига қайтиши мумкин. Марказида битта ядроси бор. Айрим органлар, масалан, бачадон мускулатураси хужайралари учлари тармоқланган шаклда бўлиб, ҳар бир хужайра устки томонидан миолема қобиғи билан ўралган. Унинг устига эса базалмембрана ёпишиб туради. Унга ташқаридан хужайралар орасида учрайдиган коллаген ва ретикула толачалари туташиб туради. Булар мускул тўқимасининг таянч аппарати қисмига киради.

Электрон микроскопда кўрилганда мускул хужайраларининг устки қисмида пиноцитоз пуфакчаларига ўхшаган кўп миқдорда плазмолемма бўртиқлари борлиги кўринади. Маълум бўлишича, ана шу плазмолемма бўртиқлари орқали хужайра ичига ҳар хил моддалар кириб, хужайранинг қисқаришини ва ҳаракатини таъминлайди.

Силлиқ мускул хужайрасининг асосини унинг цитоплазма қисмини тўлдириб турувчи миофиламент ёки протофибриллалар ташкил этади. Улар цитоплазмада бир-бирига нисбатан мустақил ва параллел жойлашган бўлиб, ҳар бир толаси алоҳида мустақил ҳаракат қилишга мослашган. Ҳозирги вақтда хужайра таркибида уч хил протофибрилла (миофиламент) толачалари бўлиши аниқланган: *актин*

толачалар, миозин толочалар, оралик толачалар. Асосан актин ва миозин толачалар қисқариб, бўшашиб хужайралар ҳаракатини таъминлайди. Оралик протофибриллар эса тутамча ҳолида жойлашган бўлиб, ўзидаи чиқарган ўсимталари ёрдамида бир-бири билан бирикиб миоцит тўрини ҳосил қилади ва қисқарган мускул толачаларини дастлабки ҳолига қайтаради. Бундан ташқари, улар толачаларни нормадан ташқари ортикча қисқаришдан сақлайди.

Шунингдек силлиқ мускул хужайраларининг атрофида коллаген ва эластик толачалардан таркиб топган тўрсимон қобик бўлиб, у ҳам таянч вазифасини бажаради.

Силлиқ мускул хужайралари таркибида ўзига хос қисқаришни таъминлаб берувчи уч хил оксил моддалар: *актин, миозин ва протомиозин* топилган. Улар мускуллар қисқариши жараёнида уларни энергия билан таъминлайди. Шу сабабли ҳам силлиқ мускул хужайралари таркибида бу учала оксил доим бўлади.

Силлиқ мускулларни қон билан таъминлайдиган томирлар системасига бириктирувчи тўқима таркибидаги йирик мускул хужайраларининг тутамлари оралиғида учрайдиган нисбатан майда ва бевосита хужайралар орасида жойлашган капиллярлар тўрини ташкил этувчи томирлар киради.

Организм қариб борган сари бошқа органларда бўлганидек силлиқ мускулларда ҳам ўзгаришлар содир бўла бошлайди. Масалан, мускул хужайралари юпқалашиб борган сари ичка органларнинг мускул қаватлари ҳам юпқалашади, натижада унинг чўзилувчанлиги чекланади, бинобарин, атрофидаги коллаген ва эластик толачаларнинг чўзилувчанлиги ҳам, эгилувчанлиги ҳам шу билан камаяди. Силлиқ мускул хужайраларининг дастлабки ривожланиши ҳам эмбрион мезенхима хужайраларининг миобластларга айланишидан бошланади. Эмбрионнинг ривожланиш даврида мезенхиманинг силлиқ мускуллар ҳосил бўладиган қисмидаги хужайралари шиддат билан бўлина бошлайди. Бунинг натижасида ҳосил бўлган хужайралар бир-биридан узоқлашиб кетмай дуксимон шаклга киради.

Шу билан бир вақтда хужайра цитоплазмасида ҳам табақаланиш жараёни кечиб, протофибринлар ҳосил бўла бошлайди. Улардан эса бирламчи мускул хужайралари –миобластлар вужудга келади. Кейинроқ бориб протофибринлар кўпайиб, цитоплазмани тўлдиради ва миобластларнинг силлиқ мускул хужайраларига айланади.

Эмбрион ҳаётининг тўққизинчи ҳафтасида айрим ички органларнинг силлиқ мускул қаватларининг тўқималари етарли даражада табақаланиб бўлади. Шу билан бир вақтда мускул хужайралари ва боғламчалари орасида қон томирлари билан нерв толаларини ҳосил қилувчи бириктирувчи тўқима ривожланади.

Силлиқ мускул тўқималари ҳам бошқа тўқималарга ўхшаб, физиологик ва реператив регенерацияланиш хусусиятига эга. Мускулнинг вазифасини ўтиб бўлган ёки атрофияланган хужайралар қайта кўпая бошлайди ва керакли жойларни тўлдириб туради. Айрим вақтларда мускул хужайралари кам табақаланган бириктирувчи тўқима хужайраларидан ҳам ҳосил бўлиши мумкин.

Силлиқ мускул хужайралари шароитга қараб, физиологик жихатдан жуда яхши мослашади. Масалан, хомиладорлик даврида бачодоннинг силлиқ мускул хужайралари ўзидан уч марта ортик чўзилиб, яна ўз ҳолига қайтади. Хужайралар чўзилган вақтда уларни тўрсимон шаклда ўраб турган толачалар ҳам бирга чўзилиб

хужайранинг структурасини бузилишдан сақлайди. Шуни айтиб ўтиш керакки, регенерация жараёнида силлиқ мускул хужайралари билан бирга бириктирувчи тўқима хужайралари ҳам регенерацияга учрайди. Айрим вақтларда булар бир-бирига ўхшаб кетиши ҳам мумкин. Масалан, силлиқ мускул тўқималарида ҳосил бўлган ўсма–миома бириктирувчи тўқима ўсмаси фибромага айланиб кетиши мумкин.

23-§. Умurtқасиз ҳайвонларнинг мускул тўқимаси

Умurtқасиз ҳайвонлар организмда ҳам умurtқали ҳайвонлардагидек мускуллар ҳар хил бўлади. Улар бажарадиган вазифасига, микроскопик тузилишига ва қаерда жойлашганига қараб фарқ қилинади.

Уларнинг ҳам хужайралари таркибида трофик қисқартирувчи элементлар бўлади. Чунончи, трофик элементлардан–митохондрий, Гольжи комплекси, эндоплазматик тўр элементлари, ядро ва айрим хужайра киритмаларида гликоген бор, хужайраларнинг қисқаришини таъминловчи элементлардан миофибриллалар, ёки протофибриллалар мавжуд. Уларнинг йўғонлиги 50–200 А га тенг, айримлари 1000 А, йўғонлари ҳам бўлиши мумкин. Актин ва миозин оқсиллари бўлади.

Умurtқасиз ҳайвонларнинг мускул тўқимаси уч хил: мускул тўқимаси, кўндаланг йўлли мускул тўқимаси, оралиқ ёки икки ёқлама қийшиқ чизикли мускул тўқимаси бўлади.

Умurtқасиз ҳайвонларнинг силлиқ мускул тўқимаси

Силлиқ мускул тўқимаси умurtқасиз ҳайвонларда, айниқса, ковакичлилар, тароқлилар, турбелляриялар, моллюскалар ва нинатанлиларда турли хил кўринишда бўлади. Уларнинг аксарияти тана ва висцерал мускул аппаратларини ҳосил қилади. Масалан, прианулид ва бошоёқлиларнинг барча висцерал мускуллари мана шу силлиқ мускул тўқималаридан иборат. Келиб чиқиши, яъни эволюцион тараққиёти жиҳатидан улар эпителий мускул хужайраларидан ривожланган қадимги бирламчи мускул тўқималаридан таркиб топган. Заварзин фикрича, силлиқ мускул тўқималари икки гуруҳга: а) цитоплазмасида зич таначалар–диска ўхшаш структуралар яхши ривожланган силлиқ мускуллар структурасига ингичка протофибриллалар бирикиб туради; б) цитоплазмасида бундай морфологик структуралар бўлмайдиган силлиқ мускулларга бўлинади. Биринчи хил 193 силлиқ мускуллар айниқса кенг тарқалган, моллюскаларда эса яхши ўрганилган. Иккинчи хил силлиқ мускуллар тубан кўп хужайрали ҳайвонлардагина бўлади ва камроқ ўрганилган.

Биринчи хил силлиқ мускуллар, масалан, моллюскаларда хужайралардан тузилган. Уларнинг микроскопик кўриниши урчуксимон. Плазмолеммалари устида ўзига хос мембрана ажралиб туради. Хужайралар мана шу мембрана орқали ярим десмосом структуралар билан боғланиб туради. Хужайралар тутам бўлиб тўпланиб туради ёки хужайралараро моддалар қаватларидан иборат қатлам ҳосил қилади. Моллюскалар танасидаги силлиқ мускул хужайралари тутамлари эластик ва коллаген толачалар ёрдамида скелет структуралари билан боғланиб туради ва ҳоказо.

Умurtқасиз ҳайвонларнинг кўндаланг йўлли мускул тўқимаси

Умurtқасиз ҳайвонларда кўндаланг йўлли мускул толалари бир-бири билан чегарасини аниқлаб бўлмайдиган даражада ҳар томонлама ёпишган ҳолда учрайди. Бундай тузилишга симпласт тузилиш дейилади (*sima*–бирга ва *plast*–ёпишган, ҳосил

бўлган). Чунончи, бўғимоёқлиларнинг кўпгина ҳаракатланиш мускуллари мана шу турдаги мускулларга киради. Умurtқасиз ҳайвонлардан эса, спифомедуза соябонининг ҳалқасимон мускуллари, чувалчанг мускуллари ва қанотли моллюскаларнинг қанотларидаги мускуллар шулар жумласидандир. Адабиётларда келтирилган маълумотларга қараганда, мускулларнинг кўндаланг йўлли тузилиши фақат скелет мускулларига хос эмас. Аксинча, бундай тузллиш ҳайвонларнинг ҳар хил мураккаб экологик шароитга мослашиб яшаши натижасида юзага келадиган морфологик-физиологик ўзгаришдир. Масалан, бирламчи трахеялиларда соматик мускуллар силлиқ мускул тўқимасидан ташкил топган бўлса, уларга анча яқин бўлган ҳашаротларда кўндаланг йўлли мускуллардан таркиб топган ёки ҳар хил моллюскаларнинг аддукторларида силлиқ, кўндаланг йўлли ва иккиёқлама қийшиқ чизикли мускулларни учратиш мумкин. Булар активлигига қараб уч хил морфологик тузилишга эга бўлади. Шунинг учун кўндаланг йўлли мускуллар организмнинг эволюцион ривожланиши даврида пайдо бўлади деймиз. Умurtқасиз ҳайвонлар кўндаланг йўлли мускулларининг микроскопик ва ультрамикроскопик тузилиши деярли умurtқали ҳайвонларникига ўхшаш бўлади.

Икки ёқлама қийшиқ чизикли мускул тўқимаси

Иккиёқлама қийшиқ мускуллар кўндаланг йўлли мускуллардан ўзига хос томонлари, шунингдек мустақил эволюцияси билан фарқланиб туради. Бу хилдаги мускулларда миофибриллалар ичидаги протофибриллалар жойлашишида ўзгаришлар бўлади. Тузилиши ва бажарадиган вазифасига кўра улар силлиқ ва кўндаланг йўлли мускулларга ўхшаш бўлади. Шунинг учун бу мускуллар *оралиқ мускуллар* ҳам дейилади. Бундай мускул тўқималари моллюскаларнинг (масалан, мидия ва устрицаларнинг) ёпқич мускулатурасини ҳамда зулукларнинг айрим мускулларини ташкил этади. Электрон микроскоп ёрдамида текширишлар шуни кўрсатдики, уларнинг миофибриллалари хужайра ўқиға нисбатан параллел ҳолда жойлашган. Улар қисқариши жараёнида ичидаги йўғон ва ингичка протофибриллалар юқорига ёки пастға сурилиб қийшиқ чизиклар ҳосил қилади. Мана шу хусусияти туфайли улар чувалчангсимон ҳаракатлана олади. Айрим қийшиқ мускулларнинг хужайралари нерв системаси билан ҳам боғланади. Масалан, нематодалар, нинатанлилар ва ланцетникларнинг мускул хужайралари узун-узун ўсимталар ҳосил қилади. Улар марказий нерв системаси томон йўналиб, у ерда нерв-мускул синапсларини ҳосил қилади. Бундан кўринадики, мускулларға нервлар эмас, балки нервларға мускуллар ўз ўсимталари билан тутшиб марказий нерв системасидан ахборот олиб туради. Шундай қилиб, умurtқасиз ҳайвонларда ҳар хил мускул тўқималари учрагани билан улар морфологик тузилиши жиҳатидан бажарадиган вазифасига мослашган бўлади. Умurtқасиз ҳайвонларнинг мускул тўқималари умurtқалиларникиға нисбатан анча тубан, яъни содда тузилган бўлади. Бунга асосий сабаб умurtқали ҳайвонлар узок, мураккаб эволюцион ривожланиш ва экологик мосланиш босқичини бошдан кечирганлигидир.

XI бoб. НЕРВ ТЎҚИМАСИ

Нерв тўқималари жаъми бир бутун бўлиб, организмда юқори даражада ихтисослашган ва такомиллашган мураккаб нерв системасини ташкил этади. Бу система ҳар қандай ташқи ва ички таъсирни қабул қилиб, марказий нерв системасига етказиб бериш ва у ерда анализ-синтез жараёнида ҳосил бўлган жавоб

импульсини (реакциясини) ҳаракат органларига етказиб бериш каби ўта мураккаб вазифани бажаради. Демак нерв системаси орқали организмда доимо ташқи ва ички муҳит билан узлуксиз боғланиш бўлиб туради.

Маълумки, организмнинг ташқи ва ички органларида ҳар хил таъсирни қабул қилувчи аппаратлар—*рецепторлар* жойлашган. Ташқи таъсирни қабул қилувчи рецепторлар *экстерорецепторлар*, ички таъсирни қабул қилувчи рецепторлар *интерорецепторлар* дейилади. Юқорида айтиб ўтилганидек, ташқи ва ички рецепторлар қабул қилган таъсир импульс тариқасида марказга интилувчи нерв (афферент) хужайралари (нейронлар) орқали тезда марказий нерв системасига (МНС) етказилади. У ерда анализ-синтез қилиниб, жавоб импульси ҳаракат нейронлари, яъни марказдан қочувчи (эфферент) нейронлар орқали ҳаракат органларига (мускул ёки безларга) етказилади. Шундан кейин бу органлар қисқаради ёки бўшаши, безлари эса махсулот (секрет) ишлаб чиқаради,

Ҳайвонлар ташқаридан қабул қиладиган импульсларнинг анализ-синтези билан атроф-муҳитда ўзининг турган жойи ва йўналишини аниқлаб оладилар. Одам эса дунё сирларини чуқур ўрганиб чиқиб ўрганган нарсаларни амалда қўллайди.

Нерв тўқимаси таркибида фақат сезувчи (марказга интилувчи) ва ҳаракат (марказдан қочувчи) нервлари учраб қолмай, балки учинчи гуруҳ—оралик (ассоциатив) нейронлар ҳам учрайди. Улар бир нейрондан иккинчи нейронга импульс ўтказиш вазифасини бажаради. Масалан, импульсни улар афферент нейрондан эфферент нейронга ўтказиши мумкин.

Умуман олганда, нерв тўқимаси иккита катта таркибдан: ўзига хос вазифани бажарувчи нерв хужайраларидан ва тўқимада таянч, трофик секретор, ҳимоя вазифаларини бажарувчи бир неча хил нейроглиядан (2) ташкил топган. Булар ҳаммаси бир бутун ҳолда организмда морфологик ва функционал жиҳатдан яхлит нерв системасини ташкил этади.

24-§. Нерв хужайраси (нейрон)

Нерв хужайраси (нейроцит ёки нейрон) ниҳоятда ихтисослашган мураккаб морфологик тузилишга эга бўлиб ҳар хил ташқи ва ички таъсирни қабул қилиб, уни импульсга айлантириш ва хужайра ўсимталари орқали узатиб бериш хусусиятига эга. Нейрон цитоплазма ва ядро қисмларини ташкил этувчи танаси, яъни перикариондан ҳамда бир нечта ўсимталардан таркиб топган. Айниқса унинг ўсимталари жуда кўп бўлиб, улардан биттаси узун бўлади, мана шу узун *аксон* ёки *нейрит* дейилади. Нейрит орқали хужайра танасидаи бошқа нерв ўсимтасига ёки ҳаракат органларига импульс ўтказилади. Аксоннинг узунлиги бир неча микрондан 1–1,5 метргача бўлиши мумкин. Унинг йўғон-ингичкалиги бутун узунлиги бўйлаб бир хил. Айрим вақтларда у ён томонларга ўсимталар чиқаради, уларга *ён коллатерал ўсимталар* дейилади. Нейроннинг қолган ўсимталари калта бўлиб, улар *дендритлар* дейилади. Дендритлар, одатда, хужайра танасидан йўғон бўлиб чиқиб, учига томон ингичкалашиб боради. Улар иккинчи нерв хужайраси ўсимталари билан туташиб, синапслар ҳосил қилади. *Синапс* иккита нейрон ўсимталарининг бир-бири билан туташган қисмидир. Улар импульсни бир нейрондан иккинчи нейронга ўтказиш функциясини бажаради. Айрим вақтларда дендритнинг учлари таъсирни қабул қиладиган рецепторга айланиб, таъсирни қабул қилишда иштирок этади.

Одам ва ҳайвонлар организмида учрайдиган нейронлар ўзидан чиқарадиган ўсимталарнинг сонига қараб қуйидагиларга бўлинади:

1. Униполяр (латинча *unis*— бир дегани) —бир қутбли яъни бир ўсимтали нейронлар.

2. Биполяр (латинча *bi*—икки дегани) —икки қутбли яъни икки ўсимтали нейронлар.

3. Мультиполяр (латинча *multum*—кўп дегани) —кўп қутбли, яъни кўп ўсимтали нейронлар.

Униполяр нейронларнинг танасидан, одатда, битта ўсимта чиқади. Улар қаторига дендрит ўсимталари пайдо бўлмайдиган нейробласт хужайралари кириши мумкин. Униполяр нейронлар асосан умуртқасиз ҳайвонлар организмида учрайди. Одам танасида эса бундай нейронлар бўлмайди.

Биполяр нейронлар қарама-қарши қутбларидан иккита ўсимта чиқаради. Биттаси аксон, иккинчиси дендрит вазифасини бажаради. Биполяр нейронлар ҳам одам организмида кам учрайди. Улар фақат кўзнинг тўр пардасида, ички қулоқнинг спирал ганглиясида ҳамда хид билиш органларида учрайди. Биполяр нейронлар кўпроқ ҳашаротлар терисида бўлади. Айрим адабиётларда псевдоуниполяр нейронлар қаторига қўшиб ўрганилади. Буни ёдда тутиш керак. Псевдоуниполяр нейронлар танасидан, одатда, битта ўсимта чиқиб, сўнг у «Т» ҳарфи сингари иккига ажралади. Лекин ўсимтанинг ўзаги битта бўлади. Шунинг учун уларни *псевдоуниполяр* дейилади. Ўсимталарнинг биттаси дендрит вазифасини бажарса, яъни таъсирни қабул қилса, иккинчиси аксон вазифасини ўтайди, яъни таъсирни марказга етказиб беришда иштирок этади.

Мультиполяр, яъни кўп қутбли (тармоқли) нейронлардан ҳар томонга қараб бир нечта ўсимта чиқади. Уларнинг биттаси, одатда, узун бўлиб, аксон вазифасини бажарса, қолганлари майда, калта бўлиб, дендрит ролини ўйнайди. Мультиполяр нейронларга орқа миyaning барча ҳаракат нейронлари киради.

Нерв хужайрасининг морфологик тузилиши

Нерв хужайраси морфологик тузилишига кўра, тана, яъни перикарион ва ўсимталардан ташкил топган. Тана қисми ядро, цитоплазма, органоидлар ва ўзига хос киритмалардан иборат. Ўсимталари эса аксон ва дендритлардан иборат. Ядроси, одатда, юмалоқ ёки овал шаклда бўлиб, ҳар бир хужайрада битта бўлади, камдан-кам иккита ёки кўп ядроли нерв хужайралари учрайди. Масалан, простата безининг нерв системасини ташкил қилувчи нейронларда кўп ядроли нерв хужайралари бор. Уларнинг сони 15 тагача етади. Нейронларда интенсив равишда физиологик жараёнлар кечиши натижасида ядро таркибида хроматин моддаси камроқ бўлади. Битта ёки иккита РНК га бой ядрочага эга. Цитоплазмаси (нейроплазмаси) таркибида ҳамма органоидлар ва специфик хужайра киритмалари: митохондрийлар, эндоплазматик тўр, Гольжи комплекси (аппарати), центросома, лизосома, нейротубула ва нейрофиламентлар, специфик элементлардан—нейрофибриллалар ва тигроид моддалар учрайди.

Нейрофибриллалар перикарион бўшлиғи ва ўсимта ичини тўлдириб турадиган ингичка ипсимон ўсимта бўлиб, кумуш нитрат тузи билан бўялган препаратларда яхши кўринади. Электрон микроскопда аниқланишича, миофибриллалар нерв хужайрасининг узунаси бўйлаб жойлашган бўлиб, кўндаланг кесимининг диаметри

500 А га тенг. Характерли томони шундаки, миофибриллалар хужайранинг тана қисмида ҳар томонга йўналган, нозик чигалланган тўрсимон шаклда жойлашса, ўсимталарда бир-бирига нисбатан тўғри, параллел жойлашган бўлади. Тигроид модда фақат нейрон перикарион ва дендрит бўлиши мумкин. Айрим ҳолларда зич жойлашган нейрофибриллалар тутами ҳосил қилган шаклда кўринади. Айрим вақтларда эса толачалар бир-бири билан ёпишган бўлиши мумкин, бу–унинг эслаб қолиш хусусиятига, фикрлаш қобилятига салбий таъсир қилади.

Кейинги вақтларда электрон микроскопда текшириш шуни кўрсатдики, нейрофибриллалар тўрсимон шаклда жойлашган икки хил майда толачалардан (фибриллалардан) таркиб топган экан. Улардан биринчиси–диаметри 60–100 А га тенг *нейропротофибриллалар* ёки *нейрофиламентлар* бўлса, иккинчиси–диаметри 209–300 А га тенг нейронайча ёки *нейротубулалардир*. Булар кумуш нитрат тузи билан бўялган гистологик препаратларда қўшилиб кетиб, йўғон миофибриллаларга ўхшаб кўринади. Тирик хужайраларда бу протофибриллалар деярли кўринмайди. Нейронайчалар оксиллардан ташкил топган нозик структура бўлиб, фақат электрон микроскопда яхши кўринади. Препаратларни электрон микроскоп ёрдамида кўрилганда уларни фиксаторлардан ўтказиш жараёнида нейронайчалар нейрофиламентларга ёпишиб йўғон бир нейрофибриллалар толасига ўхшаб кўзга ташланади.

Тигроид модда нерв хужайрасининг цитоплазмасида учрайдиган ўзига хос киритма бўлиб, гистологик препаратларда ҳар хил катталиқда гранула (донача)ларга ўхшаб кўринади. Олдин адабиётларда булар Ниссель таначалари деб юритилар эди. Ҳозир эса бу модда тионин ва кўк толуидин бўёқларда тўқ бўялгани учун *базофил модда* деб ҳам юритилади. Тигроид модда фақат нейрон перикариони ва дендрит ўсимтаси таркибида учраб, аксон (нейрит) таркибида учрамайди. Аксоннинг хужайрадан чиқувчи ўзагида ҳам топилмаган. Тигроид модда таркибида кўп миқдорда рибонуклеопроteid ҳамда маълум миқдорда гликоген ва оксил моддалар топилган. Электрон микроскопда текшириш шуни кўрсатдики, тигроид модда асосан донатор эндоплазматик тўр йиғилган жойда кўп учраб экан.

Юқорида айтиб ўтилганидек аксон таркибида оксил синтезловчи органоидлар ҳамда тигроид модда бўлмайди. У ерда хужайра ўсимтаси ўқ қисмини Ташкил қилувчи нейрофибриллалардан ташқари, танасидан аксоннинг учи томон суткасига миллиметр ва ундан ҳам кўпроқ тезликда муттасил оқиб турадиган хужайра плазмаси бор. Тигроид модда миқдори хужайраларнинг физиологик ҳолатига қараб доимо ўзгариб туради. Нейроннинг физиологик вазифаси кучайганда ёки унга узлуксиз таъсир қилинса, тигроид модда аста-секин камайиб бориб, ҳатто йўқолиб кетиши мумкин. Аксинча, хужайрага дам берилса, тигроид миқдори қайта яна тикланади. Нерв хужайраларида содир бўладиган ҳар хил паталогик жараёнларда (яллиғланиш, интоксикация, дегенерация ва бошқа ҳолатларда) ҳам тигроид модда миқдори ўзгариб туради. Демак маълум бўлишича, тигроид модданинг миқдори ва сифати нерв хужайраларининг физиологик ҳолатига бевосита боғлиқ бўлади.

Нерв хужайрасининг ўсимталари асосан ташқи ва ички таъсирни марказга ва у ердан жавоб импульсини ҳаракат органларига узатиб бериш вазифасини бажаради. Улар организм нерв системасининг бир бутунлигини таъминлайди. Нерв ўсимталарининг ўртасида унинг ўқ қисми ётади, унинг устидан эса юмшоқ парда

ўраб туради. Бунга *миелин парда* дейилади. Айрим нерв ўсимталарининг пардаси бўлмаслиги ҳам мумкин, яъни ўсимта фақат ўқ қисмдан ташкил топган бўлади. Нерв хужайралари пардаси бор-йўқлигига қараб иккига, яъни миелинсиз ва миелинли нерв толаларига бўлинади.

Миелинсиз нерв толалари кўз, кулоқ ҳамда аччиқ ва чучукни сезадиган органлар ва вестибуляр аппаратнинг нерв системасини ташкил этади. Улар кўпгина вегетатив нерв системасида учрайди. Бу нерв системаси юксак даражада ихтисослашган бўлиб, организмнинг ташқи муҳит билан мослашишини таъминлайди. Ҳар бир нерв толаси таркибида 3–20 тагача ўқ цилиндр учрайди. Айрим вақтларда бошқа нейроннинг ўқ цилиндри ҳам қўшилиб кетиши ёки ажралиб бошқа нейронга ўтиши мумкин. Уларнинг бундай тузилишига кабелсимон ўқ цилиндрлар дейилади. Ҳар бир ўқ цилиндр ташқи томондан Шванн хужайраларидан (синонимлари–леммоцит, нейролеммоцит, олегодендролеммацит, глиал хужайралар) ташкил топган юпқа парда билан ўралган бўлади, миелин пардаси бўлмайди. Одатда, Шванн хужайраларининг ўқ қисмини икки томондан (мембраналари узилмасдан) аста ўраб ўз ичига олади. Бу–фагоцитоз хусусиятига эга бўлган хужайраларнинг микроорганизмларни икки томонидан ўраб камраб олишга ўхшайди. Ўқ хужайралари икки ён томонидан келувчи Шванн хужайраларининг учларига *мезаксон* дейилади. Нерв толачасининг таркибидаги ўқ цилиндрнинг сонига қараб мезаксон ҳам бир нечта бўлиши мумкин.

Оддий микроскопда миелинсиз нерв толачалари худди ўқ цилиндрдан ташкил топган тутамларга ўхшайди. Уларнинг устини ўраб турувчи леммоцитлар ҳам ядроси билан яхши кўринади. Фақат уларнинг чегаралари ва мезаксонлари кўринмайди. Миелинсиз толалардан импульс анча секин–1 м/сек тезлик билан ўтади.

Миелинли нерв толалари организмда кўп учрайди. Масалан, периферик ва МНС нейронлари миелинли нерв толаларидан ташкил топган. Характерли томони шундаки, миелин нерв толаларида ўқ цилиндрлар, одатда, битта бўлиб, ўзига тегишли миелин пардага эга. Миелин парда асосан липидлардан ташкил топганлиги учун осмий кислотада яхши бўялиб, микроскопда тўқ жигарранг бўлиб кўринади. Аксоннинг айрим қисмларида миелин модда учрамайди. Бундай қисмлар *бўғилмалар* ёки *Ранье бўғилмалари* деб юритилади. Ҳар бир бўғилма қўшни Шванн хужайралари чегараларига тўғри келади. Толанинг икки бўғим орасидаги қисми *миелинсиз сегмент* деб юритилади. Ҳар бир толанинг муайян ораларида миелин моддани қийшиқ ҳолда кесиб ўтган оқиш кесмани кўрамиз, унга *Шмидт-Лантерман* қийиқлари дейилади. Ҳозир замонавий электрон микроскопда текшириш усуллари жорий қилиниши билан нерв толаларидаги бўғилмалар, қийиқлар ва Шванн хужайралари ҳамда улар орасида жойлашган миелин қаватларини батафсил ўрганиш имконияти туғилди. Энди маълум бўлишича, ҳар бир бўғилма иккита леммоцитларнинг, яъни Шванн хужайраларининг чегараси бўлиб, бу ерда кўплаб митохондрий ва микроворсинкалар бор.

Миелин қавати, одатда, нерв тўқимасининг ривожланиши давридан бошлаб ҳосил бўла бошлайди. Бунда толачаларни олдин леммоцитлар икки томондан ўраб олади, яъни мезаксон ҳосил қилади. Ривожланишнинг сўнгги даврларида ўқ цилиндр атрофида миелин қават ҳосил бўлади. Унинг устидан эса леммоцит хужайралари

ўраб туради. Илгарилари бу пардани ўзига мустақил Шванн хужайраларидан ташкил топган парда дейилар эди. Шванн пардасининг устидан базал мембрана билан бириктирувчи тўқима пардаси ўраб туради—унга *эндоневрий* дейилади. Миелинли нерв толасидан импульсларнинг ўтиш тезлиги анча юқори—70–100 м/с.

25-§. Нерв учлари (синапслар)

Барча нерв хужайраси толачаларининг учи ўзига хос тузилишга эга бўлган структуралар билан тугалланади. Бунга нерв охирлари дейилади. Бажарадиган вазифаси ва морфологик тузилишига қараб нерв охирлари уч хил бўлади: 1) ҳаракат (эффектор) нерви охирлари; 2) сезувчи нерв охирлари (рецепторлар); 3) нейронлараро синапслар.

Ҳаракат (эффектор) нерви учлари

Эффектор нерв учларини ташкил этувчи нейронларга орқа мия билан бош мия соматик нейронларининг ҳаракат органларига туташган учлари киради. Кўндаланг йўлли мускул толаларидаги ҳаракат нерви учларига *нерв-мускул (аксомускул) синапслари* дейилади. Аксомускул синапслари нерв толаси учиди ва мускул толасида импульсни қабул қилувчи ўзига хос юза, яъни қутб ҳосил қилади. Нерв толалари мускул толаларига туташидан олдин миелин қаватини йўқотади, ўқ цилиндр тармоқланиб, сўнг саркоплазма ичига киради. Мускул толалари ҳам шу ерда ўзининг кўндаланг йўлли тузилишини йўқотади. Бу ерда митохондрийлар сони кўп бўлади. Саркоплазма билан нерв учлари ўртасида кичик 50 А га тенг бўшлиқ бўлиб, унга *синапс бўшлиғи* дейилади. Бундан ташқари мускул толалари майда қатлам ҳосил қилиб, иккиламчи синаптик бўшлиқлар ҳосил қилади.

Нерв толаларининг устини ўраб турган бириктирувчи тўқима мускул толасининг устини ўраб турувчи бириктирувчи тўқимага туташиб кетади. Аксонлар учларининг мембранаси таркибида кўп миқдорда ацетилхолин ва норадреналиндан иборат медиаторлар учрайди. Улар вақт-вақти билан таъсирга жавобан синапс бўшлиқларига чиқиб туради. У ерда ацетилхолинэстераза ферменти таъсирида медиаторлар тезда парчаланиб, таъсир қилиш кучи чегараланиб туради. Шу қисқа вақт ичида импульслар мускул толасига ўтади ва унинг ҳаракатини таъминлайди.

Силлиқ мускулларда бу аппарат кўндаланг йўлли мускуллардагига нисбатан анча содда тузилган. Бу ерда ҳам нерв учлари мускул хужайраларига туташидан олдин миелин қаватини йўқотади. Ўқ цилиндрлар қисман тармоқланиб, мускул хужайраси устига туташади, лекин саркоплазма ичига ўтмайди. Туташган жойида нерв учлари қисман йўғонлашиб кенгаяди. Бу ерда ҳам импульсни синапс бўшлиғидаги медиаторлар ўтказилади.

Сезувчи нерв учлари (рецепторлар)

Ташқи ва ички таъсирни, одатда, сезувчи нерв учлари қабул қилади, уларни фанда *рецепторлар* дейиш расм бўлган. Бинобарин, рецепторлар сезувчи нерв учлари бўлиб, таъсирни қабул қилиш ва уни импульсга айлантириш, марказ томон узатиб бериш хусусиятига эга. Ҳамма рецепторлар иккита катта гуруҳга бўлинади: 1) экстерорецепторлар—таъсирни ташқи муҳитдан қабул қиладиган рецепторлар; 2) интерорецепторлар—таъсирни органларнинг ички қисмидан қабул қиладиган рецепторлар. Бундан ташқари, таъсирни қабул қилиш характериға қараб, яна бир неча хил рецепторлар учрайди. Масалан. иссиқ-совуқни сезадиган рецепторлар (терморецепторлар), барорецепторлар (босимни сезадиган), хеморецепторлар

(кимёвий таъсирни сезадиган), механорецепторлар (механик таъсирни сезадиган) ва ҳоказо. Оғриқни сезувчи рецепторлар ҳам шулар жумласига киради. Улар оғриқни сезиб, алоҳида ингичка миелинсиз нерв толалари орқали импульсни МНС га узатади.

Сезувчи нерв учлари морфологик тузилишига кўра иккита катта гуруҳга бўлинади: 1) эркин сезувчи нерв учлари. Бунда ўқ цилиндр нерв учларининг тармоқлари бевосита иннервация қилиши керак бўлган тўқима хужайралари орасида ётади (масалан, Меркель хужайралари, куйига қаранг); 2) эркин бўлмаган сезувчи нерв учлари. Бунга нерв толаларининг ҳамма компонентлари, яъни ўқ цилиндр тармоқлари, таъсирни қабул қилишга мослашган глия ва эпителий хужайралари киради.

Эркин бўлмаган нерв учлари, бундан ташқари, бириктирувчи тўқимадан иборат капсула билан ўралган-ўралмаганлигига қараб ҳам иккига бўлинади: 1) капсулага ўралган нерв учлари. Бунда нерв учлари бириктирувчи тўқимадан иборат капсулага ўралган бўлади; 2) капсулага ўралмаган нерв учлари—капсуласи бўлмайди.

Юқорида барча нерв учлари ўзига хос физиологик хусусияти ва морфологик тузилишига кўра бир-биридан фарқ қилади, деб айтиб ўтган эдик шулардан айрим нерв учлари билан танишиб чиқамиз.

Меркель дисклари ёки хужайралари. Эркин нерв учларига кирувчи бу нерв толалари одатдагидек эпителий қатламига келиб миелин қаватини йўқотади ва охириги терминал тармоқлари тўқима хужайралари ичига тарқалади. Бунинг характерли томони шундаки, бундай нерв учларида терминал тармоқлардан ташқари, специфик ўзгаришга эга бўлган хужайралар ҳам учрайди. Бунга *сезги (идрок) дисклари* ёки *Меркель хужайралари* дейилади. Бу хужайралар оқиш бўялган цитоплазма ва яссиланган ядроси ҳамда диаметри 100 мк атрофидаги осмиофил доначалари билан ажралиб туради. Нерв тармоқлари ана шундай хужайралар билан туташиб нозик тўр шаклида сезувчи нервлар учини ҳосил қилади. Сезги (идрок) дисклари, одатда, тери эпителийсининг сезиш хусусияти кучли бўлган жойларда кўп учрайди.

Фатер-Пачен таначаси. Бириктирувчи тўқимадан иборат капсулани сезувчи нерв учи бўлиб, ички органларда (ичак деворида, меъда ости беzi, томирлар ва бўғимлар атрофида) бўлади. Кўпроқ тери остида учрайди. Капсуланинг ўртасида колбасимон Шванн глиясининг ўзгарган хужайраларидан таркиб топган, тармоқланган нерв учлари жойлашган. Одатда, нерв толаси капсулага кириш олдида миелин қаватини йўқотади ва ичига фақат ўқ цилиндрнинг ўзи киради. Пластинкасимон капсула фибробласт хужайралари ва спирал ҳолда жойлашган коллаген толачалардан ҳосил бўлган. Капсула билан колбанинг чегарасида, яъни дендритнинг учи билан капсула ички чегарасида контакт бўлишини таъминлаб турувчи глиялардан ҳосил бўлган хужайралар бор. Пластинкасимон таначага теккан ҳар қандай таъсир тезда нерв учларига етказиб берилади.

Мейснер таначаси. Бу ҳам бириктирувчи тўқимадан иборат капсулага ўралган сезувчи нерв учларига киради. Бунга *сезувчи танача* ёки *Мейснер таначаси* дейилади. Таначада ўзига нисбатан перпендикуляр ҳолда олигодендроглия хужайралари жойлашган. Капсуласи нисбатан юпқа коллаген толалардан ташкил топган. Бошқа таначаларга ўхшаб нерв толаси таначага кириш олдида миелин

каватини йўқотади ва капсула ичида ўқ цилиндр тармоқланиб, глиа хужайралари юзасидан қон олади. Бундай сезувчи таначалар тери сўрғичлари таркибида учрайди.

Генитал таначалар жинсий органларда, организмнинг бошқа жойларида, бириктирувчи тўқима таркибида ҳам учрайди. Бошқа таначалардан асосий фарқи шундаки, бунда капсула таначасига одатдагидек битта нерв толаси қирмай, балки бир нечта нерв толаси (2–3 тагача) қиради ва кўп миқдорда охириги тармоқларни ҳосил қилади.

Краузе колбаси кўп тармоқланган бўлиб, бу ҳам ташқи бириктирувчи тўқимадан иборат капсула ва унинг ичида жойлашган охириги сезувчи тармоқларни ўраб турувчи нейроглиал колбадан ташкил топган. Адабиётларда ёзилишича, бу танача иссиқ-совуқни сезишда иштирок этади.

б) **Скелет мускулларидаги рецепторлар** морфологик тузилишига кўра бошқа нерв учларига қараганда ўзига хос тузилишга эга. Улар *нерв-мускул дуклари* деб ҳам юритилади. Улар ташқи томондан бириктирувчи тўқимадан иборат капсула билан ўралган бўлиб, ичида бир нечта йўғон ва ингичка мускул толалари бор. Бу ўринда скелет мускуллари ўзининг кўндаланг йўлли тузилишини йўқотган. Толачалар орасида ўзига хос тўқима суюқлиги бўлади. Марказда жойлашган ҳар бир мускул толаси жуда кўп сезувчи нерв учлари билан спирал шаклда чирмашиб кетган. Мускул толачаларининг айримларидаги ядролар толанинг ўртасида тўп-тўп бўлиб туради.

Шу хусусиятларга асосланиб, улар *ядролар халтачаси* дейилади. Бошқа мускул толачаларида эса ядролар толача бўйлаб узунасига занжирга ўхшаб жойлашган. Дукнинг кенгайган кўп ядроли марказини экваториал зона дейилади. Бу ерда ядролар тўп-тўп бўлиб жойлашган ва толалар учи дукнинг қарама-қарши кутбларида тўпланади. Тузилиши жиҳатидан улар ҳаракат нерви учларига, мотор пиллакчаларига ўхшайди.

Нейронлараро синапслар

Нейронлараро синапслар нерв хужайраси қисмларининг бири билан бирикадиган жойи бўлиб, улар асосан уч хил бўлади.

1) *Аксосоматик синапс*—биринчи нейроннинг аксон ўсимтаси иккинчи соматик нейрон танаси билан туташган жой.

2) *Аксодендритик синапс*—бу, биринчи нейрон аксони билан иккинчи нейрон дендрити ўсимтаси туташган жой.

3) *Аксоаксонал синапс*. Иккита аксон ўсимтаси ўртасида содир бўлиб, маълум бўлишича, бундай синапслардан қўзғатувчи таъсир ўтмайди, яъни аксосоматик ва аксодендритик синапслардан ўтган таъсирни у тормозлаб қўяди, деб тахмин қилинади.

Синапсларнинг шакли ҳар хил бўлишига қарамай, уларнинг морфологик тузилиши бир-бирига деярли ўхшайди. Аксоннинг ҳаракатланадиган учи қисман кенгаяди, ичида эса кўп миқдорда, ҳар хил катталиқда, яъни 400–900 А га тенг пуфакчалар пайдо бўлади. Буларга *синоптик пуфакчалар* дейилади. Бу ерда майда митохондрийлар ҳам кўп учрайди.

Ўсимталар ўртасидаги синапсда 200 А га тенг келадиган бўшлиқ бўлиб, унга *синапслараро ёриқ* дейилади. Унда специфик моддалар бўлиб, уларга *медиаторлар* дейилади. Уларнинг вазифаси таъсирнинг бир нейрондан иккинчи нейронга

ўтишини таъминлашдир. Медиаторлар, одатда, нерв учларидан ажралиб, синапс бўшлиғига ўтади. Нейронлар типига қараб медиаторлар ҳар хил бўлади. Худди шунингдек ишлаб чиқарадиган медиаторларига қараб, нейронлар ҳам ҳар хил бўлади:

1. *Холинергик синапс* (ацетилхолин ишлаб чиқаради).
2. *Адренергик синапс* (дофамин, норадреналин, яъни катехоллминлар ишлаб чиқаради).
3. *Сератонин - эргик синапс* (серотонин ишлаб чиқаради).
4. *Пептиэргик синапс* (пептид ва аминокислоталар ишлаб чиқаради).

Кейинги вақтларда булардан ташқари, бошқа медиаторлар ҳам борлиги аниқланди, масалан, гистамин, глицин шулар жумласидандир. Ҳар бир синапсларда пресинаптик ва постсинаптик қутблар бўлиб, пресинаптик қутбдаги мембраналарда юқорида кўрсатилган медиаторлар ишланиб чиқади. Постсинаптик мембрана эса ўзига хос оксил модда ишлаб чиқаради.

5. *Электротоник синапс*—бунда нерв ҳужайралари бир-бири билан зич бирикиб, ўртасида синаптик ёриқ деярли қолмайди.

26- § Нейросекретор ҳужайралар

Маълумки, нейросекретор ҳужайралар умуртқали ҳайвонлардан ташқари, умуртқасизларда ҳам учрайди. Нейросекретор ҳужайралар дейилишига сабаб ўзида мукопротеид ёки гликолипопротеид хоссасига эга бўлган секрет дончаларни тутган нейронлардан иборат бўлишидир. Эндиликда ана шундай секрет ишлаб чиқарувчи нейронлар *нейросекретор ҳужайралар* деб юритиладиган бўлди. Улар физиологик жиҳатдан нейронлар белгиларига эга бўлиши билан бирга без ҳужайралари хусусиятларини ҳам ўзида сақлаган бўлади. Бинобарин, ҳосил бўлган секретлар ҳужайра аксонлари бўйлаб оқиб келиб, охириги шохланган ерда ҳужайрадан чиқади. Бу ўринда шуни аниқ айтиш керакки, ҳужайра маҳсулотлари (секретлар) синапс ёриғига эмас, балки бевосита қонга ёки мия суюқлиғига ўтади. Цитоплазма қисмида секрет пуфакчалари ва дончалари бўлади. Умуртқали ҳайвонларда бундай нерв ҳужайралари бош миянинг гипоталамо-гипофизар қисмида учрайди ҳужайраларнинг секретини умуртқасиз ҳайвонларда метаморфоз ва хемотофор вазифаларини бажаради, яъни ҳужайраларнинг ташқи рангини белгилайди.

Гипоталамус соҳасидаги нейросекретор ҳужайралар маҳсулотининг химиявий таркибига кўра икки гуруҳга бўлинади:

- 1) пептидэргик ҳужайралар;
- 2) монаминэргик ҳужайралар.

Номидан кўриниб турибдики, биринчиси пептид гормонлар ишлаб чиқарса, иккинчиси монамин гормонлар—норадреналин, серотонин, дофамин ишлаб чиқаради.

Пептидэргик гормонлар ишлаб чиқарадиган нейросекретор ҳужайраларни ҳам ўз навбатида иккига бўлиш мумкин:

а) висцеротроп гормонлар ишлаб чиқарадиган ҳужайралар ва б) аденогипофизотроп гормонлар ишлаб чиқарадиган ҳужайралар. Булардан висцеротроп гормонлар висцерал органларга таъсир қилади. Бундай гормонларга: вазопрессинлар ва уларнинг гомологлари киради. Аденогипофизотроп гормонлар эса аденогипофизнинг безсимон ҳужайралари фаолиятини бошқариб туради. Булар

орасида аденогипофиз хужайраларининг без функцияларини кучайтириб турадиган либерин ёки аксинча сусайтирадиган статинлар ҳам бор.

Монаминэргик гормонлар ишлаб чиқарадиган нейросекретор хужайралар ўз нейрогормонларни асосан гипофиз орқа бўлагининг портал томир системасига чиқаради.

Шундай қилиб, сут эмизувчи ҳайвонларнинг гипоталамик нейросекретор системаси цитологик жиҳатдан ҳам, гистологик жиҳатдан ҳам ниҳоятда мураккаб дифференцияланган системадир. Улар нерв системаси билан ҳам, эндокрин системаси билан ҳам яқиндан боғлиқ фаолият кўрсатади.

27-§. Нейроғлиялар

Нейроғлиялар нерв тўқималаридаги ёрдамчи структура элементлари қаторига киради. Улар нерв тўқималарида таянч, чегаралаб туриш гомеостатик ҳимоя ва трофик вазифаларни бажаради. Организмнинг эмбрионал ривожланиши даврида нейроғлиялар эктодермадан ривожланади.

Нейроғлия иккига бўлинади: макроғлия–глиоцитлар ва микроғлия–глиал макрофаглар. Ўз навбатида макроғлиялар бир неча хилга бўлинади: эпендимоглия, астроцитглия, мультипотенциалглия ва олигодендроғлиялар.

Макроғлиялар (глиоцитлар)

1. **Астроцитглия (астроцитлар)** нерв тўқимасида кўп бўлади ва ўзига хос таянч вазифасини бажаради. Ўзи майда бўлишига қарамай, талайгина ўсимта чиқаради. Улар асосан икки хил: протоплазматик (плазматик) ва толали (фиброз) астроцитлар бўлади.

Протоплазматик (плазматик) астроцитлар асосан марказий нерв системасининг кулранг моддаси таркибида бўлади. Ҳужайра танаси юмалоқ ёки овал бўлиб, цитоплазмасида хроматин моддаси сийрак бўлган ядро жойлашган. Астроцит танасидан ҳар томонга кўплаб йўғон, бўйига калта ўсимталар чиқади. Цитоплазмаси бошқа хужайраларникига нисбатан тиниқ фибриллалари кам. Электрон микроскоп ёрдамида текширишлар цитоплазмасида протофибриллалар тутамлари борлигини кўрсатди. Унда донатор эндоплазматик тўр ҳам ривожланган, лекин митохондрий нисбатан кам. Ҳужайра киритмаларидан гликоген топилган. Протоплазматик астроцитлар асосан чегаралаб туриш ва трофик вазифаларни бажаради.

Толали (фиброз) астроцитлар асосан марказий нерв системасининг оқ моддаси таркибида учрайди. Ўзидан узун ва калта ўсимталар чиқариб, тўрсимон тузилишга ўхшаб туради. Узун ўсимталарнинг учи бир оз кенгайиб капилляр томирларга, калта ўсимталари эса бош миyanинг юмшоқ пардасига бориб туташади, шу ерда у хужайра мембранаси билан чегаралаб туриш вазифасини ўтайди. Цитоплазмаси таркибида кўплаб аргирофил толачалар бор. Электрон микроскопда текшириб, унда протофибрилла тутамлари билан микронайчалар борлиги аниқланди. Эндоплазматик тўр деярли учрамайди, митохондрий ҳам кам учрайди. Умуман унда хужайра органоидлари кам ривожланган бўлади.

2. **Эпендимоглия (эпендимоцитлар)** кубсимон, бир катор жойлашган хужайралардир. Асосан орқа мия канали ва бош мия каналчаларининг ички юзасини худди эпителий тўқимасига ўхшаб қоплаб туради. Ҳужайранинг апикал қисмида майда киприкчалар бўлиб, улар муттасил тебраниб туради ва шу билан орқа ҳамда бош мия бўшлиғидаги суюқликларни силжитиб туради. Унинг базал қисмидан ҳам

бир нечта узун ўсимта чиқиб, миянинг оқ ва кулранг қисмларидаги нерв хужайраларининг ўсимталари билан туташади. Баъзи хужайралар таркибида секретор пуфакчалар топилган, улар секретини орқа мия суюқлигига чиқариб беради. Хужайранинг цитоплазмаси марказида жойлашган ядро атрофида йирик митохондрийлар, ёш томчилари ва пигмент доначалари учрайди.

3. Олигодендроглия (олигодендроцитлар) бошқа глия хужайраларига нисбатан кўп учрайди. Марказий нерв ва периферик нерв системасида нерв хужайралари билан ўсимталарининг устини қоплаб туради. Бундан ташқари, улар нерв учларида ҳам бўлиб, импульсларни қабул қилиш ва узатишда актив иштирок этади.

Олигодендроглияларни электрон микроскопда ўрганиш шуни кўрсатдики, уларнинг тузилиши нерв хужайралари тузилишига ўхшасада, лекин таркибида нейрофиламентлар йўқ экан. Хужайра танаси юмалоқ, ундан бир нечта калта ўсимталар чиқади. Олигодендроцитлар нерв ва хужайра толалари устини худди Шванн хужайраларига (леммоцитларга) ўхшаб ўраб туришда иштирок этади. Нерв хужайраларининг регенерацияси ва дегенерацияси жараёнида иштирок этади. Маълум бўлишича, бу глия хужайралари кон томирлар билан бевосита алоқада бўлиб озик моддаларни қайта ишлаб нерв хужайраларига узатади.

4. Мультипотенциал глия майда хужайра бўлиб, ўзидан талайгина ўсимталар чиқаради. Унинг бошқа глия хужайраларидан фарқи шундаки, бу хужайра юксак даражада табақаланиш ва ўта кўпайиш хусусиятига эга. Айрим вақтларда у астроцит ва олигодендроцит хужайраларига айланади. Бундай ҳолларда уларнинг цитоплазмаси қисмида шу хужайраларга хос микронайчалар, гликоген, нейтрофиламентлар, микроструктура элементлари пайдо бўлади. Баъзан эса мультипотенциал глия макрофагларга ҳам айлана олади. Гистохимиявий усул билан текширишлар уларда нордон фосфат актив бўлишини, лизосомалар кўп эканлигини кўрсатади.

Бу ўринда шуни айтиб ўтиш керакки, мультипотенциал хужайра катта организмда кам табақаланадиган нейроглия хужайралари қаторига киради. Улар нерв тўқимада регенерация ҳамда ҳимоя вазифаларини бажаришда иштирок этади.

Микроглиялар (глиал макрофаглар). Организмнинг эмбрионал ривожланиши даврида мезенхима хужайраларидан ҳосил бўлади. Улар нерв тўқимаси таркибида кўп тарқалган бўлиб, кон томирлар атрофида фагоцитоз вазифасини бажаради. Кўпгина ўсимталари ёрдамида кўчиб юриш хусусиятига эга, ядроси юмалоқ, хроматин моддаси кўп. Кўчиб юрганида хужайра шакли ўзгаради.

Нерв тўқималарининг ривожланиши ва регенерацияси

Нерв тўқималарининг ривожланиши. Нерв тўқималари организмнинг эмбрионал ривожланиши даврида эктодермадан ҳосил бўлади, яъни дастлабки даврда эктодерманинг дорзал қисмида кам табақаланган, кўпайиш хусусиятига эга хужайралардан нерв пластинкалари ҳосил бўлади. Нерв пластинкаларининг четлари аста-секин йўғонлашиб бориб нерв найчасига айланади. Цилиндр шаклидаги хужайралар кўпайиши натижасида нерв найчаси қалинлашиб уч қаватга бўлинади: ички–эпендима қавати, ўрта–мантия қавати (ёки ёпқич қават), ташқи–чекка вуаль қавати. Бу қават асосан олдинги қават хужайраларининг ўсимталаридан таркиб топади. Иккинчи ва учинчи қаватлар биринчи қаватини ташкил этувчи хужайраларнинг кўпайиши ва бошқа жойга кўчиши натижасида ҳосил бўлади. Бу

қават хужайраларида нейробласт, спонгиобласт хужайралари ва нейробласт ўсимталари пайдо бўлади.

Нейронлар ҳосил бўлишида дастлаб нерв системасининг ўзаги деб аталмиш нейробластлар ҳосил бўлади. Нейробластларнинг ўсимталари эса бир томонга йўналиб (ўсиб) марказий нерв системаси билан периферик нерв системаси ўртасида импульс ўтказувчи «йўл» га айланади. Нейроглия хужайралари пайдо бўлишида эса олдин спонгиобластлардан эпендима хужайралари, сўнг олигодендроцитлар ҳосил бўлади. Олигодендроцитлар бўлса, нерв найчаси ташқарисига чиқувчи аксоллар тутамига қўшилади, Кейин яланғоч қолган аксонлар аста-секин нерв толаларига айланади ва ҳоказо.

Нерв тўқималарининг регенерацияси. Нерв тўқималари регенерацияси ҳақида шуни айтиш мумкинки, масалан, нерв толаси шикастланса, шикастланган жойидан буёғи дегенерацияга учрайди, яъни ажраб қолган ўсимта кесиги йўғонлашиб ва ингичкалашиб 2–5 кун деганда ёрилиб бўлакчаларга бўлиниб кетади. Кейинчалик кўп ўтмай, бу бўлакчалар мультипотенциал глиалар, лейкоцитлар ва астроцитлар иштирокида фагоцитоз қилинади ва сўрилиб кетади. Қават-қават бўлиб турган миелин қолдиқларини эса юқоридаги хужайралар қамраб олади. Натижада улар цитоплазмасида кўплаб қаватма-қават миелинли таначалар пайдо бўлади. Нейроннинг шикастланган жойидан буёғидаги кесик ўсимта емирилаётганда мультипотенциал глиал хужайралар билан астроцитлар нобуд бўлмайди, аксинча, зўр бериб митотик бўлина бошлайди. Нерв толаларининг қолдиғини ҳазм қилиб бўлгач, узун тасма ҳосил қилади. Нарироқ бориб эса мана шу лемфоцит тасмаларидан ўсимталар чиқади, улардан эса кейинчалик нейрон танаси билан боғланадиган оралик ўсимталар ҳосил бўлади. Шикастланган нерв толаси ўрнида шу усулда янги толалар ҳосил бўлади. Аммо марказий нерв системасининг шикастланган жойида бундай митотик бўлиниш юз бермайди.

Демак унда регенерация жараёни бормаган. Нерв тўқимасининг хужайравий регенерацияси бўлмаслиги, хужайра ички регенерациясининг бўлиши унинг вазифасига боғлиқдир. Чунончи, бош мия пўстлоғининг ёки орқа мианинг вазифаси атрофдаги ва ҳатто узоқда жойлашган турли хил органлардаги нейронлар ва бошқа тўқима хужайралари билан муттасил боғлиқдир. Чунки уларда нейрон танасини томирлар, мускуллар, безлар ва бошқа аъзолар билан туташтириб турувчи минглаб ўсимталар борки, шу ўсимталар ёрдамида бош мия ҳам, орқа мия ҳам «хабардор» бўлиб туради. Борди-ю, хужайралар бўлиниши йўли билан регенерация бўладиган бўлса, мазкур боғланишлар бузилиб кетган бўлур эди. Хужайра ичида регенерация бўлганда эса нейронларнинг боғланиши бузилмай қолади, хужайра ичидаги элементлар эса янгиланади ва ҳоказо. Нерв тўқималарининг бундай регенерацияси аниқлангач шу вақтгача фанда нерв хужайралари кўпаймайди, ҳайвонлар эмбрионида қанча нейрон бўлса, шунча нейрон билан яшаб ўтади, деган назарияга чек қўйилди. Янги туғилган ҳайвон боласининг овқат ҳазм қилиш системасидаги нейронлар сонига қараганда вояга етган ҳайвонлар овқат ҳазм қилиш системасидаги нейронлар сони анча ортиқ бўлиши ҳозир фанга маълум. Бу икки йўл билан: кам табақаланган нейроглиал элементларнинг яшаш мобайнида (туғилгандан кейин) нейронларга айланиши орқали ва табақаланиб бўлган нерв хужайраларининг ички митотик бўлиниши орқали юзага келади. Ҳайвонларнинг бирор органи (масалан,

оёқлари)нинг нерви шикастланишидан ҳаракатдан қолса ёки сезгисини йўқотса ва вақт ўтиши билан бу ҳолат тикланиши мана шу нерв хужайралари регенерацияси туфайли содир бўлади. Бунини юқорида нерв толаси шикастлангандаги дегенерация ва регенерация ҳодисаси мисолида кўриб ўтдик.

Шундай қилиб, гистология ҳайвонлар (одамлар) тўқималари тузилишини ўрганар экан, биологиянинг бир тармоғи сифатида уни тўлдириб туради, унга асос бўлади, пойдевор вазифасини ўтайди. Тўқималарнинг нормал патологик ҳолатлардаги тузилишини ёки ўзгаришини билиш билангина уларнинг функцияси хусусида аниқ ва тўғри ҳулоса чиқариш мумкин. Бинобарин, тўқималарнинг микроскопик ультрамикроскопик ва молекуляр тузилишини ўрганиш, тадқиқ қилиш ва ниҳоят уларни функциялари билан боғлаш ҳозирги замон гистологиясининг энг муҳим вазифасидир. Шунда биологияда организмларнинг функционал қонуниятларини яна ҳам чуқурроқ тадқиқ қилиш ишига ҳисса қўшилган бўлади. Чунки тўқималарнинг тузилиши билан функцияси бир-бирига ҳамма вақт боғланган. Бирини билмаслик тушунмаслик иккинчисини рад этиш демакдир. Демак тўқималарнинг гистологик тузилишини билиш билан уларнинг физиологик жиҳатларини ҳам билиш мумкин бўлади.

Дарсликни ёзишда ана шуларга эътибор берилади. Бундан ташқари, дарсликда ҳайвон организми тўқималарининг ривожланиши, эволюцион ривожланишининг қиёсий структуралари, онтогенез ва филогенез ҳақида маълумотлар берилади. Эпителий тўқимаси билан ички муҳит тўқималарига, мускул тўқималари билан нерв тўқималарига катта ўрин бериладики, бу гистология фани бўйича тузилган дастурга мос келади.