რუსუდან რუხაძე

ჰისტოლოგია

სახელმძღვანელო თბილისის სახელმწიფო სამედიცინო უნივერსიტეტის
სტუდენტებისათვის

-68-

თბილისის სახელმწიფო სამედიცინო უნივერსიტეტის გამომცემლობა
2009

დამტკიცებულია სახელმძღვანელოდ თსსუ აკადემიური საბჭოს მიერ
თბილისის სახელმწიფო სამედიცინო უნივერსიტეტის
სტუდენტებისათვის

რეცენზენტები:

თ.დეკანოსიძე, საქ. მეცნ. აკადემიის წევრ-კორესპონდენტი,
მეცნ. დამსახურებული მოღვაწე, მედ. მეცნ. დოქტორი
პროფესორი

ვ.ყიფშიანი, მედ. მეცნ. დოქტორი, პროფესორი

ISBN 978-9941-0-1289-1

© რუსუდან რუხაძე, 2009

სარჩევი

თავი 1
ჰისტოლოგიური კვლევის მეთოდები 6
სინათლის მიკროსკოპი 8

ელექტრონული მიკროსკოპი 9
მასკანირებელი ელექტრონული მიკროსკოპი 10
აუტორადიოგრაფია 11
ცოცხალი უჯრედებისა და
ქსოვილების შესწავლა 11
უჯრედული კომპონენტების ფრაქციებად დაყოფა 12
ჰისტოქიმია და ციტოქიმია 12
იმუნიციტოქიმია 14

თავი 2
უჯრედი 16
პლაზმური მემბრანა 16
ციტოპლაზმა 22
მიტოქონდრია 22
რიბოსომა 24
ენდოპლაზმური ბადე 25
გოლჯის აპარატი (გოლჯის კომპლექსი) 30
ლიზოსომები 32
პეროქსისომები 34
პროტეასომები 35
ციტოჩონჩხი 35
შუალედური ფილამენტები 44
უჯრედული ტრანსპორტი 46
აქვაფორინები 47
ციტოპლაზმური ჩანართები 56
ბირთვი 56
უჯრედის გაყოფა 61

თავი 3
ადამიანის ემბრიოლოგიის საფუძვლები 65
გამეტოგენეზი 65
სპერმატოგენეზი 68
ოოგენეზი 70
განაყოფიერება 74
ზიგოტის დაყოფა. 77
ბლასტოცისტას წარმოქმნა 77
ემბრიონული განვითარების მეორე კვირა 79
ემბრიონული განვითარების
მესამე კვირა 85
გულ-სისხლძარღვთა სისტემის
განვითარების დასაწყისი 92
ემბრიონული განვითარების
მეოთხე კვირა 94
ემბრიონული განვითარების
V — VIII კვირა 102

თავი 4
უჯრედთა ინტეგრაცია ქსოვილებში 105

თავი 5
ეპითელური ქსოვილი 114
უჯრედშორისი კავშირები 118
ეპითელური ქსოვილის ტიპები 122
ჯირკვლოვანი ეპითელიუმი 124

თავი 6
შემაერთებელი ქსოვილი 130
შემაერთებელი ქსოვილის ტიპები 145
შემაერთებელი ქსოვილის
ჰისტოფიზიოლოგია 146

თავი 7
ცხიმოვანი ქსოვილი 147

თავი 8
ხრტილოვანი ქსოვილი 153

თავი 9
ძვლოვანი ქსოვილი 158
პერიოსტეუმი და ენდოსტეუმი 160
ძვლის ტიპები 160
ტლანქბოჭკოვანი ძვლოვანი ქსოვილი 161
ფირფიტოვანი ძვლოვანი ქსოვილი 161
ძვლის ჰისტოგენეზი 162
პირდაპირი ოსტეოგენეზი 163

თავი 10
კუნთოვანი ქსოვილი 167
ჩონჩხის განივზოლიანი
კუნთოვანი ქსოვილი 167
გულის კუნთოვანი ქსოვილი 180
გლუვი კუნთოვანი ქსოვილი 184
კუნთოვანი ქსოვილის რეგენერაცია 186

თავი 11
ნერვული ქსოვილი 188
დენდრიტები და აქსონები 190
სინაფსური კავშირები 193
გლიური უჯრედები 197
ნერვული ბოჭკოები 199

თავი 12
ნერვული სისტემა 202
ცენტრალური ნერვული სისტემა 202
პერიფერიული ნერვული სისტემა 209
ნერვული სისტემის განვითარება 212

თავი 13
გულ-სისხლძარღვთა სისტემა 234
სისხლძარღვების ორგანიზაციის
ძირითადი გეგმა 234
არტერიები 235

კაპილარები 237
ვენები 243
კაროტიდული სხეულები 245
კაროტიდული სინუსები 246
ლიმფურ ძარღვთა სისტემა 246
გული 248

თავი 14
სისხლი 250

თავი 15
ჰემოპოეზი — სისხლის წარმოქმნა 267
ძვლის ტვინი 268

თავი 16
იმუნური სისტემა
და ლიმფოიდური ორგანოები 274
თიმუსი 282
ლიმფური კვანძი 285
ელენთა 288
თავისუფალი ლიმფოიდური ქსოვილი 292

თავი 17
ენდოკრინული სისტემა 294
ჰიპოფიზი 294
ეპიფიზი 300
ფარისებრი ჯირკვალი 302
ფარისებრახლო ჯირკვალი 305
თირკმელზედა ჯირკვალი 307
დიფუზური
ნეირო-ენდოკრინული სისტემა 312

თავი 18
საჭმლის მომნელებელი სისტემა 313
პირის ღრუ 315
ენა 315
ხახა 317
კბილი 318
სანერწყვე ჯირკვლები 325
საყლაპავი 328
კუჭი 328
წვრილი ნაწლავი 333
მსხვილი ნაწლავი 338
ჭიაყელა დანამატი 339
საჭმლის მომნელებელ ტრაქტთან
დაკავშირებული ჯირკვლები 339
კუჭუკანა ჯირკვალი 339
ღვიძლი 343
ნაღვლის ბუშტი 348

თავი 19
გამომყოფი სისტემა 349
თირკმელი 349
შარდის გამომტანი გზები 361
შარდის ბუშტი 361
შარდსადენი 362

თავი 20
სასუნთქი სისტემა 363
პლევრა 374

თავი 21
კანი 375
თმა 382
ფრჩხილები 382
კანის ჯირკვლები 384

თავი 22
მამაკაცის სასქესო სისტემა 386
სათესლე 386
მამაკაცის სასქესო სისტემის
დამატებითი ჯირკვლები 393

თავი 23
ქალის სასქესო სისტემა 395
საკვერცხე 395
საშვილოსნოს ლულა 402
საშვილოსნო 403
სარძევე ჯირკვლები 407

თავი 24
გრძნობათა ორგანოები 408
მხედველობის ორგანო 413
ბროლი 416
ბადურა 417
თვალის დამხმარე აპარატი 421
ქუთუთოები 421
საცრემლე აპარატი 421
ყური
(კარიბჭე — ლოკოკინას აპარატი) 421
ლიტერატურა 429

შესავალი

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

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

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

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

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

თავი 1

ჰისტოლოგიური კვლევის მეთოდები

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

ქსოვილების მომზადება მიკროსკოპული შესწავლისათვის. ყველაზე ხშირად ქსოვილების შესწავლისათვის ანათლების მეთოდი გამოიყენება. სინათლის მიკროსკოპში ქსოვილების შესწავლა ბუნებრივი ან ხელოვნური განათების გამოყენებით ხდება. ორგანოებისა და ქსოვილების უმეტესობა იმდენად სქელია, რომ მათში სინათლის სხივი ვერ აღწევს, ამიტომ მიკროსკოპული გამოკვლევის ერთერთი მთავარი პირობა თხელი, სინათლის გამტარი ანათლების დამზადებაა. აქვე უნდა აღინიშნოს, რომ ცხოველურ ორგანიზმებში არსებობს თხელი წარმონაქმნები (მეზენტერიუმი, თავის ტვინის ქსელისებრი გარსი), რომლებიც სინათლეს თავისუფლად ატარებს და წინასწარ დაჭრას არ საჭიროებს. მრავალჯერადი ხმარების ჰისტოლოგიური პრეპარატების დამზადება მთელი რიგი თანმიმდევრული პროცესების ერთობლიობაა, რომლის შედეგად ფიქსირებული და შეღებილი პრეპარატი სასაგნე მინაზე თავსდება და მიკროსკოპული გამოკვლევისათვის მზად არის. პრეპარტის მომზადება ძალიან ნატიფი პროცესია და შესაბამისი ქიმიური ნივთიერებების ძალიან ზუსტ გამოყენებას მოითხოვს. პრეპარატი ისე უნდა დამზადდეს, რომ შესასწავლ ორგანოებსა და ქსოვილებს სიცოცხლისდროინდელი სტრუქტურა და მოლეკულური შემადგენლობა მაქსიმალურად ჰქონდეთ შენარჩუნებული.

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

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

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

როგორც უკვე აღინიშნა, მიკროსკოპული კვლევისათვის აუცილებელია თხელი საკვლევი ობიექტის არსებობა, რომელიც სინათლის სხივს (სინათლის მიკროსკოპში) ან ელექტრონების ნაკადს (ელექტრონულ მიკროსკოპში) იოლად გაატარებს. ამ მიზნით საკვლევი მასალისაგან თხელი ანათლები უნდა დამზადდეს. ქსოვილებისა და ორგანოების თხელი ანათლების დამზადებისათვის კი, თავის მხრივ, მათი გასამყარებლი ნივთიერებებით გაჟღენთვაა საჭირო, რათა დაჭრისათვის აუცილებელი მყარი კონსისტენცია იქნეს მიღებული. პროცესს, რომლის მეშვეობითაც საკვლევ ობიექტს დაჭრისათვის საჭირო მყარი კონსისტენცია ეძლევა, ***ჩაყალიბება*** ეწოდება. ჩაყალიბებას წინ მასალის გაუწყლოება და გამჭვირვალება უსწრებს. წყლის წართმევა (დეჰიდრატაცია) საკვლევი მასალის აღმავალი კონცენტრაციის სპირტებში თანმიმდევრული მოთავსებით ხდება (როგორც წესი 70%-დან 100%-მდე). შემდგომში სპირტი რომელიმე გამხსნელით ჩანაცვლდება (ქლოროფორმი, ქსილოლი). გამხსნელით მასალის გაჟღენთვას მისი გამჭვირვალება ახლავს თან. ამ პროცედურის შემდეგ მასალა თავსდება გასამყარებელ ნივთიერებაში (პლასტიკურ რეზინში ოთახის ტემპერატურაზე ან გამდნარ პარაფინში, ჩვეულებრივ, 58-60 C° –ზე). მაღალ ტემპერატურაზე გამხსნელი ორთქლდება, ხოლო მის ადგილს გასამყარებელი ნივთიერება იკავებს. პლასტიკურ რეზინებში ჩაყალიბებისას საკვლევი მასალის გაუწყლოება და გამჭვირვალება სპეციალური პლასტიკური გამხსნელებით ხდება. შემდგომში ეს გამხსნელები პლასტიკური რეზინებით ჩანაცვლდება. პლასტიკური რეზინების გამოყენება თავიდან აგვაცილებს მაღალი ტემპერატურის მოქმედებით ქსოვილების შეჭმუხვნას, რასაც პარაფინში ჩაყალიბებისას ამა-თუ იმ ხარისხით ყოველთვის აქვს ადგილი. პარაფინის ან სხვა გასამყარებელი ნივთიერების პატარა ბლოკები, მათში მოთავსებული საკვლევი ობიექტით დასაჭრელად მზად არის. ხელსაწყოს, რომლის მეშვეობითაც თხელი ანათლების მიღება ხდება, ***მიკროტომი*** ეწოდება. მასალა ფოლადის ან მინის დანებით იჭრება. 1-დან 10 მკმ სისქის ანათლები თავსდება თბილ წყალში, საიდანაც ისინი სასაგნე მინებზე გადაადგმ. მასალის დამუშავება სპირტებსა და გამხსნელებში ლიპიდების გახსნას იწვევს, რაც არცთუ ისე სასურველი ეფექტია, როდესაც ამ ორგანული ნივთიერებების შეწავლაა საჭირო. გამოსავალს ასეთ შემთხვევებში მასალის გაყინვით გამყარება იძლევა, ხოლო ანათლების დასამზადებლად ***გამყინავი მიკროტომი,*** ან მისი გაუმჯობესებული ნაირსახეობა ***კრიოსტატი (ბერძნ. kryos, სიცივე + statos, შენარჩუნება)*** გამოიყენება. გაყინვის მეთოდი

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

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

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

სინათლის მიკროსკოპი

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

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

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

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

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

ელექტრონული მიკროსკოპი

არჩევენ ორი სახის — ტრანსმისიულ და მასკანირებელ – ელექტრონულ მიკროსკოპს, რომელთა მოქმედება ქსოვილოვანი კომპონენტებისა და ელექტრონების ურთიერთობაზეა დამყარებული.

ელექტრონული მიკროსკოპის მუშაობის

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

ელექტრონული მიკროსკოპისათვის ბევრად უფრო თხელი ანათლებია (0,02-0,1 მკმ) საჭირო, ვიდრე სინათლის მიკროსკოპისათვის, ამიტომ მასალის ჩაყალიბება ძალიან მყარ, ორგანულ ფისებში ხდება. მიღებული ბლოკები იმდენად მყარია, რომ მათი დაჭრა მხოლოდ სპეციალური მინის ან ალმასის დანებით არის შესაძლებელი. ხელსაწყოს, რომლითაც ულტრათხელი ანათლების მიღება ხდება, ულტრატომი ეწოდება. ვინაიდან ელექტრონების ნაკადი მინაში ვერ ატანს, ულტრათხელი ანათლები მცირე ზომის მეტალის ბადეზე თავსდება. მიკროსკოპში იმ ანათლების შესწავლა ხდება, რომლებიც ბადის თავისუფალ სივრცეებს გადაფარავენ.

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

მასკანირებელი ელექტრონული მიკროსკოპი

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

ქიმიის, ფიზიოლოგიის, იმუნოლოგიისა და

პათოლოგიის მნიშვნელოვანმა განვითარებამ და მათ შორის მჭიდრო ურთიერთკავშირმა კვლევის ისეთი მეთოდების განვითარება გაანაპირობა, როგორიცაა ჰისტოქიმია, ჰისტოფიზიოლოგია, იმუნოჰისტოქიმია და ჰისტოპათოლოგია. მათი მეშვეობით მიღებული ინფორმაცია ქსოვილთა ბიოლოგიის საფუძვლიანი შესწავლის თვალსაზრისით მეტად მნიშვნელოვანია. ასე რომ, აღნიშნულ თავში საუბარი კვლევის ამ მეთოდებზეც იქნება.

აუტორადიოგრაფია

აუტორადიოგრაფია კვლევის მეთოდია, რომელიც ქსოვილებში რადიაქტიური ნივთიერებების გამოვლენის საშუალებას იძლევა. ამ მიზნით გამოიყენება სპეციალური ემულსიები, რომელთა შემადგენლობაში მყოფი ვერცხლის ბრომიდის კრისტალები რადიაქტიურობის მიკროდეტექტორებია. აღნიშნული მეთოდით კვლევისას ექსპერიმენტულ ცხოველებში წინასწარ შეჰყავთ რადიაქტიური ნივთიერება. შემდგომში საკვლევად აღებული ქსოვილის ანათლები ფოტოგრაფიული ემულსიით იფარება და სპეციალური, შუქგაუმტარი ყუთით მაცივარში ინახება. გარკვეული დროის შემდეგ სლაიდებს ფოტოგრაფიული წესით ამუშავებენ და იკვლევენ მიკროსკოპის ქვეშ. ემულსიაში მყოფი ვერცხლის ბრომიდის კრისტალები რადიაციის მოქმედებით ვერცხლის პატარა შავი მარცვლების სახით გამოკრისტალდება საკვლევი ქსოვილის ზედაპირზე, რაც ქსოვილოვან სტრუქტურებში ამ გრანულების მახლობელ ადგილებში რადიაქტიურობის არსებობის მაჩვენებელია. ამ მეთოდის გამოყენება შესაძლებელია, როგორც სინათლის, ისე ელექტრონულმიკროსკოპული კვლევისას. რადიაქტიური ნივთიერებების ლოკალიზაციის დადგენა ქსოვილებში მიმდინარე პროცესების თანმიმდევრული შესწავლის საშუალებას იძლევა. მაგალითად, მონიშნული ამინომჟავას შეყვანა ცილის მასინთეზებელ უჯრედში კონკრეტული ცილის სინთეზის პროცესის ეტაპების თანმიმდევრული შესწავლის საშუალებას იძლევა. ამასთან ერთად, პროცესის ინტენსივობა წარმოქმნილი გრანულების რაოდენობის პირდაპირპროპორციულია.

ცოცხალი უჯრედებისა და ქსოვილების შესწავლა

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

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

ქსოვილთა კულტურის მეთოდი როგორც ნორმული, ისე სიმსივნური უჯრედების მე-

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

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

უჯრედული კომპონენტების ფრაქციებად დაყოფა

უჯრედის ფრაქციებად დაყოფა ფიზიკური პროცესია, რომლის დროსაც ორგანელებსა და უჯრედების სხვა კომპონენტებს ცენტრიფუგის მეშვეობით ანცალკევებენ. ორგანელების ცალკე ჯგუფებად გამოყოფას მათი სედიმენტაციის განსხვავებული კოეფიციენტის არსებობა უდევს საფუძვლად, რაც თავის მხრივ, მათი ზომის, ფორმის, სიმკვრივის თავისებურებებითა და გარემოს სიბლანტის ხარისხით არის განპირობებული. დიფერენციული ცენტრიფუგირებით ორგანელების იზოლაცია in vitro მათი ფუნქციისა და ქიმიური შემადგენლობის შესწავლის საშუალებას იძლევა.

ცენტრიფუგირებისათვის უჯრედების მომზადების პროცესში მათი მთლიანობის დარღვევაა აუცილებელი. ამ პროცესს **ჰომოგენიზაცია** ეწოდება. ჰომოგენიზაციით მიღებული უჯრედული სუსპენზიის ცენტრიფუგირებით ვიღებთ სუფთა ფრაქციებს, რომლებიც უჯრედის სხვადასხვა კომპონენტებს (ბირთვი, ბირთვაკები, მიტოქონდრიები, მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადე, რიბოსომები, სეკრეციული გრანულები, პიგმენტური გრანულები და ა.შ.) შეიცავს. შემდგომში მათი შესწავლა, როგორც ბიოქიმიური, ისე ელექტრონულ-მიკროსკოპული მეთოდებით არის შესაძლებელი.

ჰისტოქიმია და ციტოქიმია

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

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

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

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

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

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

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

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

იმუნოციტოქიმია

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

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

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

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

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

იმუნოციტოქიმიის ერთერთ თანამედროვე და ძალიან მნიშვნელოვან მეთოდს ***ლექტინების მეთოდი*** წარმოადგენს. ლექტინები მცენარეებიდან მიღებული ცილებია, რომლებიც უჯრედის გარსის ნახშირწყლებს (გლიკოპროტეინებს, გლიკოლიპიდებსა და პროტეოგლიკანებს) მაღალი აფინურობით (ინგლ. affinity – ბმის სიმტკიცე) უკავშირდება. სხვადასხვა ლექტინი სპეციფიური თანმიმდევრობის მქონე ნახშირწყლოვან ნაშთებს უკავშირდება და მემბრანული მოლეკულების იდენტიფიკაციის საშუალებას იძლევა. ლექტინები, როგორც წესი, პეროქსიდაზათი მოინიშნება, რაც შემდგომში, შესაბამისი ჰისტოქიმიური მეთოდით, მათი გამოვლენის საშუალებას იძლევა.

უჯრედი

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

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

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

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

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

პლაზმური მემბრანა

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



სურ. 2-1. პლაზმური მემბრანის ელექტრონოგრამა.

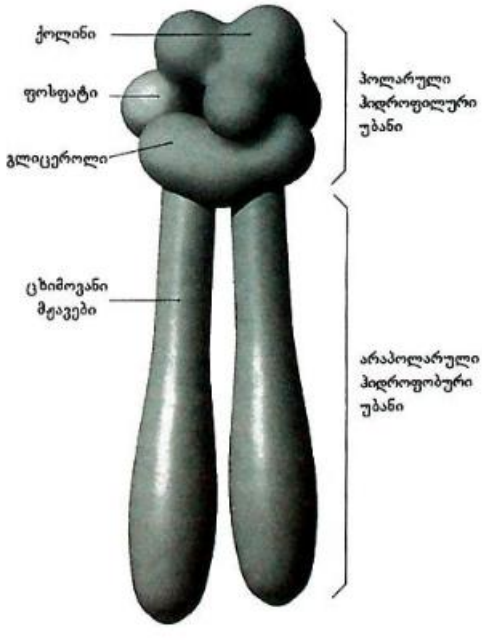
განირჩევა ორი მუქი შრე და მათ შორის ერთი ნათელი შრე. მემბრანის ზემოთ ნახშირწყლოვანი სქელი ფენაა, რომელსაც გლიკოკალიქსი ეწოდება.

უჯრედი, რომელიც ჩაკეტილ ბიოლოგიურ სისტემას წარმოადგენს, ბუნებრივია, გამოიჯნავი გარსის არსებობით ხასიათდება. უჯრედის გარსი უჯრედშიგა და უჯრედგარე კომპარტმენტებს ერთმანეთისაგან გამოყოფს და უჯრედშიგა გარემოს მუდმივობის შენარჩუნებას უზრუნველყოფს. პლაზმური მემბრანის ორივე ზედაპირი ეხება თხიერ გარემოს (ერთი მხრივ ციტოპლაზმა, მეორე მხრივ სისხლი, ლიმფა ან ქსოვილოვანი სითხე), რომელიც ორგანიზმში ბიოქიმიური პროცესების ნორმალური მიმდინარეობის აუცილებელ პირობას წარმოადგენს. ამდენად, უჯრედის მთლიანობის შენარჩუნების თვალსაზრისით, უჯრედსა და უჯრედშორის მატრიქსს შორის წყალგაუმტარი გამმიჯნავი სტრუქტურის არსებობის აუცილებლობა დგება. ასეთ გამმიჯნავ სტრუქტურას ლიპიდური მემბრანა წარმოადგენს.

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

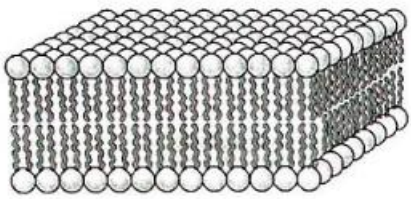
მემბრანის ლიპიდურ კომპონენტებს შორის უმეტეს შემთხვევაში ფოსფოლიპიდები ჭარბობს. ფოსფოლიპიდები ამფიპათიური მოლეკულებია, ე.ი. მათ ჰიდროფილური და ჰიდროფობური ნაწილები გააჩნიათ.

თითოეული ფოსფოლიპიდის მოლეკულა ***ცხიმოვანი მჟავას ორი გრძელი ჯაჭვისა (კუდი)*** და ***ფოსფოლიპიდური თავისაგან*** შედგება (სურ. 2-2).



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

ფოსფატური ჯგუფის შემცველი ნაწილი მოლეკულის ჰიდროფილურ (წყალში ხსნად) ნაწილს ქმნის, ხოლო ცხიმოვანი მჟავები ჰიდროფობურია (წყალში უხსნადია). მემბრანული ლიპიდების მეორე მნიშვნელოვან კლასს ქოლესტერინი და მისი წარმონაქმნები ეკუთვნის. ქოლესტერინი ასევე ამფიპათიურია, ვინაიდან მის ჰიდროქსილურ ჯგუფს წყალთან ურთიერთქმედება შეუძლია. ქოლესტერინი ცხოველური უჯრედების პლაზმურ მემბრანაში საკმაოდ დიდი რაოდენობით გვხვდება. ფოსფოლიპიდის მოლეკულების ჰიდროფილური (პოლარული) ბოლოები ერთმანეთს განიზიდავს, რის გამოც მემბრანაში ფოსფოლიპიდის მოლეკულები თავისთავად ორ შრეს ქმნის



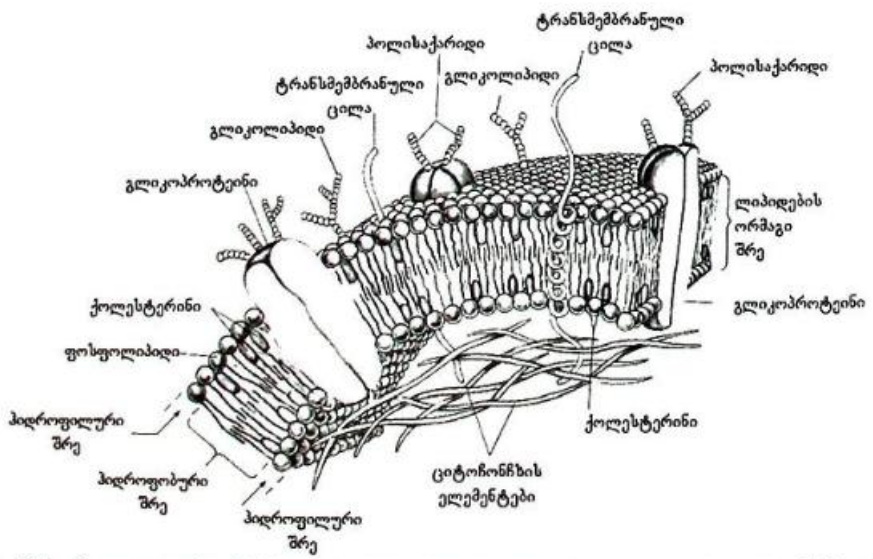
სურ. 2-3. ფოსფოლიპიდების ორმაგი შრე. ფოსფოლიპიდის მოლეკულები ქმნიან ორ შრეს, რომელშიც მათი ჰიდროფობური ბოლოები ერთმანეთის – პირისპირ, ჰიდროფილური ბოლოები კი გარეთა ზედაპირებისაკენ არის მიქცეული.

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

შესაბამისად, უჯრედულ მემბრანებს ორი ზედაპირი აქვს, **შიგნითა,** რომელიც მემბრანული კომპარტმენტის შიგთავსისკენ არის მიქცეული და **გარეთა,** რომელიც ირგვლივ მდებარე გარემოს ეხება. ლიპიდურ ორმაგ შრეში ფოსფოლიპიდების არაპოლარული, ჰიდროფობური ნაწილები ერთმანეთისკენ არის მიქცეული, ჰიდროფილური, პოლარული ბოლოები კი – მემბრანის გარეთა ზედაპირებისაკენ. ამ ორმაგი შრის ცენტრალურ ნაწილში ცხიმოვანი მჟავები ქმნის ჰიდროფობურ ფენას, რომლის სისქე უმეტეს მემბრანებში 3-4 ნმ-ს აღწევს. ***ამრიგად, ყოველი მემბრანის ცენტრალურ ნაწილში მდებარეობს ჰიდროფობური ზონა, რომელიც მემბრანის შერჩევითი განვლადობის სტრუქტურულ საფუძველს წარმოადგენს.***

როგორც ზემოთ იყო აღნიშნული, ელექტრონოგრამაზე მემბრანას სამშრიანი შესახედაობა აქვს. მემბრანის სამშრიანი გამოსახულება იმით არის გამოწვეული, რომ ოსმიუმის ხსნარი ჰიდროფობურ ცენტრალურ ნაწილში ვერ ჩერდება და ჰიდროფილურ ბოლოებზე გადანაწილდება.

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



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

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

ინტეგრალური ცილების ტრანსმემბრანული ნაწილები, როგორც წესი, არხებს ქმნის, რომელთა მეშვეობითაც მემბრანის გასწვრივ მოლეკულების გადაადგილება ხდება. პლაზმური მემბრანის გარეთა – ***ეგზოპლაზმურ*** – ზედაპირზე მდებარე ნაწილები, ძირითადად, უჯრედებსა ან უჯრედსა და მატრიქსს შორის ურთიერთობების ჩამოყალიბებაში მონაწილეობს. მემბრანის ციტოზოლისმხრივ (შიგნითა) ზედაპირზე მდებარე დომენები უამრავ მნიშვნელოვან ფუნქციას ასრულებს, როგორიცაა, ციტოჩონჩხის ელემენტების უჯრედის გარსთან დაკავშირება, უჯრედშიგა სასიგნალო სისტემების სტიმულაცია და ა.შ. ინტეგრალური ცილების ჰიდროფობური ნაწილები ლიპიდურ მოლეკულებთან მტკიცე ქიმიური ბმებით არის დაკავშირებული და მათი მემბრანისაგან მოცილება საკმაო ძალისხმევას მოითხოვს. ცილებს მემბრანაში ჩაძირვის საშუალებას, ერთი მხრივ, ბილიპიდური შრის შუა ნაწილთან ჰიდროფობური ურთიერთობა, მეორე მხრივ კი – ფოსფოლიპიდების ჰიდროფილურ თავებთან იონური ურთიერთქმედება აძლევს. დღეისათვის ცნობილი ყველა ინტეგრალური ცილის მემბრანული ნაწილები α-ჯაჭვებით იქმნება. მიუხედავად იმისა, რომ ინტეგრალური ცილები ძალიან მტკიცე კავშირებით არის დაკავშირებული ბილიპიდურ შრესთან, მათ მემბრანის სიბრტყეში მეტნაკლებად თავისუფალი მოძრაობის უნარი ახასიათებთ. გარკვეულ პირობებში აღინიშნება ცილების კონცენტრაცია მემბრანის ერთ უბანში ლოკალური აგრეგაციის სახით.

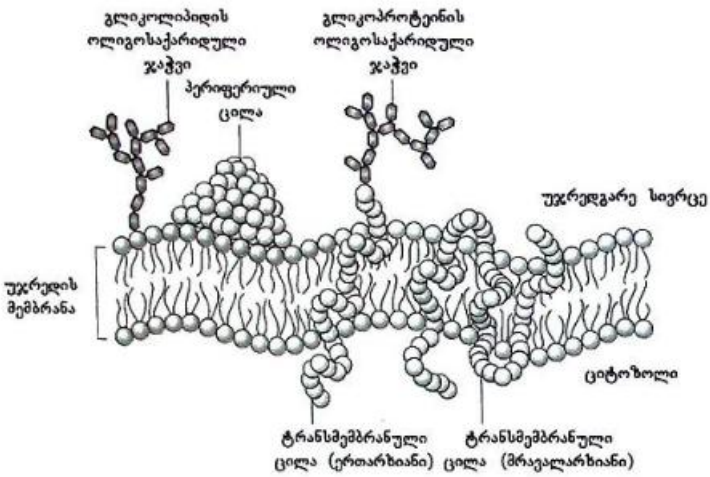
ნახევრადინტეგრალური ცილები მემბრანის მხოლოდ ერთ ნახევარს იკავებს. ამ შემთხვევაში ისინი კოვალენტური ბმებით ცხიმოვან მჟავებს უკავშირდება.

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

მემბრანული ცილების მოზაიკური განლაგება მემბრანის შენების ***თხიერ-მოზაიკურ მოდელს*** დაედო საფუძვლად.

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

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



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

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

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

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

რეცეპტორული ცილები:

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

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

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

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

ამრიგად:

➢ **ბიოლოგიური მემბრანა ფოსფოლიპიდების მოლეკულების ორმაგი შრით იქმნება. ფოსფოლიპიდების ორმაგ შრეში ამ მოლეკულების ცხიმოვანი ჯაჭვები ერთმანეთისკენ არის მიქცეული და ცენტრალურ ჰიდროფობურ შრეს, ხოლო ჰიდროფილური თავები კი – მემბრანის ზედაპირებს ქმნის.**

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

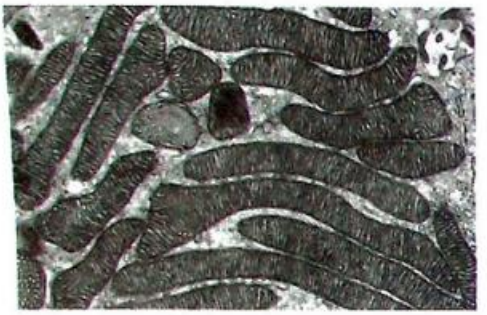
➢ **ბიოლოგიური მემბრანა უჯრედს გარსს უქმნის (პლაზმური მემბრანა) და ციტოპლაზმის გარკვეულ უბნებს (კომპარტმენტებს) შემოფარგლავს. პლაზმურ მემბრანას ორი, ციტოზოლური და ეგზოპლაზმური ზედაპირი გააჩნია.**

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

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

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

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



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

ში მონაწილეობს, რასაც მრავალუჯრედიანი ორგანიზმის არსებობისათვის გადამწყვეტი მნიშვნელობა აქვს.

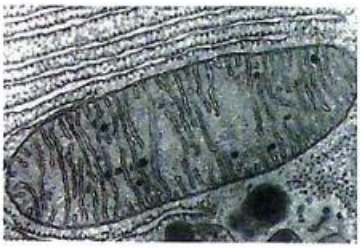
ციტოპლაზმა

პლაზმური მემბრანა შემოსაზღვრავს უჯრედის თხიერ ნაწილს, რომელსაც ციტოპლაზმა ეწოდება. ციტოპლაზმის თხიერ მატრიქსში მემბრანული კომპარტმენტები (ორგანელები), უჯრედის საყრდენი აპარატი (უჯრედის ჩონჩხი) და არამუდმივი წარმონაქმნები – ჩანართები მდებარეობს. ციტოპლაზმის მემბრანულ კომპარტმენტებს მიტოქონდრიები, ენდოპლაზმური ბადე, გოლჯის აპარატი, ლიზოსომები და პეროქსისომები ეკუთვნის. ციტოპლაზმის თხიერი მატრიქსი (ციტოზოლი) მათ შორის ინფორმაციის გაცვლისათვის ხელსაყრელ პირობებს ქმნის.

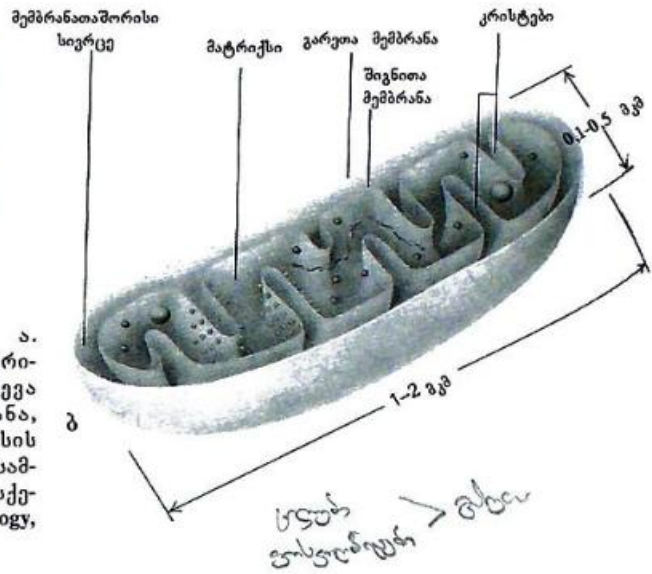
მიტოქონდრია

მიტოქონდრია სფერული ან მოგრძო ფორმის ორგანელაა (სურ. 2-6). მისი სიგანე 0,5-1 მკმ-ია, ხოლო სიგრძე 10 მკმ-დე მერყეობს. მათი რაოდენობა სხვადასხვა უჯრედებში სხვადასხვაა. მიტოქონდრიების განაწილების სიმკვრივე თვით ერთი უჯრედის შიგნითაც განსხვავებულია. როგორც წესი, მიტოქონდრიები თავს იყრის უჯრედის იმ უბნებში, სადაც მაღალი ფუნქციური აქტივობა აღინიშნება. მიტოქონდრიებში ციტოპლაზმაში არსებული მეტაბოლიტების ქიმიური ენერგია უჯრედისათვის ადვილად ხელმისაწვდომი ენერგიის სახით ტრანსფორმირდება. ამ ენერგიის 50% ატფ-ის მოლეკულაში ენერგიით მდიდარი ფოსფატური ბმების სახით ინახება, ხოლო დარჩენილი 50% – სითბოს სახით იფანტება და ორგანიზმის ტემპერატურის შენარჩუნებაში მონაწილეობს. ფერმენტ ატფ-აზას მოქმედებით ატფ სწრაფად იშლება და გამოთავისუფლებული ენერგია უჯრედის მიერ საჭიროებისამებრ ოსმოსური, მექანიკური, ელექტრული თუ ქიმიური სამუშაოსათვის გამოიყენება.

მიტოქონდრია მემბრანული ორგანელაა. ელექტრონულ მიკროსკოპში მიტოქონდრიის შემადგენლობაში განირჩევა ორი, გარეთა და შიგნითა მემბრანა (სურ. 2-7), რომლებიც, შესაბამისად, ორ სივრცეს მოსაზღვრავენ. გარეთა და შიგნითა მემბრანას შორის სივრცეს ***მემბრანათაშორისი სივრცე*** ეწოდება. მეორე სივრცე შიგნითა მემბრანით მოისაზღვრება და მას ***მატრიქსული ან ინტერკრისტული სივრცე*** ეწოდება. გარეთა მემბრანა გლუვია. იგი ცილებსა და ფოსფოლიპიდებს დაახლოებით თანაბარი რაოდენობით შეიცავს. გარეთა მემბრანის ცილები – ***მიტოქონდრიული ფორინები*** – ტრანსმემბრანული არხებია, რომლებიც თავისი აგებულებით ბაქტერიული ფორინების ანალოგიურია. ამ არხების მეშვეობით საკმაოდ დიდი მოლეკულური წონის მქონე ნივთიერებების ტრანსპორტი ხდება, რაც მიტოქონდრიის გარეთა მემბრანის მაღალი გამტარებლობის უნარს უზრუნველყოფს. შიგნითა მემბრანა მრავლობით ნაოჭს ქმნის, რომლებსაც ***კრისტები*** ეწოდება. მიტოქონდრიათა უმრავლესობას ბრტყელი, თაროს ფორმის კრისტები აქვს. ზოგიერთ უჯრედში (მაგ. სტეროიდმასინთეზებელ უჯრედებში) მიტოქონდრიებს მილისებრი კრისტები აქვთ. კრისტები მნიშვნელოვნად ზრდის მიტოქონდრიის შიგნითა მემბრანის საერთო ფართობს. შიგნითა მემბრანა 20%-მდე ლიპიდებს და 80%-



ა



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

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

შიგნითა მემბრანით მოსაზღვრული სივრცე ამოვსებულია ნაზი ფიბრილური მასალით, რომელსაც ***მატრიქსი*** ეწოდება. მატრიქსში მიტოქონდრიის დნმ, სამივე სახის (ინფორმაციული, ტრანსპორტული და რიბოსომული) რნმ და რიბოსომები მდებარეობს. მიტოქონდრიის დნმ ორმაგი ჯაჭვით არის წარმოდგენილი და მას მრგვალი ფორმა აქვს. იგი ძლიერ ჰგავს ბაქტრიების დნმ-ს აგებულებას. დნმ-ს ჯაჭვები მიტოქონდრიაშიეე სინთეზდება და მისი გაორმაგება ბირთვისაგან დამოუკიდებლად ხდება. მიტოქონდრიული რიბოსომები ბევრად უფრო მცირე ზომისაა, ვიდრე ციტოპლაზმური რიბოსომები და უფრო ბაქტერიულ რიბოსომებს წააგავს. გენეტიკური და სინთეზური აპარატის არსებობა მიტოქონდრიაში ცილის სინთეზის შესაძლებლობას იძლევა, თუმცა მიტოქონდრიული დნმ-ს ძალიან მცირე ზომის გამო ადგილობრივად ცილების მხოლოდ უმნიშვნელო რაოდენობა სინთეზდე-

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

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

ზემოთ ჩამოთვლილის გარდა, მიტოქონდრიის მატრიქსში კრებსის ციკლისა და ცხიმოვანი მჟავების β-ოქსიდაციის ფერმენტები მდებარეობს. ამ ფერმენტების კატალიზური აქტივობის მეშვეობით მეტაბოლიტების დაშლა ხდება, ხოლო ამ პროცესში გამოთავისუფლებული ენერგია ჟანგვითი ფოსფორილებისათვის გამოიყენება. ამ რეაქციების საბოლოო პროდუქტი ატფ-თან ერთად, წყალი, ნახშირორჟანგი და სითბოა.

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

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

კავშირი კლინიკასთან

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

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

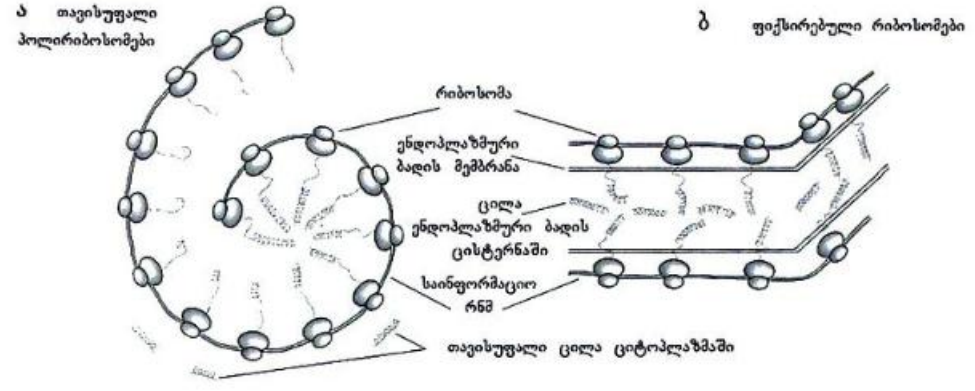
უმეტეს შემთხვევაში მიტოქონდრიული ციტოპათიები მემკვიდრულ ხასიათს ატარებს. მათი განვითარება შეიძლება განპირობებული იყოს ბირთვული დნმ-ს დეფექტით, მიტოქონდრიული დნმ-ს დეფექტით ან ორივეს კომბინაციით. მიტოქონდრიული ციტოპათია არ ინკურნება. მკურნალობით შესაძლებელია დაავადების გახანგრძლივება და/ან აქტივობის დაქვეითება.

რიბოსომა

რიბოსომა მცირე ზომის ელექტრონულად მკვრივი ნაწილაკია. მისი ზომა დაახლოებით 20×30 ნმ-ია. რიბოსომები 4 ტიპის რიბოსომული რნმ-სა და 80-მდე სხვადასხვანაირი ცილისაგან შედგება.

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

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



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

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

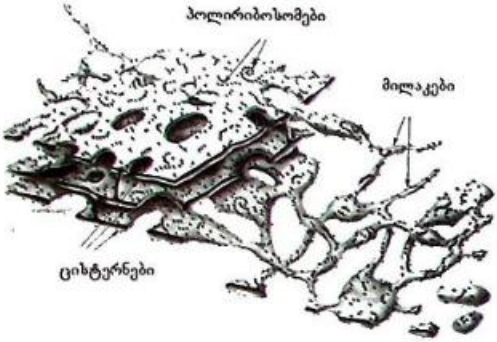
რიბოსომები მკვეთრი ბაზოფილიით ხასიათდება. ამის მიზეზი რიბოსომულ რნმ-ში დიდი რაოდენობით ფოსფატური ჯგუფების არსებობაა, რომლებიც პოლიანიონების მსგავსად მოქმედებს. შესაბამისად, ციტოპლაზმის ის უბნები, სადაც რიბოსომები დიდი რაოდენობითაა თავმოყრილი, ინტენსიურად ძირითადი საღებავებით (ჰემატოქსილინი, მეთილენის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

ცალკეული რიბოსომები ერთმანეთს საინფორმაციო რნმ-ს მეშვეობით უკავშირდება და პოლირიბოსომებს (პოლისომებს) ქმნის (სურ. 2-8). საინფორმაციო რნმ-ში ნუკლეოტიდების თანმიმდევრობა ცილის მოლეკულაში ამინომჟავების თანმიმდევრობის განმსაზღვრელ კოდს წარმოადგენს. ამ ინფორმაციის გაშიფრა, ე.წ. ***ტრანსლაცია*** რიბოსომებში მიმდინარეობს, რის მიხედვითაც ცილის მოლეკულების აგება ხდება. ***ცილები, რომლებიც უჯრედის საჭიროებისათვის სინთეზდება და ციტოპლაზმაში რჩება, თავისუფალ რიბოსომებზე იგება.*** პოლისომების ნაწილი ენდოპლაზმური ბადის მემბრანებთან არის დაკავშირებული. მათ მიერ დასინთეზებული ცილები ხვდება ენდოპლაზმური ბადის არხებში, სადაც ისინი ***პოსტტრანსლაციურ*** ცვლილებებს განიცდის. ასეთი ცილები ან უჯრედში რჩება (ლიზოსომური ფერმენტები), ან უჯრედიდან გარეთ გაიტანება (მაგ. პანკრეასის ან სანერწყვე ჯირკვლების ფერმენტები). პლაზმური მემბრანის ინტეგრალური ცილებიც ასევე ენდოპლაზმურ ბადეზე ფიქსირებულ პოლისომებზე სინთეზდება.

ენდოპლაზმური ბადე

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

მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადე. მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადე კარგად არის განვითარებული იმ უჯრედებში, რომლებსაც ცილოვანი ნივთიერებების სეკრეცი-



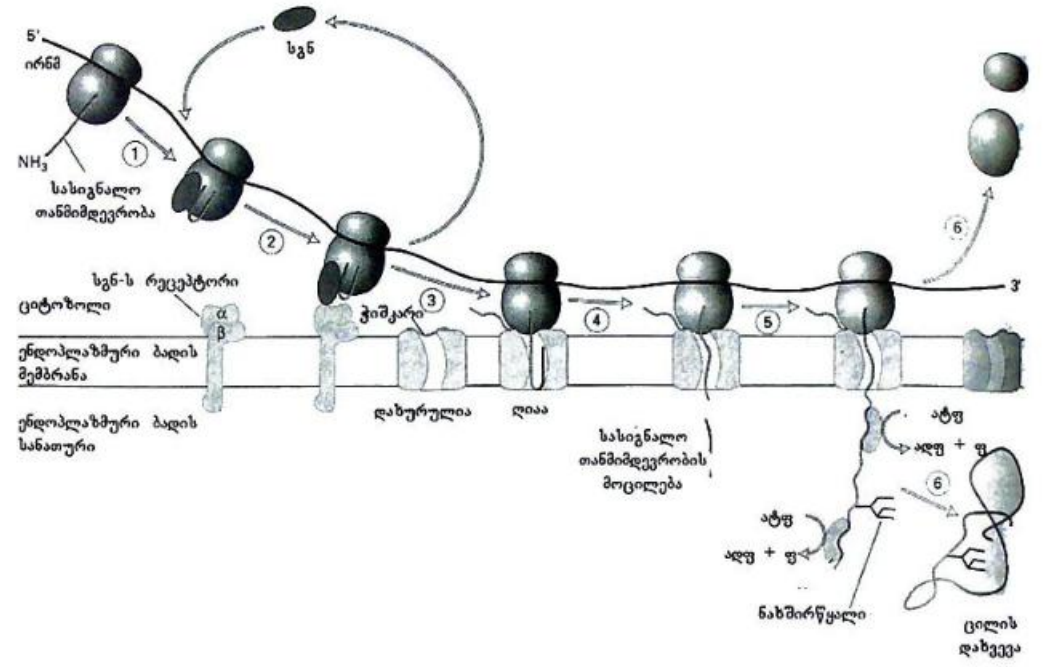
სურ. 2- 9. მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადის სამგანზომილებიანი აგებულების სქემა. იგი ერთმანეთთან დაკავშირებული დატოტვილი მილაკებისა და გაფართოებული სივრცეებისაგან – ცისტერნებისაგან შედგება. მის გარეთა მემბრანაზე დიდი რაოდენობით პოლისომებია. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 1994 მიხედვით)

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

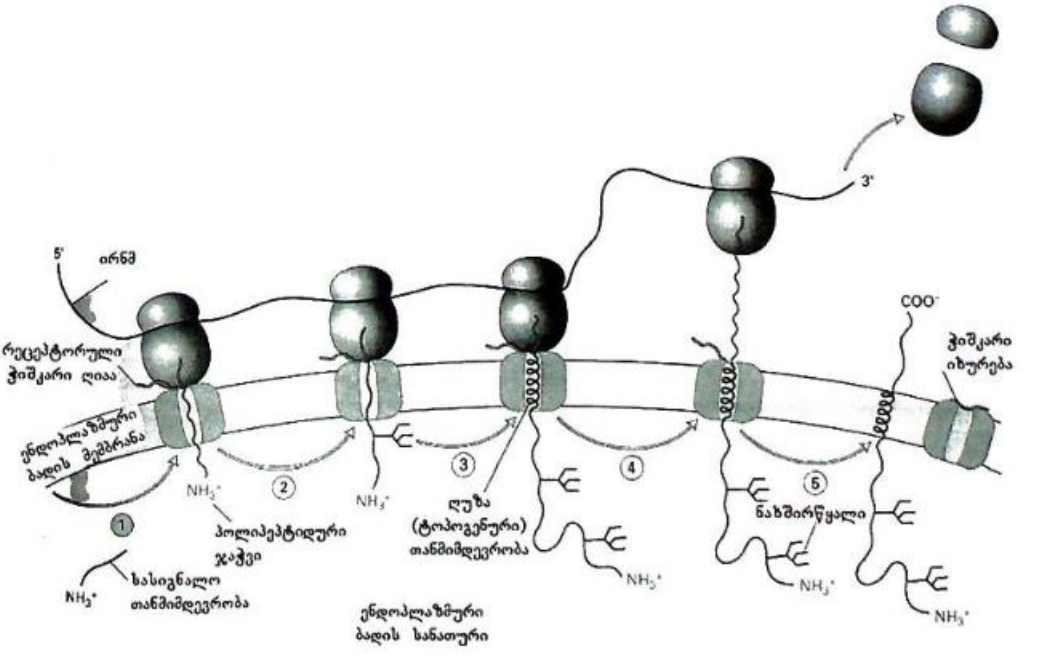
ნებისმიერი ცილის მოლეკულის სინთეზი თავისუფალ რიბოსომებზე იწყება. გარკვეულ შემთხვევებში პოლისომები ენდოპლაზმური ბადის მემბრანას უკავშირდება და ცილის სინთეზი ენდოპლაზმურ ბადეზე გრძელდება. ენდოპლაზმურ ბადეზე ასაგებ ცილებს განეკუთვნება:

- **საექსპორტო ცილები – რომლებიც ორგანიზმის საჭიროებისათვის უჯრედის გარეთ მოიხმარება;**
- **ბიომემბრანის ინტეგრალური ცილები;**
- **ლიზოსომური ფერმენტები.**

ენდოპლაზმურ ბადეზე ასაგები ცილების საინფორმაციო რნმ-ს მოლეკულა შესაბამისი ცილის სტრუქტურის ინფორმაციის გარდა, ნუკლეოტიდების დამატებით, ე.წ. სასიგნალო თანმიმდევრობას შეიცავს. სასიგნალო ნუკლეოტიდები საინფორმაციო რნმ-ს 5′ ბოლოზე მდებარეობს. ვინაიდან რიბოსომა რნმ-ს ინფორმაციის „წაკითხვას“ ამ ბოლოდან იწყებს, თავდაპირველად არა უშუალოდ ცილის მოლეკულის, არამედ სასიგნალო თანმიმდევრობის შესაბამისი ამინომჟავური ჯაჭვის აგება ხდება. აღნიშნული ჯაჭვი, როგორც წესი, 20-25 ჰიდროფობური ამინომჟავისაგან შედგება. მისი აგების შემდეგ რიბოსომა უშუალოდ ცილის მოლეკულის აწყობას იწყებს (სურ. 2-10). ციტოპლაზმაში არსებობს ***სიგნალის გამომცნობი ნაწილაკი,*** რომელიც ამინომჟავების სასიგნალო თანმიმდევრობას უკავშირდება და ტრანსლაციის პროცესს აჩერებს. შესაბამისად პოლიპეპტიდური ჯაჭვის აწყობა ჩერდება. პოლიპეპტიდური ჯაჭვის აწყობა შეჩერებულია, სანამ რიბოსომა ენდოპლაზმურ ბადეს არ დაუკავშირდება. ამ კავშირს ენდოპლაზმური ბადის მემბრანაში სპეციალური რეცეპტორების არსებობა უზრუნველყოფს. რიბოსომა რიბოსომის რეცეპტორს უკავშირდება, სიგნალის ამომცნობი ნაწილაკი კი – საკუთარ რეცეპტორს. ეს უკანასკნელი პოლიპეპტიდურ ჯაჭვს სიგნალის გამომცნობი ნაწილაკისაგან ათავისუფლებს და ცილის მოლეკულის სინთეზი გრძელდება. პოლიპეპტიდური ჯაჭვი თანდათანობით ენდოპლაზმური ბადის ცისტერნაში ეშვება. აქ მას სასიგნალო პეპტიდა-



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



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

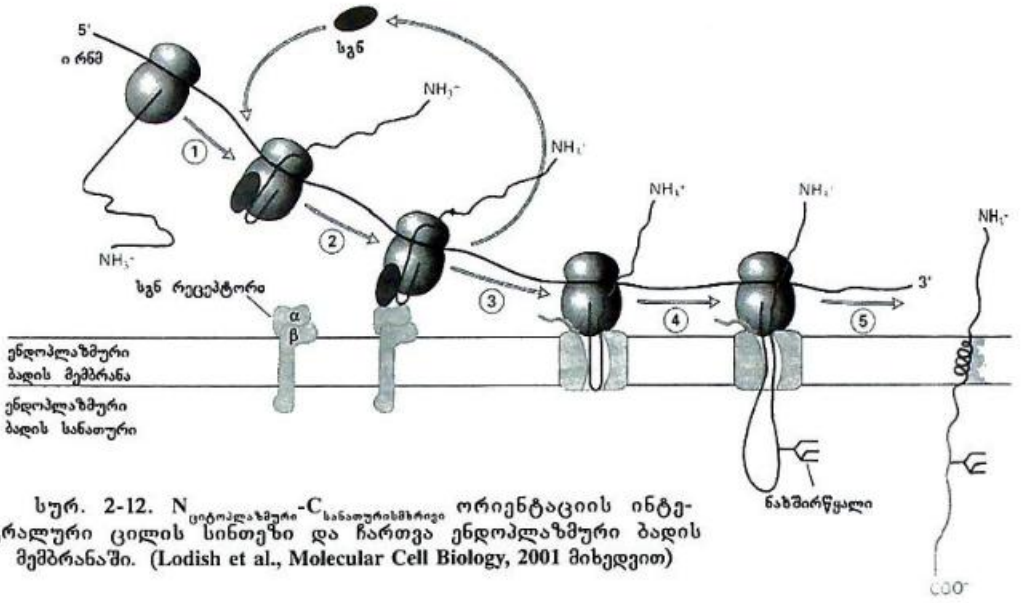
ზების მოქმედებით ამინომჟავების სასიგნალო თანმიმდევრობა სცილდება.

ინტეგრალური ცილების აგების შემთხვევაში ეს მექანიზმი ოდნავ განსხვავებულია (სურ. 2-11). როგორც უკვე აღნიშნული იყო, თითოეული ტიპის ინტეგრალური ცილა მემბრანაში საკუთარი, სპეციფიური ორიენტაციით ხასიათდება. მემბრანაში ინტეგრალური ცილის ჩართვა სპეციფიური ტოპოგენური თანმიმდევრობის არსებობასთან არის დაკავშირებული. ამ სპეციფიურობის ჩამოყალიბება ენდოპლაზმურ ბადეში ხდება. ინტეგრალური ცილების აგების პროცესი იმის მიხედვით განისაზღვრება თუ მემბრანის რომელი ზედაპირისკენ (ციტოპლაზმური თუ ეგზოპლაზმური) არის მიმართული ცილის N ((NH_3)) და C (COOH) ბოლოები. ინტეგრალური ცილების ნაწილს ციტოპლაზმური C და ეგზოპლაზმური N ბოლო გააჩნია. ისევე როგორც ზემოთ აღწერილ პროცესში, ასეთი ინტეგრალური ცილის N ბოლოზე მდებარეობს ამინომჟავების სასიგნალო თანმიმდევრობა, რომელიც ცილის მოლეკულას ენდოპლაზმური ბადისაკენ მიმართავს. დამატებით, პოლიპეპტიდური ჯაჭვის შუაში მდებარეობს დაახლოებით 22 ჰიდროფობური ამინომჟავისაგან შექმნილი ე.წ. ***ღუზა (სამაგრი) თანმიმდევრობა,*** რომელიც ცილის მოლეკულის ტრანსმემბრანულ α-ჯაჭვს წარმოქმნის. ინტეგრალური ცილის ტოპოგენურ თავისებურებას ცილის მოლეკულაში ღუზა თანმიმდევრობის ლოკალიზაცია და რაოდენობა განსაზღვრავს. N ბოლოზე არსებული სასიგნალო თანმიმდევრობა სიგნალის გამომცნობ ნაწილაკს უკავშირდება, რაც პოლიპეპტიდური ჯაჭვის სინთეზს დროებით აჩერებს. სიგნალის გამომცნობი ნაწილაკისა და რიბოსომული კომპლექსის ენდოპლაზმურ მემბრანასთან დაკავშირების შემდეგ, პოლიპეპტიდურ ჯაჭვს N ბოლოდან სიგნალის გამომცნობი ნაწილაკი სცილდება. ამის შემდეგ პოლიპეპტიდური ჯაჭვის აწყობა გრძელდება და ენდოპლაზმური ბადის არხში ეშვება. სასიგნალო პეპტიდაზები მას სასიგნალო ამინომჟავებისაგან შემდგარ მონაკვეთს აცილებს. როდესაც ენდოპლაზმური ბადის ტრანსმემბრანულ არხში ცილის ის მონაკვეთი თავსდება, რომელიც ამინომჟავების ღუზა თანმიმდევრობას შეიცავს, პოლიპეპტიდური ჯაჭვის შემდგომი გადაადგილება ენდოპლაზმური ბადის ცისტერნაში აღარ ხდება. ამასთან, ერთად რიბოსომასა და მის რეცეპტორს შორის კავშირი სუსტდება, რიბოსომა ენდოპლაზმურ ბადეს სცილდება და ცილის სინთეზს ციტოზოლში ასრულებს. ამრიგად, მიიღება ცილის მოლეკულა, რომლის შიგნითა ნაწილი (N ბოლო) ენდოპლაზმური ბადის არხში, შუა – ენდოპლაზმური ბადის მემბრანაში, გარეთა (C ბოლო) კი – ციტოზოლში მდებარეობს. ცილის მოლეკულის აგების შემდეგ, ღუზა თანმიმდევრობა ტრანსმემბრანული არხის შემქმნელი ცილების ლატერალურად გადაინაცვლებს და ფოსფოლიპიდების ორმაგ შრეს მჭიდროდ უკავშირდება.

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

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

ენდოპლაზმური ბადის მემბრანაში ჩართული, ან მის სანათურში მოხვედრილი ახლად



სურ. 2-12. $N_{\text{ციტოპლაზმური}}$-$C_{\text{სანათურისმხრივი}}$ ორიენტაციის ინტეგრალური ცილის სინთეზი და ჩართვა ენდოპლაზმური ბადის მემბრანაში. **(Lodish et al., Molecular Cell Biology, 2001 მიხედვით)**

სინთეზირებული ცილა საბოლოო დანიშნულების ადგილზე მოხვედრამდე 5 ძირითადი სახის ცვლილებას განიცდის. ესენია:

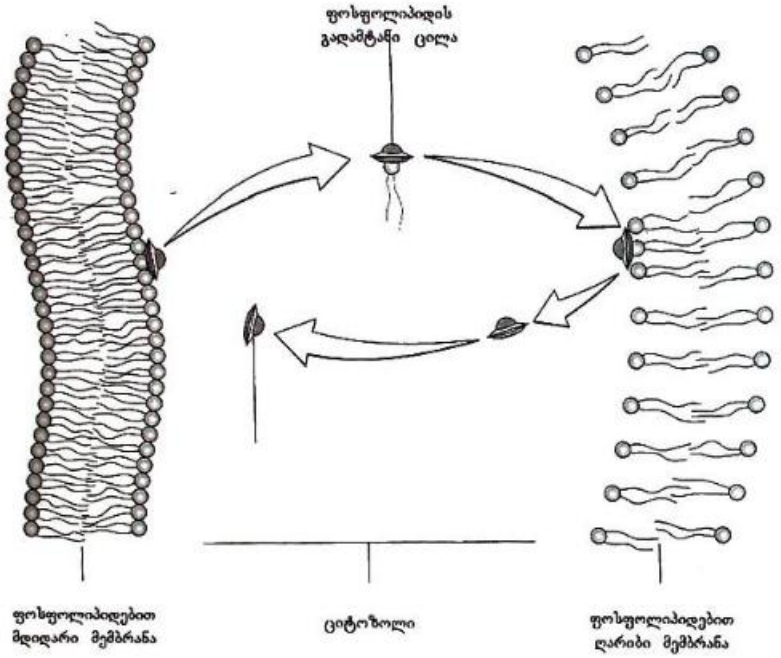
- **დისულფიდური ბმების ჩამოყალიბება;**
- **პოლიპეპტიდური ჯაჭვის დახვევა და სპეციფიური ფორმის ჩამოყალიბება;**
- **ნახშირწყლების დამატება (საწყისი გლიკოზილირება);**
- **სპეციფიური პროტეოლიზი (დაშლა);**
- **მრავალჯაჭვიანი ცილების წარმოქმნა**

აქედან პირველი ორი და ბოლო ცვლილება უპირატესად ენდოპლაზმურ ბადეში მიმდინარეობს და ენდოპლაზმურ ბადეს მხოლოდ სრულყოფილი ფორმის ცილები და მათი კომპლექსები ტოვებს. ენდოპლაზმური ბადიდან ცილის მოლეკულები გოლჯის აპარატში ხვდება, სადაც მათი შემდგომი პოსტტრანსლაციური მოდიფიკაცია გრძელდება და სრულდება. აქვე უნდა აღინიშნოს, რომ ინტეგრალური ცილების აგების შემთხვევაში ზემოთ აღწერილ ცვლილებებს უპირატესად მოლეკულის შიგნითა, ცისტერნაში მყოფი ნაწილი განიცდის.

კავშირი კლინიკასთან

ახლად წარმოქმნილი ცილების მომწიფებას ენდოპლაზმურ ბადეში რთული პომეოასტაზური მექანიზმი აკონტროლებს, რომელიც „დაუხვეველი ცილის პასუხის" (UPR – unfolded protein response) სახელით არის ცნობილი. სწორედ ეს მექანიზმი უზრუნველყოფს კორელაციას ახლად წარმოქმნილი ცილების რაოდენობასა და ენდოპლაზმური ბადის მიერ მათი მომწიფების შესაძლებლობებს შორის. UPR –ის დისფუნქცია მნიშვნელოვან როლს ასრულებს ისეთი დაავადებების განვითარებაში, როგორიცაა შაქრიანი დიაბეტი, ათეროსკლეროზი და ნეოპლაზია.

გლუვი ენდოპლაზმური ბადე. ენდოპლაზმური ბადის ეს ნაწილი ასევე მემბრანული არხების სისტემაა, თუმცა მისი ულტრასტრუქტურა ორი ძირითადი ნიშნით განსხვავდება მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადისაგან. უპირველეს ყოვლისა, მის ზედაპირთან პოლირიბოსომები არ არის დაკავშირებული და, მეორე, მის ცისტერნებს, ძირითადად, მოკლე, მილაკოვანი ფორმა აქვს, რომლებიც სხვადასხვა ზომის არხების სისტემას ქმნის. ასეთი განსხვავების მიუხედავად, ენდოპლაზმური ბადის ორივე ფორმა ერთი მთლიანი ორგანელას ორი ნაწილია.



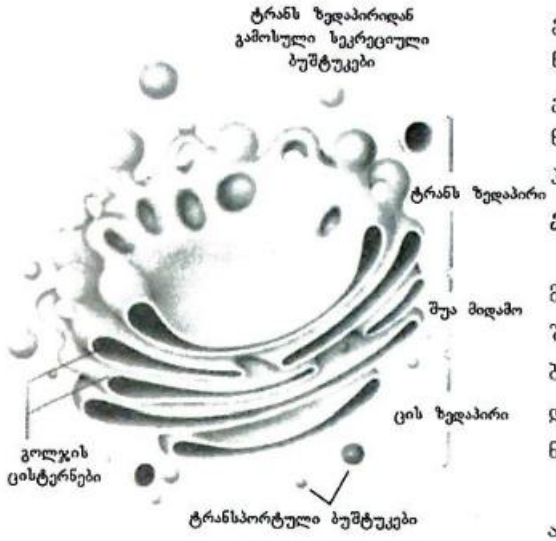
სურ. 2-13. ამფიპათიური ცილის მეშვეობით ფოსფოლიპიდების ტრანსპორტის სქემატური გამოსახულება. (L. Junqueira, J. Carneiro, R. Kelley, Basic Histology, 1998 მიხედვით)

ელექტრონოგრამაზე მათი ერთმანეთში გადასვლის ადგილების ნახვაა შესაძლებელი. გლუვი ენდოპლაზმური ბადის განვითარების ხარისხი სხვადასხვა უჯრედებში ერთნაირი არ არის. იგი ძალიან კარგად არის განვითარებული სტეროიდული ჰორმონების მასინთეზებელ უჯრედებში (მაგ. თირკმელზედა ჯირკვლის ქერქოვანი ნივთიერების უჯრედები). დიდი რაოდენობით გვხვდება ის ღვიძლის უჯრედებში (ჰეპატოციტებში), სადაც ჟანგვის, კონიუგაციისა და მეთილირების გზით ჰორმონების დაშლასა და რიგი ნივთიერებების დეტოქსიკაციაში მონაწილეობს. ენდოპლაზმური ბადის მემბრანებზე ფოსფოლიპიდების სინთეზი მიმდინარეობს. ამდენად, იგი უჯრედის მემბრანების ფოსფოლიპიდების წყაროს წარმოადგენს. ფოსფოლიპიდები ენდოპლაზმური ბადიდან სხვა მემბრანებში რამდენიმე გზით გადაიტანება. ზოგიერთ შემთხვევაში ფოსფოლიპიდები გადააქვთ ენდოპლაზმური ბადიდან მოწყვეტილ პატარა ბუშტუკებს, რომლებიც ციტოჩონჩხის ელემენტების დახმარებით მოძრაობს. გარდა ამისა, არსებობს სპეციალური ცილა გადამტანები, რომლებიც ფოსფოლიპიდებს უკავშირდება და ისინი მოშორებით მდებარე მემბრანებთან გადააქვს (სურ. 2-13). კუნთოვან უჯრედებში გლუვი ენდოპლაზმური ბადე კალციუმის დეპოს წარმოადგენს და შეკუმშვის პროცესში მონაწილეობს.

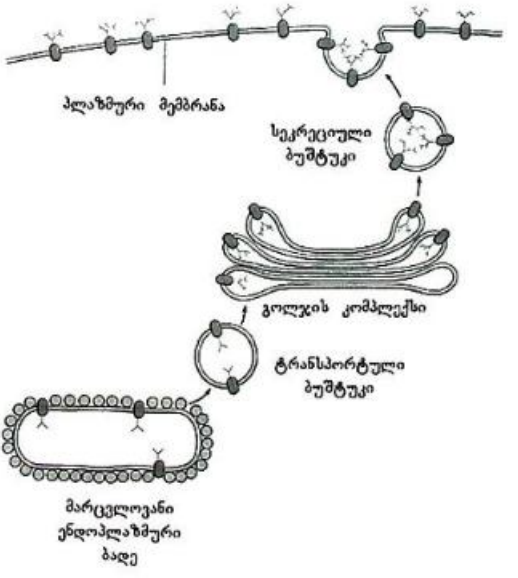
გოლჯის აპარატი (გოლჯის კომპლექსი)

გოლჯის აპარატში ცილის პოსტტრანსლაციური მოდიფიკაციის დასრულება ხდება. ამასთანავე, ეს ორგანელა უჯრედში სინთეზირებულ ნივთიერებებს ახარისხებს და მათ შესაბამისი მისამართით აგზავნის.

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



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



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

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

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

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

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

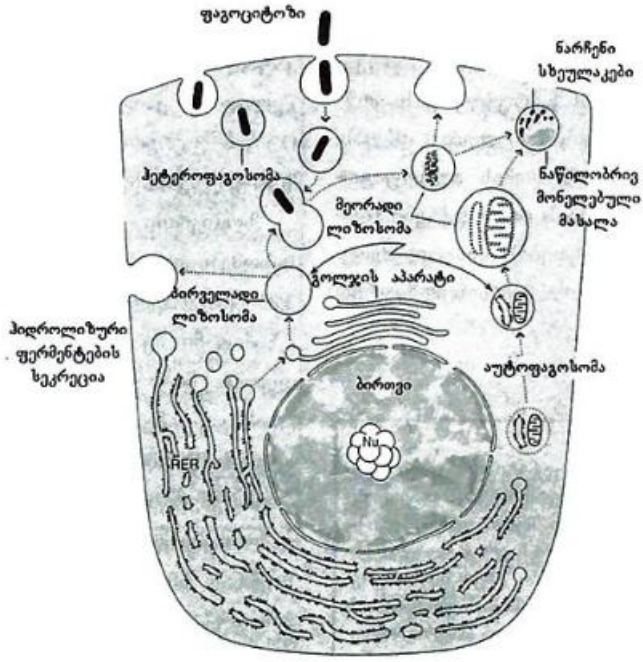
ლიზოსომები

ლიზოსომები უჯრედშიგა მონელების პროცესში და უჯრედული კომპონენტების განახლებაში მონაწილეობს. ლიზოსომები სფერული ფორმის, მემბრანით შემოსაზღვრული მცირე ზომის ბუშტუკებია. ისინი დიდი რაოდენობით (40-ზე მეტი) სხვადასხვა ჰიდროლიზურ ფერმენტს შეიცავენ, რომლებიც პოლიმერებს მონომერულ სუბერთეულებად შლის *(მაგ. პროტეაზები ცილებს პეპტიდებად და ამინომჟავებად შლის, ფოსფატაზები ფოსფოლიპიდებს, მონონუკლეოტიდებს და სხვა ნაერთებს ფოსფატურ ჯგუფებს აშორებს, ნუკლეაზები დნმ-სა და რნმ-ს მონონუკლეოტიდებად შლის და ა.შ.)*. ლიზოსომები განსაკუთრებით მრავალრიცხოვანია ფაგოციტოზის უნარის მქონე უჯრედებში (მაკროფაგები, ნეიტროფილური ლეიკოციტები). მართალია, მათი ფერმენტული შემცველობა სხვადასხვა უჯრედში მეტნაკლებად განსხვავებულია, მაგრამ ყველაზე გაერცელებულ ლიზოსომურ ფერმენტებს მჟავე ფოსფატაზა, რიბონუკლეაზა, დეზოქსირიბონუკლეაზა, პროტეაზები, ლიპაზები და β-გლუკურონიდაზა ეკუთვნის. ლიზოსომური ფერმენტების აქტივობა მჟავე გარემოშია ოპტიმალური (pH ≈ 4,8), რის გამოც მათ კოლექტიურად ***მჟავე ჰიდროლაზებს*** უწოდებენ. მჟავე გარემოს შექმნას და რეგულაციას ლიზოსომის მემბრანაში არსებული ინტეგრალური ცილები – წყალბადის ტუმბო და ქლორის იონური არხები უზრუნველყოფს. წყალბადის ტუმბო ატფ-ს დაშლის გზით აქტიურად ტუმბავს წყალბად იონებს ციტოპლაზმიდან ლიზოსომის სანათურში, ხოლო Cl^--ის არხს ქლორის იონები გადააქვს. ერთად ისინი მარილმჟავას წარმოქმნიან. თავად ლიზოსომური ფერმენტები მჟავე გარემოსადმი მდგრადობით გამოირჩევა.

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

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

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



სურ. 2-16. ლიზოსომების სასიცოცხლო ციკლი.
ლიზოსომური ფერმენტები ენდოპლაზმურ ბადეზე იგება და გოლჯის აპარატში გადაიტანება. აქ მათი ერთად თავმოყრა და პირველადი ლიზოსომების ფორმირება მიმდინარეობს. ლიზოსომები ან ჰეტეროფაგოსომებს ან აუტოფაგოსომებს უკავშირდებიან და მეორად ლიზოსომებს ქმნიან. მეორადი ლიზოსომები მონელების პროცესს აწარმოებენ. მონელების შედეგად დაბალმოლეკულური ნაერთები ციტოპლაზმაში გამოდის. ზოგჯერ მეორადი ლიზოსომა ქმნის ნარჩენ სხეულაკს, რომელიც მოუნელებელ ნარჩენებს შეიცავს. ზოგიერთ უჯრედში, მაგ. ოსტეოკლასტებში, ლიზოსომები ფერმენტებს უჯრედის გარეთ გამოყოფს და უჯრედგარე მონელებაში მონაწილეობს. (L. Junqueira, J. Carneiro, R. Kelley, Basic Histology, 1998 მიხედვით)

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

ლიზოსომები უჯრედის მიერ გარემოდან ათვისებულ ნივთიერებებს ინელებს. ამ პროცესს ***ჰეტეროფაგია*** ეწოდება. ეს ნივთიერებები უჯრედში მემბრანით შემოსაზღვრული ვაკუოლის (ფაგოსომის) სახით ფაგოციტოზის ან პინოციტოზის გზით ხვდება (სურ. 2-16). ლიზოსომა ფაგოსომის მემბრანას ერწყმის და წარმოიქმნება ***მეორადი ლიზოსომა (ფაგოლიზოსომა)***, რომელშიც მონელების პროცესი მიმდინარეობს. მეორადი ლიზოსომები უფრო დიდი ზომისაა და მათი შიგთავსი, პირველადი ლიზოსომისაგან განსხვავებით, ჰეტეროგენულია. მეორადი ლიზოსომების ჰეტეროგენულობას (არაერთგვაროვნებას) მოსანელებელი ნივთიერებების მრავალფეროვნება განაპირობებს. მეორადი ლიზოსომების დიაგნოსტირებისათვის ერთადერთ სარწმუნო გზას ჰისტოქიმიური კვლევა წარმოადგენს. მონელების პროცესის დამთავრების შემდეგ მიღებული დაბალმოლეკულური ნივთიერებები ლიზოსომის მემბრანის გავლით ციტოზოლში გადადის, ხოლო მოუნელებელი ნივთიერებები ლიზოსომაში რჩება. ასეთ ლიზოსომას ***ნარჩენი სხეულაკი*** ეწოდება.

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

განელების ან ციტოპლაზმის ნაწილი შეიძლება მემბრანით შემოიფარგლოს. პირველადი ლიზოსომები ამ სტრუქტურებს ერწყმის და მათი შიგთავსის მონელებას იწყებს. ამ ტიპის მეორად ლიზოსომას **აუტოფაგოსომა** ეწოდება. მონელების პროდუქტები (დაბალმოლეკულური ნაერთები) ცხოველქმედების პროცესში უჯრედის მიერ ხელმეორედ გამოიყენება.

კავშირი კლინიკასთან

არსებობს სპეციფიკური გენეტიკური დარღვევები, რაც ლიზოსომური ფერმენტების ნაკლოვანებას განაპირობებს. ასეთ შემთხვევაში ლიზოსომა უჯრედში მოხვედრილი მაკრომოლეკულების დაშლას ვერ ახორციელებს. ასეთ მდგომარეობას **ლიზოსომური დაგროვების პათოლოგიას** უწოდებენ. ვინაიდან დაუშლელი მაკრომოლეკულები ლიზოსომაში გროვდება, ეს უკანასკნელი ზომაში საგრძნობლად მატულობს. აღნიშნული სახის დარღვევებიდან ყველაზე გავრცელებულია **თეი-საქსის** დაავადება, რომელიც უპირატესად ბავშვებში გვხვდება. დაავადების განვითარებას ფერმენტ ჰექსოზამინიდაზას ნაკლოვანება უდევს საფუძვლად. უჯრედი GM_2 განგლიოზიდების დაშლას ვერ ახორციელებს. შესაბამისად, ყველა უჯრედში მეტ-ნაკლები რაოდენობით გროვდება GM_2 განგლიოზიდები. ყველაზე მეტად ამ შემთხვევაში ცენტრალური და პერიფერიული ნერვული სისტემის ნეირონების დაზიანებაა გამოხატული. ამ დაავადების მქონე ბავშვები ვერ ვითარდებიან და, როგორც წესი, ადრეულ ასაკში კვდებიან.

პეროქსისომები

პეროქსისომები სფერული ფორმის, მემბრანით შემოსაზღვრული ორგანელებია, რომელთა დიამეტრი 0,5-დან 1,2 მკმ-მდეა. მათი ჰომოგენური მატრიქსი შეიცავს D - და L - ამინო ოქსიდაზებს, რომლებიც მოლეკულური ჟანგბადის გამოყენებით ორგანული ნივთიერებების ჟანგვაში მონაწილეობს. ამ პროცესში წარმოიქმნება წყალბადის ზეჟანგი, რომელიც კოროზიული ნივთიერებაა. პეროქსისომებში ოქსიდაზების გარდა ფერმენტი კატალაზაა, რომელიც წყალბადის ზეჟანგს წყლად და ჟანგბადად შლის ($2H_2O_2 \rightarrow 2H_2O + O_2$) და უჯრედს წყალბადის ზეჟანგის მავნე ზემოქმედებისაგან იცავს.

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

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

კავშირი კლინიკასთან

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

პროტეასომები

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

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

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

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

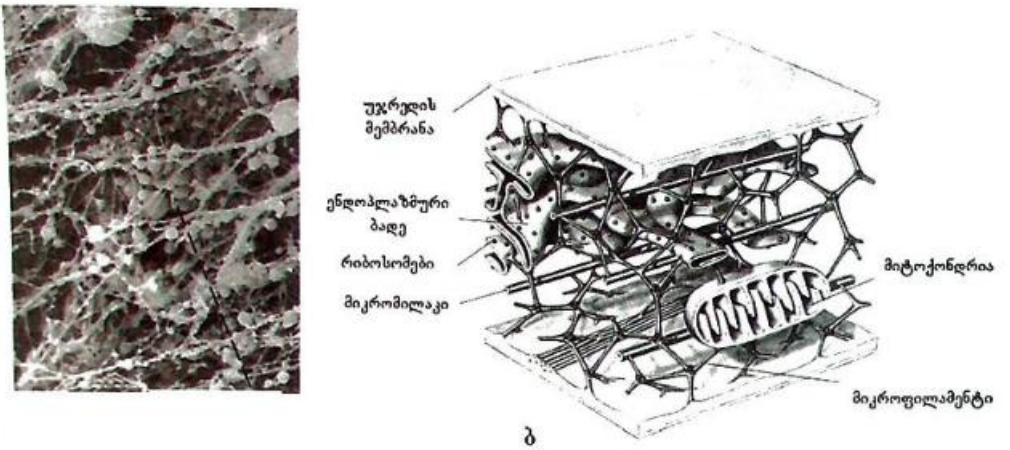
პროტეასომებში ცილების დაშლა ენერგიის ხარჯვით მიმდინარეობს. საშუალოდ უჯრედში 30000-მდე პროტეასომების რაოდენობაა.

ციტოჩონჩხი

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

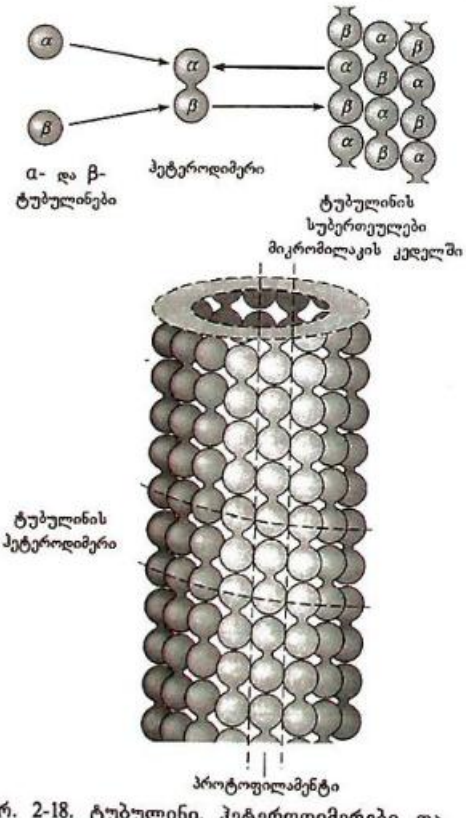
ციტოჩონჩხის სტრუქტურულ ელემენტებს ***მიკრომილაკები, მიკროფილამენტები*** და ***შუალედური ფილამენტები*** შეადგენს. ციტოჩონჩხი:

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



სურ. 2-17. ციტოჩონჩხი.

ა. ციტოჩონჩხის მოცულობითი ელექტრონოგრამა. განირჩევა მიკრომილაკები და მიკროფილამენტები. თეთრი ჩრდილები ორგანელების ნაშთებია. ბ. ციტოჩონჩხის სამგანზომილებიანი სტრუქტურის სქემატური გამოსახულება.



სურ. 2-18. ტუბულინი, ჰეტეროდიმერები და პროტოფილამენტები.

ა. α- და β- ტუბულინის მოლეკულები ქმნის ტუბულინის ჰეტეროდიმერს, რომლებიც ერთმანეთს უკავშირდებიან და პროტოფილამენტებს წარმოქმნიან. ბ. ტუბულინის ჰეტეროდიმერების განლაგება მიკრომილაკის კედელში. (S.L. Wolfe, Molecular and Cellular Biology, 1993 მიხედვით)

- განსაზღვრავს ციტოპლაზმის სიბლანტეს;
- განსაზღვრავს მთელი უჯრედის მოძრაობის უნარს.

მიკრომილაკები. ეუკარიოტული უჯრედების ციტოპლაზმაში გვხვდება მილაკოვანი სტრუქტურები, რომლებსაც მიკრომილაკები ეწოდება (სურ. 2-18). მათი დიამეტრი 24 ნმ-ია, აქედან კედლის სისქე 5ნმ-ია, ხოლო ღრუს დიამეტრი – 14ნმ. მიკრომილაკების სიგრძე სხვადასხვაგვარია. ზოგიერთი მათგანის სიგრძე შესაძლოა რამდენიმე მიკრომეტრსაც აღწევდეს. იშვიათ შემთხვევაში ორი ან სამი მიკრომილაკი შესაძლოა ერთმანეთს გვერდითი ხიდაკების მეშვეობით უკავშირდებოდეს. მიკრომილაკის კედელი ჰეტეროდიმერული სუბერთეულებით – α და β ტუბულინის მოლეკულებით იქმნება. ტუბულინის მოლეკულები ამინომჟავური შემადგენლობით მცირედ განსხვავდება ერთმანეთისაგან. თითოეული მათგანის მოლეკულური წონა დაახლოებით 55000 კილოდალტონია. გარდა ამისა არსებობს მესამე სახის – γ ტუბულინი, რომელიც ტუბულინის სუბერთეული არ არის, მაგრამ, როგორც ვარაუდობენ, α და β სუბერთეულების პოლიმერიზაციას უწყობს

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

მიკრომილაკების ორ – მდგრად და არამდგრად პოპულაციას არჩევენ. მდგარადი მიკრომილაკები სტაბილურობით განირჩევა. ჩვეულებრივ, ისინი არაგაყოფად უჯრედებში გვხვდება (სპერმატოზოიდის კუდში, ნეირონების სხეულსა და მორჩებში, ერითროციტში და ა.შ.) ასეთი მიკრომილაკების დაშლა უჯრედისათვის დამღუპველია. არამდგრადი მიკრომილაკები ისეთ უჯრედებში გვხვდება, სადაც მიკრომილაკების სწრაფი დაშლა და აწყობა აუცილებელ ხასიათს ატარებს. ასე მაგალითად, მიტოზის დროს ციტოპლაზმაში არსებული მიკრომილაკების ქსელი იშლება და ტუბულინის მოლეკულები გაყოფის თითისტარას წარმოქმნისათვის გამოიყენება, ხოლო მიტოზის დასრულების შემდეგ თითისტარა იშლება და ინტერფაზური მიკრომილაკოვანი ქსელი აღდგება. ტუბულინის მოლეკულების პოლიმერიზაციას აკონტროლებს სტრუქტურები, რომელთაც ***მიკრომილაკების საორგანიზაციო ცენტრები*** ეწოდება. მათ მიეკუთვნება ცენტრიოლები, ბაზალური სხეულაკები და ქრომოსომების პირველადი სარტყელები. მიკრომილაკების სიგრძეში ზრდა მის ერთ ბოლოზე ახალი სუბერთეულების დამატებით ხდება. ამ ბოლოს პლუს (+) ბოლო ეწოდება. საპირისპირო მხრიდან კი მიკრომილაკების დაშლა ხდება, რის გამოც ამ ბოლოს მინუს (–) ბოლო ეწოდება. ტუბულინის პოლიმერიზაცია კალციუმის იონების კონცენტრაციითა და მიკრომილაკებთან დაკავშირებული ცილების მეშვეობით რეგულირდება. ამ ცილების მეშვეობით მიკრომილაკები მემბრანებს, შუალედურ ფილამენტებს და სხვა მიკრომილაკებს უკავშირდება. ამ ცილების სიგრძე აკონტროლებს, თუ რა მანძილით იქნება მეზობელი მიკრომილაკები ერთმანეთისაგან დაშორებული. უჯრედის ფორმის ჩამოყალიბებასა და შენარჩუნებაში მიკრომილაკები უმნიშვნელოვანეს როლს ასრულებს. მიკრომილაკები ორგანელებისა და ციტოპლაზმური ბუშტუკების (მაგ. სეკრეციული გრანულების) უჯრედშიგა ტრანსპორტშიც მონაწილეობს. მათი მეშვეობით ხდება:

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

➢ **ქრომოსომების გადატანა გაყოფის თითისტარას გასწვრივ;**

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

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

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

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

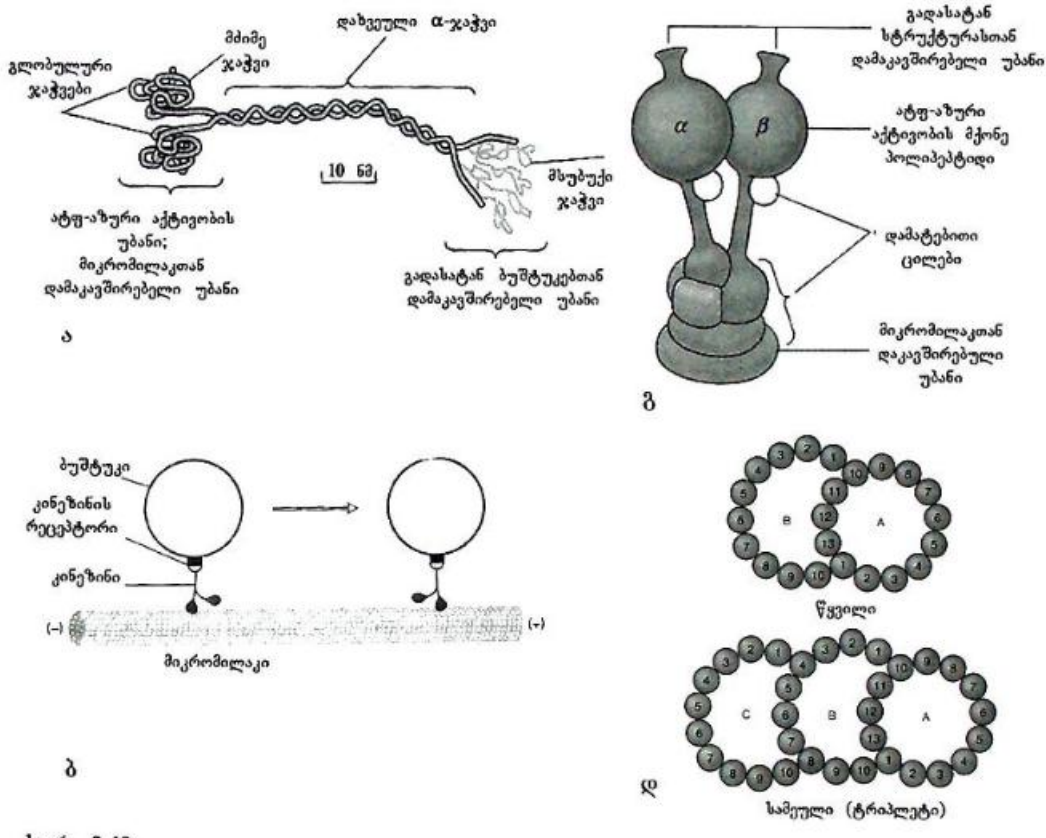
➢ აქსონემური დინეინი, რომელიც წამწამისა და შოლტის მიკრომილაკებს უკავშირდება და ამ სტრუქტურების რხევით მოძრაობას განაპირობებს.

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

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

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

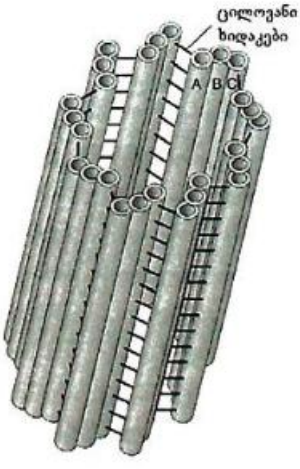
არაგაყოფად უჯრედებში, ჩვეულებრივ, ცენტრიოლების ერთი წყვილი არსებობს. ისინი ერთმანეთის მიმართ პერპენდიკულარულად არიან განლაგებული (სურ. 2-20). გაყოფისათვის მზადების პროცესში თითოეული ცენტრიოლი თავის თავს აორმაგებს. ახალი ცენტრიოლის აგება არსებული ცენტრიო-



სურ. 2-19.

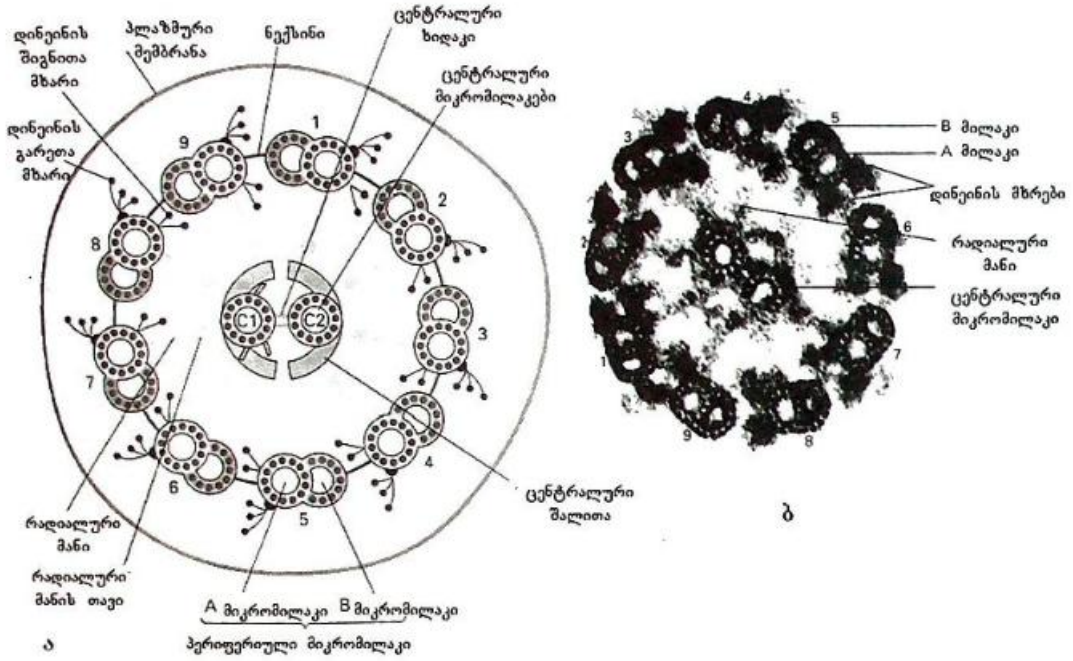
ა. კინეზინის მოლეკულის აგებულების სქემა; ბ. კინეზინით წარმოებული ტრანსპორტის სქემა;

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



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

ლის ზედაპირზე მისი სიგრძივი ღერძის პერპენდიკულარულად მიმდინარეობს. მიტოზის დროს, ცენტრიოლის თითოეული წყვილი უჯრედის მოპირდაპირე პოლუსებისაკენ მიემართება და გაყოფის თითისტარას ჩამოყალიბებაში მონაწილეობს, ხოლო გაყოფის შემდეგ წარმოქმნილი შვილეული უჯრედები ცენტრიოლის ერთ წყვილს ღებულობს. არაგაყოფად უჯრედებში ცენტრიოლები, ჩვეულებრივ, გოლჯის კომპლექსისა და ბირთვის მახლობლად მდებარეობს და უჯრედის სიმძიმის ცენტრის ჩამოყალიბებაში მონაწილეობს. ცენტრიოლების ირგვლივ ***პერიცენტრიოლური სხეულაკები*** მდებარეობს,



სურ. 2-21. წამწამისა და შოლტის აქსონემის აგებულება.
ა. სქემა ბ. ელექტრონოგრამა (Lodish et al., Molecular Cell Biology, 2001, მიხედვით)

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

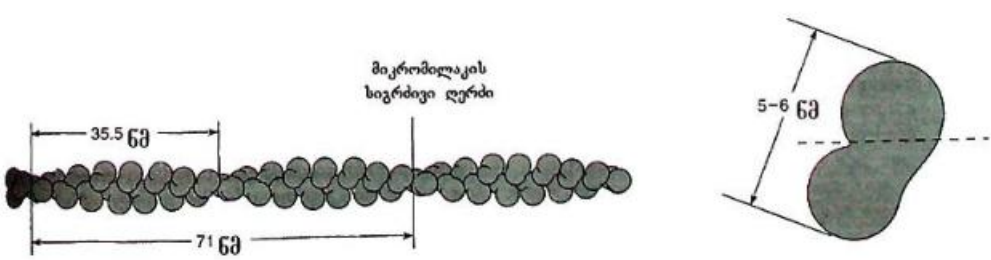
წამწამი და შოლტი უჯრედის მოძრავი მორჩებია, რომელთა საფუძველს განსაკუთრებულად ორგანიზებული მიკრომილაკები ქმნის. წამწამიანი უჯრედები თავის ზედაპირზე დაახლოებით 200-250 წამწამს შეიცავს. წამწამის სიგრძე 2-დან 10 მკმ-მდე მერყეობს. შოლტიანი უჯრედები, ჩვეულებრივ, ერთ შოლტს შეიცავს. შოლტი გაცილებით უფრო გრძელია,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

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

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

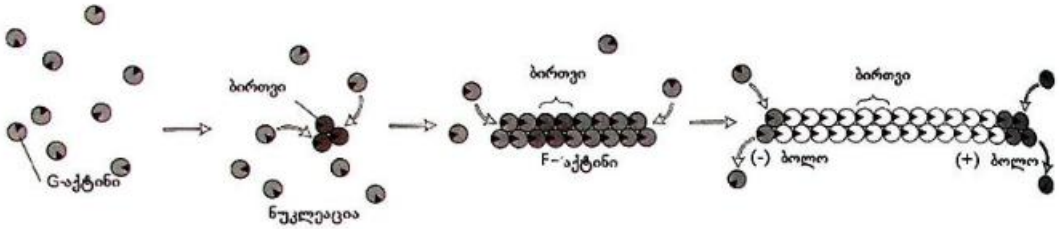
წამწამებისა და შოლტების რხევითი მოძრაობის საფუძველს მიკრომილაკების მეზობელი წყვილების ერთმანეთის ზედაპირზე სრიალი ქმნის. როგორც ვარაუდობენ, მოძრაობის დროს A მიკრომილაკის დინეინური მხრები მეზობელი წყვილის B მიკრომილაკის ზედაპირს უმაგრდება და დინეინის გააქტივების შემდეგ გამოთავისუფლებული ენერგიის ხარჯზე A მიკრომილაკი B მიკრომილაკის ზედაპირზე სრიალს იწყებს. პერიფერიული მიკრომილაკების თითოეული წყვილი მეზობელი წყვილის გასწვრივ გადაადგილდება. ეს მოძრაობა შეზღუდულია, ერთი მხრივ, ნექსინის ხიდაკების არსებობის გამო, რომლებიც პერიფერიულ მიკრომილაკებს ერთმანეთან აკავშირებს, ხოლო, მეორე მხრივ, რადიალური მანების არსებობის გამო, რომლებიც პერიფერიულ მიკრომილაკებს ცენტრალურ შალითასთან აკავშირებს. ყოველივე აღნიშნულის გამო, მიკრომილაკების სრიალის დროს წამწამი კი არ მოკლდება, არამედ ცენტრალური წყვილის გარშემო შემობრუნდება და რხევით მოძრაობას ასრულებს.

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



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

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



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

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

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

თავდაპირველად, G-აქტინის მოლეკულები მცირე ზომის არამდგრად ოლიგომერებს წარმოქმნის. გარკვეული სიგრძის (სამი-ოთხი სუბერთეულის შეერთების) მიღწევის შემდეგ ოლიგომერი წარმოქმნის მტკიცე ბირთვს, რომელსაც ორივე მხარეს G-აქტინის მოლეკულები ემატება და ფილამენტი თანდათან გრძელდება. ფილამენტის პოლიმერიზაციასთან ერთად G-აქტინის კონცენტრაცია ციტოზოლში მანამ კლებულობს, სანამ ფილამენტებისა და თავისუფალი მონომერების რაოდენობას შორის გარკვეული წონასწორობა არ დამყარდება. შემდეგ იწყება მესამე სტადია, როდესაც ფილამენტების თავისუფალ ბოლოებსა და ციტოზოლს შორის G-აქტინის მონომერების გაცვლა ხდება. ანუ რამდენი მონომერიც F-აქტინს ემატება, იმდენივე აკლდება. ამის გამო ფილამენტის სიგრძე და ტოტალური მასა არ იცვლება. ამ სტადიაზე ციტოზოლში არსებული მონომერების რაოდენობა კრიტიკული კონცენტრაციის სახელწოდებით არის ცნობილი. მისი მნიშვნელობის მატება G-აქტინის პოლიმერიზაციას, ხოლო კლება – F-აქტინის დეპოლიმერიზაციას იწვევს.

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

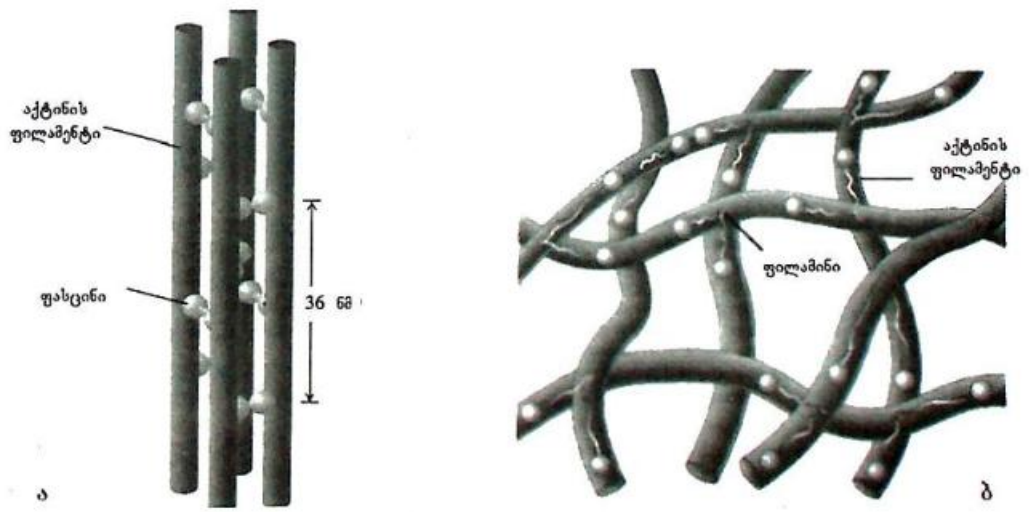
გელსოლინი ერთერთი ცილაა, რომელსაც აქტინის მონომერებს შორის კავშირის გაწყვეტა შეუძლია, თუმცა ეს მოქმედება Ca^{2+}-ის დაბალი კონცენტრაციისას ვერ ვლინდება. კალციუმის იონების რაოდენობის მატებისას გელსოლინი აქტინის ფილამენტს უკავშირდება და მის სუბერთეულებს შორის არაკოვალენტურ ბმებს არღვევს. ამასთან იგი დაკავშირებული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

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

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

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

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



სურ. 2-24 აქტინის მიკროფილამენტების დამაკავშირებელი ცილები.
ა. მოკლე ცილები, მაგ. ფასცინი მიკროფილამენტების კონებად ორგანიზაციას განაპირობებს. ბ. გრძელი ცილები, მაგ. ფილამინი, დრეკადობით ხასიათდება და მიკროფილამენტების თავისუფალ შეკავშირებას განაპირობებს, რის შედეგადაც მიკროფილამენტები ბადისებრ სტრუქტურებს ქმნის. **(S.L. Wolfe, Molecular and Cellular Biology, 1993 მიხედვით)**

ნენტს უკავშირდება და მათ აქტინის ფილამენტის გასწვრივ გადაადგილებს და ა.შ.

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

აქტინის ფილამენტები სამგანზომილებიანი ბადის სახით მთელ ციტოზოლშია განთავსებული და მისი კომპონენტების მოძრაობაში მონაწილეობს. ციტოზოლის პერიფერიულ ნაწილში განთავსებული აქტინის ფილამენტების ბადე გაყოფის ბოლო ფაზაში ციტოტომიური რგოლის ჩამოყალიბებაში მონაწილეობს.

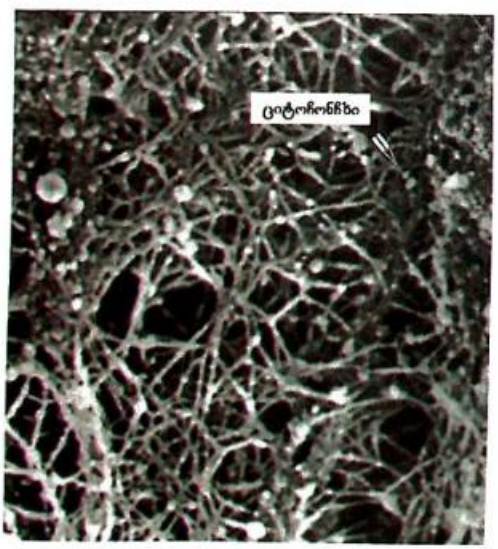
შუალედური ფილამენტები

ციტოჩონჩხის მესამე ფიბრილურ კომპონენტს შუალედური ფილამენტები ქმნის (სურ. 2-27).

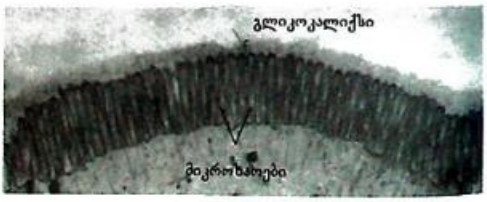
შუალედური ფილამენტები თითქმის ყველა ეუკარიოტულ უჯრედში გვხვდება, თუმცა მათი განაწილება სხვადასხვა უჯრედში განსხვავებულია. ეპიდერმისის უჯრედებსა და ნეირონებში მათი რაოდენობა თითქმის 10-ჯერ აღემატება მიკროფილამენტებისა და მიკრომილაკების რაოდენობას. შუალედური ფილამენტები, ძირითადად, საყრდენ ფუნქციას ასრულებს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

საერთო ჯამში შუალედური ფილამენტები:

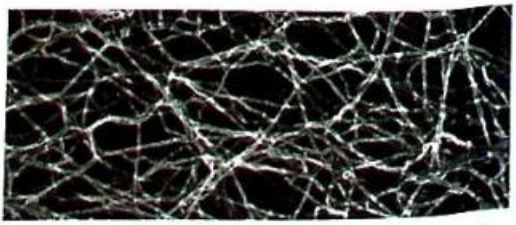
- **სტრუქტურულ საყრდენს უქმნის უჯრედს;**
- **უზრუნველყოფს კავშირს ციტოჩონჩხის სხვა ელემენტებსა და უჯრედის გარსს შორის;**



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



სურ. 2-26. ნაწლავის შემწოვი უჯრედის ზედაპირის ელექტრონოგრამა. მიკროფილამენტების კონისებრი განლაგება პლაზმური მემბრანის თითისმაგვარი გამონაზარდების – მიკროხაოების წარმოქმნას განაპირობებს.



სურ. 2-27. ციტოჩონჩხის მცირე უბანი. შუალედური ფილამენტებისაგან შექმნილი ბადე. სკანოგრამა.

➢ **ქმნის სამგანზომილებიან ბადეს ბირთვის გარშემო, რითაც:**

– საყრდენს უქმნის და ერთ ადგილას აჩერებს ბირთვს;

– უზრუნველყოფს ბირთვის გარსის მთლიანობას;

– მონაწილეობს ბირთვის გარსის რეორგანიზაციაში მიტოზის ბოლოს.

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

შუალედური ფილამენტები ცილების α ჯაჭვებით იქმნება, რომელთა თავისებურებები ამ ფილამენტების 6 კლასად დაყოფას განაპირობებს. მათ შორის განსხვავება საკმაოდ დიდია.

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

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

ვიმენტინის ფილამენტები ძირითადად მეზენქიმური წარმოშობის უჯრდებისათვის არის დამახასიათებელი. მას ემბრიონულ და არადიფერენცირებულ უჯრედებშიც ეხვდებით. ვიმენტინი შესაძლოა სხვა შუალედურ ფილამენტებთან, მაგ. დესმინთან ან გლიურ პროტეინთან იყოს კავშირში.

ცხრილი 1

ზოგიერთი სახის შუალედური ფილამენტის ლოკალიზაცია ეუკარიოტულ უჯრედებში

ფილამენტის ტიპი	უჯრედის ტიპი	მაგალითი
ციტოკერატინები	ეპითელური	მრავალშრიანი ბრტყელი გაურქოვანებელი და გარქოვანებული ეპითელიუმი
ვიმენტინი	მეზენქიმური ბუნების უჯრედები	ფიბრობლასტი, ქონდრობლასტი, მაკროფაგი, ენდოთელური უჯრედები, სისხლძარღვების კუნთოვანი უჯრედები
დესმინი	კუნთოვანი უჯრედები	განივზოლიანი და გლუვი კუნთოვანი უჯრედები (გარდა სისხლძარღვების კუნთოვანი უჯრედებისა)
გლიური ფიბრილური მჟავე პროტეინი	გლიური უჯრედები	ასტროციტები
ნეიროფილამენტები	ნერვული უჯრედები	ნეირონების უმეტესობა (თუმცა არა ყველა)

დესმინი (სკელეტინი) გლუვკუნთოვან უჯრედებში, ჩონჩხისა და გულის განივზოლიანი კუნთოვანი ბოჭკოების Z ზოლებში გვხვდება.

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

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

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

- **ფილაგრინი – კერატინის ფილამენტებისაგან კონების წარმოქმნას უზრუნველყოფს;**
- **სინამინი და პლექტინი – დესმინისა და ვიმენტინის სამგანზომილებიანი ბადის შექმნაში მონაწილეობს.**
- **პლაკინები – ეპითელურ უჯრედში კერატინის ფილამეტების ჰემიდესმოსომებთან, მგრძნობიარე ნერვულ უჯრედში კი აქტინის ფილამენტების ნეიროფილამენტებთან დაკავშირებას უზრუნველყოფს.**

კავშირი კლინიკასთან

შუალედური ფილამენტების გამოელენა იმუნოციტოქიმიური მეთოდით უცნობი წარმოშობის ავთვისებიანი სიმსივნეების დიაგნოზის დასმის შესაძლებლობას იძლევა. სიმსივნის განვითარების წყაროს ცოდნა, არა მხოლოდ დიაგნოზის დასმის, არამედ სიმსივნის მკურნალობის ეფექტური გეგმის შემუშავებისთვის არის მნიშვნელოვანი.

უჯრედული ტრანსპორტი

პლაზმური მემბრანა, რომელიც ფოსფოლიპიდებისა და ქოლესტერინის მოლეკულები ორმაგი შრით იქმნება, აირებს (O_2 და CO_2) და მცირე ზომის დაუმუხტავ პოლარულ ნაწილაკებს (შარდოვანა, სპირტი) ადვილად ატარებს. ეს მოლეკულები მემბრანაში ენერგიის ხარჯვის გარეშე, პასიური დიფუზიის გზით გადის (სურ. 2-28). აქვე უნდა აღინიშნოს, რომ მემბრანას, ტრანსპორტული ცილების მონაწილეობის გარეშე, მოლეკულების მხოლოდ ძალიან მცირე ნაწილი გადასერავს.

პლაზმური მემბრანის შემადგენლობაში სამ ტიპის სატრანსპორტო ცილა განირჩევა:

- **იონური არხები**
- **ატფ დამოკიდებული ტუმბოები**
- **ცილა გადამტანები (ტრანსპორტერები)**

იონური არხები

იონური არხები ტრანსმემბრანული ცილებით შექმნილი ჰიდროფილური საავალებია (ფორებია), რომლებშიც დიდი რაოდენობით წყლის მოლეკულებისა და იონების ტრანსპორტი ხორციელდება. ფორის წარმოქმნისას არხის ცილების დახვევა ისეთნაირად ხდება, რომ ჰიდროფობური ამინომჟავები მოლეკულის პერიფერიაზე თავსდება და ფოსფოლიპიდის მოლეკულების ჰიდროფობურ კუდებთან ამყარებს კავშირს, ჰიდროფილური ამინომჟავები კი არხის სანათურის მხარეს თავსდება და არხის შიგნითა, პოლარულ ზედაპირს ქმნის.

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

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

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

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

ლიგანდზე დამოკიდებული არხები. ასეთი არხების ჭიშკრის გახსნა სასიგნალო მოლეკულასთან (ლიგანდთან) დაკავშირებას საჭიროებს. პოტენციალზე დამოკიდებული არხებისაგან განსხვავებით, ლიგანდზე დამოკიდებული არხი ღიაა მთელი იმ ხნის მანძილზე, რომლის განმავლობაშიც ლიგანდი არხის ცილასთან არის დაკავშირებული. არხის ცილებს, რომელსაც ლიგანდი უკავშირდება **იონურ არხთან დაკავშირებულ რეცეპტორს** უწოდებენ.

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

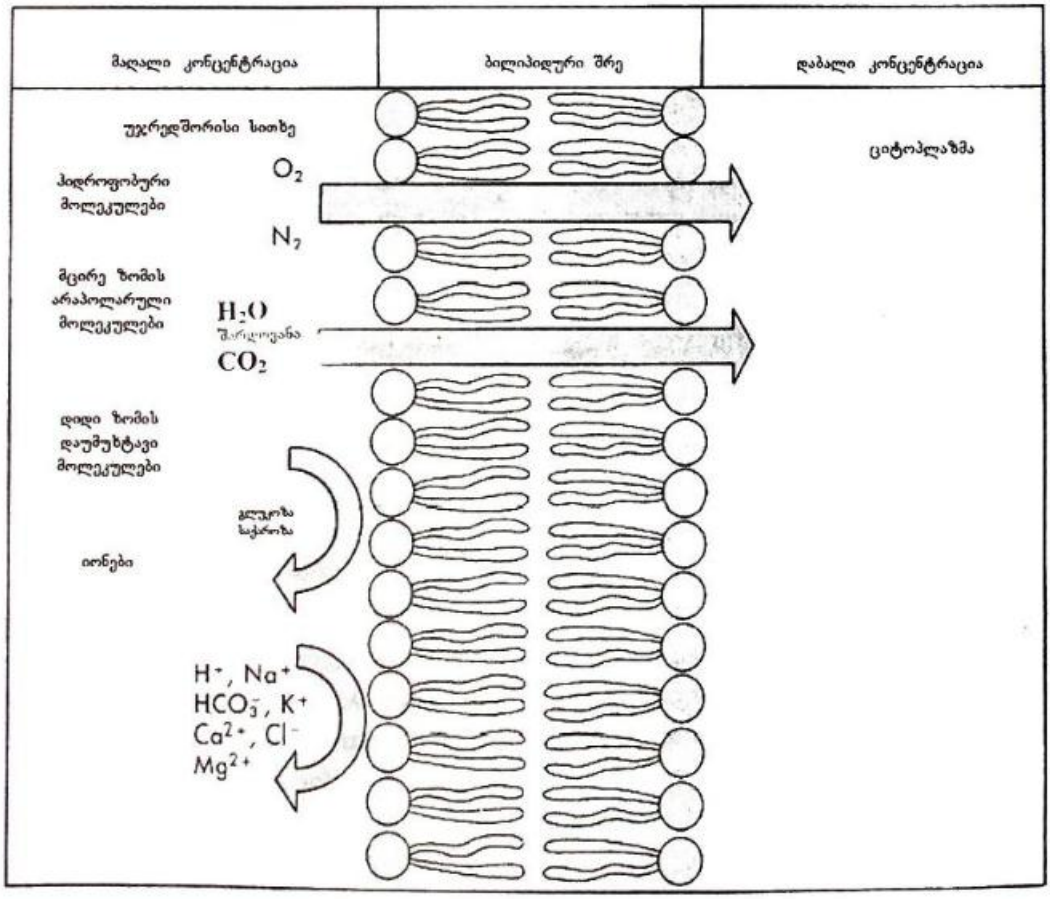
„უჭიშკრო“ არხები. იონური არხების მცირე ნაწილს ჭიშკარი არ გააჩნია. ასეთი არხების ყველაზე გავრცელებულ სახეს კალიუმის არხი წარმოადგენს. ვინაიდან არხს ჭიშკარი არა აქვს, უჯრედი კალიუმის ტრანსპორტს ამ არხებში ვერ აკონტროლებს.

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

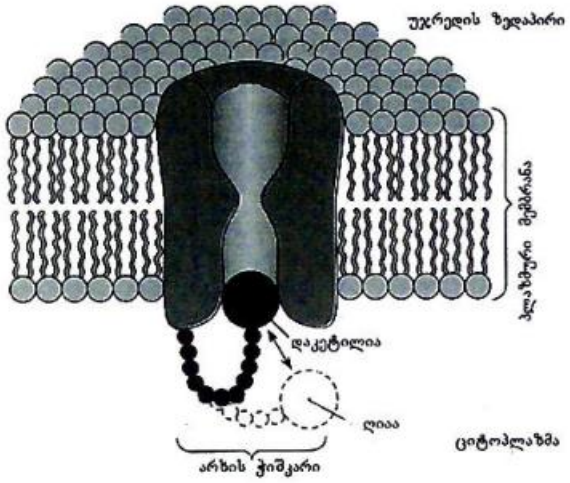
ფორინების ფუნქციის დარღვევა შესაძლოა ისეთი დაავადებების მიზეზი გახდეს როგორიცაა უშაქრო დიაბეტი ან თანდაყოლილი კატარაქტა.

ატფ დამოკიდებული ტუმბოები ან ატფ-აზები იონებსა და მცირე ზომის მოლეკულებს მხოლოდ ატფ-ის ჰიდროლიზის გზით მიღებული ენერგიის გამოყენებით გადააადგილებს (სურ. 2-30). ამ პროცესს ***აქტიური ტრანსპორტი*** ეწოდება. ამ შემთხვევაში ნივთიერებები მათი კონცენტრაციის გრადიენტის ან მემბრანის გასწვრივ არსებული მემბრანული პოტენციალის საწინააღმდეგო მიმართულებით გადაადგილდება. აქტიური ტრანსპორტისათვის საჭირო ენერგია ატფ-ის ადფ-ად და ფოსფორად დაშლის პროცესში გამოთავისუფლდება. ყველა ცხოველური უჯრედის ციტოპლაზმაში Ca^{2+}-ისა და Na^{+}-ის იონების დაბალი კონცენტრაციის შენარჩუნება, ლიზოსომებში საჭიროებისამებრ დაბალი pH-ის შექმნა და ა.შ. სწორედ ასეთი ტუმბოების მეშვეობით წარმოება.

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



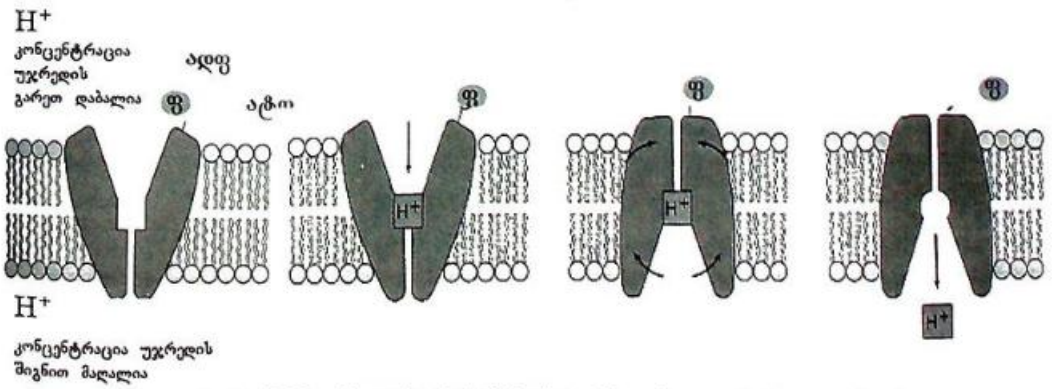
სურ. 2-28. მემბრანის გამავლობა სხვადასხვა სახის ნივთიერებებისათვის.



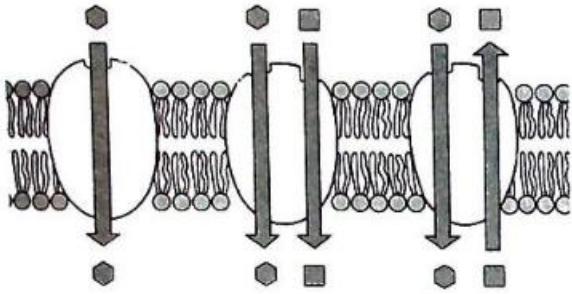
სურ. 2-29. „ჰიშკრიანი" იონური არხის აგებულება.
ცილის მოლეკულის ცენტრალური ნაწილი სელექციური ფილტრის სახით მოქმედებს და მხოლოდ მისთვის სპეციფიურ იონებს ატარებს. სხვადასხვა ზეგავლენით (ძაბვის ცვლილება, ლიგანდის მოქმედება, მექანიკური სტრესი) გამოწვეული არხის ფორმის ცვლილება მისი „ჰიშკრის" გაღებას განაპირობებს, რის შედეგადაც არხი იონებისათვის გამტარი ხდება. ცილოვანი არხების უმეტესობას „ჰიშკრები" ციტოპლაზმისმხრივ ზედაპირზე აქვს.

სპორტში მონაწილეობს. იონური არხებისაგან განსხვავებით ისინი დროის მონაკვეთში მხოლოდ ერთ (ან ორ) მოლეკულას გადაადგილებენ. გადასატან მოლეკულასთან დაკავშირების შემდეგ, ცილა გადამტანი ფორმას იცვლის და მხოლოდ მასთან დაკავშირებულ მოლეკულას გადაადგილებს. ვინაიდან ასეთი ტრანსპორტი გადამტანის ფორმის ცვლილებას მოითხოვს, იგი სხვა სახის ტრანსპორტთან შედარებით, ბევრად უფრო ნელია.

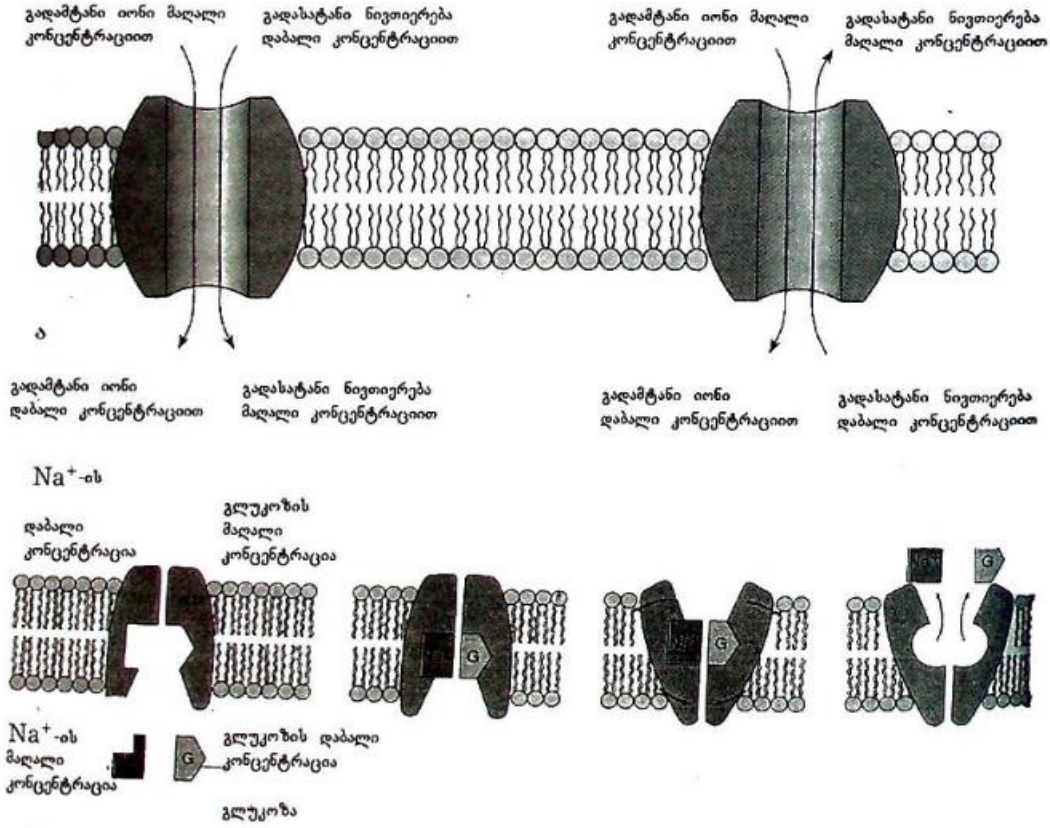
ცილა გადამტანები უნიპორტერებად, სიმპორტერებად და ანტიპორტერებად იყოფა (სურ. 2-31). ***უნიპორტერები*** ცილა გადამტანებია, რომლებსაც კონცენტრაციის გრადიენტის მიმართულებით მხოლოდ ერთი მოლეკულა გადააქვთ. ასეთ გადამტანებს გადააქვს ჟუჟუმწოვრებში გლუკოზა და ამინომჟავები. ***ანტიპორტერები*** და ***სიმპორტერები***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



სურ. 2-30. აქტიური ტრანსპორტი წყალბად-იონის ატფ-აზური ტუმბოს მოქმედების მაგალითზე.

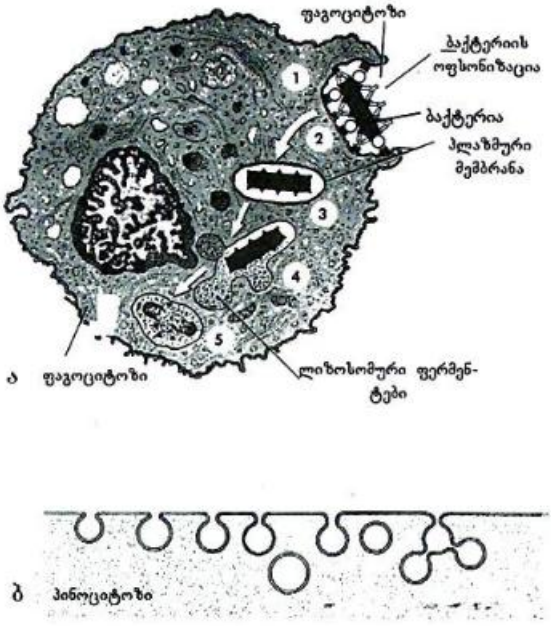


სურ. 2-31. უნიპორტი (I), სიმპორტი (II) და ანტიპორტი (III).



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

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



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

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

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

ზემოთ ჩამოთვლილი ტრანსპორტული ცილები უჯრედსა და გარემოს შორის მხოლოდ დაბალმოლეკულური ნაერთების ცვლას უსრულყოფს. უჯრედსა და გარემოს შორის მაღალმოლეკულური ნივთიერებების ცვლა ხორციელდება განსხვავებული მექანიზმით, რომელშიც პლაზმურ მემბრანასთან ერთად ციტოჩონჩხის ელემენტებიც მონაწილეობს.

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

ენდოციტოზი პინოციტოზის, რეცეპტორებით წარმოებული ენდოციტოზისა და ფაგოციტოზის გზით ხორციელდება.

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

იტოზის პროცესი ფაგოციტის პლაზმურ მემბრანაში არსებული რეცეპტორის ბაქტერიასთან ან სხვა ნაწილაკთან დაკავშირებით იწყება (სურ. 2-33). ბაქტერიის ზედაპირს წინასწარ სპეციალური ცილები (იმუნოგლობულინები ან კომპლემენტის C_{3b} ფრაგმენტი) უკავშირდება, რომლებიც ბაქტერიას ფაგოციტოზისათვის ამზადებს. ამ პროცესს ***ოფსონიზაცია,*** ხოლო თვით ცილებს ***ოფსონინები*** ეწოდება. ფაგოციტის მემბრანაში არსებული რეცეპტორები ბაქტერიის ზედაპირზე არსებულ ოფსონინებს უკავშირდება, რაც პლაზმური მემბრანისა და უცხო ნაწილაკის კონტაქტის მიდამოს ქვემოთ ფაგოციტის ციტოპლაზმაში აქტინისა და მიოზინის მოლეკულების მობილიზაციას განაპირობებს. ამის შედეგად უჯრედი ამ მიდამოში ციტოპლაზმურ გამონაზარდებს – ფსევდოპოდიებს (ცრუფეხებს) ქმნის (სურ. 2-33ა). ფსევდოპოდიები ნელნელა გრძელდება და ბაქტერიას (ან სხვა სტრუქტურას) გარს ეკვრის. როდესაც ფსევდოპოდიები მთლიანად მოსაზღვრავს ბაქტერიას, მათი მემბრანები ერთმანეთს ერწყმის და მემბრანულ ვაკუოლში მოქცეული ბაქტერია ციტოპლაზმაში აღმოჩნდება. ეს ვაკუოლი შემდგომში ლიზოსომას უერთდება, სადაც მჟავე ჰიდროლაზების მეშვეობით მონელების პროცესი იწყება.

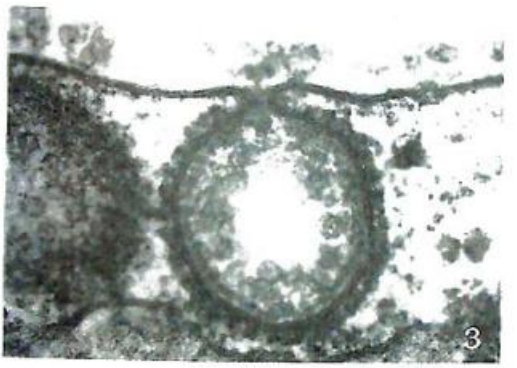
პინოციტოზი უჯრედის მიერ თხიერი ნივთიერებების შთანთქმის პროცესია. პინოციტოზს სხვადასხვა ხარისხით ყველა უჯრედი აწარმოებს.

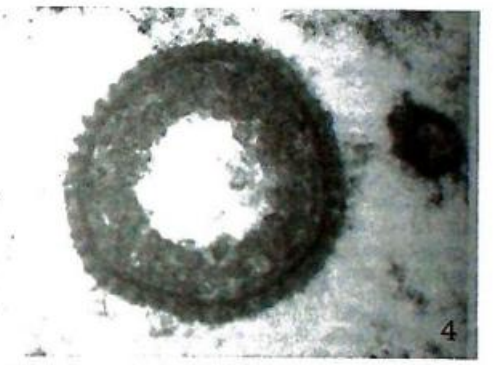
პინოციტოზის პროცესში პლაზმური მემბრანა ქმნის მცირე ზომის ჩანადრეკს (ინვაგინაციას) (სურ. 2-33, ბ), რომელშიც უჯრედშორისი სითხის გარკვეული ნაწილი ექცევა. ჩანადრეკის კიდეები თანდათანობით ერთმანეთს უახლოვდება, ერთდება და მცირე ზომის ბუშტუკს წარმოქმნის. პინოციტოზური ბუშტუკი პლაზმურ მემბრანას შორდება და ციტოპლაზმაში გადაადგილდება. შთანთქმულ უჯრედშორის სითხეს უჯრედების უმეტესობა თვითონ მოიხმარს. ასეთ შემთხვევებში პინოციტოზური ბუშტუკები ლიზოსომებს უერთდება. ლიზოსომური მონელების შედეგად წარმოქმნილი დაბალმოლეკულური ნაერთები ციტოპლაზმაში გადადის და უჯრედის მიერ მოიხმარება.

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



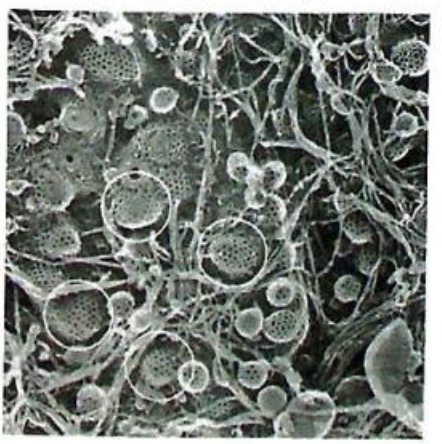






სურ. 2-34. ა. ქობიანი ორმოებისა და ქობიანი ბუშტუკების წარმოქმნის თანმიმდებრული სტადიები.

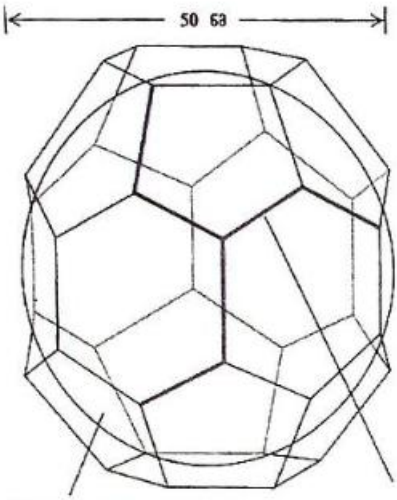
ქობიანი ორმოსა და ბუშტუკისა წარმოქმნა წიწილას ოოციტში. კლათრინის მოლეკულებით შექმნილი ქობა ისრებით არის მითითებული.



ბ. ქობიანი ორმოები (ჩასმულია წრეებში) ღვიძლის უჯრედის (ჰეპატოციტის) პლაზმური მემბრანის ციტოპლაზმისმხრივ ზედაპირზე. თითოეული მათგანი კლათრინისაგან შექმნილი ბადით არის დაფარული.

მპონენტი ***კლატრინია***. ქობიანი ორმოების დასახელებას ამ დამატებითი მფარავი ფენის არსებობა განაპირობებს.

კლატრინის მოლეკულური წონა დაახლოებით 180 კილოდალტონია. კლატრინის მოლეკულები ორმოს ზედაპირზე ხუთკუთხა ან ექვსკუთხა ფორმის ქსელს ქმნის. ლიგანდის რეცეპტორთან დაკავშირების შემდეგ ქობიანი ორმოს კიდეები ერთმანეთს უახლოვდება და ქობიან ბუშტუკს წარმოქმნის



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

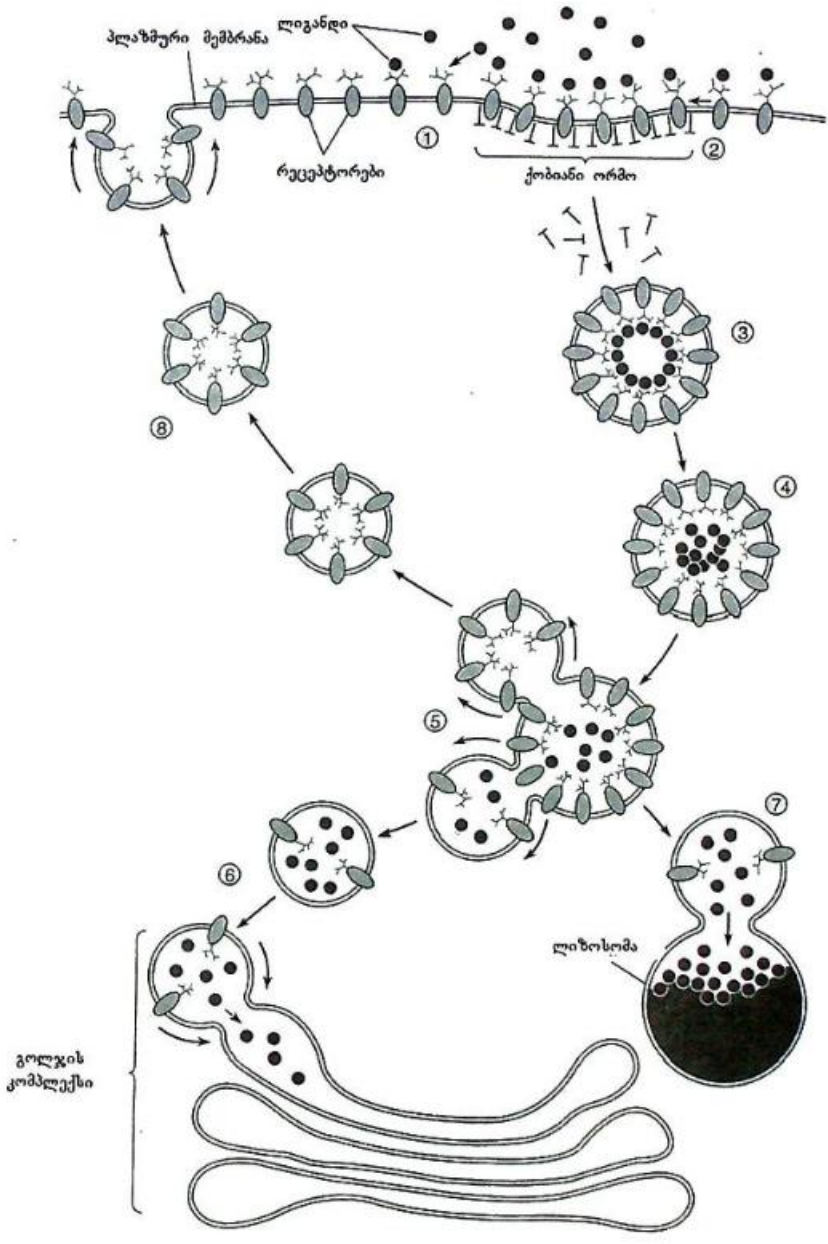
(სურ. 2-35). ქობიანი ბუშტუკების ციტოპლაზმაში გადაადგილების კვალდაკვალ კლატრინის მოლეკულები ბუშტუკის ზედაპირს შორდება, პლაზმურ მემბრანას უბრუნდება და ახალი ორმოების წარმოქმნაში მონაწილეობს.

კლატრინის მოლეკულების მოცილების შემდეგ ქობიან ბუშტუკებს ***ადრეულ (ზედაპირული) ენდოსომებს*** უწოდებენ. შემდგომში ისინი ციტოპლაზმაში ღრმად გადაინაცვლებენ და ***გვიან (ღრმა) ენდოსომებს*** წარმოქმნიან. ენდოსომების მემბრანა შეიცავს წყალბადის ატფ-დამოკიდებულ ტუმბოებს, რომელთა მეშვეობით ენდოსომის შიგა გარემოს შემჟავება ხდება. მჟავე გარემოს მოქმედებით ლიგანდი რეცეპტორს შორდება. განთავისუფლებული რეცეპტორი შესაძლოა უკან, პლაზმურ მემბრანაში დაბრუნდეს და ხელმეორედ იქნას გამოყენებული. მაგალითად, ქოლესტერინის შემცველი ნაწილაკების რეცეპტორების გამოყენება რამდენჯერმე ხდება. რეცეპტორთან დაშორების შემდეგ ლიგანდი გვიან ენდოსომაში რჩება. ეს უკანასკნელი ლიზოსომას უერთდება, სადაც ლიგანდი დაბალმოლეკულურ ნაერთებად იშლება (სურ. 2-36).

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

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

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



სურ. 2-36. რეცეპტორებით წარმოებული ენდოციტოზის მიმდინარეობა.

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

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

ციტოპლაზმური ჩანართები

ჩანართები დროებითი წარმონაქმნებია, რომლებიც უჯრედის მეტაბოლიზმის პროცესში ციტოპლაზმაში გროვდება.

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

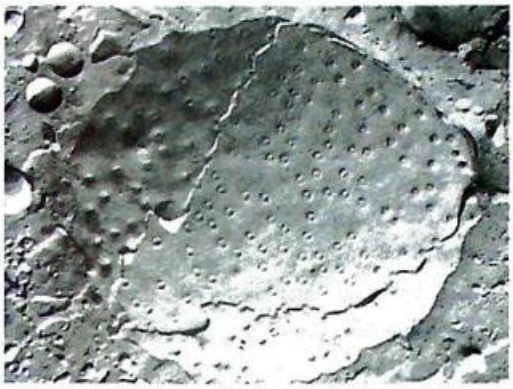
პიგმენტურ ჩანართებს შორის ყველაზე ფართოდ არის გავრცელებული მელანინი, რომელიც კანში და ბადურას პიგმენტურ შრეში გვხვდება.

ბირთვი

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

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

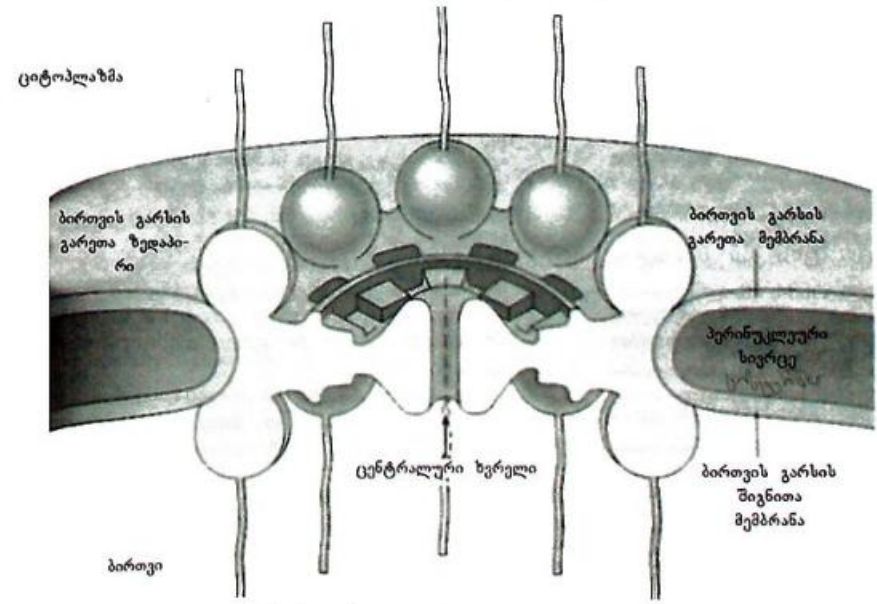
ბირთვის გარსის შიგნითა მემბრანის სისქეც დაახლოებით 6 ნმ-ია. მემბრანის ნუკლეოპლაზმისმხრივი ზედაპირი მჭიდროდ უკავშირდ-



სურ. 2-37. ბირთვის ზედაპირის ელექტრონოგრამა დამზადებული გაყინვა-გახლეჩის მეთოდით. ბირთვის ზედაპირის ნაწილზე გარეთა მემბრანა მოცილებულია. განირჩევა ბირთვის გარსის ორი მემბრანა და ფორები.

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

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



სურ. 2-38 ბირთვის ფორის აგებულების სავარაუდო სქემა.

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

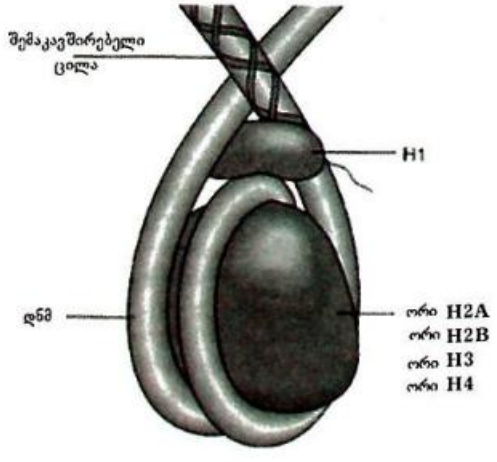
ბირთვული ექსპორტი და იმპორტი დაახლოებით ერთნაირი მექანიზმით მიმდინარეობს. უახლესი კვლევებით დადგინდა, რომ საინფორმაციო რნმ-ს გადატანას სპეციფიური ცილა-რეცეპტორები უზრუნველყოფს. ეს ცილები ამინომჟავების ***საექსპორტო სასიგნალო თანმიმდევრობას*** შეიცავს. მათი ნაწილი ბირთვსა და ციტოპლაზმას შორის მოძრაობს,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

ბირთვში არსებული ყველა ცილა (ჰისტონები, ლამინები, დნმ და რნმ პოლიმერაზები, და ა.შ.) ციტოპლაზმაში სინთეზდება და აქტიური ტრანსპორტის გზით ბირთვში გადაიტანება. ცილები, რომლებიც ბირთვში აქტიური ტრანსპორტის გზით ხვდება, ***ბირთვული ლოკალიზაციის სასიგნალო თანმიმდევრობას*** შეიცავს. ის ბირთვული ცილები, რომლებიც ბირთვსა და ციტოპლაზმას შორის ორივე მიმართულებით მოძრაობს, როგორც საექსპორტო, ისე ბირთვული ლოკალიზაციის სასიგნალო თანმიმდევრობებს შეიცავს.

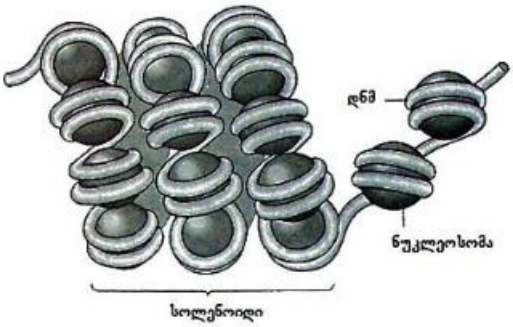
ბირთვული ტრანსპორტის რეცეპტორები ნუკლეოფორინებთან მრავალობით კავშირს ამყარებს და მათი კონფორმაციული ცვლილებების გზით მაკრომოლეკულების ტრანსპორტს უზრუნველყოფს.

ქრომატინი. ბირთვის გენეტიკური მასალა – დეზოქსირიბონუკლეინის მჟავა (დნმ) გაჟოფად ბირთვში ქრომოსომების, ხოლო მოსვენებულ (ინტერფაზულ) ბირთვში ქრომატინის სახით გვხვდება. ქრომატინის ორგანიზაცია დნმ-ს ორმაგი სპირალის ბირთვული ცილების – ***ჰისტონების*** ირგვლივ დახვევით იწყება (სურ. 2-39).

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



სურ. 2-39. ნუკლეოსომის აგებულება.



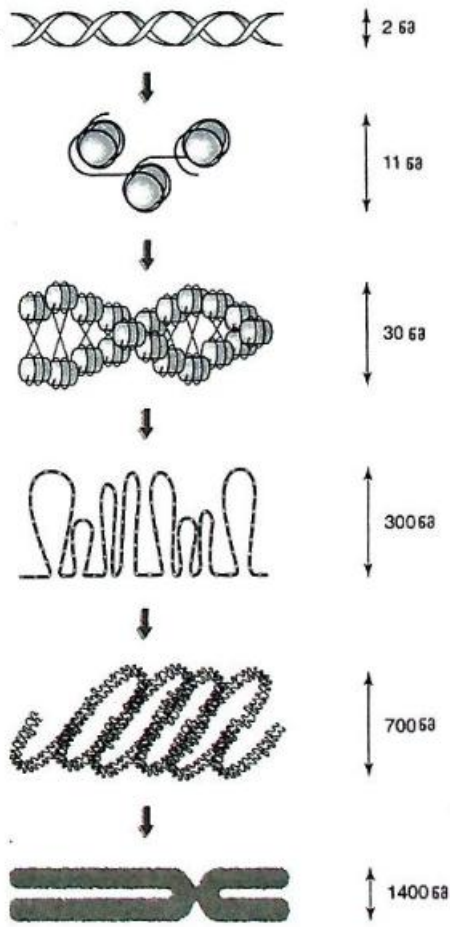
სურ. 2-40. სოლენოიდის აგებულება.

ცილა წყვილის სახით არის წარმოდგენილი. ორ მეზობელ ნუკლეოსომას ერთმანეთთან აკავშირებს დნმ-ს დაახლოებით 48 ნუკლეოტიდისაგან შემდგარი მონაკვეთი, რომელიც სხვა ტიპის ჰისტონურ ცილასთან (H_1 ან H_5) არის დაკავშირებული.

ქრომატინის ორგანიზაციის შემდეგ დონეს ***სოლენოიდს*** უწოდებენ (სურ. 2-40). იგი 30ნმ სისქის ფიბრილაა. მის წარმოსაქმნელად ნუკლეოსომებისაგან შემდგარი ჯაჭვი ისე იხვევა, რომ ერთი ნახვევი 6 ნუკლეოსომას მოიცავს. მიღებული სტრუქტურა კვლავ იხვევა. მისი დახვევისათვის სტრუქტურულ საფუძველს არაჰისტონური ცილები ქმნის. სოლენოიდის შემდგომი სპირალიზაცია 300 ნმ სისქის სტრუქტურას ქმნის, ამ უკანასკნელის შემდგომი დახვევა კი – 700 ნმ სისქის სტრუქტურას (2-41).

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

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



სურ. 2-41 ქრომატინის ორგანიზაციის დონეები.

სქემაზე ზემოდან ქვემოთ ნაჩვენებია დნმ-ს 2ნმ სისქის ორმაგი სპირალი, ნუკლეოსომა (11ნმ სისქის), სოლენოიდი (30ნმ სისქის), ქრომატინის 300 ნმ სისქის და 700 ნმ სისქის ფიბრილები. სულ ბოლოს ნაჩვენებია 1400 ნმ სისქის მეტაფაზური ქრომოსომა.

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

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

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

ქრომატინის სპირალიზაციისა და, შესაბამისად, კონდენსაციის ხარისხი უჯრედის მეტაბოლური აქტივობის პროცესში ცვლილებას განიცდის. რაც უფრო კონდენსირებულია ქრომატინი ***(ჰეტეროქრომატინი)*** მით დაბალია ინფორმაციის გადაწერის ***(ტრანსკრიპციის)*** შესაძლებლობა და, პირიქით, რაც უფრო გაშლილია დნმ-ს ჯაჭვი ***(ეუქრომატინი)***, მით მეტი უბნიდან არის შესაძლებელი ინფორმაციის მიღება. ეუქრომატინის დნმ ტრანსკრიპციისათვის ადვილად ხელმისაწვდომია და, შესაბამისად, უჯრედში ცილის სინთეზს დნმ-ს ეს ნაწილი წარმართავს. ხოლო გენები, რომელთა ექსპრესია მოცემულ უჯრედში არ ხდება, ჰეტეროქრომატინის შემადგენლობაში შედის. სხვადასხვა უჯრედები თავისი სინთეზური აქტივობით ერთმანეთისაგან მნიშვნელოვნად განსხვავდება, რაც, თავის მხრივ, ჰეტერო- და ეუქრომატინის პროპორციული დამოკიდებულების თავისებურებით განისაზღვრება.

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

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

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

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

➢ ბირთვაკის საორგანიზაციო ცენტრებთან ახლოს რიბონუკლეოპროტეინების (რნპ-

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

➢ რნპ-ს ფიბრილების შემდგომი ორგანიზაციით რიბოსომების სუბერთეულები წარმოიქმნება. ამ უბანს ***ბირთვაკის გრანულური ნაწილი*** ეწოდება. იგი 15-20 ნმ დიამეტრის გრანულებისაგან შედგება.

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

მიტოზის დროს ბირთვაკი ქრება, რაც ქრომატინის სპირალიზაციასთან და ტრანსკრიპციის პროცესის შეწყვეტასთან არის დაკავშირებული. ბირთვის ხელახალი წარმოქმნა შვილეულ უჯრედებში ბირთვაკის რეორგანიზაციის დროს ხდება.

ბირთვაკის მახლობლად ყოველთვის მდებარეობს პეტეროქრომატინი, რომელსაც ***ბირთვაკის ჰეტეროქრომატინს*** უწოდებენ. მისი ფუნქციური მნიშვნელობა ცნობილი არ არის.

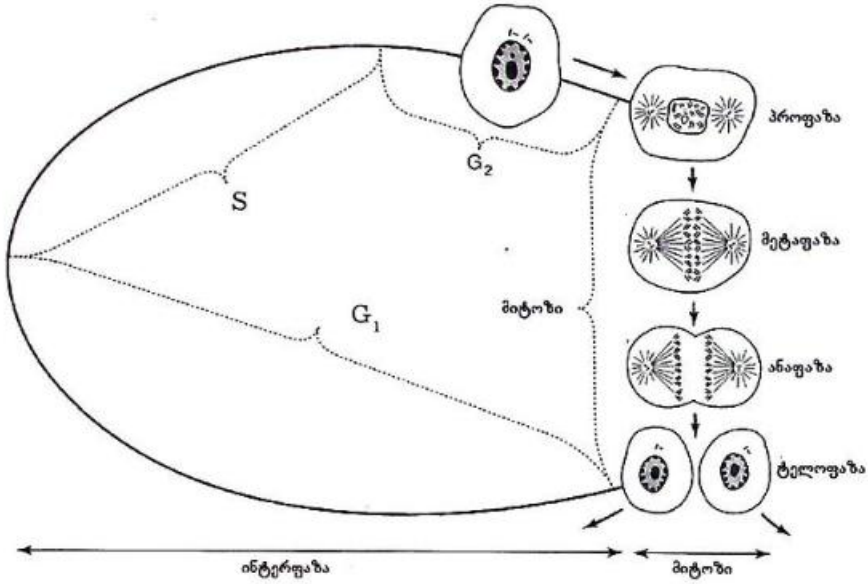
ბირთვის მატრიქსი. ნივთიერებას, რომელიც ქრომატინსა და ბირთვაკს შორის არსებულ სივრცეს ავსებს ***ბირთვის მატრიქსი*** ეწოდება. იგი, ძირითადად, ცილების, სხვადასხვა მეტაბოლიტებისა და იონებისაგან შედგება. ნუკლეინის მჟავებისა და სხვა წყალში ხსნადი ნივთიერებების მოცილების შემდეგ, ბირთვის მატრიქსში რჩება ერთიანი ფიბრილური სტრუქტურა, რომელსაც ბირთვის ჩონჩხს უწოდებენ. ბირთვის გარსის ფიბროზული ფირფიტა ბირთვის ჩონჩხის ნაწილს წარმოადგენს.

უჯრედის გაყოფა

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

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

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



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

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

ბირთვის გარსის დაშლის შემდეგ ქრომოსომები უჯრედის ეკვატორულ სიბრტყეში განლაგდება, სადაც თითოეული სიგრძივად იყოფა და ორ შვილეულ ქრომატიდას წარმოქმნის. გაყოფის თითისტარას მიკრომილაკები ქრომატიდებს ცენტრომერის (კინეტოქორის) მიდამოში უმაგრდება.

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

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

უჯრედული პოპულაციების უმეტესობა მუდმივ განახლებას განიცდის, ერთი მხრივ

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

უჯრედებს, რომლებიც დიფერენციაციის დაბალი ხარისხით და მაღალი პროლიფერაციული აქტივობით ხასიათდებიან, ***ღეროვანი (ბლასტური) უჯრედები*** ეწოდება. ორგანიზმში უჯრედული პოპულაციის მუდმივ განახლებას და მის რაოდენობრივ მუდმივობას ღეროვანი უჯრედები განაპირობებს. ნებისმიერი ქსოვილი ღეროვანი, ნახევრად დიფერენცირებული (გარდამავალი) და დიფერენცირებული უჯრედებისაგან შედგება. გამონაკლისს მოზრდილ ორგანიზმში ნერვული და გულის კუნთოვანი ქსოვილი ქმნის. მათში ღეროვანი უჯრედების არსებობა გამოვლენილი არ არის.

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

კავშირი კლინიკასთან

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

ორგანიზმის განვითარების, ჯანმრთელობისა და ნორმალური ფუნქციონირებისათვის უჯრედების პროლიფერაციასთან ერთად, არანაკლები მნიშვნელობა უჯრედების კვდომას ენიჭება. არჩევენ კვდომის ორ სახეს: ***უჯრედების პროგრამირებულ კვდომას – აპოპტოზს*** და ***ნეკროზს***.

აპოპტოზი ბერძნული სიტყვაა და ფოთოლცვენას ნიშნავს. იგი პირველად ემბრიონულ ქსოვილებში იქნა აღწერილი. უჯრედების პროგრამირებული კვდომა ერთერთი ცენტრალური მექანიზმია, რომლიც მრავალუჯრედიანი ორგანიზმის განვითარებას უზრუნველყოფს. ამაეე დროს, აპოპტოზი ის ძირითადი მექანიზმია, რომლითაც ორგანიზმი სიმსივნის განვითარებისაგან იცავს თავს.

უჯრედების უმეტესობას, შესაბამისი სიგნალის მიღების შემდეგ, საკუთარი აპოპტოზური პროგრამის გააქტივების უნარი აქვს. ძირითადი ცვლილებები აპოპტოზის დროს დნმ-ში ვითარდება. ეფექტორების როლს ამ პროცესში კასპაზები ასრულებს. ამ ფერმენტების სამიზნეს ბირთვის ლამინები და ციტოჩონჩხის ელემენტები წარმოადგენს. ამ სტრუქტურების დაშლა კი უჯრედის განადგურებას იწვევს. ბირთვი კომპაქტური ხდება, იჭმუხნება და ზომაში კლებულობს. ასეთ ბირთვს ***პიკნოზური*** ეწოდება. შემდგომში ენდონუკლეაზების მოქმედებით ქრომატინი მარცვლებად იშლება. აპოპტოზური უჯრედი იჭმუხნება და იშლება მცირე ფრაგმენტებად, რომლებსაც ***აპოპტოზურ სხეულაკებს*** უწოდებენ. მათი ალაგება მაკროფაგების მიერ ხდება. აღნიშნული ცვლილებები ანთების გარეშე მიმდინარეობს.

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

ადამიანის ემბრიოლოგიის საფუძვლები

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

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

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

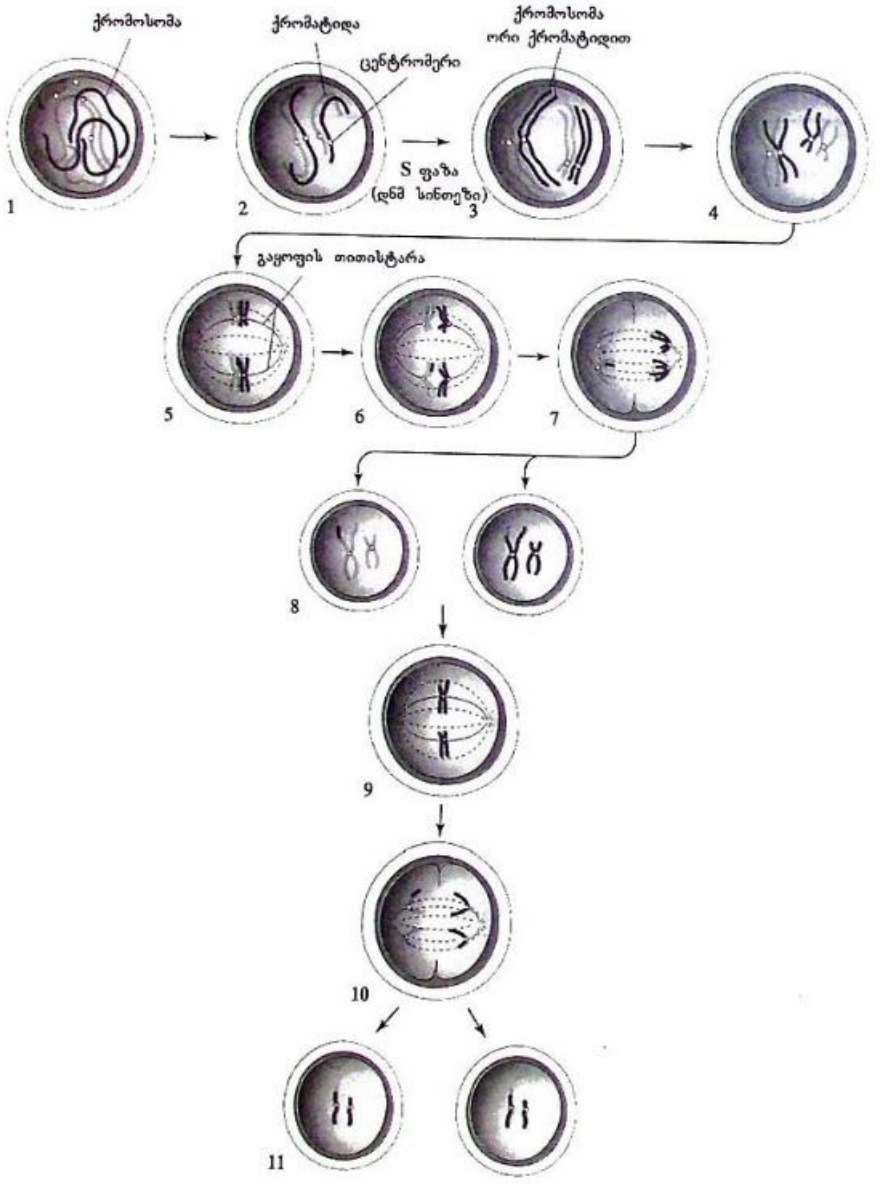
III პერიოდი ნაყოფის პერიოდია, რომელიც განვითარების IX კვირიდან იწყება და დაბადებით მთავრდება. ყოველი ახალი ორგანიზმის ინდივიდუალობას მამრობითი და მდედრობითი სასქესო უჯრედის თავისებურება განაპირობებს. ამიტომ, საკუთრივ ემბრიონული განვითარების განხილვამდე სასქესო უჯრედების აგებულებისა და წარმოქმნის თავისებურებებს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

გამეტოგენეზი

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

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

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



სურ. 3-1 მეიოზის სქემატური გამოსახულება.

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

ენ მიემართება. შესაბამისად, პირველი მეიოზური გაყოფის დამთავრების შემდეგ მიიღება ორი შვილეული უჯრედი (მეორე რიგის სპერმატოციტი ან ოოციტი), რომლებიც ქრომოსომების ჰაპლოიდურ რაოდენობას (23) შეიცავს, თუმცა თითოეული ქრომოსომა ორი შვილეული ქრომატიდით არის წარმოდგენილი. ამრიგად, პირველი მეიოზური გაყოფის

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

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

ამრიგად, მეიოზის დროს:

- **სასქესო უჯრედებში ქრომოსომების რაოდენობის განახევრებით, თაობიდან თაობაში ქრომოსომების მუდმივი, დიპლოიდური რაოდენობა ნარჩუნდება;**
- **ჰომოლოგიური ქრომოსომების დაწყვილება შესაძლებელს ხდის მათ შორის უბნების გაცვლას („კროსინგოვერი"), რაც გენების „არევას" და გენეტიკური მასალის ახალი კომბინაციების (რეკომბინაცია) წარმოქმნას განაპირობებს;**
- **გამეტებში დედისეული და მამისეული ქრომოსომების შემთხვევით გადანაწილებას აქვს ადგილი.**

გამეტოგენეზის მიმდინარეობა ქალისა და მამაკაცის ორგანიზმში საერთო კანონზომიერებით ხასიათდება.

უჯრედები, რომლებიც გამეტებს აძლევს დასაბამს, ემბრიონული განვითარების მეორე კვირას, ჩანასახის პირველად ექტოდერმაში წარმოიქმნება. შემდგომში ეს უჯრედები ექტოდერმიდან ამებოიდური მოძრაობით ყვითრის პარკში გადაინაცვლებს. თავდაპირველად მათი აღმოჩენა ჩანასახგარე მეზოდერმაშია შესაძლებელი, ხოლო მოგვიანებით ეს უჯრედები ყვითრის პარკის ენდოდერმაში განსახლდება. მათ ***პრიმორდიული ღეროვანი უჯრედები*** ეწოდება. ამ უჯრედების გამოცნობა ძალიან ადვილია. მათ ოვალური ფორმა და მკრთალად შეფერილი ციტოპლაზმა აქვთ. ციტოპლაზმაში ტუტე ფოსფატაზის მაღალი აქტივობა ელინდება.

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

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

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

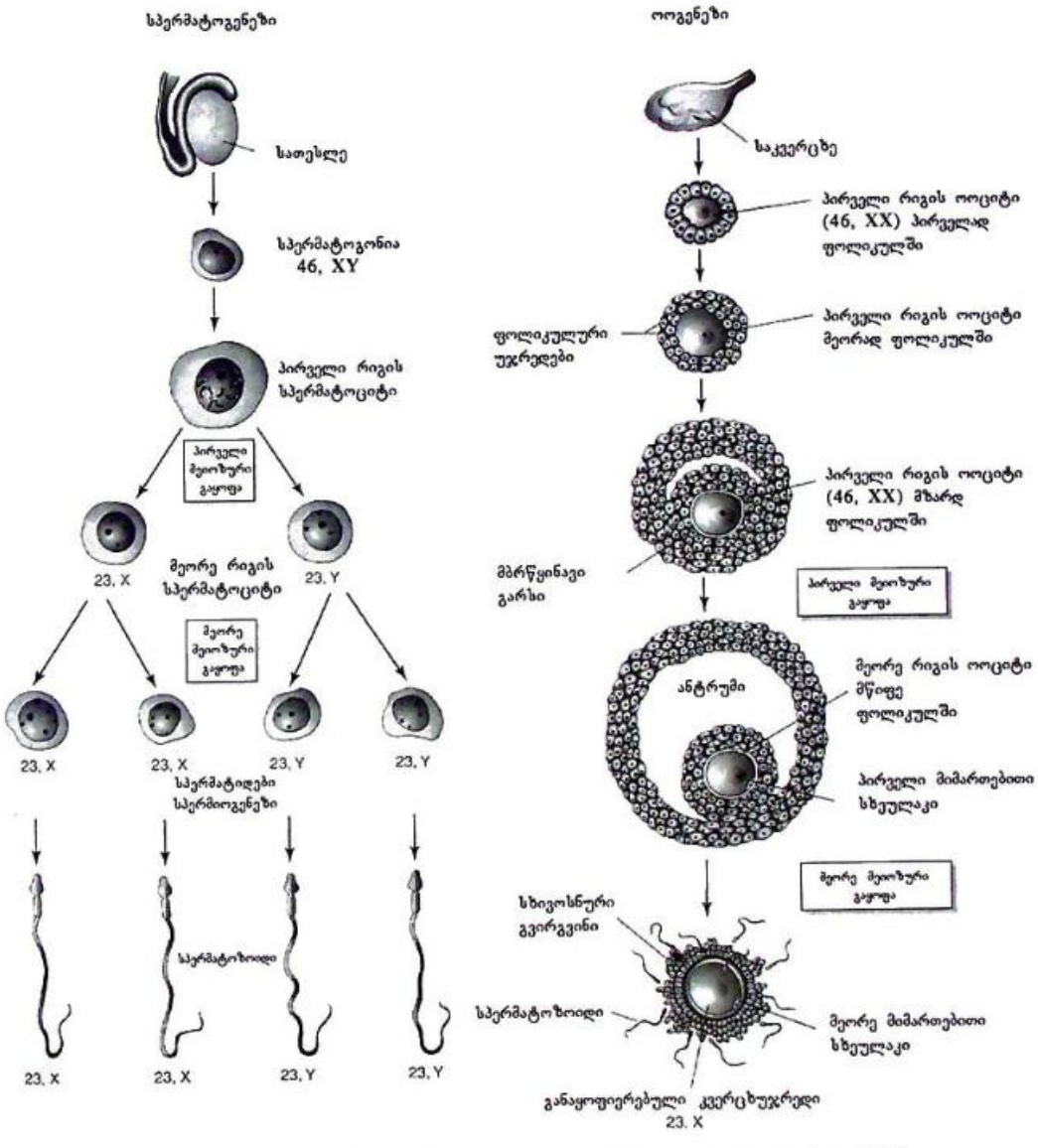
სპერმატოგენეზი

მამრობითი სასქესო უჯრედების განვითარება სათესლეში სქესობრივი მომწიფების (პუბერტული) პერიოდისათვის იწყება და სიცოცხლის ბოლომდე გრძელდება. პუბერტული პერიოდის დადგომის მომენტისათვის სათესლეში მამაკაცის სასქესო ჰორმონის – ტესტოსტერონის სინთეზი იწყება. ტესტოსტერონის გავლენით მთვლემარე მდგომარეობაში მყოფი პრიმორდიული სასქესო უჯრედები მიტოზურ გამრავლებას იწყებს და სპერმატოგონიებს წარმოქმნის. სპერმატოგონიები ინტენსიურად მრავლდება, რის გამოც მათი რაოდენობა განუხრელად მატულობს. სპერმატოგენეზის ამ მონაკვეთს ***გამრავლების ფაზას*** უწოდებენ. სპერმატოგონიები სათესლე მილაკების კედელში ყველაზე ღრმად მდებარეობს. თითოეული სპერმატოგონია უკავშირდება კლაკნილი მილაკის კედელში მდებარე საყრდენ უჯრედს – სერტოლის უჯრედს, რომელიც სპერმატოზოიდების სიცოცხლისა და განვითარებისათვის ხელსაყრელ პირობებს ქმნის. ერთი სერტოლის უჯრედი დაახლოებით 100-150 სპერმატოზოიდთან ამყარებს კავშირს. რამდენიმე თანმიმდევრული მიტოზური გაყოფის შემდეგ სპერმატოგონია მიტოზურ გაყოფას წყვეტს და იწყებს ზრდას, რის შედეგადაც ***პირველი რიგის სპერმატოციტი*** ყალიბდება (სურ. 3-2.).

ამ პერიოდს **ზრდის ფაზას** უწოდებენ. პირველი რიგის სპერმატოციტი დიდი ზომის უჯრედია. მას ქრომოსომების დიპლოიდური რაოდენობა აქვს, მაგრამ დაკარგული აქვს მიტოზური გამრავლების უნარი. პირველი რიგის სპერმატოციტი იწყებს პირველ მეიოზურ გაყოფას, რის შედეგადაც ორი ***მეორე რიგის სპერმატოციტი*** ყალიბდება. მეორე რიგის სპერმატოციტი ქრომოსომების ჰაპლოიდურ რაოდენობას შეიცავს და ზომით ორჯერ ჩამორჩება პირველი რიგის სპერმატოციტს. მეორე რიგის სპერმატოციტები დაუყოვნებლივ იწყებს მეორე მეიოზურ გაყოფას, რომლის შედეგადაც ოთხი ჰაპლოიდური ***სპერმატიდა*** მიიღება. სპერმატიდების შემდგომი დიფერენციაციის ***(სპერმიოგენეზის)*** შედეგად ოთხი მომწიფებული სასქესო უჯრედი – ***სპერმატოზოიდი*** ყალიბდება (სურ. 3-3).

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

სპერმატოგენეზი პუბერტული პერიოდის დადგომიდან სიკვდილამდე განუწყვეტლივ მიმდინარეობს. ადამიანის ორგანიზმში სპერმატოგენეზის თითოეული ციკლის ხანგრძლივობა 64 დღეა, აქედან ზრდის ფაზა დაახლოებით 16, პირველი მეიოზური გაყოფა – 8,



სურ. 3-2. სპერმატოგენეზისა და ოოგენეზის მიმდინარეობის სქემა.

სქემაზე ოოგონიები არ არის ნაჩვენები, ვინაიდან ყველა ოოგონია დაბადებამდე პირველი რიგის ოოციტით იცვლება. მიაქციეთ ყურადღება: (1) ორი თანმიმდევრული მეიოზური გაყოფის შემდეგ ქრომოსომების დიპლოიდური შემცველობა ჰაპლოიდურით იცვლება. (2) ერთი პირველი რიგის სპერმატოციტიდან 4 სპერმატოზოიდი წარმოიქმნება, ერთი პირველი რიგის ოოციტიდან კი – მხოლოდ ერთი მწიფე კვერცხუჯრედი.

მეორე მეიოზური გაყოფა – 16, ხოლო სპერმიოგენეზი 24 დღე გრძელდება.

მომწიფებული სპერმატოზოიდი აქტიური მოძრაობის უნარის მქონე უჯრედია. მასში **თავს, სხეულსა და კუდს** არჩევენ (სურ. 3-4).

სპერმატოზოიდის თავი ყველაზე უფრო დიდი ნაწილია. მასში კონდენსირებული ბირთვი მდებარეობს. ბირთვის წინ ჰიდროლიზური ფერმენტებით სავსე ბუშტუკია, რომელსაც **აკროსომა** ეწოდება. აკროსომული ფერ-



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

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

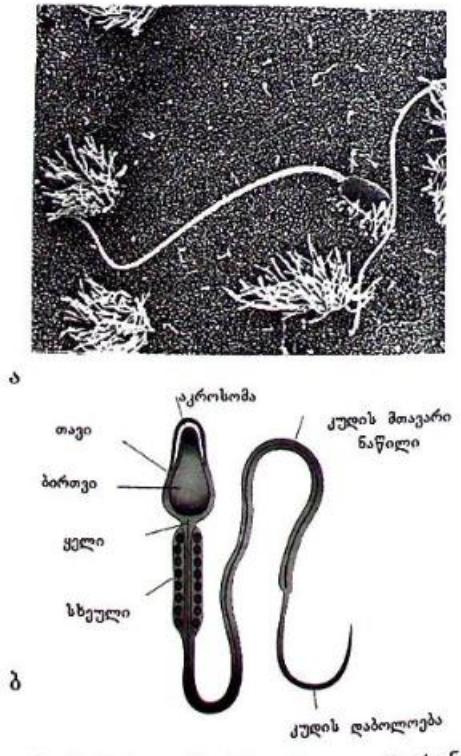
კავშირი კლინიკასთან

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

ოოგენეზი

ოოგენეზი, სპერმატოგენეზისაგან განსხვავებით, წყვეტილი პროცესია. მის მიმდინარეობაში ორი – პრენატალური (დაბადებამდე) და პოსტნატალური (დაბადების შემდგომი) პერიოდები განირჩევა (სურ. 3-2).

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



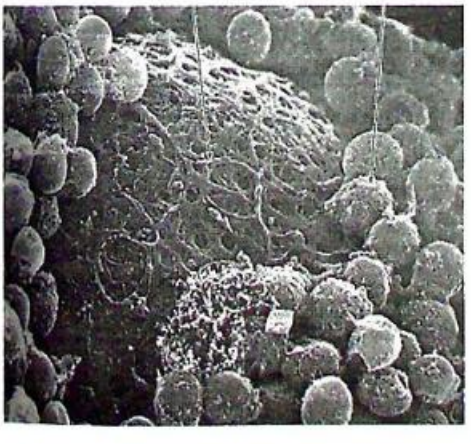
სურ. 3-4. ა. სპერმატოზოიდი მღრღნელის საშვილოსნოს ღრუში. ელექტრონოგრამა. ბ. სპერმატოზოიდის აგებულების სქემა

ფოლიკულების რიცხვი საკვერცხეში დაახლოებით 7 მილიონს აღწევს.

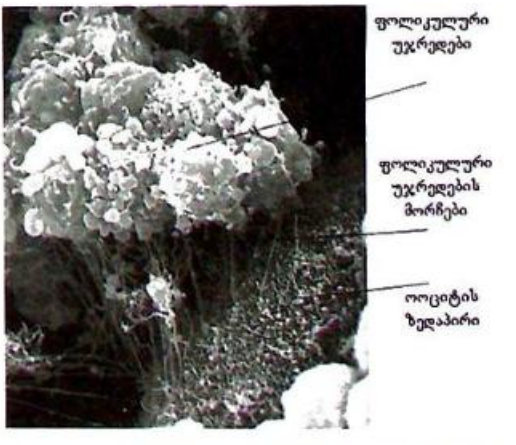
პირველადი ოოციტები წარმოქმნისთანავე პირველ მეიოზურ გაყოფას იწყებს, მაგრამ გაყოფის პროცესი პროფაზაშივე ჩერდება. პირველადი ოოციტების ბირთვი, რომელშიც ნახევრად კონდენსირებული, პროფაზული ქრომოსომებია, დიდი რაოდენობით ნუკლეოპლაზმას შეიცავს და ზომაში მნიშვნელოვნად მატულობს. ვარაუდობენ, რომ მეიოზური გაყოფის ხანგრძლივი შეჩერების მანძილზე, სწორედ დიდი რაოდენობით ნუკლეოპლაზმის არსებობა იცავს დნმ-ს დაზიანებისაგან. ფოლიკულური უჯრედები ზომაში მატულობს და კუბური ფორმის ხდება. ასეთ ფოლიკულს ***პირველადი ფოლიკული*** ეწოდება. პირველადი ოოციტის ირგვლივ ამორფული გლიკოპროტეინული შრე ყალიბდება, რომელიც ამ უკანასკნელს ფოლიკულური უჯრედებისაგან გამიჯნავს. ამ შრეს ***მბრწყინავი გარსი*** ეწოდება. მბრწყინავი გარსი ფოლიკულურ უჯრედებსა და ოოციტს შორის ფიზიკურ ბარიერს ქმნის (სურ. 3-5). ფოლიკულური უჯრედების ციტოპლაზმური მორჩები ალაგ-ალაგ მბრწყინავ გარსში აღწევს და ნაპრალისებრი კავშირების (ნექსუსების) მეშვეობით ოოციტის ზედაპირს უშუალოდ უკავშირდება. ოოციტის ირგვლივ არსებული მრავლობითი მორჩების ერთობლიობას, დამახასიათებელი შესახედაობის გამო, ***სხივოსნურ გვირგვინს*** უწოდებენ (სურ. 3-6).

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

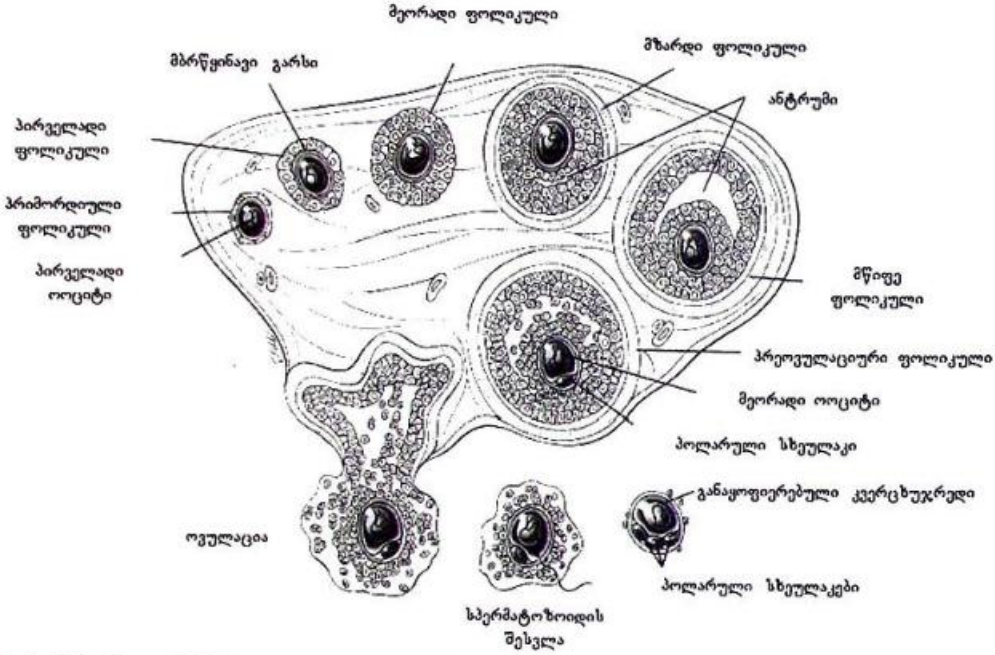
პირველი მეიოზური გაყოფის ხანგრძლივი მიმდინარეობა, რაც ქრომოსომების კონიუგირებულ მდგომარეობაში ხანგრძლივ ყოფნას განაპირობებს, დედის ასაკის მატებასთან ერთად, ჰომოლოგიური ქრომოსომების დაუცილებლობის მიზეზი შეიძლება გახდეს. ქრომოსომების სრული ან ნაწილობრივი



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



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



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

დაუცილებლობა ტრისომიების განვითარებას იწვევს. პირველი მეიოზური გაყოფის პროფაზაში გაჩერებული ოოციტი ძალიან მგრძნობიარეა გარემო პირობების, განსაკუთრებით რადიაციის გაელენის მიმართ.

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

ოოციტების პოსტნატალური (დაბადების შემდგომი) მომწიფება (სურ. 3-7). კვერცხუჯრედის შემდგომი განვითარება სქესობრივი მომწიფების პერიოდის დადგომის შემდეგ გრძელდება და ციკლურ ხასიათს ატარებს. პუბერტული პერიოდის დადგომის შემდეგ საკვერცხეში თითოეულ ციკლში განვითარებას 5-დან 12-მდე ფოლიკული აგრძელებს. ამ პროცესს ***ფოლიკულოგენეზი*** ეწოდება. ფოლიკულური უჯრედები მრავლდება და, თანდათანობით, ფოლიკულის კედელი მრავალშრიანი ხდება. ასეთ ფოლიკულს ***მზარდი ფოლიკული*** ეწოდება. მზარდი ფოლიკულების უმეტესობა განვითარებას სხვადასხვა ეტაპზე დეგენერაციას განიცდის და იღუპება. ასეთ ფოლიკულებს ***ატრეზიული ფოლიკულები*** ეწოდება. როგორც წესი, განვითარებას მხოლოდ ერთი ფოლიკული ასრულებს. ასეთი ფოლიკული ***დომინანტური ფოლიკულის*** სახელით არის ცნობილი. მზარდ ფოლიკულში ფოლიკულური უჯრედების შრეების რაოდენობა სულ უფრო მატულობს. ამასთან, უჯრედებს შორის ჩნდება მცირე ზომის სიერცეები, რომლებიც შემდგომში ერთიანდება და ერთ მთლიან სიერცეს – ***ანტრუმს*** ქმნის.

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

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

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

მწიფე ფოლიკულის ჩამოყალიბებასთან ერთად პირველი რიგის ოოციტი პირველ მეიოზურ გაყოფას აგრძელებს, რის შედეგადაც ორი შვილეული უჯრედი ყალიბდება. გაყოფა არათანაბარ ხასიათს ატარებს და მიღებული უჯრედებიდან მხოლოდ ერთია სრულფასოვანი. პირველი რიგის ოოციტის მთელი ციტოპლაზმა ერთ უჯრედს – ***მეორე რიგის ოოციტს*** მიაქვს. მეორე უჯრედს ***მიმართებით (პოლარულ) სხეულს*** უწოდებენ. ციტოპლაზმის უქონლობის გამო, იგი მცირე ზომის, ფუნქციურად არააქტიური უჯრედია. ფოლიკულს, რომელიც მეორე რიგის ოოციტს და პირველ მიმართებით (პოლარულ) სხეულაკს შეიცავს ***პრეოვულაციური ფოლიკული*** ეწოდება. მეორე რიგის ოოციტი იწყებს მეორე მეიოზურ გაყოფას, მაგრამ ამჯერად მეტაფაზაში ჩერდება. მეორე მეიოზური გაყოფის დაწყებიდან დაახლოებით 3 საათის შემდეგ ***ოვულაცია*** იწყება. ოვულაცია მწიფე ფოლიკულის გასკდომას ეწოდება. ოვულაცია მთელი რიგი ჰორმონული და სხვა ბიოლოგიურად აქტიური ნივთიერებების გაელენით ხორციელდება. ოვულაციამდე ცოტა ხნით ადრე ოოციტის ირგვლივ არსებული ფოლიკულური უჯრედები კვერცხის მატარებელი გორაკის ფოლიკულურ (მარცვლოვან) უჯრედებს შორდება. ამის შედეგად ოოციტი თანმხლებ ფოლიკულურ უჯრედებთან ერთად ანტრუმში გადაინაცვლებს. ფოლიკულის კედლის გასკდომის (ოვულაციის) შემდეგ ოოციტი მცირე რაოდენობით ფოლიკულურ სითხესთან ერთად საკვერცხის გარეთა ზედაპირზე გამოიყოფა. აქედან ოოციტი საშვილოსნოს ლულის ამპულურ (ყველაზე გაფართოებულ) ნაწილში ხვდება. საშვილოსნოს ლულის კუნთოვანი გარსის შეკუმშვა და მისი ამომფენი ეპითელიუმის წამწამების მოძრაობა ლულაში კვერცხუჯრედის შემდგომ გადაადგილებას უზრუნველყოფს. II რიგის ოოციტი განაყოფიერების უნარს დაახლოებით 24 სთ-ის განმავლობაში ინარჩუნებს. ***განაყოფიერების შემთხვევაში მეორე რიგის ოოციტი აგრძელებს მეორე მეიოზურ გაყოფას, რის შედეგადაც მწიფე კვერცხუჯრედი და მეორე მიმართებითი (პოლარული) სხეულაკი ყალიბდება. თუ განაყოფიერება არ მოხდა, მეორე რიგის ოოციტი მეორე მეიოზურ გაყოფას არ აგრძელებს და გარკვეული დროის შემდეგ დეგენერაციას განიცდის.***

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

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

კავშირი კლინიკასთან

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

სასქესო უჯრედების მეიოზის დარღვევის შედეგად წარმოქმნილი სასქესო უჯრედები ან ბლასტომერები ქრომოსომების ნაკლებ ან მეტ რაოდენობას შეიცავენ. შესაძლოა რომელიმე ქრომოსომა გაორმაგებული იყოს, ან პირიქით, მას ერთი ან რამდენიმე სეგმენტი აკლდეს. თუ გამეტა, რომელსაც რომელიმე ქრომოსომა აკლია ერწყმის ნორმალურ გამეტას ვითარდება მონოსომია (ვინაიდან ზიგოტას ჰომოლოგიური ქრომოსომების წყვილის ნაცვლად, მხოლოდ ერთი ქრომოსომა აქვს). პირიქით, თუ სასქესო უჯრედში I ან II მეიოზური გაყოფის ანაფაზაში ქრომოსომების დაცილება არ მოხდა, მაშინ ნორმალურ გამეტასთან შერწყმის შედეგად ზიგოტა სამ ჰომოლოგიურ ქრომოსომას შეიცავს. ასეთ მდგომარეობას ტრისომია ეწოდება.

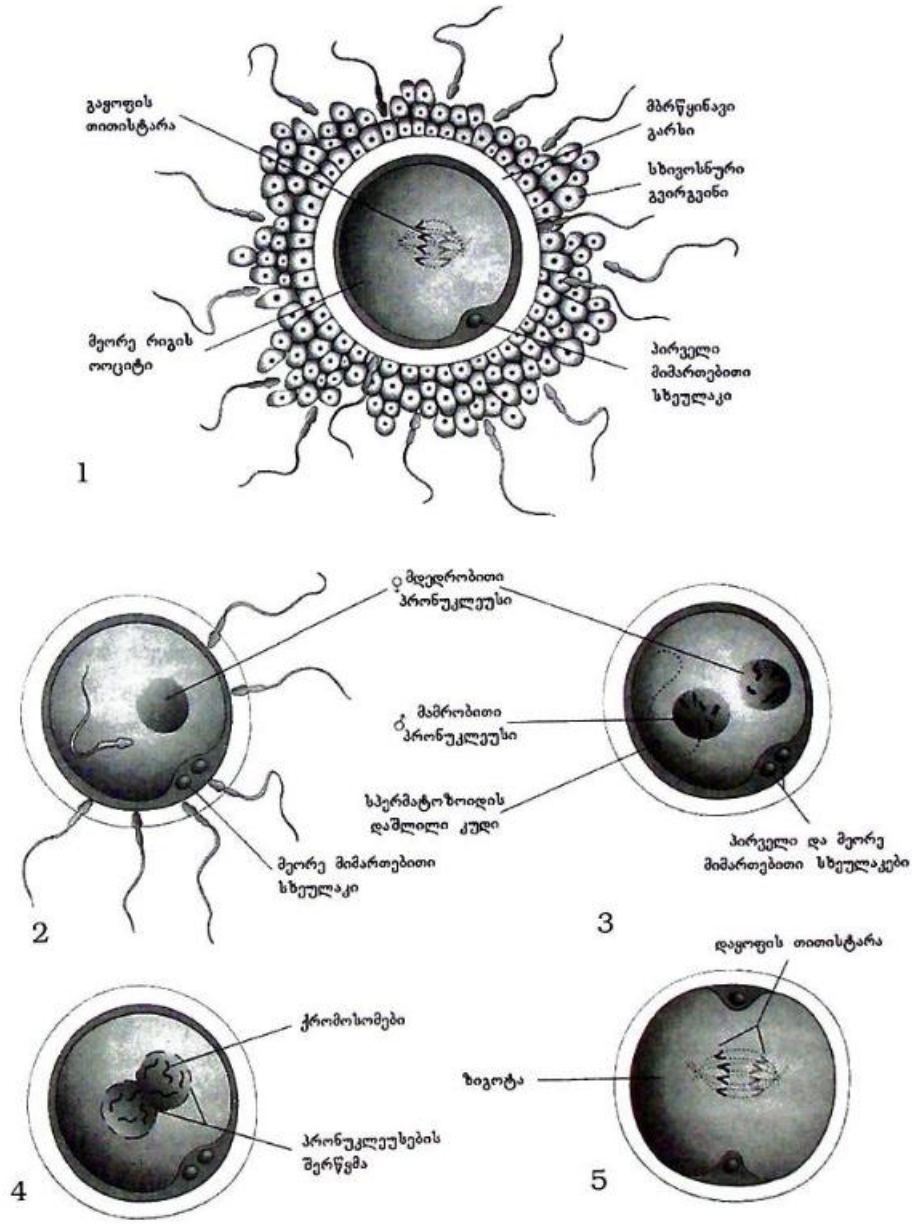
ქრომოსომული ანომალიებით გამოწვეული ტრისომიის ერთერთ ყველაზე ხშირ პათოლოგიას დაუნის სინდრომი წარმოადგენს. დაუნის სინდრომი 21-ე ქრომოსომების დაუშორებლობით არის განაპირობებული, რაც 75-80%-ში I მეიოზური გაყოფის პროცესთან არის დაკავშირებული. დღეისათვის დადგენილია, რომ შემთხვევათა 95%-ში ამ ტრისომიის მიზეზი კვერცხუჯრედის მეიოზის დარღვევაა. დაუნის სინდრომს გონებრივი განვითარების ჩამორჩენა და სახის სპეციფიური გამომეტყველება ახასიათებს. მას თან ახლავს გულის სხვადასხვა სახის მანკი (ხშირია რამდენიმე მანკის კომბინაცია), სმენის დაქვეითება, მიდრეკილება ლეიკემიის განვითარებისაკენ, იმუნური სისტემის სხვადასხვა სახის დეფექტი.

განაყოფიერება

განაყოფიერება შეთანხმებული (კოორდინაციული) მოლეკულური ცვლილებების კომპლექსური თანმიმდევრობაა, რომელიც მდედრობითი და მამრობითი სასქესო უჯრედების შერწყმით იწყება და ზიგოტის პირველი მიტოზური გაყოფის მეტაფაზაში მდედრობითი და მამრობითი ჰომოლოგიური ქრომოსომების დაწყვილებით მთავრდება.

განაყოფიერება მიმდინარეობს საშვილოსნოს ლულის ამპულურ ნაწილში, რომელიც ამ მილის ყველაზე განიერი და გრძელი უბანია. განაყოფიერება შესაძლებელია, მილის სხვა უბანშიც მოხდეს, მაგრამ არასოდეს არ ხდება საშვილოსნოს ღრუში. აღსანიშნავია, რომ ახლად გამოყოფილ სპერმატოზოიდებს განაყოფიერების უნარი არა აქვთ. მათი გააქტივება ქალის სასქესო სისტემაში მოხვედრის შემდეგ ხდება. აღნიშნულ პროცესს ***კაპაციტაცია*** ეწოდება. კაპაციტაცია დაახლოებით 7 სთ-ს გრძელდება. კაპაციტაციის შედეგად სპერმატოზოიდის თავის მემბრანას მფარავი გლიკოპროტეინული შრე სცილდება, ხოლო მემბრანული ცილები და ფოსფოლიპიდები რეორიენტაციასა და სტრუქტურულ ცვლილებებს განიცდის. კაპაციტაცია საშვილოსნოს ან საშვილოსნოს ლულის ღრუში მიმდინარეობს. აკროსომული რეაქციის განხორციელება მხოლოდ კაპაციტაციის დასრულების შემდეგ არის შესაძლებელი. გლიკოპროტეინული შრის მოცილების შემდეგ სპერმატოზოიდის თავის მემბრანის სპეციფიურ ცილებს მბრწყინავი გარსის შემადგენელ გლიკოპროტეინებთან დაკავშირების საშუალება ეძლევა. მბრწყინავი გარსის სპერმატოზოიდის მემბრანასთან დაკავშირება სტიმულს აძლევს ეგზოციტოზის პროცესს, რის შედეგადაც აკროსომული ფერმენტები გარეთ გამოიყოფა. განაყოფიერების პროცესი დაახლოებით 24 საათი გრძელდება და მის მიმდინარეობაში რამდენიმე თანმიმდევრულ ფაზას არჩევენ (სურ. 3-8):

➢ ***სპერმატოზოიდი სხეულსნურ გვირგვინში აღწევს.*** სპერმატოზოიდის



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

თავში მოთავსებული აკროსომიდან გამოიჟოფა ფერმენტი ჰიალურონიდაზა, რომლის მოქმედებითაც ოოციტის ირგვლივ მდებარე ფოლიკულური უჯრედების დაშლა ხდება. როგორც ვარაუდობენ, ამ პროცესს საშვილოსნოს ლულის ჯირკვლების სეკრეტში შემავალი ფერმენტებიც უწყობს ხელს.

➢ ***სპერმატოზოიდი მბრწყინავ გარს-***

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

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

➢ ***ოოციტი მეორე მეიოზურ გაყოფას ამთავრებს. ყალიბდება მდედრობითი*** და ***მამრობითი პრონუკლეუსი***. სპერმატოზოიდების გავლენით, ოოციტი, რომელიც მეორე მეიოზური გაყოფის მეტაფაზაშია გაჩერებული, აგრძელებს გაყოფას, რის შედეგადაც მწიფე კვერცხუჯრედი და მეორე მიმართებითი სხეულაკი ყალიბდება. კვერცხუჯრედის ბირთვში ქრომოსომების დესპირალიზაცია იწყება და მდედრობითი პრონუკლეუსი ყალიბდება. თავის მხრივ ოოციტში მოხვედრის შემდეგ სპერმატოზოიდის ბირთვი ზომაში მატულობს და ***მამრობით პრონუკლეუსს*** ქმნის. პრონუკლეუსების ჩამოყალიბების პროცესში დნმ-ს შემცველობა ორმაგდება და თითოეული ქრომოსომის შემადგენლობაში ორი ქრომატიდა განირჩევა. სპერმატოზოიდის კუდი თანდათანობით დეგენერაციას განიცდის. მორფოლოგიურად მდედრობითი და მამრობითი პრონუკლეუსები ერთმანეთისაგან არ განირჩევა.

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

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

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

ამრიგად, განაყოფიერების პროცესი:

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

✓ ***ზიგოტაში ქრომოსომების დიპლოიდურ შემცველობას აღადგენს;***

✓ *განსაზღვრავს ემბრიონის სქესს;*

✓ *იწვევს ოოციტის მეტაბოლურ გააქტივებას და გავლენას ახდენს დაყოფის პროცესის დაწყებაზე.*

ზიგოტის დაყოფა.

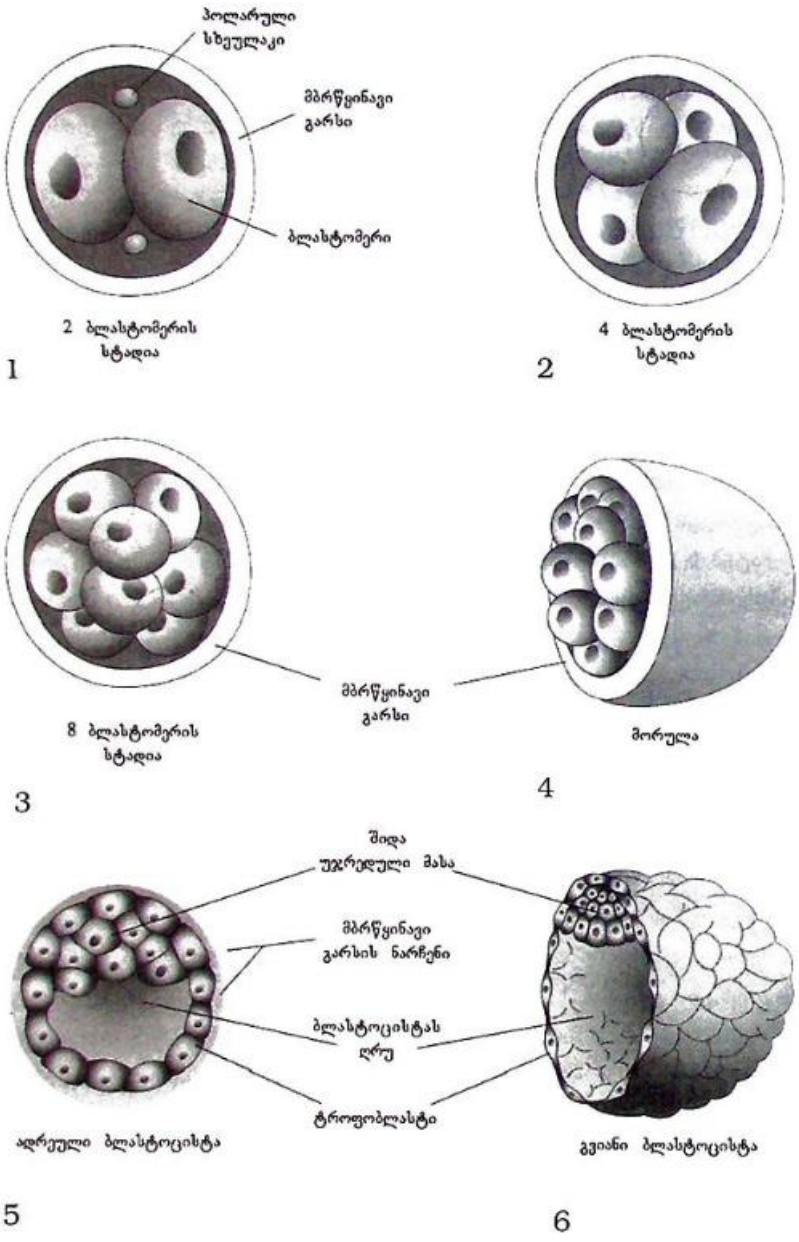
პრონუკლეუსების შერწყმიდან დაახლოებით 24 საათის შემდეგ ზიგოტა პირველ მიტოზურ გაყოფას იწყებს და 2 უჯრედს წარმოქმნის (სურ. 3-9). პირველ გაყოფას რამდენიმე თანმიმდევრული გაყოფა მოსდევს.

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

მესამე დღისათვის ემბრიონის შემადგენლობაში 6-12, ხოლო მე-4-ე დღისათვის – 16-32 ბლასტომერი განირჩევა. ამ ეტაპზე ჩანასახს თუთის ფორმა აქვს და მას ***მორულა*** ეწოდება (ლათ. morula – თუთა). 8 უჯრედის სტადიაზე ბლასტომერები ჩვეულ მრგვალ ფორმას იცვლის და ოდნავ ბრტყელდება. ამავე დროს მათ შორის ადჰეზიური კავშირები ყალიბდება. ადჰეზიური კავშირი განსაკუთრებით მტკიცეა მორულას ცენტრში განლაგებულ უჯრედებს შორის. ბლასტომერებს შორის სხვადასხვა ხარისხის ადჰეზიის არსებობა მორულაში უჯრედების დაჯგუფებას იწვევს. შესაბამისად, მორულაში ***შიგნითა და გარეთა უჯრედების შრე*** განირჩევა. შიგნითა უჯრედული ჯგუფი უშუალოდ ემბრიონს აძლევს დასაბამს, რის გამოც მას ***ემბრიობლასტი*** ეწოდება. გარეთა უჯრედების ნაწილი ქორიონისა და პლაცენტის მემბრანების ძირითადი წყაროა და მას ***ტროფობლასტი*** ეწოდება.

ბლასტოცისტას წარმოქმნა

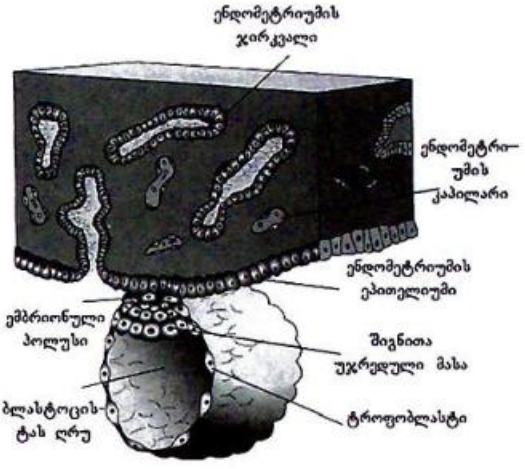
განვითარების მე-4-ე დღეზე მორულას უჯრედები სითხის აბსორბციას (შეწოვას) იწყებს. სითხე თავდაპირველად უჯრედებში, შემდგომ კი უჯრედშორის სივრცეში გროვდება. ამავე პერიოდში გარეთა უჯრედებს შორის ყალიბდება სპეციალური კავშირები – მკვრივი კონტაქტები, რომლებიც უჯრედებს ერთმანეთთან ძალიან მჭიდროდ აკავშირებს. გარეთა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



სურ. 3-9. ზიგოტის დაყოფა და ბლასტოცისტას წარმოქმნა.
1-4. დაყოფის სხვადასხვა სტადიები. 12-16 ბლასტომერის სტადიაზე მორულა წარმოიქმნება. მორულას სტადია ბლასტოცისტის წარმოქმნით მთავრდება. 5-6. ადრეული და გვიანი ბლასტოცისტა. გვიანი ბლასტოცისტას სტადიაზე მბრწყინავი გარსი ქრება. (K.L. Moore, T.V.N. Persaud, The developing Human, 1998 მიხედვით).

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

ქორიონული გონადოტროპინი გაელეგნას ახდენს საკვერცხის ყვითელი სხეულის ფუნქციაზე, რომელიც, თავის მხრივ, ორსულობის ნორმალურ მიმდინარეობას განსაზღვრავს. ამ ჰორმონს დიაგნოსტიკური ღირებულება აქვს. მისი განსაზღვრა სისხლში მაღალმგრძნობიარე რადიოიმუნური ტესტით ორსულობის ადრეული (მეორე კვირაზე) დადგენის საშუალებას იძლევა.

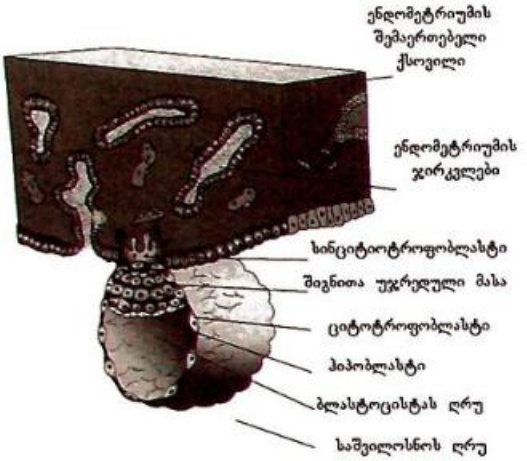


სურ. 3-10. ემბრიონული განვითარების მე-ექვსე დღე. (K.L. Moore, T.V.N. Persaud, The developing Human, 1998 მიხედვით).

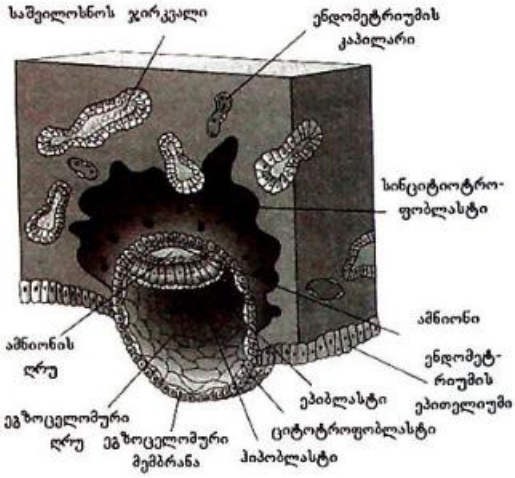
ემბრიონული განვითარების მე-7-ე დღეზე შიგნითა უჯრედული მასის ქვედა ზედაპირზე, რომელიც ბლასტოცისტას ღრუს ეხება, ჩნდება ბრტყელი უჯრედების ერთი შრე, რომელსაც ***ჰიპობლასტი ანუ პირველადი ენდოდერმა*** ეწოდება.

ემბრიონული განვითარების მეორე კვირა

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



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



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

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

ჰიპობლასტიდან გამოსახლებული უჯრედები ციტოტროფობლასტის დანარჩენი ნაწილის შიგნითა ზედაპირზე განსახლდება და ***ექსოცელომურ ან ჰოიზერის მემბრანას*** ქმნის. აღნიშნული მემბრანა ბლასტოცისტას ღრუს ციტოტროფობლასტისაგან გამოყოფს. ამ ღრუს ამიერიდან ***ექსოცელომური ღრუ ან პირველადი ყვითრის პარკი*** ეწოდება.

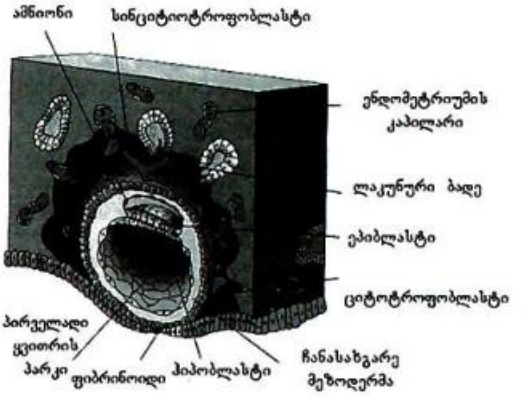
ამრიგად, მეორე კვირის დასაწყისში ბლასტოცისტაში ორი ღრუ განირჩევა: ახლადწარმოქმნილი ამნიონის ღრუ და ყოფილი ბლასტოცისტას ღრუ, რომელიც ამ ეტაპიდან პირველადი ყვითრის პარკის ან ექსოცელომური ღრუს სახელს ატარებს. ამ ორ ღრუს შორის ჩანასახოვანი ფარი მდებარეობს. ეპიბლასტი ამნიონის ღრუს ფუძეს, ჰიპობლასტი კი პირველადი ყვითრის პარკის სახურავს ქმნის. პირველადი ყვითრის პარკის ჩამოყალიბების შემდეგ ექსოცელომურ მემბრანასა და ციტოტროფობლასტს შორის ფაშარი უჯრედშორისი ნივთიერების ჩალაგება იწყება. ემბრიონული განვითარების მე-9-ე დღეზე მასში ეპიბლასტიდან განსახლდება უჯრედები, რომლებიც ჩანასახგარე მეზოდერმას წარმოქმნის. ემბრიონული განვითარების მე-10-ე დღისათვის ჩანასახი საშვილოსნოს კედელში მთლიანად არის ჩანერგილი (სურ. 3-13).

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

შემაღლებას, რომელიც საშვილოსნოს სანათურშია გამოდრეკილი.

მე-12-ე დღეზე მეზოდერმის უჯრედებს შორის ჩნდება მცირე ზომის იზოლირებული სივრცეები, რომლებიც სწრაფად უერთდება ერთმანეთს და უკვე მე-13 დღისათვის დიდი ზომის ერთიან სივრცეს – ***ჩანასახგარე ცელომის ღრუს*** წარმოქმნის (სურ. 3.14). ეს უკანასკნელი ჩანასახგარე მეზოდერმას ორ ფურცლად ყოფს. მეზოდერმის გათიშვა მხოლოდ ემბრიონულ პოლუსზე არ ხდება. მეზოდერმის ამ ნაწილს ***ჩანასახოვანი ფეხი*** ეწოდება. ამ ეტაპიდან ამნიონის ბუშტუკი და ყვითრის პარკი ჩანასახოვანი ფეხის მეშვეობით ჩანასახგარე ცელომის ღრუშია ჩაკიდული (სურ. 3-14).

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

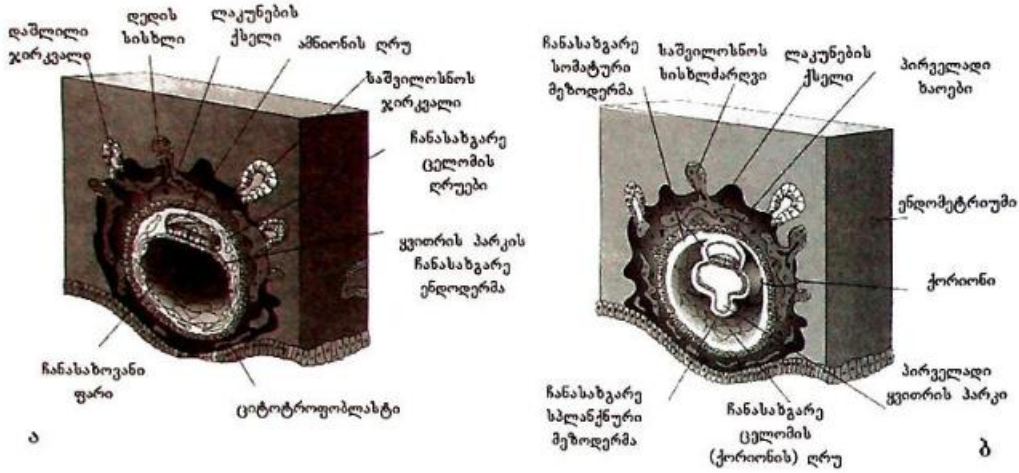


სურ. 3-13. ემბრიონული განვითარების მე-10-ე დღე (K.L. Moore, T.V.N. Persaud, The developing Human, 1998 მიხედვით).

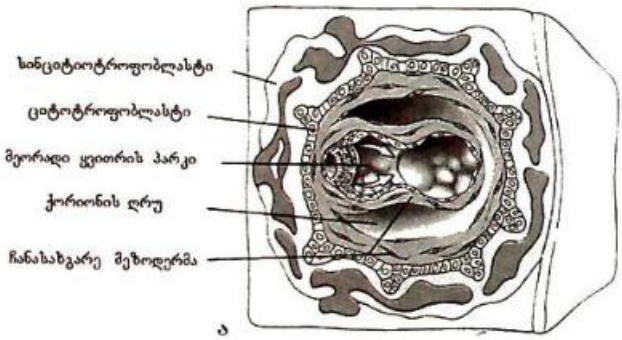
მეორადი ანუ საბოლოო (დეფინიტური) ყვითრის პარკი, რომელიც პირველად ყვითრის პარკს ზომაში მნიშვნელოვნად ჩამორჩება. პირველადი ყვითრის პარკის ნარჩენები ემბრიონული პოლუსის მოპირდაპირე კედელთან მე-14-ე დღემდე შეიმჩნევა, შემდეგ კი ქრება. ადამიანის ყვითრის პარკში ყვითრი არ არის. იგი მხოლოდ სითხეს შეიცავს.

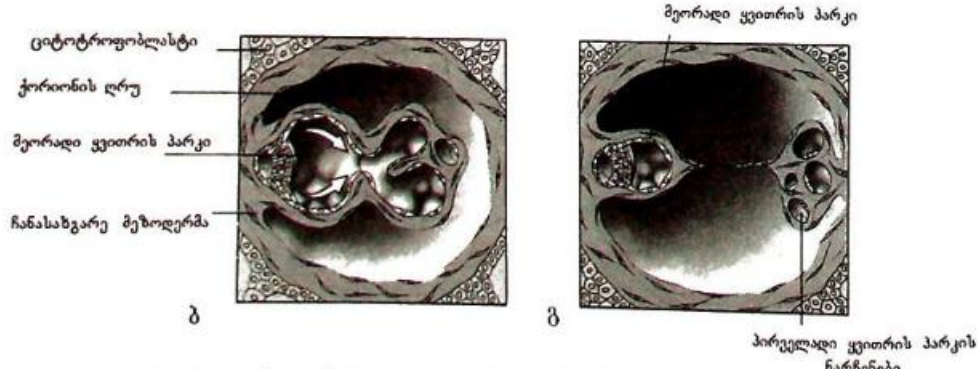
ყვითრის პარკის მფარაიი მეზოდერმა პირველი უბანია, სადაც ჩანასახის სისხლის უჯრედების წარმოქმნა (ჰემოპოეზი) იწყება. ყვითრის პარკის ენდოდერმის უჯრედები პლაზმის ცილებს წარმოქმნის. პირველადი სასქესო უჯრედები, რომლებიც ეპიბლასტში წარმოიქმნება, გონადების საკარაუდო უბნების დიფერენცირებამდე ყვითრის პარკის მეზოდერმაში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

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



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





სურ. 3-15. მეორადი (დეფინიტური) ყვითრის პარკის ჩამოყალიბება.

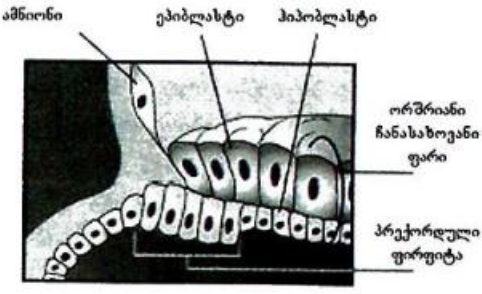
განვითარების მე-12-ე დღეზე (ა.) ჰიპობლასტიდან გამოსახლებული უჯრედები ჩანასახგარე მეზოდერმის ზედაპირზე ახალ შრეს წარმოქმნის. ეს შრე მეორადი ყვითრის პარკის ენდოდერმას წარმოქმნის. მეორადი ყვითრის პარკის წარმოქმნასთან ერთად (ბ და გ) პირველადი ყვითრის პარკი რამოდენიმე მცირე ზომის ბუშტუკად იყოფა და ქორიონის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

მე-14-ე დღეზე ემბრიონულ ფარში ჰიპობლასტური უჯრედები ლოკალურად იცვლის ფორმას და ცილინდრული ხდება. ჰიპობლასტის ამ უბანს მრგვალი ფორმა აქვს და ***პრექორდული ფირფიტა*** ეწოდება (სურ. 3.16).

პრექორდული ფირფიტა ჩანასახის მომავალი პირის ხვრელის ადგილს განსაზღვრავს. მესამე კვირის დასაწყისში პრექორდული ფირფიტა მის ზემოთ მდებარე ეპიბლასტურ უჯრედებს უკავშირდება და ***პირ-ხახის მემბრანას*** ქმნის. მის მოპირდაპირე მხარეს, ემბრიონის კაუდალურ ნაწილში, ***კლოაკის მემბრანა*** წარმოიქმნება. ეს უკანასკნელი მცირე ზომის, ოვალური ფორმის უბანია, რომლის მიდამოში ეპიბლასტისა და ჰიპობლასტის უჯრედები ერთმანეთთან მჭიდროდ არის დაკავშირებული. პირხახისა და კლოაკის მემბრანები შემდგომში პირველადი ნაწლავის ყრუ დაბოლოებებს ქმნის. პირ-ხახის მემბრანა მეოთხე კვირის ბოლოს იხსნება და პირის ღრუს შესავალს ქმნის. კლოაკის მემბრანის დაშლა მოგვიანებით, მე-7-ე კვირაზე ხდება და იგი ანუსის ხვრელს, საშარდე და სასქესო გზების გარეთა შესაელებს წარმოქმნის.

ემბრიონული განვითარების მეორე კვირაზე ნაყოფსა და დედის ორგანიზმს შორის ნივთიერებათა ცვლის უნივერსალური სისტემის – ე.წ. უტეროპლაცენტური (საშვილოსნო-პლაცენტური) სისხლის მიმოქცევის სისტემის ჩამოყალიბება იწყება.

ემბრიონული განვითარების პირველი კვირის მანძილზე ჩანასახში საკვები და წყალი პასიური დიფუზიის გზით აღწევს. ჩანასახის შემდგომი ზრდა ნივთიერებათა ცვლის უფრო სრულყოფილი გზის შექმნას მოითხოვს. შესაბამისად, ემბრიონული განვითარების მე-9-ე დღეზე იწყება უტერო-პლაცენტური სისხლის მიმოქცევის სისტემის



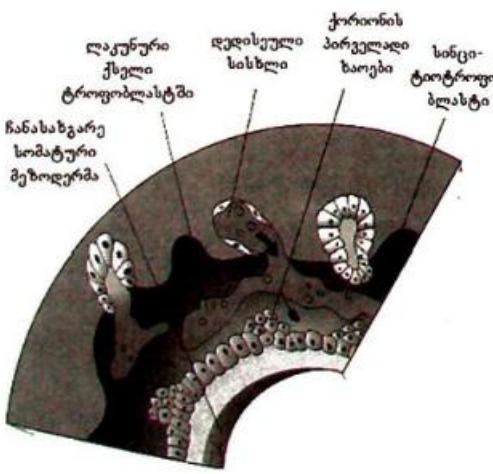
სურ. 3-16. პრექორდული ფირფიტა (K.L. Moore, T.V.N. Persaud, The developing Human, 1998 მიხედვით).

ჩამოყალიბება, რომლის მეშვეობითაც ნივთიერებათა ცვლა უშუალოდ დედისეულ და ნაყოფის სისხლს შორის ხდება.

ამ დროისათვის სინციტიოტროფობლასტი, რომელიც ზომაში განუხრელად მატულობს, სულ უფრო ღრმად აღწევს ენდომეტრიუმში, ენდომეტრიუმის ჯირკვლებსა და სისხლძარღვებს გარს ერტყმის და მათ კედლებს აზიანებს. თანდათანობით, ასეთ ადგილებში სინციტიოტროფობლასტში წარმოიქმნება ლაკუნები – იზოლირებული სივრცეები, რომლებიც სისხლისა და ჯირკვლების სეკრეტის ნარევით ივსება (სურ. 3-13). ლაკუნებში არსებული სითხე დიფუზიის გზით აღწევს ჩანასახოვან ფარამდე და მის კვებას უზრუნველყოფს. ასე რომ, მე-10 დღისათვის ჩანასახი თანდათან ***ჰემატროფულ*** კვებაზე გადადის. ლაკუნები საშვილოსნოს სისხლძარღვებთან არის დაკავშირებული. ლაკუნებში სისხლი საშვილოსნოს სპირალური არტერიებიდან შემოდის და მათი გაელით საშვილოსნოს ვენებში გადადის. დედისეული სისხლი, რომელიც ლაკუნებში შემოდის ჩანასახს ჟანგბადითა და საკვები ნივთიერებებით უზრუნველყოფს.

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

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



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

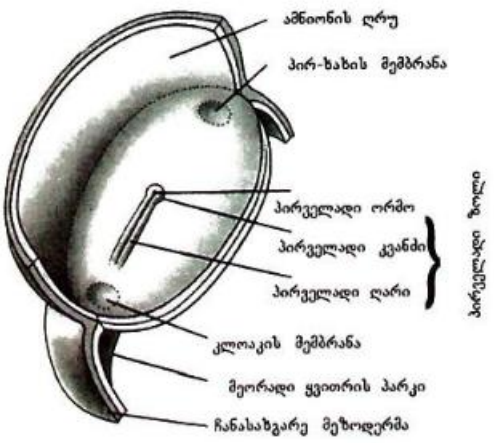
კამერი კლინიკასთან

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

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

ემბრიონული განვითარების მესამე კვირა

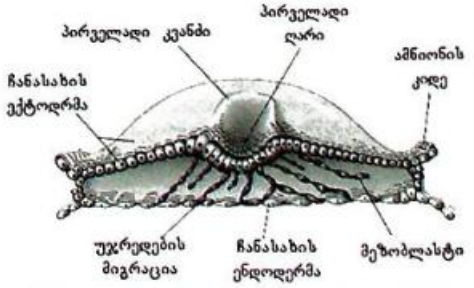
ემბრიონული განვითარების მესამე კვირაზე ჩანასახოვან ფარში მრავლობითი და მნიშვნელოვანი ცვლილებები ვითარდება, რის შედეგადაც სამშრიანი ჩანასახი ყალიბდება. სამშრიანი ჩანასახოვანი ფარის წარმოქმნას ***გასტრულაცია*** ეწოდება. ემბრიონული განვითარების დაახლოებით მე-15-ე დღეზე ჩანასახოვანი ფარის შუა ხაზზე, კლოაკის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



სურ. 3-18. ემბრიონული განვითარების მე-15-ე დღე. ორშრიანი ჩანასახის დორზალური ზედაპირი. ჩანს ამნიონისა და მეორადი ყვითრის პარკის მოკვეთილი კიდეები. პირველად ზოლს ჩანასახოვანი ფარის სიგრძის 50% უჭირავს. პირხახის მემბრანა და კლოაკის მემბრანა ჩამოყალიბებულია.

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

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



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

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

პირველადი ზოლი მეოთხე კვირის დასაწყისამდე აქტიურად მონაწილებს მეზოდერმის წარმოქმნაში. შემდგომში მისი ფუნქციური აქტივობა კლებულობს. პირველადი ზოლი თანდათან ზომაში მცირდება, უკუგანვითარებას განიცდის და ჩანასახის გავა-კუდუსუნის მიდამოში მცირე ზომის უმნიშვნელო სტრუქტურის სახით რჩება. მეოთხე კვირის ბოლოსათვის პირველადი ზოლი სრულიად ქრება.

კავშირი კლინიკასთან

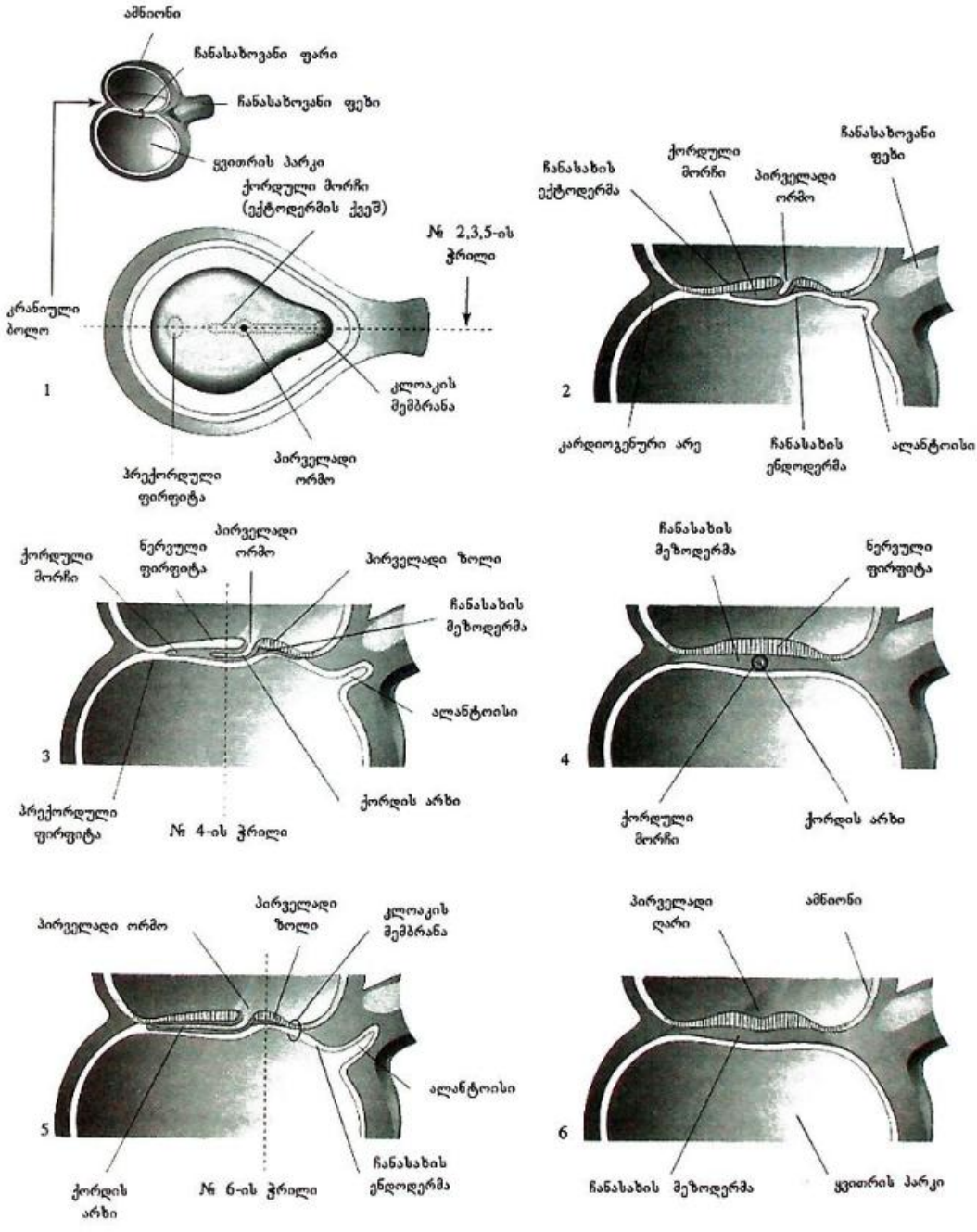
ტერატომები სამივე ჩანასახოვანი ფურცლებიდან წარმოქმნილი კაფსულით დაფარული სიმსივნეებია. კაფსულის არსებობის გამო უმეტეს შემთხვევაში ტერატომა კეთილთვისებიანია. თუმცა ცნობილია ავთვისებიანი ტერატომის რამდენიმე სახეც. ტერატომის შემადგენლობაში თმა, კბილები, ძვალი, სხვადასხვა ორგანოს ქსოვილი შედის. მწიფე ტერატომა, რომელიც დიფერენცირებულ სტრუქტურებს შეიცავს, როგორც წესი, კეთილთვისებიანია და უპირატესად ქალებში გვხვდება. უმწიფარი ტერატომები ავთვისებიანია და უფრო ხშირად მამაკაცებში ვითარდება. ხოგჯერ ტერატომაში სითხე გროვდება და ცისტა ყალიბდება. ასეთი ტერატომის ყველაზე გავრცელებული ფორმაა დერმოიდული ცისტა. დერმოიდული ცისტა მწიფე ცისტური ტერატომაა, რომელიც თმებს და ექტოდერმული წარმოშობის სხვა ქსოვილებს შეიცავს. დერმოიდული ცისტა უპირატესად თავის ქალას ნაკერების მიდამოში და საკვერცხეში ვითარდება.

ტერატომებს შორის ყველაზე გავრცელებულია გავა-კუდუსუნის (საკრო-კოკციგეული) ტერატომა. აღნიშნული სიმსივნე პირველადი ზოლის ნარჩენისგან ვითარდება. საშუალოდ 35000-40000 ახალშობილზე გავა-კუდუსუნის ტერატომის ერთი შემთხვევა მოდის. ტერატომის ეს სახე 4-ჯერ უფრო ხშირია მდედრობითი სქესის ახალშობილებში.

ძორდული მორჩისა და ძორდის წარმოძმნა. პირველადი ორმოს ფუძის უჯრედების ინტენსიური გამრავლების შედეგად პირველადი ორმო ექტოდერმასა და ენდოდერმას შორის მილის ფორმის უჯრედული ჭიმის სახით გრძელდება. ამ წარმონაქმნს ***ქორდული მორჩი*** ეწოდება. ეს ჭიმი ფაქტიურად პირველადი ორმოს გვირაბის მსგავს გაგრძელებას წარმოადგენს. მის ცენტრში ღრუა მოთავსებული (სურ. 3.20). ქორდული მორჩი კრანიული მიმართულებით პირ-ხახის მემბრანამდე იზრდება. პირ-ხახის მემბრანის მიდამოში ექტოდერმისა და ენდოდერმის უჯრედები მჭიდროდ უკავშირდება ერთმანეთს, რის გამოც მათ შორის თავისუფალი სივრცე არ არსებობს. შესაბამისად, ქორდული მორჩის ზრდა მხოლოდ პირ-ხახის მემბრანამდე ხდება. ქორდული მორჩის წარმოქმნა მე-20-ე დღისათვის მთავრდება. მას მილის ფორმა აქვს და განივკვეთზე მის შემადგენლობაში ცენტრალური არხის გარჩევაა შესაძლებელი. ქორდული მორჩი, როგორც მის ქვეშ მდებარე ენდოდერმასთან, ისე მის მფარავ ექტოდერმასთან მჭიდროდ არის დაკავშირებული.

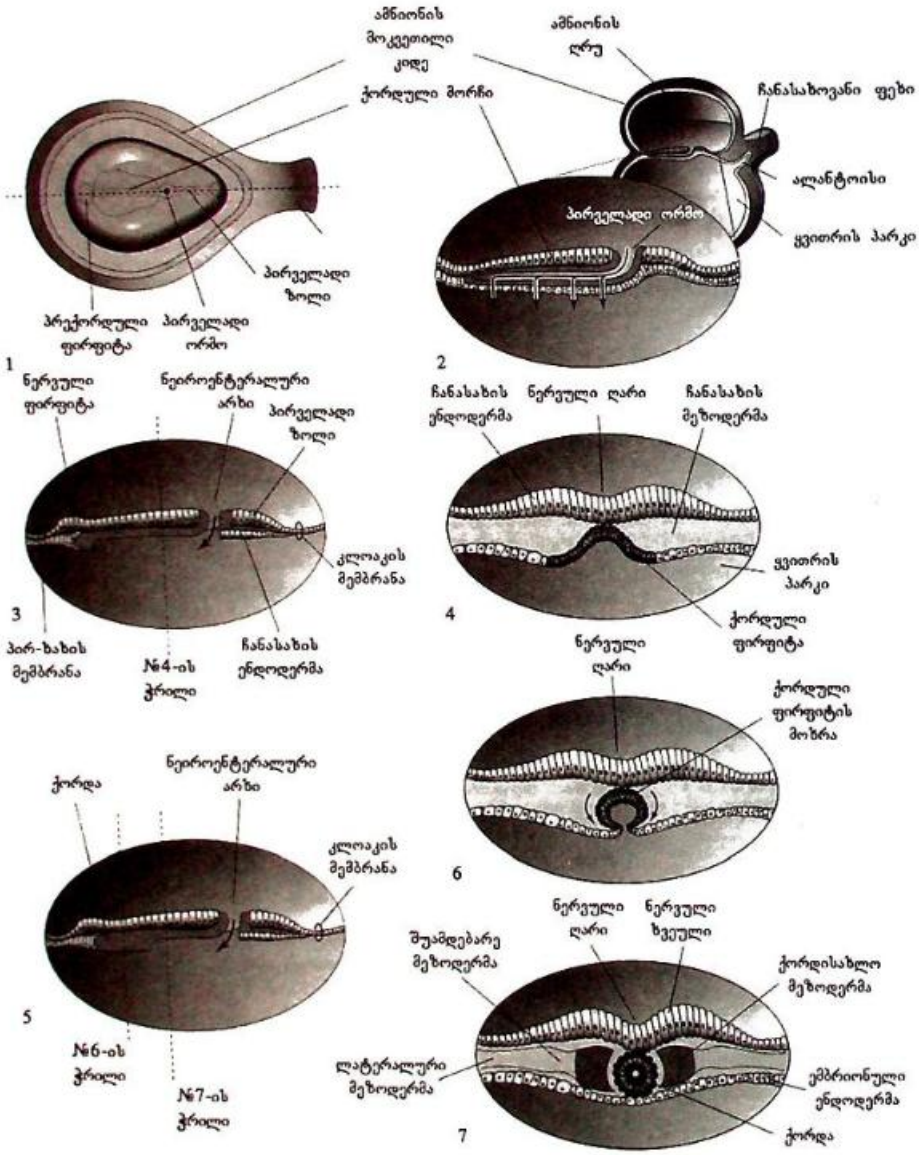
განვითარების შემდგომ ეტაპზე ქორდული მორჩის ფუძე და მასთან შეზრდილი ენდოდერმის უჯრედები დეგენერაციას განიცდის. ქორდული მორჩისაგან მხოლოდ მისი ზედა, ექტოდერმასთან შეზრდილი ნაწილი რჩება, რომელსაც ***ქორდული ფირფიტა*** ეწოდება. აღნიშნული ცვლილებების გამო, პირველადი ორმო თავის ფუძეს კარგავს. გარკვეული დროის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

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



სურ. 3-20 ქორდული მორჩის წარმოქმნა.

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



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

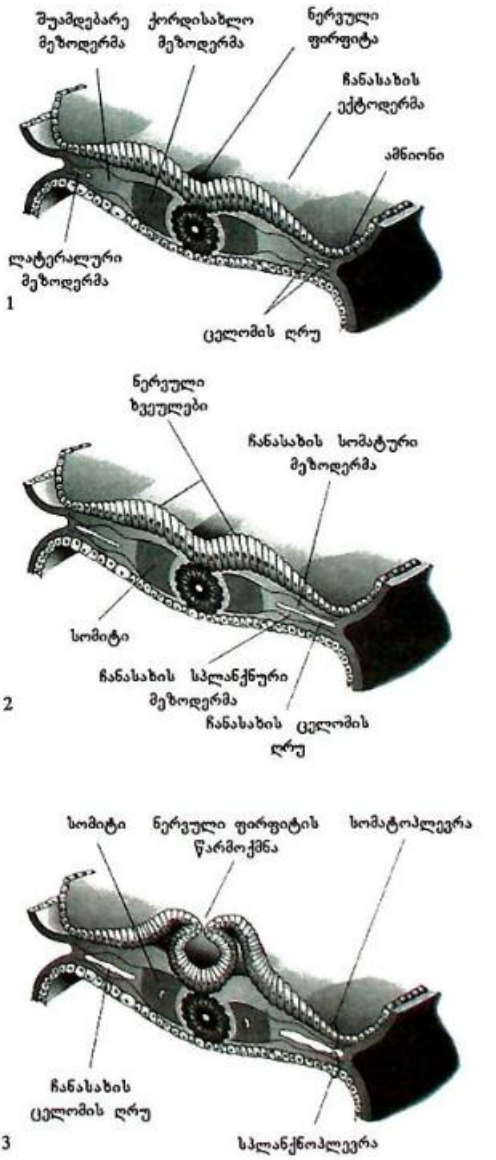
კლოაკის მემბრანებს შორის თავსდება და ჩანასახის პირველად ღერძს ქმნის. შემდგომში ქორდის ირგვლივ ხერხემლის მალები ყალიბდება. ქორდა მალის სხეულების განვითარებას აინდუცირებს. მალების სხეულების ჩამოყალიბების შემდეგ ქორდა უკუგანვითარებას განიცდის და მისი ნარჩენი – პულპოზური ბირთვის სახით – მხოლოდ მალთაშუა დისკოების შემადგენლობაში რჩება. გარდა ამისა, ქორდული მორჩი და ქორდა მათთან შეხებაში მყოფი ექტოდერმის ნერვულ ფირფიტად დიფერენციაციას განაპირობებს.

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

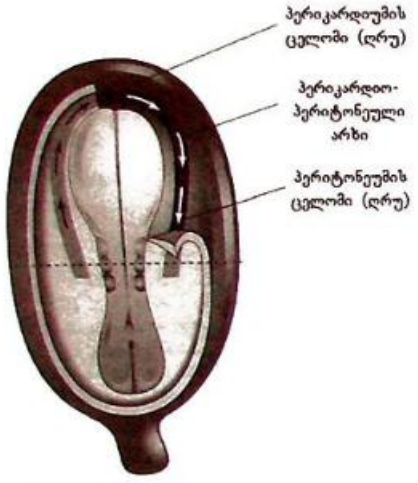
ნისა. პირ-ხახის მემბრანის, კლოაკის მემბრანისა და ქორდული მორჩის მიდამოში თავისუფალი სივრცის არარსებობა ამ უბნებში მეზოდერმის წარმოქმნას შეუძლებელს ხდის. ჩანასახის თავის მიდამოში მეზოდერმის მარჯვენა და მარცხენა ფურცლები გარს უვლის პირ-ხახის მემბრანას და მის წინ ერთდება. ამ შეერთების ადგილს ***კარდიოგენური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

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

ქორდისახლო მეზოდერმიდან ჩონჩხი, განივზოლიანი კუნთები და კანის დერმის ნაწილი ვითარდება. შუამდებარე მეზოდერმა საშარდე სისტემას და ქალის სასქესო სისტემის ნაწილს წარმოქმნის. ლატერალური მეზოდერმა განვითარების მე-17-ე დღეზე ორ შრედ იყოფა. ქვედა, ვენტრალური შრე – ენდოდერმას, ზედა, დორზალური შრე კი ექტოდერმას უკავშირდება. მეზოდერმის ვენტრალური შრე შინაგანი ორგანოების მფარავ სეროზულ გარსს აძლევს დასაბამს და მას ***სპლანქნოპლევრა*** ეწოდება. მეზოდერმის დორზალური შრე მფარავ ექტოდერმასთან ერთად სხეულის კედლის შიგნითა საფარველს, კიდურების ნაწილებს და კანის დერმის უმეტეს ნაწილს წარმოქმნის. ამ შრეს ***სომატოპლევრა*** ეწოდება. ლატერალური მეზოდერმის ფურცლებს შორის ღრუ წარმოიქმნება, რომელსაც ***ჩანასახის ცელომის ღრუ*** ეწოდება. ცელომის ღრუს ნალის ფორმა აქვს



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



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

(სურ. 3-23). ჩანასახოვანი ფირფიტის კრანიულ ნაწილში იგი კარდიოგენურ არესა და განივ ძგიდეს შორის მდებარეობს. განვითარების მეორე თვის მანძილზე ცელომის ღრუსაგან პერიკარდიუმის, პლევრისა და პერიტონეუმის ღრუ ყალიბდება, განივი ძგიდე კი დიაფრაგმას წარმოქმნის.

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



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

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

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

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

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

გადაინაცვლებს და კიდურების კუნთებს წარმოქმნის. გულმკერდის სომიტების შემდეგ წელის 5 წყვილი სომიტი მდებარეობს. ისინი მუცლის კანის დერმას, მუცლის კუნთებსა და წელის მალებს ქმნიან. მომდევნო 5 წყვილი სომიტი გავის სომიტებია. მათგან თეძოს ძვლები, შესაბამისი კუნთები და დერმა ვითარდება. კაუდალური ნაწილის სომიტებიდან რჩება სამი წყვილი სომიტი, რომლებიც კუდუსუნის ძვალს წარმოქმნის.

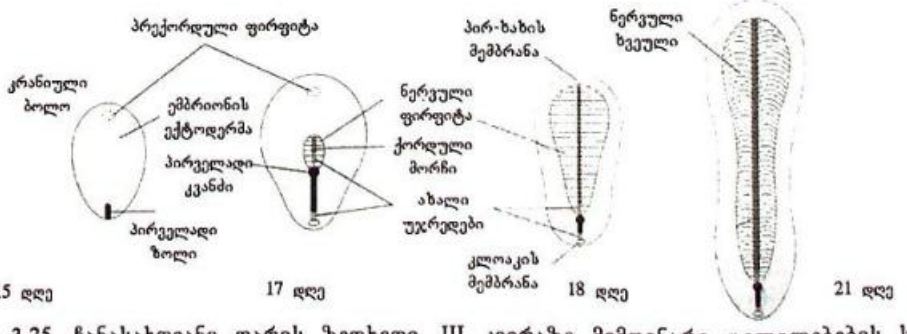
ემბრიონული განვითარების მე-18-ე დღეზე ეპიბლასტში პირველადი ორმოს წინ მდებარე უბანი, რომელიც ქორდულ ფირფიტას ეხება, მკვრივდება და ნერვულ ფირფიტას წარმოქმნის. ნერვული ფირფიტის განვითარება ქორდის უჯრედების ზეგავლენით (ინდუქციით) ხდება. აღნიშნული უჯრედები გამოყოფს მაინდუცირებელ ფაქტორებს, რომლებიც ეპიბლასტურ უჯრედებში შესაბამის გენებს ააქტივებენ. ამის შედეგად, ეპიბლასტის უჯრედები ნეიროექტოდერმულ უჯრედებად დიფერენცირდება. მათ ცილინდრული ფორმა აქვთ და ძალიან მჭიდროდ არიან განლაგებული. ნერვული ფირფიტა თავდაპირველად პირველადი ორმოს წინ წარმოიქმნება. შემდგომში, ქორდული მორჩის ზრდისა და ქორდის წარმოქმნის შესაბამისად, იგი კრანიოკაუდალური მიმართულებით იზრდება. ზრდის ინტენსივობა კრანიული მიმართულებით უფრო ინტენსიურია, რის გამოც თავის ნაწილში ნერვული ფირფიტა განიერია, ხოლო კაუდალური მიმართულებით თანდათან ვიწროვდება (სურ. 3-25). განიერი ნაწილიდან თავის ტვინი ვითარდება. III კვირის ბოლოს ეს უბანი დაყოფას იწყებს და მასში განირჩევა სამი ნაწილი, რომლებსაც, შესაბამისად, წინა ტვინი (პროზენცეფალონი), შუა ტვინი (მეზენცეფალონი) და უკანა ტვინი (რომბენცეფალონი) ეწოდება. ნერვული ფირფიტის ვიწრო უკანა ნაწილიდან ზურგის ტვინი ვითარდება.

კავშირი კლინიკასთან

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

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

ადრეულ ეტაპზე გასტრულაციის მძიმე დარღვევა ქმნის კიდურების ნერგების შეზრდას იწვევს, რის შედეგადაც ე.წ. „ქალთევზას" მდგომარეობა ვითარდება



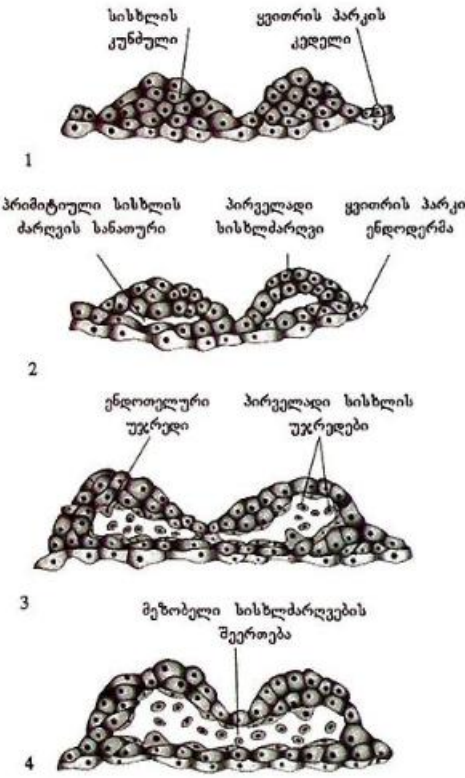
სურ. 3-25. ჩანასახოვანი ფარის ზედხედი. III კვირაზე მიმდინარე ცვლილებების სქემატური გამოსახულება. მიაქციეთ ყურადღება, რომ ქორდის დაგრძელებასთან ერთად მოკლდება პირველადი ზოლი. ნერვული ფირფიტა თანდათან ზომაში მატულობს და III კვირის ბოლოსათვის ფართო კრანიული და ვიწრო კაუდალური ნაწილისაგან შედგება. (K.L.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

გულ-სისხლძარღვთა სისტემის განვითარების დასაწყისი

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

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

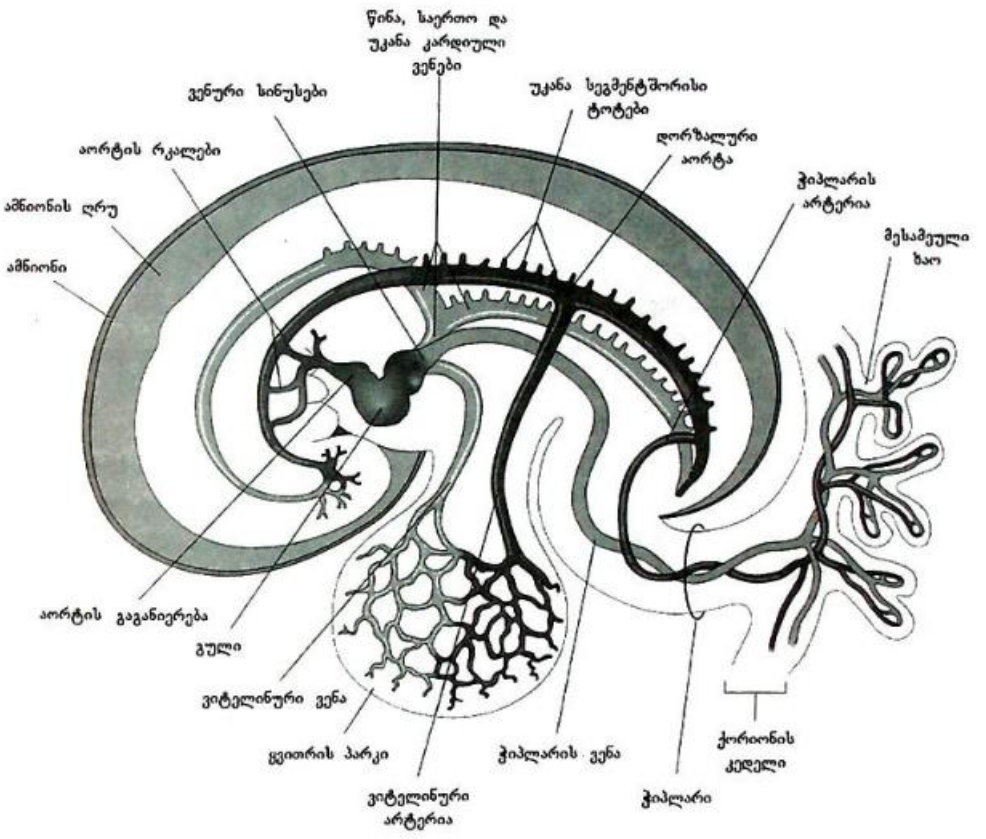
ემბრიონული განვითარების მე-19-ე დღეზე კარდიოგენურ არეში წარმოიქმნება ორი სისხლძარღვოვანი მილი, რომლებსაც ენდოკარდიული მილები ეწოდება. შემდგომში ისინი ერთმანეთს ერწყმის და ერთ მილს წარმოქმნის. ენდოკარდიული მილების წარმოქმნის პარალელურად ემბრიონში მთავარი სისხლძარღვების წარმოქმნა იწყება. ჩანასახოვანი ფარის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



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

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

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

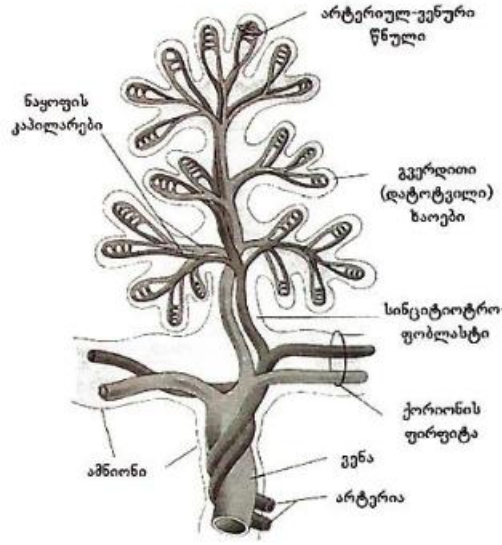


სურ. 3-27. ჩანასახის პრიმიტიული გულსისხლძარღვთა სისტემის სქემა განვითარების დაახლოებით 21-ე დღეზე. (K.L. Moore, T.V.N. Persaud, The developing Human, 1998 მიხედვით).

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

ყვითრის პარკის, ალანტოისისა და ჩანასახოვანი ფეხის სისხლძარღვების ენდოთელური უჯრედების ნაწილი სისხლძარღვის სანათურში გამოსახლდება და ***სისხლის პირველად უჯრედებს (ჰემოციტობლასტებს)*** აძლევს დასაბამს. ემბრიონში სისხლის წარმოქმნა მე-5-ე კვირამდე არ მიმდინარეობს. მეხუთე კვირიდან ჰემოპოეზი თავდაპირველად ღვიძლში, შემდეგ კი თანმიმდევრულად ელენთაში, ძვლის ტვინსა და ლიმფურ კვანძებში იწყება. მეზენქიმური უჯრედები, რომლებიც პირველადი სისხლძარღვების ენდოთელიუმს გარს აკრავს, სისხლძარღვების კედლის შემაერთქსოვილოვან და კუნთოვან ელემენტებს წარმოქმნის.

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



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

ემბრიონული განვითარების მეოთხე კვირა

ემბრიონული განვითარების IV კვირა მნიშვნელოვანი მორფოგენეტიკური ცვლილებებით ხასიათდება.

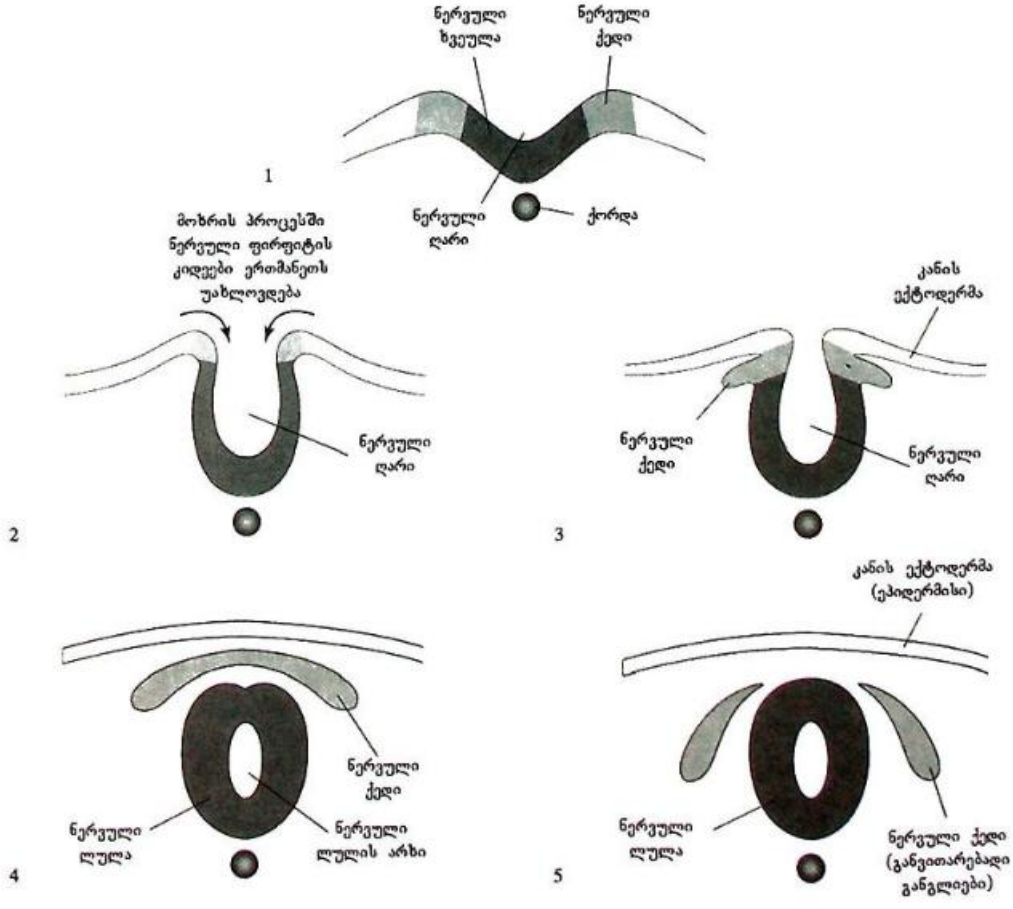
ერთ-ერთი ყველაზე მნიშვნელოვანი პროცესი, რომელიც ემბრიონული განვითარების IV კვირას იწყება, ***ნეირულაციაა***, რომლის დროსაც ნერვული ფირფიტიდან ნერვული ლულა წარმოიქმნება.

მეოთხე კვირის დასაწყისში ნერვული ფირფიტა ფართო კრანიული ნაწილისა და ვიწრო კაუდალური ნაწილებისაგან შედგება.

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

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

ქორდის წარმოქმნის შემდეგ ნერვული ფირფიტა ამ უკანასკნელის მიმართულებით იდრიკება და ***ნერვულ ღარს*** წარმოქმნის (სურ. 3-29). ნერვული ღარის ორივე მხარეს ნერვული ფირფიტის კიდეები სქელდება, ამნიონის ღრუს მიმართულებით ამოიდრიკება და ***ნერვულ ხვეულებს*** წარმოქმნის. ნერვული ღარის წარმოქმნას ქორდის უჯრედები აინდუცირებს. ქორდის უჯრედები, რომლებიც ნერვული ფირფიტის უშუალო სიახლოვეს იმყოფება, გამოყოფს მცირე ზომის პეპტიდს, რომელიც ნერვული ფირფიტის ფუძის უჯრედებზე მოქმედებს. ამ ზემოქმედების საპასუხოდ ნერვული ფირფიტის უჯრედებში სპეციფიური ცილების (SP1, SP2, SC1) სინთეზი იწყება. ნერვული ხვეულების ლატერალური კიდეები თანდათანობით ერთმანეთს უახლოვდება და წარმოქმნის მილს, რომელსაც ნერვული ლულა ეწოდება. ნერვული ლულის შიგნით ნერვული არხი მდებარეობს. ნერვული ლულის წარმოქმნასთან ერთად, ნეიროექტოდერმისა და მიმდებარე კანის ექტოდერმას შორის კავშირი წყდება. კანის ექტოდერმის კიდეები ერთმანეთს უახ-



სურ. 3-29. ნერვული ღარის, ნერვული ლულისა და ნერვული ქედის წარმოქმნა.

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

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

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

ნერვული ქედის უჯრედებიდან ვითარდება:

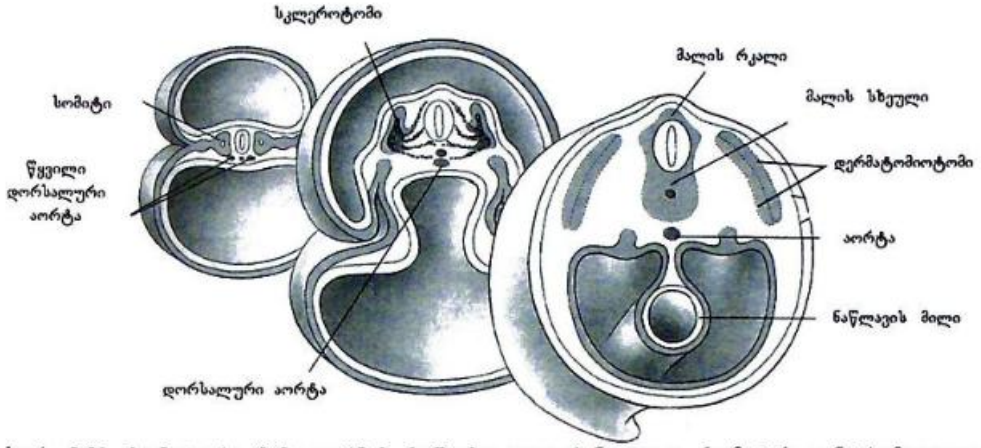
- **პერიფერიული ნერვული სისტემა**
- **თირკმელზედა ჯირკვლის ტვინოვანი ნივთიერების ქრომაფინური უჯრედები**
- **კანის მელანოციტები (პიგმენტური უჯრედები)**
- **ოდონტობლასტები (კბილის დენტინის უჯრედები);**
- **თავისა და ზურგის ტვინის რბილი და სისხლძარღვოვანი გარსების უჯრედები;**
- **თავისა და ზურგის ტვინის მგრძნობიარე განგლიების ნეირონები;**
- **სიმპათიკური და პარასიმპათიკური განგლიების პოსტგანგლიური ნეირონები;**
- **პერიფერიული აქსონების შვანის უჯრედები;**
- **პერიფერიული განგლიების სატელიტური (თანამგზავრი) უჯრედები.**

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

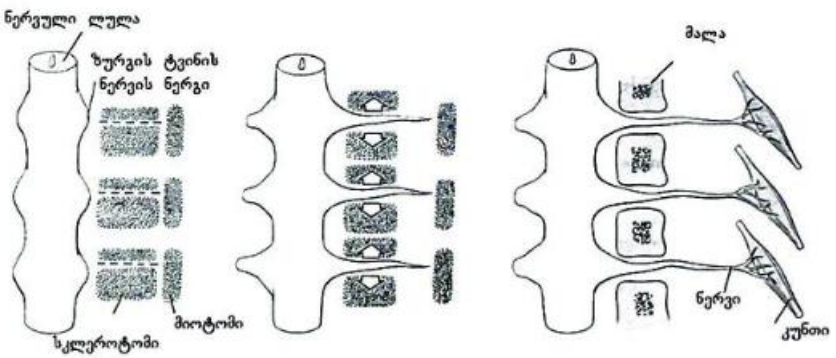
IV კვირის განმავლობაში სომიტების წარმოქმნა გრძელდება. თითოეულ ახლადწარმოქმნილ სომიტში ჩნდება მცირე ზომის ღრუ, რომელშიც სომიტის უჯრედები ფაშარად განსახლდება. ამის შემდეგ სომიტები ორ – ვენტრომედიალურ და ლატერალურ ნაწილებად იყოფა. სომიტის ღრუ ვენტრომედიალური ნაწილის შემადგენლობაში ხვდება. ამ ნაწი-



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



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



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

ლიდან სკლეროტომი ვითარდება. სკლეროტომის ვენტრალური ნაწილის უჯრედები ქორდის, დორსალური ნაწილის უჯრედები კი – ნერვულ ლულის ირგვლივ განსახლდება და მალის სხეულს წარმოქმნის (სურ. 3-31). მას შემდეგ, რაც სკლეროტომი ნერვულ ლულასა და ქორდას შემოსაზღვრავს, იგი ჰორიზონტულ სიბრტყეში ორ – კრანიულ და კაუდალურ ნაწილებად იყოფა. თითოეული სკლეროტომის კაუდალური ნაწილი ქვეშმდებარე სკლეროტომის კრანიულ ნაწილს უკავშირდება და მალას წარმოქმნის (სურ. 3-32). სკლეროტომის ერთი ნაწილი, რომელიც ქორდის ირგვლივ არის, მალის სხეულს, მეორე კი, რომელიც ნერვულ ლულას აკრავს გარს – მალის რკალს აძლევს დასაბამს. ამრიგად, ხერხემლის ყოველი მალა ორი მეზობელი სეგმენტის კაუდალური და კრანიული ნაწილების შერწყმით წარმოიქმნება. მალის წარმოქმნის პროცესში სომიტების ასეთი დაყოფა ზურგის ტვინის ნერვების ზრდისათვის ხელსაყრელ სივრცეს ქმნის. ზურგის ტვინის ნერვები სეგმენტურად, ხოლო მალები კი ინტერსეგმენტურად წარმოიქმნება.

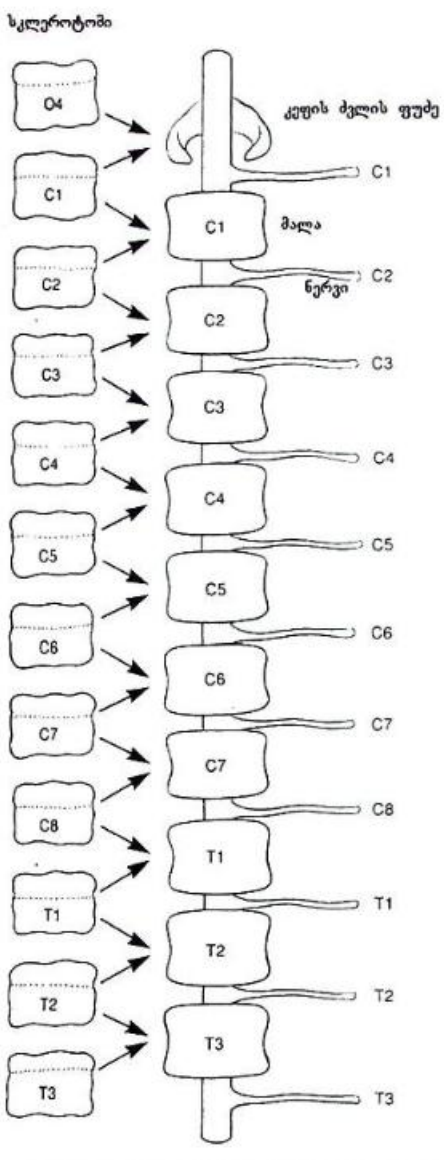
კისრის 8 სკლეროტომი კისრის 7 მალას აძლევს დასაბამს. კისრის პირველი სკლეროტომის კრანიული ნაწილი კეფის მეოთხე სკლეროტომის კაუდალურ ნაწილს უკავშირდება და კეფის ძვლის წარმოქმნის პროცესში მონაწილეობს. კისრის პირველი სკლე-

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

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

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

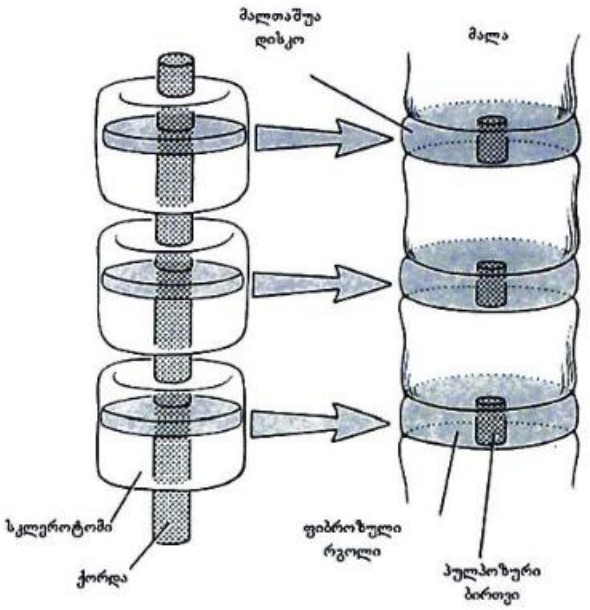
სკლეროტომის გამოცალკევების შემდეგ სომიტის დარჩენილ ლატერალურ ნაწილს ***დერმატომიოტომი*** ეწოდება (სურ. 3-35). იგი ძალიან მალე ორ ნაწილად იყოფა და ***დერმატომსა*** და ***მიოტომს*** წარმოქმნის. დერმატომი სხეულის უკანა ნაწილის, კისრისა და სხეულის ვენტრალური და ლატერალური



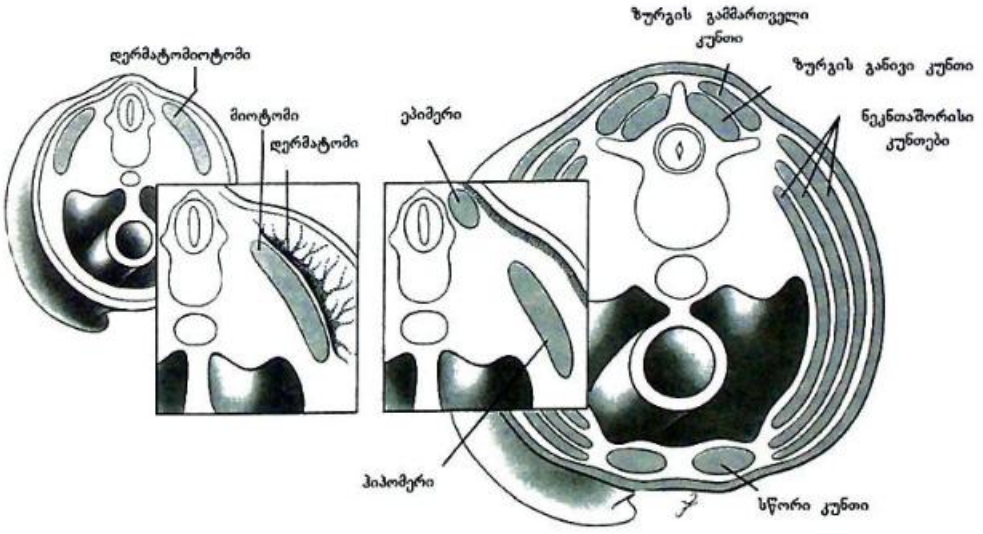
სურ. 3-33. განვითარების მექანიზმი, რომელიც მალებსა და სეგმენტურ ნერვებს შორის არსებულ ურთიერთდამოკიდებულებას განსაზღვრავს.

ნაწილების კანის დერმას წარმოქმნის.

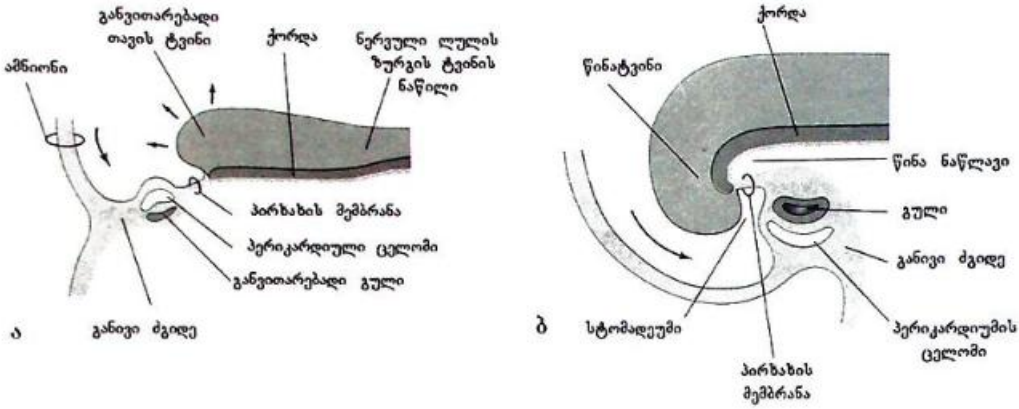
მიოტომის უჯრედები მიოგენურ (კუნთისწარმომქმნელ) უჯრედებად დიფერენცირდება. თითოეული მიოტომი ***დორზალურ (ეპიმერი)*** და ***ვენტრალურ (ჰიპომერი)*** ნაწილებად იყოფა. ეპიმერი ზურგის კუნთებს აძლევს დასაბამს. ჰიპომერისაგან გულმკერ-



სურ. 3-34. მალთაშუა დისკოების წარმოქმნა.



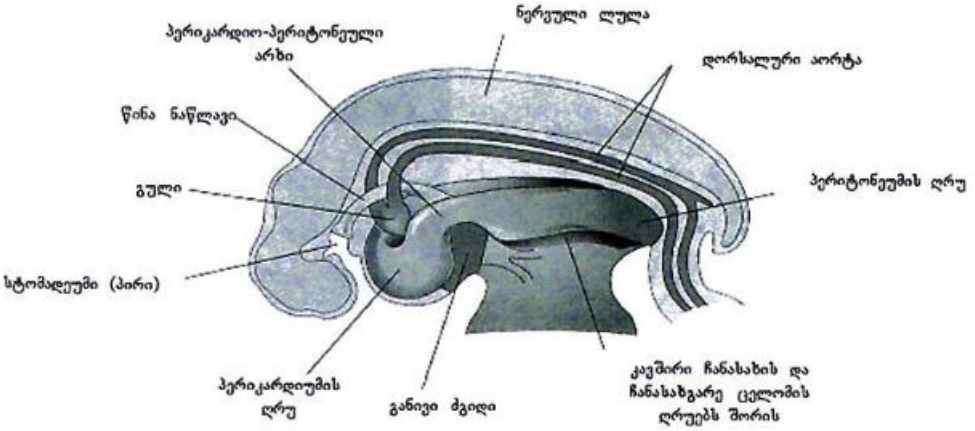
სურ. 3-35. დერმატომიოტომის წარმოქმნა და შემდგომი დიფერენციაცია.



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

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

ნერვული ფირფიტისა და ნერვული ლულის განვითარება ჩანასახის ფორმის ცვლილებას განაპირობებს. ჩანასახის ფორმის ჩამოყალიბების პროცესს ***მორფოგენეზი*** ეწოდება. მორფოგენეზის პროცესში ყველაზე მნიშვნელოვან მოვლენას ჩანასახის მოხრა წარმოადგენს, რის შემდეგაც ფირფიტის ფორმის ჩანასახი ცილინდრულ ფორმას ღებულობს. III კვირის ბოლოს ჩანასახს კვლავ ფირფიტის ფორმა აქვს. IV კვირის დასაწყისში ნერვული ლულის უპირატესი განვითარების გამო ფირფიტის ფორმის ჩანასახი სიგრძეში სწრაფად მატულობს. ჩანასახის სიგრძეში ზრდის ხარისხი მნიშვნელოვნად აღემატება სიგანეში ზრდის ინტენსივობას. განვითარებადი თავის ტვინი წარმოქმნის ჩანასახის დორსალურ შემაღლებას (სურ. 3.36), რომელიც ამნიონის ღრუში ამოიდრიკება. შემდგომში, წინა ტვინი კრანიული მიმართულებით იზრდება და ზემოდან გადაფარავს პირ-ხახის მემბრანასა და გულის მიდამოს. ამის შედეგად ***თავის ნახევევი*** წარმოიქმნება. თავის ნახევევის წარმოქმნასთან ერთად განივი ძგიდე, პირველადი გული და პირხახის მემბრანა ჩანასახის ვენტრალურ ზედაპირზე გადაინაცვლებს. ამასთან, ყვითრის პარკის ნაწილი თავის ნახევევში მოექცევა და ***წინა ნაწლავს*** ქმნის. თავის ნახევევის წარმოქმნის შემდეგ განივი ძგიდე გულის უკან გადაინაცვლებს და დიაფრაგმის ცენტრალური იოგის წარმოქმნაში მონაწილეობს. თავის ნახევევის წარმოქმნა ცე-



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

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

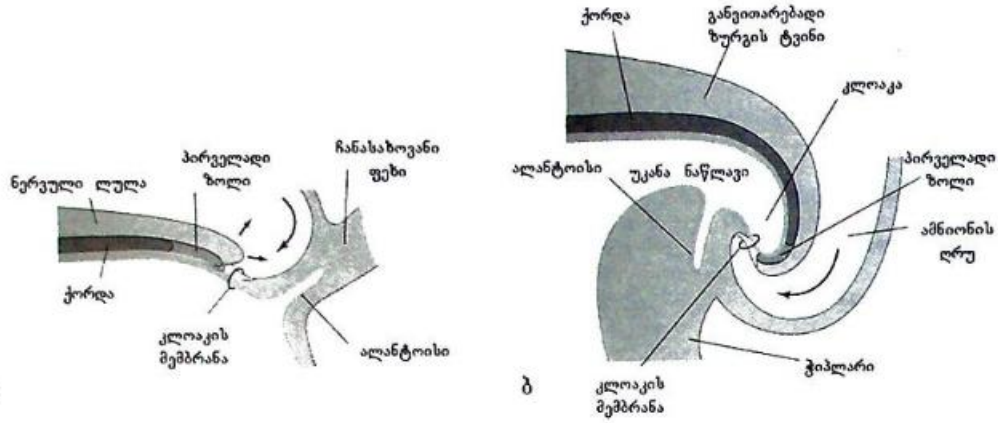
ნერვული მილის კაუდალური ნაწილის სიგრძეში მატება ***უკანა (კუდის) ნახევრის*** წარმოქმნას განაპირობებს (სურ. 3-38). კუდის ნახევრის წარმოქმნისას ყვითრის პარკის ნაწილი ამ ნახევრში აღმოჩნდება და ***უკანა ნაწლავს*** აძლევს დასაბამს.

უკანა ნაწლავი სწრაფად ფართოვდება და წარმოქმნის კლოაკას, საიდანაც შემდგომში შარდის ბუშტი და სწორი ნაწლავი ვითარდება. კუდის ნახევრის წარმოქმნამდე პირველადი ზოლის ნარჩენი კლოაკის მემბრანის წინ მდებარეობს, მაგრამ მოხრის შემდეგ იგი მის მიმართ კაუდალურად განთავსდება. ჩანასახოვანი ფეხი ასევე იცვლის ადგილს და იგი ჩანასახის ვენტრალურ ზედაპირზე გადაინაცვლებს. ამის შემდეგ, ალანტოისი ნაწილობრივ ჩანასახში აღმოჩნდება ჩართული.

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

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

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



სურ. 3-38. ჩანასახის კუდის ნახვევის წარმოქმნა. ა. ძოხრამდე ბ. მოხრის შემდეგ. მიაქციეთ ყურადღება, რომ ყვითრის პარკის ღრუს ნაწილი კუდის ნახვევშია მოქცეული და უკანა ნაწლავს წარმოქმნის. ამნიონი კუდის ნახვევს მთლიანად ფარავს. პირველადი ზოლის ნარჩენი, ალანტოისი, კლოაკის მემბრანა და ჩანასახოვანი ფეხი ვენტრალურად გადაინაცვლებს.

ჰიპლარს ქმნის. ამნიონი წარმოქმნის ეპითელურ საფარველს, რომელიც ჰიპლარს ფარავს. ჩანასახის და ჩანასახგარე ცელომის ღრუებს შორის კავშირი ქრება.

24-ე დღისათვის ***ხახის (სალაყუჩე) რკალების*** წარმოქმნა იწყება. ამ დროისათვის პირველი – ქვედაყბის რკალი და მეორე – ჰიოიდური რკალი ყალიბდება. პირველი რკალი დასაბამს აძლევს ქვედა და ზედა ყბის განვითარებას. 26-ე დღისათვის სამი ხახის რკალის გარჩევა შეიძლება (სურ. 3-39). ამ დროისათვის თავის (წინა) ნეირომფორი იხურება. წინა ტვინი მნიშვნელოვან შემაღლებას ქმნის კრანიულ ნაწილში; ჩანასახს რკალოვანი ფორმა და გრძელი, მოხვეული კუდი აქვს.

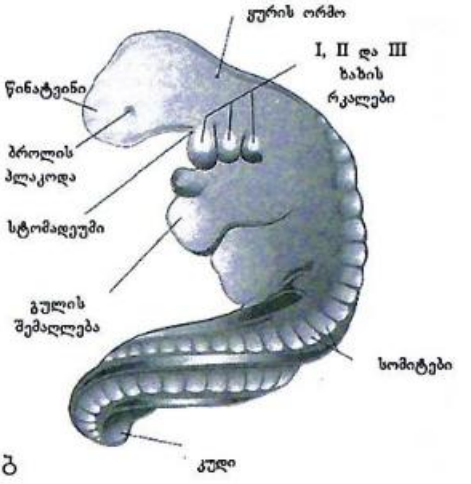
27-ე დღისათვის ვენტროლატერალურ ზედაპირზე შეიმჩნევა მცირედი შემკვრივება, რომელიც ***ზემო კიდურის ჩანასახია***. თავის მიდამოში განირჩევა ***სმენის ორმოები***, რომელიც შიგნითა ყურის განვითარებას აძლევს დასაბამს. ექტოდერმის შემკვრივება სახის მიდამოში ორივე მხარე ***ბროლის პლაკოდებს*** ქმნის, რაც მომავალი ბროლის განვითარების ადგილს განსაზღვრავს. მეოთხე კვირის ბოლოს ქვემო კიდურის ჩანასახი და სალაყუჩე რკალების მეოთხე წყვილი განირჩევა. გულ-სისხლძარღვთა სისტემა აქტიურად ფუნქციონირებს. ამასთან, სხვა ორგანოების ჩანასახების წარმოქმნაც იწყება.

ემბრიონული განვითარების V — VIII კვირა

მეხუთე კვირის მანძილზე ცვლილებები შედარებით ნაკლები ინტენსივობისაა. აღინიშნება თავის უპირატესი ზრდა, რომელიც ამ დროისათვის ჩანასახის ყველაზე უფრო დიდი ზომის ნაწილია და გადმოკიდებულია ჩანასახის ვენტრალურ ზედაპირზე. თავის დიდი ზომები თავის ტვინის ინტენსიური განვითარებით არის განპირობებული. თავის წინა ნაწილი გულის შემაღლებას ეხება. მეორე სალაყუჩე რკალი ზომაში აჭარბებს მესამე და მეოთხე რკალებს და ორივე მხარეს ქმნის ღრმა ლატერალურ ნაოჭს, რომელსაც ***კისრის სინუსი*** ეწოდება. ზემო კიდურის ჩანასახი ნიჩბის ფორმისაა, ხოლო ქვემო კიდურის



ა

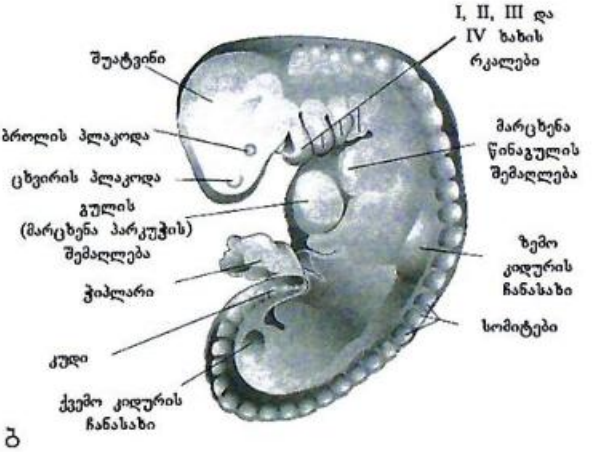


ბ

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



ა

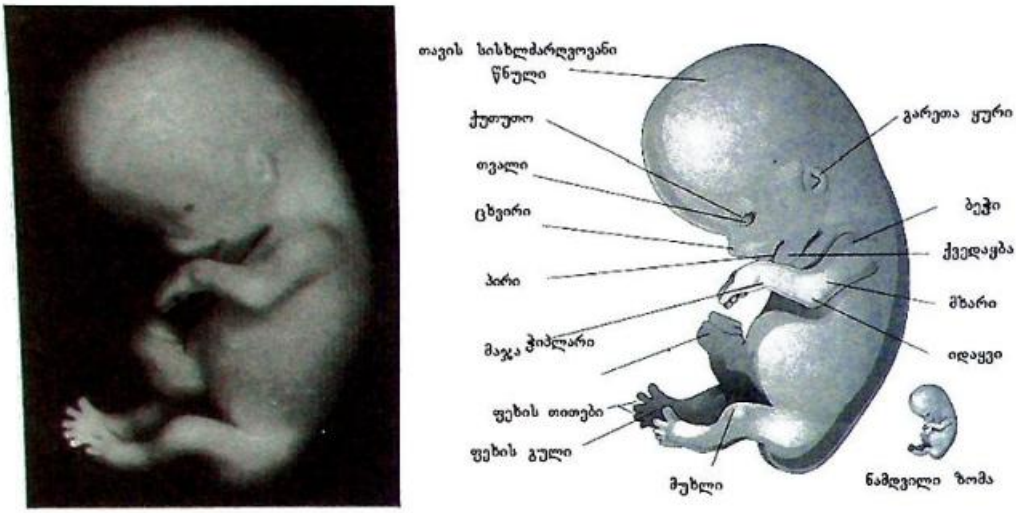


ბ

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

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

მეექვსე კვირა ზემო კიდურის დიფერენციაციით იწყება. წარმოიქმნება იდაყვები და ხელის მტევანი. მტევნებზე ჩნდება თითების ჩანასახები – ***თითის სხივები***. ქვემო კიდურების დიფერენცირება შედარებით გვიან იწყება. პირველ ორ სალაყუჩე რკალს შორის არსებული სივრცის ირგვლივ ***ყურის შემაღლებები*** წარმოიქმნება. ეს სივრცე გარეთა სასმენი მილის წარმოქმნაში იღებს მონაწილეობას, ხოლო მის ირგვლივ არსებული შემაღლებები ყურის ნიჟარას ქმნის. თვალები დიდი ზომისაა, ვინაიდან ამ დროი-



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

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

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

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

თავი 4

უჯრედთა ინტეგრაცია ქსოვილებში

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

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

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

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

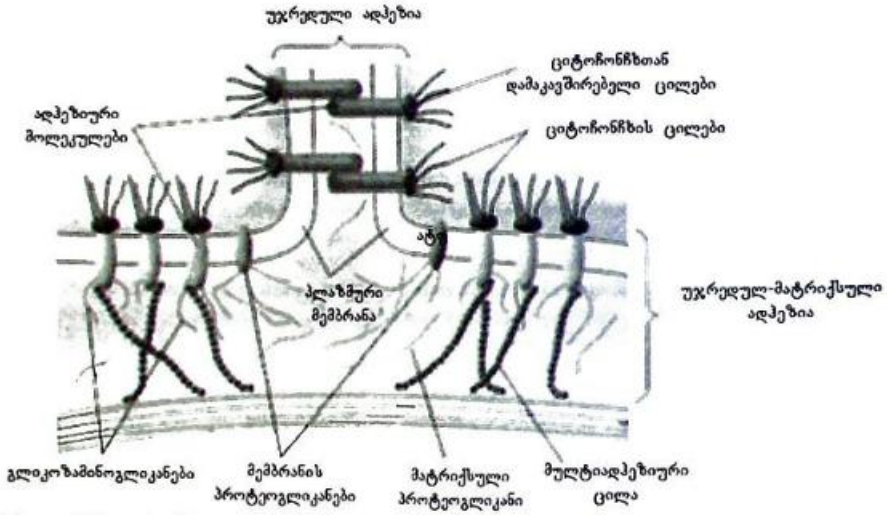
უჯრედული ადჰეზიური მოლეკულების მეშვეობით კავშირი, როგორც ერთი ტიპის (ჰომოფილური ადჰეზია), ისე სხვადასხვა ტიპის უჯრედებს შორის (ჰეტეროფილური ადჰეზია) მყარდება.

ადჰეზიური მოლეკულების უმეტესობა

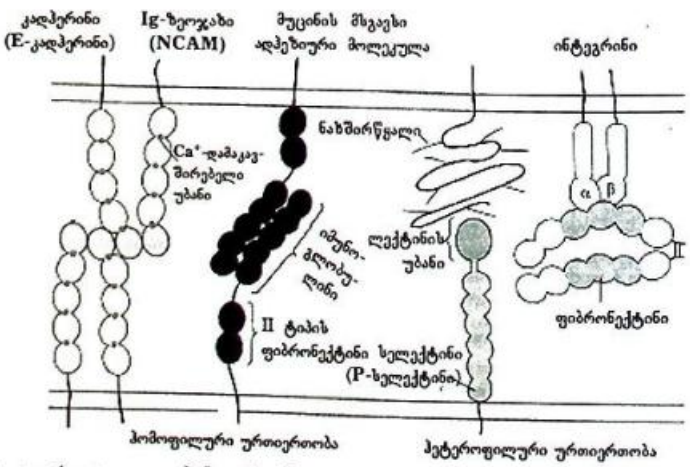
მემბრანაში მეზობელი უჯრედების კონტაქტის უბნებში მდებარეობს.

ადჰეზიური მოლეკულები ტრანსმემბრანული ინტეგრალური ცილებია. მათი უჯრედგარე (ექსტრაცელულური) ნაწილები მეზობელი უჯრედების ან არაუჯრედული მატრიქსის შესაბამის ადჰეზიურ მოლეკულებს, ციტოპლაზმის მხრივი ნაწილები კი – ციტოჩონჩხის მიკროფილამენტებსა და შუალედურ ფილამენტებს უკავშირდება (სურ. 4-1). შესაბამისად, ადჰეზიური მოლეკულების მეშვეობით უჯრედის ციტოჩონჩხი უშუალოდ მეზობელი უჯრედის ციტოჩონჩხს ან უჯრედშორის მატრიქსს უკავშირდება.

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



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

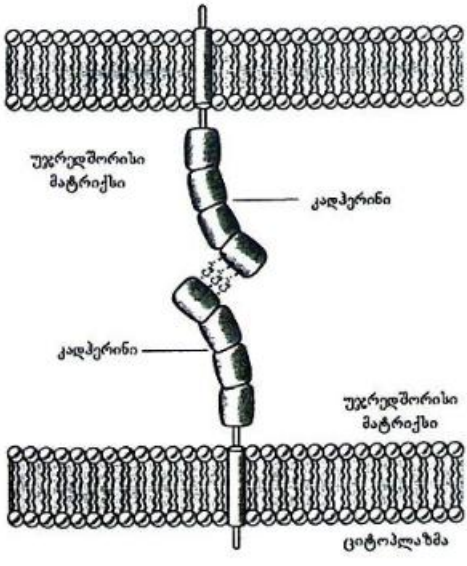


სურ. 4-2. უჯრედული ადჰეზიური მოლეკულების ძირითადი სახეები (Lodish et al., Molecular Cell Biology, 2001 მიხედვით)

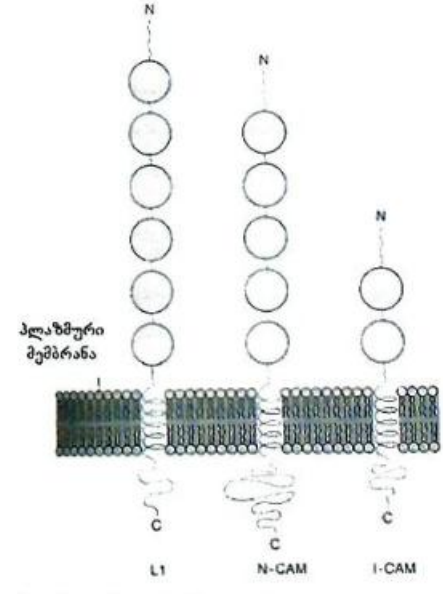
კადჰერინები მემბრანული გლიკოპროტეინებია, რომლებიც ადჰეზიის განხორციელებისათვის კალციუმის იონების თანაარსებობას საჭიროებენ (სურ. 4-3). კადჰერინები ჰომოფილურ ადჰეზიაში მონაწილეობენ. სხვადასხვა უჯრედები სხვადასხვა ტიპის კადჰერინებს შეიცავს. დღეისათვის ყველაზე კარგად E-კადჰერინი (ეპითელური), N-კადჰერინი (ნერვული) და P-კადჰერინია (პლაცენტური) შესწავლილი. კადჰერინის ყოველ მოლეკულას ერთი ციტოპლაზმური, ერთი ტრანსმემბრანული და 4 უჯრედგარე სეგმენტი აქვს.

იმუნოგლობულინების ზეოჯახის ადჰეზიური მოლეკულები ინტეგრალური ცილებია, რომელთა დიდი უმრავლესობა ლიმფოციტების მემბრანაში მდებარეობს და ლიმფოციტსა და სხვა უჯრედებს (მაკროფაგები, სხვა ლიმფოციტები, სამიზნე უჯრედები) შორის სპეციფიკური ურთიერთობების განხორციელებაში მონაწილეობენ. თუმცა, ამ ოჯახის ზოგიერთი წარმომადგენელი არაიმუნურ უჯრედებშიც გვხვდება. ერთერთი ასეთი მოლეკულა NCAM (ინგლ. nerve cell adhesive molecule – ნერვული უჯრედის ადჰეზიური მოლეკულა) მეტად მნიშვნელოვანია ნერვული სისტემის განვითარებისათვის. თითოეული მათგანი ერთი მოკლე ციტოპლაზმური, რამოდენიმე ტრანსმემბრანული და 6 უჯრედგარე სეგმენტისაგან შედგება ამ მოლეკულების უჯრედგარე სეგმენტები იმუნური ცილები – იმუნოგლობულინებია. მათ მიერ განხორციელებული ადჰეზია კალციუმის იონების თანაარსებობას არ საჭიროებს (სურ. 4-4).

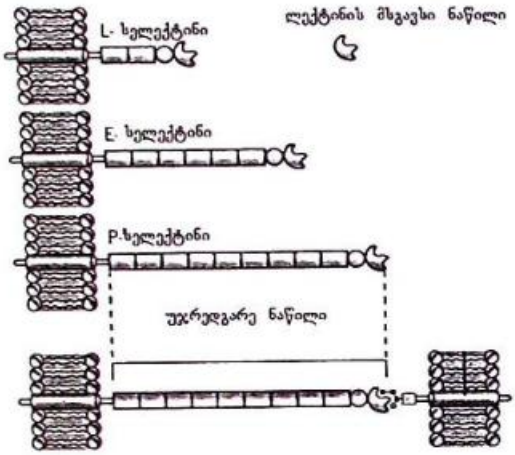
სელექტინები მემბრანული ინტეგრალური გლიკოპროტეინებია, რომლებიც სხვადასხვა უჯრედების მემბრანის ნახშირწყლოვან მოლეკულებს (გლიკოპროტეინებისა და გლიკოლიპიდების ნახშირწყლოვან ნაწილებს) უკავშირდება. სელექტინებს მცირე ზომის ერთი ციტოპლაზმური, ერთი ტრანს-



სურ. 4-3. კადჰერინების მიერ განხორციელებული უჯრედული ადჰეზიის სქემატური გამოსახულება.

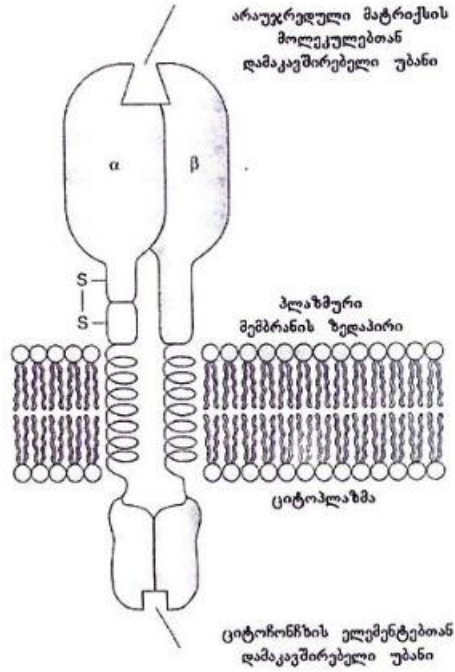


სურ. 4-4. იმუნოგლობულინების ზეოჯახის 3 წარმომადგენელი. იმუნოგლობულინური ნაწილები რგოლებით არის აღნიშნული (Lodish et al., Molecular Cell Biology, 2001 მიხედვით).



სურ. 4-5. სელექტინები.

სელექტინები გლიკოპროტეინებისა და გლიკოლიპიდების ოლიგოსაქარიდული ჯაჭვების სპეციფიკურ ნახშირწყლოვან დაბოლოებებს ცნობენ.



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

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

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

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

ᲙᲐᲕᲨᲘᲠᲘ ᲙᲚᲘᲜᲘᲙᲐᲡᲗᲐᲜ

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

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

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

- I ტიპის კავშირები უჯრედების მემბრანების უშუალო დაკავშირებასა და უჯრედშორისი სივრცის სრულ ჰერმეტიზაციას განაპირობებს. ასეთ კავშირს ***მკვრივი კონტაქტი ან ბრმა სარტყელი*** ეკუთვნის. ამ ტიპის კავშირი მხოლოდ ეპითელურ ქსოვილში გეხვდება.

- II ტიპის კავშირი ადჰეზიური ხასიათისაა და ქსოვილში უჯრედების მოწესრიგებულ სტრუქტურულ ინტეგრაციას განაპირობებს. ამ ტიპის კავშირს ***შეწებების სარტყელი, შეწებების ფასცია, დესმოსომა და ჰემიდესმოსომა*** ეკუთვნის. ეს კავშირები ეპითელურ და კუნთოვან ქსოვილებში გეხვდება.

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

ამ კავშირების აგებულებას შესაბამის თავებში განვიხილავთ.

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

სასიგნალო მოლეკულებით განხორციელებული უჯრედშორისი კავშირი 6 ძირითად საფეხურს მოიცავს:

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

რასაც სამიზნე უჯრედის მხრივ პასუხის შეწყვეტა მოჰყვება.

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

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

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

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

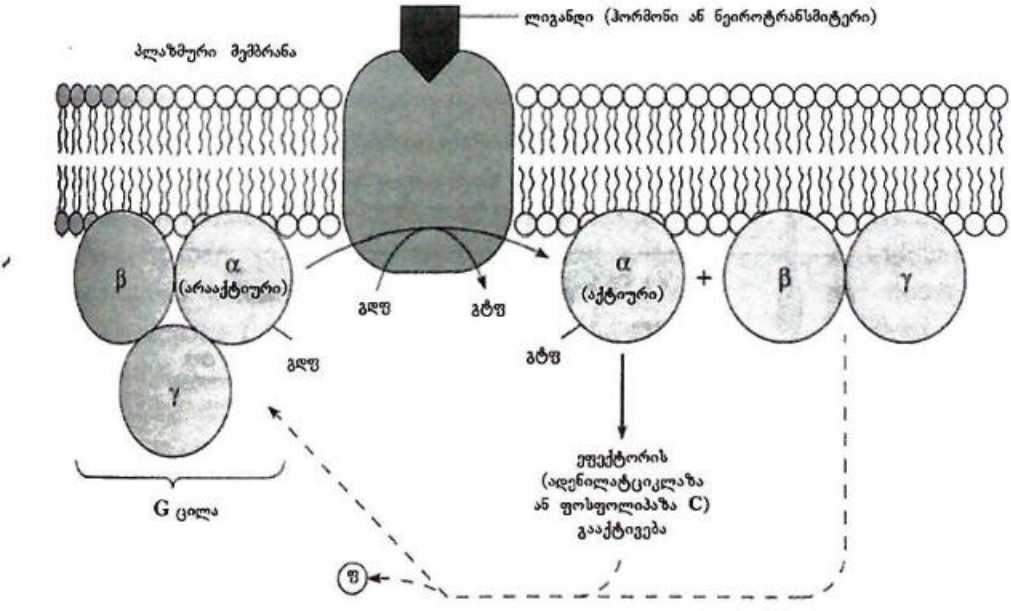
➢ ***G – ცილასთან დაკავშირებული რეცეპტორები.*** ამ ტიპის რეცეპტორებთან ლიგანდის დაკავშირება G ცილას ააქტივებს. G ცილა შედგება სამი, α, β და γ სუბერთეულებისაგან, რომელთაგან ყველაზე დიდი, α სუბერთეული გუანოზინტრიფოსფატთან არის დაკავშირებუ

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

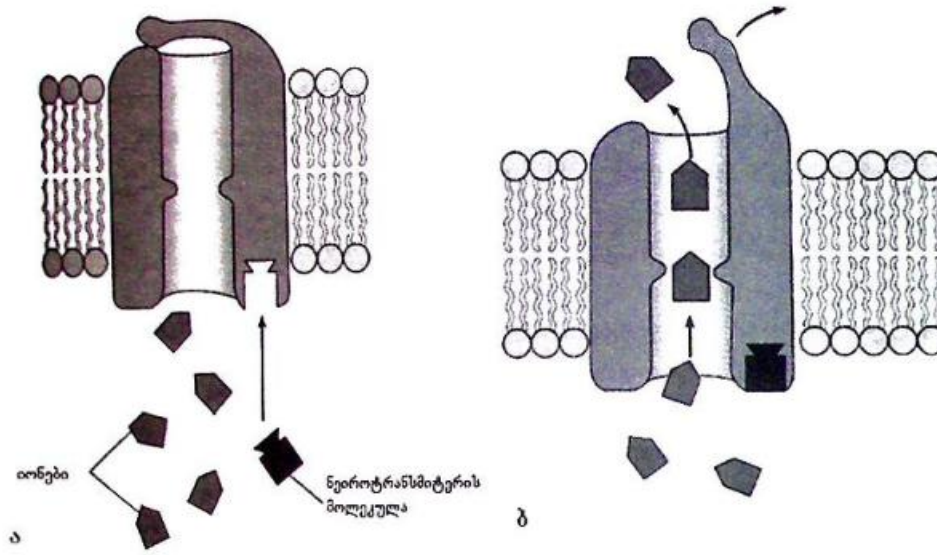
➢ ***იონურ არხიანი რეცეპტორები.*** ეს კომბინირებული ცილებია, რომელთაც რეცეპტორულ თვისებებთან ერთად დაბალმოლეკულური ნივთიერებების გადატანაც შეუძლიათ (სურ. 4-8). ლიგანდთან დაკავშირებისას მათი კონფიგურაცია იცვლება, რაც მათში არსებული იონური არხის გახსნას განაპირობებს. ამის შემდეგ რეცეპტორი სპეციფიური იონებისათვის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

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

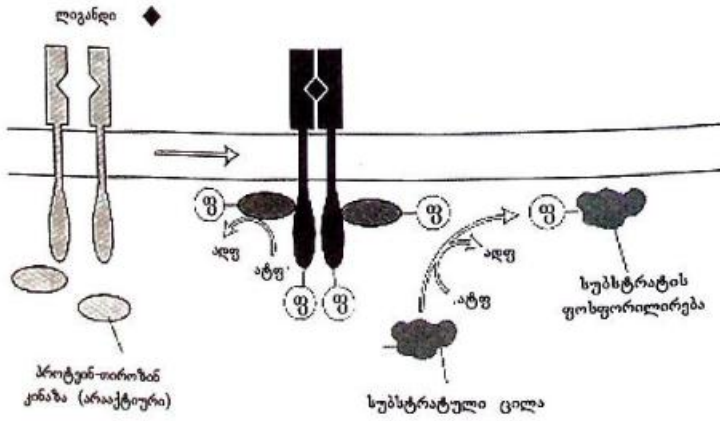
➢ ***ფერმენტული აქტივობის მქონე რეცეპტორები.*** მათ რეცეპტორულ თვისებებთან ერთად ფერმენტული აქტივობაც აქვთ. ლიგანდთან დაკავშირების შემდეგ ისინი ფერმენტულ აქტივობას იჩენს და ციტოზოლში სხვადასხვა ტიპის რეაქციების წარმართვას განსაზღვრავს (სურ. 4-10).



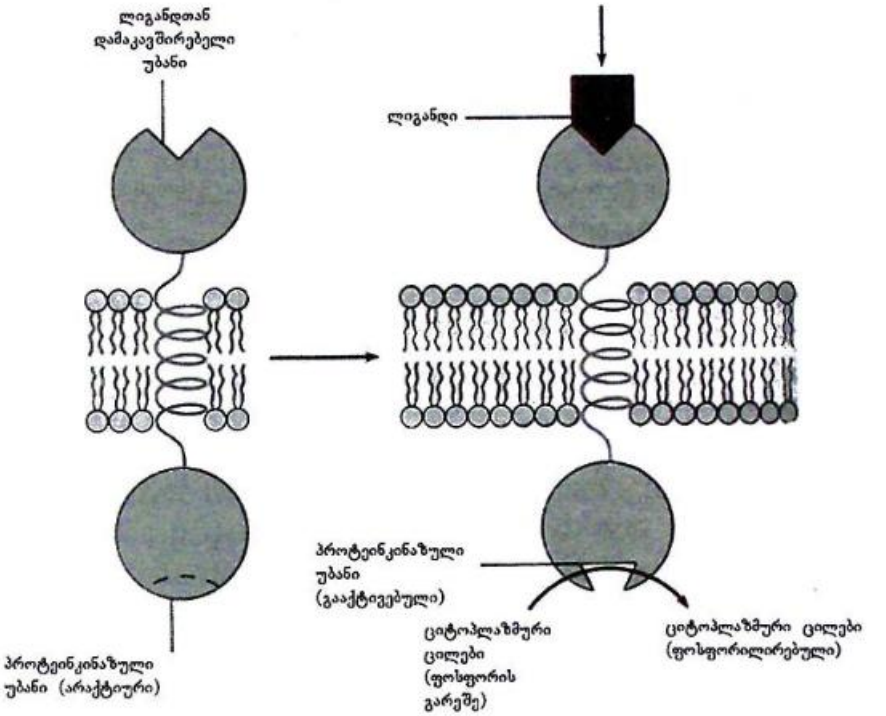
სურ. 4-7. G –ცილასთან დაკავშირებული რეცეპტორის მოქმედების სქემა.
რეცეპტორის ლიგანდთან დაკავშირება G–ცილის α სუბერთეულს ააქტივებს. ეს უკანასკნელი G–ცილის β და γ სუბერთეულებს სცილდება და, თავის მხრივ, ეფექტორს (ადენილატციკლაზას ან ფოსფოლიპაზა C) ააქტივებს. **(S.L. Wolfe, Molecular and Cellular Biology, 1993 მიხედვით)**



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



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



სურ. 4-10. ფერმენტული აქტივობის მქონე რეცეპტორის მოქმედების სქემა.
ა. რეცეპტორი არააქტიურ მდგომარეობაში. ბ. ლიგანდთან დაკავშირება რეცეპტორის ფერმენტულ ნაწილს ააქტივებს, რომელიც თავის მხრივ ციტოპლაზმის ცილების ფოსფორილებას იწვევს. აღნიშნული ცილები, როგორც წესი, ფერმენტებია, რომლებიც უჯრედში მნიშვნელოვან პროცესებს წარმართავენ (S.L. Wolfe, Molecular and Cellular Biology, 1993 მიხედვით)..

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

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

- **ენდოკრინული**
- **პარაკრინული**
- **აუტოკრინული**

ენდოკრინული რეგულაციის შემთხვევაში ენდოკრინულ ორგანოებში წარმოქმნილი სასიგნალო მოლეკულები, რომლებსაც ჰორმონები ეწოდება, შორს მდებარე სამიზნე უჯრედებთან სისხლის მეშვეობით გადაიტანება.

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

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

თავი 5

ეპითელური ქსოვილი

ეპითელური ქსოვილი მოსაზღვრე ქსოვილია. იგი ორგანიზმს გარე გარემოსაგან გამოჰყოფს. ამასთანავე, ორგანიზმის ჯირკვლებს უმრავლესობა ეპითელური ქსოვილით იქმნება.

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

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

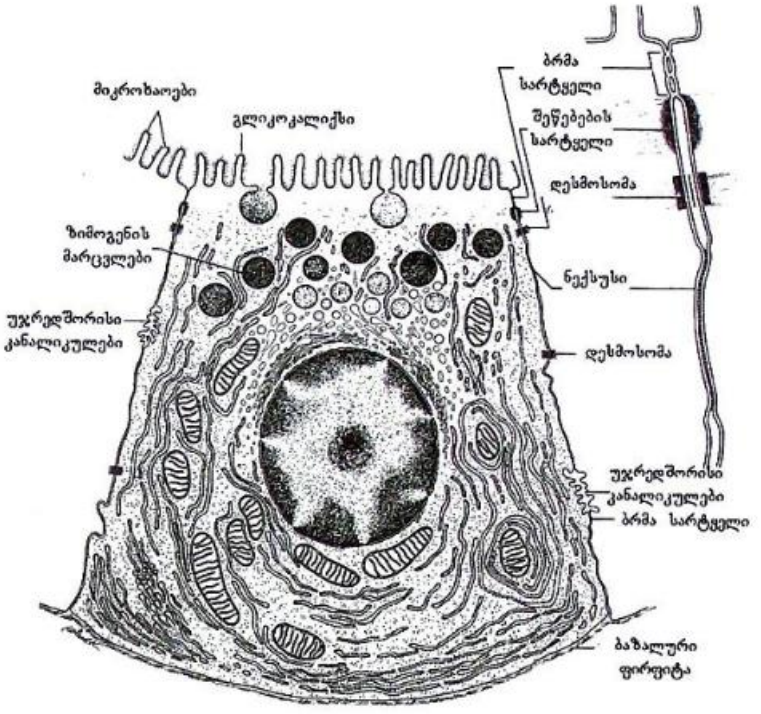
ეპითელური ქსოვილის ძირითადი ფუნქციებია:

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

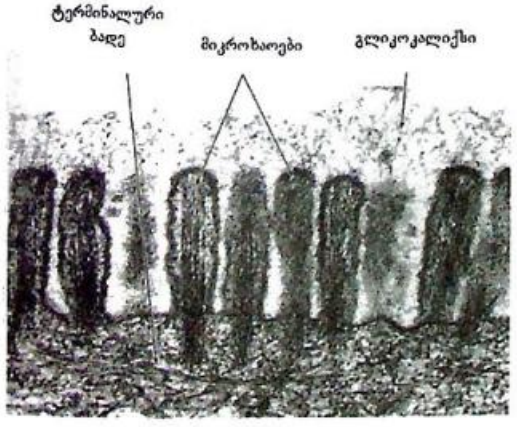
მფარავი ეპითელური ქსოვილი ერთმანეთთან მჭიდროდ განლაგებული უჯრედების ფენებისაგან შედგება. უჯრედებს შორის უმნიშვნელო რაოდენობით უჯრედშორისი ნივთიერებაა. ეპითელური ქსოვილის მოსაზღვრე მდებარეობა მისი შემადგენელი უჯრედების სტრუქტურულ და ფუნქციურ პოლარობას განაპირობებს. ეპითელური უჯრედების ზედაპირს, რომელიც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

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

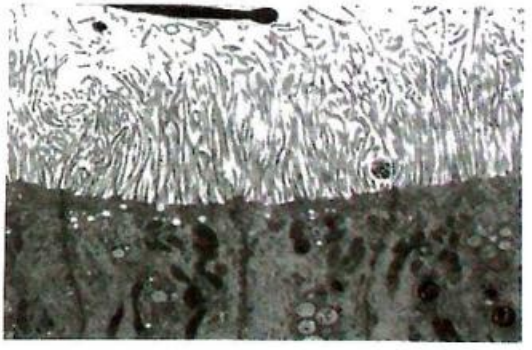
მიკროხაო პლაზმური მემბრანის თითისმაგვარი გამონადრეკია. მათი ზომები სხვადასხვა უბანში განსხვავებულია. მიკროხაოები უჯრედის ზედაპირის ფართობს ზრდის. მიკროხაოები განსაკუთრებით მრავალრიცხოვანია იმ უჯრედებში, რომლებიც გარე გარემოდან დიდი რაოდენობით ნივთიერებებს ითვისებენ (მაგ. წვრილი ნაწლავის ან ნეფრონის პროქსიმალური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



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



სურ. 5-2. ნაწლავის შემწოვი ეპითელური უჯრედის ცოცხისებრი ყაითანის ელექტრონოგრამა.



სურ. 5-3. სტერეოცილიები სათესლის დანამატის სადინრის ეპითელური უჯრედების აპიკალურ ნაწილში. ელექტრონოგრამა.

ეპითელური უჯრედები). ამ უჯრედების ზედაპირზე არსებული მრავალი მიკროხაო ერთიან, მოწესრიგებულ სისტემას ქმნის, რომელსაც ***ცოცხისებრი ყაითანი*** ეწოდება (სურ. 5-2). ცოცხისებრი ყაითნის შემქმნელი მიკროხაოები ერთნაირი ზომისაა. მიკროხაოების ციტოპლაზმაში სიგრძივი მიმართულებით განლაგებული აქტინის მიკროფილამენტების გროვებია. ისინი მეზობელ ფილამენტებსა და პლაზმურ მემბრანას სპეციალური ცილების

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

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

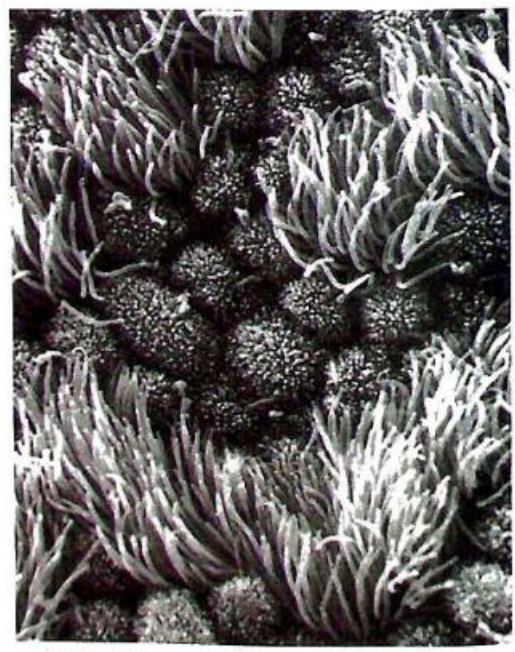
ჰაერგამტარი გზებისა და კვერცხსავლის ამომფენი ეპითელური უჯრედების აპიკალურ ზედაპირზე წამწამები გვხვდება. წამწამის შენება II თავშია განხილული. თითოეული უჯრედი 250-მდე წამწამს შეიცავს (სურ. 5-4).

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

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

ეპითელური უჯრედების ფორმა და ზომები საკმაოდ მერყეობს. არჩევენ ბრტყელ, კუბურ და ცილინდრული ფორმის ეპითელიოციტებს. განივკვეთზე უჯრედებს მრავალკუთხა ფორმა აქვს, რასაც ეპითელურ ფენაში უჯრედების ძალიან მჭიდრო განლაგება განაპირობებს. ბირთვის ფორმა ყოველთვის შეესაბამება უჯრედის ფორმას. მაგალითად, კუბური ფორმის უჯრედებს მრგვალი ფორმის ბირთვები აქვთ, ხოლო ცილინდრული ფორმის უჯრედებს – ოვალური. ბრტყელი ეპითელური უჯრედებისათვის ბრტყელი ბირთვების არსებობაა დამახასიათებელი. ბირთვის სიგრძივი ღერძი უჯრედის სიგრძივი ღერძის პარალელურია.

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



სურ. 5-4. ადამიანის კვერცხსავლის შიგნითა ზედაპირის სკანოგრამა. განირჩევა წამწამები და უწამწამო უჯრედების ზედაპირები. უწამწამო უჯრედები მოკლე მიკროხაოებს შეიცავს.

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

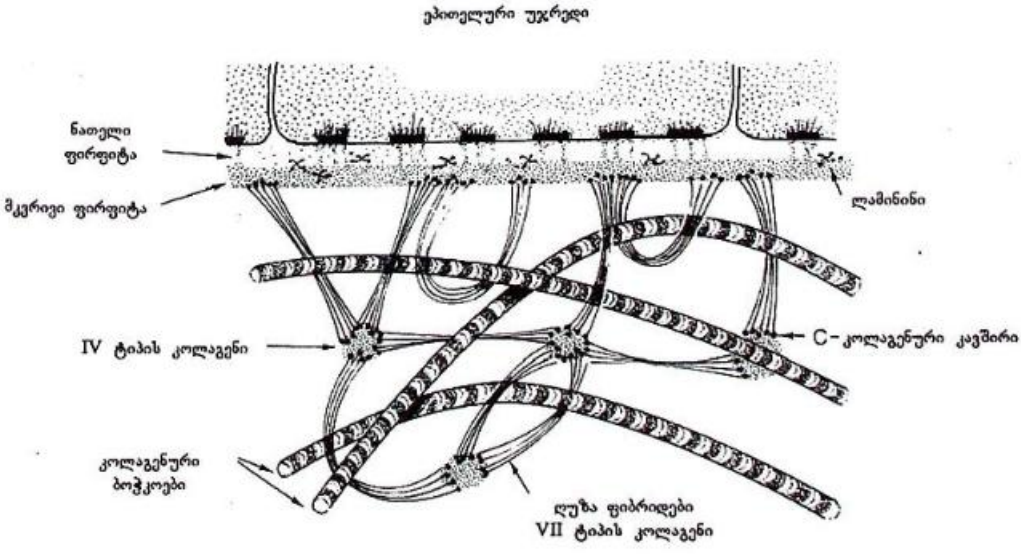
ქვეშმდებარე შემაერთებელ ქსოვილთან ბაზალური ფირფიტა ე.წ. ღუზა ფიბრილებით არის დაკავშირებული. ეს ფიბრილები სპეციალური VII ტიპის კოლაგენით იქმნება. ზოგიერთ უბანში ამ კავშირის შექმნაში ელასტიკური მემბრანების სისტემის მიკროფიბრილების კონებიც მონაწილეობს.

უნდა აღინიშნოს, რომ ბაზალური ფირფიტა გვხვდება ყველგან, სადაც კი შემაერთებელი ქსოვილი რომელიმე სხვა ქსოვილს ეხება. ასე რომ, ბაზალური ფირფიტა მხოლოდ ეპითელური ქსოვილისათვის დამახასიათებელ სპეციალურ სტრუქტურას არ წარმოადგენს, თუმცა სახელწოდება ეპითელურ ქსოვილთან მისი დამოკიდებულებით განისაზღვრება. თავისი მოსაზღვრე მდებარეობის გამო ეპითელური უჯრედები შემაერთებელ ქსოვილს მხოლოდ ბაზალური ზედაპირით ეხება და, შესაბამისად, ბაზალური ფირფიტაც მხოლოდ ამ მონაკვეთში მდებარეობს. კუნთოვან, ცხიმოვან ან ნერვულ ქსოვილებში, სადაც შემაერთებელი ქსოვილი ყოველი მხრიდან აკრავს უჯრედებს, ბაზალური ფირფიტა მთლიანად ფარავს უჯრედების ზედაპირს და მათ ირგვლივ მდებარე შემაერთებელი ქსოვილისაგან გამოყოფს.

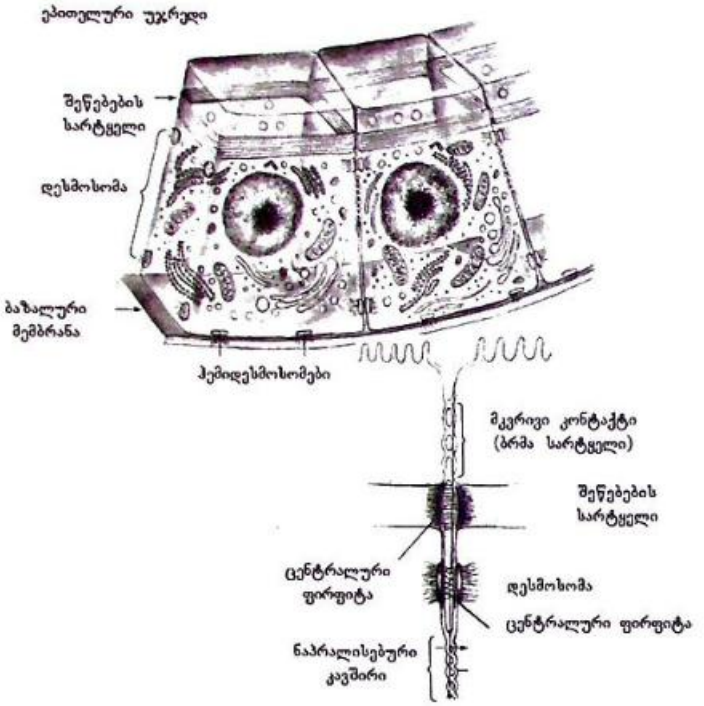
ბაზალური ფირფიტის შემადგენელ კომპონენტებს ეპითელური, კუნთოვანი, ცხიმოვანი და ა.შ. უჯრედები გამოიმუშავებს. ზოგიერთ შემთხვევაში ბაზალურ ფირფიტას შემაერთებელი ქსოვილის მხრიდან რეტიკულური ბოჭკოების კარგად განვითარებული ბადე უკავშირდება, რომელსაც ***რეტიკულურ ფირფიტას*** უწოდებენ. რეტიკულურ ბოჭკოებს შემაერთებელი ქსოვილის უჯრედები წარმოქმნის.

ბაზალური მემბრანა რამდენიმე მნიშვნელოვან ფუნქციას ასრულებს:

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



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



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

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

გარდა ამისა, როგორც ვარაუდობენ, ბაზალური მემბრანა შეიცავს ინფორმაციას, რომელსაც თავისი წვლილი შეაქვს უჯრედშორისი ურთიერთობების ჩამოყალიბების პროცესში. მაგალითად, ცნობილია, რომ კუნთოვან უჯრედებში ბაზალური ფირფიტის არსებობა ახალი ნერვ-კუნთოვანი კავშირის ჩამოყალიბებისათვის არის აუცილებელი.

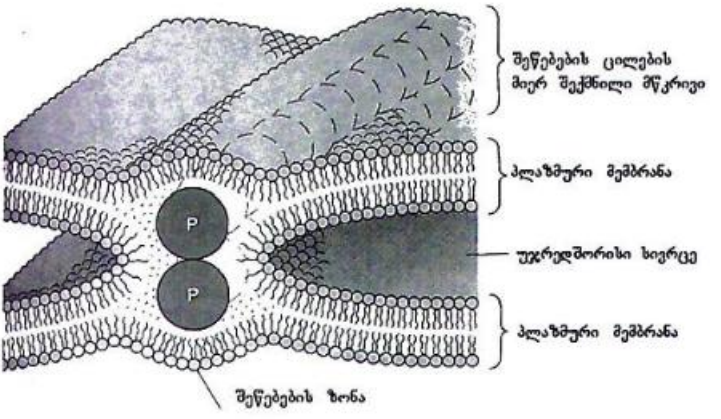
სინათლის მიკროსკოპში ეპითელური უჯრედების ქვეშ შიმ-დადებითი შრე განირჩევა, რომელსაც ***ბაზალურ მემბრანას*** უწოდებენ. ეს უკანასკნელი ბაზალური და რეტიკულური ფირფიტების ერთობლიობას წარმოადგენს. შესაბამისად, ეს სტრუქტურა შედარებით სქელია, რაც სინათლის მიკროსკოპში შესაძლებელს ხდის მის გარჩევას.

უჯრედშორისი კავშირები

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

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

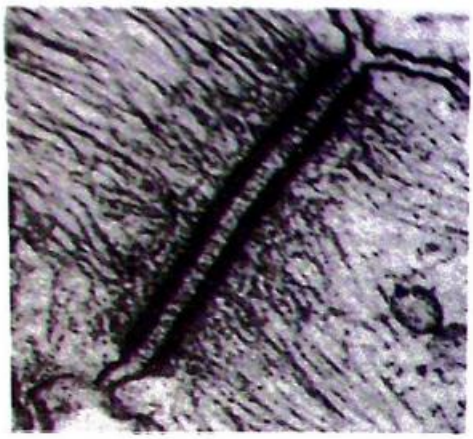
აპიკალურ ზედაპირთან ყველაზე ახლოს



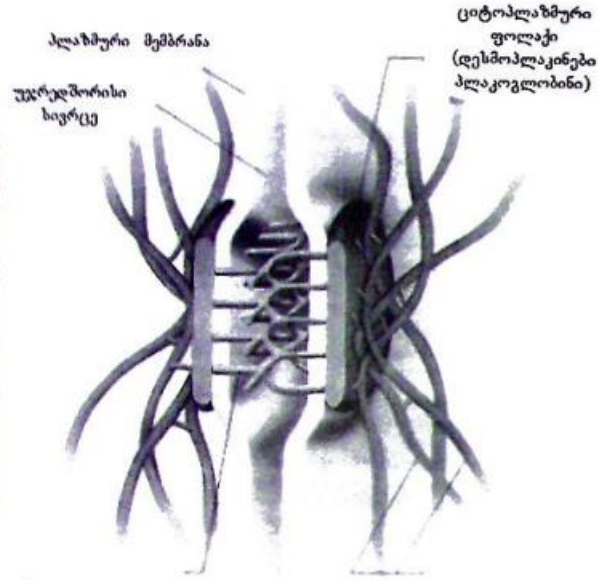
5-7. მემბრანული ცილების სავარაუდო ორგანიზაცია ბრმა სარტყელის მიდამოში

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

ბრმა სარტყელის ქვეშ, ასევე აპიკალურ ზედაპირთან ახლოს, ***შეწებების სარტყელია*** (zonula adherens) მოთავსებული. მკვრივი კონტაქტის მსგავსად, ეს უკანასკნელი წრიულად აკრავს უჯრედს გვერდით ზედაპირზე. მის ჩამოყალიბებაში მემბრანასთან ერთად ციტოპლაზმაც მონაწილეობს. ამ კავშირის მიდამოში მეზობელი უჯრედები ერთმანეთისაგან გამოყოფილია 15-20 ნმ-ის სიგანის სივრცით, რომელიც დაბალი ელექტრონული სიმკვრივის მქონე მასალითაა ამოვსებული. კავშირის მიდამოში მემბრანის შიგნითა ზედაპირზე ციტოპლაზმის გამკვრივებული უბანია. ძლიერ გადიდებაზე ჩანს, რომ ეს გამკვრივებული უბნები იქმნება ნატიფი ფილამენტების ბადით, რომელიც შემდგომში ციტოპლაზმის აქტინის ფილამენტებით მდიდარ მონაკვეთში გადადის. ეს ე.წ ***ტერმინალური ბადეა***. იმუნოჰისტოქიმიურად ამ უბნებში აქტინი და მასთან დაკავშირებული ცილები – α-აქტინინი და ვინკულინი ვლინდება. შეწებების სარტყელის მიდამოში მემბრანა შეიცავს კადჰერინის მოლეკულების დიმერებს, რაც უჯრედშორისი ადჰეზიის განხორციელების საშუალებას იძლევა. შეწებების სარტყელი ციტოპლაზმის მხრიდან ეპითელური უჯრედების ზედა (აპიკალურ) ნაწილის სპეციალურ სტრუქტურებს (მიკროხაოები, შემწოვი ყაეთანი, ტერმინალური ბადე) უკავშირდება. საფიქრებელია, რომ შეწებების სარტყელი აღნიშნული სპეციალური სტრუქ-



ა



ბ

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

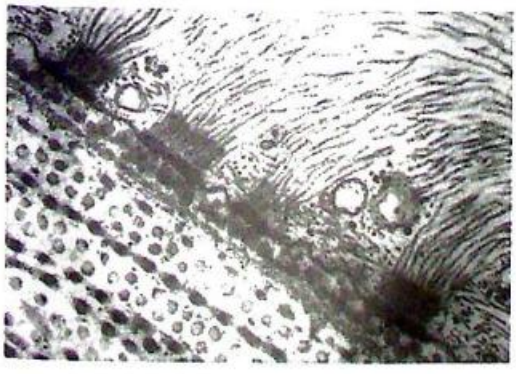
ტურების სტაბილიზაციას განაპირობებს.

მესამე ტიპის კავშირს ***დესმოსომა ან შეწებების ხალი*** (macula adherens) ეკუთვნის (სურ. 5-8). ზემოთ განხილული კავშირებისაგან განსხვავებით, დესმოსომა ეპითელური უჯრედის ზედაპირზე უწყვეტ სარტყელს არ ქმნის. იგი შეწებების სარტყლის ქვეშ და უჯრედის გვერდითი ზედაპირის სხვა უბნებში განცალკევებული ფოლაქების (ხალების) სახით არის გაფანტული. დესმოსომა შედგება ორი ნახევრისაგან, რომელთაგან თითოეულს ორი მეზობელი უჯრედის მემბრანა ქმნის. დესმოსომის მიდამოში უჯრედებს შორის 15-20ნმ სიდიდის სივრცეა, რომლის ცენტრალურ ნაწილში განირჩევა თხელი, ელექტრონულად მკვრივი ზოლი, რომელსაც ცენტრალური ფირფიტა ეწოდება. დესმოსომის თითოეული ნახევრის მემბრანის შიგნითა ზედაპირს უკავშირდება ელექტრონულად მკვრივი „ფოლაქი“, რომელსაც, თავის მხრივ, შუალედური ფილამენტები უმაგრდება. ამრიგად, დესმოსომის უბნებში მეზობელი უჯრედების ციტოჩონჩხების დაკავშირება ეპითელური ფენის სტაბილურობას განაპირობებს. დესმოსომების მთლიანობა კალციუმდამოკიდებულია, ვინაიდან ადჰეზიას დესმოსომის მიდამოში კადჰერინები განაპირობებს. კალციუმის ნაკლებობისას დესმოსომის ორი ნახევარი ერთმანეთს შორდება და კავშირი ირღვევა. დღეისათვის, დესმოსომის შემადგენელობაში გლიკოპროტეინებს: ***დესმოგლეინს, დესმოკოლინებს*** და ***დესმოპლაკინებს*** არჩევენ. დესმოგლეინი და დესმოკოლინი ადჰეზიური მოლეკულებია (კადჰერინებია). დესმოკოლინი ყოველთვის დესმოსომის უჯრედშორის (ნაპრალისმხრივ) ზედაპირზე გვხვდება. მეზობელი მემბრანების დესმოკოლინების ერთმანეთთან დაკავშირებით ცენტრალური ფირფიტა იქმნება. ცენტრალური ფირფიტის შექმნაში ნაწილობრივ დესმოგლეინიც მონაწილეობს. ამავე დროს დესმოგლეინი მკვრივი ფოლაქის შემადგენლობაშიც გვხვდება. დესმოპლაკინი (პლაკოგლობინი) მხოლოდ დესმოსომის ციტოპლაზმისმხრივ უბანში მკვრივი ფოლაქის შემადგენლობაში გვხვდება.

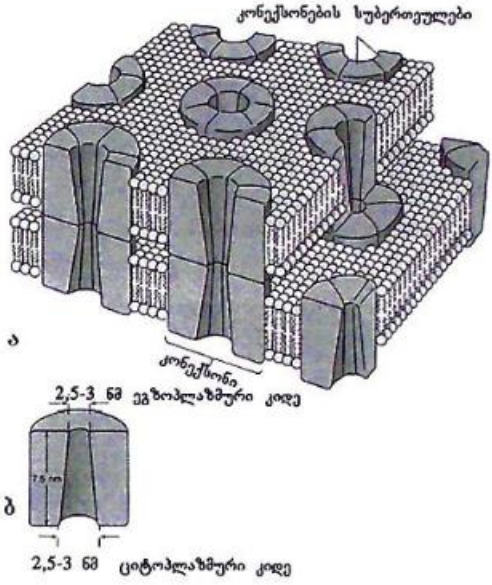
სადაც მას ღუზა შუალედური ფილამენტები უკავშირდება.

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

ზემოთ ჩამოთვლილის გარდა, ეპითელურ უჯრედებს შორის გვხვდება საოცრად ნატიფი კავშირები, რომელთა დანახვა სინათლის მიკროსკოპში არ ხერხდება. ამ კავშირებს ***ნაპრალისებრ კავშირებს ან ნექსუსებს*** უწოდებენ. კავშირის უბანში უჯრედშორისი სივრცე 3ნმ-ზე მცირეა. მიუხედავად ამისა, ამ უბანში მემბრანების შერწყმა არ ხდება. ამ კავშირის მიდამოში მეზობელ მემბრანებში ერთმანეთის პირისპირ ორი მემბრანული არხი მდებარეობს. ამ არხების შემქმნელ ცილოვან სტრუქტურებს ***კონექსონები*** ეწოდება. კონექსონებს განივკვეთზე ექვსკუთხა (ჰექსაგონალური) ფორმა აქვს. ისინი ცილინდრისმაგვარი სტრუქტურებია. ამ ცილინდრის შიგნით რამდენიმე ნმ სიდიდის სივრცეა. მეზობელი კონექსონები ერთმანეთის პირისპირ არის განლაგებული (სურ. 5-10). მათი ცილინდრული ფორები ქმნის ერთიან სივრცეს, რომლის მეშვეობითაც იონები, ციკლური ნუკლეოტიდები, ამინომჟავები და სხვა მცირე მოლეკულები, რომელთა ზომა 2ნმ-ს არ აღემატება, უჯრედშორისი სივრცის გაუვლელად უჯრედიდან უჯრედში გადადის. ნექსუსების განვლადობაზე მნიშვნელოვან გავლენას pH და თავისუფალი კალციუმის იონების კონცენტრაცია ახდენს. კალციუმის იონების რაოდენობის მატებამ, შესაძლოა, კონექსონების დეფორმაცია და არხების დახურვა გამოიწვიოს.

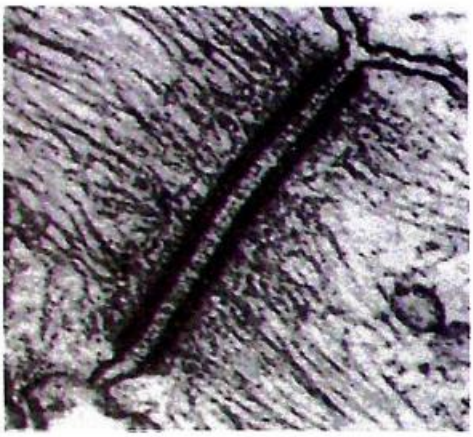


სურ. 5-9. ჰემიდესმოსომები უჯრედის ბაზალურ ნაწილში. ელექტრონოგრამა.

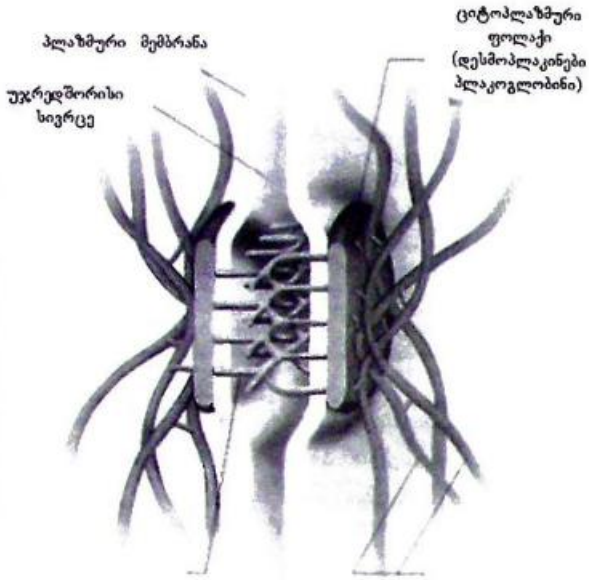


სურ. 5-10. ნაპრალისებრი კავშირის აგებულება. ა.მეზობელი მემბრანების კონექსონები ერთმანეთის პირდაპირ არის განლაგებული და ქმნის ერთიან არხს, რომლის მეშვეობითაც ორი მეზობელი უჯრედის ციტოპლაზმა ერთმანეთს უშუალოდ უკავშირდება. ბ. ნაპრალისებრი კავშირის ზომები.

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



ა



ბ

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

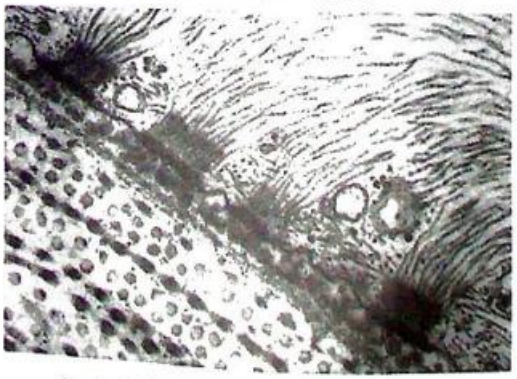
ტურების სტაბილიზაციას განაპირობებს.

მესამე ტიპის კავშირს ***დესმოსომა ან შეწებების ხალი*** (macula adherens) ეკუთვნის (სურ. 5-8). ზემოთ განხილული კავშირებისაგან განსხვავებით, დესმოსომა ეპითელური უჯრედის ზედაპირზე უწყვეტ სარტყელს არ ქმნის. იგი შეწებების სარტყლის ქვეშ და უჯრედის გვერდითი ზედაპირის სხვა უბნებში განცალკევებული ფოლაქების (ხალების) სახით არის გაფანტული. დესმოსომა შედგება ორი ნახევრისაგან, რომელთაგან თითოეულს ორი მეზობელი უჯრედის მემბრანა ქმნის. დესმოსომის მიდამოში უჯრედებს შორის 15-20ნმ სიდიდის სივრცეა, რომლის ცენტრალურ ნაწილში განირჩევა თხელი, ელექტრონულად მკვრივი ზოლი, რომელსაც ცენტრალური ფირფიტა ეწოდება. დესმოსომის თითოეული ნახევრის მემბრანის შიგნითა ზედაპირს უკავშირდება ელექტრონულად მკვრივი „ფოლაქი", რომელსაც, თავის მხრივ, შუალედური ფილამენტები უმაგრდება. ამრიგად, დესმოსომის უბნებში მეზობელი უჯრედების ციტოჩონჩხების დაკავშირება ეპითელური ფენის სტაბილურობას განაპირობებს. დესმოსომების მთლიანობა კალციუმდამოკიდებულია, ვინაიდან ადჰეზიას დესმოსომის მიდამოში კადჰერინები განაპირობებს. კალციუმის ნაკლებობისას დესმოსომის ორი ნახევარი ერთმანეთს შორდება და კავშირი ირღვევა. დღეისათვის, დესმოსომის შემადგენელობაში გლიკოპროტეინებს: ***დესმოგლეინს, დესმოკოლინებს*** და ***დესმოპლაკინებს*** არჩევენ. დესმოგლეინი და დესმოკოლინი ადჰეზიური მოლეკულებია (კადჰერინებია). დესმოკოლინი ყოველთვის დესმოსომის უჯრედშორის (ნაპრალისმხრივ) ზედაპირზე გვხვდება. მეზობელი მემბრანების დესმოკოლინების ერთმანეთთან დაკავშირებით ცენტრალური ფირფიტა იქმნება. ცენტრალური ფირფიტის შექმნაში ნაწილობრივ დესმოგლეინიც მონაწილეობს. ამავე დროს დესმოგლეინი მკვრივი ფოლაქის შემადგენლობაშიც გვხვდება. დესმოპლაკინი (პლაკოგლობინი) მხოლოდ დესმოსომის ციტოპლაზმისმხრივ უბანში მკვრივი ფოლაქის შემადგენლობაში გვხვდება,

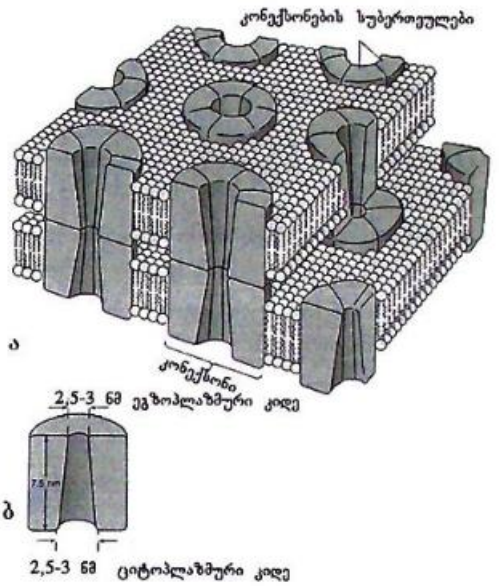
სადაც მას ღუზა შუალედური ფილამენტები უკავშირდება.

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

ზემოთ ჩამოთვლილის გარდა, ეპითელურ უჯრედებს შორის გვხვდება საოცრად ნატიფი კავშირები, რომელთა დანახვა სინათლის მიკროსკოპში არ ხერხდება. ამ კავშირებს ***ნაპრალისებრ კავშირებს ან ნექსუსებს*** უწოდებენ. კავშირის უბანში უჯრედშორისი სივრცე 3ნმ-ზე მცირეა. მიუხედავად ამისა, ამ უბანში მემბრანების შერწყმა არ ხდება. ამ კავშირის მიდამოში მეზობელ მემბრანებში ერთმანეთის პირისპირ ორი მემბრანული არხი მდებარეობს. ამ არხების შემქმნელ ცილოვან სტრუქტურებს ***კონექსონები*** ეწოდება. კონექსონებს განიეკვეთზე ექვსკუთხა (ჰექსაგონალური) ფორმა აქვს. ისინი ცილინდრისმაგვარი სტრუქტურებია. ამ ცილინდრის შიგნით რამდენიმე ნმ სიდიდის სივრცეა. მეზობელი კონექსონები ერთმანეთის პირისპირ არის განლაგებული (სურ. 5-10). მათი ცილინდრული ფორები ქმნის ერთიან სივრცეს, რომლის მეშვეობითაც იონები, ციკლური ნუკლეოტიდები, ამინომჟავები და სხვა მცირე მოლეკულები, რომელთა ზომა 2ნმ-ს არ აღემატება, უჯრედშორისი სივრცის გაუვლელად უჯრედიდან უჯრედში გადადის. ნექსუსების განვლადობაზე მნიშვნელოვან გავლენას pH და თავისუფალი კალციუმის იონების კონცენტრაცია ახდენს. კალციუმის იონების რაოდენობის მატებამ, შესაძლოა, კონექსონების დეფორმაცია და არხების დახურვა გამოიწვიოს.



სურ. 5-9. ჰემიდესმოსომები უჯრედის ბაზალურ ნაწილში. ელექტრონოგრამა.



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

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

კავშირი კლინიკასთან

ვულგარული პემფიგუსი (pemphigus vulgaris) კანის დაავადებაა, რომლის დროსაც ადგილი აქვს აუტოანტისხეულების გამომუშავებას დესმოსომების ცილების მიმართ. აუტოანტისხეულებთან დაკავშირების შემდეგ დესმოსომის ცილების ურთიერთობა ირღვევა, რაც უჯრედშორისი კავშირების დაშლას განაპირობებს. ადგილი აქვს უჯრედშორისი სითხის კარგვას. შესაბამისი მკურნალობის გარეშე დაავადება სიკვდილით მთავრდება.

ეპითელური ქსოვილის ტიპები

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

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

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

ერთშრიან ბრტყელ ეპითელიუმს ***მეზოთელიუმი და ენდოთელიუმი*** ეკუთვნის. ენდოთელიუმი მეზენქიმური წარმოშობისაა და სისხლძარღვების შიგნითა ზედაპირს ამოჰფენს. მეზოთელიუმი ცელომის ღრუს მფარავი ლატერალური მეზოდერმისაგან წარმოიქმნება და ორგანიზმის ღრუებს (გულმკერდის, მუცლის და პერიკარდიუმის ღრუები) ამოჰფენს.

ერთშრიანი კუბური ეპითელიუმი შედგება კუბური ფორმის უჯრედებისაგან, რომლებსაც მრგვალი ფორმის ბირთვები აქვთ. ეპითელიუმის ეს ტიპი გვხვდება თირკმლის მილაკებში, ფარისებრ ჯირკვალში, ზოგიერთი ჯირკვლის სადინარში და ა.შ.

ერთშრიანი ცილინდრული ეპითელიუმი კუჭისა და ნაწლავების ეპითელურ საფარველს ქმნის.

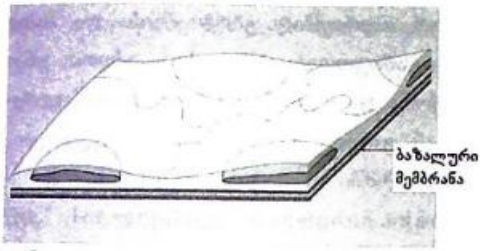
არსებობს ერთშრიანი ეპითელიუმის განსაკუთრებული ტიპი, რომელსაც, ***მრავალრიგიანი მოციმციმე ეპითელიუმი*** ან ***ცრუ მრავალშრიანი ეპითელიუმი*** ეწოდება. მრავალრიგიან ეპითელიუმში, ერთშრიანი ეპითელიუმის ზემოთ აღნიშნული სახეებისაგან განსხვავებით, უჯრედებს სხვადასხვა ფორმა და ზომები აქვს. მართალია, ყოველი მათგანი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

- ***ცილინდრული უჯრედები,*** რომლებიც ძირითადად, ეპითელიუმის აპიკალურ ზედაპირს ქმნის; ამ უჯრედების თავისუფალ ზედაპირზე დიდი რაოდენობით წამწამია მოთავსებული.
- ***ფიალისებრი უჯრედები,*** რომლებიც წამწამიანი უჯრედების მსგავსად ეპითელური ფენის აპიკალური ზედაპირის შექმნაში მონაწილეობს. ისინი ჯირკვლოვანი უჯრედებია, რომლებიც ლორწოს გამოიმუშავებს.
- ***ბაზალური უჯრედები,*** რომლებიც წამწამიანი და ფიალისებრი უჯრედების ფუძეში, ბაზალური მემბრანის მახლობლად მდებარეობს. ეს უჯრედები მოკლეა და ეპითელიუმის ზედა ზედაპირს ვერ აღწევს.

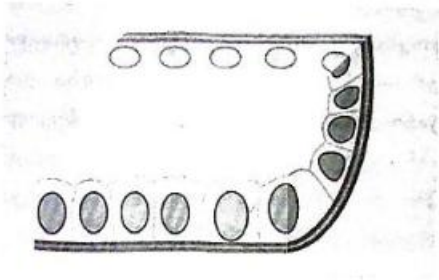
უჯრედების ფორმისა და ზომის განსხვავება მათი ბირთვების სხვადასხვა დონეზე განლაგებას განაპირობებს, რაც ეპითელური ქსოვილის აღნიშნულ ტიპს ცრუ მრავალშრიან შესახედაობას აძლევს.

მრავალშრიანი ეპითელიუმის რამდენიმე სახე არსებობს.

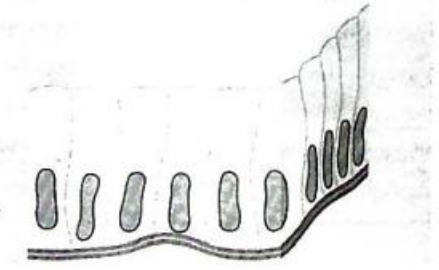
მრავალშრიანი ბრტყელი გარქოვანებული ეპითელიუმი ძირითადად კანში გვხვდება. იგი უჯრედების რამოდენიმე ფენისაგან შედგება. უჯრედები, რომლებიც უშუა-



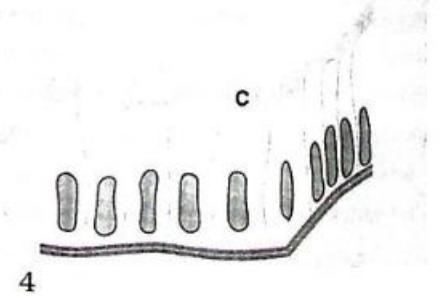
1



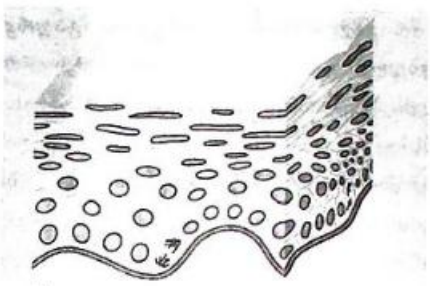
2



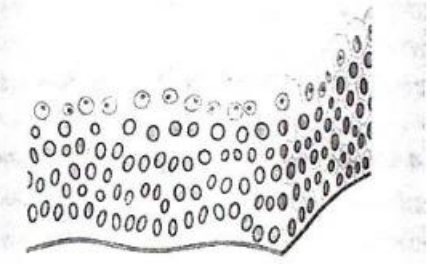
3



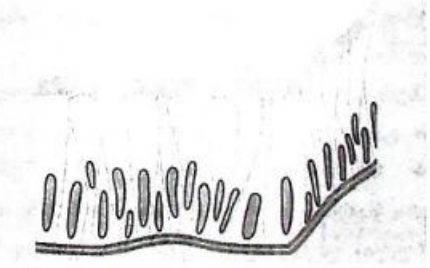
4



5



6



7

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

ლოდ ბაზალურ ფირფიტას ეხება, ცილინდრული ფორმისაა. ამ შრეს **ბაზალური შრე** ეწოდება. ბაზალური შრის უჯრედები მაღალი პროლიფერაციული აქტივობით ხასიათდება. მათ ზემოთ მდებარე უჯრედებს შორის დიდი რაოდენობით დესმოსომებია, რაც ამ უჯრედებს დამახასიათებელ შესახედაობას აძლევს. ამ შრეს ***წვეტიანი უჯრედების*** შრეს უწოდებენ. თანდათანობით უჯრედები ბრტყელ ფორმას იღებს და მათში დამახასიათებელი მარცვლოვანება ჩნდება. ეს კერატოჰიალინის მარცვლებია, რომლისგანაც შემდგომში კერატინი წარმოიქმნება. ამ შრეს ***მარცვლოვანი შრე ეწოდება.*** მარცვლოვანი შრის ზემოთ უჯრედები თანდათან კვდება და ***რქოვანა შრის*** წარმოქმნაში მონაწილეობს.

მრავალშრიანი ბრტყელი გაურქოვანებელი ეპითელიუმი ამოჰფენს პირის ღრუს, საყლაპავს, საშოს და ა.შ. კანისაგან განსხვავებით, მისი ზედაპირი ყოველთვის ლორწოთია დაფარული და სველია. მასში ბაზალური, წვეტიანი და ბრტყელი უჯრედების შრეებს არჩევენ.

მრავალშრიანი ცილინდრული ეპითელიუმი შედარებით იშვიათად გვხვდება. იგი ზოგიერთი ჯირკვლის (მაგ. სანერწყვე ჯირკვლების) სადინრების გარკვეულ მონაკვეთებს ამოჰფენს.

მრავალშრიანი გარდამავალი ეპითელიუმი შარდის გამომტან გზებს (შარდსაწვეთს, შარდის ბუშტსა და შარდსადენს) ამოჰფენს. ამ ტიპის ეპითელიუმის ზედაპირული უჯრედები ფორმას შარდის გამომტანი გზების ავსების ხარისხის შესაბამისად იცვლის.

ზემოთაღნიშნულის გარდა, ეპითელიუმის ორი განსაკუთრებული ტიპი არსებობს:

- ნეიროეპითელური უჯრედები – ეპითელური წარმოშობისაა და მგრძნობიარე (სენსორული) ფუნქციები აქვს (მაგ. ყნოსვის ან გემოვნების ეპითელიუმი).
- მიოეპითელური უჯრედები – დატოტვილი უჯრედებია, რომლებიც დიდი რაოდენობით მიოზინისა და აქტინის ფილამენტებს შეიცავს და შეკუმშვის უნარით ხასიათდება. ისინი, ძირითადად, სარძევე, სანერწყვე და საოფლე ჯირკვლების აცინუსების ირგვლივ მდებარეობს.

ჯირკვლოვანი ეპითელიუმი

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

სეკრეცია უჯრედის მიერ ბიოსინთეზის გზით მარტივი ნივთიერებების რთულ კომპლექსურ ნაერთებად გარდაქმნისა და მათი გარეთ გამოყოფის პროცესია. ასეთი უნარის მქონე უჯრედებს ჯირკვლოვანი უჯრედები ან გლანდულოციტები ეწოდება.

ორგანიზმში სეკრეტის გამოყოფის თავისებურების მიხედვით ჯირკვლებს ***ეგზოკრინულ*** და ***ენდოკრინულ ჯირკვლებად*** ყოფენ.

ეგზოკრინული ჯირკვლები მორფოლოგიურად ***სეკრეციული ნაწილისა*** და ***გამომტანი სადინრისაგან*** შედგება. სეკრეციულ ან ტერმინალურ ნაწილში სეკრეტის წარმოქმნა და გამოყოფა ხდება, სადინარი კი ამ სეკრეტის ტრანსპორტში მონაწილეობს.

ენდოკრინულ ჯირკვლებს გამომტანი სადინარი არა აქვს და წარმოქმნილ სეკრეტს გლანდულოციტები უჯრედშორის სივრცეში გამოყოფს, საიდანაც სეკრეტი სისხლში, იშვიათად კი ლიმფაში ხვდება. ენდოკრინული ჯირკვლების სტრუქტურულ-ფუნქციური თავისებურებანი მოგვიანებით იქნება განხილული.

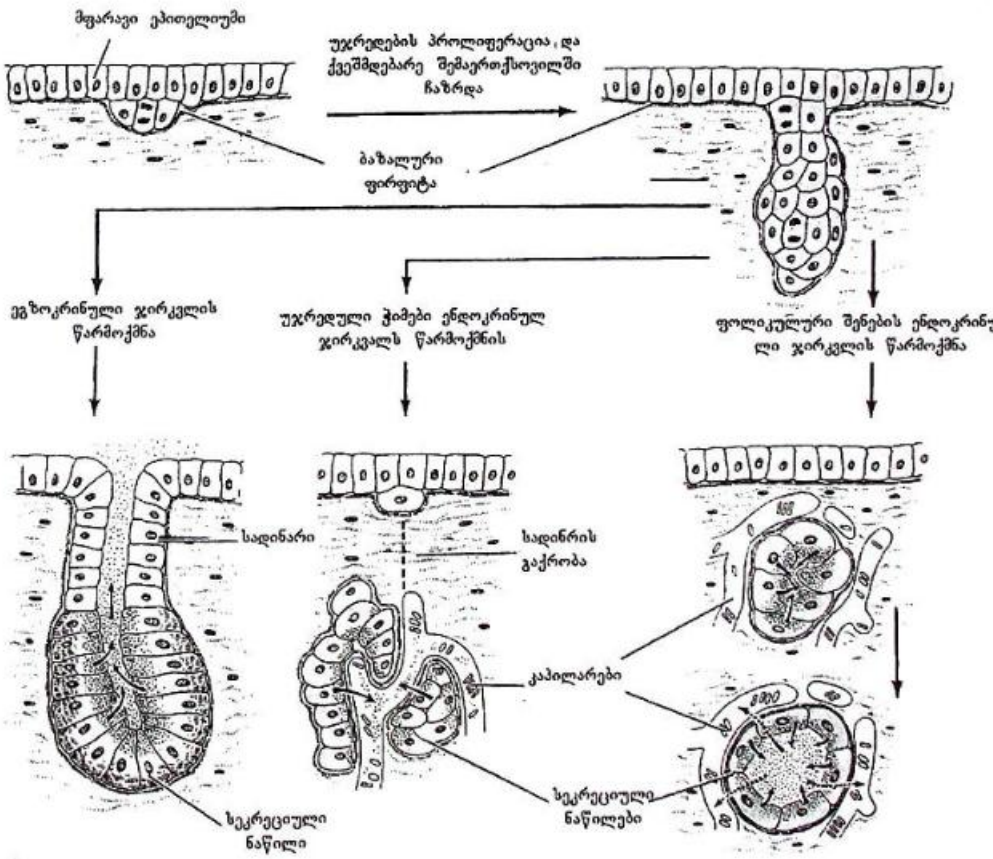
ჯირკვლოვან უჯრედებში სეკრეტის წარმოქმნისა და გამოყოფის პროცესს ციკლური ხასიათი აქვს. ***სეკრეციული ციკლი*** რამდენიმე ფაზად იყოფა. პირველ ფაზაში უჯრედები სეკრეტის სინთეზისათვის საჭირო ნივთიერებების ***ათვისებას*** ახდენს. მეორე ფაზა ***სინთეზის*** ფაზაა, რომელიც ენდოპლაზმურ ბადეზე იწყება და გოლჯის აპარატში სეკრეციული გრანულების ჩამოყალიბებით მთავრდება. სეკრეციული გრანულები უჯრედის აპიკალურ ნაწილში გროვდება. ამ ფაზას ***დაგროვების*** ფაზა ეწოდება. შემდეგ სეკრეციული გრანულები უჯრედიდან გამოიყოფა (***სეკრეციის ფაზა***) და ციკლი თავიდან იწყება.

გლანდულოციტის სეკრეციის ხასიათის მიხედვით ჯირკვლებს ***მეროკრინულ, აპოკრინულ და ჰოლოკრინულ*** ჯირკვ-

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

holokrinuli sekretsiis დროს ჯირკვლოვანი უჯრედი მთლიანად იშლება. ამ გზით გამოყოფს სეკრეტს ქონის ჯირკვლები.

ჯირკვლები მფარავი ეპითელიუმის ქვეშმდებარე შემაერთებელ ქსოვილში ჩაზრდის შედეგად წარმოიქმნება (სურ. 5-12). ამ პროცესში, თანმიმდევრულად ჯერ სადინარი და შემდეგ ტერმინალური (სეკრეციული) ნაწილი წარმოიქმნება. თავდაპირველად ყველა ჯირკვალი ეგზოკრინულია. ეგზოკრინული ჯირკვლები მფარავ ეპითელიუმთან კავშირს სადინრის სახით მუდმივად ინარჩუნებს და წარმოქმნილ სეკრეტს ამ მფარავი ეპითელიუმის ზედაპირზე გამოყოფს. ენდოკრინული



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

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

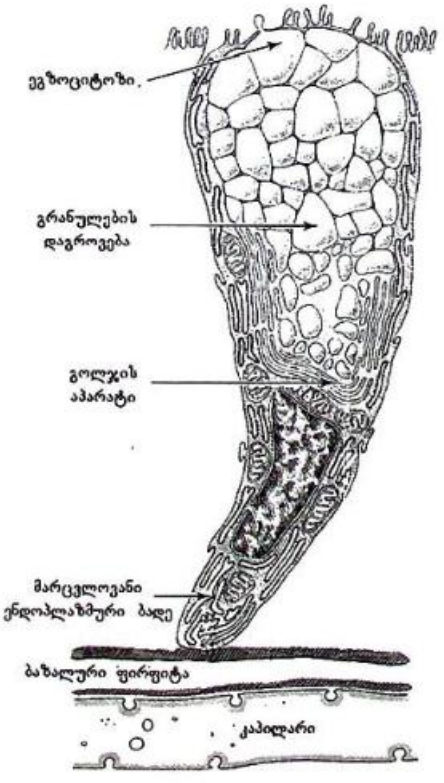
ჯირკვლები ***ერთუჯრედიანი*** და ***მრავალუჯრედიანი*** შეიძლება იყოს. ერთუჯრედიანი ჯირკვლების ყველაზე გავრცელებულ სახეს ფიალისებრი უჯრედი წარმოადგენს, რომელიც ნაწლავის, ბრონქების და ა.შ. მფარავი ეპითელიუმის უჯრედებს შორის არის გაფანტული (სურ. 5-13). იგი გამოიმუშავებს გლიკოპროტეინ მუცინს, რომელიც წებოვანი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

ლორწოს სეკრეციას ფიალისებური უჯრედები განუწყვეტლივ ახდენს. ამ პროცესის გააქტიურება ქიმიური გამღიზიანებლის ან პარასიმპატიკური ნერვული სტიმულის მოქმედებით ხდება.

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

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

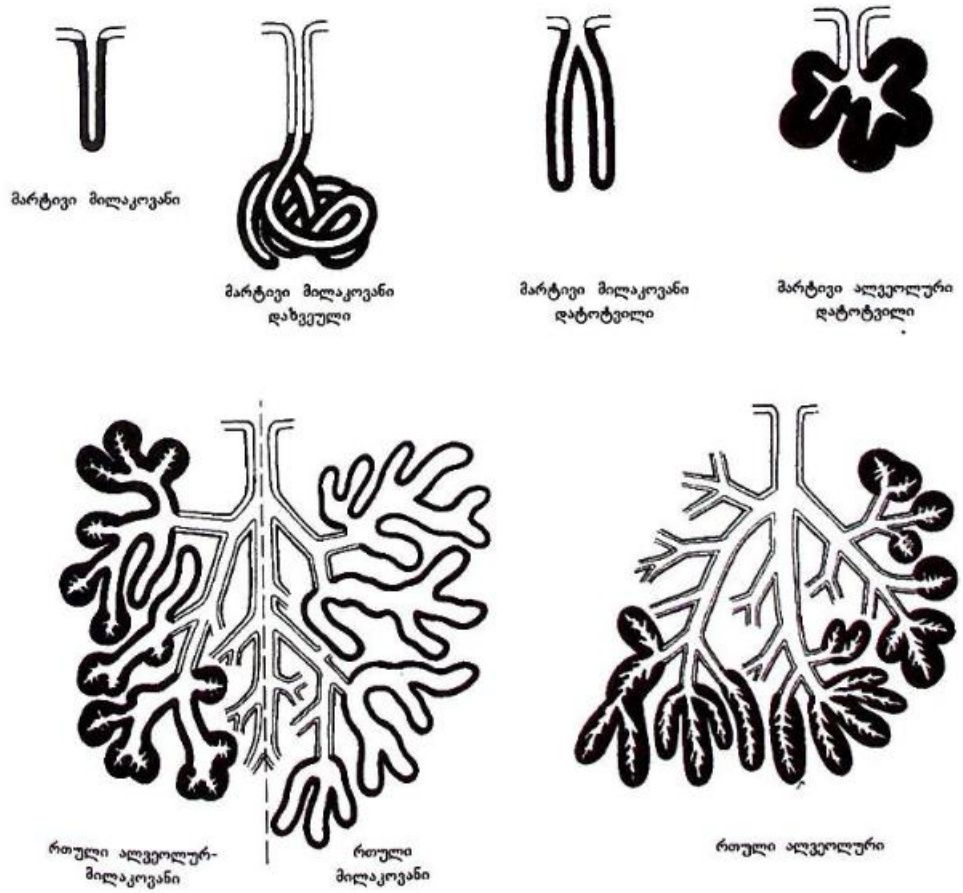
ადამიანის ორგანიზმში, ფიალისებური უჯრედების გარდა, ყველა ეგზოკრინული ჯირკვალი მრავალუჯრედიანია. როგორც აღინიშნა, მრავალუჯრედიანი ეგზოკრინული ჯირკვალი გამომტანი სადინრისა და ტერმინალური სეკრეციული ნაწილისაგან შედგება.



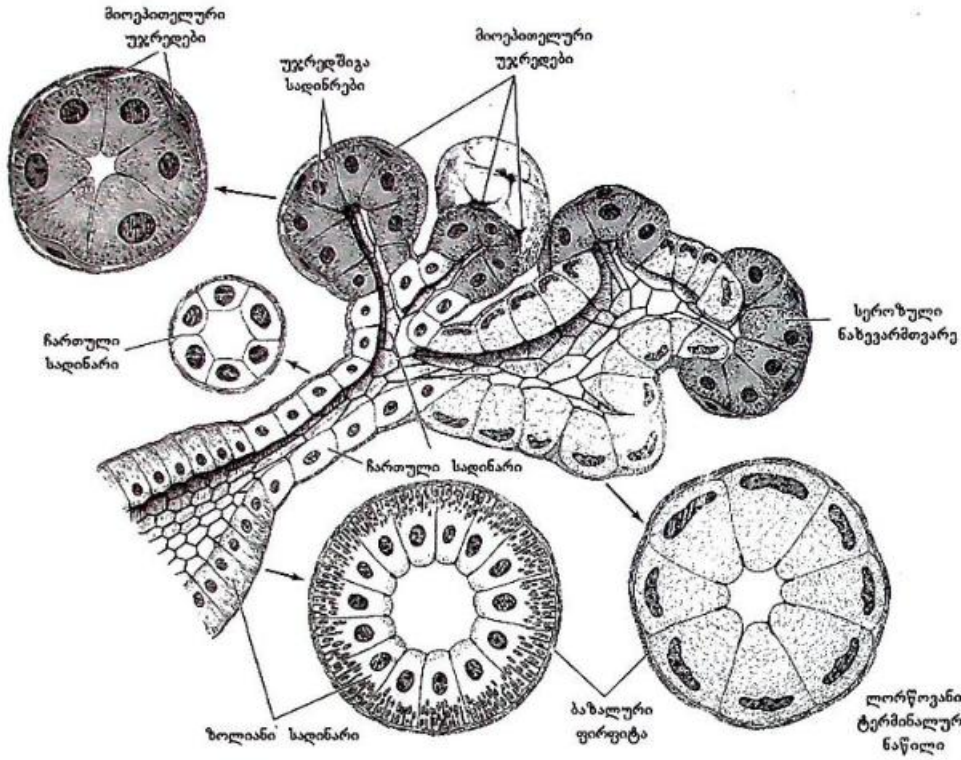
სურ. 5-13. ფიალისებური უჯრედის აგებულების სქემა.
(L. Junqueira, J. Carneiro, R. Kelley, Basic Histology, 1998 მიხედვით)

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

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



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



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

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

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

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

დიდი ზომის ეგზოკრინულ ჯირკვლებს

აგებულების საერთო გეგმა ახასიათებს. გარედან ეს ჯირკვლები შემაერთქსოვილოვანი კაფსულით არის დაფარული. კაფსულიდან გამოდის შემაერთქსოვილოვანი ხარიხები (ტიხრები, სეპტები, ტრაბეკულები), რომლებიც ჯირკვლის ცალკეულ უბნებს ყოველი მხრიდან შემოფარგლავს და მას გამოხატულ სუბერთეულებად – წილებად ყოფს. წილები, თავის მხრივ, უთხელესი შემაერთქსოვილოვანი ტიხრებით წილაკებად იყოფა. წილაკები ჯირკვლების სეკრეციული ბოლოებითა და სადინრების საწყისი ნაწილებით იქმნება. გამომტანი სადინრების წილაკშიგა ნაწილებს ჩართული და ზოლიანი სადინრები ეკუთვნის. სადინრების დანარჩენი მონაკვეთები წილაკშორის შემაერთებელ ქსოვილში მდებარეობს. ამგვარად, ჯირკვალში მდებარეობის მიხედვით, წილაკშიგა, წილაკშორისი, წილოვანი და მთავარი სადინრები განირჩევა. წილაკის შიგნით ტერმინალურ ნაწილებსა და სადინრის მიმდებარე უბნებს რეტიკულური ბოჭკოების ნაზი ბადე აკრავს. ჯირკვლის შემაერთქსოვილოვან ელემენტებს, რომლებიც საყრდენ ფუნქციას ასრულებს ***სტრომა,*** ხოლო ეპითელურ ნაწილს (ფუნქციურ ნაწილს) – ***პარენქიმა*** ეწოდება.

თავი 6

შემაერთებელი ქსოვილი

შემაერთებელი ქსოვილების ჯგუფში შედის რამდენიმე ქსოვილი, რომლებსაც პირველყოვლისა, საერთო წარმოშობა აერთიანებს. ყოველი მათგანი მეზენქიმიდან ვითარდება.

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

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

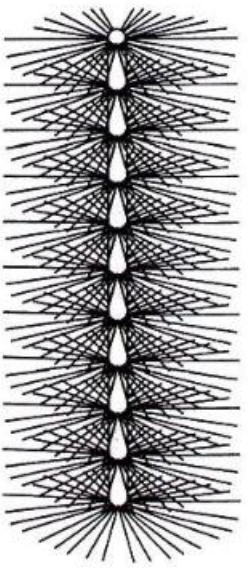
შემაერთებელი ქსოვილი, სისხლძარღვებთან მჭიდრო კონტაქტის გამო, უჯრედთა კვებაში მნიშვნელოვან როლს ასრულებს. ამრიგად, მას ***ტროფიკული ფუნქციაც*** გააჩნია. შემაერთებელი ქსოვილის მატრიქსი წარმოადგენს იმ გარემოს, რომლის გავლითაც სისხლსა და უჯრედებს შორის ნივთიერებათა ცვლა ხორციელდება. მაღალი რეგენერაციული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

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

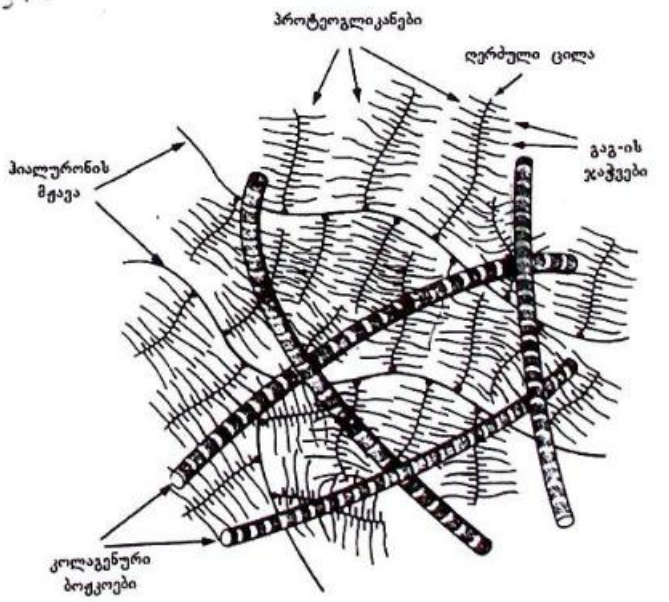
ძირითადი ნივთიერება. შემაერთებელი ქსოვილის უჯრედები და ბოჭკოები წყლის მაღალი შემცველობის მქონე გელში მდებარეობს, რომელსაც ძირითადი ნივთიერება ეწოდება. მისი თხიერი ნაწილი სისხლსა და უჯრედებს შორის ნივთიერებათა ცვლისათვის ხელსაყრელ გარემოს ქმნის. უჯრედშორისი ძირითადი ნივთიერება ***სტრუქტურული გლიკოპროტეინებისა***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

ვილის სტრუქტურულ მთლიანობას განაპირობებს. ძირითადი ნივთიერების ერთერთი მთავარი კომპონენტი პროტეოგლიკანებია, რომლებიც გლიკოზამინოგლიკანებისა და ცილის მოლეკულების კომპლექსს წარმოადგენს. ***გლიკოზამინოგლიკანები*** (მჟავე მუკოპოლისაქარიდები) ხაზოვანი პოლისაქარიდებია, რომლებიც დისაქარიდული ერთეულების მრავალჯერადი განმეორებით წარმოიქმნება. გლიკოზამინოგლიკანები (გაგ) ცილოვან მოლეკულას უკავშირდება და პროტეოგლიკანის მოლეკულას ქმნის. ამ უკანასკნელს ფორმით ბოთლის სარეცხ ჯაგრისს ადარებენ, სადაც მეტალის ღერძის როლს ასრულებს ცილის მოლეკულა, რომელთანაც მრავლობითი ხაზოვანი პოლისაქარიდია დაკავშირებული (სურ. 6-1). პროტეოგლიკანის მოლეკულაში ნახშირწყლოვანი წილი 80-90% შეადგენს. სხვადასხვა პროტეოგლიკანის მოლეკულაში ღერძული ცილის მოლეკულური წონა 11000-დან 220000 დალტონამდეა. თავად პროტეოგლიკანების მოლეკულური წონა 250 000-დან 3 000 000 დალტონამდე მერყეობს. ზოგიერთ უბანში, ძირითადად ხრტილოვან ქსოვილში, პროტეოგლიკანის მოლეკულები არასულფატირებულ გლიკოზამინოგლიკანს – ჰიალურონის მჟავას უკავშირდება და კიდევ უფრო დიდი ზომის კონგლომერატს ქმნის (სურ. 6-2). თავად ჰიალურონის მჟავას მოლეკულა შეიძლება ათეულობით ნანომეტრის სიგრძის იყოს. ჰიალურონის მჟავას ასობით პროტეოგლიკანის მოლეკულასთან დაკავშირების უნარი აქვს. მიღებული კომპლექსის მოლეკულური წონა ასობით მილიონობით დალტონის ტოლია.

გლიკოზამინოგლიკანები, ჰიალურონის მჟავას გამოკლებით, ამა თუ იმ ხარისხით სულფატირებას განიცდის. ჰიდროქსილის, კარბოქსილისა და სულფატური ჯგუფების სიჭარბის გამო პროტეოგლიკანების უმრავლესობა ჰიდროფილურობით ხასიათდება და



სურ. 6-1. პროტეოგლიკანის მოლეკულური სტრუქტურა.



სურ. 6-2. პროტეოგლიკანური კონგლომერატის აგებულების სქემა.

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

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

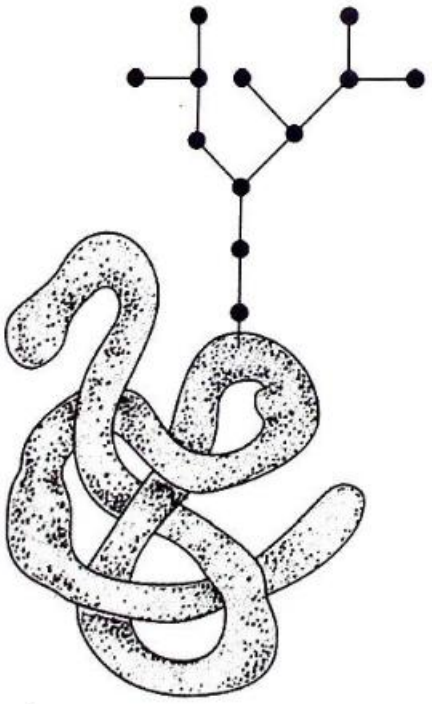
პროტეოგლიკანების სინთეზი მარცვლოვან ენდოპლაზმურ ბადეზე იწყება, სადაც მოლეკულის ცილოვანი ნაწილი იგება. იქვე იწყება საწყისი გლიკოზილირება, რომელიც შემდგომ გოლჯის აპარატში გრძელდება და სრულდება.

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

კაშხირი კლინიკასთან

მუკოპოლისაქარიდოზები – ლიზოსომური დაგროვების პათოლოგიის ერთ-ერთი სახეა, რომელიც გლიკოზამინოგლიკანების დამშლელი ფერმენტების ნაკლოვანებითაა განპირობებული. დეგრადაციის დარღვევის გამო ორგანოში სხვადასხვა სახის გლიკოზამინოგლიკანების დიდი რაოდენობით დაგროვება ხდება. დღეისათვის მუკოპოლისაქარიდოზების 6 განსხვავებულ სახეს არჩევენ მუკოპოლისაქარიდოზები ქრონიკულად მიმდინარე მულტისისტემური დაავდებაა, რომლისთვისაც დამახასიათებელია ორგანოების ზომაში მატება (ორგანომეგალია), სახის გამომეტყველების ცვლილება, გონებრივი ჩამორჩენა, რქოვანას დაბურვა. დიაგნოზის დასმა ადვილად შეიძლება შარდში გლიკოზამინოგლიკანების გაზრდილი კონცენტრაციის განსაზღვრით.

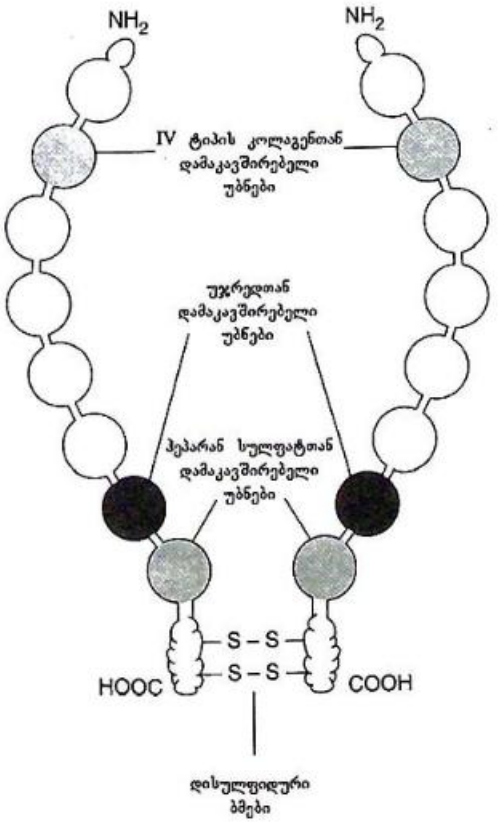
სტრუქტურული გლიკოპროტეინები, პროტეოგლიკანების მსგავსად, შეიცავს ცილოვან ნაწილს, რომელიც ნახშირწყლოვან მოლეკულასთან არის დაკავშირებული (სურ. 6-3). თუმცა მათ შორის მსგავსება ამით მთავრდება. გლიკოპროტეინის მოლეკულის



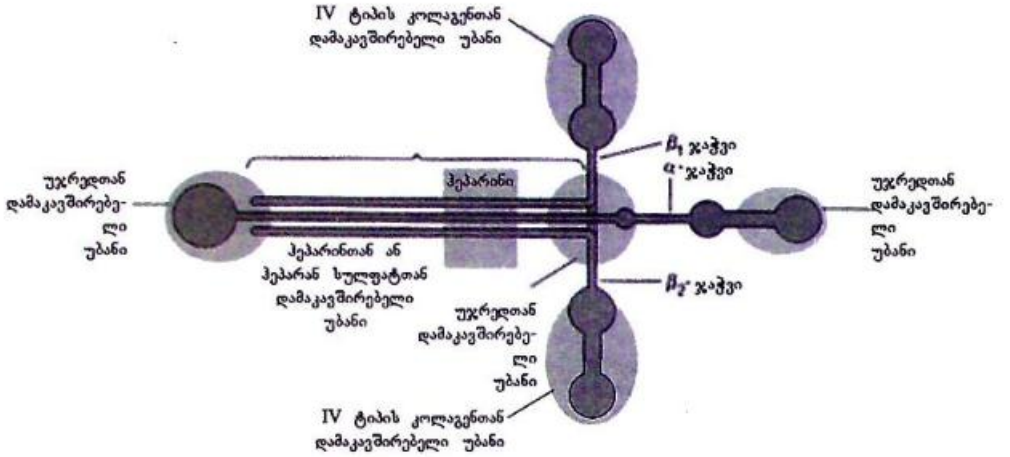
სურ. 6-3. სტრუქტურული გლიკოპროტეინის მოლეკულური შენება.

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

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



სურ. 6-4. ფიბრონექტინის მოლეკულის სტრუქტურული ორგანიზაცია.



სურ. 6-5. ლამინინის მოლეკულის სტრუქტურული ორგანიზაცია.

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

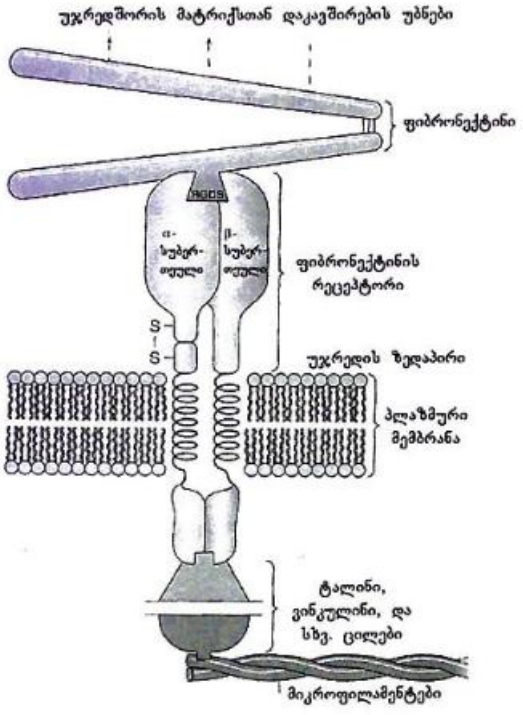
შემაერთებელი ქსოვილის ძირითადი ნივთიერების მეორე, ასევე ფართოდ გავრცელებული გლიკოპროტეინი ***ლამინინი*** განსაკუთრებით დიდი რაოდენობით ბაზალურ მემბრანაში გვხვდება. ეპითელიუმის ადჰეზია ბაზალურ მემბრანასთან სწორედ მისი მეშვეობით ხდება. ლამინინი დიდი ზომის გლიკოპროტეინია, რომელიც სამი პოლიპეპტიდური ჯაჭვისაგან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

ლამინინი ძირითადად ბაზალური ფირფიტების მიდამოში გვხვდება და ამ უკანასკნელის უჯრედებთან დაკავშირებას უზრუნველყოფს. ემბრიონული განვითარების პროცესში ლამინინი პირველად 16 ბლასტომერის სტადიაზე ვლინდება და უჯრედების ადჰეზიას, მოძრაობას და განვითარებას ასტიმულებს.

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

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

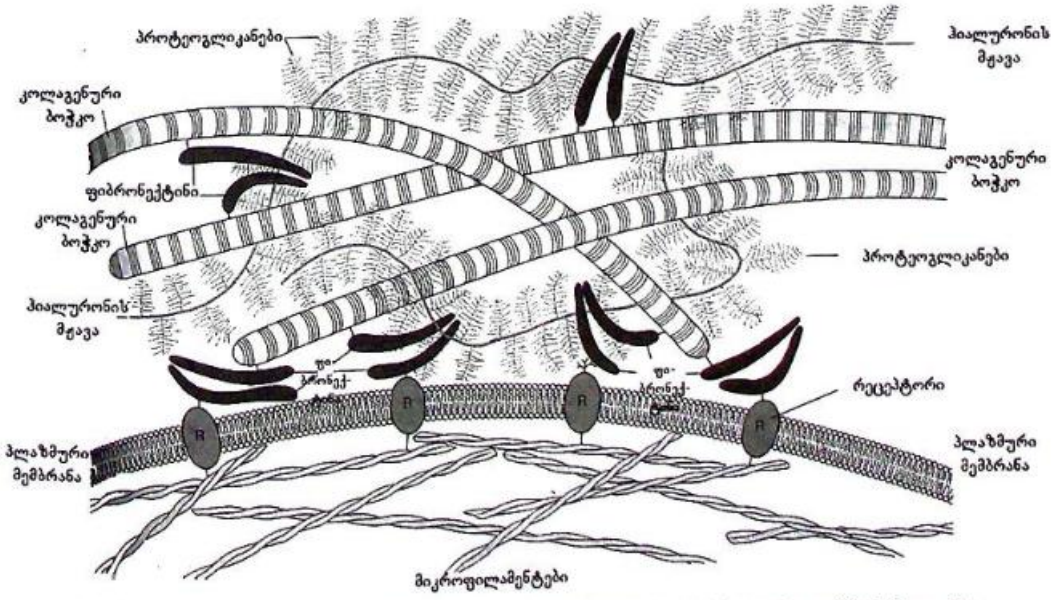
ლამინინისა და ფიბრონექტინის უჯრედული რეცეპტორები ინტეგრინების კლასს ეკუთვნის. თითოეულ უჯრედს ფიბრონექტინის 500 000-მდე რეცეპტორი შეიძლება ჰქონდეს. ინტეგრინების ჯგუფის ზოგიერთი რეცეპტორი პირდაპირ კოლაგენის მოლეკულას უკავშირდება. ინტეგრინები ორი α და β პოლიპეპტიდური ჯაჭვისაგან შედგება. ფიბრონექტინისა და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



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

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

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



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

დეგ, ნეე'ულებრივ, უჯრედულ-მატრიქსული კავშირი მუდმივ ხასიათს ატარებს.

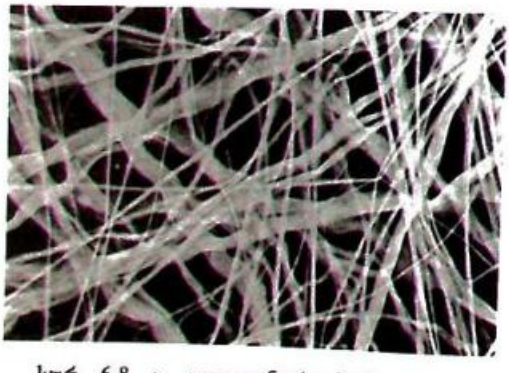
ბოჭკოები. შემაერთებელი ქსოვილის ბოჭკოები გრძელი ცილოვანი პოლიმერებია, რომლებიც სხვადასხვა სახის შემაერთებელ ქსოვილში სხვადასხვა თანაფარდობით გვხვდება. არჩევენ ***კოლაგენურ, ელასტიკურ და რეტიკულურ ბოჭკოებს***. კოლაგენური და რეტიკულური ბოჭკოები ცილა კოლაგენით იქმნება. ელასტიკური ბოჭკოების ძირითადი შემადგენელი ნაწილი ცილა ელასტინია.

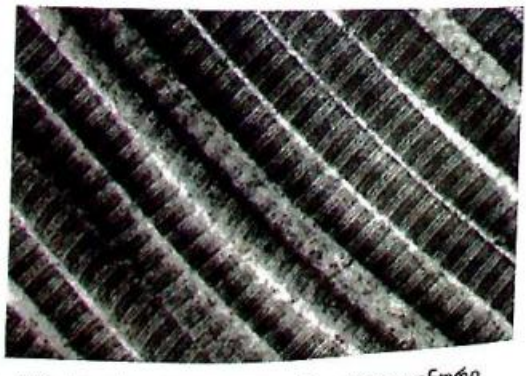
კოლაგენი ადამიანის ორგანიზმში მშრალი წონის დაახლოებით 30%-ს შეადგენს. სტრუქტურულ-ფუნქციური თავისებურებებიდან გამომდინარე, კოლაგენის დაახლოებით 16 ტიპს არჩევენ. აქედან ორგანიზმის კოლაგენის 80-90%-ს I, II და III ტიპის კოლაგენი ქმნის. ***I ტიპის კოლაგენი*** ყველაზე მრავალრიცხოვანია და ორგანიზმში ფართო გავრცელებით ხასიათდება. იგი ქმნის მსხვილ კოლაგენურ ბოჭკოებს, რომლებიც ძვლის, დენტინის, მყესების, ორგანოთა კაფსულების, კანის დერმის და ა.შ. წარმოქმნაში მონაწილეობს (სურ. 6-8). ***II ტიპის კოლაგენი*** ფიბრილებს ქმნის, რომლებიც კარგად მხოლოდ ელექტრონულ მიკროსკოპში ჩანს. იგი ჰიალინურ და ელასტიკურ ხრტილში გვხვდება. ***III ტიპის კოლაგენი*** ქმნის ბოჭკოებს, რომლებიც რეტიკულური ბოჭკოების სახელწოდებით არის ცნობილი. სხვაგვარად მათ ***არგიროფილურ ბოჭკოებსაც*** უწოდებენ. რეტიკულური ბოჭკოები სისხლმბად ორგანოებში, ბაზალური მემბრანების მახლობლად, ცხიმოვან ქსოვილში და ა.შ. გვხვდება.

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

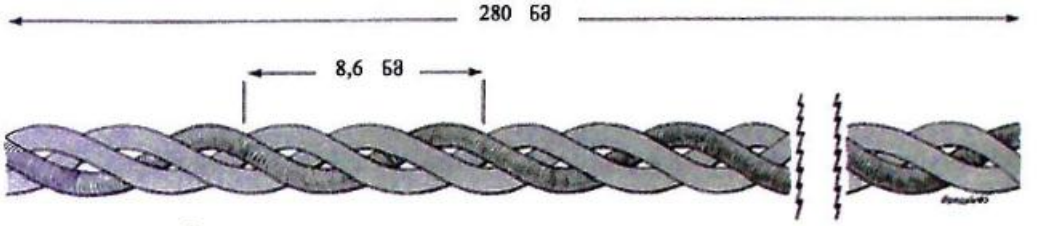
კოლაგენის დანარჩენი ტიპები I, II, III და IV ტიპის კოლაგენის ერთმანეთთან ან მატრიქსის სხვა კომპონენტებთან დაკავშირებას უზრუნველყოფს.

I ტიპის კოლაგენი, ორგანიზმში დიდი რაოდენობით არსებობის გამო, ადვილად ხელმისაწვდომია და, ამდენად, ყველაზე უკეთ არის შესწავლილი. მის სტრუქტურულ ერთეულს წარმოადგენს ტროპოკოლაგენის მოლეკულა, რომელიც 280 ნმ სიგრძის და 1,5 ნმ დიამეტრის ფიბრილური ცილაა. იგი სამი ($2\alpha_1$ და $1\alpha_2$) ჯაჭვით იქმნება (სურ. 6-9). თითოეული მათგანი დაახლოებით 1050 ამინომჟავას შეიცავს. ჯაჭვები ერთმანეთს ეხვევა და სამმაგ სპირალს ქმნის. კოლაგენის მოლეკულაში ყველაზე დიდი რაოდენობით ამინომჟავები – გლიცინი, პროლინი და ჰიდროქსიპროლინი შედის. ყველა სახის კოლაგენში თითოეულ ჯაჭვში სამმაგი სპირალის წარმოქმნას განსაზღვრავს იდენტური





სურ. 6-8. ა. კოლაგენური ბოჭკოები თაგვის მეზენტერიუმის ნაცხში. ბ. კოლაგენური ბოჭკოების ელექტრონოგრამა.



სურ. 6-9. ტროპოკოლაგენის მოლეკულის აგებულების სქემა. ტროპოკოლაგენის მოლეკულა $2\alpha_1$ და $1\alpha_2$ ჯაჭვებით იქმნება. თითოეული ჯაჭვის წონა დაახლოებით 100 კილოდალტონია. ტროპოკოლაგენის მოლეკულის სიგრძე 280 ნმ, სიგანე კი – 1,5 ნმ.

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

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

კოლაგენის მოლეკულის სინთეზი იწყება მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადის პოლისომებზე, სადაც პოლიპეპტიდური α ჯაჭვები იგება. α ჯაჭვები ენდოპლაზმური ბადის ცისტერნაში შედის. ეს ***პრეკოლაგენია,*** რომლისგანაც სასიგნალო პეპტიდის მოცილების შემდეგ ***პროკოლაგენის*** მოლეკულა ყალიბდება. პრეკოლაგენის მოლეკულის სინთეზის დასრულებამდე მასში შემაჯალი ამინომჟავების – ლიზინისა და პროლინის ჰიდროქსილება იწყება, რასაც ფერმენტები პეპტიდილ პროლინჰიდროქსილაზა და პეპტიდილ ლიზინჰიდროქსილაზა აკატალიზებს. ენდოპლაზმური ბადის ცისტერნაში პროკოლაგენის მოლეკულასთან ნახშირწყლების დაკავშირება იწყება (ე.წ. საწყისი გლიკოზილირება). კოლაგენის მოლეკულაში მონოსაქარიდები (ძირითადად გალაქტოზა და გლუკოზა) ჰიდროქსილიზინს უკავშირდება, ხოლო გრძელი ოლიგოსაქარიდები პოლიპეპტიდური ჯაჭვის C ბოლოს უკავშირდება. თითოეულ α ჯაჭვს ორივე (როგორც ამინო /NH_2/, ისე კარბოქსილ /COOH/) ბოლოზე აქვს დამატებითი პეპტიდები, რომლებსაც ***სარეგისტრაციო პეპტიდები*** ეწოდება. სავარაუდოა, რომ ეს პეპტიდები α ჯაჭვის სწორი კომბინაციის შექმნას აკონტროლებს. ენდოპლაზმური ბადის ცისტერნაში სამ α ჯაჭვს შორის C ბოლოდან N ბოლოს მიმართულებით დისულფიდური ბმების წარმოქმნა იწყება, რაც სამმაგი სპირალის წარმოქმნას უყრის საფუძველს. გლიკოზილირებისა და სამმაგი სპირალის წარმოქმნის პროცესი გოლჯის აპარატში გრძელდება. სარეგისტრაციო პეპტიდები პროკოლაგენის მოლეკულის ხსნადობას განაპირობებს და მათ უჯრედშიგა აგრეგაციას უშლის ხელს. ამის გამო, კოლაგენური ფიბრილების წარმოქმნა უჯრედში არ მიმდინარეობს. გოლჯის აპარატის შემდეგ კოლაგენის მოლეკულის სინთეზი უჯრედის გარეთ გრძელდება და სრულდება.

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

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

კავშირი კლინიკასთან

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

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

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

რეტიკულური ბოჭკოები დიდი რაოდენობით გლუვ კუნთში და ენდონეურიუმში გვხვდება. ისინი პარენქიმული ორგანოების უჯრედების ირგვლივ (მაგ. ღვიძლში, ენდოკრინულ ჯირკვლებში) კარგად გამოხატულ ბადეს ქმნის და სისხლმბადი ორგანოების (ელენთასა, ძვლის ტვინსა და ლიმფურ კვანძებში) ჩონჩხს წარმოქმნის. რეტიკულური ბოჭკოების მცირე ზომა და ფაშარი განლაგება მოქნილი ჩონჩხის შექმნას განაპირობებს, რაც ორგანოების (არტერიების, ელენთის, ღვიძლის, საშვილოსნოს, ნაწლავების და ა.შ.) ფორმისა თუ მოცულობის ცვლილებას მნიშვნელოვნად აადვილებს.

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

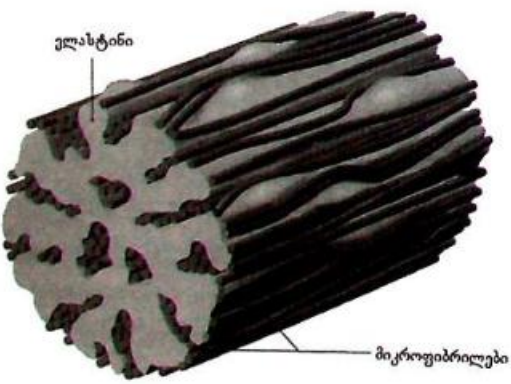
შემცველობის რეგულაციის გზით, ქსოვილების ადგილობრივი მოთხოვნილებისადმი ადაპტაციას უზრუნველყოფს. ელასტინის წარმოქმნა ფიბრობლასტების და სისხლძარღვების გლუვკუნთოვანი უჯრედების მიერ ***პროელასტინის*** წარმოქმნით იწყება, რომელიც 70 კილოდალტონი წონის გლობულური მოლეკულაა. პროელასტინის პოლიმერიზაციით მიიღება ***ელასტინი,*** რომელიც ამორფული, რეზინის მაგვარი გლიკოპროტეინია. ელასტინი საკმაოდ მდგრადია დულილის, მჟავა-ტუტოვანი ზემოქმედების და ჩვეულებრივი პროტეაზების მოქმედების მიმართ, თუმცა პანკრეასის ფერმენტი ელასტაზა მის სწრაფ ჰიდროლიზს იწვევს. ამინომჟავური შემადგენლობით ელასტინი საკმაოდ ახლოს დგას კოლაგენთან, ვინაიდან გლიცინისა და პროლინის შემცველობა მასშიც საკმაოდ მაღალია. მაგრამ, ელასტინი დამატებით ორ ამინომჟავას – ***დესმოზინსა*** და ***იზოდესმოზინს*** შეიცავს. სავარაუდოა, რომ ელასტინის დრეკადობას სწორედ ეს ორი ამინომჟავა განაპირობებს. ფიბრილური სტრუქტურების გარდა, ელასტინის მოლეკულები ქმნის ფენესტრირებულ მემბრანებს (ელასტიკურ ფირფიტებს), რომლებიც ძირითადად სისხლძარღვების კედელში გვხვდება.

კავშირი კლინიკასთან

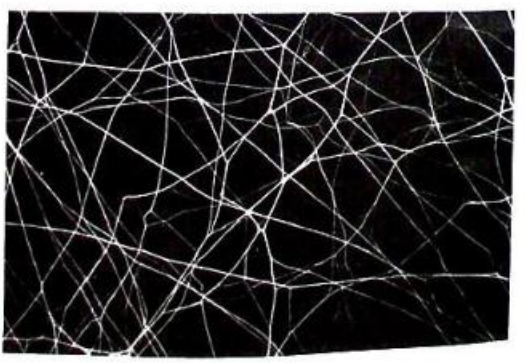
მარფანის სინდრომი – გენეტიკური დაავადებაა, რომლის დროსაც მე-15 ქრომოსომაში ფიბრილინის მაკოდირებელი გენის დეფექტი აღინიშნება. ფიბრილინის არარსებობა არასრულყოფილი ელასტიკური ბოჭკოების წარმოქმნას განაპირობებს. ფიბრილინის მძიმე ნაკლოვანების შემთხვევაში ავადმყოფები აორტის გასკდომის მაღალი რისკის ქვეშ იმყოფებიან.

უჯრედები. შემაერთებელი ქსოვილი დიდი რაოდენობით სხვადასხვა სახის უჯრედებს შეიცავს. ზოგიერთი მათგანი, მაგ. ფიბრობლასტები და ცხიმოვანი უჯრედები ადგილობრივი წარმოშობისაა და მუდმივად შემაერთებელ ქსოვილში ბინადრობს. დანარჩენები, მაგ. ლეიკოციტები, სხვა ქსოვილებიდან გადმოდიან და შემაერთებელი ქსოვილის არამუდმივ კომპონენტებს წარმოადგენენ.

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



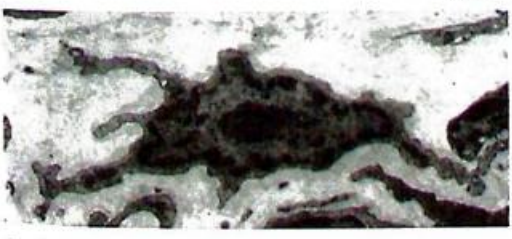
სურ. 6-10. ელასტიკური ბოჭკოს აგებულების სქემა.



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

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

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



სურ. 6-12. ფიბრობლასტის ელექტრონოგრამა.

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

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

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

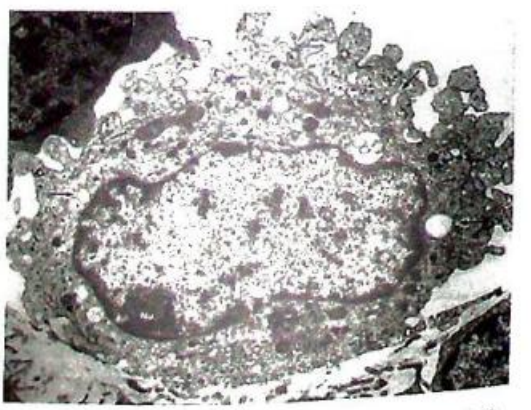
მაკროფაგები ორგანიზმის ყველა უბანშია გვხვდება და ***მონონუკლეური ფაგოციტების სისტემას*** (ძვ. სახელწოდება -- რეტიკულო-ენდოთელური სისტემა) ქმნის.

მონონუკლეური ფაგოციტების სისტემაში ორი ტიპის უჯრედებს არჩევენ:

- ***„პროფესიულ“ მაკროფაგებს***, რომლებიც კორპუსკულური ანტიგენის ფაგოციტოზს ახორციელებენ და
- ***ანტიგენწარმდგენ უჯრედებს,*** რომლებიც ანტიგენს შთანთქამენ, გარდაქმნიან და T ლიმფოციტს წარუდგენენ.

მონონუკლეური ფაგოციტების სისტემას სისხლის მონოციტები, შემაერთებელი ქსოვილის ფიქსირებული მაკროფაგები, ღვიძლის კუპფერის უჯრედები, თირკმლის მეზანგიოციტები, ალვეოლური მაკროფაგები, სეროზული გარსების მაკროფაგები, ძვლის ოსტეოკლასტები, ნერვული ქსოვილის მიკროგლიური უჯრედები, ელენთისა და ლიმფური კვანძების სინუსების მაკროფაგები ეკუთვნის.

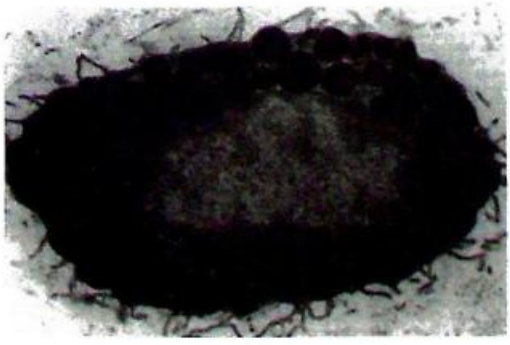
ფუნქციური აქტივობის ხარისხის მიხედვით მაკროფაგების ფორმა, ზომები და აგებულება მნიშვნელოვნად იცვლება. აქტიური მაკროფაგის პლაზმალემა მრავლობით გამონაზარდსა და ჩანადრეკს ქმნის (სურ. 6-13). ციტოპლაზმაში კარგად განვითარებული მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადე, გოლჯის აპარატი და მრავლობითი ლიზოსომაა. ასევე კარგად არის განვითარებული ციტოჩონჩხის ელემენტები – მიკრომილაკები და მიკროფილამენტები. ბირთვი ოვალური ან თირკმლის ფორმისაა და, როგორც წესი, ექსცენტრულად მდებარეობს. არააქტიური მაკროფაგი თითისტარის ფორმის უჯრედია, უმეტეს შემთხვევაში, არააქტიური მაკროფაგები მცირე ზომის სისხლძარღვების ირგვლივ იჯრიან თავს. მათ მცირე ზომის ჰიპერქრომული ბირთვი აქვთ. ციტოპლაზმაში ვაკუოლები და დიდი რაოდენობით პირველადი ლიზოსომებია. მაკროფაგების პლაზმური მემბრანა დაახლოებით 2 მკნ-მდე იმუნოგლობულინის (ანტისხეულის) რეცეპტორს შეიცავს. გარდა ამისა იგი კომპლემენტის C_3 ფრაგმენტის რეცეპტორებსაც შეიცავს. კომპლემენტი სისხლის პლაზმის ცილაა, რომელიც ღვიძლში სინთეზდება. კომპლემენტი და იმუნოგლობულინები ბაქტერიის ზედაპირს უკავშირდება, რითაც ამ უკანასკნელს ფაგოციტოზისათვის ადვილად ხელმისაწვდომს ხდის. ამ პროცესს ***ოფსონიზაცია*** ეწოდება, ხოლო იმ ელემენტებს, რომლებსაც ოფსონიზაციის უნარი აქვთ ***ოფსონინები.*** ოფსონიზაციის შემდეგ მაკროფაგი თავისი რეცეპტორების მეშვეობით ბაქტერიის ზედაპირზე შესაბამის ლიგანდებს (იმუნოგლობულინებს, კომპლემენტის C_3 ფრაგმენტს) თანმიმდევრულად უკავშირდება, სანამ მთლიანად არ შემოსაზღვრავს ბაქტერიას. ბაქტერია აღმოჩნდება მემბრანულ ვაკუოლში, რომელიც პლაზმალემას წყდება და ციტოპლაზმაში გადაინაცვლებს. აქ იგი პირველად ლიზოსომას უერთდება და მონელების პროცესი იწყება. ფაგოციტოზი მაკროფაგის მთავარი ფუნქციაა ამასთანავე მაკროფაგებში მთელი რიგი ბიოლოგიურად აქტიური ნივთიერებები გამომუშავდება, მათ შორის ინტერლეიკინ-1, ინტერლეიკინ-6, სიმსივნის ნეკროზის ფაქტორი, გრანულოციტებისა და მონოციტების კოლონიის მასტიმულირებელი ფაქტორი და სხვა ციტოკინები,



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

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

მაკროფაგების ფუნქციური აქტივობა, სტრუქტურულ თავისებურებებთან ერთად, მეტაბოლური პროცესების სპეციფიურობასაც განაპირობებს. მაგალითად, ფილტვის ალვეოლურ მაკროფაგებში ძალიან მაღალია აერობული გლიკოლიზის აქტივობა (რაც სავარაუდოდ, ადგილობრივად ჟანგბადის მაღალი წნევის არსებობით უნდა იყოს განპირობებული), ხოლო პერიტონეუმის მაკროფაგები ანაერობული გლიკოლიზის მაღალი ხარისხით ხასიათდება.



სურ. 6-14. პოხიერი უჯრედის ელექტრონოგრამა.

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

ორგანიზმში პოხიერი უჯრედების ორ პოპულაციას არჩევენ:

- ***შემაერთებელი ქსოვილის პოხიერი უჯრედები.*** მათი გრანულების შემადგენლობაში პროტეოგლიკანი ***ჰეპარინი*** (ანტიკოაგულაციური თვისებების მქონე ნივთიერება) შედის.
- ***ლორწოვანი გარსის პოხიერი უჯრედები.*** მათი გრანულები ჰეპარინის ნაცვლად ***ქონდროიტინგოგირდმჟავას*** შეიცავს.

შესაბამისად, პოხიერი უჯრედების განსხ-

ვაცებული ტიპები ფარმაკოლოგიური აგენტის მოქმედებას განსხვავებულად პასუხობს. პოხიერი უჯრედები ძვლის ტვინში არსებული ღეროვანი უჯრედებისაგან წარმოიქმნება. თუმცა ისინი ბევრი თვისებებით სისხლის ბაზოფილებს გვანან, მათი წარმოქმნა სხვადასხვა ღეროვანი უჯრედებიდან ხდება. პოხიერი უჯრედების ზედაპირი შეიცავს სპეციალურ რეცეპტორებს იმუნოგლობულინ E-სათვის.

აღნიშნული ანტისხეულები, ძირითადად, ქსოვილოვანი და სისხლის ბაზოფილების ზედაპირს უკავშირდება და სისხლის პლაზმაში თავისუფალი სახით მხოლოდ უმნიშვნელო რაოდენობით არსებობს. პოხიერ უჯრედებში დაგროვილი ნივთიერებების გამოყოფა ალერგიული რეაქციის განვითარებას იწვევს. ეს დაუყოვნებელი ტიპის ჰიპერმგრძნობელობის რეაქციაა, ვინაიდან მისი განვითარება იმ პირში, რომელიც სენსიბილიზებულია ამავე ან ძალიან მსგავსი ანტიგენის მიმართ, ანტიგენის შეყვანიდან რამდენიმე წუთში ხდება.

პოხიერი უჯრედები ფართოდ არის გავრცელებული მთელ ორგანიზმში, მაგრამ განსაკუთრებით დიდი რაოდენობით ისინი კანის შემაერთებელქსოვილოვან ნაწილში (დერმაში), საჭმლის მომნელებელსა და სასუნთქ სისტემებში გვხვდება.

კავშირი კლინიკასთან

თივის ცხელება – ალერგიული დაავადებაა, რომელსაც ცხვირის ლორწოვანი გარსის პოხიერი უჯრედებიდან ჰისტამინის გამოყოფა იწვევს. ჰისტამინი ზრდის კაპილარების კედლის განვლადობას, რაც ცხვირის ლორწოვანის შეშუპებას და სუნთქვის გაძნელებას იწვევს.

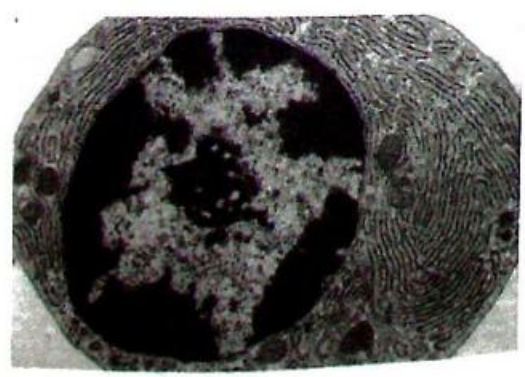
ასთმა – ბრონქოსპაზმით მიმდინარე ალერგიული დაავადებაა. ბრონქოსპაზმი ფილტვების პოხიერი უჯრედებიდან გამოყოფილი ჭარბი ლეიკოტრიენების მოქმედებით არის განპირობებული.

პლაზმური უჯრედი დიდი ზომის, ოვალური ფორმის უჯრედია. მისი ციტოპლაზმა დიდი რაოდენობით ენდოპლაზმური ბადის არხებს შეიცავს. გოლჯის აპარატი და ცენტრიოლები ბირთვის მახლობლად მდებარეობს. ეს უბანი ციტოპლაზმის სხვა უბნებთან შედარებით უფრო სუსტად იღებება. ბირთვი სფეროს ფორმისაა, ექსცენტრულად მდებარეობს და ჰეტეროქრომატინისა და ეუქრომატინის დაახლოებით თანაბარ რაოდენობას შეიცავს. ჰეტეროქრომატინი ძირითადად პერიფერიაზეა, რის გამოც პლაზმური უჯრედის ბირთვს საათს ადარებენ (სურ. 6-15). პლაზმური უჯრედები B ლიმფოციტებისაგან წარმოიქმნება და ანტისხეულების სინთეზში მონაწილეობს. (დაწვრილებით იხ. თავი 16).

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

ცხიმოვანი უჯრედები – ადიპოციტები (ლათ. ***adeps,*** ცხიმი+ ***kytos***, უჯრედი) – შემაერთებელი ქსოვილის სპეციალური უჯრედებია, რომლებსაც ნეიტრალური ცხიმების დაგროვების უნარი აქვთ. ისინი დეტალურად განხილული იქნება თავში „ცხიმოვანი ქსოვილი".

ლეიკოციტები. (***leukos,*** თეთრი + ***kytos,*** უჯრედი) – შემაერთებელ ქსოვილში საკმაოდ ხშირად შეიძლება ლეიკოციტების ნახვა, რომლებიც აქ, კაპილარებისა და



სურ. 6-15. პლაზმური უჯრედის ელექტრონოგრამა.

ეენულების კედლის გაელით, სისხლიდან ხვდება. ამ პროცესს დიაპედეზი ეწოდება. ამ პროცესის აქტივობა მნიშვნელოვნად მატულობს ანთების დროს. ლეიკოციტები (ლიმფოციტების გამოკლებით) შემაერთებელი ქსოვილიდან უკან სისხლში აღარ ბრუნდება.

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

შემაერთებელი ქსოვილის ტიპები

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

საკუთრივ შემაერთებელი ქსოვილი ორი სახისაა: *ფაშარი უფორმო ბოჭკოვანი* და *მკვრივი ბოჭკოვანი შემაერთებელი ქსოვილი*. ამ შემთხვევაში კლასიფიკაციის საფუძველს უჯრედშორისი ნივთიერების კომპონენტების უპირატესი განვითარება წარმოადგენს. თუ შემაერთებელ ქსოვილში ძირითადი ნივთიერება ჭარბობს, ასეთი შემაერთებელი ქსოვილი ფაშარია. ფაშარი შემაერთებელი ქსოვილი ორგანიზმში ფართო გავრცელებით ხასიათდება. იგი ავსებს სივრცეებს კუნთოვან უჯრედებსა და ბოჭკოებს შორის, საყრდენს უქმნის ეპითელურ ქსოვილს; საფარველს უქმნის სისხლძარღვებსა და ლიმფურ ძარღვებს; ქმნის დერმის დვრილოვან (პაპილურ) შრეს, სეროზულ გარსებს, გვხვდება ჯირკვლებსა და ლორწოვან გარსებში.

ფაშარი უფორმო ბოჭკოვანი შემაერთებელი ქსოვილი ზემოთ ჩამოთვლილ ყველა სტრუქტურულ ელემენტს შეიცავს. უჯრედებს შორის ყველაზე დიდი რაოდენობით ფიბრობლასტები და მაკროფაგებია, თუმცა სხვა უჯრედული ელემენტებიც გვხვდება. იგი სამივე სახის ბოჭკოებს შეიცავს.

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

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

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

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

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

შემაერთებელი ქსოვილის ჰისტოფიზიოლოგია

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

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

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

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

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

თავი 7

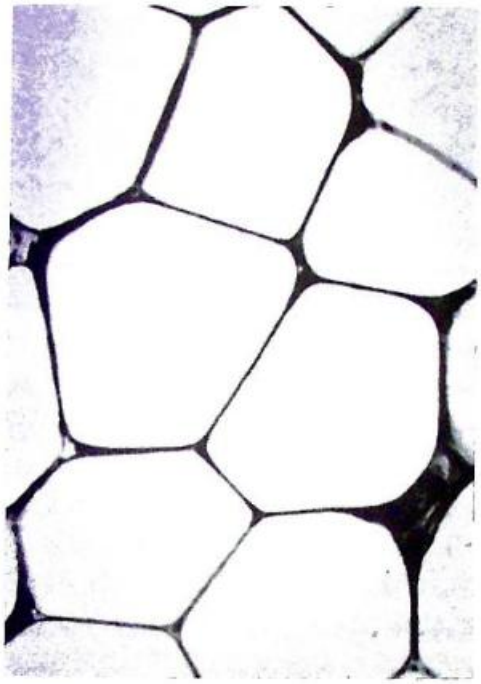
ცხიმოვანი ქსოვილი

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

კანქვეშა ცხიმოვანი ქსოვილი ორგანიზმის ფორმის წარმოქმნაში მონაწილეობს, ხოლო ხელის გულისა და ფეხის გულის მიდამოში არსებული ცხიმოვანი ჩანაფენები ამორტიზატორის როლს ასრულებს. ცხიმოვანი ქსოვილი დაბალი თბოგამტარობით ხასიათდება, რის გამოც იგი ორგანიზმის თერმულ იზოლაციაში მონაწილეობს. ცხიმოვანი ქსოვილი ორგანოთა შორის არსებულ სივრცეებს ავსებს და ზოგიერთი ორგანოს გარკვეულ მდგომარეობაში ფიქსაციას უწყობს ხელს. არჩევენ ორი სახის – ***თეთრ და რუხ ცხიმოვან ქსოვილს***. ისინი ერთმანეთისაგან მდებარეობით, ფერით, აგებულებითა და პათოლოგიის თავისებურებებით განსხვავდებიან.

თეთრი ცხიმოვანი ქსოვილი. მოზრდილ ადამიანში მხოლოდ თეთრი ცხიმოვანი ქსოვილი გვხვდება. იგი თვალის ქუთუთოების, სასქესო ასოს, სკროტუმისა და გარეთა სასმენი ხვრელის გარდა, ორგანიზმის ყველა უბანში მდებარეობს. ცხიმოვანი ქსოვილის გავრცელება და რაოდენობა ორგანიზმში ასაკითა და სქესით განისაზღვრება. ახალშობილებში თეთრი ცხიმოვანი ქსოვილი მთელ სხეულში თანაბრად არის განაწილებული. ბავშვის ზრდასთან ერთად ზოგიერთ უბანში ცხიმოვანი ქსოვილი ქრება, ზოგან კი მატულობს. მისი განაწილება ნაწილობრივ სასქესო და თირკმელზედა ჯირკვლის ჰორმონებით რეგულირდება, რაც ცხიმის დაგროვებას აკონტროლებს და ქალისა და მამაკაცის სხეულის ფორმის ჩამოყალიბებას მნიშვნელოვანწილად განსაზღვრავს. თეთრი ცხიმოვანი ქსოვილის ფერი თეთრიდან მუქ ყვითლამდე მერყეობს, რასაც მიღებული საკვების თავისებურება განაპირობებს. იგი ძირითადად, ცხიმის წვეთებში კაროტიდების შემცველობაზეა დამოკიდებული.

იზოლირებულ მდგომარეობაში თეთრ



სურ. 7-1. თეთრი ცხიმოვანი ქსოვილი. პრეპარატის დამზადების პროცესში ცხიმის ერთი დიდი წვეთი იშლება და უჯრედი თითქმის ცარიელი რჩება. ციტოპლაზმა, ვიწრო ზოლის სახით, მხოლოდ უჯრედის პერიფერიულ ნაწილშია.

ცხიმოვან უჯრედებს სფერული ფორმა აქვს, მჭიდრო განლაგების უბნებში კი – მრავალწახნაგოვანი (სურ. 7-1).

ცხიმოვანი უჯრედის დიამეტრი 50-150 მკმია. უჯრედის ცენტრში ცხიმის ერთი დიდი წვეთია მოთავსებული, რომელსაც გარს ციტოპლაზმის ვიწრო ზოლი აკრავს. ციტოპლაზმა მხოლოდ უჯრედის პერიფერიაზეა და რგოლის ფორმა აქვს. ბირთვი ბრტყელია და ექსცენტრულად მდებარეობს. ციტოპლაზმის ყველაზე მსხვილი უბანი ბირთვის ირგვლივ მიდამოშია. აქ გოლჯის აპარატი, ძაფისებრი და ოვალური მიტოქონდრიები, მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადის ცისტერნები (უმნიშვნელო რაოდენობით), თავისუფალი რიბოსომები და მრავალობითი პინოციტოზური ბუშტუკი მდებარეობს. თითოეული ცხიმოვანი უჯრედი ირგვლივმდებარე ქსოვილებისაგან ბაზალური მემბრანით არის გამოყოფილი. შემაერთებელსოვილოვანი ჩანაფენები ცხიმოვან ქსოვილს არასრულ წილაკებად ყოფს. ეს ჩანაფენები დიდი რაოდენობით სისხლძარღვებსა და ნერვებს შეიცავს. მათი რეტიკულური ბოჭკოები ნაზ, სამგანზომილებიან ბადეს ქმნის, რომელიც თითოეულ ცხიმოვან უჯრედს გარს აკრავს და საყრდენს უქმნის.

ცხიმოვან უჯრედებში ცხიმი ძირითადად ტრიგლიცერიდების ე.ი. ცხიმოვანი მჟავებისა და გლიცეროლის, სახით ინახება.

ცხიმოვანი მჟავები ცხიმოვან უჯრედში ხვდება:

- ქილომიკრონების სახით, რომლებიც საკვების სახით მიღებული ცხიმიდან წარმოიქმნება;
- ძალიან დაბალი სიმკვრივის ლიპოპროტეინების სახით;
- გლუკოზიდან, რომლისაგანაც ცხიმოვან უჯრედებში ცხიმოვანი მჟავები და გლიცეროლი წარმოიქმნება.

ქილომიკრონები (ბერძნ. ***chilos,*** წვენი + ***micros,*** პატარა) 3მკმ დიამეტრის ნაწილაკებია, რომლებიც ნაწლავის ეპითელურ უჯრედებში წარმოიქმნება და სისხლის პლაზმისა და ლიმფის საშუალებით გადაიტანება. ქილომიკრონების ცენტრალურ ნაწილს ძირითადად ტრიგლიცერიდები და მცირე რაოდენობით ქოლესტერინი ქმნის. გარედან მათ ***ფოსფოლიპიდების, აპოლიპოპროტეინებისა და ქოლესტერინისაგან*** შემდგარი მასტაბილიზებელი მონოშრე აკრავს.

ძალიან დაბალი სიმკვრივის ლიპოპროტეინები ღვიძლში წარმოიქმნება. ისინი უფრო მცირე ზომისაა, ვიდრე ქილომიკრონები, ამასთან, მათი ზედაპირი უფრო დიდი რაოდენობით ლიპიდებს შეიცავს. მათში ქოლესტერინის შემცველობაც ბევრად უფრო მაღალია, ვიდრე ქილომიკრონებში.

ქილომიკრონებისა და ძალიან დაბალი

სიმკვრივის მქონე ლიპოპროტეინების ჰიდროლიზი ფერმენტ ლიპოპროტეინ ლიპაზას მეშვეობით ცხიმოვანი ქსოვილის სისხლის კაპილარების სანათურში, ენდოთელური უჯრედების ზედაპირზე მიმდინარეობს. აღნიშნულ ფერმენტს ცხიმოვანი უჯრედები გამოიმუშავებს. ენდოთელიუმიდან ადიპოციტების მიმართულებით ცხიმოვანი მჟავები თანმიმდევრულად შემდეგ გზას გადის:

- კაპილარის ენდოთელიუმი
- კაპილარის ბაზალური მემბრანა
- შემაერთებელი ქსოვილის ძირითადი ნივთიერება
- ადიპოციტის ბაზალური მემბრანა
- ადიპოციტის პლაზმური მემბრანა.

გაურკვეველია თუ რა მექანიზმით ხდება ცხიმოვან წვეთში ცხიმოვანი მჟავების ჩართვა. თუმცა შესაძლებელია, ამ პროცესში ტრანსპორტული ცილები მონაწილეობდეს. ადიპოციტის ციტოპლაზმაში ცხიმოვანი მჟავა გლიცეროლფოსფატ მჟავას უკავშირდება და ტრიგლიცერიდის მოლეკულას წარმოქმნის. შემდგომში ეს მოლეკულები ტრიგლიცერიდულ წვეთს ემატება. ამ პროცესში ძალიან აქტიურად მონაწილეობს მიტოქონდრიები და გლუვი ენდოპლაზმური ბადე.

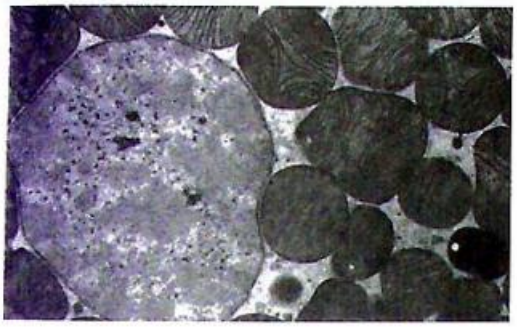
ცხიმოვანი მჟავების სინთეზი ადიპოციტებში შეიძლება გლუკოზიდან მოხდეს, რასაც ინსულინი უწყობს ხელს. მისი საშუალებით ადიპოციტების მიერ გლუკოზის ათვისება და ლიპოპროტეინული ლიპაზას სინთეზი ძლიერდება.

ლიპიდების დაშლა ცხიმოვან მჟავებად და გლიცეროლად, მათი შემდგომი სისხლში გამოყოფით, როგორც ნერვული, ისე ჰუმორული მექანიზმებით რეგულირდება. ნორადრენალინით სტიმულაცია ადენილატციკლაზას გააქტივებით ასტიმულირებს ფერმენტ ტრიგლიცერიდ ლიპაზას, რომელსაც სხვაგვარად ჰორმონმგრძნობიარე ლიპაზას უწოდებენ (ნორადრენალინი ცხიმოვან ქსოვილში არსებული პოსტგანგლიური სიმპატიკური ნერვული დაბოლოებებიდან გამოიყოფა). გააქტივებული ფერმენტი ცხიმოვანი წვეთის ზედაპირზე ტრიგლიცერიდებს შლის. სისხლში ცხიმოვანი მჟავები შრატის ალბუმინის მეშვეობით გადაიტანება, ხოლო გლიცეროლი, რომელიც ხსნადობის უფრო მაღალი ხარისხით ხასიათდება, თავისუფალ სახით გადაიტანება. მისი შემდგომი მეტაბოლიზმი ღვიძლში ხდება. ცხიმოვანი ქსოვილის მეტაბოლიზმზე ზრდის ჰორმონი, გლუკოკორტიკოსტეროიდები, პროლაქტინი, ინსულინი და თირეოიდული ჰორმონი ახდენს გავლენას.

თეთრ ცხიმოვან ქსოვილში ნერვული დაბოლოებები მხოლოდ სისხლძარღვების კედლებში მდებარეობს. ადიპოციტების უშუალო ინერვაცია არ ხდება.

ორგანიზმში ლიპიდების მობილიზება საჭიროების მიხედვით და არათანაბრად ხდება. თავდაპირველად კანქვეშა, მეზენტერიული და რეტროპერიტონეული ცხიმი იშლება, მაშინ როდესაც ხელის, ფეხის და რეტროორბიტული ცხიმოვანი გროვები ხანგრძლივი შიმშილობის პერიოდშიც კი შენახულია.

მოზრდილებში სიმსუქნე შეიძლება ადიპოციტებში ცხიმის დიდი რაოდენობით დაგროვების შედეგად განვითარდეს. ასეთ შემთხვევაში ცხიმოვანი უჯრედები ზომაში მატულობს. ასეთ სიმსუქნეს ჰიპერტროფიულ სიმსუქნეს უწოდებენ. ასევე, შესაძლებელია, ადგილი ჰქონდეს ადიპოციტების რაოდენობის მატებას, რის შედეგადაც ჰიპერპლაზიური სიმსუქნე ვითარდება.



სურ. 7-2. რუხი ცხიმოვანი უჯრედის ცხიმოვანი წვეთებისაგან თავისუფალი ნაწილის ელექტრონოგრამა. ჩანს ბირთვი და მჭიდროდ განლაგებული მიტოქონდრიები.

ადიპოციტები მეზენქიმური წარმოშობის ლიპობლასტებისაგან წარმოიქმნება. ისინი ძლიერ გაეს ფიბრობლასტებს, მაგრამ, მათგან განსხვავებით, ცხიმის დაგროვების უნარი აქვთ. თავიდან ცხიმოვანი ჩანართები ციტოპლაზმაში იზოლირებული სახითაა, მაგრამ წარმოქმნიდან ძალიან მალე ერთმანეთს უერთდება და ცხიმის ერთ დიდ წვეთს ქმნის. ადამიანი ძუძუმწოვრებში ერთ–ერთი იშვიათი გამონაკლისთაგანია, რომელიც ცხიმის მარაგით იბადება. ცხიმის დაგროვება ორსულობის 30-ე კვირაზე იწყება. დაბადების შემდეგ მცირე სისხლძარღვების ირგვლივ, სადაც დიდი რაოდენობით არადიფერენცირებული მეზენქიმური უჯრედებია, ახალი ადიპოციტები წარმოიქმნება. ადიპოციტების რაოდენობის მატება სხვადასხვა ფაქტორების ზემოქმედებით შესაძლოა მოხდეს ადრეულ პოსტნატალურ პერიოდში, მაგრამ შემდგომში მათი გამრავლება აღარ ხდება. ცხიმოვანი უჯრედები დიდი რაოდენობით საკვების მიღების შემთხვევაში უფრო მეტი რაოდენობით ცხიმს აგროვებს, ვიდრე ჩვეულებრივ, რაც სიმსუქნის განვითარების მიზეზი ხდება. ბავშვთა ასაკში ცხიმოვანი უჯრედების რაოდენობრივმა მატებამ, შესაძლოა, მოზრდილ ასაკში სიმსუქნისადმი მიდრეკილება განაპირობოს.

კამშირი კლინიკასთან

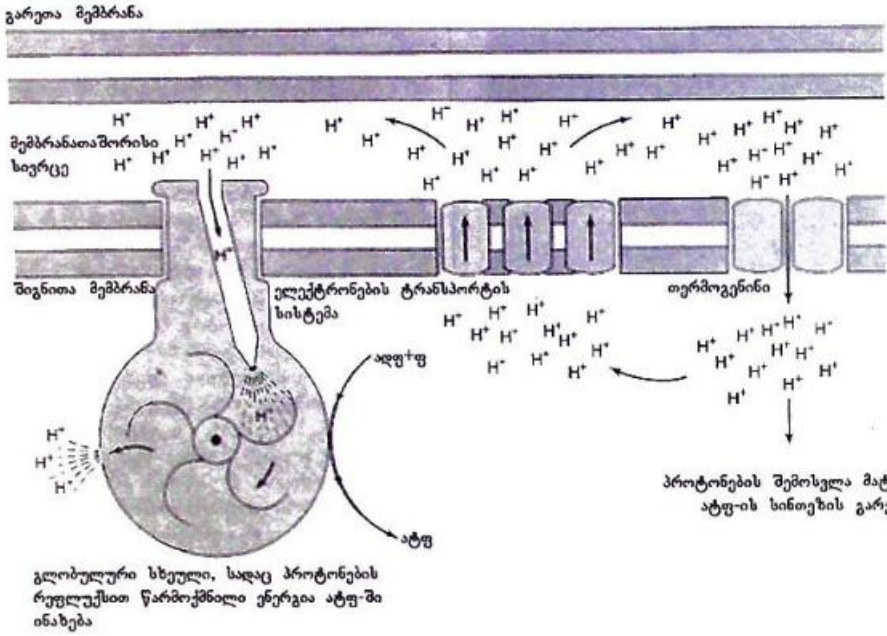
სიმსუქნე – მრავალი დაავადების განვითარების რისკ-ფაქტორს წარმოადგენს. მოზრდილებში სიმსუქნის განვითარების ორი გზა არსებობს. ჰიპერტროფიული სიმსუქნე თეთრ ცხიმოვან უჯრედებში დიდი რაოდენობით ცხიმის დაგროვების შედეგია. ასეთ შემთხვევაში თითოეულმა ადიპოციტმა ზომაში შეიძლება 4-ჯერ მოიმატოს. ჰიპერპლაზიური სიმსუქნე ადიპოციტების რაოდენობრივი მატებით გამოწვეული სიმსუქნეა. როგორც წესი, ჰიპერპლაზიური სიმსუქნე ბევრად მძიმე მიმდინარეობით ხასიათდება.

ზოგიერთ შემთხვევაში სიმსუქნე გენეტიკური დარღვევითაა გამოწვეული. ლეპტინის გენის მუტაცია ამ ჰორმონის არააქტიური ფორმის წარმოქმნას განაპირობებს. ლეპტინი ჰორმონია, რომელიც ჰიპოთალამუსზე ზემოქმედებით მადას აკონტროლებს. ლეპტინის არარსებობის ან მისი არააქტიური ფორმის წარმოქმნისას ადამიანი თავის მადას ვერ აკონტროლებს და ადგილი აქვს წონის განუსაზღვრელ მატებას.

რუხი ცხიმოვანი ქსოვილი

რუხი ცხიმოვანი ქსოვილის სახელწოდებას მისი შეფერილობა განაპირობებს, რაც, თავის მხრივ, ამ ქსოვილში სისხლძარღვების ფართო ქსელის არსებობით არის განპირობებული. თეთრი ცხიმოვანი ქსოვილისაგან განსხვავებით, რუხი ცხიმოვანი ქსოვილის ლოკალიზაცია ორგანიზმში შეზღუდულ ხასიათს ატარებს. ადამიანის ემბრიონსა და ახალშობილში რუხი ცხიმოვანი ქსოვილი მხოლოდ ზოგიერთ ადგილას მდებარეობს. ადამიანისათვის ამ ქსოვილს მნიშვნელობა მხოლოდ პოსტნატალური ცხოერების პირველ თვეებში აქვს, როდესაც იგი სითბოს ძირითადი მწარმოებელია, და ამდენად, ახალშობილს სიცივისაგან იცავს. ასაკის მატებასთან ერთად, რუხი ცხიმოვანი ქსოვილის რაოდენობა თანდათან მცირდება და საბოლოოდ ქრება.

რუხი ცხიმოვანი ქსოვილის უჯრედები პოლიგონური ფორმისაა ისინი თეთრ ადიპოციტებზე პატარა ზომისაა. მათი ციტოპლაზმა სხვადასხვა ზომის მრავლობით ცხიმის



სურ. 7-3. თერმოგენინის მონაწილეობა სითბოს წარმოქმნაში. თერმოგენინის მეშვეობით წყალბად იონები მიტოქონდრიის მატრიქსში გლობულურ სტრუქტურებში (მარცხნივ) გაუვლელად ბრუნდება.

წვეთს შეიცავს. ციტოპლაზმაში დიდი რაოდენობით მიტოქონდრიებია (სურ. 7-2). ბირთვი სფერული ფორმისაა და ცენტრალური მდებარეობა აქვს. შემაერთებელი ქსოვილი ცხიმოვან ქსოვილს წილაკებად ჰყოფს. წილაკები აქ უფრო კარგად არის გამოხატული, ვიდრე თეთრ ცხიმოვან ქსოვილში.

რუხი ცხიმოვანი ქსოვილის ფიზიოლოგია ცივსისხლიანებში უფრო კარგად არის შესწავლილი. ნერვული ბოჭკოები უშუალოდ ცხიმოვან უჯრედებზე ბოლოვდება. ნერვული დაბოლოებიდან გამოყოფილი ნორადრენალინი ააქტივებს ჰორმონ-მგრძნობიარე ლიპაზას,რომელიც ტრიგლიცერიდებს ცხიმოვან მჟავებად და გლიცეროლად შლის. ცხიმოვანი მჟავების მეტაბოლიზმი სითბოს წარმოქმნას იწვევს, რის შედეგადაც ქსოვილის ტემპერატურა მატულობს და მასში გამავალი სისხლი თბება. ამ პროცესში ძალიან დიდ როლს თამაშობს მიტოქონდრიები, რომელთა შიგნითა მემბრანა ცილა ***თერმოგენინს*** შეიცავს (სურ. 7-3). მისი მეშვეობით მიტოქონდრიების მემბრანათაშორისი სივრციდან პროტონების ნაკადი გლობულურ სხეულებში (სადაც ატფ-ს სინთეზი მიმდინარეობს) გაელის გარეშე ბრუნდება. შესაბამისად, პროტონების ნაკადით წარმოქმნილი ენერგია ატფ-ს სინთეზისათვის არ გამოიყენება და სითბოს სახით იფანტება. გამთბარი სისხლი მთელ ორგანიზმში ცირკულირებს, ათბობს მას, და ამასთან, თავისუფალი ცხიმოვანი მჟავები, რომელთა გამოყენება ცხიმოვან ქსოვილში არ მოხდა, სხვადასხვა ორგანოში მიაქვს.

რუხი ცხიმოვანი ქსოვილი მეზენქიმური წარმოშობისაა. მისი ღეროვანი უჯრედები, ცხიმოვანი ჩანართების დაგროვებამდე, ეპითელურ უჯრედებს გავს. აშკარაა, რომ დაბადების შემდეგ აღარც რუხი ცხიმოვანი ქსოვილის წარმოქმნა ხდება და იგი არც ცხიმოვანი ქსოვილის სხვა სახედ გარდაიქმნება.

თავი 8

ხრტილოვანი ქსოვილი

ხრტილოვანი ქსოვილი შემაერთებელი ქსოვილის სპეციალური სახეა, სადაც ექსტრაცელულური მატრიქსის მყარი კონსისტენცია ქსოვილს მექანიკური სტრესისადმი გამძლეს ხდის. ხრტილოვანი ქსოვილი:

- საყრდენს უქმნის რბილ ქსოვილებს;
- ქმნის სასახსრე ზედაპირებს;
- აადვილებს ძვლების მოძრაობას.

ხრტილი აუცილებელია გრძელი ძვლების განვითარებისა და ზრდისათვის, როგორც დაბადებამდე, ისე დაბადების შემდეგ.

ხრტილი უჯრედებისა და დიდი რაოდენობით უჯრედშორისი ნივთიერებისაგან შედგება. ხრტილოვან უჯრედებს ***ქონდროციტები*** (ბერძნ. ***chondron,*** ხრტილი + ***kytos,*** უჯრედი) ეწოდება. ქონდროციტები უჯრედშორის ნივთიერებას – ბოჭკოებსა და ძირითად ნივთიერებას ასინთეზებს და მდებარეობს მატრიქსულ ღრუებში, რომლებსაც ***ლაკუნები*** ეწოდება. ძირითადი ნივთიერება დიდი რაოდენობით შეიცავს გლიკოზამინოგლიკანებსა და პროტეოგლიკანებს, რომლებიც კოლაგენურ და ელასტიკურ ბოჭკოებთან არის დაკავშირებული. მათი რაოდენობრივი თანაფარდობა სხვადასხვა სახის ხრტილოვანი ქსოვილის არსებობას განაპირობებს. არჩევენ ***ჰიალინურ, ელასტიკურ და კოლაგენურბოჭკოვან ხრტილს.*** კოლაგენი, ჰიალურონის მჟავა, პროტეოგლიკანები და ზოგიერთი გლიკოპროტეინი ხრტილის ყველა სახის მუდმივ კომპონენტებს შეადგენს. ელასტიკური ხრტილი, დამატებით, დიდი რაოდენობით ცილა ელასტინს შეიცავს.

ხრტილის მკვრივი, გელის მაგვარი კონსისტენცია, ერთის მხრივ, კოლაგენურ ბოჭკოებსა და მატრიქსული პროტეოგლიკანების გლიკოზამინოგლიკანების გვერდით ჯაჭვებს შორის ელექტროსტატიკური ხიდების არსებობით, ხოლო მეორე მხრივ, გლიკოზამინოგლიკანების უარყოფითად დამუხტულ ჯაჭვებთან წყლის დაკავშირებით არის განპირობებული.

გარედან ხრტილოვანი ქსოვილი დაფარულია მკვრივი შემაერთებელი ქსოვილით, რომელსაც ***ხრტილსაზრდელა*** ეწოდება. ხრტილი სისხლძარღვებს არ შეიცავს. მისი კვება ხრტილსაზრდელას სისხლძარღვებიდან დიფუზიის გზით ხორციელდება. ორგანიზმში ხრტლსაზრდელათი მხოლოდ სასახსრე ზედაპირების ხრტილი არ არის დაფარული. ასეთ უბნებში ხრტილის კვება სინოვიური სითხით ხდება. ხრტილოვანი ქსოვილის ასეთი თავისებურება ხრტილოვანი უჯრედების დაბალ მეტაბოლურ აქტივობას განაპირობებს. ხრტილოვანი ქსოვილი არც ლიმფურ ძარღვებსა და ნერვებს შეიცავს.

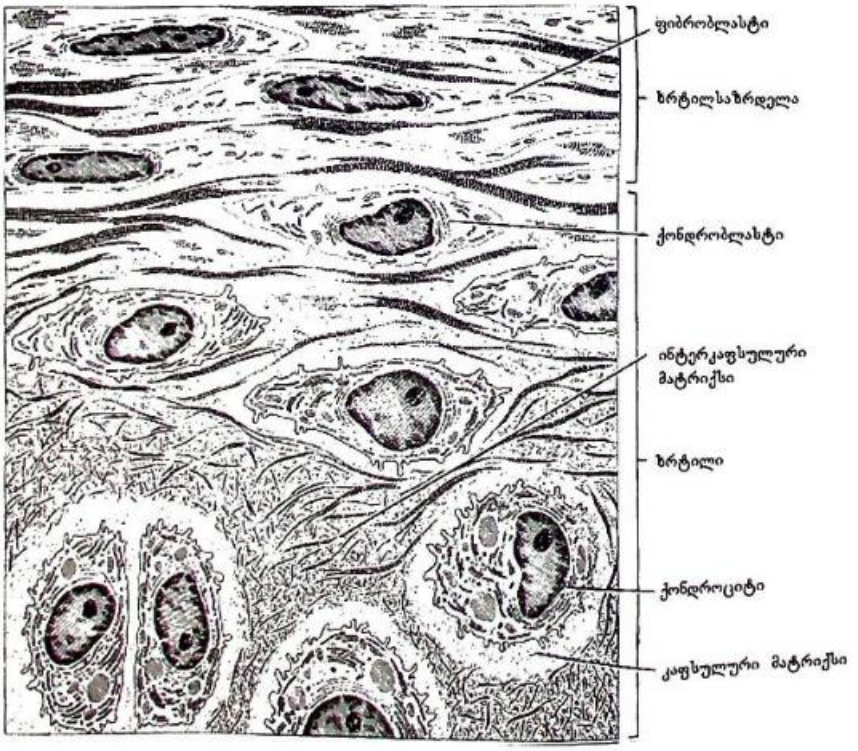
ჰიალინური ხრტილი. ჰიალინური ხრტილი მოლურჯო-თეთრი ფერისაა. იგი გამჭვირვალეა. ჩანასახში ჰიალინური ხრტილი ქმნის დროებით ჩონჩხს, რომელიც შემდგომში ძვლოვანი ქსოვილით ჩანაცვლდება.

მოზრდილ ადამიანში ჰიალინური ხრტილი ძვლების სასახსრე ზედაპირებზე, სასუნთქი გზების (ცხვირი, ხორხი, ტრაქეა, ბრონქები) კედლებში, ნეკნების მკერდის ძვალ-

თან შეერთების ადგილებში და ეპიფიზურ ფირფიტებში გვხვდება.

სასახსრე ზედაპირების ხრტილის გარდა ჰიალინური ხრტილი ყველგან დაფარულია ხრტილსაზრდელათი, რომელიც მკვრივი შემაერთებელი ქსოვილით არის წარმოქმნილი. იგი დიდი რაოდენობით I ტიპის კოლაგენურ ბოჭკოებს და ფიბრობლასტებს შეიცავს. ხრტილსაზრდელას შიგნითა შრეში, რომელიც უშუალოდ ხრტილს ესაზღვრება, მდებარეობს ***ქონდრობლასტები***, რომლებიც ქონდროციტებად დიფერენცირდება. თავიანთი შესახედაობით ისინი ფიბრობლასტების მსგავსია. ქონდრობლასტების ქონდროციტებად დიფერენციაციის პროცესში თავდაპირველად წარმოიქმნება ოვალური უჯრედები, რომელთა სიგრძივი ღერძი ხრტილის ზედაპირის პარალელურია. ეს უჯრედები იწყებს არაუჯრედული მატრიქსის სინთეზს, რომელიც თანდათანობით ქონდრობლასტებს მთლიანად ფარავს (სურ. 8-1).

ჰიალინური ხრტილის მშრალი წონის 40%-ს შეადგენს კოლაგენი, რომელიც პროტეოგლიკანებისა და სტრუქტურული გლიკოპროტეინების მკვრივ, ჰიდრატულ გელშია მოთავსებული. ჰიალინური ხრტილი შეიცავს II ტიპის კოლაგენს, რომელიც ფიბრილების ფორმით არსებობს. ხრტილოვანი ქსოვილის პროტეოგლიკანებს ***ქონდროიტინ-4-სულფატი, ქონდროიტინ-6-სულფატი და კერატან სულფატი*** მიეკუთვნება. დაახლოებით 200-მდე პროტეოგლიკანის მოლეკულა არაკოვალენტური ბმით ჰიალურონის მჟავას გრძელ მოლეკულას უკავშირდება, რის



სურ. 8-1. ჰიალინური ხრტილის აგებულების სქემა.
(L. Junqueira, J. Carneiro, R. Kelley, Basic Histology, 1998 მიხედვით)

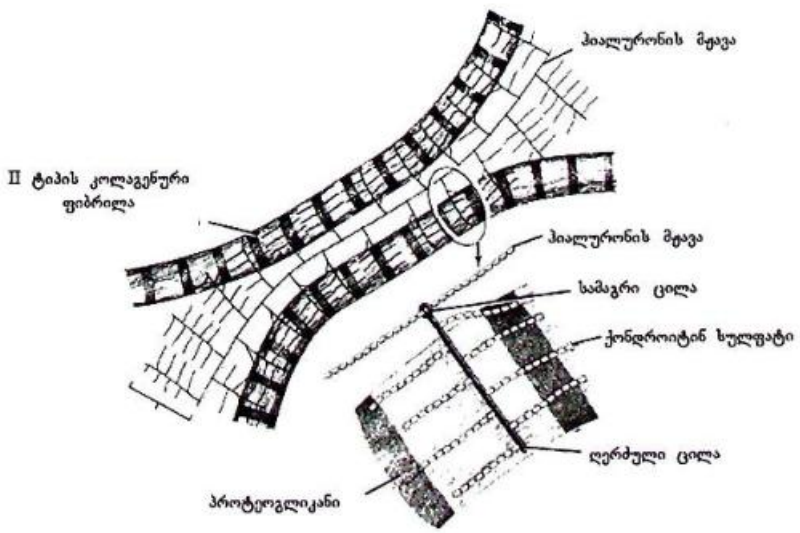
შედეგადაც ***პროტეოგლიკანური აგრეგატები*** წარმოიქმნება. ეს აგრეგატები, თავის მხრივ, კოლაგენურ ბოჭკოებთან არის დაკავშირებული. ამ აგრეგატების სიგრძე 4 მკმ-ს აღწევს (სურ. 8-2).

ჰიალინური ხრტილის მატრიქსის ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი კომპონენტი გლიკოპროტეინი ***ქონდრონექტინია,*** რომელიც გლიკოზამინოგლიკანებსა და II ტიპის კოლაგენს უკავშირდება და ქონდროციტების ექსტრაცელულურ მატრიქსთან კავშირს უზრუნველყოფს. ხრტილის მატრიქსის ის ნაწილი, რომელიც უშუალოდ ქონდროციტებს აკრავს გარს, დიდი რაოდენობით გლიკოზამინოგლიკანებს შეიცავს, კოლაგენის შემცველობა კი მასში ძალიან დაბალია. ამ უბანს ***კაფსულური მატრიქსი*** ეწოდება. ჰისტოქიმიურად იგი ბაზოფილიით, მეტაქრომაზიითა და მაღალი PAS-პოზიტიურობით ხასიათდება. კაფსულებს შორის მოთავსებულ მატრიქსს ***კაფსულათაშორისი (ინტერკაფსულური) მატრიქსი*** ეწოდება.

კაფსულური მატრიქსის წარმოქმნის პროცესში უჯრედები თანდათან მრგვალ ფორმას ღებულობს. მათი გაყოფის უნარი პროგრესულად კლებულობს. ხრტილის სიღრმეში ქონდროციტები ჯგუფებად არის განლაგებული. ასეთ ჯგუფებს ***ქონდროციტების იზოგენური ჯგუფები*** ეწოდება და, როგორც წესი, ისინი ერთი ქონდროციტის გამრავლების შედეგად წარმოიქმნება. ქონდროციტების იზოგენური ჯგუფები მატრიქსის ღრუებში – ლაკუნებში მდებარეობს და გარშემო მათ კაფსულა აკრავს.

ქონდროციტები II ტიპის კოლაგენს, პროტეოგლიკანებს, ჰიალურონის მჟავასა და ქონდრონექტინს ასინთეზებს.

ხრტილოვანი ქსოვილი სისხლძარღვებს არ შეიცავს, რის გამოც ქონდროციტებს მოქმედება ჟანგბადის დაბალი წნევის ქვეშ უხდება. ჰიალინური ხრტილის უჯრედებში ძირითადად ანაერობული გლიკოლიზი მიმდინარეობს, რომლის საბოლოო პროდუქტი რძის მჟავაა. საკვები ნივთიერებები და ჟანგბადი ხრტილსაზრდელას სისხლძარღვებიდან ხრტილოვანი ქსოვილის ღრმად მდებარე უჯრედებს აღწევს.



სურ. 8-2. ხრტილის მატრიქსის მოლეკულური ორგანიზაციის სქემატური გამოსახულება. (L. Junqueira, J. Carneiro, R. Kelley, Basic Histology, 1998 მიხედვით)

ქონდროციტების მოქმედება *საკუთარ ჰორმონულ ბალანსზეა დამოკიდებული. სულფატირებული გლიკოზამინოგლიკანების სინთეზი აქტიურდება ზრდის ჰორმონების, თიროქსინის და ტესტოსტერონის მოქმედებით და ითრგუნება კორტიზონის, ჰიდროკორტიზონის და ესტრადიოლის მოქმედებით. ხრტილის ზრდა, ძირითადად, ჰიპოფიზის ზრდის ჰორმონზე – სომატოტროპინზე არის დამოკიდებული. სომატოტროპინი უშუალოდ ქონდროციტებზე არ მოქმედებს. მისი გაელენით ღვიძლში სომატომედინ C-ს სინთეზი ხდება. ეს უკანასკნელი კი ქონდროციტებზე მოქმედებს და ხრტილის ზრდას განაპირობებს.*

ხრტილი მეზენქიმიდან წარმოიქმნება. ამ პროცესში მეზენქიმოციტები კარგავს მორჩებს, ინტენსიურად მრავლდება და მეზენქიმაში შემკვრივებულ უჯრედებს ქმნის. ახლად წარმოქმნილ უჯრედებს – ქონდრობლასტებს – ბაზოფილური ციტოპლაზმა აქვს, რაც დიდი რაოდენობით რიბოსომების არსებობით არის განპირობებული. ქონდროციტები მატრიქსის წარმოქმნას იწყებს, რომელიც ქონდროციტებს შორის ლაგდება, რის შედეგადაც ქონდროციტები ერთმანეთს შორდება. ხრტილის დიფერენციაცია ყოველთვის ცენტრიდან პერიფერიული მიმართულებით ხდება. ასე რომ, ცენტრალურ უბანში ქონდროციტებია მოთავსებული, ხოლო პერიფერიულ ნაწილში – ხრტილისაზრდელას ქვეშ, ქონდრობლასტები. ირგვლივ მდებარე მეზენქიმა ხრტილისაზრდელას ფიბრობლასტებსა და ქონდრობლასტებს აძლევს დასაბამს.

ხრტილის ზრდა ორი გზა არსებობს:

- ***ინტერსტიციული ზრდა,*** რომელიც არსებული ქონდროციტების მიტოზური გამრავლების შედეგია;
- ***აპოზიციური ზრდა,*** რომელიც პერიქონდრიული უჯრედების ქონდროციტებად დიფერენცირების შედეგია.

ორივე შემთხვევაში ახლად წარმოქმნილი ქონდროციტები ასინთეზებს კოლაგენურ ფიბრილებს და ძირითად ნივთიერებას. ამიტომ ხრტილის მოცულობაში ჭეშმარიტი ზრდა ყოველთვის უფრო დიდია, ვიდრე უბრალოდ უჯრედების რაოდენობრივი მატება. ამ ორი გზიდან ინტერსტიციულ ზრდას შედარებით ნაკლები მნიშვნელობა აქვს. იგი ხრტილის წარმოქმნის ადრეულ ეტაპზეა მხოლოდ ინტენსიური, როდესაც იგი ხელს უწყობს ხრტილის მასის მატებას შიგნიდან. ინტერსტიციულ ზრდას აგრეთვე ადგილი აქვს გრძელი ძვლების ეპიფიზურ ფირფიტებში და სასახსრე ხრტილში. ეპიფიზურ ფირფიტაში ინტერსტიციულ ზრდას გრძელი ძვლების სიგრძეში ზრდის თვალსაზრისით ძალიან დიდი მნიშვნელობა აქვს. სასახსრე ხრტილში, სასახსრე ზედაპირების მახლობლად მატრიქსისა და უჯრედების მუდმივი ცვეთის გამო ხრტილის განახლება უნდა მოხდეს შიგნიდან, ვინაიდან ხრტილსაზრდელას არარსებობის გამო აქ აპოზიციური ზრდა არ მიმდინარეობს.

სხეულის სხვა უბნებში ხრტილოვანი ქსოვილის ზრდა, ძირითადად, აპოზიციური ზრდით ხორციელდება. ხრტილსაზრდელას ქონდრობლასტები მრავლდება, იწყებს უჯრედშორისი მატრიქსის წარმოქმნას, რომელიც გარს აკრავს მათ და ქონდროციტებად დიფერენცირდება.

ყრმობის ასაკის შემდეგ დაზიანებული ხრტილის რეგენერაცია, როგორც წესი, არასრულად მიმდინარეობს. აღდგენა, ძირითადად, ხრტილსაზრდელას ხარჯზე ხდება, რომელიც დაზიანებულ არეში ჩაიზრდება და ახალ ხრტილს ქმნის. ძლიერი დაზიანების უბნებში (იშვიათად მსუბუქი დაზიანების შემთხვევაშიც) ხრტილსაზრდელა, ხრტილოვანი ქსოვილის ნაცვლად შემაერთქსოვილოვან ნაწიბურს წარმოქმნის.

ელასტიკური ხრტილი. ელასტიკური ხრტილი ყურის ნიჟარაში, გარეთა სასმენი



სურ. 8-3. კოლაგენურბოჭკოვანი ხრტილის ელექტრონოგრამა. ჩანს სამი ქონდროციტი. მათ ირგვლივ დიდი რაოდენობით კოლაგენური ბოჭკოებია. (L. Junqueira, J. Carneiro, R. Kelley, Basic Histology, 1998 მიხედვით)

მილის კედლებში, ევსტაქის ლულებში, ხორხსარქველში და ხორხის სოლისებრ ხრტილში გვხვდება. იგი ჰიალინური ხრტილის მსგავსია, იმ განსხვავებით, რომ II ტიპის კოლაგენურ ბოჭკოებთან ერთად, დიდი რაოდენობით ელასტიკურ ბოჭკოებს შეიცავს. ელასტიკური ხრტილის ქონდროციტები აგებულებით, ლოკალიზაციითა და ფუნქციით ჰიალინური ხრტილის ქონდროციტების მსგავსია. ხშირად, ელასტიკური ხრტილი ჰიალინური ხრტილის უშუალო გაგრძელებას წარმოადგენს. ელასტიკური ხრტილი გარედან ხრტილსაზრდელათია დაფარული.

კოლაგენურბოჭკოვანი ხრტილი. ხრტილის ეს ნაირსახეობა მკვრივ შემაერთებელ ქსოვილსა და ჰიალინურ ხრტილს შორის გარდამავალ ფორმას წარმოადგენს. იგი გვხვდება მალთაშუა დისკოებში, ზოგიერთი იოგის ძვლის ხრტილოვან ზედაპირთან მიმაგრების ადგილებში და ბოქვენის სიმფიზში. ფიბროზული ხრტილი ყოველთვის მკვრივ შემაერთებელ ქსოვილთან არის დაკავშირებული და მათ შორის საზღვარი არც თუ ისე მკვეთრია. ფიბროზული ხრტილის ქონდროციტები ტიპიური შენებით ხასიათდება. ისინი თითო-თითო ან იზოგენური ჯგუფების სახით გვხვდება (სურ. 8-3). ძალიან ხშირად, ქონდროციტები გრძელ სვეტებად არის განლაგებული. მათი მატრიქსი აციდოფილურია, ვინაიდან დიდი რაოდენობით I ტიპის კოლაგენურ ბოჭკოს შეიცავს, რომლებიც კარგად ჩანს სინათლის მიკროსკოპში. კოლაგენური ბოჭკოები ქონდროციტების სვეტებს შორის უსწორმასწორო კონების სახით მდებარეობს. ბოჭკოების ორიენტაცია ხრტილზე მოქმედი ძალის მიმართულებაზეა დამოკიდებული. ბოჭკოები დატვირთვის მიმართულების პარალელურად არის განლაგებული. ფიბროზულ ხრტილს გამოკვეთილი ხრტილსაზრდელა არ გააჩნია.

ძვლოვანი ქსოვილი

ძვლოვანი ქსოვილი შემაერთებელი ქსოვილის სპეციალური სახეა, რომელიც უჯრედებისა და გაკირული უჯრედშორისი ნივთიერების – ***ძვლოვანი მატრიქსისაგან*** – შედგება. იგი ქმნის ორგანიზმის ჩონჩხს, საყრდენს უქმნის რბილ ქსოვილებს, იცავს სასიცოცხლო მნიშვნელობის ორგანოებს (თავის ქალას და გულმკერდის ღრუს ორგანოები) და შემოფარგლავს ძვლის ტვინს, სადაც სისხლის წარმოქმნა ხდება. ძვალი წარმოადგენს კალციუმის, ფოსფორისა და სხვა იონების რეზერვს, რომელთა გამოყოფისა და დაგროვების გზით ორგანიზმის სითხეებში ამ მნიშვნელოვანი ნივთიერებების მუდმივი კონცენტრაციის შენარჩუნებაში მონაწილეობს. ამასთან ერთად, ძვლები ასრულებს ბერკეტების როლს, რომლებიც კუნთის შეკუმშვის შედეგად წარმოქმნილ ძალას აძლიერებს და მას სხეულის მოძრაობაში გარდაქმნის.

ძვლოვან ქსოვილში სამი სახის უჯრედებია: ***ოსტეობლასტები*** (ბერძნ. ***osteon***, ძვალი + ***blastos***, ნერგი), ***ოსტეოციტები*** (***osteon + kytos***, უჯრედი) და ***ოსტეოკლასტები (osteon + klastos***, დაშლა).

ოსტეობლასტები ძვლოვანი მატრიქსის ორგანულ კომპონენტებს (I ტიპის კოლაგენი, პროტეოგლიკანები, გლიკოპროტეინები) წარმოქმნის. ძვლის უჯრედშორის ნივთიერებაში არაორგანული კომპონენტების ჩალაგებაც ოსტეობლასტებთან არის დაკავშირებული. ოსტეობლასტები ძვლის ზედაპირზე უწყვეტი ფენის სახით არის განლაგებული და ეპითელიუმს ჰგავს. აქტიურ ოსტეობლასტებს კუბური ან ცილინდრული ფორმა აქვს და მათი ციტოპლაზმა ბაზოფილიით გამოირჩევა. სინთეზური აქტივობის დაქვეითებასთან ერთად, ოსტეობლასტები ბრტყელდება, ხოლო ციტოპლაზმის ბაზოფილია კლებულობს. ოსტეობლასტი პოლარული უჯრედია. მატრიქსული კომპონენტები უჯრედის იმ ზედაპირიდან გამოიყოფა, რომელიც ძვლოვან მატრიქსთან არის შეხებაში. ახლადწარმოქმნილ გაუკირავ ძვლოვან მატრიქსს ***ოსტეოიდი*** ეწოდება. შემდგომში ოსტეოიდში კალციუმის მარილები ჩალაგდება.

უჯრედშორისი მატრიქსის წარმოქმნის პროცესში ოსტეობლასტები თანდათანობით ახლადწარმოქმნილი მატრიქსით შემოიფარგლება და ოსტეოციტებად გარდაიქმნება. უჯრედშორისი ნივთიერებით გარშემორტყმულ სივრცეს, რომელშიც ოსტეოციტები მდებარეობს, ***ლაკუნები*** ეწოდება. ოსტეობლასტებიდან ოსტეოციტების ჩამოყალიბების პროცესში უჯრედებს უვითარდება ციტოპლაზმური მორჩები, რომლებიც მალე ძვლოვანი მატრიქსით შემოიფარგლება. სივრცეებს, რომელშიც ძვლოვანი მორჩები მდებარეობს, ***ძვლოვანი არხები – კანალიკულები*** (ლათ. ***canalis,*** არხი) ეწოდება.

ოსტეოციტები ოსტეობლასტებისაგან წარმოიქმნება. ისინი ძვლოვან ფირფიტებს შორის ლაკუნებში მდებარეობს (სურ. 9-1). ერთ ლაკუნაში ერთი ოსტეოციტია მოთავსებული. ლაკუნები ერთმანეთს კანალიკულებით უკავშირდება. ოსტეოციტის სხეული ლაკუნებში, მორჩები კი – კანალიკულებში მდებარეობს. მათში მოთავსებულ ძვლოვან მორჩებს შორის ნექსუსებია, რომელთა მეშვეობით უჯრედებს შორის მოლეკულების ტრანსპორტი ხორციელდება. ოსტეოციტებსა და სისხლძარღვებს შორის ნივთიერებათა ცვლა ოსტეოციტებსა და გა-



სურ. 9-1. ოსტეოციტი ძვლოვან ლაკუნაში. ელექტრონოგრამა. უშუალოდ ოსტეოციტის ირგვლივ ძვლოვანი მატრიქსის გაუკირავი ფენაა. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 1994 მიხედვით)

კირულ უჯრედშორის ნივთიერებას შორის მდებარე უჯრედშორისი მატრიქსის მეშვეობით ხდება. ამ გზით დაახლოებით 15-მდე უჯრედის კავშირი შეიძლება განხორციელდეს.

ოსტეოციტები ბრტყელი უჯრედებია. მათი ციტოპლაზმა სუსტად განეოთარებულ მარცელოვან ენდოპლაზმურ ბადესა და გოლჯის აპარატს შეიცავს. ბირთვში ჰეტეროქრომატინი ჭარბობს. ოსტეოციტები ძვლოვანი მატრიქსის შენარჩუნებას უზრუნველყოფს. მათი სიკვდილის შემთხვევაში მატრიქსის რეზორბცია ხდება.

ოსტეოკლასტები ძალიან დიდი ზომის უჯრედებია მრავლობითი ციტოპლაზმური გამონაზარდებით. მათი სხეულის გაფართოებული ნაწილი 5-დან 50-მდე და ზოგჯერ მეტ ბირთვს შეიცავს. ოსტეოკლასტები ძვლოვანი მატრიქსის მონელების შედეგად წარმოქმნილ ღრუებში – ***ჰაუშიფის ლაკუნებში*** – მდებარეობს. ოსტეოკლასტები მონონუკლეურ ფაგოციტურ სისტემას ეკუთვნის და მათი ღეროვანი უჯრედები ძვლის ტვინში მდებარეობს.

აქტიური ოსტეოკლასტების ზედაპირი, რომელიც ძვლის მატრიქსს ეხება, უსწორმასწოროა და მრავლობით, არათანაბარ ციტოპლაზმურ გამონაზარდს შეიცავს. ამ ზედაპირს „დაკბილული კიდე“ ეწოდება. ამ ზედაპირის მიმდებარე ციტოპლაზმა ორგანელებს არ შეიცავს, რის გამოც ამ უბანს ***„თავისუფალ ზონას“*** უწოდებენ. თავისუფალ ზონაში დიდი რაოდენობით აქტინის ფილამენტებია. ოსტეოკლასტები გამოიმუშავებს კოლაგენაზასა და სხვა ფერმენტებს, რითაც უჯრედის მიმდებარე არეში კოლაგენის მონელებასა და კალციუმის მარილების დაშლას ახორციელებს. ოსტეოკლასტების მემბრანა კალციტონინის (ფარისებრი ჯირკვლის ჰორმონი) მიმართ რეცეპტორებს შეიცავს, ოსტეობლასტების მემბრანაში კი – პარათჰორმონის (ფარისებრახლო ჯირკვლის ჰორმონის) რეცეპტორებია. ამ უკანასკნელთა გაღიზიანება იწვევს ოსტეობლასტებიდან ციტოკინის გამოთავისუფლებას, რომელსაც ოსტეოკლასტის მასტიმულირებელი ფაქტორი ეწოდება.

კავშირი კლინიკასთან

ოსტეოპეტროზი პათოლოგიური მდომარეობაა, როდესაც ოსტეოკლასტებს დაკბილული კიდე არ გაუჩნია და, შესაბამისად, ძვლის მატრიქსის რეზორბციის უნარი არა აქვთ. ასეთ შემთხვევებში ძვლის სიმკვრივე მნიშვნელოვნად მატულობს. ოსტეოპეტროზს ხშირად თან ახლავს სხვადასხვა ხარისხის ანემია, რაც ძვლის ტვინის სიერცეების შევიწროებით არის განპირობებული. ქალაზე თავის ტვინის ნერვების გამოსასვლელი ხვრელების დავიწროების გამო და, შესაბამისად, ნერვზე ზეწოლის გამო შეიძლება განვითარდეს სიბრმავე, სიყრუე ან თავის ტვინის სხვა ნერვების დაზიანებით გამოწვეული სხვადასხვა პათოლოგია.

ძვლოვანი მატრიქსის 50%-ს არაორგანული ნივთიერებები შეადგენს. მათ შორის ყველაზე დიდი რაოდენობით კალციუმი და ფოსფორია, თუმცა, მათში ბიკარბონატები, მაგნიუმი, ნატრიუმი და კალიუმიც გვხვდება. კალციუმი და ფოსფორი ***ჰიდროქსიაპატიტის კრისტალებს*** [$Ca_{10}(PO_4)_6(OH)_2$] ქმნის. კალციუმის ფოსფატი არაკრისტალური (ამორფული) სახითაც დიდი რაოდენობით არის.

ელექტრონულ მიკროსკოპში ჰიდროქსიაპატიტის მარცელები ბრტყელი ფორმისაა და კოლაგენური ბოჭკოების გასწვრივ მდებარეობს. მათ გარს ძირითადი ნივთიერება აკრავს. ჰიდროქსიაპატიტის ზედაპირული იონები წყალთან არის დაკავშირებული, რაც კრისტალების ირგვლივ იონებისა და წყლის ფენის შექმნას განაპირობებს. კრისტალებსა და ორგანიზმის ბიოლოგიურ სითხეებს შორის იონთა ცვლას სწორედ ეს ფენა ხდის შესაძლებელს.

ძვლის მატრიქსის ორგანული ნაწილი I ტიპის კოლაგენურ ბოჭკოებსა და ძირითად ნივთიერებას შეიცავს. ძირითადი ნივთიერება, ჩვეულებრივ, პროტეოგლიკანური აგრეგატებისა და ზოგიერთი სპეციფიური სტრუქტურული გლიკოპროტეინისაგან შედგება. ამ გლიკოპროტეინების ნაწილი მხოლოდ ოსტეობლასტების მიერ სინთეზდება და, როგორც

ჰიდროქსიაპატიტის მარცვლების, ისე უჯრედების მემბრანის მიმართ ავლენს მიდრეკილებას. მათი მეშვეობით ოსტეოციტები და ოსტეოკლასტები ძვლოვან მატრიქსს უმაგრდება. ძვლის გლიკოპროტეინები, შესაძლოა, ძვლოვანი მატრიქსის გაკირვის პროცესშიც მონაწილეობს. ჰიდროქსიაპატიტის მარცვლების კავშირი კოლაგენთან ძვლოვანი ქსოვილის სიმტკიცესა და რეზისტენტობას განაპირობებს. დეკალცინირებული ძვალი ფორმას ინარჩუნებს, მაგრამ ისეთივე დრეკადი ხდება, როგორც მყესი. ასევე ინარჩუნებს ძვალი ფორმას მატრიქსის ორგანული ნივთიერების მოცილებისას, მაგრამ ამ შემთხვევაში იგი მყიფეა და უბრალო შეხებითაც ტყდება.

პერიოსტეუმი და ენდოსტეუმი

ძვლის გარეთა და შიგნითა ზედაპირები დაფარულია შემაერთებელი ქსოვილით, რომლებსაც შესაბამისად ***პერიოსტეუმი*** და ***ენდოსტეუმი*** ეწოდება.

პერიოსტეუმი ორი, გარეთა და შიგნითა შრისაგან შედგება. გარეთა შრე კოლაგენურ ბოჭკოებსა და ფიბრობლასტებს შეიცავს. კოლაგენური ბოჭკოების კონები, ე.წ. ***შარპეის ბოჭკოები***, ძვლოვან მატრიქსში შედის და ამ უკანასკნელს პერიოსტეუმთან აკავშირებს. პერიოსტეუმის შიგნითა შრე ფიბრობლასტებისმაგვარი უჯრედებისაგან შედგება, რომლებსაც ***ძვლის წარმომქნელ უჯრედებს (ოსტეოპროგენიტორ უჯრედებს)*** უწოდებენ. ეს უჯრედები ინტენსიურად მრავლდება მიტოზის გზით და ოსტეობლასტებად დიფერენცირდება. ისინი ძვლის ზრდასა და რეგენერაციაში მნიშვნელოვან როლს ასრულებს. ენდოსტეუმი ძვლის შიგნით არსებულ ღრუებს ამოფენს და ძვლის წარმომქნელი უჯრედების მხოლოდ ერთი შრისაგან შედგება. გარედან ამ უჯრედებს შემაერთებელი ქსოვილის ძალიან თხელი ჩანაფენი აკრავს. ამდენად, ენდოსტეუმი ბევრად უფრო თხელია, ვიდრე პერიოსტეუმი.

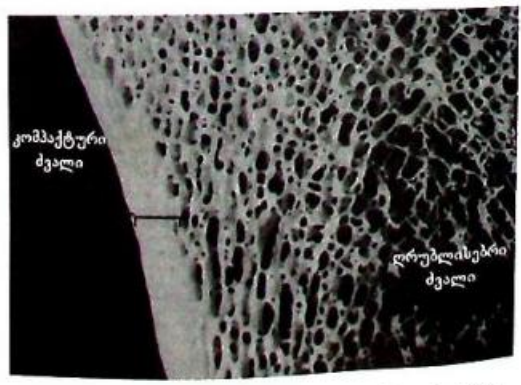
პერიოსტეუმისა და ენდოსტეუმის ძირითად ფუნქციებს ძვლოვანი ქსოვილის კვება და ახალი ოსტეობლასტების წარმოქმნა წარმოადგენს.

ძვლის ტიპები

ანატომიურად ორი ტიპის ძვალს არჩევენ. ერთი მათგანი მთლიანია. მას ***კომპაქტური ძვალი*** ეწოდება. მეორე კი მრავალობით, ერთმანეთთან დაკავშირებულ ღრუებს შეიცავს, რაც მას ღრუბლისებრ შესახედაობას აძლევს. შესაბამისად, მას ***ღრუბლისებრ ძვალს*** უწოდებენ (სურ. 9-2). ჰისტოლოგიურად, ორივე მათგანი იდენტური შენებით ხასიათდება.

გრძელ ძვლებში ეპიფიზები იქმნება ღრუბლისებრი ძვლით, რომელიც გარედან კომპაქტური ძვლის თხელი ფენით არის დაფარული. გრძელი ძვლების ცილინდრული ნაწილი – დიაფიზი – მთლიანად კომპაქტური ძვლით არის აგებული. მხოლოდ ყველაზე ღრმა ნაწილში, რომელიც უშუალოდ ძვლის ტვინის ღრუს ეხება, გვხვდება ღრუბლისებრი ძვლის მცირე ფენა.

მოკლე ძვლებში ცენტრალური უბანი უჭირავს კომპაქტურ ძვალს, რომელსაც გარე-



სურ. 9-2. კომპაქტური და ღრუბლისებრი ძვალი.

დან მთლიანად ღრუბლისებრი ძვალი ფარავს.

ბრტყელი ძვლები შეიცავს კომპაქტური ძვლის ორ ფენას, რომლებსაც ფირფიტებს უწოდებენ, მათ შორის ღრუბლისებრი ძვლის ფენაა მოთავსებული.

ქსოვილოვანი შენებიდან გამომდინარე, ტლანქბოჭკოვან და ფირფიტოვან ძვლოვან ქსოვილებს არჩევენ.

ტლანქბოჭკოვანი ძვლოვანი ქსოვილი

ემბრიონული განვითარების პროცესში თაედაპირველად ტლანქბოჭკოვანი ძვლოვანი ქსოვილი წარმოიქმნება. შემდგომში, ზოგიერთი ადგილის გამოკლებით (თავის ქალას ბრტყელი ძვლების ნაკერები, კბილბუდე და ზოგიერთი მყესის მიმაგრების ადგილები), იგი მეორადი (ფირფიტოვანი) ძვლოვანი ქსოვილით ჩანაცვლდება. პირველადი ძვალი კოლაგენური ბოჭკოების უწესრიგო განლაგებით ხასიათდება. მისი მინერალიზაციის ხარისხი, ფირფიტოვან ძვალთან შედარებით, ბევრად უფრო დაბალია, ოსტეოციტების რაოდენობა კი – ბევრად უფრო მაღალი.

ფირფიტოვანი ძვლოვანი ქსოვილი

ფირფიტოვანი ძვლოვანი ქსოვილი 3-7მკმ სისქის ძვლოვანი ფირფიტებით იქმნება. თითოეული ფირფიტა პარალელურად განლაგებული კოლაგენური ბოჭკოებისაგან შედგება. თითოეულ ძვლოვან ფირფიტაში კოლაგენურ ბოჭკოებს ერთნაირი მიმართულება აქვს, სხვადასხვა ფირფიტაში კი მათი მიმართულება განსხვავებულია. ფირფიტებს შორის არსებულ ლაკუნებში (იშვიათად თვით ფირფიტებში) ოსტეოციტებია მოთავსებული.

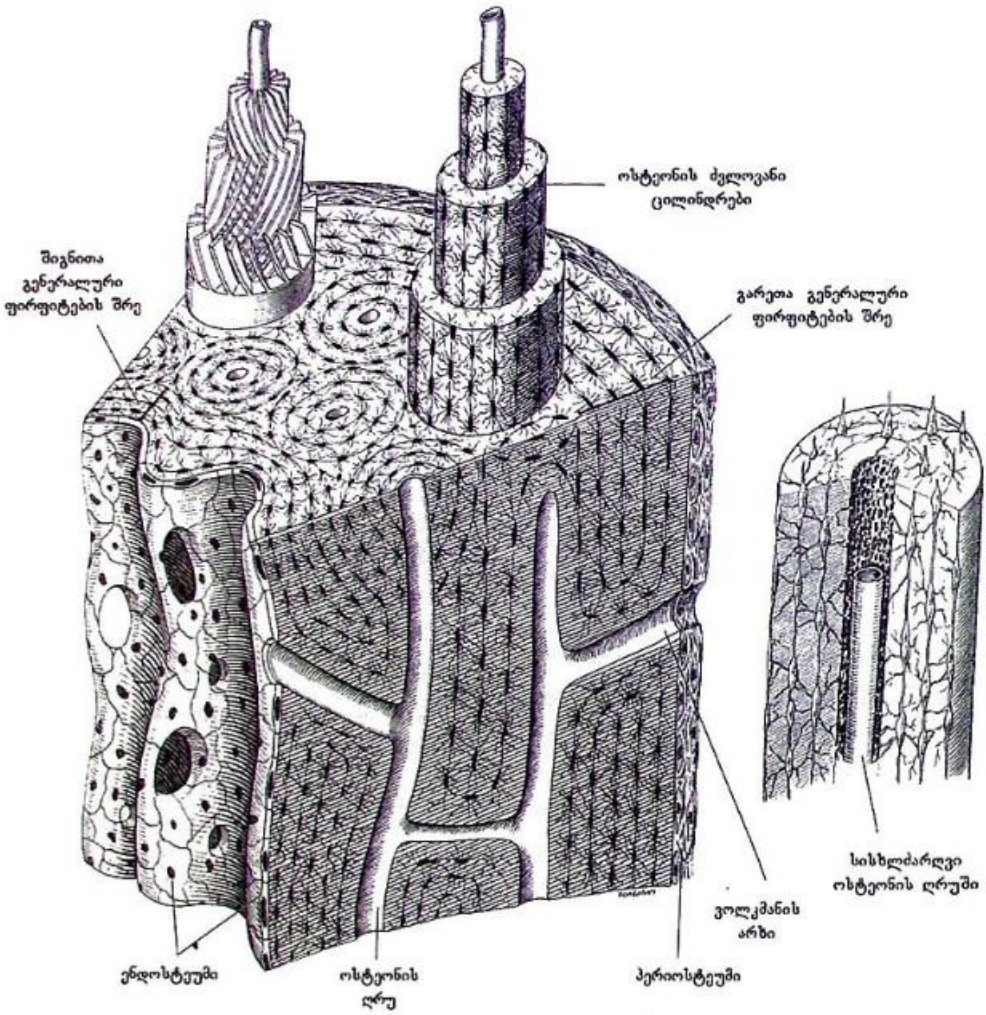
ძვლის გარკვეულ უბნებში ძვლოვანი ფირფიტები კონცენტრული ცილინდრების სახით სისხლძარღვების ირგვლივ არის განლაგებული. კონცენტრული ფირფიტების სისტემის, მასში მდებარე სისხლძარღვებისა და ნერვების ერთობლიობას ***ჰავერსის სისტემა*** ან ***ოსტეონი*** ეწოდება, ხოლო ღრუს, რომელშიც სისხლძარღვი მდებარეობს – ***ჰავერსის ღრუ***. თითოეულ ოსტეონს გარს აკრავს ამორფული ნივთიერება, ე.წ. დუღაბი, რომელიც გაკირული მატრიქსისა და მცირე რაოდენობით კოლაგენური ბოჭკოებისაგან შედგება.

კომპაქტურ ძვალში ძვლოვანი ფირფიტები შემდეგი სახითაა წარმოდგენილი: ***გარეთა გენერალური ფირფიტების შრე, ჰავერსის სისტემა, ინტერსტიციული ფირფიტები და შიგნითა გენერალური ფირფიტების შრე*** (სურ. 9-3).

შიგნითა გენერალური ფირფიტების შრე ძვლის ტვინის არხს გარს აკრავს, ხოლო გარეთა გენერალური ფირფიტების შრე უშუალოდ პერიოსტეუმის ქვეშ მდებარეობს. ფირფიტების რაოდენობა გარეთა შრეში უფრო მეტია, ვიდრე შიგნით. გარეთა და შიგნითა გენერალური ფირფიტების შრეებს შორის ოსტეონების ურიცხვი რაოდენობაა მოთავსებული. ოსტეონების ერთმანეთთან დაკავშირებას სამკუთხა ან უსწორმასწორო ფორმის ინტერსტიციული ფირფიტები უზრუნველყოფს.

თითოეული ჰავერსის სისტემა ცილინდრის ფორმის სტრუქტურაა, რომლის სიგრძივი ღერძი დიაფიზის პარალელურია. იგი შეიცავს ცენტრალურ არხს, რომლის ირგვლივ 4-20 კონცენტრული ფირფიტაა მოთავსებული. ოსტეონის არხი შიგნიდან ენდოსტეუმით არის ამოფენილი. ოსტეონის ღრუს დიამეტრი საკმაოდ ცვალებადია. იგი სისხლძარღვებს, ნერვებსა და ფაშარ შემაერთებელ ქსოვილს შეიცავს. თითოეული ოსტეონის ღრუ ძვლის ტვინის არხს, პერიოსტეუმსა და მეზობელი ოსტეონების ღრუებს უკავშირდება.

არხს, რომლის მეშვეობით ოსტეონის ღრუე-



სურ. 9-3. გრძელი ძვლის დიაფიზის აგებულების სქემატური გამოსახულება (L. Junqueira, J. Carneiro, R. Kelley, Basic Histology, 1998 მიხედვით).

ბი ერთმანეთს უკავშირდება, ***ვოლკმანის არხი*** ეწოდება. ვოლკმანის არხის კედელი კონცენტრული ფირფიტებისაგან არ შედგება.

ძვლის ჰისტოგენეზი

ძვლის წარმოქმნა ორი – პირდაპირი და არაპირდაპირი გზით შეიძლება მოხდეს: ***პირდაპირი (ინტრამემბრანული) ოსტეოგენეზის*** დროს ოსტეობლასტების მიერ სინთეზირებული მატრიქსი პირდაპირ იკირება. ***არაპირდაპირი (ენქოდრული) ოსტეოგენეზის*** პირობებში მეზენქიმიდან თავდაპირველად წარმოიქმნება ხრტილი, რომელიც მოგვიანებით გაძვალებას განიცდის. ორივე შემთხვევაში, თავდაპირველად, ტლანქბოჭკოვანი ძვალი წარმოიქმნება. შემდგომში იგი მეორადი ანუ ფირფიტოვანი ძვლით იცვლება. ძვლის ზრდის პროცესში ერთდროულად ერთმანეთის გვერდით პირველადი ძვლის რეზორბციისა და მეორადი ძვლის წარმოქმნის კერები არსებობს. ძვლის სინთეზისა და დაშლის უბნების ასეთი კომბინაცია არამარტო ძვლის ზრდის პროცესში, არამედ მთელი სიც-

ოცხლის მანძილზე გეხვდება, თუმცა მოზრდილ ორგანიზმში ამ ცვლილებების ხარისხი გაცილებით დაბალია.

პირდაპირი ოსტეოგენეზი

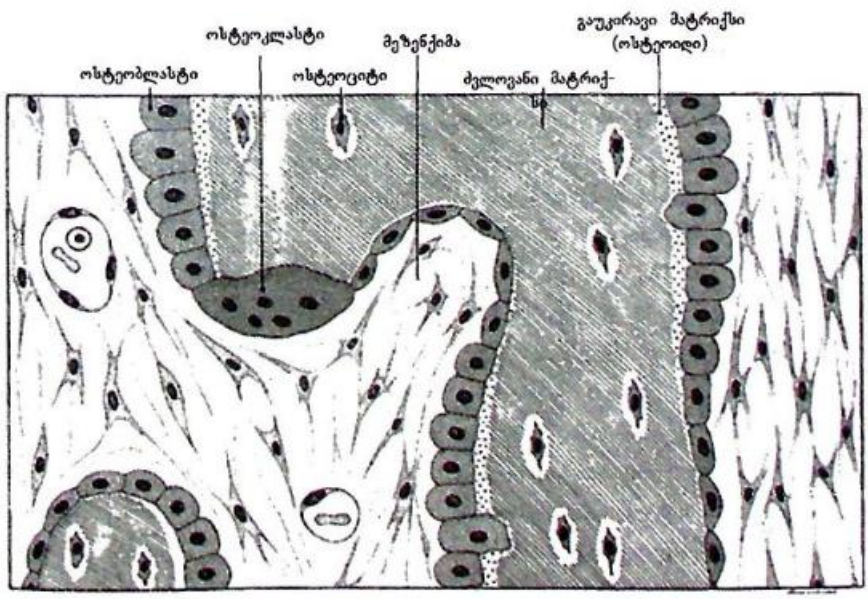
ბრტყელი ძვლების უმრავლესობა პირდაპირი ოსტეოგენეზის გზით წარმოიქმნება, კერძოდ: თავის ქალას შუბლისა და თხემის ძვლები, კეფისა და საფეთქლის ძვლების ნაწილი, ზედაყბა და ქვედაყბა. ამავე გზით ხდება მოკლე ძვლების ზრდა და გრძელი ძვლების გამსხვილება.

პირდაპირი ოსტეოგენეზი მეზენქიმაში ***შემკვრივებული (კონდენსაციის) უბნების*** წარმოქმნით იწყება (სურ. 9-4). ამ უბნებს ***გაძვალების (ოსიფიკაციის) პირველადი ცენტრი*** ეწოდება. გაძვალების პროცესში მეზენქიმოციტები ოსტეობლასტებად დიფერენცირდება და ძვლოვანი მატრიქსის სინთეზს იწყებს. შემდგომში მატრიქსი იკირება. ოსტეობლასტების ნაწილი გაკირულ მატრიქსში აღმოჩნდება და ოსტეოციტებად დიფერენცირდება. განეითარებადი ძვლოვანი კუნძულები შემოფარგლავს სისხლძარღვებს, რომლებიც ძვლოვან არხებში აღმოჩნდება მომწყვდეული.

ოსიფიკაციის ცენტრში ასეთი რამდენიმე ჯგუფი წარმოიქმნება და მათი გაერთიანება ძვალს ღრუბლისებრ შესახედაობას აძლევს. ძვლოვან კედლებს შორის დარჩენილ შემაერთებელ ქსოვილში ჩაიზრდება სისხლძარღვები და არადიფერენცირებული მეზენქიმური უჯრედები, რომლებიც ძვლის ტვინის უჯრედებს აძლევს დასაბამს.

ძვლის ოსიფიკაციის ცენტრები რადიალური მიმართულებით იზრდება, საბოლოოდ ერთმანეთს ერწყმის და ადრე არსებულ შემაერთებელ ქსოვილს ჩაენაცვლება.

ბრტყელი ძვლების, როგორც გარეთა, ისე შიგნითა ზედაპირზე ძვლის ფორმირების პროცესი ბევრად უფრო ინტენსიურია, ვიდრე ძვლის რეზორბცია. ამიტომაც ბრტყელ ძვლებში კომპაქტური ძვლის ორი, გარეთა და შიგნითა, შრე წარმოიქმნება, ხოლო ცენტრალური შრე ღრუბლისებრი შენების რჩება.



სურ. 9-4. არაპირდაპირი გაძვალების მიმდინარობის სქემატური გამოსახულება (L. Junqueira, J. Carneiro, R. Kelley, Basic Histology, 1998 მიხედვით).

არაპირდაპირი (ენძონდრული) ბაძვალება. არაპირდაპირი გაძვალება იწყება ხრტილში, რომელიც თავისი ფორმით იმ ძვლის მცირე მოდელს წარმოდგენს, რომელიც ამ უბანში უნდა განვითარდეს. ამ გზით მოკლე და გრძელი ძვლები წარმოიქმნება. პირდაპირი ოსტეოგენეზი რამდენიმე საფეხურად მიმდინარეობს (სურ. 9-5). ხრტილის ცენტრალურ ნაწილში წარმოიქმნება ძვლის ფენა, რომელიც გარს აკრავს ხრტილს. იგი პერიქონდრეუმში პირდაპირი ოსტეოგენეზით წარმოიქმნება. შემდგომში, ამ უბნის ირგვლივ ხრტილოვანი ქსოვილის დეგენერაცია იწყება, რაც უჯრედების ჰიპერტროფიით (ზომაში მატებით), მატრიქსის გაკირვითა და უჯრედების კვდომით გამოიხატება. ოსტეოკლასტები ძვლოვანი სარტყლის უბნებს შლის და წარმოქმნილი სივრცეებით სისხლძარღვები ხრტილის დეგენერაციის უბნებში აღწევს. ძვლის წინამორბედი (ოსტეოპროგენიტორი) უჯრედები ამ უბნებს ამაევ გზით აღწევს. მათგან წარმოქმნილი ოსტეობლასტები ხრტილის გაკირულ მატრიქსს ეკვრის და მის ზედაპირზე პირველადი ძვლის უწყვეტ ფენას წარმოქმნის. ამ სტადიაზე ხრტილის ნარჩენები მკვეთრი ბაზოფილიით ხასიათდება, ხოლო ახლადწარმოქმნილი ძვალი – ეოზინოფილურია. ასე წარმოიქმნება ***ოსიფიკაციის (გაძვალების) პირველადი ცენტრი.*** ამის შემდეგ ძვლის ხრტილოვანი ჩანასახის ბოლოებზე (მომავალი ეპიფიზები) ***ოსიფიკაციის მეორადი ცენტრები*** ჩნდება. როგორც პირველადი, ისე მეორადი ცენტრების დაშლისა და ხელახალი წარმოქმნის პროცესში მათში ჩნდება ღრუები, რომლებიც ძვლის ტვინით ივსება.

მეორადი ოსიფიკაციის ცენტრში ხრტილი მხოლოდ ორ მიდამოში რჩება. პირველი სასახსრე ზედაპირების ხრტილია, რომელიც მთელი სიცოცხლის მანძილზე არსებობს და ძვლის ზრდაში არ მონაწილეობს, მეორე კი – ეპიფიზური ხრტილი (ეპიფიზური ფირფიტა), რომელიც დიაფიზის და ეპიფიზების საზღვარზე მდებარეობს. ეს უკანასკნელი ძვლის ზრდას უზრუნველყოფს. მოზრდილ ასაკში ეპიფიზური ფირფიტა ქრება, რის გამოც ძვლის ზრდა წყდება. ეპიფიზური ფირფიტის დახურვა თანმიმდევრულად ყველა ძვალში მიმდინარეობს. მართალია, ეპიფიზური ფირფიტის გაქრობასთან ერთად ძვლების სიგრძეში ზრდა წყდება, მაგრამ მისი სიგანეში ზრდა შესაძლოა გაგრძელდეს. ძვლების ზრდა, საშუალოდ, 20 წლის ასაკში მთავრდება.

ეპიფიზური ფირფიტის ხრტილი 5 ზონად იყოფა. ზონების ათვლა ეპიფიზის მიმდებარე ნაწილიდან ხდება.

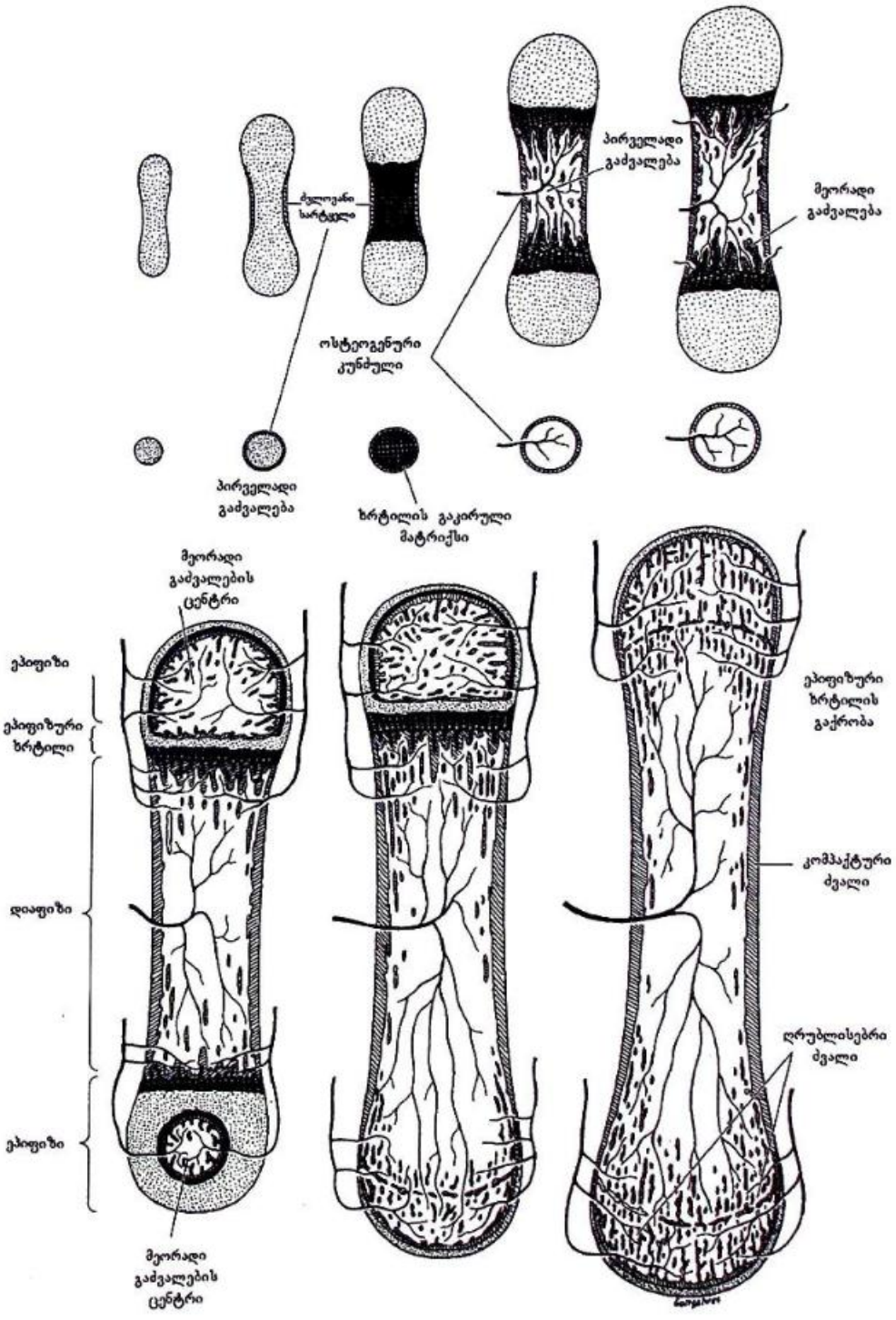
I ზონა ***მოსვენების ზონის*** სახელწოდებით არის ცნობილი. ამ უბანში ჰიალინური ხრტილის უჯრედები მორფოლოგიურ ცვლილებებს არ განიცდის.

II ზონა ***პროლიფერაციის ზონაა***. ამ უბნის ქონდროციტები ინტენსიურად მრავლდება და ქმნის უჯრედების მჭიდროდ განლაგებულ სვეტებს, რომლებსაც ძვლის სიგრძივი ღერძის პარალელური მიმართულება აქვს.

III ზონა ***ჰიპერტროფიული ზონაა***. ამ ზონაში ქონდროციტები დიდი ზომისაა, მათი ციტოპლაზმა დიდი რაოდენობით გლიკოგენს შეიცავს. მატრიქსი აქტიურად რეზორბირდება და უჯრედებს შორის თხელი ძგიდეების სახით არის შემორჩენილი.

IV ზონა ***გაკირული ხრტილის ზონაა.*** ამ უბანში მატრიქსის თხელ სვეტებში ჰიდროქსიაპატიტის მარცვლები ლაგდება.

V ზონა ***გაძვალების (ოსიფიკაციის) ზონაა.*** ძვლის წინამორბედი უჯრედები ქონდროციტების მიერ დატოვებულ ადგილებს იკავებს. ოსტეოპროგენიტორი უჯრედები ოსტეობლასტებს აძლევს დასაბამს. ისინი გაკირული მატრიქსის ზედაპირზე გან-



სურ. 9-5. არაპირდაპირი ოსტეოგენეზის მიმდინარეობის ძირითადი ეტაპების სქემატური გამოსახულება (L. Junqueira, J. Carneiro, R. Kelley, Basic Histology, 1998 მიხედვით).

ლაგდებიან და მასზე ახალი ძვლოვანი მატრიქსის წარმოქმნას იწყებენ.

ამრიგად, ძვლის სიგრძეში ზრდას ეპიფიზური ქონდროციტების პროლიფერაცია განაპირობებს. ამასთან, ეპიფიზური ფირფიტის ერთ ბოლოში ქონდროციტების პროლიფერაცია, მეორე ბოლოში კი – დესტრუქცია მიმდინარეობს. ვინაიდან ამ ორი საპირისპირო პროცესის აქტივობის ხარისხი დაახლოებით თანაბარია, ეპიფიზური ფირფიტის სისქე არ იცვლება. სამაგიეროდ, იგი თანდათან სცილდება დიაფიზის შუა ნაწილს, რაც, საბოლოო ჯამში, ძვლის სიგრძეში ზრდას განაპირობებს.

ძვლის მატრიქსში კალციუმის ფოსფატის ჩალაგების მექანიზმი საბოლოოდ დადგენილი არ არის. ცნობილია, რომ გაკირვა კალციუმის მარილების კოლაგენური ბოჭკოების გასწვრივ განლაგებით იწყება. ეს პროცესი პროტეოგლიკანებისა და კალციუმის შებოჭვის მაღალი უნარის მქონე გლიკოპროტეინების მონაწილეობით ხორციელდება. შესაძლოა, კალციუმის მარილების ჩალაგებას ოსტეობლასტები უწყობს ხელს. მათ ციტოპლაზმურ ბუშტუკებში კალციუმის დაგროვებისა და ექსტრაცელულურ მატრიქსში მათი გამოყოფის უნარი აქვთ. გაკირვის პროცესის ნორმალურ მიმდინარეობაში ოსტეობლასტების ტუტე ფოსფატაზა მნიშვნელოვან როლს ასრულებს.

ძვლის ზრდა, ყოველთვის, უკვე წარმოქმნილი ქსოვილის ნაწილობრივ რეზორბციასა და ხელახალ წარმოქმნას უკავშირდება. ამის გამო ზრდის პროცესში ძვლის ფორმის დაკარგვა არ ხდება. ძვლის ხელახალი წარმოქმნის ინტენსივობა ახალგაზრდა ასაკში ძალიან მაღალია.

ოსტეობლასტებსა და ოსტეოციტებს გაყოფის უნარი არა აქვთ. ოსტეობლასტები ჩვეულებრივ, ოსტეოციტებად ტრანსფორმაციას განიცდის, თუმცა, როგორც აღმოჩნდა, ორივე სახის უჯრედს არადიფერენცირებულ მდგომარეობაში (ოსტეოპროგენიტორ უჯრედად ტრანსფორმაცია) დაბრუნების უნარი აქვს. აღნიშნული თავისებურება ძვლის მაღალ პლასტიკურობას განაპირობებს.

კავშირი კლინიკასთან

ოსტეოპოროზი ძვლის მასის შემცირებით მიმდინარე პათოლოგიაა, რომელიც უფრო ხშირად მენოპაუზის ასაკის ქალებში ვითარდება. მენოპაუზის დროს ქალის სასქესო ჰორმონის – ესტროგენის პროდუქცია მნიშვნელოვნად მცირდება. ესტროგენი ოსტეობლასტების მიერ ძვლოვანი მატრიქსის სინთეზსა და სეკრეციას ააქტივებს. ესტროგენის რაოდენობის შემცირების შემდეგ ოსტეოკლასტების აქტივობა ბევრად აჭარბებს ოსტეობლასტების აქტივობას, რაც ძვლის მასის შემცირებას განაპირობებს. ასეთი ძვალი მყოფე ხდება და ადვილად ტყდება.

რაქიტი – ბავშვთა ასაკის დაავადებაა, რომელიც ვიტამინის ნაკლებობით არის განპირობებული. ვიტამინის გარეშე ნაწლავის ლორწოვან გარსში კალციუმის შეწოვა არ ხდება. კალციუმის ნაკლებობა ეპიფიზური ხრტილის გაძვალების პროცესს აფერხებს. წარმოქმნილი ძვლოვანი მატრიქსი მცირე რაოდენობით კალციუმს შეიცავს, რის გამოც ძვალი ადვილად განიცდის დეფორმაციას. რაქიტით დაავადებულ ბავშვებს განსაკუთრებით გამოხატული აქვთ ქვემო კიდურების დეფორმაცია.

კუნთოვანი ქსოვილი

კუნთოვანი ქსოვილი კუნთოვანი უჯრედებისა და საშუალო რაოდენობით უჯრედშორისი ნივთიერებისაგან შედგება. კუნთოვანი უჯრედები ორგანიზმში მაღალსპეციალიზებულ ფუნქციას – შეკუმშვას ახორციელებს. ხერხემლიანებში სამი სახის კუნთოვან ქსოვილს არჩევენ:

ჩონჩხის კუნთოვანი ქსოვილი კიდურებისა და ხერხემლის ძვლების ერთმანეთთან დაკავშირებაში მონაწილეობს და უზრუნველყოფს ისეთი კომპლექსური, შეთანხმებული მოძრაობების შესრულებას, როგორიცაა სხეულის ან მისი ნაწილების გადაადგილება და წონასწორობის შენარჩუნება. ჩონჩხის კუნთოვანი უჯრედები სწრაფ და ძლიერ შეკუმშვას ახორციელებს. ასეთ შეკუმშვას იზოტონურ შეკუმშვას უწოდებენ.

გულის კუნთოვანი ქსოვილი წაგრძელებული ფორმის დატოტვილი უჯრედებისაგან შედგება, რომლებიც ერთმანეთს სპეციალური, მხოლოდ მათთვის დამახასიათებელი, კავშირებით უკავშირდება. მათი შეკუმშვა ძალიან ძლიერი და რითმულია. გულის კუნთოვანი ქსოვილის შეკუმშვა სისხლძარღვთა სისტემაში სისხლის გადაადგილებას უზრუნველყოფს.

გლუვი კუნთოვანი ქსოვილი შინაგანი ორგანოების კედლის შემადგენლობაში შედის. მისი შეკუმშვა და მოდუნება სისხლძარღვების სანათურის დიამეტრის ზომებს აკონტროლებს, საჭმლის მომნელებელ არხში საკვებს გადაადგილებს და ა.შ. ჩონჩხის კუნთისაგან განსხვავებით, გლუვი კუნთის შეკუმშვა ბევრად უფრო ნელი და ხანგრძლივია.

ჩონჩხისა და გულის კუნთოვანი ქსოვილი მეზოდერმული წარმოშობისაა. პირველს ქორდისახლო მეზოდერმა, მეორეს კი – ლატერალური მეზოდერმის პირხახის მემბრანასთან მიმდებარე ნაწილი აძლევს დასაბამს. გლუვი კუნთოვანი ქსოვილი მეზენქიმისაგან წარმოიქმნება.

კუნთოვანი უჯრედის – ***მიოციტის*** ზოგიერთ სტრუქტურას სპეციალური სახელი ჰქვია. ასე მაგალითად, ციტოპლაზმას ***სარკოპლაზმა*** ეწოდება (ბერძნ. ***sarkos, ხორცი + plasma***), გლუვ ენდოპლაზმურ ბადეს – ***სარკოპლაზმური ბადე,*** ხოლო პლაზმალემას – ***სარკოლემა.***

ჩონჩხის განივზოლიანი კუნთოვანი ქსოვილი

ჩონჩხის განივზოლიანი კუნთოვანი ქსოვილი ცილინდრული ფორმის კუნთოვანი ბოჭკოების კონებისაგან შედგება. ამ ბოჭკოების სიგრძე 1-40 მმ, ხოლო დიამეტრი 10-50 მკმ-მდეა. თითოეული კუნთოვანი ბოჭკო 100-მდე ბირთვს შეიცავს. მრავალბირთვიანი ბოჭკოების ჩამოყალიბება ემბრიონულ პროცესში კუნთოვანი უჯრედების წინამორბედი უჯრედების – მიობლასტების – ერთმანეთთან შერწყმით მიმდინარეობს. ასეთ მრავალბირთვიან სტრუქტურას ***სიმპლასტი*** ეწოდება. ბირთვებს პერიფერიული განლაგება აქვს, რაც გულისა და გლუვი კუნთისაგან ჩონჩხის კუნთის დიფერენციაციას აადვილებს.

ჩონჩხის კუნთის ორგანიზაცია. სხვადასხვა სახის კუნთებში კუნთოვანი ბოჭკოები

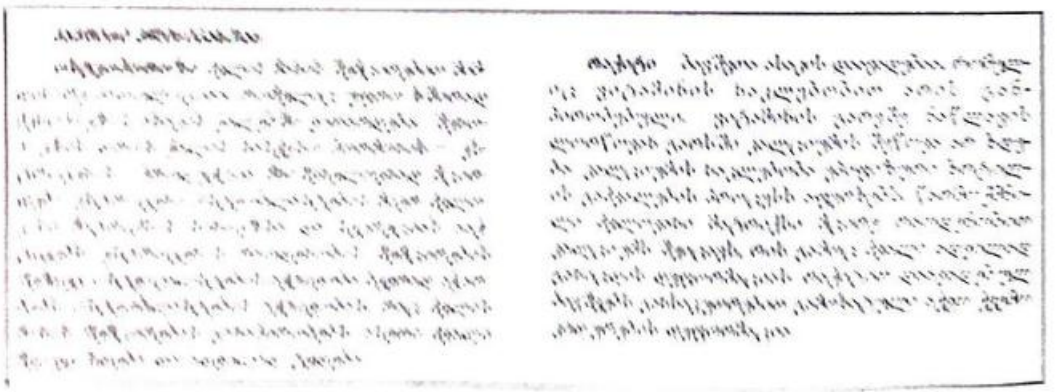
ლაგდებიან და მასზე ახალი ძვლოვანი მატრიქსის წარმოქმნას იწყებენ.

ამრიგად, ძვლის სიგრძეში ზრდას ეპიფიზური ქონდროციტების პროლიფერაცია განაპირობებს. ამასთან, ეპიფიზური ფირფიტის ერთ ბოლოში ქონდროციტების პროლიფერაცია, მეორე ბოლოში კი – დესტრუქცია მიმდინარეობს. ვინაიდან ამ ორი საპირისპირო პროცესის აქტივობის ხარისხი დაახლოებით თანაბარია, ეპიფიზური ფირფიტის სისქე არ იცვლება. საშაგიეროდ, იგი თანდათან სცილდება დიაფიზის შუა ნაწილს, რაც, საბოლოო ჯამში, ძვლის სიგრძეში ზრდას განაპირობებს.

ძვლის მატრიქსში კალციუმის ფოსფატის ჩალაგების შეჩანაზის საბოლოოდ დადგენილი არ არის. ცნობილია, რომ გაკირვა კალციუმის მარილების კოლაგენური ბოჭკოების გასწვრივ ჩანალაგებით იწყება. ეს პროცესი პროტეოგლიკანებისა და კალციუმის შებოჭვის მაღალი უნარის მქონე გლიკოპროტეინის მონაწილეობით ხორციელდება. ჩანაფიქრია, კალციუმის მარილების ჩალაგებას ოსტეობლასტები უწყობს ხელს. მათ ციტოპლაზმურ ბუშტუკებში კალციუმის დაგროვებისა და ექსტრაცელულურ მატრიქსში მათი გამოყოფის უნარი აქვთ. გაკირვის პროცესის ნორმალურ მიმდინარეობაში ოსტეობლასტების ტუტე ფოსფატაზა მნიშვნელოვან როლს ასრულებს.

ძვლის ზრდა, ყოველთვის, უკვე წარმოქმნილი ქსოვილის ნაწილობრივ რეზორბციასა და ხელახალ წარმოქმნას უკავშირდება. ამის გამო ზრდის პროცესში ძვლის ფორმის დაკარგვა არ ხდება. ძვლის ხელახალი წარმოქმნის ინტენსივობა ახალგაზრდა ასაკში ძალიან მაღალია.

ოსტეობლასტებსა და ოსტეოციტებს გაყოფის უნარი არა აქვთ. ოსტეობლასტები ჩვეულებრივ, ოსტეოციტებად ტრანსფორმაციას განიცდის, თუმცა, როგორც აღმოჩნდა, ორივე სახის უჯრედს არადიფერენცირებულ მდგომარეობაში (ოსტეოპროგენიტორ უჯრედად ტრანსფორმაცია) დაბრუნების უნარი აქვს. აღნიშნული თავისებურება ძვლის მაღალ პლასტიკურობას განაპირობებს.



თავი 10

კუნთოვანი ქსოვილი

კუნთოვანი ქსოვილი კუნთოვანი უჯრედებისა და საშუალო რაოდენობით უჯრედშორისი ნივთიერებისაგან შედგება. კუნთოვანი უჯრედები ორგანიზმში მაღალსპეციალიზებულ ფუნქციას – შეკუმშვას ახორციელებს. ხერხემლიანებში სამი სახის კუნთოვან ქსოვილს არჩევენ:

ჩონჩხის კუნთოვანი ქსოვილი კიდურებისა და ხერხემლის ძვლების ერთმანეთთან დაკავშირებაში მონაწილეობს და უზრუნველყოფს ისეთი კომპლექსური, შეთანხმებული მოძრაობების შესრულებას, როგორიცაა სხეულის ან მისი ნაწილების გადაადგილება და წონასწორობის შენარჩუნება. ჩონჩხის კუნთოვანი უჯრედები სწრაფ და ძლიერ შეკუმშვას ახორციელებს. ასეთ შეკუმშვას ნებელობით შეკუმშვას უწოდებენ.

გულის კუნთოვანი ქსოვილი წაგრძელებული ფორმის დატოტვილი უჯრედებისაგან შედგება, რომლებიც ერთმანეთს სპეციალური, მხოლოდ მათთვის დამახასიათებელი, კავშირებით უკავშირდება. მათი შეკუმშვა ძალიან ძლიერი და რითმულია. გულის კუნთოვანი ქსოვილის შეკუმშვა სისხლძარღვთა სისტემაში სისხლის გადაადგილებას უზრუნველყოფს.

გლუვი კუნთოვანი ქსოვილი შინაგანი ორგანოების კედლის შემადგენლობაში შედის. მისი შეკუმშვა და მოდუნება სისხლძარღვების სანათურის დიამეტრის ზომებს აკონტროლებს, საჭმლის მომნელებელ არხში საკვებს გადაადგილებს და ა.შ. ჩონჩხის კუნთისაგან განსხვავებით, გლუვი კუნთის შეკუმშვა ბევრად უფრო ნელი და ხანგრძლივია.

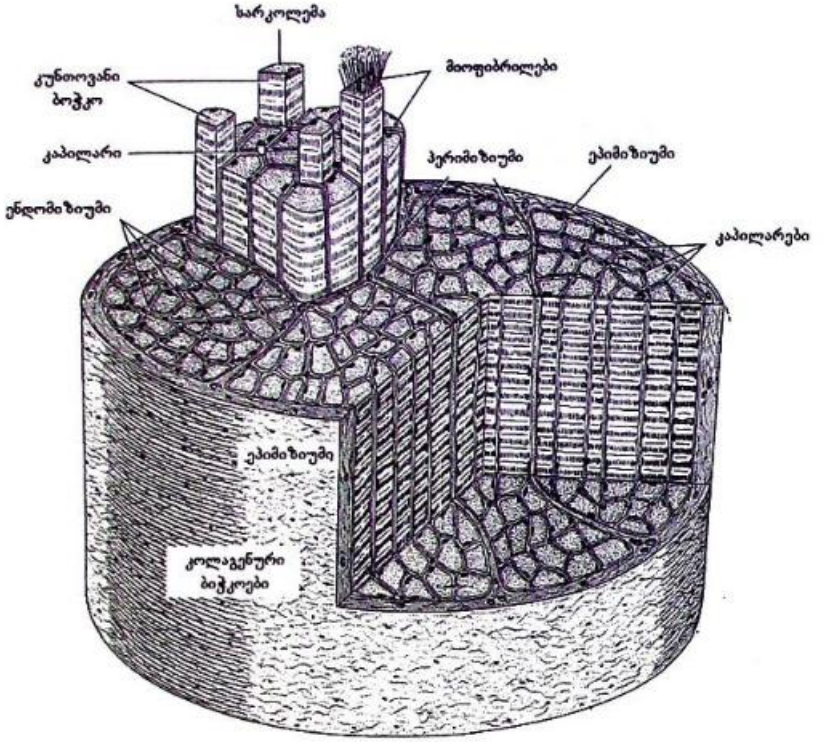
ჩონჩხისა და გულის კუნთოვანი ქსოვილი მეზოდერმული წარმოშობისაა. პირველს ქორდისახლო მეზოდერმა, მეორეს კი – ლატერალური მეზოდერმის პირხახის მემბრანასთან მიმდებარე ნაწილი აძლევს დასაბამს. გლუვი კუნთოვანი ქსოვილი მეზენქიმისაგან წარმოიქმნება.

კუნთოვანი უჯრედის – ***მიოციტის*** ზოგიერთ სტრუქტურას სპეციალური სახელი ჰქვია. ასე მაგალითად, ციტოპლაზმას ***სარკოპლაზმა*** ეწოდება (ბერძნ. ***sarkos, ხორცი + plasma***), გლუვ ენდოპლაზმურ ბადეს – ***სარკოპლაზმური ბადე,*** ხოლო პლაზმალემას – ***სარკოლემა.***

ჩონჩხის განივზოლიანი კუნთოვანი ქსოვილი

ჩონჩხის განივზოლიანი კუნთოვანი ქსოვილი ცილინდრული ფორმის კუნთოვანი ბოჭკოების კონებისაგან შედგება. ამ ბოჭკოების სიგრძე 1-40 მმ, ხოლო დიამეტრი 10-50 მკმ-მდეა. თითოეული კუნთოვანი ბოჭკო 100-მდე ბირთვს შეიცავს. მრავალბირთვიანი ბოჭკოების ჩამოყალიბება ემბრიონულ პროცესში კუნთოვანი უჯრედების წინამორბედი უჯრედების – მიობლასტების – ერთმანეთთან შერწყმით მიმდინარეობს. ასეთ მრავალბირთვიან სტრუქტურას ***სიმპლასტი*** ეწოდება. ბირთვებს პერიფერიული განლაგება აქვს, რაც გულისა და გლუვი კუნთისაგან ჩონჩხის კუნთის დიფერენციაციას აადვილებს.

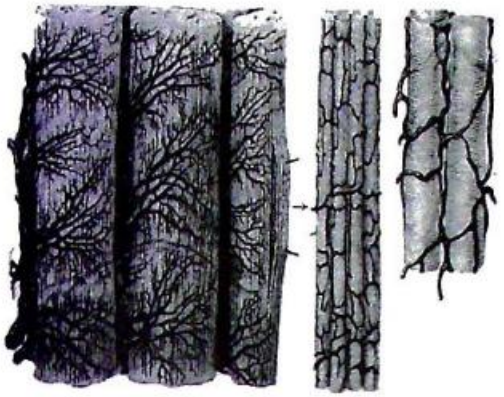
ჩონჩხის კუნთის ორგანიზაცია. სხვადასხვა სახის კუნთებში კუნთოვანი ბოჭკოები



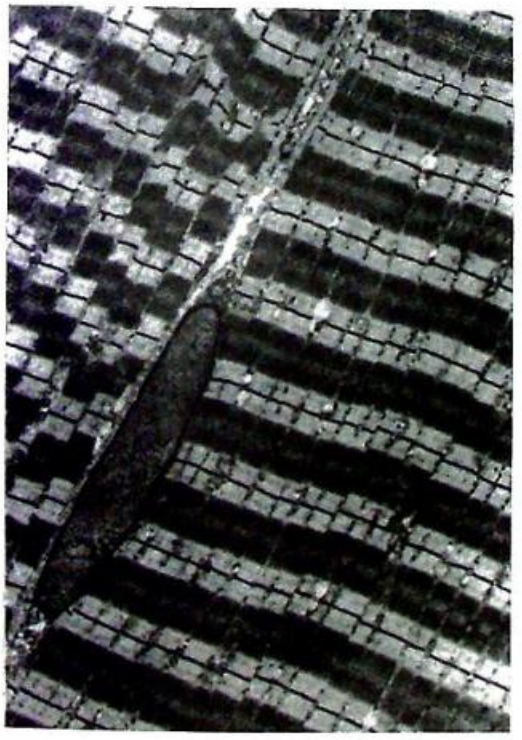
სურ. 10-1. ჩონჩხის კუნთის სტრუქტურული ორგანიზაციის სქემა (L. Junqueira, J. Carneiro, R. Kelley, Basic Histology, 1998 მიხედვით).

მოწესრიგებული კონების სახით არის განლაგებული (სურ. 10–1). ამ კონებს გარედან ფარავს და აერთიანებს მკვრივი შემაერთებელი ქსოვილის შალითა, რომელსაც ***ეპიმიზიუმი*** ეწოდება (ბერძნ. ***epi, ზემოთ + mys, კუნთი***).

ეპიმიზიუმიდან, კუნთის შიგნით შემაერთებელქსოვილოვანი სეპტები მიემართება, რომლებიც ბოჭკოთა ცალკეულ კონებს შემოსაზღვრავენ. ბოჭკოთა კონების მფარავ შემაერთებელ ქსოვილს ***პერიმიზიუმი*** (***peri , ირგვლივ + mys***) ეწოდება. ბოჭკოთა კონის შიგნით თითოეულ კუნთოვან ბოჭკოს აკრავს შემაერთებელი ქსოვილის ნაზი ფენა, რომელსაც ***ენდომიზიუმი*** (***endon, შიგნით + mys***) ეწოდება. ენდომიზიუმი ბაზალური ფირფიტისა და რეტიკულური ბოჭკოებისაგან იქმნება. კუნთის შემაერთებელი ქსოვილის ერთერთი უმნიშვნელოვანესი ფუნქცია კუნთოვანი უჯრედების შეკუმშვით წარმოქმნილი ძალების მექანიკური ტრანსფორმაციაა, ვინაიდან უმეტეს შემთხვევაში კუნთოვანი უჯრედი კუნთის ერთი ბოლოდან მეორემდე ვერ აღწევს. სისხლძარღვები კუნთოვან ბოჭკოთა შორის შემაერთქსოვილოვან ძგიდეებს მიჰყვება. მათი განლაგება ბოჭკოების სიგრძივი ღერძის პარალელურია (სურ. 10-2). კაპილარული ქსელი ნებისმიერ კუნთში ძალიან კარგად არის განვითარებული. კაპილარები უწყვეტი ტიპისაა. კუნთოვანი ბოჭკოების ირგვლივ შემაერთებელ ქსოვილში ლიმფური კაპილარების ქსელიც კარგად არის გამოხატული. ზოგიერთი კუნთი თავისი დაბოლოების ადგილას ეიწროვდება და კუნთმყესის შეერთებას ქმნის. ამ მიდამოში მყესის კოლაგენური ბოჭკოები კუნთოვან ბოჭკოებს



სურ. 10-2. ჩონჩხის კუნთის სისხლძარღვები კუნთოვანი ბოჭკოების კონების ირგვლივ, პერიმიზიუმში (მარცხნივ)) და თითოეული კუნთოვანო ბოჭკოს ირგვლივ, ენდომიზიუმში (მარჯვნივ) (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 1994 მიხედვით).



სურ. 10-4. განივზოლიანი კუნთოვანი ბოჭკოს ელექტრონოგრამა. ყველა მიოფიბრილას დიამეტრი ერთნაირია. ბირთვი პერიფერიაზე, უშუალოდ სარკოლემის ქვეშ მდებარეობს (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 1994 მიხედვით).

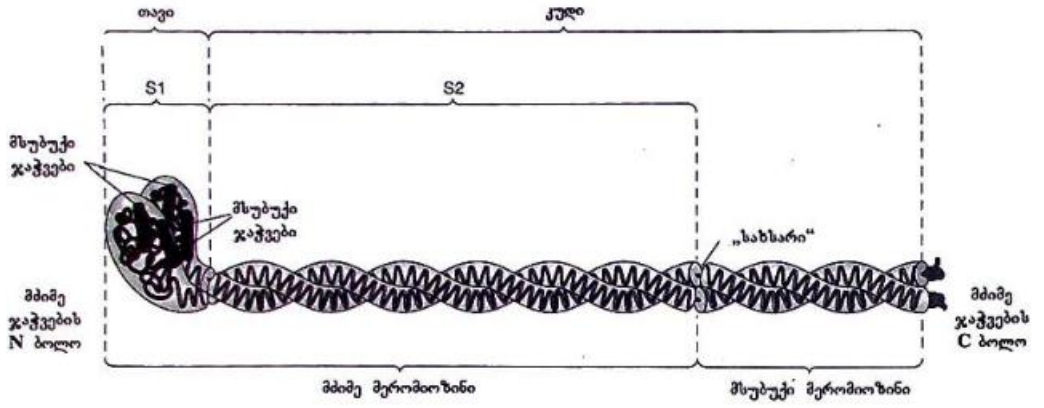


სურ. 10-3. კუნთოვანი ბოჭკოები სიგრძივ ჭრილში. განირჩევა მუქი A- და ნათელი I-დისკოების მოწესრიგებული მონაცვლეობა (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 1994 მიხედვით).

შორის აღწევს და მათი პლაზმალემის ღრმა ინვაგინაციებში ბოლოვდება.

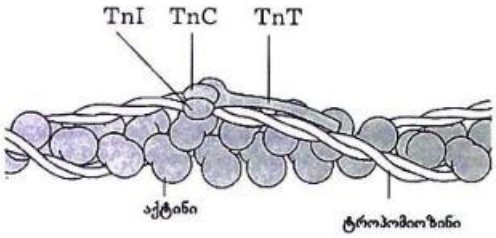
ჩონჩხის კუნთოვანი ბოჭკოს აგებულება. სინათლის მიკროსკოპში ჩონჩხის კუნთოვან ბოჭკოებს განივზოლიანი შესახედაობა აქვს (სურ. 10-3). სარკოპლაზმა სავსეა სიგრძივად მიმართული, ცილინდრული ფორმის ფილამენტების კონებით, რომლებსაც ***მიოფიბრილები*** ეწოდება. მიოფიბრილების დიამეტრი დაახლოებით 1-2 მკმ-ია, ხოლო სიგრძე ბოჭკოს სიგრძის ტოლია. მათი განლაგება კუნთოვანი ბოჭკოს სიგრძივი ღერძის პარალელურია. ჩონჩხის კუნთის განივზოლიანობა, რომელიც სინათლის მიკროსკოპში თითოეულ მიოფიბრილაში განირჩევა, მათში ერთმანეთის მონაცვლე ნათელი და მუქი არეების არსებობით არის განპირობებული. მუქ ზოლებს ***ანიზოტროპული*** ანუ ***A დისკო*** ეწოდება. ეს უბანი პოლარიზაციულ მიკროსკოპში ორმაგი შუქმტეხობით ხასიათდება. ნათელ არეებს ***იზოტროპული*** ან ***I დისკო*** ეწოდება (სურ. 10-4). I დისკოებს, პოლარიზაციულ მიკროსკოპში, ორმაგი შუქმტეხობა არ ახასიათებს.

განივზოლიანი მიოფიბრილა სქელი და



სურ. 10-5. მიოზინის მოლეკულის სტრუქტურული ორგანიზაცია (S.L. Wolfe, Molecular and Cellular Biology, 1993 მიხედვით).

თხელი ფილამენტებით იქმნება. ***სქელი ფილამენტების*** სიგრძე 1,6 მკმ, ხოლო სიგანე – 1,5 ნმ-ია. მათ შემადგენლობაში მიოზინ II-ის უამრავი მოლეკულაა. ***მიოზინის*** მოლეკულური წონა დაახლოებით 500 კილოდალტონია. იგი ორი მძიმე და ოთხი მსუბუქი ჯაჭვით იქმნება (სურ. 10-5). მიოზინ II-ის შემადგენლობაში თავს და კუდს არჩევენ. მიოზინის მოლეკულის თავის სიგრძე დაახლოებით 6 ნმ, ხოლო სიგანე – 4 ნმ-ია. კუდის სიგრძე და სიგანე, შესაბამისად 150 ნმ და 2-3 ნმ-ია. მიოზინის მოლეკულის მძიმე ჯაჭვები α-ჯაჭვის სახით არის წარმოდგენილი. კუდის მიდამოში ისინი ერთმანეთის ირგვლივ იხვევა და ორმაგ სპირალს წარმოქმნის. კუდის ბოლო ნაწილში (C –ტერმინალურ ბოლოზე) თითოეული α-ჯაჭვი მცირე ზომის გლობულური სეგმენტით ბოლოვდება. N ტერმინალურ ბოლოზე მძიმე α-ჯაჭვები უფრო შემსხვილებულია და მიოზინის ორმაგ თავს წარმოქმნის. თითოეულ მათგანს თავის მიდამოში ორი მსუბუქი ჯაჭვი უკავშირდება. მიოზინის მოლეკულის თავის სეგმენტი აქტინთან და ატფ-თან დამაკავშირებელ უბნებს შეიცავს. ამ უკანასკნელს ატფ-ს ჰიდროლიზის უნარი აქვს. მიოზინის თავი სხვა ატფ-აზებისაგან მნიშვნელოვნად განსხვავდება, ვინაიდან მის ჰიდროლიზურ მოქმედებას აქტინი ააქტივებს. ტრიპსინის მსუბუქი ზემოქმედების შედეგად მიოზინის მოლეკულის კუდის ნაწილი სიგრძეზე ორ ნაწილად იხსნება. გახსნა კუდის ბოლოდან იწყება და დაახლოებით მის 1/3-ს მოიცავს. გაუხსნელი ფრაგმენტი ატფ-აზურ აქტივობას ინარჩუნებს. ამ ნაწილს ***მძიმე მერომიოზინი*** ეწოდება, ხოლო კუდის დანარჩენ (გახსნილ მონაკვეთს) ***მსუბუქ მერომიოზინს*** უწოდებენ. ვინაიდან ტრიპსინის საწყისი მოქმედებით მიოზინის მოლეკულა ორ ნაწილად მხოლოდ გარკვეულ უბნამდე იხსნება, ვარაუდობენ, რომ ამ უბანში α-ჯაჭვები თავისთავად გაშლილია (არ არის დახვეული). ზოგიერთი მეცნიერი ამ უბანს ადარებს სახსარს, რომელიც მიოზინის მოლეკულას დრეკადობას ანიჭებს და აქტინსა და მიოზინს შორის განიეი კავშირების ჩამოყალიბებას აადვილებს. ტრიპსინის ან სხვა პროტეაზების უფრო უხეში მოქმედება კუდის დარჩენილი მონაკვეთის გახსნასაც იწვევს, გახსნის პროცესი თავისა და კუდის შეერთების უბანში ჩერდება. ვარაუდობენ, რომ მიოზინის

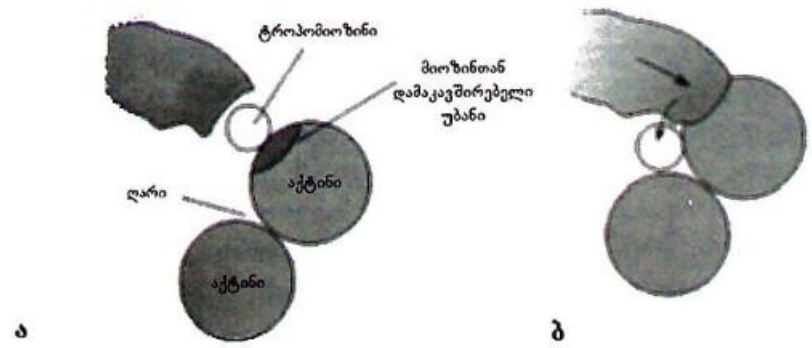


სურ. 10-6. თხელი ფილამენტის მოლეკულური ორგანიზაციის სქემა (S.L. Wolfe, Molecular and Cellular Biology, 1993 მიხედვით).

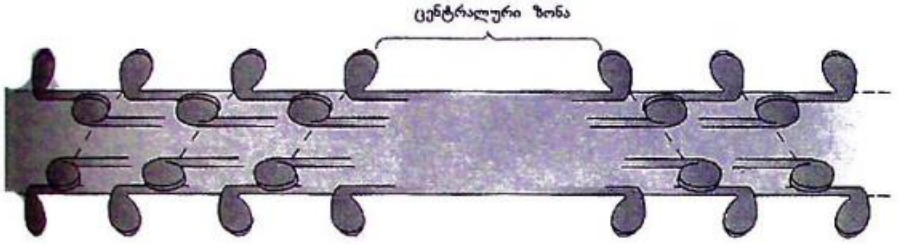
მოლეკულის ეს უბანიც სახსრის მაგვარია. ასეთი 'სახსრის" არსებობა მიოზინის თავს კუდის მიმართ მოძრავს ხდის. ამრიგად, მძიმე მერომიოზინის შემადგენლობაში ორ უბანს განარჩევენ. მათ S_1 და S_2 სეგმენტებს უწოდებენ. S_1 სეგმენტი თავის ნაწილია, ხოლო S_2 სეგმენტი კუდის ის ნაწილია, რომელიც თავსა და მსუბუქ მერომიოზინს შორის მდებარეობს.

თხელი ფილამენტები 1,0 მკმ სიგრძის და 8 ნმ სისქისაა. თხელი ფილამენტების ძირითადი შემადგენელი კომპონენტი ***აქტინის ფილამენტია***. გარდა ამისა, მის შემადგენლობაში ორი დამატებითი ცილა – ***ტროპომიოზინი და ტროპონინი*** შედის, რომლებიც აქტინ-მიოზინის ურთიერთობის რეგულაციაში მონაწილეობს. აქტინის ფილამენტები (F-აქტინი) G აქტინის გლობულური მონომერების ორი, ერთმანეთის ირგვლივ დახვეული ჯაჭვისაგან შედგება (სურ. 10-6). მათი დიამეტრი დაახლოებით 5,6 ნმ-ია. G აქტინის თითოეულ მონომერს მიოზინთან დამაკავშირებელი უბანი აქვს.

ტროპომიოზინი გრძელი და წვრილი მოლეკულაა. მისი სიგრძე დაახლოებით 40 ნმ-ია და იგი ორი პოლიპეპტიდური ჯაჭვისაგან შედგება. ტროპომიოზინის მოლეკულები ერთმანეთს თავით ბოლოსთან უკავშირდება და ქმნის გრძელ ფილამენტებს, რომლებიც აქტინის ფილამენტის ორ ჯაჭვს შორის არსებული ღარის გარეთა კიდეების გასწვრივ მდებარეობს. ერთი ტროპომიოზინის მოლეკულა აქტინის ფილამენტის 7 მონომერიან უბანს გადაფარავს. შესაბამისად, მას აქტინთან დამაკავშირებელი 7 უბანი აქვს და G-აქტინის 7 მოლეკულას უკავშირდება. ტროპომიოზინთან დაკავშირებულია ***ტროპონინის*** (***Tn***) მოლეკულა, რომელიც სამი სუბერთეულის ***–TnT, TnC, TnI –*** კომპლექსს წარმოადგენს. ***TnT*** სუბერთეული ტროპონინს ტროპომიოზინთან აკავშირებს. ტროპონინის მოლეკულა ტროპომიოზინის თითოეულ მოლეკულას მხოლოდ ერთ სპეციფიურ უბანში უკავშირდება. ***TnI*** სუბერთეული აქტინ-მიოზინის ურთიერთობის ჩამოყ-



სურ. 10-7. ა. „გამორთულ" მდგომარეობაში ტროპომიოზინი აქტინისა და მიოზინის დაკავშირებას ხელს უშლის. ბ. „ჩართულ" მდგომარეობაში ტროპომიოზინი თხელი ფილამენტის ღარში გადაინაცვლებს და აქტინ-მიოზინის კავშირი ხორციელდება.



სურ. 10-8. მიოზინის მოლეკულების ორგანიზაცია სქელ ფილამენტში.

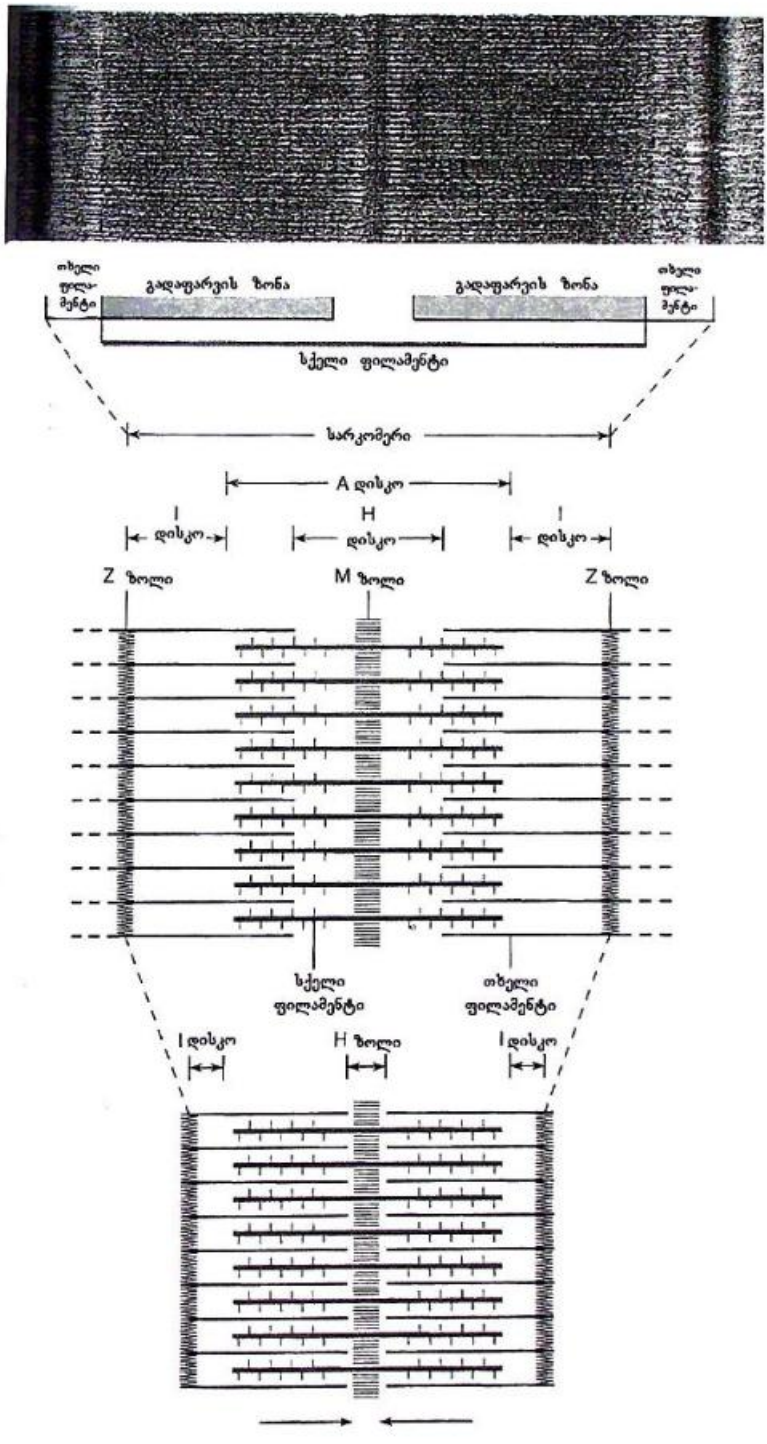
ალიბებას უშლის ხელს, ხოლო ***TnC*** სუბერთეული კალციუმის იონს უკავშირდება და აქტინის ფილამენტის ზედაპირზე ტროპომიოზინის მდებარეობას აკონტროლებს.

მიიჩნევენ, რომ Ca^{2+}-ის კონცენტრაციისა და ტროპონინის კონტროლის ქვეშ ტროპომიოზინი ორ „ჩართულ“ და „გამორთულ“ მდგომარეობაში შეიძლება იყოს. Ca^{2+}-ის არ არსებობისას იგი „გამორთულ“ მდგომარეობაშია და მიოზინისა და აქტინის დაკავშირებას ხელს უშლის (სურ. 10-7). ***TnC*** სუბერთეულთან Ca^{2+}-ის დაკავშირებას ტროპომიოზინი „ჩართულ“ მდგომარეობაში გადაჰყავს და აქტინისა და მიოზინის დაკავშირება შესაძლებელი ხდება (დაწვრილებით იხ. ქვემოთ).

სქელი ფილამენტები მიოფიბრილაში ანიზოტროპულ დისკოებს ქმნის. თითოეულ დისკოში სქელი ფილამენტები ერთმანეთის პარალელურად არის განლაგებული. სქელ ფილამენტებში მიოზინის მოლეკულები ისე ლაგდება, რომ მათი კუდები A დისკოს ცენტრალური ნაწილისაკენ, თავები კი – გარეთ არის მიმართული (სურ. 10-8). თითოეული სქელი ფილამენტი მიოზინის ასობით მოლეკულისაგან შედგება, რომლებიც თავიანთი კუდებით ერთმანეთს გადაფარაენ. მათი გლობულური თავები სქელი ფილამენტის ყოველი მხრიდან არის გამოშვერილი.

თითოეული **A** დისკოს ცენტრში მოთავსებულია ***ნათელი H ზოლი,*** რომელსაც ვიწრო **M** ზოლი შუაზე კვეთს (სურ. 10-9). ამ უბანში მეზობელ სქელ ფილამენტებს შორის კავშირები მყარდება. ეს ერთადერთი უბანია, სადაც მიოზინის თავები არ მდებარეობს. **M** ზოლის ძირითად შემადგენელ კომპონენტს ***კრეატინკინაზა*** წარმოადგენს, რომელიც ფოსფოკრეატინინიდან (ენერგიით მდიდარი ფოსფატური ჯგუფების შემცველი ნივთიერება) ფოსფატური ჯგუფის ადფ-თან გადატანას უზრუნველყოფს და, შესაბამისად, კუნთს შეკუმშვისათვის აუცილებელი ენერგიით ამარაგებს.

თხელი ფილამენტები იზოტროპულ დისკოს ქმნის და ნაწილობრივ ანიზოტროპული დისკოს შემადგენლობაში შედის. თხელი ფილამენტები, სქელი ფილამენტების მსგავსად პარალელური განლაგებით ხასიათდება. თითოეულ I დისკოს შუაში კვეთს მუქი ზოლი, რომელსაც ***Z ზოლი*** ეწოდება. თხელი ფილამენტების ერთი ბოლო ყოველთვის Z ზოლს უკავშირდება, მეორე კი A დისკოში აღწევს და ამ უკანასკნელის ცენტრალური უბნის მახლობლად ბოლოვდება. Z ზოლს ყველა ფილამენტი (+) ბოლოთი უკავშირდება. თხელი ფილამენტის ორივე ბოლოზე ჩამკეტი ცილები მდებარეობს. დღეისათვის ორი ასეთი ცილაა ცნობილი – ***Z ცილა (Cap Z)*** და ***ტროპომოდულინი.*** Z ცილა Z ზოლებში მდებარეობს და (+) ბოლოდან

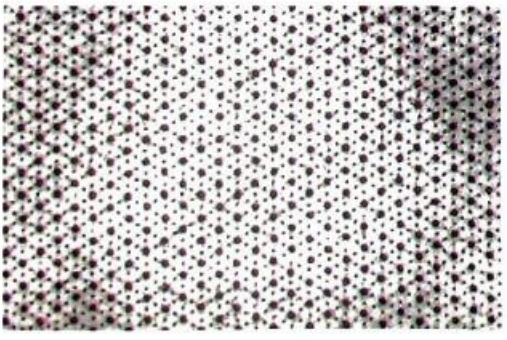


სურ. 10-9 სქელი და თხელი ფილამენტების ორგანიზაცია მიოფიბრილაში.

აქტინის ფილამენტების დეპოლიმერიზაციას უშლის ხელს. ვარაუდობენ, რომ ამ ურთიერთობის ჩამოყალიბებაში მნიშვნელოვან როლს Z ცილასთან ერთად α-აქტინინი ასრულებს. შესაძლოა, რომ Z ცილა აქტინის ფილამენტების Z ზოლის სხვა ცილებთან დაკავშირებასაც უზრუნველყოფს.

თხელი ფილამენტების საპირისპირო (–) ბოლოსთან დაკავშირებულია ტროპომოდულინი, რომელიც აქტინის დეპოლიმერიზაციას ამ ბოლოდანაც შეუძლებელს ხდის. ასეთი ორმხრივი ჩაკეტვა აქტინის ფილამენტს მაღალ სტაბილურობას ანიჭებს. I დისკოს შემადგენლობაში ყველა ფილამენტს ერთ სიგრძე აქვს, თუმცა სხვადასხვა კუნთში მათი სიგრძე შეიძლება განსხვავებული იყოს.

A დისკოში თხელი ფილამენტები სქელი ფილამენტების ირგვლივ განლაგდება. ერთი სქელი ფილამენტი 6 თხელი ფილამენტით არის გარშემორტყმული (სურ. 10-11). ანიზოტროპულ დისკოში მიოზინის მოლეკულების თავები, რომლებიც სქელი ფილამენტის ყოველი მხრიდან არის გამოშვერილი, მეზობლად მდებარე აქტინის ფილამეტებთან ჰორიზონტალურ (განივ) კავშირებს ამყარებს. A დისკოში, თხელი ფილამენტებისაგან, მხოლოდ H ზოლია თავისუფალი. სწორედ ამიტომ, მუქი A დისკოს ცენტრალური ნაწილი, ე.წ. H ზოლი, შედარებით ნათელია.

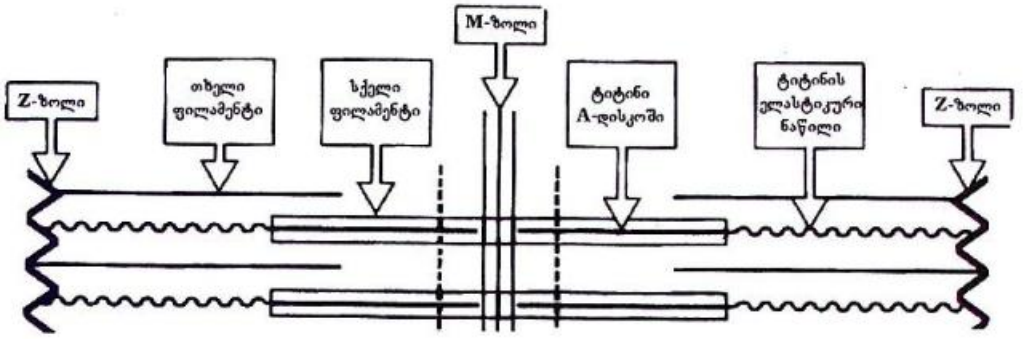


სურ. 10-11. განივზოლიანი მიოფიბრილას განივჭრილი A დისკოს მიდამოში. თითოეული სქელი ფილამენტი 6 თხელი ფილამენტით არის გარშემორტყმული (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 1994 მიხედვით).

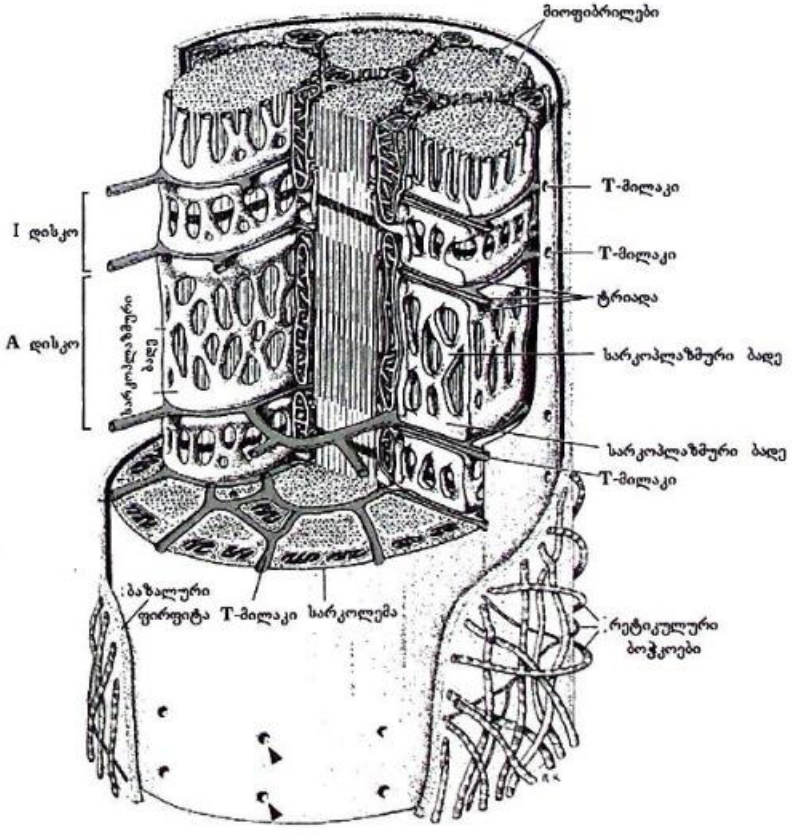
თხელი და სქელი ფილამენტების მოწესრიგებული, სამგანზომილებიანი ორგანიზაციის ჩამოყალიბებასა და შენარჩუნებას სპეციალური, ძალიან გრძელი ცილების არსებობა განაპირობებს. მიოფიბრილის ამ მესამე ფიბრილური სისტემის მთავარი წარმომადგენლები გიგანტური ცილა ***ტიტინი (კონექტინი)*** და ***ნებულინია***. ტიტინის (მოლეკულური წონა ≈2 700 000) სიგრძე დაახლოებით 1 მკმ-ია. ეს ცილა სქელი ფილამენტების ბოლოებს Z ზოლებთან აკავშირებს. ტიტინი H და Z ზოლებს შორის მდებარეობს. იგი ელასტიკური ჭიმის მსგავსად მოქმედებს და სარკომერში მიოზინს, როგორც შეკუმშულ, ისე მოსვენებულ მდგომარეობაში, ცენტრალურ მდებარეობას უნარჩუნებს. (სურ. 10-12).

ნებულინი (მოლეკულური წონა ≈ 700 000) გრძელ, არაელასტიკურ ფილამენტს ქმნის, რომელსაც აქტინთან დამაკავშირებელი განმეორებადი უბნები აქვს. იგი Z ზოლიდან აქტინის ფილამენტების გასწვრივ მიემართება. მისი სიგრძე მიმდებარე აქტინის ფილამენტის სიგრძის ტოლია. კუნთის დიფერენციაციის პროცესში ნებულინი აქტინის მონომერების რაოდენობისა და, შესაბამისად, თხელი ფილამენტის სიგრძის მაკონტროლებელ როლს ასრულებს.

ორ მეზობელ Z ზოლს შორის მოთავსებულ უბანს ***სარკომერი*** (***sarkos*** + ბერძნ. ***mere, ნაწილი***) ეწოდება. თითოეული მიოფიბრილა მრავალი ასეთი განმეორებადი ერთეულის – სარკომერისაგან შედგება. სარკომერი განივზოლიანი მიოფიბრილას სტრუქტურულ-ფუნქციური ერთეულია. მისი სიგრძე მოსვენებულ კუნთში დაახლოებით 2,5 მკმ-ია. შეკუმშვის პროცესში მისი სიგრძე თითქმის 70%-ით მცირდება. მეზობელ მიოფიბრილებში სარკომერების მოწესრიგებუ-



სურ. 10-12. სარკომერში ტიტინის მოლეკულის ორგანიზაციის სავარაუდო სქემა (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 1994 მიხედვით).



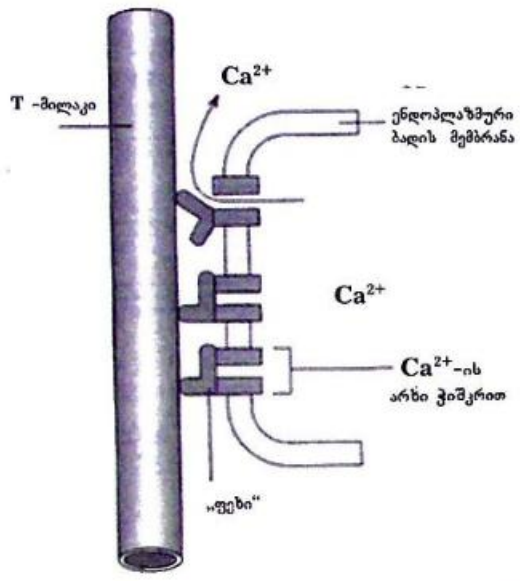
სურ. 10-13. ჩონჩხის კუნთოვანი ბოჭკოს სეგმენტი. სარკოლემა და მიოფიბრილები ნაწილობრივ მოკვეთილია. A და I დისკოს საზღვარზე სარკოლემა ქმნის მილაკის ფორმის ჩანადრეკებს (T მილაკები). თითოეული მათგანი ორივე მხრიდან უკავშირდება სარკოპლაზმური ბადის ტერმინალურ ცისტერნებს და ტრიადებს ქმნის.

ლი და შეთანხმებული განლაგება მთლიან კუნთოვან ბოჭკოს განივზოლიან შესახედაობას ანიჭებს.

სარკოპლაზმაში მიოფიბრილების გარდა გლუვი ენდოპლაზმური ბადის (სარკოპლაზმური რეტიკულუმის) კარგად განვითარებული ცისტერნები და დიდი რაოდენობით მიტოქონდრიებია. სარკოპლაზმური რეტიკულუმი Ca^{2+}-ის დეპოს წარმოადგენს და სტიმულის შესაბამისად ციტოზოლში ამ იონის კონცენტრაციას აკონტროლებს.

სხვა მრავალი პროცესის მსგავსად, შეკუმშვაც ციტოზოლში Ca^{2+}-ის რაოდენობის მატებით იწყება. ჩვეულებრივ, ციტოზოლში Ca^{2+}-ის კონცენტრაცია ძალიან დაბალია (<0,1 მკმ). არაკუნთოვან უჯრედებში Ca^{2+}-ის დაბალი კონცენტრაციის შენარჩუნებას განაპირობებს ციტოლემაში არსებული Ca^{2+}-ატფ-აზა, რომელიც კალციუმს უჯრედგარე სივრცეში გადატუმბავს. კუნთოვან უჯრედებში Ca^{2+}-ის დაბალ ციტოზოლურ კონცენტრაციას უნიკალური Ca^{2+}-ატფ-აზა ინარჩუნებს, რომელიც კალციუმს ციტოზოლიდან სარკოპლაზმურ ბადეში განუწყვეტლივ ტუმბავს.

ჩონჩხის განივზოლიანი კუნთოვანი ბოჭკოს მემბრანა სარკოპლაზმაში მილაკის ფორმის ჩანადრეკებს ქმნის, რომლებსაც განივი (T) მილაკების სისტემას უწოდებენ (სურ. 10-13). ეს მილაკები საკმაოდ ღრმად აღწევს სარკოპლაზმაში და A–I დისკოების საზღვარზე, ერთმანეთთან დაკავშირების გზით, ბადისებრ სტრუქტურას ქმნის. მილაკებისაგან შექმნილი ბადე მიოფიბრილას გარს ეხვევა. T მილაკის ორივე მხარეს სარკოპლაზმური ბადის ორი ცისტერნა მდებარეობს. კომპლექსს, რომელიც ერთი T მილაკისა და ორი ლატერალური (L) ცისტერნისაგან შედგება ***ტრიადა*** ეწოდება. ტრიადების მეშვეობით სარკოლემის დეპოლარიზაციის ტალღა სარკოპლაზმური ბადის მემბრანას

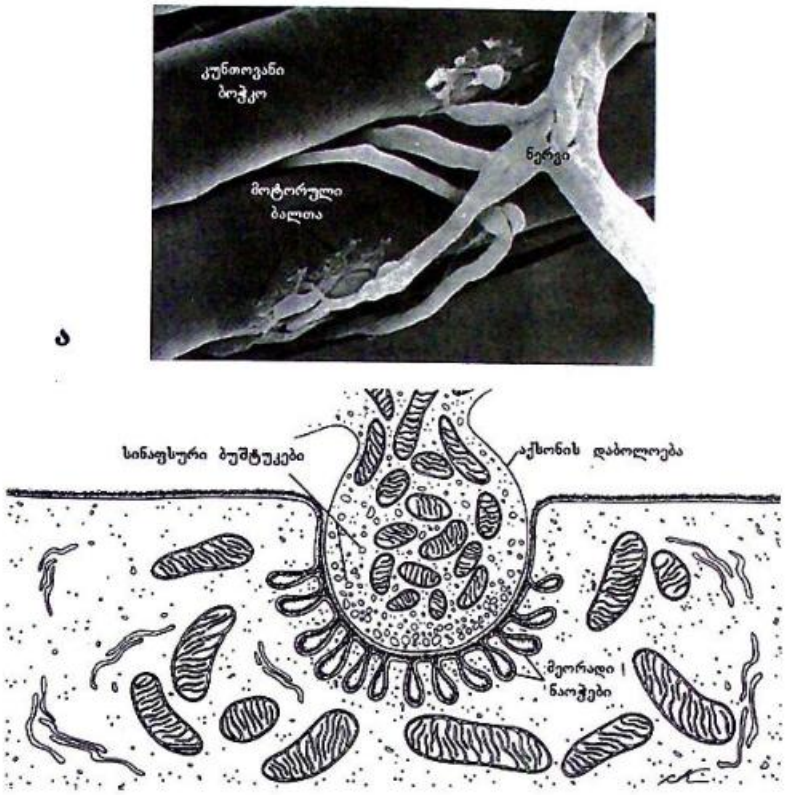


სურ. 10-14. T მილაკისა და სარკოპლაზმური ბადის ტერმინალური ცისტერნის ურთიერთობის სქემა.

გადაეცემა და მასში შენახული კალციუმის ციტოზოლში გამოყოფას განაპირობებს (სურ. 10-14). სარკოპლაზმური ბადისა და T მილაკების სიახლოვე ციტოზოლში Ca^{2+}-ის რაოდენობის მატების და შეკუმშვის მილიწუთებში განხორციელებას უზრუნველყოფს.

ჩონჩხის კუნთის შეკუმშვის მექანიზმი. დღეისათვის კუნთის შეკუმშვის ასახსნელად ყველაზე მისაღებია ფილამენტების სრიალის ჰიპოთეზა (ჰაქსლი– ლიმ – ტეილორის მოდელი), რომლის მიხედვითაც კუნთის დამოკლება შეკუმშვის პროცესში ფილამენტების მიერ ერთმანეთის გადაფარვის გზით ხდება.

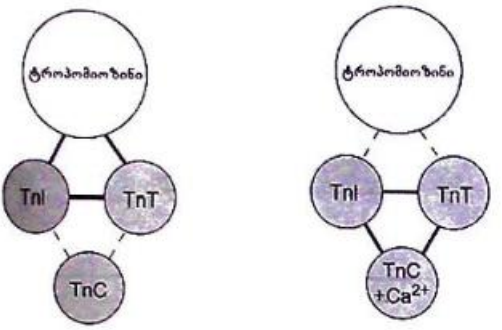
კუნთის პერიმიზიუმის შემაერთებელ ქსოვილში მიელინიანი მოტორული ნერვი შემოდის და იტოტება. კუნთთან უშუალო შეხების ადგილას ნერვული ბოჭკოები მიელინის გარსს კარგავს და ტერმინალურ გაგანიერებას ქმნის, რომელიც კუნთოვანი ბოჭკოს სარკოლემის მიერ შექმნილ სპეციალურ ჩაღრმავებაში ჯდება. ამ კომპლექსს ***ნერვ-კუნთოვანი კავშირი ან მოტორული ბალ-***



სურ. 10-15. მოტორული ბალთა. ა. სკანოგრამა ბ. სქემა.

თა ეწოდება (სურ. 10-15). ამ უბანში აქსონი მხოლოდ შვანის უჯრედის ციტოპლაზმის თხელი ფენით არის დაფარული. აქსონის ტერმინალური ნაწილის ციტოპლაზმა დიდი რაოდენობით მიტოქონდრიებსა და სინაფსურ ბუშტუკებს შეიცავს. მოტორულ ბალთაში მედიატორი აცეტილქოლინია. სინაფსური ნაპრალი ბაზალური ფირფიტის მსგავს ამორფულ ნივთიერებას შეიცავს. პოსტსინაფსური ნაწილის მემბრანა (სარკოლემა) მრავლობით ნაოჭს ქმნის, რომლის ქვეშაც, ციტოპლაზმაში დიდი რაოდენობით მიტოქონდრიები, ბირთვები, რიბოსომები და გლიკოგენის გრანულებია.

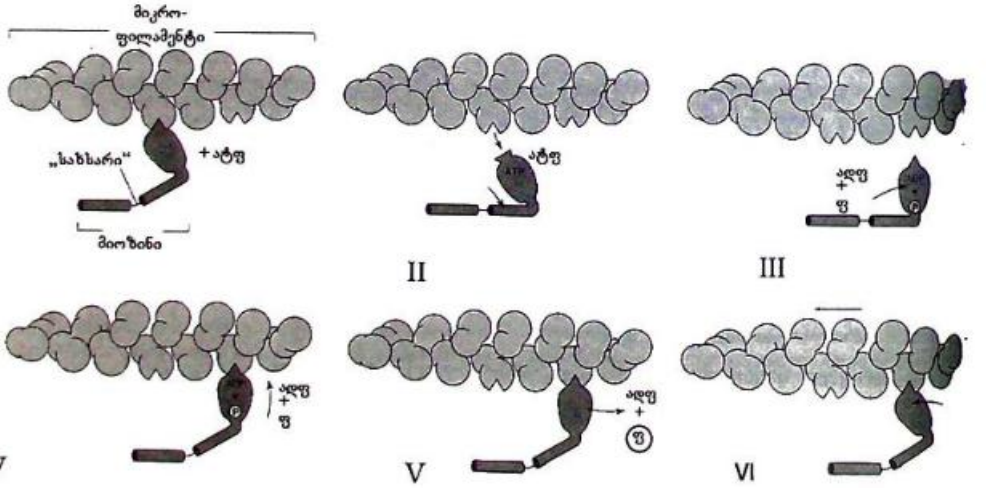
მოტორულ ბალთაში მოქმედების პოტენციალის წარმოქმნას სინაფსური ბუშტუკებიდან აცეტილქოლინის გამოთავისუფლება მოჰყვება, რომელიც სინაფსური ნაპრალის გავლით პოსტსინაფსურ მემბრანას აღწევს და აცეტილქოლინის რეცეპტორებს უკავშირდება. ნეიროტრანსმიტერის რეცეპტორთან დაკავშირებას ნატრიუმის არხების გახსნა ახლავს თან, რასაც კუნთოვანი უჯრედის მემბრანის დეპოლარიზაცია მოჰყვება. აცეტილქოლინით გამოწვეული დეპოლარიზაციის ტალღა ბოჭკოს მთელ ზედაპირზე ვრცელდება და განივი მილაკების (T სისტემის) მეშვეობით მის სიღრმეში აღწევს. თითოეული ტრიადის მიდამოში სიგნალი სარკოპლაზმური ბადის ცისტერნებს გადაეცემა და კალციუმის იონების გამოთავისუფლებას იწვევს. ციტოზოლში კალციუმის იონების კონცენტრაციის მატება შეკუმშვის პროცესის დაწყებას განაპირობებს. ტროპონინის TnC სუბერთეულს კალციუმთან დასაკავშირებელი ოთხი და TnI – TnT სუბ-



სურ. 10-16. ტროპონინ-ტროპომიოზინის ურთიერთობის სქემა კალციუმის დაბალი და მაღალი კონცენტრაციის პირობებში. მუქი ხაზებით მოლეკულებს შორის მჭიდრო, წყვეტილი ხაზებით კი – სუსტი კავშირია აღნიშნული.

ერთეულებთან დამაკავშირებელი თითოთითო უბანი გააჩნია. TnC სუბერთეული უშუალოდ ტროპომიოზინის მოლეკულას არ უკავშირდება. კალციუმის არარსებობისას TnC სუბერთეული TnI და TnT სუბერთეულებთან სუსტად არის დაკავშირებული, ეს უკანასკნელები კი, თავის მხრივ, მჭიდროდ უკავშირდებიან ტროპომიოზინს (სურ. 10-16). კალციუმის იონების თანაობისას TnC სუბერთეული ფორმას იცვლის და TnI და TnT სუბერთეულებს მჭიდროდ უკავშირდება, რაც TnI და TnT სუბერთეულების კავშირს ტროპომიოზინთან მნიშვნელოვნად ასუსტებს. ამის შედეგად ტროპომიოზინის მოლეკულა, რომელსაც თავისუფალი მოძრაობის საშუალება ეძლევა, აქტინის ჯაჭვებს შორის არსებულ ღარში გადაინაცვლებს და აქტინის ფილამენტის ზედაპირს ათავისუფლებს.

შეკუმშვის ჰიპოთეზური ციკლის დასაწყისში მიოზინის თავი დაახლოებით 45° კუთხეს ქმნის და აქტინის მოლეკულის შესაბამის უბანს მჭიდროდ უკავშირდება (სურ. 10-17). ატფ-ს მოლეკულასთან დაკავშირება მიოზინის თავის კონფიგურაციას ცვლის, რის შედეგადაც მიოზინის თავი აქტინის მოლეკულას სცილდება. აქტინ-მიოზინის კომპლექსის დაშლის შემდეგ მიოზინის თავთან დაკავშირებული ატფ ადფ-ად და ფოსფორად იშლება, მაგრამ პიდროლიზის პროდუქტები



სურ. 10-17. განივზოლიან მიოფიბრილაში ფილამენტების სრიალის გამარტივებული მექანიზმის სქემა. ციკლის დასაწყისში (I) მიოზინის თავი 45°-მდე არის მოხრილი და თხელი ფილამენტის აქტინის სუბერთეულს მჭიდროდ უკავშირდება. ამ მდგომარეობაში მიოზინი ატფ-ს მოლეკულას უკავშირდება, რაც მიოზინის თავის კონფიგურაციას ცვლის (II) და იგი აქტინს სცილდება. ატფ ადფ-ად და ფოსფორად იშლება (III), თუმცა პიდროლიზის პროდუქტები მიოზინის თავთან მჭიდროდ დაკავშირებული რჩება. ატფ-ს დაშლის შემდეგ მიოზინის თავის ფორმა იცვლება და იგი 45°-დან 90°-იან მდგომარეობაში გადადის. მიოზინის თავის აქტინ-დამაკავშირებელი უბანი კვლავ აქტიურდება (IV) და აქტინ-მიოზინის კომპლექსი აღდგება, რასაც მიოზინის თავიდან ადფ-სა და ფოსფორის გამონთავისუფლება მოჰყვება (V). ატფ-ის პიდროლიზის პროდუქტების გამოყოფა მიოზინის თავის მესამე კონფიგურაციულ ცვლილებას იწვევს. იგი კვლავ 45°–იან მდგომარეობას უბრუნდება და მასთან დაკავშირებულ თხელ ფილამენტსაც შესაბამის მანძილზე გადაადგილებს.

კვლავ მიოზინთან დაკავშირებული რჩება. ატფ-ს დაშლის შემდეგ მიოზინის თავი 90°-იან მდგომარეობაში გადადის. მიოზინის აქტინდამაკავშირებელი უბანი კვლავ ძველებურ ფორმას ღებულობს და აქტინის მოლეკულას უკავშირდება. აქტინ-მიოზინის კომპლექსის წარმოქმნა ატფ-ს ჰიდროლიზის პროდუქტების გამოთავისუფლების საშუალებას იძლევა. ამ დროს გამოთავისუფლებული ენერგიის ხარჯზე მიოზინის თავი 90°-დან კვლავ 45°-იან მდგომარეობაში გადადის და მასთან დაკავშირებული აქტინის უბანი H ზოლის მიმართულებით შესაბამის მანძილზე გადააქვს. ამის შემდეგ მიოზინის თავი ახალი ატფ-ს მოლეკულის დასაკავშირებლად მზად არის და ციკლი თავიდან იწყება.

თანდათანობით აქტინის ფილამენტები სულ უფრო ღრმად შედის A დისკოში, რაც I დისკოს ზომებს მნიშვნელოვნად ამცირებს. ამასთანავე, H ზოლი, რომელიც A დისკოს შუაში მდებარეობს, ვიწროვდება. მანძილი სარკომერებს შორის მოკლდება. აქვე უნდა აღინიშნოს, რომ შეკუმშვის პროცესში თავად სქელი და თხელი ფილამენტების სიგრძე არ იცვლება, ანუ შეკუმშვა ინდივიდუალური ფილამენტების დამოკლების ხარჯზე არ ხდება. ვინაიდან ფილამენტების სრიალი ყველა მიოფიბრილაში ერთდროულად მიმდინარეობს მიოფიბრილები ერთიანად მოკლდება. მიოფიბრილები შუალედური ფილამენტების მეშვეობით სარკოლემასთან არის დაკავშირებული. შესაბამისად, მათი დამოკლება კუნთოვანი ბოჭკოს ფორმას ცვლის და მის დამოკლებას განაპირობებს. კუნთის თითოეული შეკუმშვა აქტინსა და მიოზინს შორის გეერდითი ხიდაკების წარმოქმნისა და დაშლის ასობით ციკლის შედეგია.

ატფ ნაკლებობის ან არარსებობის შემთხვევაში აქტინ-მიოზინის კომპლექსი მყარი ხდება. სიკვდილის შემდეგ განვითარებული კუნთების რიგიდობა (**rigor mortis**) ატფ-ს არარსებობით არის განპირობებული.

დეპოლარიზაციის ტალღის შეწყვეტისთანავე კალციუმი სარკოპლაზმური ბადის ცისტერნებში ბრუნდება. კალციუმის მოცილების შემდეგ ტროპონინ-ტროპომიოზინის კომპლექსი კვლავ ზედაპირულ მდგომარეობას უბრუნდება და აქტინსა და მიოზინს შორის კავშირს არღვევს. შეკუმშვის პროცესი წყდება. დეპოლარიზაციის ტალღის შეწყვეტას აცეტილქოლინისა და მის რეცეპტორს შორის კავშირის დაკარგვა იწვევს. აცეტილქოლინს შლის ფერმენტი ქოლინესთერაზა, რომელიც სინაფსური ნაპრალის ბაზალურ ფირფიტასთან არის დაკავშირებული. აცეტილქოლინის დაშლა ტრანსმიტერის რეცეპტორთან გახანგრძლივებულ კონტაქტს უშლის ხელს და, შესაბამისად, შეკუმშვის ხანგრძლიობას აკონტროლებს.

ჩონჩხის კუნთში შემავალი ნერვის თითოეული ნერვული ბოჭკო ან ერთ კუნთოვან ბოჭკოს აინერვირებს, ან იტოტება და შეიძლება 160-ზე მეტი კუნთოვანი ბოჭკოს ინერვაციას ახდენდეს. მრავალობითი ინერვაციის შემთხვევაში ნერვულ ბოჭკოს და მასთან დაკავშირებულ კუნთოვან ბოჭკოებს ერთად ***მოტორული ერთეული*** ეწოდება. როგორც წესი, ცალკეული კუნთოვანი ბოჭკო არ იკუმშება. კუნთოვანი ბოჭკოები ან ერთად იკუმშება ან არც ერთ არ იკუმშება. იმისათვის რომ შეკუმშვის ძალის კონტროლი იყოს შესაძლებელი, ყველა კუნთოვანი ბოჭკო კონაში ერთდროულად არ უნდა იკუმშებოდეს. ვინაიდან კუნთები მოტორული ერთეულებისაგან შედგება, მოტორული ნერვის ერთი აქსონის მიერ გამოწვეული შეკუმშვის ძალა მოტორულ ერთეულში კუნთოვანი ბოჭკოების რაოდენობაზეა დამოკიდებული. შესაბამისად, მოტორული ერთეულების რაოდენობა და თითოეული ერთულის ზომები კუნთის შეკუმშვის კონტროლის შესაძლებლობას იძლევა. კუნთის მიერ ნატიფი მოძრაობის შერულება მასში მოტორული ერთეულების ზომაზეა დამოკიდებული. მაგალითად, ეინაიდან თვალის კუნთების მოქმედება ძალიან ნატიფ რეგულაციას საჭიროებს,

თითოეული კუნთოვანი ბოჭკო სხვადასხვა აქსონით ინერვირდება. უფრო დიდი ზომის კუნთებში, სადაც მოძრაობა უფრო უხეშია (მაგ. კიდურებში) ერთი, ინტენსიურად დატოტვილი აქსონი აინერვირებს მოტორულ ერთეულს, რომელიც 100-ზე მეტი ინდივიდუალური კუნთოვანი ბოჭკოსაგან შედგება.

კავშირი კლინიკასთან

Myasthenia gravis – აუტოიმუნური დაავადებაა, რომლის დროსაც აუტოანტისხეულები აცეტილქოლინის რეცეპტორებს უკავშირდება და ხელს უშლის მათ დაკავშირებას აცეტილქოლინთან. უჯრედი დათრგუნული რეცეპტორების ენდოციტოზს ახორციელებს და მათ ახალი რეცეპტორებით ცვლის, მაგრამ აუტოანტისხეულები ახალი რეცეპტორების ინაქტივაციასაც ახდენს. შესაბამისად კუნთის დეპოლარიზაციის გამომწვევი უბნების რაოდენობა სულ უფრო მცირდება და ჩონჩხის კუნთების (მათ შორის დიაფრაგმის) მზარდი სისუსტე ვითარდება. მთელი რიგი ნეიროტოქსინები, მათ შორის ზოგიერთი გველის შხამი, ამავე გზით იწვევს კუნთების პარალიზებას და შემდგომ ორგანიზმის სიკვდილს.

ბოტულიზმი – დაავადებაა, რომელიც მიკრობ **Clostridium botulinum** –ით ინფიცირებული საკვების მიღების შედეგად ვითარდება. ბოტულიზმის ტოქსინი მოტორული ნერვული დაბოლოებებიდან აცეტილქოლინის გამოთავისუფლებას უშლის ხელს, რის შედეგადაც კუნთების პარალიზება ხდება და სათანადო მკურნალობის გარეშე დაავადება სიკვდილით მთავრდება.

ენერგიის წარმოქმნის სისტემა. ჩონჩხის კუნთი ხანგრძლივი და ინტენსიური შეკუმშვითი პროცესის მიმართ არის ადაპტირებული, რომლის დროსაც დიდი რაოდენობით ქიმიური ენერგიის გამოყოფა ხდება და შესაბამისად, ენერგიის დიდ დეპოსაც შეიცავს. ეს ენერგია, ძირითადად ატფ-სა და ფოსფოკრეატინინის სახით არის შენახული. ქიმიური ენერგიის შენახვის ერთ-ერთ ფორმას გლიკოგენიც წარმოადგენს, რომელიც კუნთის წონის დაახლოებით 0,5 – 1%-ს შეადგენს. ატფ-სა და ფოსფოკრეატინინის სახით შენახულ ენერგიას კუნთოვანი უჯრედი ცხიმოვანი მჟავებისა და გლუკოზის დაშლის გზით ღებულობს. მოსვენებულ კუნთში ან მისი რელაქსაციის პირობებში ენერგიის ძირითად წყაროს ცხიმოვანი მჟავები წარმოადგენს. ცხიმოვანი მჟავების დაშლა აცეტატამდე მიტოქონდრიებში β-ოქსიდაციის ფერმენტების მეშვეობით ხდება. შემდგომში აცეტატი ლიმონმჟავა ციკლში იჟანგება. ამ პროცესში გამოთავისუფლებული ენერგია ატფ-ს სახით ინახება. ხანმოკლე მოძრაობების შესრულებისას კუნთები ენერგიის წყაროდ გლუკოზას იყენებს, რომელიც რძის მჟავამდე იშლება. წარმოქმნილი რძის მჟავა ამ ტიპის შეკუმშვის პროცესში ჩონჩხის კუნთების ტკივილის მიზეზი ხდება.

მორფოლოგიური, ჰისტოქიმიური და ბიოქიმიური თავისებურებებიდან გამომდინარე კუნთოვანი ბოჭკოები ***I (ნელი) და II (სწრაფი) ტიპის*** ბოჭკოებად იყოფა. ***I ტიპის ბოჭკოები*** დიდი რაოდენობით ციტოპლაზმას შეიცავს, რომელშიც მიოგლობინია მოთავსებული (ეს უკანასკნელი ბოჭკოების მუქ შეფერვას განაპირობებს). ისინი ხანგრძლივ შეკუმშვაში მონაწილეობენ და მათი ენერგიის წყარო ცხიმოვანი მჟავების უანგვითი ფოსფორილებაა. II ტიპის ბოჭკოები სწრაფ და ხანმოკლე შეკუმშვებში მონაწილეობს. მათი ციტოპლაზმა გაცილებით ნაკლები რაოდენობით მიოგლობინს შეიცავს, რაც მათ ღია წითელ ფერს აძლევს. II ტიპის ბოჭკოები, თავის მხრივ, აქტივობის ხარისხისა და ქიმიური თავისებურებების მიხედვით (ძირითადად მათი აქტომიოზინ-ატფ კომპლექსის სტაბილურობის მიხედვით) იყოფა ***IIA, IIB*** და ***IIC*** ტიპის ბოჭკოებად. II ტიპის ბოჭკოები ენერგიის წყაროდ გლუკოზას იყენებს. კუნთოვანი ბოჭკოების კლასიფიკაციას კლინიკური მნიშვნელობა აქვს კუნთის დაავადების ანუ მიოპათიის (***mys*** + ბერძნ. ***pathos, ავადობა***) დიაგნოსტიკისათვის. ადამიანის ჩონჩხის კუნთები უმეტეს შემთხვევაში სხვადასხვა ტიპის ბოჭკოების ნარევს წარმოადგენს.

კუნთების დიფერენციაცია წითელ, თეთრ და შუალედურ ტიპებად მათი ინერვაციით არის განპირობებული. კუნთის დენერვაცია კუნთის ატროფიასა და პარალიზს იწვევს.

სარკოპლაზმის სხვა კომპონენტები. სარკოპლაზმა დიდი რაოდენობით გლიკოგენს შეიცავს, რომელიც სარკოპლაზმაში უხეში გრანულების სახით მდებარეობს. სარკოპლაზმის მეორე კომპონენტი მიოგლობინია, ჰემოგლობინის მსგავსი ცილა, რომელიც ჟანგბადს უკავშირდება და ფაქტიურად კუნთის შეფერილობას განაპირობებს. მიოგლობინი პიგმენტია, რომელიც ჟანგბადთან დაკავშირების მაღალი უნარის გამო კუნთოვან ბოჭკოებში ჟანგვითი ფოსფორილირების მაღალ დონეს განსაზღვრავს. კუნთები, რომლებსაც ხანგრძლივი შეკუმშვის უნარი აქვს, როგორც წესი, დიდი როდენობით მიოგლობინს შეიცავს და მათი შეფერილობა მუქი წითელია.

დიფერენცირებული კუნთოვანი უჯრედები შეიცავს უმნიშვნელო რაოდენობით რიბოსომებს და სუსტად განვითარებულ მარცვლოვან ენდოპლაზმურ ბადეს, რაც ამ ქსოვილში ცილის სინთეზის დაბალი დონის მაჩვენებელია.

გულის კუნთოვანი ქსოვილი

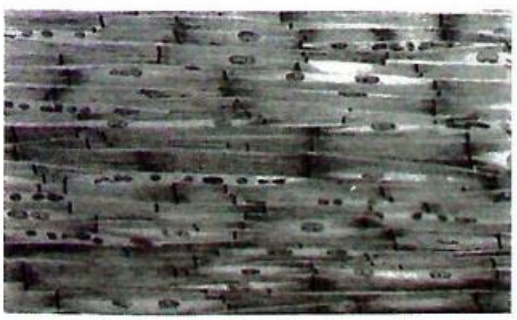
ემბრიონული განვითარების პროცესში პირველადი გულის მილის სპლანქნური მეზოდერმის უჯრედები ჯაჭვისებურად განლაგდება. ისინი ერთმანეთთან რთულ კავშირებს ამყარებენ. ჯაჭვის შიგნით უჯრედები, როგორც წესი, ორად იტოტება და მეზობელი ჯაჭვის უჯრედებს უკავშირდება. შესაბამისად, გული ერთმანეთთან სტრუქტურულად და ფუნქციურად მჭიდროდ დაკავშირებულ უჯრედთა კონებისაგან შედგება, რაც შეკუმშვის დამახასიათებელი ტალღის წარმოქმნას განაპირობებს.

გულის მომწიფებული კუნთოვანი უჯრედები დაახლოებით 15 მკმ დიამეტრისა და 85-100 მკმ სიგრძისაა. მათ ჩონჩხის კუნთის მსგავსი განივზოლიანობა ახასიათებთ. თუმცა ამ უკანასკნელისაგან განსხვავებით მათი უჯრედები მხოლოდ ერთ ან ორ ბირთვს შეიცავს, რომელიც ცენტრალური მდებარეობით ხასიათდება. კუნთოვან უჯრედს გარს ფაშარი შემაერთებელი ქსოვილის ნაზი შალითა აკრავს, რომელიც კაპილარული ქსელით არის მდიდარი.

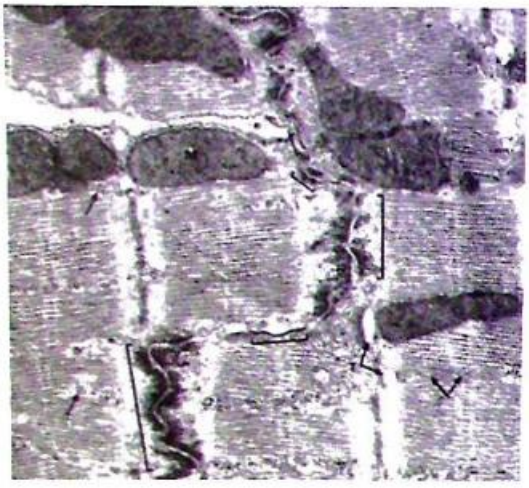
სინათლის მიკროსკოპში გულის კუნთოვანი ქსოვილის დამახასიათებელ მორფოლოგიურ ნიშანს მუქი ხაზები შეადგენს, რომლებიც კარდიომიოციტების კონებს განივად კვეთს. ამ სტრუქტურას ***ჩართული დისკო*** ეწოდება და იგი რამოდენიმე ტიპის კავშირისაგან შექმნილ კომპლექსს წარმოადგენს (სურ. 10-18). ამ კომპლექსის მეშვეობით ორი მეზობელი კარდიომიოციტი ერთმანეთს უკავშირდება. კავშირი შეიძლება ხაზობრივი ან საფეხურებრივი იყოს. საფეხურებრივი კავშირი ორი – ***განივი და გასწვრივი*** – ნაწილებისაგან შედგება. განივი ნაწილი მართ კუთხეს ქმნის კუნთოვან ბოჭკოსთან, ხოლო გასწვრივი (ლატერალური) – ბოჭკოს სიგრძივი ღერძის პარალელურია (სურ. 10-19).

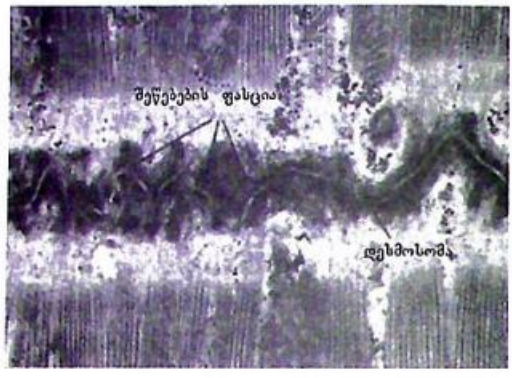
ელექტრონულ მიკროსკოპში ჩართული დისკოს შემადგენლობაში სამი განსხვავებული სტრუქტურა განირჩევა:

- ***შეწებების ფასცია – Fasciae adherentis*** – მემბრანული სტრუქტურაა, რომელსაც კუნთოვანი უჯრედის ტერმინალური სარკომერის აქტინის ფილამენტები უკავ-



სურ. 10-18. გულის განივზოლიანი კუნთოვანი ქსოვილის აგებულების სქემა.





სურ. 10-19. ჩართული დისკოს ელექტრონოგრამა.

შირდება. ეს ჰემი-Z-ზოლებია. იგი კავშირის განივ ფრაგმენტში მდებარეობს.

➢ ***დესმოსომა – Macula adherentes*** – რომელიც ორ მეზობელ კუნთოვან უჯრედს ერთმანეთთან აკავშირებს და შეკუმშვის პროცესში მათ დაცილებას უშლის ხელს. იგი ასევე კავშირის განივ ფრაგმენტშია მოთავსებული.

➢ ***ნაპრალისებრი კავშირი – neqsus*** – რომლის მეშვეობითაც მეზობელ უჯრედებს შორის იონთა გაცვლა-გამოცვლა ხდება. ნექსუსების არსებობის გამო გულის კუნთი, რომელიც ცალკეული უჯრედებისაგან შედგება, ფუნქციური სინციტიუმის მსგავსად მოქმედებს.

გულის კუნთოვან უჯრედებში კუმშვითი ცილების აგებულება ისეთივეა, როგორც ჩონჩხის კუნთში, თუმცა T-სისტემა და სარკოპლაზმური რეტიკულუმი მსგავსი მოწესრიგებული განლაგებით არ ხასიათდება. T-მილაკები პარკუჭების კუნთოვან ქსოვილში უფრო მრავალრიცხოვანია და განიერი, ვიდრე ჩონჩხის კუნთში. ამასთან, გულის კუნთში, T მილაკები, ძირითადად, Z ზოლების მიდამოშია განლაგებული, განსხვავებით ჩონჩხის კუნთისაგან, სადაც T ზოლები A-I დისკოების საზღვარზე მდებარეობს. სარკოპლაზმური რეტიკულუმი უფრო დაბალი განვითარებით ხასიათდება და მიოფიბრილებს შორის უწესრიგოდ არის განლაგებული (სურ.10-20). გულის კუნთისათვის ასევე არ არის დამახასიათებელი ტრიადების არსებობა, ვინაიდან T მილაკები, ძირითადად, სარკოპლაზმური ბადის ერთ ლატერალურ გაგანიერებას უკავშირდება. ამრიგად, გულის კუნთისათვის დამახასიათებელია ***დიადების*** არსებობა, რომლებიც

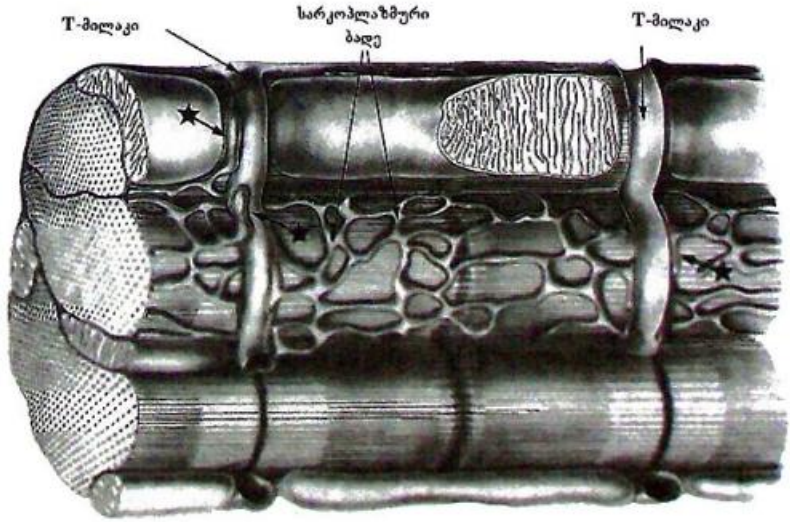


სურ.10-20. გულის კუნთოვანი უჯრედის სარკოპლაზმური ბადის სკანოგრამა.

T მილაკისა და სარკოპლაზმური ბადის ერთი ცისტერნისაგან შედგება (სურ. 10-21)

გულის კუნთოვანი უჯრედები ძალიან დიდი რაოდენობით მიტოქონდრიებს შეიცავს, რომლებსაც ციტოპლაზმის მოცულობის დაახლოებით 40% უჭირავს. ისინი გულის კუნთში უწყვეტ აერობულ მეტაბოლიზმს უზრუნველყოფენ (ჩონჩხის კუნთში მიტოქონდრიებს ციტოპლაზმის მხოლოდ 2% უჭირავს). ენერგიის ძირითად წყაროს გულის კუნთისათვის ცხიმოვანი მჟავები წარმოდგენს, რომლებიც აქ ლიპოპროტეინების სახით მოიტანება. ცხიმოვანი მჟავები გულის კუნთოვან უჯრედებში მრავლობით ცხიმოვან წვეთში ტრიგლიცერიდების სახით ინახება. ციტოპლაზმაში მცირე რაოდენობით გლიკოგენია, რომელიც სტრესულ პირობებში გლუკოზად იშლება და ენერგიის წარმოსაქმნელად გამოიყენება. ბირთვის მახლობლად ლიპოფუსცინის (სიბერის პიგმენტის) გრანულების არსებობაა დამახასიათებელი.

მცირედი სტრუქტურული სხვაობა არსებობს წინაგულებისა და პარკუჭების კუნთოვან ქსოვილს შორის. ორგანიზაციის პრინციპი ძირითადად ერთნაირია, მაგრამ წინაგულებში T მილაკების რაოდენობა ბევრად უფრო მცირეა, ვიდრე პარკუჭებში. ამასთან ერთად, წინაგულებში, პარკუჭებთან შედარებით, კუნთოვანი უჯრედების ზომები უფრო ნაკლებია. გულის კუნთოვან უჯრედებში გოლჯის აპარატთან დაკავშირებული მემბრანული გრანულები გვხვდება. მათი დიამეტრი დაახლოებით 0,2-0,3 მკმ-ია. ეს გრანულები განსაკუთრებით მრავალრიცხოვანია მარჯვენა წინაგულში (დაახლოებით 600 ერთ უჯრედში), თუმცა მათი არსებობა მარცხენა წინაგულისა და პარკუჭებისთვისაც არის დამახასიათებელი. ეს გრანულები ჰორმონ ***ატრიული ნატრიურეტული ფაქტორის (აურიკულინი, ატრიოპეპტინი)*** წინამორბედს შეიცავს, რომელიც მაღალი მოლეკულური წონის ნივთიერებაა. ატრიოპეპტინი თირკმელებზე მოქმედებს და ნატრიუმისა და წყლის გამოყოფას აძლიერებს. შესაბამისად, ეს ჰორმონი ალდოსტერონისა და ანტიდიურეზული ჰორმონის ანტაგონისტს (საწინააღმდეგო მოქმედების მქონე) წარმოადგენს, რომელთა ზემოქმედება თირკმელებში წყლისა და ნატრიუმის შეკავებას იწვევს.



სურ. 10-21. გულის კუნთოვანი უჯრედის T-სისტემისა და სარკოპლაზმური ბადის ორგანიზაციის სქემატური გამოსახულება. ვარსკვლავით მითითებულია სარკოპლაზმური ბადის ცისტერნის კონტაქტი T-მილაკთან.

კავშირი კლინიკასთან

უჯრედშორის სივრცეში კალციუმის იონების ნაკლებობა 1 წთ-ის შემდეგ იწვევს კარდიომიოციტების შეკუმშვის შეწყვეტას. ჩონჩხის კუნთოვანი ბოჭკო ანალოგიურ პირობებში რამდენიმე საათის მანძილზე ინარჩუნებს შეკუმშვის უნარს.

გლუვი კუნთოვანი ქსოვილი

გლუვი კუნთოვანი ქსოვილი თითისტარისებური ფორმის უჯრედებისაგან შედგება, რომლებსაც განივზოლიანობა არ ახასიათებს. თითოეული მათგანი ბაზალურ ფირფიტასა და რეტიკულური ბოჭკოების ბადეშია გახვეული. მათი მეშვეობით თითოეული კუნთოვანი ბოჭკოს მიერ წარმოქმნილი კუმშვითი ძალა შეთანხმებულ მოქმედებად ტრანსფორმირდება.

გლუვი კუნთოვანი უჯრედების ზომები ფართოდ მერყეობს. წვრილ სისხლძარღვებში მათი სიგრძე 20მკმ-ია, ორსულ საშვილოსნოში კი – შესაძლოა 500 მკმ-ს მიაღწიოს. თითოეულ უჯრედს ერთი ბირთვი აქვს, რომელიც უჯრდის ცენტრალურ, ყველაზე განიერ ნაწილში მდებარეობს. გლუვი კუნთოვანი უჯრედები ძალიან მჭიდროდ არის განლაგებული (სურ. 10-22). ერთი უჯრედის წვრილი ნაწილი მეორე უჯრედის, შუა, მსხვილ ნაწილს ეხება. ასეთი განლაგების გამო განივკვეთზე კუნთოვანი უჯრედების ზომები ძალიან განსხვავებულია. შეკუმშვის დროს კუნთოვანი უჯრედები იგრიხება და ფორმას იცვლის. ასევე იცვლის ფორმას ბირთვიც, რომელსაც მრავალობითი ინვაგინაცია უჩნდება და ფორმით კორპსაძრობს მოგვაგონებს. ბირთვის ირგვლივ მიტოქონდრიები, მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადის ცისტერნები, გოლჯის აპარატია მოთავსებული. უჯრედის ედაპირთან საკმაოდ მრავალრიცხოვანი პინოციტოზური ბუშტუკების ნახვაა შესაძლებელი. გლუვი ენდოპლაზმური ბადე რუდიმენტის სახით არის. გლუვი კუნთოვანი ქსოვილისათვის T სისტემების არსებობა დამახასიათებელი არ არის.

შეკუმშვის პროცესის სპეციფიკა გლუვ კუნთოვან ქსოვილში აქტინისა და მიოზინის სტრუქტურულ თავისებურებასთან არის დაკავშირებული. ჩონჩხის კუნთისაგან განსხვავებით, მათთვის მოწესრიგებული განლაგება არ არის დამახასიათებელი. ისინი სარკომერებს არ ქმნიან, რის გამოც გლუვ კუნთს განივი დახაზულობა არ ახასიათებს. გლუვ კუნთოვან უჯრედში არსებობს ფილამენტების ფაშარი კონები, რომლებიც ერთმანეთს ირიბად კვეთს და უჯრედის შიგნით ბადისებურ სტრუქტურას ქმნის. ეს კონე-



სურ. 10-22. შარდის ბუშტის გლუვი კუნთოვანი ქსოვილის მიკროფოტოსურათი. გლუვი კუნთოვანი უჯრედები სიგრძივ ჭრილშია.

ბი თხელი და სქელი ფილამენტებისაგან შედგება. ფილამენტების ერთი ბოლო უკავშირდება ციტოზოლის ***მკვრივ სხეულაკებს***, რომლებიც განივზოლიანი კუნთოვანი მიოფიბრილას Z ზოლის ანალოგიურია. ფილამენტების მეორე ბოლო, უმეტეს შემთხვევაში, ციტოლემის შიგნითა ზედაპირზე მდებარე ***"მკვრივ ხალს"*** უკავშირდება. მკვრივი ხალი Z ზოლის მსგავსად α–აქტინინს შეიცავს. დამატებით აქ გამოვლენილია ვინკულინი, რომელიც ერთის მხრივ α–აქტინინს, ხოლო მეორეს მხრივ ციტოლემის ინტეგრალურ ცილას ძალიან მჭიდროდ უკავშირდება. ამ გზით ვინკულინი აქტინის ფილამენტების პლაზმალემასთან მჭიდრო კავშირს უზრუნველყოფს.

გლუვი კუნთოვანი უჯრედის თხელი ფილამენტები აქტინითა და ტროპომიოზინით, სქელი ფილამენტები კი – მიოზინით იქმნება. მორფოლოგიური და ბიოქიმიური გამოკვლევები ადასტურებს, რომ შეკუმშვის მექანიზმი გლუვ კუნთოვან ქსოვილში, განივზოლიანის მსგავსია. შეკუმშვის დაწყება კალციუმის იონების რაოდენობის მატებასთან არის დაკავშირებული. თუმცა, გლუვ კუნთოვან უჯრედში მიოზინი აქტინთან მხოლოდ მაშინ ურთიერთქმედებს, როდესაც მისი მსუბუქი ჯაჭვის ფოსფორილირება მოხდება. მეორე მიზეზი, რაც სხვადასხვა კუნთოვანი ქსოვილების შეკუმშვის მექანიზმების განსხვავებას განაპირობებს, გლუვ კუნთოვან ქსოვილში ტროპონინის არარსებობაა. კალციუმი აქ ***კალმოდულინს*** უკავშირდება. Ca^{2+}–კალმოდულინის კომპლექსი ააქტივებს მსუბუქი ჯაჭვის კინაზას, რომელიც მიოზინის ფოსფორილირებას უზრუნველყოფს. გლუვი კუნთის შეკუმშვა, თავის მხრივ, ჰორმონების მოქმედებით შეიძლება განხორციელდეს, რომლებიც ***ციკლური ამფ-ს*** საშუალებით ააქტივებს მსუბუქი ჯაჭვის კინაზას. მიოზინი ფოსფორს უკავშირდება და შეკუმშვა ხორციელდება. ცამფ-ის რაოდენობის შემცირებას საპირისპირო ეფექტი აქვს, რაც კუნთის კუმშვით უნარიანობას აქვეითებს.

ამის მაგალითად სასქესო ჰორმონებით საშვილოსნოს კუნთოვანი გარსის შეკუმშვის რეგულაცია გამოდგება. ესტროგენები ცამფ-ს დონეს ზრდის და, შესაბამისად, კუნთოვანი გარსის შეკუმშვას ააქტივებს, პროგესტერონი კი ცამფ-ის დონეს ამცირებს და, შესაბამისად, საპირისპირო ეფექტით ხასიათდება.

აღნიშნული იყო, რომ გლუვი კუნთოვანი ქსოვილი ნელი და ხანგრძლივი კუმშვითი აქტივობით ხასიათდება. ამ თავისებურებას გლუვი კუნთის რამოდენიმე თვისება განაპირობებს. პირველი მიზეზი აქტინ-მიოზინის უფრო ფაშარი და მოუწესრიგებელი განლაგებაა. ამასთანავე, Ca^{2+} -ის კონცენტრაციის ცვლილება გლუვ კუნთში ბევრად უფრო ნელა ხდება, ვიდრე განივზოლიან კუნთოვან ქსოვილში. დაბოლოს, მართალია გლუვი კუნთოვანი უჯრედები ტროპომიოზინს შეიცავს, მაგრამ ისინი არ შეიცავს ტროპონინს, ასე რომ ტროპონინ-ტროპომიოზინის სწრაფი „ჩართვა-გამორთვის" მექანიზმი, ჩონჩხის კუნთისაგან განსხვავებით, გლუვ კუნთში არ მოქმედებს.

ტროპონინ-ტროპომიოზინის კომპლექსის მაგივრობას გლუვკუნთოვან ქსოვილში ცილა კალდესმონი ასრულებს. კალდესმონი 150000 მოლეკულური წონისა და 756მ სიგრძის მოლეკულაა. Ca^{2+}-ის დაბალი კონცენტრაციის პირობებში კალდესმონი აქტინთან და ტროპომიოზინთან კომპლექსს ქმნის და მიოზინის აქტინთან დაკავშირებისა და, შესაბამისად, შეკუმშვის შესაძლებლობას მნიშვნელოვნად ამცირებს. Ca^{2+}-ის კონცენტრაციის მატების შემდეგ კალდესმონი Ca^{2+} – კალ-

მოდულინის კომპლექსს უკავშირდება. აქტინთან კალდესმონის დაკავშირებაზე ამ უკანასკნელის ფოსფორილირება ახდენს გავლენას, რაც, თავის მხრივ, კინაზების მეშვეობით ხორციელდება. ფოსფორილების შემდეგ, კალდესმონი აქტინს ძნელად უკავშირდება და აქტინ-მიოზინის კავშირის ჩამოყალიბებას ხელს ვეღარ უშლის.

გლუვ კუნთოვან უჯრედებში შუალედური ფილამენტების ძალიან კარგად ორგანიზებული სისტემა არსებობს. მათი ძირითადი შემადგენელი ცილა ***დესმინია.*** სისხლძარღვების კუნთოვან ქსოვილში დამატებით ***ვიმენტინია*** აღმოჩენილი.

ცალკეული გლუვი კუნთოვანი ბოჭკოს ინერვაციის ხარისხი კუნთის ზომასა და ფუნქციაზეა დამოკიდებული. გლუვი კუნთოვანი ქსოვილი ავტონომიური ნერვული სისტემის ორივე, სიმპათიკური და პარასიმპათიკური, ნაწილით ინერვირდება. ჩონჩხის კუნთისათვის დამახასიათებელი მოტორული ბალთები აქ არ არის. უმეტეს შემთხვევაში, ავტონომიური ნერვების აქსონები ენდომიზიუმის შემაერთებელი ქსოვილის მრავლობით გაგანიერებებში ბოლოვდება.

გლუვი კუნთოვანი ქსოვილი შინაგან ორგანოებში გარსების სახით არსებობს. ამ გარსებში კუნთოვანი უჯრედები ერთმანეთთან მრავლობით ნექსუსებს ქმნის და ფუნქციური სინციტიუმის მსგავსად მოქმედებს. ასეთ კუნთებს ***ვისცერულ გლუვ კუნთებს*** უწოდებენ. მისგან განსხვავებით არსებობს მრავალერთეულიანი გლუვი კუნთოვანი ქსოვილი, რომელიც ძალიან კარგი ინერვაციით ხასიათდება და ისეთივე ნატიფი შეკუმშვის შესრულება შეუძლია, როგორც მაგალითად, თვალის ფერადი გარსის კუნთს.

გლუვი კუნთოვანი ქსოვილი როგორც ადრენერგულ, ისე ქოლინერგულ დაბოლოებებს ღებულობს, რომლებსაც ანტაგონისტური მოქმედება აქვთ. ზოგიერთ ორგანოში ქოლინერგული დაბოლოება ააქტიურებს, ხოლო ადრენერგული დაბოლოება თრგუნავს კუმშვით აქტივობას. სხვა შემთხვევაში, შესაძლოა საპირისპირო რეგულაცია განხორციელდეს.

კუნთოვანი ქსოვილის რეგენერაცია

დაზიანების შემთხვევაში კუნთოვანი ქსოვილის სხვადასხვა ტიპები მოზრდილ ორგანიზმში რეგენერაციის სხვადასხვა ხარისხით ხასიათდება.

გულის კუნთოვან ქსოვილს, ყრმობის ასაკის შემდეგ, რეგენერაციის უნარი საერთოდ არ გააჩნია. დაზიანების შედეგად წარმოქმნილი დეფექტი (მაგ. გულის კუნთის ინფარქტის შემთხვევაში), ძირითადად, შემაერთებელი ქსოვილით ჩანაცვლდება, რის შედეგადაც მიოკარდიუმში ნაწიბურები წარმოიქმნება.

ჩონჩხის კუნთოვან ბოჭკოს გამრავლების უნარი არა აქვს, რის გამოც ქსოვილი შეზღუდული რეგენერაციის უნარით ხასიათდება. როგორც ვარაუდობენ, რეგენერაციის წყაროს ***სატელიტური (თანამგზავრი) უჯრედები*** წარმოადგენს, რომლებიც ერთბირთვიანი, თითსტარისებრი ფორმის უჯრედებია. სატელიტური უჯრედების არცთუ მრავალრიცხოვანი პოპულაცია კუნთოვანი ბოჭკოს ირგვლივ არსებული ბაზალური ფირფიტის შიგნით მდებარეობს. მათი დანახვა მხოლოდ ელექტრონული მიკროსკოპით არის შესაძლებელი. ვარაუდობენ, რომ სატელიტური უჯრედები მიობლასტებია, რომლებიც კუნთის დიფერენციაციის შემდეგ გარკვეული რაოდენობით რჩება. დაზიანების ან შე-

საბამისი სტიმულაციის შედეგად, ჩვეულებრივ „მთვლემარე“ სატელიტური უჯრედები აქტიურდება, მრავლდება და ახალ კუნთოვან ბოჭკოებს წარმოქმნის. ანალოგიური აქტივობა შეიმჩნევა კუნთის ჰიპერტროფიის დროს, როდესაც სატელიტური უჯრედები მრავლდება, ერწყმის კუნთოვან ბოჭკოს და ზრდის მის მოცულობას. უნდა აღინიშნოს, რომ კუნთის მასიური ტრავმის ან დეგენერაციის შემთხვევაში კუნთის რეგენერაციული შესაძლებლობები შეზღუდულია.

გლუვი კუნთოვანი ქსოვილი აქტიური რეგენერაციის უნარით ხასიათდება. დაზიანების შემდეგ გადარჩენილი კუნთოვანი უჯრედები და სისხლძარღვების პერიციტები (იხ. თავი 11) ინტენსიურად მრავლდება და დაზიანებულ კუნთოვან ქსოვილს აღადგენს.

კუნთოვანი ბოჭკოს დიამეტრის ცვალებადობა კუნთის სპეციფიურობით, ასაკით, სქესით, კვების თაისებურებითა და ფიზიკური განვითარებით არის განსაზღვრული. ცნობილია, რომ ფიზიკური ვარჯიში კუნთოვანი ქსოვილის ზომაში მატებასა და ცხიმოვანი მარაგის შემცირებას იწვევს. ამ დროს ახალი მიოფიბრილების წარმოქმნა და ინდივიდუალური კუნთოვანი ბოჭკოს დიამეტრის ზრდა ხდება. პროცესს, რომლის დროსაც სტრუქტურის (ამ შემთხვევაში კუნთის) ზომაში მატება მისი მოცულობის ზრდით არის განპირობებული ***ჰიპერტროფია*** *(ბერძნ.* ***hyper, ზემოთ + trophe, კვება****) ეწოდება; უჯრედების რაოდენობის ზრდის ხარჯზე ქსოვილის ზომაში მატებას* ***ჰიპერპლაზია (hyper + ბერძნ. plasis****,) ეწოდება. ჩონჩხისა და გულის კუნთის ჰიპერპლაზია, როგორც წესი, არ ხდება. გლუვ კუნთს ჰიპერპლაზია ახასიათებს, ვინაიდან მის უჯრედებს მიტოზური გამრავლების უნარი დაკარგული არა აქვს. ჰიპერპლაზია განსაკუთრებით გამოხატულია საშვილოსნოში, სადაც ორსულობის დროს ერთდროულად კუნთოვანი გარსის ჰიპერპლაზიაც ხდება და ჰიპერტროფიაც.*

თავი 11

ნერვული ქსოვილი

ადამიანის ორგანიზმში ნერვული სისტემა ყველაზე რთული ორგანიზაციით ხასიათდება. იგი დაახლოებით 100 მილიონი ნერვული უჯრედისაგან – ***ნეირონისაგან*** – შედგება. ნეირონების დამხმარე უჯრედები – გლიური უჯრედები – თავისი რაოდენობით ბევრად აღემატება ნერვულ უჯრედებს. თითოეული ნერვული უჯრედი სხვა ნეირონებთან სულ მცირე 1000-მდე კავშირს ამყარებს, რაც უჯრედშორისი ურთიერთობების ძალიან რთული სისტემის ჩამოყალიბებას განაპირობებს. ამ კავშირების მეშვეობით, ინფორმაციის მიღების, ანალიზის, იდენტიფიკაციისა და ინტეგრაციის გზით ნერვული სისტემა ორგანიზმის შიგა გარემოს მთლიანობას უზრუნველყოფს და გარემოში მის ქცევას განსაზღვრავს.

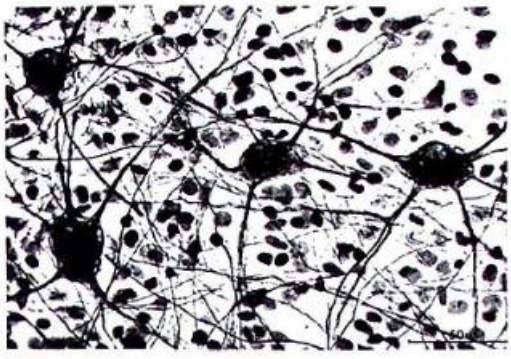
ნერვული ქსოვილი ორი ტიპის უჯრედებისაგან – ***ნეირონებისა და გლიოციტებისაგან*** შედგება.

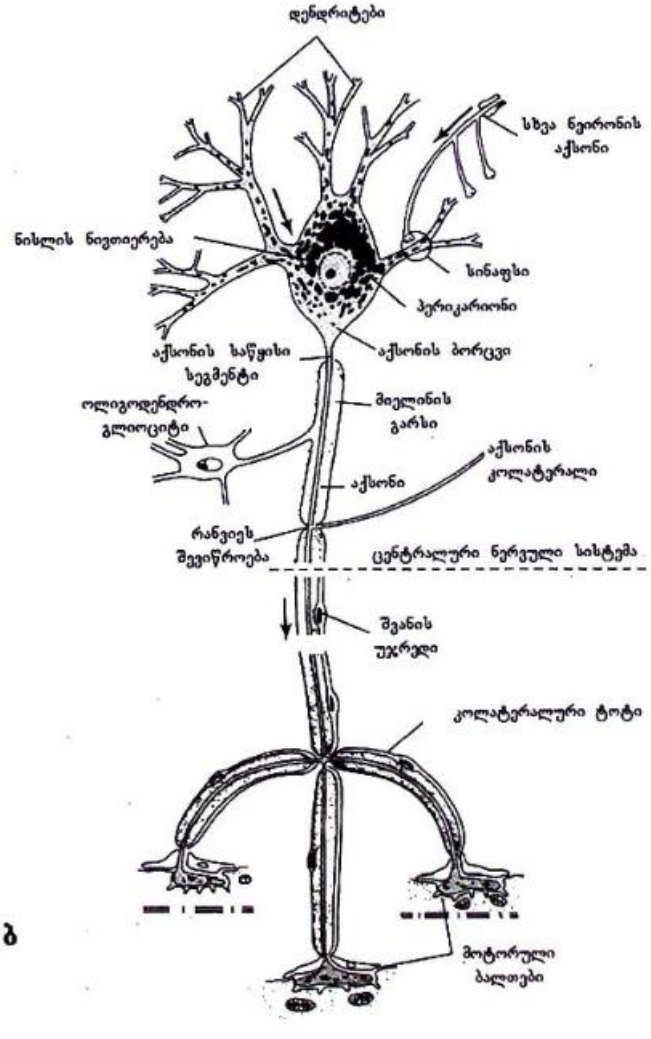
გარემო პირობების ცვლილებებს ნეირონები საკუთარი მემბრანის ბიოპოტენციალების ცვლილებით პასუხობს. ბიოპოტენციალების წარმოქმნის უნარის მქონე უჯრედები ***აგზნებადი უჯრედების*** სახელით არის ცნობილი. მათ ნერვული, კუნთოვანი და ზოგიერთი ჯირკვლოვანი უჯრედი მიეკუთვნება. სხვადასხვა გაღიზიანების პასუხად ნერვული უჯრედების პლაზმური მემბრანის ელექტრული პოტენციალი იცვლება. ელექტრული პოტენციალის ცვალებადობა ნეირონის პლაზმური მემბრანის გასწვრივ ვრცელდება, რასაც ***მოქმედების პოტენციალი*** ან ***ნერვული იმპულსი*** ეწოდება. ნერვული იმპულსის მეშვეობით ინფორმაცია ერთი ნეირონიდან სხვა ნეირონებს, კუნთებს ან ჯირკვლებს გადაეცემა.

ნეირონი – ნერვული უჯრედი – ინფორმაციის მიღების, გატარებისა და გადაცემის უნარით ხასიათდება. გარკვეული სტრუქტურულ-ფუნქციური თავისებურებების არსებობის მიუხედავად, ყველა სახის ნეირონის შემადგენლობაში ოთხი ძირითადი ნაწილი – ***სხეული, დენდრიტები, აქსონი*** და ***აქსონის დაბოლოება*** განირჩევა (სურ. 11-1). ნერვული უჯრედის სხეული – ***პერიკარიონი*** ნეირონის ის ნაწილია, რომელიც ბირთვს და მის გარშემო მდებარე ციტოპლაზმას მოიცავს. უპირველეს ყოვლისა, ეს ნეირონის ტროფიკული ცენტრია. ნეირონის ცილები და ფოსფოლიპიდები, რომლებიც მემბრანებისა და სხვა უჯრედული სტრუქტურების განახლებისთვის არის საჭირო, პერიკარიონში სინთეზდება. თუმცა, ცილების სინთეზი უმნიშვნელო რაოდენობით დენდრიტებშიც მიმდინარეობს. პერიკარიონში სინთეზირებული ცილები მიკრომილაკების მეშვეობით აქსონში გადაიტანება. პერიკარიონი სტიმულის მიღების უნარითაც ხასიათდება. უმეტეს შემთხვევაში ნერვულ უჯრედთა პერიკარიონზე დიდი რაოდენობით ნერვული დაბოლოებები ბოლოვდება. ნეირონებისა და მათი მორჩების ზომა და ფორმა მნიშვნელოვნად მერყეობს. პერიკარიონი შეიძლება სფერული, ოვალური ან კუთხოვანი ფორმის იყოს. ზოგიერთი უჯრედის პერიკარიონი განიერია. მისი დიამეტრი 150 მკმ-ს აღწევს. სხვა შემთხვევაში პერიკარიონები ძალიან მცირე ზომისაა. მაგ. ნათხემის მარცვლოვანი შრის უჯრედების სხეულების დიამეტრი 4-5 მკმ-ია.

უმეტეს შემთხვევაში პერიკარიონი ერთ დიდი ზომის, სფერული ფორმის, ეუქრომატულ ბირთვს შეიცავს. სიმპათიკურ და პარასიმპათიკურ განგლიებში ორბირთვიანი

ა





ბ

სურ. 11-1. ა. ვირთაგვას ნათხემის ღრმა ბირთვების მულტიპოლარული ნეირონები. ბ. ტიპიური ნეირონის აგებულების სქემა.

ნერვული უჯრედებიც გეხვდება. ბირთვაკი ყოველთვის კარგად არის გამოხატული. ბირთვის ეუქრომატულობა და დიდი ბირთვაკის არსებობა ნეირონის მაღალი სინთეზური აქტივობის მაჩვენებელია.

ბირთვის ირგვლივ მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადის კარგად განვითარებული პარალელური ცისტერნები და მრავალობითი პოლისომა მდებარეობს. მათი არსებობა ნეირონის მაღალი სინთეზური აქტივობის დამადასტურებელი კიდევ ერთი მორფოლოგიური ნიშანია. სინათლის მიკროსკოპში რიბოსომებისა და მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადის ასეთი სიუხვე, შესაბამისი შეღებვისას, დიდი რაოდენობით ბაზოფილური მარცვლების შემცველი არეების სახით ვლინდება, რასაც ***ნისლის ბაზოფილური*** ნივთიერება ეწოდება (სურ. 11-2). ნისლის ნივთიერების რაოდენობა და ზომები ნეირონის ტიპსა და ფუნქციურ სტატუსზეა დამოკიდებული. ნისლის ნივთიერება განსაკუთრებით დიდი რაოდენობით მოტორულ ნეირონებში გეხვდება.

გოლჯის აპარატი დიდი რაოდენობით პარალელურად განლაგებული ცისტერნებისაგან შედგება. მიტოქონდრიები პერიკარიონის ყველა უბანშია გაფანტული. აღსანიშნავია, რომ გოლჯის აპარატი და ლიზოსომები მხოლოდ პერიკარიონში მდებარეობს. ნერვული უჯრედის სხეული დიდი რაოდენობით ნეიროფილამენტებს (10ნმ დიამეტრის შუალედური ფილამენტები) შეიცავს. გარკვეული ფიქსატორების მოქმედების შედეგად ისინი ერთიანდებიან კონებად, რომლებსაც ნეიროფიბრილები ეწოდება. ვერცხლით იმპრეგნაციის შემდეგ ისინი სინათლის მიკროსკოპში კარგად განირჩევა. ნეირონები მიკრომილაკებსაც შეიცავს. ნეიროფიბრილები და მიკრომილაკები პერიკარიონში ბადისებრი განლაგებით ხასიათდება. იშვიათად, ნეირონებში შესაძლებელია პიგმენტების, ძირითადად, ლიპოფუსცინის ნახვა, რაც ნარჩენი სხეულაკების გროვაა და უჯრედის დაბერების მაჩვენებელია.

დენდრიტები და აქსონები

დენდრიტი (ბერძნ. ***dendron*** – ხე) მოკლე და დატოტვილი მორჩია. უჯრედთა უმეტესობას მრავალი დენდრიტი აქვს, რაც მნიშვნელოვნად ზრდის მათი რეცეფციის უნარს. დენდრიტების დატოტვილი ფორმა შესაძლებელს ხდის აქსონების ტერმინალების დიდ რაოდენობასთან ურთიერთობას. ასე მაგალითად, დადგენილია, რომ ნათხემის განგლიური შრის პურკინიეს უჯრედების დენდრიტები 200000 აქსონურ დაბოლოებასთან ქმნის სინაფსურ კავშირს. სხვა ნეირონებში ეს რიცხვი შესაძლოა უფრო დიდიც იყოს. დენდრიტების დიამეტრი დატოტიანებასთან ერთად პროგრესულად მცირდება. დენდრიტების ციტოპლაზმაში მიტოქონდრიები, მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადის არხები და პოლისომები გეხვდება. პერიკარიონის ციტოპლაზმისაგან განსხვავებით, დენდრიტები გოლჯის აპარატის ცისტერნებსა და ლიზოსომებს არ შეიცავს. მიკრომილაკები და ნეიროფილამენტე-



სურ. 11-2. ნისლის ნივთიერების ელექტრონოგრამა. ნისლის ბაზოფილური ნივთიერება მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადის პარალელურად განლაგებული მრავალი ცისტერნისაგან შედგება. ფიქსირებული რიბოსომების გარდა, ცისტერნებს შორის თავისუფალი პოლირიბოსომების მრავალობითი გროვებია.

ბი დიდი რაოდენობით არის და პარალელური განლაგებით ხასიათდება.

აქსონი (axis – ღერძი) ცილინდრული ფორმის მორჩია. ყველა ნერვულ უჯრედს მხოლოდ ერთი აქსონი აქვს, რომლის დიამეტრი სხვადასხვა ნეირონში 1 მკმ-დან 1 მმ-მდე მერყეობს. იშვიათია, როდესაც ნეირონს აქსონი არა აქვს. ზოგიერთ ნეირონს, მართალია, მოკლე აქსონი აქვს, მაგრამ ზოგადად იგი გრძელი მორჩია. მაგალითად, ზურგის ტვინის მოტორული ნეირონების (რომლებიც ფეხის კუნთებს აინერვებს) აქსონის სიგრძე შესაძლოა 100 სმ-მდე იყოს. პერიკარიონიდან აქსონის გამოსვლის ადგილი მოკლე პირამიდის ფორმის უბანია, რომელსაც ***აქსონის ბორცვს*** (შემაღლებას) უწოდებენ. აქსონის მფარავ პლაზმურ მემბრანას ***აქსოლემა***, ხოლო მის შიგთავსს ***აქსოპლაზმა*** ეწოდება. ნეირონებში, სადაც აქსონი მიელინის გარსით არის დაფარული, აქსონის ბორცვსა და მიელინის გარსს შორის არის მცირე ზომის მონაკვეთი, რომელსაც ***საწყისი სეგმენტი*** ეწოდება. ეს ის უბანია, სადაც ნეირონთან მოსული სხვადასხვა სახის იმპულსი იკრიბება და შესაბამისი პასუხი ყალიბდება. საწყისი სეგმენტის მემბრანაში მდებარეობს იონური არხები, რომელთაც ელექტრული პოტენციალის ცვლილებისათვის ძალიან დიდი მნიშვნელობა აქვთ. დენდრიტებისაგან განსხვავებით, აქსონს მუდმივი დიამეტრი აქვს და არ იტოტება. იშვიათად, აქსონის პერიკარიონიდან გამოსვლის ადგილის მახლობლად აქსონს გამოეყოფა პატარა ტოტი, რომელიც ნეირონის სხეულის არეში ბრუნდება. ასეთ ტოტებს ***კოლატერალური ტოტები*** ეწოდება. აქსონის ციტოპლაზმაში მიტოქონდრიები, და გლუვი ენდოპლაზმური ბადის ერთეული ცისტერნები მდებარეობს. რიბოსომებსა და მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადის ცისტერნებს აქსონი არ შეიცავს. მიკრომილაკები და ნეიროფილამენტები დიდი რაოდენობით არის. მათ პარალელური განლაგება ახასიათებთ.

აქსონის გასწვრივ სხვადასხვა მოლეკულების ტრანსპორტი ორივე მიმართულებით მიმდინარეობს. არჩევენ აქსონური ტრანსპორტის შემდეგ სახეებს:

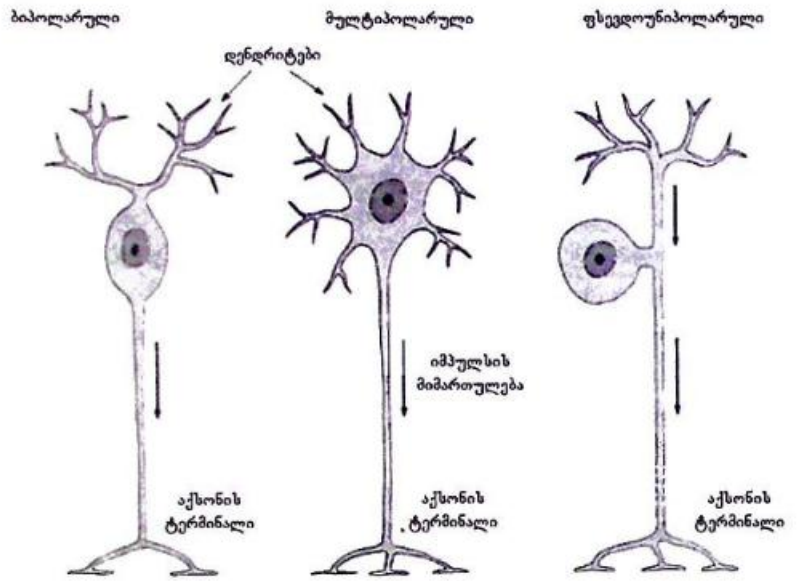
➢ ***ანტეროგრადული ტრანსპორტი*** – პერიკარიონში წარმოქმნილი მაკრომოლეკულები და ორგანელები აქსონის დაბოლოების მიმართულებით მუდმივად მოძრაობენ. სხვადასხვა სტრუქტურების გადატანა სხვადასხვა სიჩქარით ხდება: დაბალი სიჩქარით (რამდენიმე მილიმეტრი დღეში) ცილები და მიკროფილამენტები მოძრაობს, საშუალო სიჩქარით – მიტოქონდრიები და ბოლოს, ძალიან სწრაფად (400 მმ დღეში) – მედიატორების შემცველი ბუშტუკები, რომლებიც აქსონის ტერმინალური ნაწილიდან იმპულსის გადაცემისათვის არის აუცილებელი. ანტეროგრადული ტრანსპორტი მიკრომილაკების გასწვრივ ცილა კინეზინის მეშვეობით ხორციელდება.

➢ ***რეტროგრადული ტრანსპორტი*** აღმავალი გადაადგილებაა. ამ შემთხვევაში სტრუქტურების (მიტოქონდრიები, რეცირკულაციური მემბრანები) გადატანა პერიკარიონის მიმართულებით ხორციელდება. ტრანსპორტი საკმაოდ სწრაფია (300 მმ დღეში). ამ გადაადგილებას მიკრომილაკების სისტემა ცილა დინეინის მეშვეობით ახორციელებს.

კავშირი კლინიკასთან

გარკვეული ვირუსები (მაგ. ჰერპესის ან ცოფის) რეტროგრადულ ტრანსპორტს იყენებს ნერვულ სისტემაში გავრცელებისათვის. ამაღე გზით ხდება მთელი რიგი ტოქსინების (მაგ. ტეტანუსის) გადატანა პერიფერიიდან ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში.

მორჩების ზომა და ფორმა სხვადასხვა ნეირონში მნიშვნელოვნად მერყეობს. მორჩების რაოდენობისა და ფორმის მიხედვით ნერვული უჯრედები ***უნიპოლარულ,***



სურ. 11-3. ნეირონების ძირითადი მორფოლოგიური ტიპები.

ფსევდოუნიპოლარულ, ბიპოლარულ და მულტიპოლარულ ნეირონებად იყოფა (სურ. 11-3). ***უნიპოლარულ ნეირონს*** მხოლოდ ერთი მორჩი აქვთ. ეს მორჩი აქსონია. ასეთი უჯრედები მხოლოდ ემბრიონულ პერიოდში გვხვდება. ***ბიპოლარულ ნეირონს*** ორი მორჩი აქვს, მათგან ერთი აქსონია და ერთი დენდრიტი. ***ფსევდოუნიპოლარული ნეირონი*** (ცრუერთმორჩიანი ნეირონი) განსაკუთრებული ტიპის ორმორჩიანი ნეირონია. მისი სხეულიდან ერთი მორჩი გამოდის, რომელიც პერიკარიონიდან ოდნავ მოშორებით T-ს მაგვარად ორ – მგრძნობიარე და მამოძრავებელ მორჩად იყოფა. დენდრიტი პერიფერიისაკენ მიემართება, აქსონი კი – ცენტრალური ნერვული სისტემისაკენ. ფსევდოუნიპოლარული ნეირონის დენდრიტი აქსონის მაგვარი, სწორი და გრძელი მორჩია. სხვა დენდრიტებისაგან განსხვავებით მას დატოტიანება არ ახასიათებს. ფსევდოუნიპოლარულ ნეირონში ნერვული სტიმული სხეულის გაელის გარეშე დენდრიტიდან პირდაპირ აქსონში გადადის. პერიკარიონი იმპულსის გატარებაში არ მონაწილეობს, მაგრამ მთელი რიგი ნივთიერებებისა და, მათ შორის, ნეირომედიატორების სინთეზს უზრუნველყოფს. ***მულტიპოლარულ ნეირონებს*** ორზე მეტი მორჩი აქვს, მათგან ერთი აქსონია, ხოლო დანარჩენი დენდრიტები. ადამიანის ორგანიზმში ნერვული უჯრედების უმეტესობა მულტიპოლარულია. ბიპოლარული ნეირონები კოხლეარულ და ვესტიბულურ განგლიებში, ბადურასა და ყნოსვის ორგანოში გვხვდება. ფსევდოუნიპოლარული ნეირონები ზურგის ტვინისა და თავის ტვინის უმეტესი განგლიების შემადგენლობაში შედის.

ორგანიზმში ნერვული უჯრედები ერთმანეთს უკავშირდება და ქმნის ელექტრული წრედის მსგავს სტრუქტურებს, რომლებსაც რეფლექსურ რკალებს უწოდებენ. ასეთი წრედების არსებობა ორგანიზმს გაღიზიანების

საპასუხოდ კოორდინირებული პასუხის ჩამოყალიბების საშუალებას აძლევს.

რეფლექსური რკალების მეშვეობით ინფორმაცია პერიფერიიდან ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში და პირუკუ მიემართება. რეფლექსური რკალის პირველი უჯრედი ***მგრძნობიარე (სენსორული),*** ბოლო კი – ***მამოძრავებელი (მოტორული) ნეირონია.*** მათ შორის, უმეტეს შემთხვევაში, მრავალი ***ჩართული (ასოციაციური) ნეირონია.***

მოტორული ნეირონები მულტიპოლარული ნეირონებია. მათი პერიკარიონი ყოველთვის დიდი ზომისაა და კარგად განვითარებულ ნისლის ნივთიერებას შეიცავს. პერიკარიონიდან დიდი ზომის აქსონი და ბევრი დენდრიტი გამოდის. არჩევენ ორი ტიპის – სომატურ და აუტონომიურ მოტორულ ნეირონებს. ***სომატური მოტორული ნეირონების*** სხეულები ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში მდებარეობს. ეს უჯრედები ჩონჩხის კუნთების შეკუმშვას არეგულირებს. ***აუტონომიური მოტორული ნეირონები*** ჯირკვლების, გულის კუნთისა და შინაგანი ორგანოების გლუვკუნთოვანი გარსების ფუნქციურ აქტივობას არეგულირებს.

მგრძნობიარე ნეირონები უმეტეს შემთხვევაში ფსევდოუნიპოლარული ნეირონებია. მათი პერიკარიონი დიდი ზომისაა და მრგვალი ფორმა აქვს.

ჩართული ნეირონების დიდი ნაწილი ბიპოლარულია. ისინი მცირე ზომის მოკლე მორჩებიანი უჯრედებია. უმეტეს შემთხვევაში მათი მორჩები თანაბარი სიგრძისაა. //

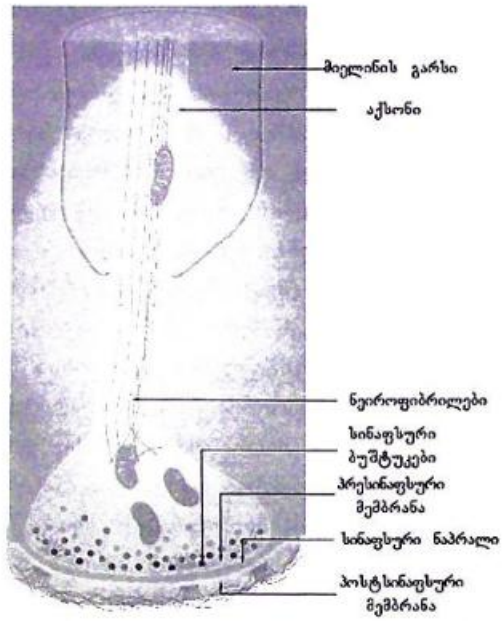
სინაფსური კავშირები

ნეირონებს შორის ინფორმაციის გავრცელებას აკონტროლებს პლაზმური მემბრანის გასწვრივ არსებული ელექტრონული (იონური) გრადიენტი, რომელიც უჯრედის შიგნით და გარეთ იონთა განსხვავებული კონცენტრაციის არსებობის შედეგია. ნეირონებში ელექტრული გრადიენტი საკმაოდ მაღალია. კერძოდ, მოსვენებულ მდგომარეობაში აქსონის უარყოფითი მემბრანული პოტენციალი -70 mV-ს ტოლია. ნერვული იმპულსის გატარება ნეირონის მემბრანის დეპოლარიზაციასთან არის დაკავშირებული. დეპოლარიზაციის ტალღა აქსონის გასწვრივ საშუალოდ 100 მ/წმ სიჩქარით ვრცელდება. მემბრანის გასწვრივ არსებული ელექტრული გრადიენტის მუდმივობის შენარჩუნებას აკონტროლებს იონური ტუმბოები, რომლებიც ნეირონის მემბრანაში დიდი რაოდენობით არის გაფანტული. ელექტროქიმიური გრადიენტის ცვლილებას კი განაპირობებს იონური არხები, რომლებიც სპეციფიური სიგნალის საპასუხოდ იღება ან იხურება. არჩევენ ლიგანდ-დამოკიდებულ არხებს და ძაბვა-დამოკიდებულ არხებს. ლიგანდ-დამოკიდებული არხები ძირითადად სინაფსებში მდებარეობს. ძაბვა–დამოკიდებული არხები ნეირონის მემბრანის ყველა უბანში დიდი რაოდენობით არის. ამ არხების გახსნას იონების (Na^+, K^+) კონცენტრაციისა და, შესაბამისად, მემბრანული პოტენციალის მნიშვნელოვანი ცვლილება ახლავს თან. ასე წარმოიქმნება მოქმედების პოტენციალი. მოქმედების პოტენციალის წარმოქმნა აქსონის მემბრანაში ჯაჭვურ რეაქციას იწვევს. აქსონის მემბრანაში განლაგებული იონური არხების ჭიშკრები თანმიმდევრულად იხსნება და მოქმედების პოტენციალი აქსონის ტერმინალური ნაწილის მიმართულებით ვრცელდება.

ნეირონები ერთმანეთს უკავშირდებიან სპეციალური კავშირებით, რომლებსაც ***სინაფსები*** (ბერძნ. ***synapsis,*** კავშირი) ეწოდება (სურ. 11-4). სინაფსები ნერვული იმპულსის

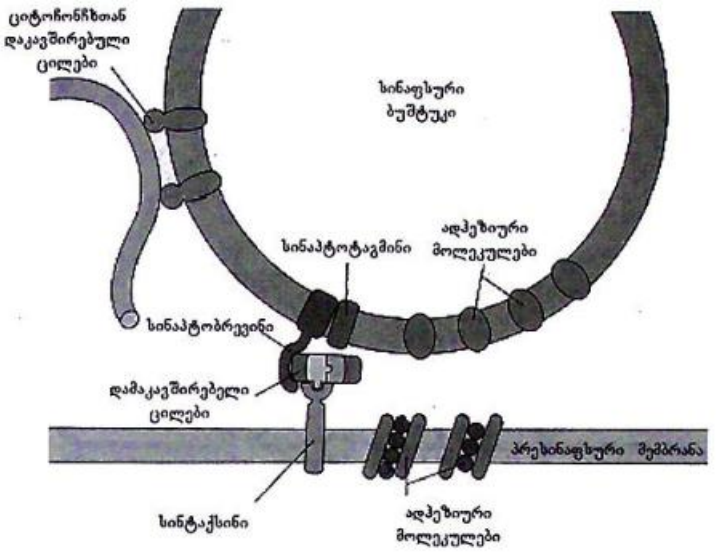
ერთი მიმართულებით გავრცელებას უზრუნველყოფს. სინაფსის მიდამოში აქსონის დაბოლოება გაგანიერებულია და ქმნის ტერმინალურ ფოლაქს, რომელიც სამიზნე უჯრედთან ძალიან ახლოს მდებარეობს. აქსონის დაბოლოებას ***პრესინაფსური მემბრანა***, ხოლო სამიზნე უჯრედის მემბრანას, რომელიც სინაფსის შექმნაში მონაწილეობს ***პოსტსინაფსური მემბრანა*** ეწოდება. მათ შორის ძალიან მცირე ზომის (დაახლოებით 20 ნმ სიგანის) ნაპრალია, რომელსაც ***სინაფსური ნაპრალი*** ეწოდება. პრესინაფსური და პოსტსინაფსური მემბრანა შეიცავს სპეციფიურ რეცეპტორებს, რომლებიც იმპულსის გადაცემასა და მიღებაში მონაწილეობენ. სინაფსის მიდამოში მემბრანები ოდნავ უფრო სქელია, ვიდრე უჯრედის სხვა უბანში. აქსონის ტერმინალური ნაწილი მიტოქონდრიებს, მიკრომილაკებს, ნეიროფილამენტებსა და 40-65ნმ დიამეტრის მემბრანულ ბუშტუკებს შეიცავს. ზოგიერთი მათგანი მცირე ზომისაა და ნათელი, ზოგიერთი კი მკვრივ ცენტრალურ ზოლს შეიცავს. ამ ბუშტუკებს ***სინაფსური ბუშტუკები*** ეწოდება.

სინაფსური ბუშტუკები პერიკარიონში, კერძოდ გოლჯის აპარატში წარმოიქმნება და ნეირომედიატორებს შეიცავს. პერიკარიონიდან მათი გადატანა აქსონის ტერმინალურ ნაწილში მიკრომილაკების მეშვეობით ხორციელდება. სინაფსური ბუშტუკებისა და პრესინაფსური მემბრანის შემადგენლობაში სპეციფიური ადჰეზიური ცილები შედის (სურ.11-5). სინაფსური ბუშტუკების მემბრანა შეიცავს ცილა ***სინაპტობრევინს***, რომლის მეშვეობით ბუშტუკები უშუალოდ პრესინაფსური მემბრანის ქვეშ გროვდება და ამ მემბრანის ცილას ***სინტაქსინს*** უკავშირდება. მოსვენებულ მდგომარეობაში შეწებების ცილების ურთიერთობას კალციუმ-მგრძნობიარე ცილა – ***სინაპტოტაგმინი*** უშლის ხელს. როდესაც დეპოლარიზაციის ტალღა აქსონის ტერმინალურ ნაწილს აღწევს, ამ მიდამოში მოკლე დროით იღება კალციუმის არხები, რაც აქსოპლაზმაში კალციუმის კონცენტრაციის მატებას იწვევს. კალციუმის იონები სინაპტოტაგმინს უკავშირდება და ამ უკანასკნელს შეწებების ცილებისაგან ათავისუფლებს. ამის შედეგად სინაფსური ბუშტუკების მემბრანა პრესინაფსურ მემბრანას ერწყმის და ეგზოციტოზი იწყება.



სურ. 11-4. სინაფსის აგებულების სქემა

ეგზოციტოზის შედეგად სინაფსური ბუშტუკების შიგთავსი სინაფსურ ნაპრალში გამოიყოფა, ხოლო მათი მემბრანა პრესინაფსური მემბრანის შემადგენლობაში რჩება. მემბრანის ამ ნაწილს კლათრინი უკავშირდება და ქობიან ორმოებს წარმოქმნის. ქობიანი ორმოები თანდათანობით ციტოპლაზმაში იდრიკება და წარმოქმნის ქობიან ბუშტუკებს, რომლებიც პრესინაფსურ მემბრანას წყდება, აქსოპლაზმაში გადაინაცვლებს და მემბრან-



სურ. 11-5. პრესინაფსური მემბრანიდან სინაფსური ბუშტუკების ეგზოციტოზის სქემა.

ულ რეზერვუარს უკავშირდება. მემბრანული რეზერვუარი ნაწილობრივ ახალი სინაფსური ბუშტუკების წარმოქმნის წყაროა. ამრიგად, აქსონის ტერმინალურ ნაწილში მემბრანების რეციკულაციას აქვს ადგილი (სურ. 11-6). აღნიშნული მოვლენა, მუდმივი ეგზოციტოზის პირობებში პრესინაფსური მემბრანის მოცულობის შენარჩუნებას უზრუნველყოფს.

გამოთავისუფლებული ნეიროტრანსმიტერი ***პოსტსინაფსური მემბრანის*** რეცეპტორზე მოქმედებს და პოსტსინაფსური მემბრანის დეპოლარიზაციას იწვევს. ასეთ სინაფსებს ***აგზნებადი სინაფსები*** ეწოდება. ზოგიერთ შემთხვევაში ნეიროტრანსმიტერ-რეცეპტორის ურთიერთქმედება მემბრანის ჰიპერპოლარიზაციას იწვევს, რის შედეგადაც შეკავება ვითარდება. ასეთ სინაფსებს ***მაინჰიბირებელი სინაფსები*** ეწოდება. გამოყენებული ნეიროტრანსმიტერი შესაბამისი ფერმენტების ზემოქმედების შედეგად სწრაფად ალაგდება. ეს პროცესი ფუნქციურად ძალიან მნიშვნელოვანია, ვინაიდან ამით პოსტსინაფსური მემბრანის ხანგრძლივი და არასაჭირო გალიზიანების თავიდან აცილება ხდება.

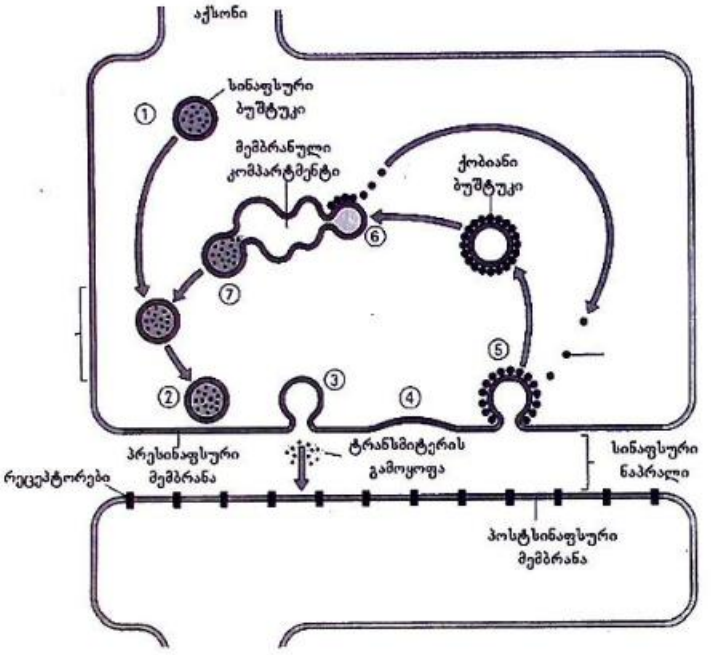
ნეირონთაშორისი კავშირი შესაძლოა ***აქსო-სომატური***, ***აქსო-დენდრიტული*** და ***აქსო-აქსონური*** სინაფსების მეშვეობით განხორციელდეს (სურ. 11-7).

იმპულსის გადაცემის თავისებურების მიხედვით არჩევენ ***ქიმიურ*** და ***ელექტრულ სინაფსებს***. სინაფსების უმეტესობა ქიმიურია. მათში იმპულსის გადაცემა ***ქიმიური შუამავლის*** (მესენჯერის, მედიატორის) მეშვეობით ხდება. ქიმიური ***მედიატორები (მესენჯერები)*** ორ ტიპად შეიძლება დაიყოს:

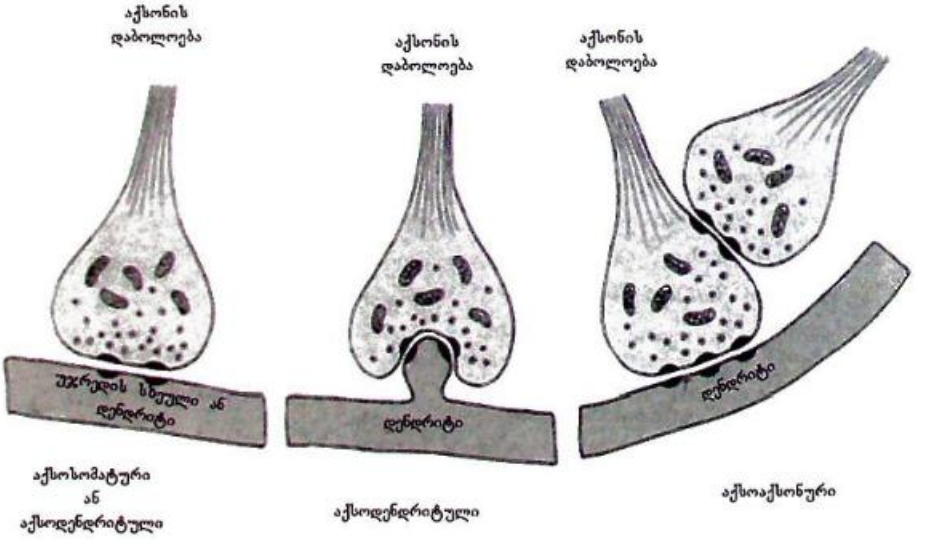
- ***ნეიროტრანსმიტერები***
- ***ნეირომოდულატორები***

ნეიროტრანსმიტერი ისეთი ქიმიური ნივთიერებაა, რომელიც რეცეპტორულ ცილასთან ურთიერთქმედების შემდეგ იონური არხის გახსნა-დახურვას, ან მეორადი შუამავლის (მესენჯერის) გააქტიურებას განაპირობებს.

ნეირომოდულატორები ქიმიური შუამავ-



სურ. 11-6. მემბრანის რეცირკულაცია აქსონის პრესინაფსურ ნაწილში
(A. Stevens, J. Love, Human Histology, 1999 მიხედვით).



სურ. 11-7. სინაფსების ძირითადი ტიპების სქემატური გამოსახულება.
(L. Junqueira, J. Carneiro, R. Kelley, Basic Histology, 1998 მიხედვით)

ლებია, რომლებიც რეცეპტორული ცილების ფუნქციურ მოდიფიკაცას იწვევენ.

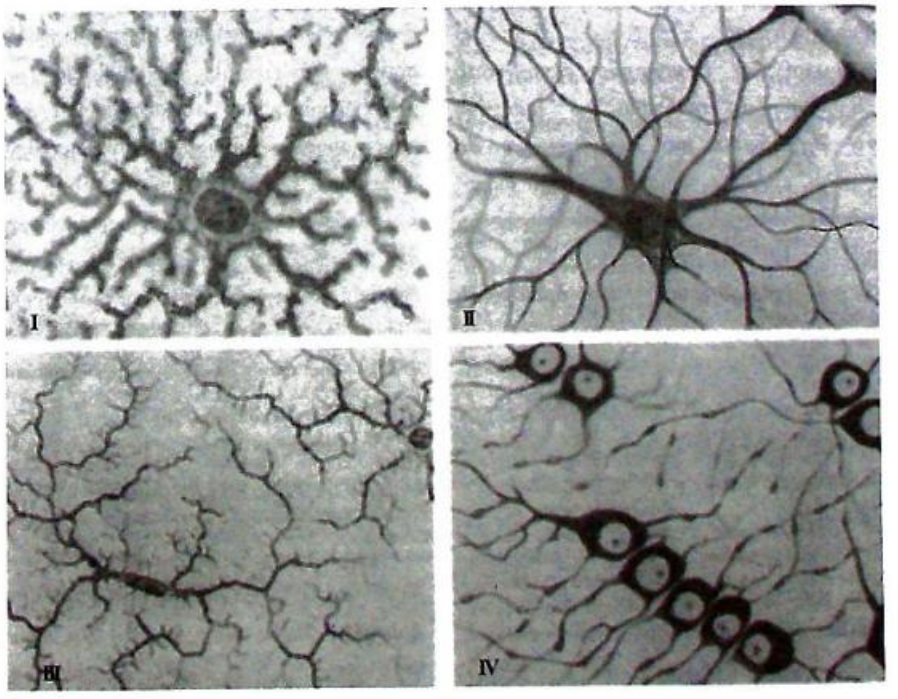
პირველი ნეიროტრანსმიტერები, რომლებიც შესწავლილი იქნა, ***აცეტილქოლინი და ნორადრენალინია***. ამჟამად 35-მდე განსხვავებული ნეიროტრანსმიტერია გამოვლენილი. მათი უმეტესობა ამინები, ამინომჟავები ან მცირე პეპტიდებია (ნეიროპეპტიდები). ზოგიერთი არაორგანული ნივთიერება, მაგ. აზოტის ოქსიდი, ასევე ხასიათდება ნეიროტრანსმიტერული თვისებით. ნეიროპეპტიდები ძალიან მნიშვნელოვანია ისეთი გრძნობებისა და ქცევების მართვისათვის, როგორიცაა შიმშილი, ტკივილი, წყურვილი, სიამოვნება და სქესობრივი ლტოლვა.

ქიმიური სინაფსებისა გარდა, ნერვულ სისტემაში მცირე რაოდენობით ***ელექტრული სინაფსები – ნექსუსები (ნაპრალისებრი კავშირები)*** არსებობს.

გლიური უჯრედები

გლიური უჯრედები ნერვული უჯრედების ცხოველმყოფელობის პროცესში მნიშვნელოვან როლს ასრულებს. გლიური უჯრედები, როგორც ნერვული უჯრედების სხეულებს, ისე მათ მორჩებს გარედან ფარავს. ნერვული ქსოვილი უჯრედშორის ნივთიერებას თითქმის არ შეიცავს და ნერვული აქტივობისათვის ხელსაყრელ გარემოს სწორედ გლიური უჯრედები ქმნის. გარდა ამისა, გლია საყრდენ, ტროფიკულ და დამცველობით ფუნქციას ასრულებს. არჩევენ ***მაკროგლიას და მიკროგლიას***. მაკროგლიის შემადგენლობაში ***ოლიგოდენდროგლიოციტები, ასტროციტები*** და ***ეპენდიმოციტები*** შედის (სურ. 11-8).

ოლიგოდენდროგლიოციტები (ბერძნ. ***oligos***, მცირე + ***dendron + kytos***) მცირე ზომის უჯრედებია, მოკლე მორჩებით. ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში ოლიგოდენდროგლიო-



სურ. 11-8. ცენტრალური ნერვული სისტემის გლიური უჯრედები. I. პროტოპლაზმური ასტროციტი; II. ფიბროზული ასტროციტი; III. მიკროგლია. IV. ოლიგოდენდროგლია.

ციტები ნერვული ბოჭკოების მიელინის გარსის შექმნაში მონაწილეობენ. ოლიგოდენდროგლიოციტების ნაირსახეობას ეკუთვნის ***შვანის უჯრედები***, რომლებიც პერიფერიული ნერვული სისტემის აქსონების გლიურ საფარველებს ქმნიან.

ასტროციტები (ბერძნ. ***astron,*** ვარსკვლავი + ***kytos)*** გრძელმორჩებიანი ვარსკვლავისებრი ფორმის უჯრედებია. მათი ციტოპლაზმა შეიცავს შუალედური ფილამენტების კონებს, რომლებიც გლიური ფიბრილური მჟავა პროტეინით იქმნება. ასტროციტები ნეირონებს სისხლის კაპილარებთან და თავის ტვინის რბილ გარსებთან აკავშირებს. ასტროციტები ორი სახისაა:

- ***ფიბროზული ასტროციტი*** – მცირე ზომის, გრძელი მორჩების მქონე უჯრედია, რომელიც ძირითადად თეთრ ნივთიერებაში მდებარეობს.
- ***პლაზმური ასტროციტი*** – მოკლე, დიდი რაოდენობით დატოტვილი მორჩების მქონე უჯრედია, რომელიც რუხ ნივთიერებაშია მოთავსებული.

ასტროციტები ***საყრდენი ფუნქციის*** გარდა, ნეირონების ***იონური და ქიმიური გარემოს შექმნასა და რეგულაციაში*** მონაწილეობს. ასტროციტების ნაწილი თავისი მორჩებით სისხლის კაპილარის კედელზე ბოლოვდება, ენდოთელურ უჯრედებს უკავშირდება და ***ჰემა-ენცეფალური ბარიერის*** შექმნაში მონაწილეობს. ამ დაბოლოებების მეშვეობით ასტროციტს სისხლიდან ნეირონთან მოლეკულები და იონები მოაქვს. მათი მორჩები ბოლოვდება აგრეთვე ცენტრალური ნერვული სისტემის გარეთა ზედაპირზე, სადაც ისინი უწყვეტ ფენას ქმნიან. ცნს-ს დაზიანების შემთხვევაში ასტროციტები მრავლდება და უჯრედულ ნაწიბურს ქმნის. ასტროციტებში ადრენერგული, ამინომჟავების (მაგ. γ-ამინობუტირის მჟავას) და პეპტიდების (მათ შორის ნატრიურეტული პეპტიდის, ანგიოტენზინ II-ის, ენდოთელინების, ვაზოინტესტინური პეპტიდისა და თირეოტროპული ჰორმონის) რეცეპტორებია გამოვლენილი. ამ რეცეპტორების არსებობა ასტროციტებს სხვადასხვა სტიმულზე რეაგირების საშუალებას აძლევს.

ასტროციტები ნეირონების ცხოველმყოფელობაზე ახდენს გავლენას. ისინი უჯრედშორისი მატრიქსის შემადგენლობას არეგულირებენ, ადგილობრივად ნეიროტრანსმიტერების ჭარბ რაოდენობას შთანთქამენ და მეტაბოლურ და ნეიროაქტიურ მოლეკულებს (ანგიოტენზინის ჯგუფის პეპტიდებს, ვაზოაქტიურ ენდოთელინებს, ოპიოიდების წინამორბედებს – ენკეფალინებს და სომატოსტატინს) გამოყოფენ. მეორე მხრივ, ისინი სისხლიდან ნეირონებისაკენ ენერგიით მდიდარი ნივთიერებების ტრანსპორტში მონაწილეობენ. ასტროციტები გლუკოზის მეტაბოლიზმშიც მონაწილეობს რძის მჟავას წარმოქმნით, რომელსაც შემდგომში ნეირონებს აწოდებს. და ბოლოს, ასტროციტები ნექსუსების მეშვეობით ერთმანეთს უშუალოდ უკავშირდება და ქმნის ერთიან ქსელს, რომელშიც ინფორმაცია ერთი ბოლოდან მეორისაკენ შეუფერხებლად მოძრაობს. სხვადასხვა ციტოკინის გამოყოფის გზით ასტროციტები ოლიგოდენდროგლიოციტებთან ურთიერთქმედებს და მიელინის წარმოქმნაზე ახდენს გავლენას.

ეპენდიმოციტები – ცილინდრული ფორმის ეპითელური უჯრედებია, რომლებიც თავის ტვინის პარკუჭებსა და ზურგის ტვინის არხს ამოფენს. ზოგიერთ უბანში მათ ზედაპირზე წამწამებია, რომლებიც თავ-ზურგტვინის სითხის მოძრაობას უწყობს ხელს.

მიკროგლია მცირე ზომის, წაგრძელებული ფორმისა და მოკლე, უსწორმასწორო მორჩების მქონე უჯრედებია. მათ მკვრივი და წაგრძელებული ფორმის ბირთვი აქვთ. მიკროგლია ***მონონუკლეური ფაგოციტების სისტემის*** წარმომადგენელია და, შესაბამისად, მონოციტური წარმოშობისაა. მისი ღეროვანი უჯრედები ძვლის ტვინში მდებარეობს.

მიკროგლია:

- მონაწილეობას იღებს ნერვულ სისტე-

მაში მიმდინარე ანთებით და რეგენერაციულ პროცესებში;

- წარმოქმნის და გამოჰყოფს ნეიტრალურ პროტეაზებს და რადიკალებს.
- გააქტივების შედეგად ფაგოციტოზს იწყებს და ანტიგენწარმდგენი უჯრედების მსგავსად მოქმედებს.
- მიკროგლიის უჯრედები მთელ რიგ იმუნომამოდულირებელ ციტოკინებს გამოყოფს და შთანთქამს უჯრედულ ნარჩენებს, რომლებიც ცნს-ს დაზიანების შემთხვევაში წარმოიქმნება.

კავშირი კლინიკასთან

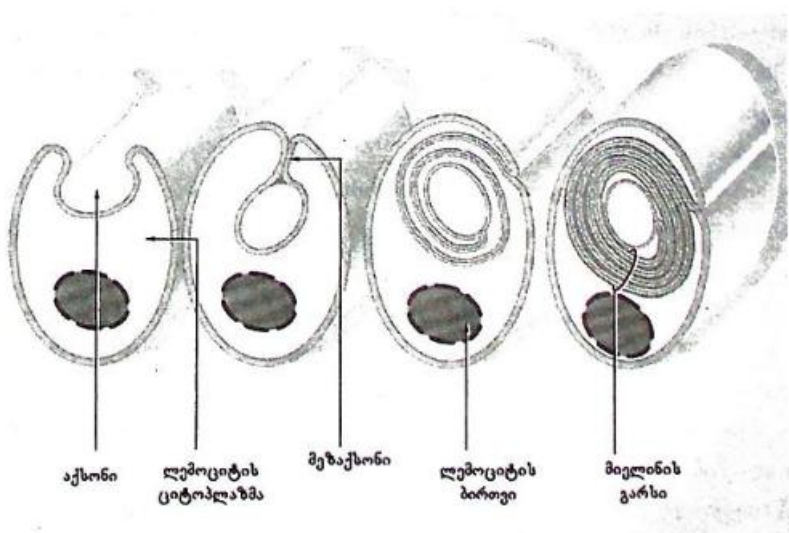
გლიური მაკროფაგების რაოდენობის მნიშვნელოვანი მატება თავის ტვინში დამახასიათებელია ადამიანის შეძენილი იმუნოდეფიციტის სინდრომისათვის (შიდსი). ადამიანის შეძენილი იმუნოდეფიციტის ვირუსი (HIV-1) ნეირონებს არ აზიანებს, მაგრამ აღწევს გლიურ მაკროფაგებში. შემდგომში, გლიურ მაკროფაგებში წარმოქმნილი ტოქსინები მეორადად აზიანებს ნეირონებს.

ნერვული ბოჭკოები

აქსონს თავისი გლიური გარსით ნერვული ბოჭკო ეწოდება. აქსონის გარსს ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში ოლიგოდენდროგლიოციტი, პერიფერიულ ნერვულ სისტემაში კი – შვანის უჯრედი (ლემოციტი) ქმნის. როგორც წესი, ერთი ოლიგოდენდროგლიოციტი თავისი მორჩებით რამდენიმე აქსონს უქმნის მიელინის გარსს, შვანის უჯრედი კი – მხოლოდ ერთს.

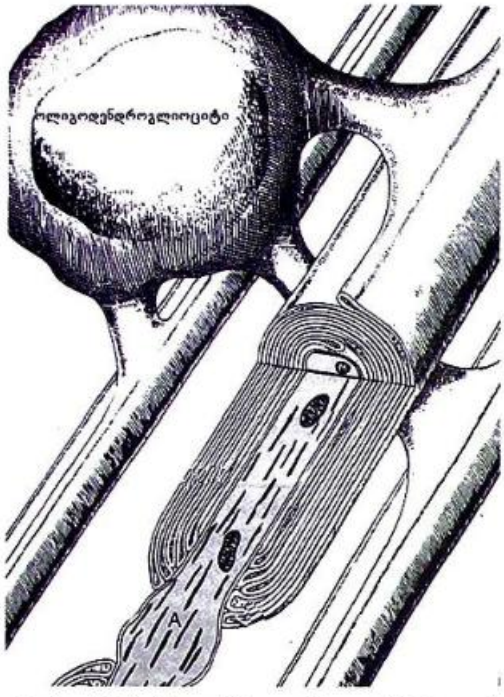
გლიური გარსის შენების თავისებურების მიხედვით ნერვული ბოჭკო ორი სახისაა: ***უმიელინო*** და ***მიელინიანი.*** უმიელინო ნერვული ბოჭკოები, ჩვეულებრივ, მცირე დიამეტრის მქონე აქსონებს შეიცავს. დიდი დიამეტრის მქონე აქსონები მიელინის გარსით არის დაფარული.

მიელინური ნერვული ბოჭკოები. მიელინის გარსი აქსონის ირგვლივ ოლიგოდენდროგლიოციტის (ან შვანის უჯრედის) პლაზმური მემბრანის მრავალჯერადი დახვევის შედეგად წარმოიქმნება (სურ. 11-9). უნდა აღინიშნოს, რომ მიელინის გარსის წარმოქმნა ნერვული სისტემის ცენტრალურ და პერიფერიულ ნაწილებში განსხვავებულად მიმდინარეობს. პერიფერიულ ნერვულ სისტემაში თავდაპირველად აქსონი გლიური უჯრედის ზედაპირზე ღარის ფორმის ჩანადრეკს წარმოქმნის.



სურ. 11-9. მიელინის გარსის წარმოქმის თანმიმდევრობა პერიფერიულ ნერვულ სისტემაში.

ღარი თანდათანობით ღრმავდება და აქსონი მთლიანად უჯრედში ეფლობა. ღარის კიდეები ერთმანეთს უახლოვდება და აქსონს ზემოდან ფარავს. ამ მიდამოში პლაზმური მემბრანის ორი მოპირდაპირე უბანი ერთმანეთს ერწყმის. წარმოქმნილ ორმაგ მემბრანულ სტრუქტურას ***მეზაქსონი*** ეწოდება. აქსონი, რომელსაც სხვაგვარად ღერძ-ცილინდრს უწოდებენ, თითქოს მეზაქსონზე ჰკიდია. მეზაქსონის წარმოქმნას გლიური უჯრედის პლაზმურ მემბრანაში სპეციალური ადჰეზიური ცილების არსებობა უზრუნველყოფს. რაც უფრო ღრმად ეფლობა აქსონი გლიურ უჯრედში, მით უფრო გრძელია მეზაქსონი. იგი მრავალჯერადად იხვევა აქსონის ირგვლივ და მიელინის გარსს წარმოქმნის. მეზობელი ნახვევების ერთმანეთთან დაკავშირებას ადჰეზიური ცილები უზრუნველყოფენ. ერთი გლიური უჯრედი მხოლოდ ერთი აქსონის ირგვლივ ქმნის მიელინის გარსს.



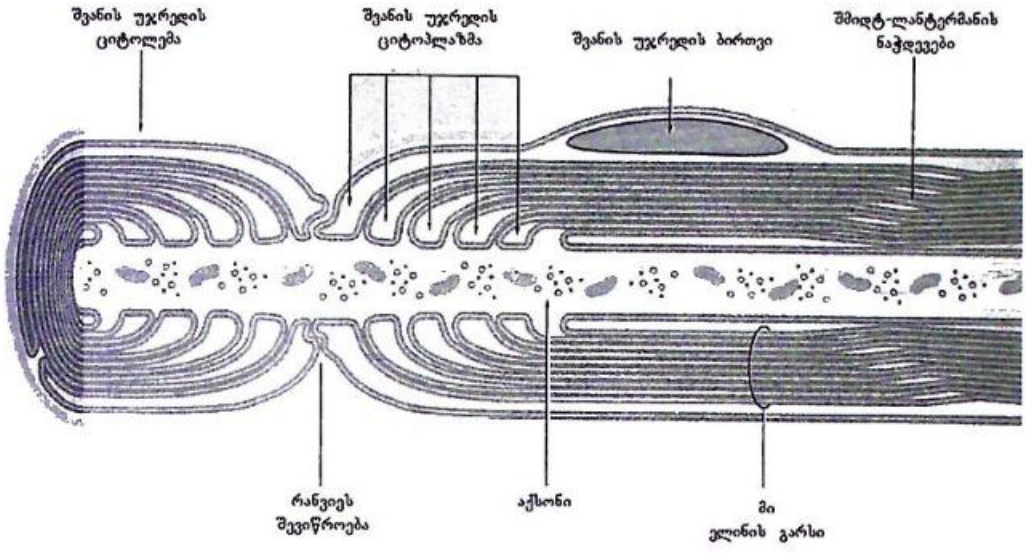
სურ. 11-10. მიელინის გარსი ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში.

ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში აქსონის ირგვლივ მიელინის გარს ოლიგოდენდროგლიოციტების მორჩების მემბრანა წარმოქმნის. როგორც წესი, ერთი გლიური უჯრედი რამდენიმე (3-დან 50-მდე) აქსონის მიელინურ გარსს ქმნის (სურ. 11-10).

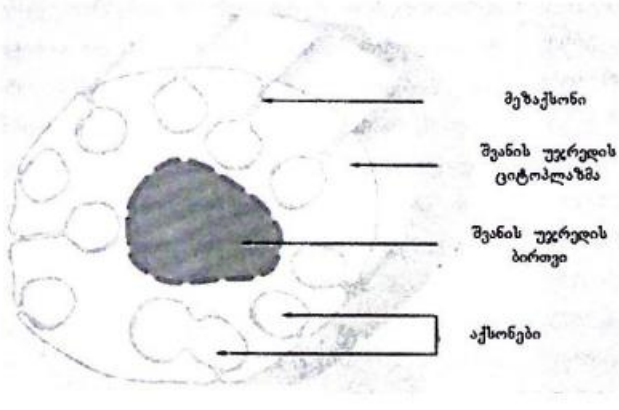
მიელინის გარსის სისქეს აქსონის ირგვლივ მეზაქსონის ნახვევების რაოდენობა განსაზღვრავს. აქსონის სიგრძე მნიშვნელოვნად აღემატება გლიური უჯრედის ზომებს და, შესაბამისად, მის მთელ სიგრძეზე მიელინის გარსის შექმნაში მრავალი გლიური უჯრედი მონაწილეობს. ამის გამო, გლიური გარსი აქსონის მთელ სიგრძეზე უწყვეტი არ არის. იმ უბნებში, სადაც ორი მეზობელი გლიური უჯრედი ერთმანეთს უკავშირდება, აქსონი მიელინის გარსით არ არის დაფარული. ამ უბნებს ***რანვიეს შევიწროებები*** ეწოდება (სურ. 11-11). მანძილი ორ მეზობელ შევიწროებას შორის 1-2მმ-ია. ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში რანვიეს შევიწროების უბნებში აქსონი გაშიშვლებულია, პერიფერიულ ნერვულ სისტემაში კი – მეზობელი შვანის უჯრედების მცირე ზომის ციტოპლაზმური გამონაზარდებით არის დაფარული.

რანვიეს შევიწროების უბნებში აქსონი, სხვა მიდამოებთან შედარებით უფრო სქელია და მისი მემბრანა დიდი რაოდენობით Na^+-ის არხებს შეიცავს. ეს არხები ციტოპლაზმის მხრიდან ცილა ანკირინის მეშვეობით აქსონის ციტოჩონჩხის ელემენტებს უკავშირდება. მიელინით დაფარულ უბნებში აქსონის მემბრანა იონურ არხებს არ შეიცავს. ***ნატრიუმის არხების ლოკალური განლაგების გამო, მიელინურ ნერვულ ბოჭკოში იმპულსი ნახტომისებურად ვრცელდება.***

ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში მიელინის გარსი ორ ძირითად ცილას: ***მიელინის***



სურ. 11-11. მიელინური ბოჭკოს სიგრძივკვეთის სქემატური გამოსახულება.



სურ. 11-12. უმიელინო ნერვული ბოჭკოს აგებულების სქემა.

მთავარ ცილას და *პროტეოლიპიდურ* ცილას შეიცავს.

უმიელინო ნერვული ბოჭკო. როგორც ცნს-ში, ისე პერიფერიაზე საკმაო რაოდენობით არის უმიელინო ნერვული ბოჭკოები. უმიელინო ნერვულ ბოჭკოში აქსონი გლიური უჯრედის ზედაპირზე მცირე ჩანადრეკს ქმნის და უჯრედის პერიფერიულ ნაწილში მდებარეობს (სურ. 11-12). შესაბამისად, მეზაქსონიც მოკლეა. იგი აქსონის ირგვლივ არ იხვევა და მიელინის გარსს არ წარმოქმნის.

ერთი გლიური უჯრედი, როგორც წესი, რამოდენიმე აქსონს უქმნის საფარველს. მიელინიანი ნერვული ბოჭკოსაგან განსხვავებით, უმიელინო ნერვული ბოჭკო იმპულსის ტალღისებრი გავრცელებით ხასიათდება.

ნერვული სისტემა

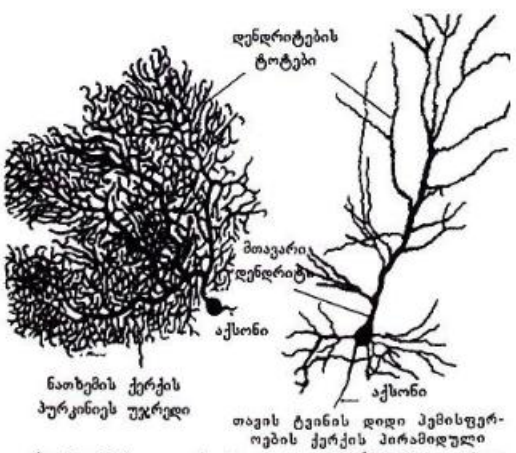
ანატომიურად ნერვული სისტემა ცენტრალურ (თავისა და ზურგის ტვინი) და პერიფერიულ (ნერვები, ნერვული კვანძები) ნაწილებად იყოფა.

ცენტრალური ნერვული სისტემა

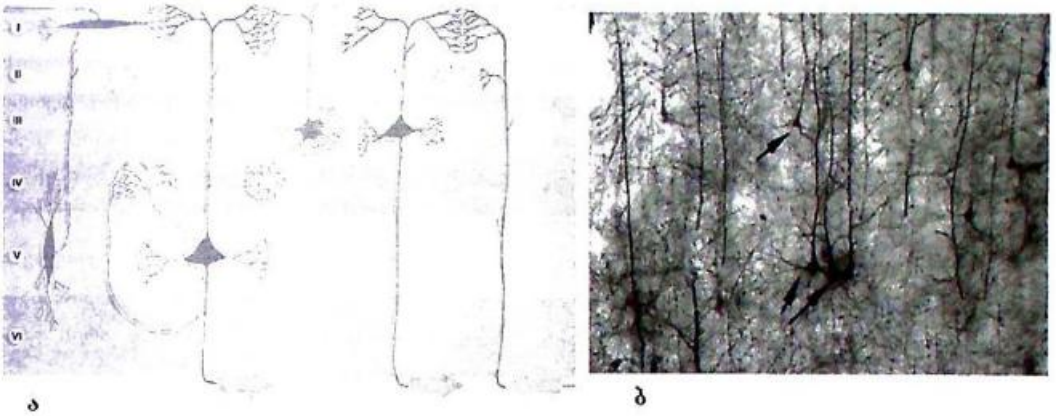
ცენტრალური ნერვული სისტემა (ცნს) თავის ტვინის, ნათხემისა და ზურგის ტვინისაგან შედგება. იგი პრაქტიკულად არ შეიცავს შემაერთებელ ქსოვილს და შედარებით რბილი კონსისტენციისაა. განაკვეთზე ცენტრალური ნერვული სისტემის თითოეულ ორგანოში ***თეთრი (თეთრი ნივთიერება)*** და ***მუქი (რუხი ნივთიერება)*** ფერის უბნები განირჩევა. რუხი ნივთიერება ნეირონების სხეულების, დენდრიტების, აქსონების საწყისი, არამიელინიზებული უბნებისა და ნეიროგლიისაგან შედგება. ერთმანეთთან ფუნქციურად დაკავშირებული ნეირონების პერიკარიონები ცნს-ში გროვების სახით არის განლაგებული. ამ გროვებს ***ბირთვებს*** უწოდებენ. ცნს-ს ზოგიერთ უბანში (თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქი, ნათხემის ქერქი, შუა ტვინის სახურავი) რუხი ნივთიერება თეთრი ნივთიერების ზემოთ კარგად გამოხატული ფენის სახით არის განლაგებული. რუხი ნივთიერების ასეთ ფენას ***ქერქი*** ეწოდება.

თეთრი ნივთიერება პერიკარიონებს არ შეიცავს. მასში მხოლოდ მიელინური აქსონები მდებარეობს, რომელთა პერიკარიონები რუხ ნივთიერებაში ან პერიფერიული ნერვული სისტემის განგლიებში მდებარეობს. თეთრი ნივთიერების აქსონების უმეტესობა მიელინის გარსით არის დაფარული. თეთრი ნივთიერების შეფერილობას მასში მიელინის დიდი შემცველობა განაპირობებს. თეთრ ნივთიერებაში მიელინური აქსონების კონები, რომლებსაც ტრაქტებს უწოდებენ, კაბელის ტიპის ფუნქციურ ჯგუფებს ქმნის.

ცნს-ს ნეირონები დიდი მრავალფეროვნებით გამოირჩევა. ისინი ერთმანეთისაგან პერიკარიონის ფორმით, ზომით, მდებარეობით (ციტოარქიტექტონიკა) და მორჩების რაოდენობით, სიგრძით და დატოტიანების ხარისხით (მიელოარქიტექტონიკა) განსხვავდებიან. ზოგიერთი ნეირონი დიდი ზომისაა და ძალიან გრძელი აქსონის არსებობით ხასიათდება. აქსონი რუხი ნივთიერებიდან გამოდის და თეთრი ნივთიერების გავლით ან მოშორებით, რუხი ნივთიერების სხვა უბანში ბოლოვდება, ან ცნს-ს ტოვებს და სინაფსურ კავშირს პერიფერიაზე სხვადასხვა ორგანოში ქმნის. ასეთი დიდი ზომის ნეირონებს ***გოლჯის I ტიპის ნეირონები*** ეწოდება (სურ. 12-1). პერიფერიულ ნერვებს და თეთრი ნივთიერების ტრაქტებს სწორედ ამ უჯრე-



სურ. 12-1. თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროებისა და ნათხემის ქერქის ორი მთავარი უჯრედი – პურკინიეს (მარცხნივ) და ბეცის (მარჯვნივ) ნეირონები. მრავლობითი დატოტვილი დენდრიტების არსებობა ამ უჯრედებს მრავალ ნეირონთან დაკავშირების უნარს აძლევს. (Bloom and Fawcett, A Textbook of histology, 1994 მიხედვით)



ა ბ

სურ. 12-2 ა. თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქის აგებულების სქემა ბ. თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქის პისტოლოგიური პრეპარატი. ისრებით მითითებულია პირამიდული უჯრედები.

დების აქსონები ქმნის. მეორე ტიპის ნეირონების აქსონები მოკლეა და პერიკარიონიდან შორს არ მიდის. ასეთ უჯრედებს ***გოლჯის II ტიპის ნეირონები*** ეწოდება. უმეტეს შემთხვევაში ისინი მცირე ზომის უჯრედებია. დიდი რაოდენობით გოლჯის II ტიპის ნეირონები ჰემისფეროებისა და ნათხემის ქერქში და თეალის ბადურაში გვხვდება.

ცნს-ს ნეირონებს შეიძლება მრგვალი, ოვალური, თითისტარისებრი, მსხლისებური ან მრავალკუთხა ფორმა ჰქონდეს. მათი ზომა 4მკმ-დან 150მკმ-მდე მერყეობს. ჰემისფეროების ქერქში მდებარეობს გიგანტური უჯრედები – ***ბეცის ნეირონები***, რომელთა დანახვა შეუიარაღებელი თვალით არის შესაძლებელი. ცნს-ს ნეირონების უმეტესობა მულტიპოლარულია. მათი პერიკარიონების ფორმა ძალიან განსხვავებულია. ამ განსხვავებას, ძირითადად, დენდრიტების მორჩების რაოდენობა განაპირობებს.

თავის ტვინის ჰემისფეროებში რუხი ნივთიერება, როგორც ქერქის, ისე ბირთვების სახით გვხვდება. ჰემისფეროების ქერქში უჯრედების სტრუქტურული და ფუნქციური მრავალფეროვნების გათვალისწინებით 6 შრე განირჩევა: ***მოლეკულური, გარეთ მარცვლოვანი, პირამიდული, შიგნითა მარცვლოვანი, განგლიური და პოლიმორფული უჯრედების*** (სურ. 12-2).

ჰემისფეროების ქერქში ერთერთი მრავალრიცხოვანი სხვადასხვა ზომის პირამიდული უჯრედებია. გიგანტური პირამიდული უჯრედები (ბეცის უჯრედები) განგლიურ შრეს ქმნის. ისინი სომატური მოტორული ნეირონებია და მათი აქსონები თეთრი ნივთიერების ტრაქტის შექმნაში მონაწილეობენ. პირამიდულ უჯრედებთან ერთად ქერქის შემადგენლობაში მცირე ზომის მარცვლოვანი უჯრედები გვხვდება. ეს გოლჯის II ტიპის უჯრედებია. მათი მცირერიცხოვანი მოკლე დენდრიტები სხვადასხვა მიმართულებით მიემართება. აქსონები უშუალოდ პერიკარიონის მახლობლად ან იქვე რუხ ნივთიერებაში ქმნის სინაფსურ კავშირებს.

მოლეკულური შრე მცირე ზომის თითისტარისებრი ფორმის ასოციაციური ნეირონებითა და ქვეშმდებარე ნეირონების ნერვული ბოჭკოებით იქმნება. გარეთა ***მარცვლოვან შრეს*** მრგვალი, პირამიდული და ვარსკვლავისებრი ფორმის ნეირონები ქმნის. ამ უჯრედების დენდრიტები მოლეკულურ შრეს აღწევს, აქსონები კი – თეთრი ნივთიერების შემადგენლობაში შედის. ***პი-***

რამიდული შრე ყველაზე კარგად ქერქის პრეცენტრალურ ხვეულაშია განვითარებული. იგი 10-40 მკმ ზომის პირამიდული უჯრედებით იქმნება. პირამიდული უჯრედის მწვერვალიდან გამოდის ერთი მთავარი დენდრიტი, რომელიც მოლეკულურ შრეს აღწევს. დენდრიტს მრავალი მოკლე გვერდითი განშტოება აქვს, რომლებიც კავშირს პირამიდული შრის უჯრედებთანვე ამყარებენ. აქსონი უჯრედის ფუძიდან გამოდის. მცირე ზომის პირამიდული უჯრედების აქსონები ქერქის შემადგენლობაში რჩება, დიდი პირამიდული უჯრედების აქსონები კი თეთრ ნივთიერებას აღწევს. ***შიგნითა მარცვლოვანი შრე*** ქერქის ზოგიერთ უბანში (ქერქის მხედველობის ზონა) ძალიან კარგად არის განვითარებული, ზოგან კი (პრეცენტრალური ხვეულა)– შეიძლება საერთოდ არ იყოს. ***განგლიური შრე*** ბეცის გიგანტური პირამიდული უჯრედებით იქმნება. მათი აქსონები თავისა და ზურგის ტვინის დამაკავშირებელი ტრაქტების ძირითადი ნაწილის შექმნაში მონაწილეობს. პირამიდული უჯრედების აქსონები კოლატერალურ ბოჭკოებს ქმნის. მათი მეშვეობით იმპულსი პირამიდული უჯრედებიდან ქერქის სხვა უბნებში, ზოლიან სხეულში, წითელ ბირთვში, რეტიკულურ ფორმაციაში, ხიდის ბირთვებსა და ქვემო ოლივებში მიდის. ამრიგად, პირამიდული შრიდან ინფორმაციას, ზურგის ტვინთან ერთად, ტვინის ღერო, ბაზალური განგლიები და ნათხემი ღებულობს. ***პოლიმორფული უჯრედების შრე*** სხვადასხვა ფორმის ნეირონებით იქმნება. მათი აქსონები თეთრი ნივთიერების შემადგენლობაში შედის, დენდრიტები კი – მოლეკულურ შრეს აღწევს.

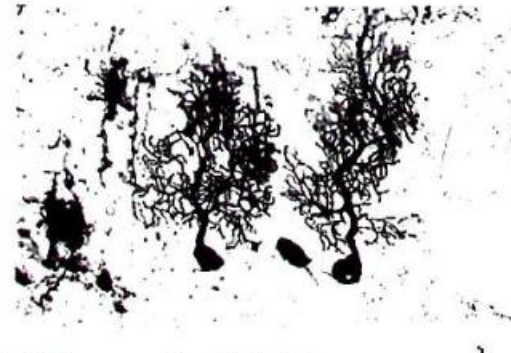
თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების მსგავსად ნათხემს ორი ტიპის რუხი ნივთიერება აქვს. რუხი ნივთიერების ნაწილი ქერქის, ნაწილი კი ღრმა ბირთვების სახით არის განლაგებული.

ნათხემის ქერქი ნეირონების სამი შრით არის წარმოდგენილი. მათ შესაბამისად ***მოლეკულურ, განგლიურ და მარცვლოვან შრეებს*** უწოდებენ (სურ. 12-3,ა).

ქერქის უჯრედებს შორის განსაკუთრებულ ყურადღებას განგლიური შრის ***მსხლისებური ნეირონები – პურკინიეს უჯრედები*** იმსახურებს. პურკინიეს უჯრედები გოლჯის I ტიპის ნეირონების საუკეთესო მაგალითია. პურკინიეს უჯრედის პერიკარიონიდან გამოდის 1–4 სქელი დენდრიტი, რომელიც ძლიერ იტოტება. თითოეული მათგანი ათი-ათასობით უწვრილეს და უნაზეს ტოტს ქმნის. პურკინიეს უჯრედის დენდრიტულ ხეს ძალიან დამახასიათებელი ფორმა აქვს (სურ. 12-3,ბ) იგი მეტნაკლებად ერთ სიბრტყეში იქმნება, მისი სიგანე 300-400 მკმ, სიგრძე კი – მხოლოდ 15-20 მკმ-ია. ასეთი რაოდენობით დენდრიტების არსებობა პურკინიეს უჯრედს ძალიან მაღალ ინტეგრაციულ შესაძლებლობებს ანიჭებს.



ა



ბ

სურ. 12-3. ა. ნათხემის ქერქის ჰისტოლოგიური პრეპარატი.
ბ. ნათხემის ქერქის პურკინიეს უჯრედები.

თითოეული უჯრედი 200 000-მდე სინაფსურ კავშირს ქმნის.

პურკინიეს უჯრედის აქსონი თეთრი ნივთიერების გავლით შორს მიდის და ნათხემის ღრმა ბირთვების ან ტვინის ღეროს ბირთვების ნეირონებზე ბოლოვდება. პურკინიეს უჯრედები ნათხემის ქერქის განგლიურ შრეს ქმნის.

ნათხემის მოლეკულური შრე ორი ძირითადი ტიპის – ***კალათისებრ და ვარსკვლავისებრ*** ნეირონებს შეიცავს. მორფოლოგიურად ისინი გოლჯის II ტიპის უჯრედებია. ***კალათისებრი ნეირონების*** აქსონები პურკინიეს უჯრედების სხეულის ირგვლივ კალათის ფორმის ბადეს ქმნის. მათი დენდრიტები მოლეკულურ შრეში იტოტება. ***ვარსკვლავისებრი უჯრედები*** კალათისებრი უჯრედების ზემოთ მდებარეობს. მცირე ზომის ვარსკვლავისებრ უჯრედებს მოკლე, წვრილი დენდრიტები აქვს. მათი აქსონები სინაფსებს პურკინიეს უჯრედების დენდრიტებთან ქმნის. დიდ ვარსკვლავისებრ უჯრედებს გრძელი დენდრიტები და აქსონები აქვთ. მათი აქსონების ნაწილი პურკინიეს უჯრედების დენდრიტებს უკავშირდება, ნაწილი კი პურკინიეს უჯრედის სხეულის ირგვლივ არსებული კალათის შემადგენლობაში შედის.

მარცვლოვანი შრე გოლჯის II ტიპის ნეირონებით იქმნება. ამ შრის შემადგენლობაში ***მარცვლოვანი, დიდი ვარსკვლავისებრი და თითისტარისებრი ნეირონები*** შედის. ***მარცვლოვანი ნეირონები*** მცირე ზომის (5-8 მკმ დიამეტრის მქონე) უჯრედებია. მათ აქვთ 3-4 მოკლე დენდრიტი, რომლებიც მარცვლოვანი შრის ფარგლებს გარეთ არ გადის. დენდრიტები ნათხემის აფერენტულ (ხავსისებრ) ნერვულ ბოჭკოებს უკავშირდება. ამ უჯრედების აქსონები მოლეკულურ შრეს აღწევს, T-ს მაგვარად იყოფა და ვარსკვლავისებრი ნეირონებისა და პურკინიეს უჯრედების დენდრიტებს უკავშირდება. ***დიდი ვარსკვლავისებრი ნეირონები*** აქსონების სიგრძის მიხედვით ორ ტიპად იყოფა. მოკლე აქსონიანი უჯრედები განგლიური შრის მახლობლად მდებარეობს. მათი დენდრიტები მოლეკულურ შრეს აღწევს და სინაფსებს მარცვლოვანი უჯრედების აქსონებთან ქმნის. გრძელაქსონიან ვარსკვლავისებრ ნეირონებს უხვად დატოტვილი დენდრიტები აქვს. დენდრიტები მარცლოვან შრეშივე მდებარეობს, მათი გრძელი ნეირიტები კი ნათხემის თეთრი ნივთიერების შექმნაში მონაწილეობს. გრძელაქსონიანი ვარსკვლავისებრი ნეირონები ნათხემის ქერქის სხვადასხვა უბნებს შორის კავშირს უზრუნველყოფს.

თითისტარისებრი ნეირონები, ძირითადად, მარცვლოვანი და განგლიური შრის საზღვარზე მდებარეობს. მათი წაგრძელებული ფორმის პერიკარიონის ორივე მხრიდან გამოდის გრძელი, ჰორიზონტალური დენდრიტები, რომლებიც მარცვლოვან და განგლიურ შრეში მდებარეობს. მათი აქსონები ნათხემის თეთრი ნივთიერების შემადგენლობაში შედის.

აფერენტული იმპულსები ნათხემში ორი – ხავსისებრი და მცოცავი ნერვული ბოჭკოებით მოდის. ხავსისებრი ბოჭკოები მარცვლოვან შრეს აღწევს და მარცლოვანი უჯრედების დენდრიტებს უკავშირდება. მცოცავი ბოჭკოები მარცლოვანი შრის გავლით განგლიურ შრეში შედის და სინაფსურ კავშირს პურკინიეს უჯრედების დენდრიტებთან ამყარებს.

განსაკუთრებული ტიპის ნეირონები გეხვდება ტვინის ღეროს რეტიკულურ ფორმაციაში. უმეტესობას დამახასიათებელი წახნაგოვანი პერიკარიონი აქვს. პერიკარიონიდან გრძელი, ნაკლებად დატოტვილი დენდრიტები გამოდის. ამ უჯრედებს, პურკინის უჯრედების მსგავსად, მაღალი ინტეგრაციული შესაძლებლობები აქვს. მათი დენდრიტები რუხ ნივთიერებას ტვინის ღეროს სიგრძივი ღერძის მიმართ მართი კუთხით ტოვებს და აქ არსებული მრავლობითი აღმაგალი და დაღმაგალი ტრაქტების აქსონებს უკავშირდ-

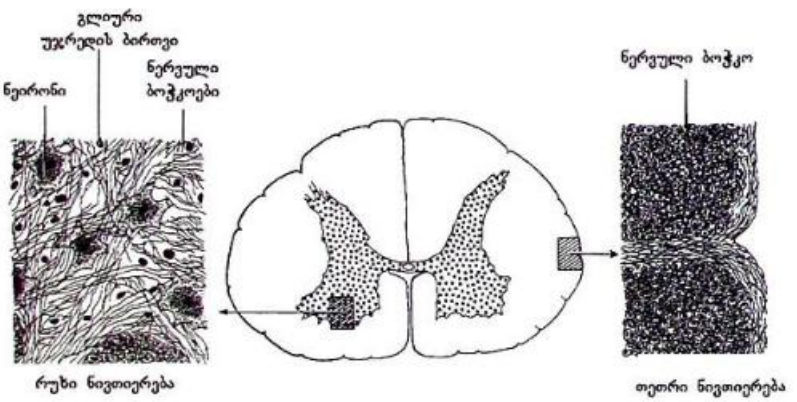
ება. ტვინის ღეროს ნეირონების აქსონებს, როგორც წესი, ორი, აღმავალი და დაღმავალი ნაწილი გააჩნია. მორჩების დიდი რაოდენობა და, ერთი შეხედვით, თითქოს მოუწესრიგებელი განლაგება დიდი რაოდენობით ინფორმაციის მიღებისა და გაცემის საშუალებას ქმნის. გასაკვირი არ არის რომ ტვინის ღეროს ნერვული უჯრედები ჰომეოსტაზის უამრავი რგოლის ნატიფ კონტროლს ახორციელებს.

ტვინის ღეროს სხვა უბნებში განლაგებული ბირთვები მულტიპოლარული ნეირონებით იქმნება. მათი უმეტესობა გოლჯის II ტიპის ნეირონებია. ჰიპოთალამუსის (მხედველობის ბორცვქვეშა) მიდამოში განსაკუთრებული ტიპის – ნეიროსეკრეციული უჯრედები გვხვდება. ამ უჯრედების თავისებურებები მე-17-ე თავში იქნება განხილული.

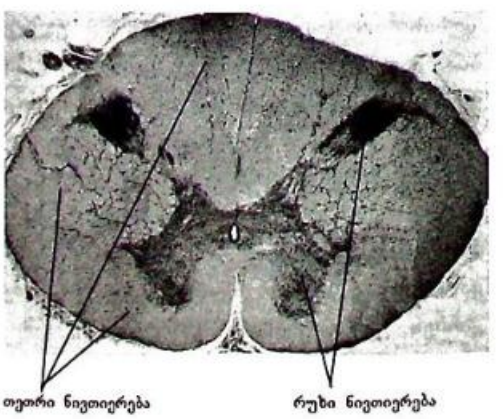
ზურგის ტვინში რუხი ნივთიერება ზურგის ტვინის არხის ირგვლივ მდებარეობს და მას განივკვეთზე ასო H-ის ან პეპლის ფორმა აქვს (სურ. 12-4). თეთრ ნივთიერებას პერიფერიული უბნები უჭირავს. რუხი ნივთიერების დამახასიათებელი ფორმის გამო საზღვარი რუხ და თეთრ ნივთიერებას შორის არაერთგვაროვანია.

რუხი ნივთიერების წარზიდულ ნაწილებს, რომელიც თეთრ ნივთიერებაში იჭრება, შესაბამისად, წინა და უკანა რქებს უწოდებენ (სურ. 12-5). ზურგის ტვინის გულმკერდის, წელისა და გაეის ნაწილში გვერდითი რქების არსებობა არის დამახასიათებელი. ზურგის ტვინის წინა რქებში სომატური მოტონეირონები, გვერდით რქებში კი – ავტონომიური მოტონეირონები მდებარეობს.

ზურგის ტვინის მოტორული ნეირონები



სურ. 12-4. ზურგის ტვინის განივკვეთი. სქემა.
(L. Junqueira, J. Carneiro, R. Kelley, Basic Histology, 1998 მიხედვით)



სურ. 12-5. ზურგის ტვინის განივკვეთის ჰისტოლოგიური სურათი. **(Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 1994 მიხედვით)**

მულტიპოლარულია და გოლჯის I ტიპს მიეკუთვნება. მათი პერიკარიონები ვარსკვლავისებრი ფორმისაა. მოტონეირონების რუხი ნივთიერებიდან აქსონები ერთიანი კონის სახით გამოდის და ზურგის ტვინის წინა ფესვს ქმნის. თეთრი ნივთიერების გავლით აღნიშნული აქსონები ზურგის ტვინს ტოვებს და ზურგის ტვინის ნერვების შექმნაში მონაწილეობს. ზურგის ტვინის უკანა რქაში ასოციაციური (ჩართული ნეირონები) მდებარეობს. ეს მცირე ზომის ნეირონებია. მათთან კავშირს ზურგის ტვინის კვანძების (მგრძნობიარე განგლიების) ნეირონების აქსონები ამყარებს. ეს უკანასკნელები, თეთრი ნივთიერების გავლით, კონის სახით შემოდიან რუხ ნივთიერებაში და ზურგის ტვინის უკანა ფესვს ქმნიან.

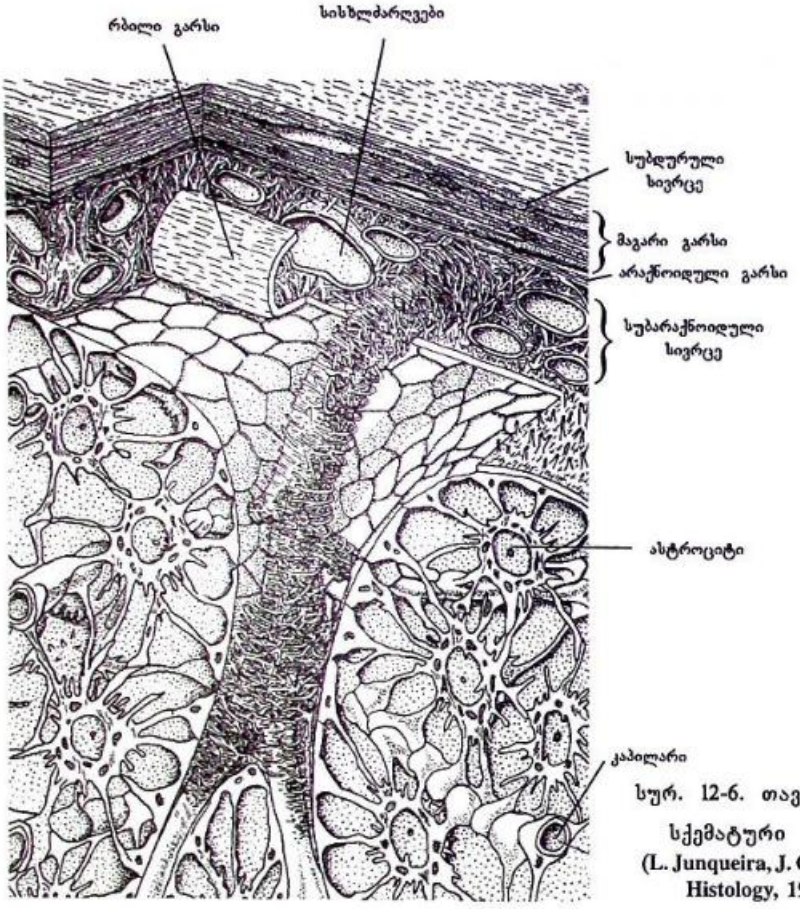
ცენტრალური ნერვული სისტემის ორგანოები თავის ქალისა და ხერხემლის მალების ძვლოვანი ქსოვილით არის დაცული. გარდა ამისა ისინი გახვეულია შემაერთქსოვილოვან გარსებში, რომლებსაც ***მენინგეალურ გარსებს*** უწოდებენ. გარედან შიგნითა მიმართულებით ***მაგარი გარსი, არაქნოიდული გარსი*** და ***რბილი გარსი*** მდებარეობს. უკანასკნელი ორი, როგორც წესი, ერთმანეთს ეხება, რის გამოც ხშირად მათ ერთ გარსად განიხილავენ (სურ. 12-6.).

მაგარი გარსი მკვრივი შემაერთებელი ქსოვილით იქმნება. თავის ტვინის მაგარი გარსი თავის ქალას ძვლების ძვლისაზრდელაში გრძელდება. ზურგის ტვინის მიდამოში იგი მალებისაგან გამოყოფილია ***ეპიდურული სივრცით,*** რომელშიც თხელკედლიანი ვენები, ფაშარი შემაერთებელი ქსოვილი და ცხიმოვანი ქსოვილი მდებარეობს. მაგარ გარსსა და არაქნოიდულ გარსს შორის ვიწრო ***სუბდურალური*** სივრცეა. მაგარი გარსის შიგა ზედაპირი, ზურგის ტვინის მიდამოში კი – გარეთა ზედაპირიც, მეზენქიმური წარმოშობის ერთშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმით არის დაფარული.

არაქნოიდული გარსის (ქსელისებრი გარსის) შემადგენლობაში არჩევენ შრეს, რომელიც უშუალოდ მაგარ გარსს ეხება და ტრაბეკულების სისტემას, რომელიც რბილ გარსს უკავშირდება. ტრაბეკულებს შორის სივრცეები ქმნის ***სუბარაქნოიდულ სივრცეს,*** რომელიც თავზურგტვინის სითხით არის სავსე და სუბდურალური სივრცისაგან მთლიანად გამოყოფილია.

სუბარაქნოიდული სივრცე ერთგვარ ჰიდრავლიკურ ბარიერს ქმნის, რითაც ცნს-ს ორგანოებს ტრავმისაგან იცავს. ქსელისებრი გარსის შემაერთებელი ქსოვილი სისხლძარღვებს არ შეიცავს. მისი ზედაპირი, მაგარი გარსის მსგავსად ერთშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმით არის დაფარული. ზოგიერთ უბანში ქსელისებრი გარსი მაგარ გარსში აღწევს და ქმნის წარზიდულობებს, რომლებიც მაგარი გარსის ვენურ სინუსებში ბოლოვდება. მათ არაქნოიდულ ხაოებს უწოდებენ. მათი ზედაპირი ვენების ენდოთელიუმით არის დაფარული. აღნიშნული ხაოები თავზურგტვინის სითხის რეაბსორბციაში მონაწილეობს.

რბილი გარსი ფაშარი შემაერთებელი ქსოვილით იქმნება, რომელიც დიდი რაოდენობით სისხლძარღვებს შეიცავს. მართალია, იგი ძალიან ახლოს მდებარეობს ნეირონებთან და ნერვებთან, მაგრამ მათთან უშუალო კონტაქტს არ ამყარებს. მათ შორის გლიური უჯრედების უწყვეტი ფენაა, რომელიც ცნს-ს პერიფერიაზე ფიზიკურ ბარიერს ქმნის. ეს ბარიერი ცნს-ს ორგანოებს თავზურგტვინის სითხისაგან გამოჰყოფს. რბილი გარსი ცნს-ს ორგანოების კონფიგურაციას იმეორებს და ზოგიერთ ადგილებში გარკვეულ სიღრმემდე აღწევს მათში. გარედან რბილი გარსი



სურ. 12-6. თავის ტვინის გარსების სქემატური გამოსახულება. (L. Junqueira, J. Carneiro, R. Kelley, Basic Histology, 1998 მიხედვით)

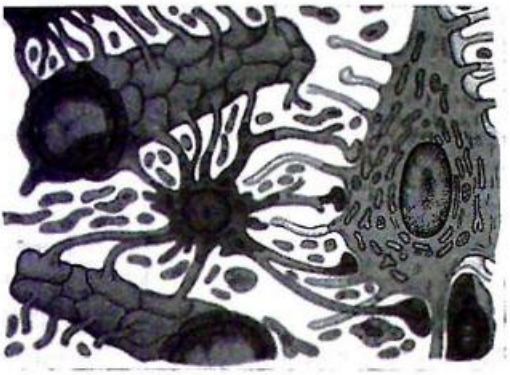
მეზენქიმური წარმოშობის მეზოთელიუმით არის დაფარული. სისხლძარღვები ცნს-ში რბილი გარსით დაფარული გვირაბებით აღწევს. რბილი გარსი სისხლძარღვებს კაპილარული ქსელის წარმოქმნამდე სცილდება. ცნს-ში კაპილარების კედლები გლიური უჯრედების მორჩების უწყვეტი შრით არის დაფარული.

ცნს-ში სისხლსა და ნერვულ უჯრედებს შორის იქმნება ***ჰემა-ენცეფალური ბარიერი***. ეს ფუნქციური ბარიერია, რომელიც სისხლიდან ნერვულ ქსოვილში ნივთიერებათა ცვლას აკონტროლებს. ამ ბარიერის კაპილარები სომატური ტიპისაა (იხ. თავი 13). კაპილარების ამომფენი ენდოთელური უჯრედები ერთმანეთს მკვრივი კონტაქტების მეშვეობით უკავშირდება. ენდოთელური უჯრედების მემბრანა ფენესტრებსა და ფორებს არ წარმოქმნის. მათში პინოციტოზური ბუშტუკების რაოდენობა უმნიშვნელოა. კაპილარის კედელზე გლიური უჯრედების მორჩები უწყვეტ ფენას ქმნის, რაც, თავის მხრივ, კაპილარის დაბალ გამტარუნარიანობას განაპირობებს (სურ. 12-7).

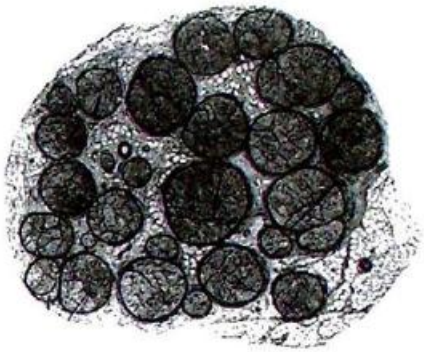
კავშირი კლინიკასთან

ჰემა-ენცეფალური ბარიერი გაუმტარია ანტიბიოტიკების, მთელი რიგი სამკურნალწამლო საშუალებების და ზოგიერთი ნეიროტრანსმიტერისათვის (მაგ. დოფამინისათვის).

ცენტრალური ნერვული სისტემის ზოგიერთი დაავადების დროს ჰემა-ენცეფალური ბარიერის მაღალი შერჩევითი განვლადობა უარყოფით როლს ასრულებს, ვინაიდან ხელს უწყობს უჯრედშორის სივრცეში ტოქსინებისა და უცხო მეტაბოლიტების დაგროვებას. მანიტოლი კაპილარების ენდოთელურ უჯრედებს შორის მკვრივ კონტაქტების დროებით გახსნას უზრუნველყოფს და ჰემა-ენცეფალურ ბარიერში სამკურნალწამლო საშუალებების გასვლას უწყობს ხელს.



სურ. 12-7. პემა-ენცეფალური ბარიერის აგებულების სქემა.



სურ. 12-8. პერიფერიული ნერვის აგებულება. განივკვეთი.

ქოროიდულ წნულში თავზურგტვინის სითხე გამომუშავდება. ქოროიდული წნული შედგება რბილი გარსის ნაკეცებისაგან, რომლებიც პარკუჭებში აღწევენ. წნული III და IV პარკუჭის სახურავში და ლატერალური პარკუჭების კედლებში მდებარეობს. ეს ვასკულური (სისხლძარღვოვანი) სტრუქტურაა, რომელიც გაფართოებული ფენესტრირებული კაპილარებით იქმნება.

ქოროიდული წნულის სისხლძარღვები რბილი გარსის ფაშარ შემაერთებელ ქსოვილში მდებარეობს და ერთშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმით არის დაფარული. ამ უჯრედებს იონთა ტრანსპორტში მონაწილე უჯრედების აგებულება აქვს. ქოროიდული წნულის ძირითადი ფუნქცია თავ-ზურგტვინის სითხის წარმოქმნაა, რომელიც პარკუჭებს, ზურგის ტვინის არხს, სუბარაქნოიდულ სივრცეს და პერივასკულურ სივრცეს ავსებს. თავზურგტვინის სითხე ძალიან მნიშვნელოვანია ცნს-ს ნორმული მეტაბოლიზმისათვის და დამცველობით როლს ასრულებს.

თავზურგტვინის სითხე უფერული, გამჭვირვალე, დაბალი სიმკვრივის ნივთიერებაა ცილების უმნიშვნელო შემცველობით. მასში მცირე რაოდენობით ჩამოფცქვნილი უჯრედები და 1მმ³-ში 2-5 ლიმფოციტი შეიძლება იყოს. ეს სითხე ცირკულირებს პარკუჭებში, საიდანაც სუბარაქნოიდულ სივრცეში გადადის. აქ არაქნოიდული ხაოების გაყოლით სითხე ვენურ ცირკულაციაში ხვდება.

ნერვულ ქსოვილში ლიმფური ძარღვები არ არის.

კავშირი კლინიკასთან

თავ-ზურგტვინის სითხე ქოროიდული წნულის მიერ მუდმივად გამომუშავდება. ამიტომ ამ სითხის აბსორბციის დარღვევა თავის ტვინის შეშუპებას განაპირობებს. ამ მდგომარეობას **ჰიდროცეფალია** ეწოდება. ნაყოფში და ახალშობილში ჰიდროცეფალია თავის გადიდებას იწვევს, რასაც თან ახლავს გონებრივი და კუნთოვანი სისტემის ფუნქციის დარღვევები. სათანადო მკურნალობის არარსებობისას დაავადება სიკვდილით მთავრდება.

პერიფერიული ნერვული სისტემა

პერიფერიული ნერვული სისტემა ***ნერვების, განგლიებისა და ნერვული დაბოლოებებისაგან*** შედგება. პერიფერიული ნერვული სისტემა სამი ტიპის ნეირონს შეიცავს. ესენია ***პერიფერიული მგრძნობიარე ნეირონები,*** რომელთა სხეულები ზურგის ტვინის უკანა ფესვის განგლიაში (მალთაშუა კვანძში) მდებარეობს და ***პარასიმპატიკური და სიმპატიკური პერიფერიული მამოძრავებელი ნეირონები,*** რომლებიც, შესაბამისად, პარასიმპატიკურ და სიმპატიკურ განგლიებში მდებარეობენ. სამივე

სახის უჯრედები, თანამდევ გლიურ უჯრედებთან ერთად, ნერვული ქედის უჯრედებიდან ვითარდება.

ნერვები. ნერვი ნერვულ ბოჭკოთა კონებისაგან შედგება, რომელსაც გარს შემაერთებელი ქსოვილი აკრავს (სურ. 12-8).

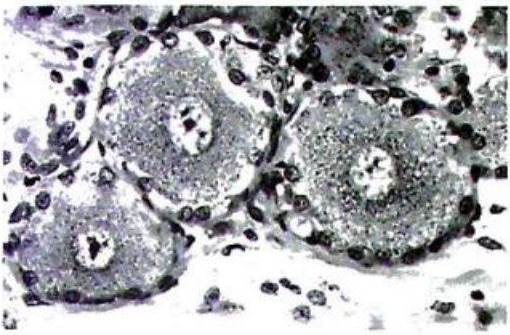
მკვრივი შემაერთებელი ქსოვილის ფიბროზულ შალითას, რომელიც ნერვს გარედან ფარავს, ***ეპინევრიუმი*** ეწოდება. ეპინევრიუმი ნერვის შიგნით გრძელდება და ნერვულ ბოჭკოთა კონებს შორის სივრცეებს ავსებს. ნერვულ ბოჭკოთა თითოეულ კონას ***პერინევრიუმი*** აკრავს გარს. იგი ბრტყელი, ეპითელიუმის მაგვარი უჯრედების შრეებისაგან შედგება. თითოეული შრის უჯრედები ერთმანეთს მკვრივი კონტაქტების მეშვეობით უკავშირდება, რის გამოც პერინევრიუმი მთელი რიგი მაკრომოლეკულებისათვის ფიზიკურ ბარიერს ქმნის და ნერვული ბოჭკოების დაცვაში მონაწილეობს. პერინევრიუმის შიგნით თითოეულ ნერვულ ბოჭკოს თხელი შემაერთებელქსოვილოვანი შალითა – ***ენდონევრიუმი*** აქვს. ენდონევრიუმში დიდი რაოდენობით ნაზი რეტიკულური ბოჭკოებია, რომლებსაც შვანის უჯრედები წარმოქმნის. ნერვების მეშვეობით თავისა და ზურგის ტვინის ცენტრები გრძნობათა ორგანოებსა და ეფექტორებს (კუნთები, ჯირკვლები და ა.შ.) შორის კავშირს ამყარებს. ნერვის შემადგენლობაში როგორც აფერენტული, ისე ეფერენტული ბოჭკოები შედის. აფერენტულ ბოჭკოებს ინფორმაცია შიგა და გარე გარემოდან ცნსში მიაქვთ, ეფერენტულ ბოჭკოებს კი იმპულსი ცნს-დან ეფექტორულ ორგანოებთან მოაქვთ. თუ ნერვები მხოლოდ მგრძნობიარე ბოჭკოებისაგან შედგება, მათ ***სენსორულ ნერვებს*** უწოდებენ, ხოლო თუ მხოლოდ მამოძრავებელ ბოჭკოებს, რომელთაც ინფორმაცია მუშა ორგანოებთან მიაქვს – ***მოტორულ ნერვებს***. ნერვების უმეტესობა ***შერეული*** ხასიათისაა, ანუ როგორც სენსორულ, ისე მოტორულ ბოჭკოებს შეიცავს. ასეთი ნერვების შემადგენლობაში, როგორც მიელინიანი, ისე უმიელინო ნერვული ბოჭკოები შედის. ზურგის ტვინიდან 31 წყვილი, თავის ტვინიდან კი 12 წყვილი ნერვი გამოდის. ზურგის ტვინის ნერვები შერეული ხასიათისაა. თავის ტვინის ნერვებიდან I, II და VIII – მგრძნობიარე ბოჭკოებს, III – მოტორულ და პარასიმპათიკურ ბოჭკოებს, IV, VI, XI და XII – მოტორულ ბოჭკოებს, VII, IX, და X კი – მგრძნობიარე, მოტორულ და პარასიმპათიკურ ნერვულ ბოჭკოებს შეიცავს.

განგლიები. განგლიები ოვალური ფორმის სტრუქტურებია, რომლებიც ნეირონთა სხეულებს, მათ მფარავ გლიურ უჯრედებსა და შემაერთებელ ქსოვილს შეიცავს. არჩევენ ***სენსორულ (მგრძნობიარე)*** და ***ავტონომიურ*** განგლიებს.

სენსორული განგლიები. სენსორული განგლიები პერიფერიიდან აფერენტულ იმპულსებს იღებს და მათ ცნს-ს გადასცემს. არჩევენ ***კრანიულ*** ან ***თავის ტვინის განგლიებს*** და ***მალთაშუა*** ან ***ზურგის ტვინის კვანძებს*** (განგლიებს). სენსორული განგლიების ნეირონების სხეულები დიდი ზომისაა. ზურგის ტვინის კვანძები და თავის ტვინის კვანძების ნაწილი ფსევდოუნიპოლარული ნეირონებით იქმნება. პერიკარიონების ირგვლივ დიდი რაოდენობით გლიური უჯრედებია, რომელთაც ***სატელიტურ*** უჯრედებს უწოდებენ. განგლიები გარედან დაფარულია შემაერთებელი ქსოვილით, რომელიც ნეირონთა შორისაც ქმნის ჩანაფენებს (სურ. 12-9).

ავტონომიური განგლიები. ავტონომიური განგლიები ავტონომიური ნერვული სისტემის შემადგენელი ნაწილია.

ავტონომიური (ბერძნ. ***autos,*** საკუთარი + ***nomos,*** კანონი) ნერვული სისტემა შინაგანი ორგანოების ფუნქციონირებას აკონტროლებს და ორგანიზმის შიგა გარემოს მუდმივობის (ჰომეოსტაზის) შენარჩუნებაში მონაწილეობს. ტერმინი „ავტონომიური" მთლად სწორი არ არის. მართალია, იგი ფართოდ იხმარება, მაგრამ მას ფუნქციურ მნიშვნელობა უფრო



სურ. 12-9 სენსორული (ზურგის ტვინის) განგლიის ფსევდოუნიპოლარული ნეირონები. ჰისტოლოგიური პრეპარატი. **(B.Young, J.W. Heath, Wheater's Functional Histology, Churchill Livingstone, 4-th edition, 2000 მიხედვით).**



სურ. 12-10. ნაწლავის კედლის ინტრამურული კვანძის სკანოგრამა (Bloom and Fawcett, A Textbook of histology, 1994 მიხედვით).

აქვს. ამ სისტემის ფუნქციების უმეტესობა ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში იღებს სათავეს და მის მიერვე რეგულირდება.

ანატომიურად ეს სისტემა ცნს-ში მოთავსებული ნერვული უჯრედების, მათი ბოჭკოების (რომლებიც ცენტრალურ ნერვულ სისტემას თავის ან ზურგის ტვინის ნერვების შემადგენლობაში ტოვებს) და სხვადასხვა უბანში მოთავსებული განგლიებისაგან შედგება. ამდენად, ავტონომიური ნერვული სისტემა ორ ნეირონიანი სისტემაა. ამ სისტემის პირველი ნეირონი ცნს-ში მდებარეობს. მისი აქსონი უკავშირდება მეორე მულტიპოლარულ ნეირონს, რომელიც პერიფერიულ ნერვულ სისტემის განგლიაში მდებარეობს. პირველი ნეირონის აქსონს ***პრეგანგლიური ბოჭკო*** ეწოდება, ხოლო მეორე ნეირონის აქსონს, რომელიც მუშა ორგანოზე ბოლოვდება – ***პოსტგანგლიური ბოჭკო.***

თირკმელზედა ჯირკვლის ტვინოვანი ნივთიერება ერთადერთი შინაგანი ორგანოა, რომელიც მხოლოდ პრეგანგლიურ ბოჭკოებს ღებულობს. მისგან პოსტგანგლიური ბოჭკოები აღარ გამოდის. ამ ორაგანოს განგლიური უჯრედების უმეტესობა სეკრეციულ უჯრედებად დიფერენცირდება და ადრენალინისა და ნორადრენალინის გამომუშავებას ახდენს.

ავტონომიური განგლიები ავტონომიური ნერვების გზაზე მდებარე ბოლქვის მაგვარი გაგანიერებებია. მათი ნაწილი უშუალოდ ორგანოების კედლებში მდებარეობს (ძირითადად, საჭმლის მომნელებელი ტრაქტის ორგანოებში) და მათ ***ინტრამურულ კვანძებს*** უწოდებენ (სურ. 12-10). ასეთ კვანძებს საკუთარი შემაერთქსოვილოვანი კაფსულა არა აქვს.

ავტონომიური განგლიების უჯრედები, ჩვეულებრივ, მულტიპოლარულია და სატელიტური უჯრედებით არის დაფარული.

ანატომიურად და ფუნქციურად ავტონომიური ნერვული სისტემა ორ, ***სიმპატიკურ*** და ***პარასიმპატიკურ*** ნაწილებად იყოფა. ყველა პრეგანგლიური ბოჭკოსა და პარასიმპატიკური სისტემის პოსტგანგლიური ბოჭკოების სინაფსურ ბუშტუკებში ქიმიური მედიატორი აცეტილქოლინია. ნერვული ბოჭკოები, რომლებიც აცეტილქოლინს შეიცავს ***ქოლინერგული ბოჭკოების*** სახელით არის ცნობილი. სიმპატიკური სისტემის პოსტგანგლიური ბოჭკოების მედიატორი ნორადრენალინია. ასეთ ბოჭკოებს ***ადრენერგული ბოჭკოები*** ეწოდება.

სიმპატიკური სისტემის ბირთვები (ნერვულ სხეულთა გროვები) ზურგის ტვინის გულ-მკერდისა და წელის სეგმენტებში მდებარეობს, რის გამოც ამ ნაწილს ავტონომიური ნერვული სისტემის ***თორაკო-ლუმბალურ*** ნაწილსაც უწოდებენ. ამ ნეირონების

აქსონები ცენტრალურ ნერვულ სისტემას ზურგის ტვინის გულმკერდისა და წელის ნერვების შემადგენლობაში ტოვებს.

პარასიმპატიკური სისტემის ბირთვები შუა და მოგრძო ტვინსა და ზურგის ტვინის გავის სეგმენტებში მდებარეობს. მათი პრეგანგლიური ბოჭკოები ცენტრალურ ნერვულ სისტემას თავის ტვინის III, VII, IX და X წყვილი და გავის I, II, III და IV წყვილი ნერვების შემადგენლობაში ტოვებს. ამ ნაწილს ავტონომიური ნერვული სისტემის ***კრანიო-საკრალურ*** ნაწილსაც უწოდებენ.

პარასიმპატიკურ ნერვულ სისტემაში ავტონომიური განგლიების ნეირონები უფრო მცირე ზომისაა, ვიდრე სიმპატიკურ სისტემაში. ისინი, როგორც წესი, უშუალოდ მუშა ორგანოს სისქეში ან მასთან ძალიან ახლოს მდებარეობს. ასეთ შემთხვევებში პრეგანგლიური ბოჭკოები უშუალოდ ორგანოში აღწევს და მეორე ნეირონზე ბოლოვდება.

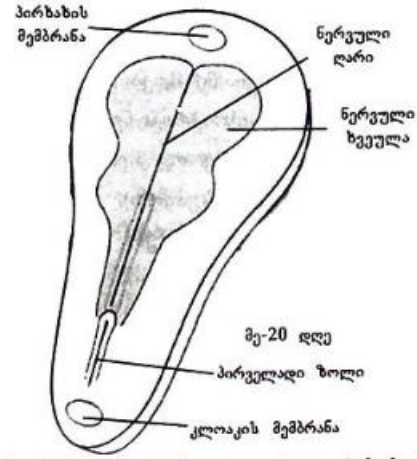
ორგანოთა უმეტესობა, როგორც სიმპატიკურ, ისე პარასიმპატიკურ ინერვაციას ღებულობს. თითოეული ორგანოსათვის ავტონომიური ნერვული სისტემის ეს ორი ნაწილი ანტაგონისტური (საპირისპირო) მოქმედებით ხასიათდება.

ნერვული სისტემის განვითარება

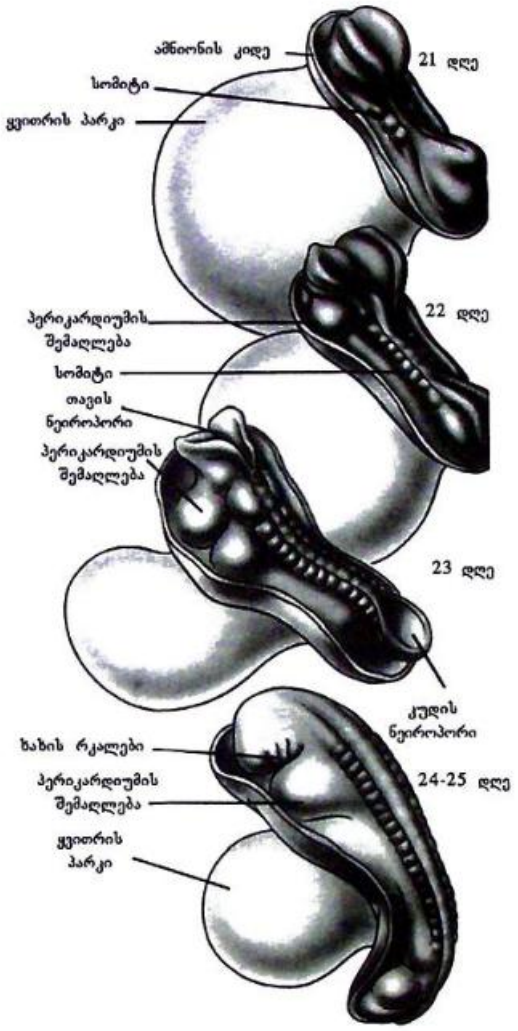
სახელმძღვანელოს III თავში აღწერილია ემბრიონული განვითარების III კვირას როგორ წარმოიქმნება ნერვული ფირფიტა. III კვირის ბოლოს ნერვული ფირფიტა ფართო კრანიული და ვიწრო კაუდალური ნაწილისაგან შედგება (სურ. 12-11). კრანიული ნაწილი თავის ტვინს, კაუდალური ნაწილი კი ზურგის ტვინს აძლევს დასაბამს. უკვე მე-19-ე დღისათვის ნერვული ფირფიტის კრანიულ (თავის ტვინის) ნაწილში ერთმანეთისაგან მცირე ღარებით გამოყოფილი სამი ნაწილი განირჩევა, რომლებიც წინა, შუა და უკანა ტვინს აძლევს დასაბამს.

22-ე დღეზე ნეირულაცია (ნერვული ლულის წარმოქმნა) იწყება და 24-ე დღისათვის თავის ნეიროპორი იხურება (სურ. 12-12). ამის შედეგად ნერვული ლულის წინა ნაწილში განირჩევა სამი გაგანიერებული უბანი, რომლებსაც ***ტვინის პირველად ბუშტუკებს*** უწოდებენ.

ნერვული ფირფიტის კრანიული ნაწილის უჯრედები ძალიან ინტენსიურად მრავლდება, რის გამოც ეს უბანი მნიშვნელოვნად სქელდება. ემბრიონული განვითარების IV-VIII კვირებს შორის ნერვული ლულის თავის ტვინის ნაწილი სამ კარგად გამოხატულ ნადრეკს ქმნის. პირველი მათგანი შუა ტვინის მიდამოში ჩნდება. დაახლოებით 22-ე დღისათვის ნერვული ლულის კრანიული ნაწილი მოხრას იწყებს. მოხრის ადგილი ***შუა ტვინის (მეზენცეფალონის)*** მიდამოს შეესაბამება და მას ***მეზენცეფალური***



სურ. 12-11. ემბრიონული განვითარების მე-20-ე დღე. ნერვული ფირფიტა ფართო კრანიული და ვიწრო კაუდალური ნაწილისაგან შედგება. ნერვული ღარი წარმოქმნილია. (W.J.Larsen, Essentials of human embryology, 1998 მიხედვით).

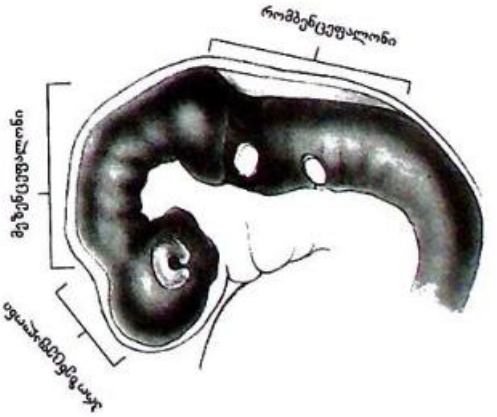


სურ. 12-12. ნერვული ღარის ლატერალური კიდეები ერთმანეთს პირველად 22-ე დღეზე კეფა-კისრის მიდამოში უერთდება. თავისა და კუდის ნეიროპორები ღიაა. თავის ნეიროპორი 24-ე, კუდის ნეიროპორი კი – 26-ე დღეზე იხურება. **(W.J.Larsen, Essentials of human embryology, 1998 მიხედვით).**

(თავის) ნახვევი ეწოდება. მე-4–5 კვირის მანძილზე ამ ნახვევის წინ მდებარე უბანი ***პროზენცეფალონი (წინა ტვინი)*** ვენტრალური და შემდგომ კაუდალური მიმართულებით იხრება და უშუალოდ შუა ტვინის – მეზენცეფალონის ქვეშ განთავსდება. მეზენცეფალონის უკან მდებარე ნაწილი ***უკანა ტვინს – რომბენცეფალონს*** წარმოქმნის (სურ. 12-13). თავის ტვინის განვითარების ამ ეტაპს სამბუშტუკოვან სტადიას უწოდებენ.

დაახლოებით 21-ე დღეზე ნერვული ლარის თავის ტვინის ნაწილში ჩნდება მცირე ზომის სეგმენტები, რომლებსაც ***ნეირომერები*** ეწოდება. მომავალი პროზენცეფალონის მიდამოში სულ მცირე – 6, მეზენცეფალონის მიდამოში – 1 და რომბენცეფალონის მიდამოში 9 ნეირომერი წარმოიქმნება (სურ. 12-14). უკანა ტვინის 9 სეგმენტიდან 1 ყელის სეგმენტია, რომელიც რომბენცეფალონის შევიწროებულ ნაწილს შეესაბამება და 8 რომბომერია (r1 – r8). ნეირომერები გარდამავალი სტრუქტურებია და დაახლოებით მეექვსე კვირისათვის მათი გარჩევა უკვე შეუძლებელია. როგორც ვარაუდობენ, ნეირომერების წარმოქმნა პარაქსიული მეზოდერმისა და სალაყუჩე რკალების სეგმენტაციასთან უნდა იყოს დაკავშირებული.

მე-5-ე კვირაზე ზურგის ტვინსა და რომბენცეფალონის კაუდალურ ნაწილს შორის წარმოიქმნება მეორე ვენტრალური ნადრეკი,



სურ. 12-13. თავის ტვინის განვითარების სამბუშტუკოვანი სტადია. **(W.J.Larsen, Essentials of human embryology, 1998 მიხედვით).**

აქსონები ცენტრალურ ნერვულ სისტემას ზურგის ტვინის გულმკერდისა და წელის ნერვების შემადგენლობაში ტოვებს.

პარასიმპატიკური სისტემის ბირთვები შუა და მოგრძო ტვინსა და ზურგის ტვინის გავის სეგმენტებში მდებარეობს. მათი პრეგანგლიური ბოჭკოები ცენტრალურ ნერვულ სისტემას თავის ტვინის III, VII, IX და X წყვილი და გავის I, II, III და IV წყვილი ნერვების შემადგენლობაში ტოვებს. ამ ნაწილს ავტონომიური ნერვული სისტემის ***კრანიო-საკრალურ*** ნაწილსაც უწოდებენ.

პარასიმპატიკურ ნერვულ სისტემაში ავტონომიური განგლიების ნეირონები უფრო მცირე ზომისაა, ვიდრე სიმპატიკურ სისტემაში. ისინი, როგორც წესი, უშუალოდ მუშა ორგანოს სისქეში ან მასთან ძალიან ახლოს მდებარეობს. ასეთ შემთხვევებში პრეგანგლიური ბოჭკოები უშუალოდ ორგანოში აღწევს და მეორე ნეირონზე ბოლოვდება.

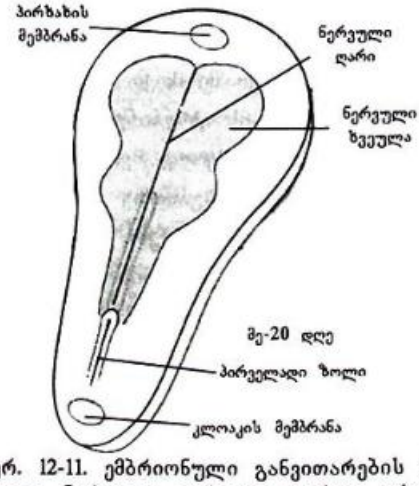
ორგანოთა უმეტესობა, როგორც სიმპატიკურ, ისე პარასიმპატიკურ ინერვაციას ღებულობს. თითოეული ორგანოსათვის ავტონომიური ნერვული სისტემის ეს ორი ნაწილი ანტაგონისტური (საპირისპირო) მოქმედებით ხასიათდება.

ნერვული სისტემის განვითარება

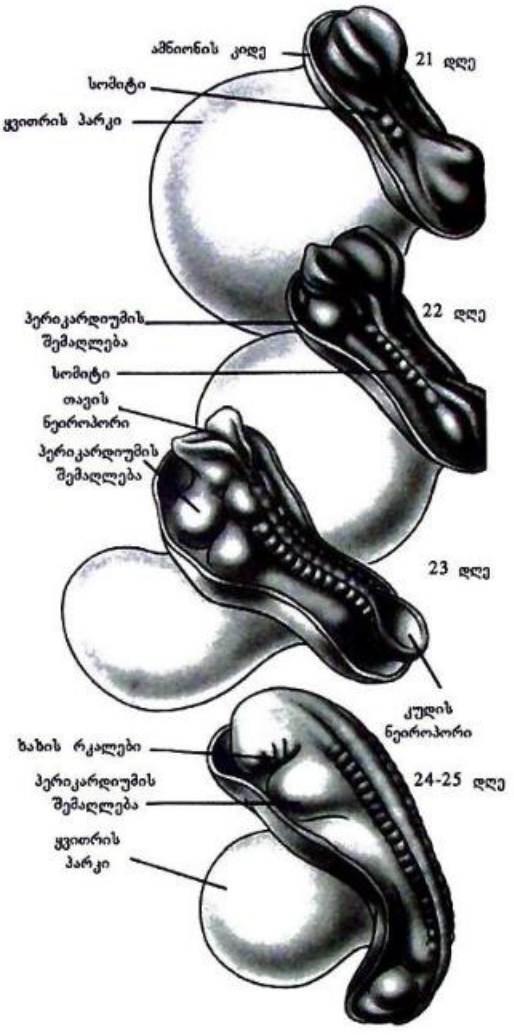
სახელმძღვანელოს III თავში აღწერილია ემბრიონული განვითარების III კვირას როგორ წარმოიქმნება ნერვული ფირფიტა. III კვირის ბოლოს ნერვული ფირფიტა ფართო კრანიული და ვიწრო კაუდალური ნაწილისაგან შედგება (სურ. 12-11). კრანიული ნაწილი თავის ტვინს, კაუდალური ნაწილი კი ზურგის ტვინს აძლევს დასაბამს. უკვე მე-19-ე დღისათვის ნერვული ფირფიტის კრანიულ (თავის ტვინის) ნაწილში ერთმანეთისაგან მცირე ღარებით გამოყოფილი სამი ნაწილი განირჩევა, რომლებიც წინა, შუა და უკანა ტვინს აძლევს დასაბამს.

22-ე დღეზე ნეირულაცია (ნერვული ლულის წარმოქმნა) იწყება და 24-ე დღისათვის თავის ნეიროპორი იხურება (სურ. 12-12). ამის შედეგად ნერვული ლულის წინა ნაწილში განირჩევა სამი გაგანიერებული უბანი, რომლებსაც ***ტვინის პირველად ბუშტუკებს*** უწოდებენ.

ნერვული ფირფიტის კრანიული ნაწილის უჯრედები ძალიან ინტენსიურად მრავლდება, რის გამოც ეს უბანი მნიშვნელოვნად სქელდება. ემბრიონული განვითარების IV-VIII კვირებს შორის ნერვული ლულის თავის ტვინის ნაწილი სამ კარგად გამოხატულ ნადრეკს ქმნის. პირველი მათგანი შუა ტვინის მიდამოში ჩნდება. დაახლოებით 22-ე დღისათვის ნერვული ლულის კრანიული ნაწილი მოხრას იწყებს. მოხრის ადგილი ***შუა ტვინის (მეზენცეფალონის)*** მიდამოს შეესაბამება და მას ***მეზენცეფალური***



სურ. 12-11. ემბრიონული განვითარების მე-20-ე დღე. ნერვული ფირფიტა ფართო კრანიული და ვიწრო კაუდალური ნაწილისაგან შედგება. ნერვული ღარი წარმოქმნილია. (W.J.Larsen, Essentials of human embryology, 1998 მიხედვით).

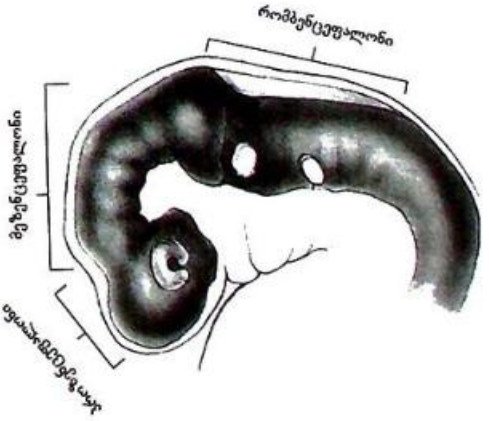


სურ. 12-12. ნერვული ღარის ლატერალური კიდეები ერთმანეთს პირველად 22-ე დღეზე კეფა-კისრის მიდამოში უერთდება. თავისა და კუდის ნეიროპორები ღიაა. თავის ნეიროპორი 24-ე, კუდის ნეიროპორი კი – 26-ე დღეზე იხურება. (W.J.Larsen, Essentials of human embryology, 1998 მიხედვით).

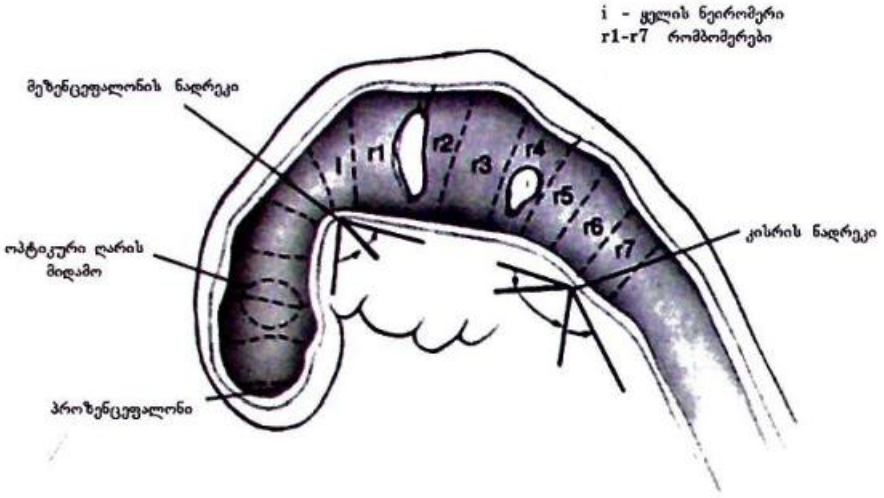
(თავის) ნახევი ეწოდება. მე-4–5 კვირის მანძილზე ამ ნახევის წინ მდებარე უბანი ***პროზენცეფალონი (წინა ტვინი)*** ვენტრალური და შემდგომ კაუდალური მიმართულებით იხრება და უშუალოდ შუა ტვინის – მეზენცეფალონის ქვეშ განთავსდება. მეზენცეფალონის უკან მდებარე ნაწილი ***უკანა ტვინს – რომბენცეფალონს*** წარმოქმნის (სურ. 12-13). თავის ტვინის განვითარების ამ ეტაპს სამბუშტუკოვან სტადიას უწოდებენ.

დაახლოებით 21-ე დღეზე ნერვული ლულის თავის ტვინის ნაწილში ჩნდება მცირე ზომის სეგმენტები, რომლებსაც ***ნეირომერები*** ეწოდება. მომავალი პროზენცეფალონის მიდამოში სულ მცირე – 6, მეზენცეფალონის მიდამოში – 1 და რომბენცეფალონის მიდამოში 9 ნეირომერი წარმოიქმნება (სურ. 12-14). უკანა ტვინის 9 სეგმენტიდან 1 ყელის სეგმენტია, რომელიც რომბენცეფალონის შევიწროებულ ნაწილს შეესაბამება და 8 რომბომერია (r1 – r8). ნეირომერები გარდამავალი სტრუქტურებია და დაახლოებით მეექვსე კვირისათვის მათი გარჩევა უკვე შეუძლებელია. როგორც ვარაუდობენ, ნეირომერების წარმოქმნა პარაქსიული მეზოდერმისა და სალაყუჩე რკალების სეგმენტაციასთან უნდა იყოს დაკავშირებული.

მე-5-ე კვირაზე ზურგის ტვინსა და რომბენცეფალონის კაუდალურ ნაწილს შორის წარმოიქმნება მეორე ვენტრალური ნადრეკი,



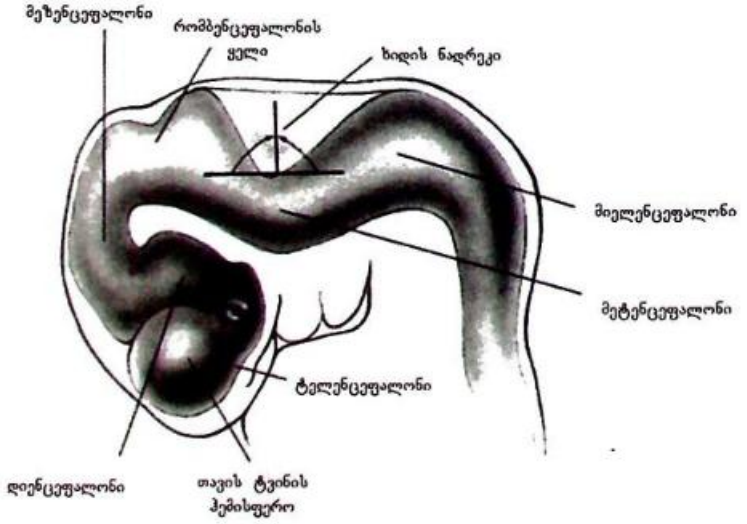
სურ. 12-13. თავის ტვინის განვითარების სამბუშტუკოვანი სტადია. (W.J.Larsen, Essentials of human embryology, 1998 მიხედვით).



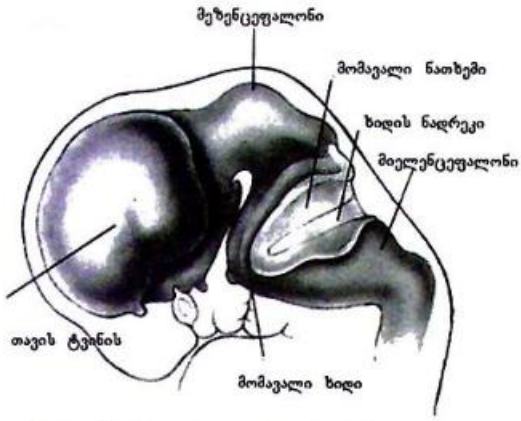
სურ. 12-14. განვითარების 26-ე დღეზე პროზენცეფალონში 6, მეზენცეფალონში 1 და რომბენცეფალონში 8 ნეირომერი (1 ყელის და 7 რომბომერი) განირჩევა. (W.J.Larsen, Essentials of human embryology, 1998 მიხედვით).

რომელსაც ***კისრის ნადრეკი*** ეწოდება. ეს პროცესი VIII კვირისათვის სრულდება. თავისა და კისრის ნადრეკების წარმოქმნა ჩანასახის კრანიო-კაუდალური მიმართულებით მოხრასთან არის დაკავშირებული.

მე-5-ე კვირის განმავლობაში წინა ტვინი (პროზენცეფალონი) და უკანა ტვინი (რომბენცეფალონი) თავის მხრივ ორ ნაწილად იყოფა. პროზენცეფალონი ***ტელენცეფალონსა და დიენცეფალონს***, ხოლო რომბენცეფალონი ***მეტენცეფალონსა და მიელენცეფალონს*** წარმოქმნის. თავის ტვინის განვითარების ამ ეტაპს ხუთბუშტუკოვანი სტადია ეწოდება. (სურ. 12-15). თითოეულ ბუშტუკში ნერვული ლულის არხი წარმოქმნის გაფართოებულ ღრუს, რომელსაც პირველადი (პრიმიტიული)



სურ. 12-15. თავის ტვინის განვითარების ხუთბუშტუკოვანი სტადია. (W.J.Larsen, Essentials of human embryology, 1998 მიხედვით).



სურ. 12-16. განვითარების 50-ე დღე. ხიდის ნადრეკი ღრმავდება, რის შედეგადაც მეტენცეფალონი მიელენცეფალონის უკან გადაინაცვლებს. (W.J.Larsen, Essentials of human embryology, 1998 მიხედვით).

პარკუჭი ეწოდება. შემდგომში ისინი საბოლოო პარკუჭებს წარმოქმნიან.

მეხუთე კვირის მანძილზე მეტენცეფალონში, მომავალი ხიდის მიდამოში, კისრის ნადრეკის საპირისპირო მიმართულებით წარმოიქმნება მესამე ნადრეკი, რომელსაც ***ხიდის ნადრეკი*** ეწოდება. მე-8-ე კვირისათვის მისი გაღრმავების მეტენცეფალონის შემდგომ ჩადრეკას განაპირობებს, რის შედეგადაც ეს უკანასკნელი მიელენცეფალონის უკან გადაინაცვლებს. მეტენცეფალონის ამ ნაწილიდან ხიდი ვითარდება (სურ. 12-16). ნერვული ლულის ღრუ, რომელიც ამ მიდამოში მდებარეობს, IV პარკუჭს აძლევს დასაბამს.

თავის ტვინში განვითარების პროცესში მიმდინარე ცვლილებების აღწერის გაადვილების მიზნით ამ უკანასკნელს ორ ნაწილად – ტვინის ღეროდ, რომელიც ზურგის ტვინის უშუალო გაგრძელებას წარმოადგენს და უმაღლეს ცენტრებად ყოფენ. ტვინის ღეროს შემადგენლობაში მიელენცეფალონი, მეტენცეფალონის ნაწილი (რომელიც ხიდს წარმოქმნის) და მეზენცეფალონი შედის, უმაღლეს ცენტრებს კი პროზენცეფალონი და მეტენცეფალონის დარჩენილი ნაწილი (საიდანაც ნათხემი წარმოიქმნება) ეკუთვნის.

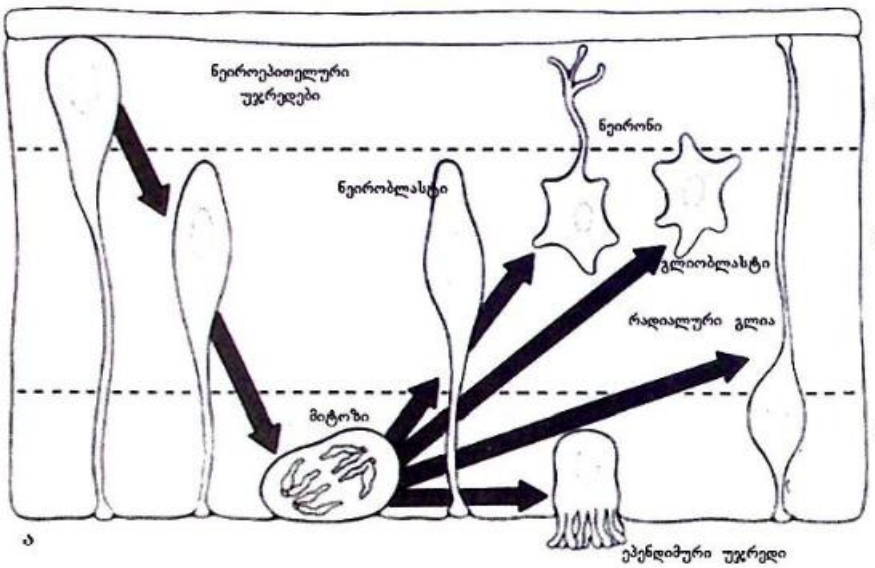
კავშირი კლინიკასთან

ნერვული ლულის დეფექტები – ნეირულაციის პროცესის დარღვევა ნერვული მილის სხვადასხვა სახის დეფექტის განვითარებას იწვევს. ასეთი დეფექტების განვითარება III-IV კვირაზე ხდება. ნერვული ლულის დეფექტი შეიძლება ღია ან დახურული ტიპის იყოს. განსაკუთრებით მძიმეა ღია დეფექტი.

სრული დიზრაფიზმი (კრანიორაქიშიზისი) ღია დეფექტია, რომელიც თავისა და ზურგის ზედაპირზე ნერვული ლულის მთელ სიგრძეზე გახსნით ხასიათდება. **ლოკალური დიზრაფიზმის** შემთხვევაში ნერვული ლულის მხოლოდ ქვემო ნაწილია გახსნილი. ასეთი ტიპის დეფექტებს ეკუთვნის ლუმბო-საკრალური მიელოშიზისი ან ზურგის ტვინის ღია თიაქარი (spina bifida aperta). ღია დეფექტის ერთერთი სახეა აგრეთვე თავის ტვინის **ტოტალური დიზრაფიზმი,** რომელსაც **კრანიოშიზისი** ან **ანენცეფალია** ეწოდება. ამ შემთხვევაში ნერვული ლულის ზურგის ტვინის ნაწილი ჩვეულებრივ ვითარდება. ასეთი დეფექტის მქონე ნაყოფის უმეტესობა დაბადებიდან რამდენიმე საათში იღუპება.

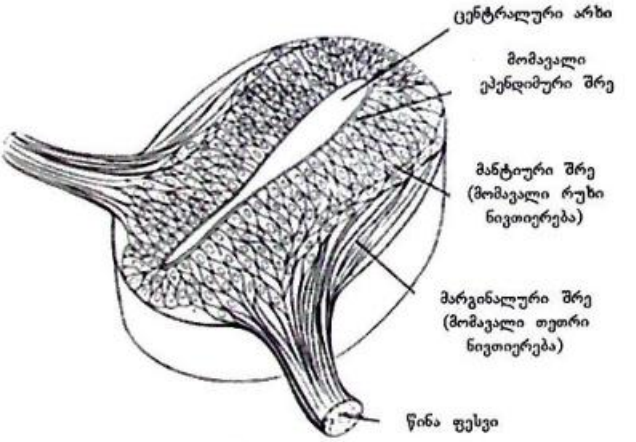
ნერვული ლულის დახურული ტიპის დეფექტის შემთხვევაში დაზიანება კანით არის დაფარული. ნერვული ლულის ზურგის ტვინის მიდამოში ამ დეფექტს **ზურგის ტვინის დახურული თიაქარი (spina bifida occulta)** ეწოდება. ასეთი დეფექტის მიდამოში ზურგის კანზე აღინიშნება თმიანობა, პიგმენტური ნევუსი (ხალი), ლიპომა (ცხიმოვანი ქსოვილის მასა). თავის ტვინის მიდამოში ნერვული ლულის დახურულ დეფექტებს **ენცეფალოცელეს** უწოდებენ, როდესაც თავის ტვინის ქსოვილი ქალაშია გამოსული. დიდი ენცეფალოცელე მნიშვნელოვნად აუარესებს ნეიროლოგიურ ფუნქციებს და საფრთხეს უქმნის სიცოცხლეს.

ნერვული მილის უჯრედების დიფერენციაცია პირველად რომბენცეფალონის მიდამოში იწყება. ნერვული მილის წარმოქმნის კვალდაკვალ ეს პროცესი კრანიო-კაუდალური მიმართულებით ერცელდება. ნეირონები, ოლიგოდენდროგლიოციტები, ასტროციტები და ეპენდიმოციტები უშუალოდ ნერვული ლულის სანათურის ამომფენი უჯრედებიდან ვითარდება. ამ შრეს ***ვენტრიკულური შრე*** ეწოდება (სურ. 12-17). თავდაპირველად ვენტრიკულური შრის უჯრედებიდან დიფერენცირდება ნეირობლასტები, რომლებიც ცენტრალური ნერვული სისტემის ნეირონებს აძლევს დასაბამს. ახლადწარმოქმნილი ნეირობლასტები ნერვული ლულის პერიფერიაზე





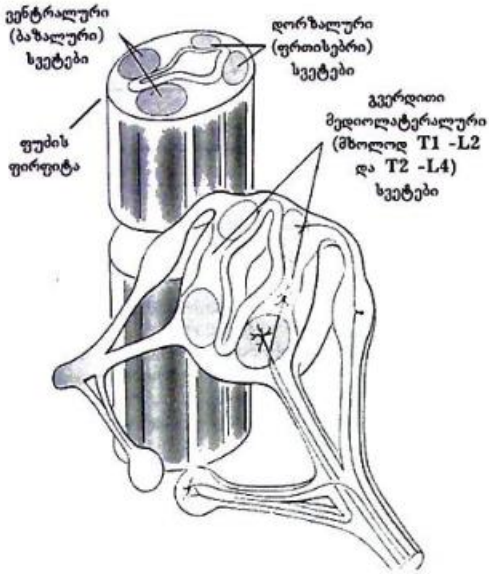
ბ



გ

სურ. 12-17. ნერვული ლულის ციტოდიფერენციაცია. ნერვული ლულის უჯრედები თავდაპირველად სიგრძეში მატულობს (ა,ბ), შემდეგ კი მიტოზურ გაყოფას და დიფერენციაციას იწყებს. დიფერენციაციის შედეგად თანმიმდევრობით ჯერ ნეირონები, შემდეგ კი გლიური უჯრედები წარმოიქმნება. ნეირონების დიფერენციაციის შემდეგ (გ) ნერვული მილის კედელში ვენტრიკულური, მანტიური და კიდურა (მარგინალური) შრე განირჩევა. (W.J.Larsen, Essentials of human embryology, 1998 მიხედვით).

განსახლდება და ***მანტიურ შრეს*** წარმოქმნის. მანტიური შრე ცენტრალური ნერვული სისტემის რუხ ნივთიერებას აძლევს დასაბამს. ნეირობლასტებს დიფერენციაციის პროცესში უყალიბდება მორჩები, რომლებიც მანტიური შრიდან გამოდის და ნერვული ლულის კიდურა მიდამოებში განლაგდება. ამ შრეს ***მარგინალური შრე*** ეწოდება. მარგინალური შრე პერიკარიონებს არ შეიცავს. მასში მხოლოდ ნეირონების მორჩები მდებარეობს და იგი ცენტრალური ნერვული სისტემის თეთრ ნივთიერებას აძლევს დასაბამს. ნეირობლასტების დიფერენციაციის კვალდაკვალ ვენტრიკულური შრის უჯრედები წარმოქმნის



სურ. 12-18. ნერვული ლულის ზურგის ტვინისა და რომბენცეფალონის მიდამოს მანტიური შრის უჯრედები ორ, ვენტრალურ და ორ დორზალურ სვეტს ქმნის. მოგვიანებით გვერდითი (მედიო-ლატერალური) სვეტებიც წარმოიქმნება. (W.J.Larsen, Essentials of human embryology, 1998 მიხედვით).

გლიობლასტებს, რომლებიც ოლიგოდენდროგლიოციტებად და ასტროციტებად დიფერენცირდება. ეს უჯრედები დიფერენციაციასთან ერთად მანტიურ და მარგინალურ შრეში განსახლდება. სულ ბოლოს ვენტრიკულური შრის უჯრედები წარმოქმნის ეპენდიმურ უჯრედებს, რომლებიც ზურგის ტვინის არხსა და თაგის ტვინის პარკუჭებს ამოფენს. ნერვული ლულის ღრუ ზურგის ტვინის არხს და პარკუჭების ღრუებს აძლევს დასაბამს.

მეოთხე კვირის ბოლოს ნერვული ლულის არხის ორივე მხარეს მანტიური შრის ნეირობლასტები დაჯგუფებას იწყებს და თანდათანობით უჯრედთა ოთხ სვეტს წარმოქმნის. წინა ორ სვეტს ***ვენტრალური ანუ ბაზალური სვეტები,*** ხოლო უკანა ორ სვეტს ***დორზალური ანუ ფრთისებრი სვეტები*** ეწოდება. ნერვული ლულის ღრუს დორზალურად და ვენტრალურად მდებარე უბნებს, შესაბამისად, ***სახურავის და ფუძის ფირფიტები*** ეწოდება (სურ. 12-18).

ნეირონების აგრეგაცია (დაჯგუფება) პირველად ტვინის ღეროს მიდამოში ბაზალური სვეტების წარმოქმნით იწყება. მეოთხე კვირის ბოლოსათვის ეს პროცესი ნერვული ლულის ზურგის ტვინის მონაკვეთის მთელ სიგრძეზე ვრცელდება.

ნეირონების დიფერენციაციის პროცესი თავდაპირველად ვენტრალური (ბაზალური) სვეტების ნეირობლასტებში იწყება.

ზურგის ტვინის ბაზალური სვეტების ნეირონები ზურგის ტვინის ნერვების მოტორულ ბირთვებს ქმნის. ოდნავ მოგვიანებით, ზურგის ტვინის გულმკერდის 12-ვე სეგმენტის, წელის I და II სეგმენტისა და გავის II-IV სეგმენტის მიდამოში მანტიური შრის ნეირობლასტები დამატებით გვერდით (მედიოლატერალურ) სვეტებს წარმოქმნის. ამ სვეტების ნეირობლასტები ცენტრალურ ავტონომიურ მოტორულ ნეირონებს წარმოქმნის. ამასთან, გულმკერდისა და წელის რეგიონში სიმპატიკური სისტემის, ხოლო გავის მიდამოში პარასიმპატიკური სისტემის მოტორული ნეირონები წარმოიქმნება.

ყველაზე ბოლოს დორზალური სვეტების ნეირობლასტები იწყებს დიფერენციაციას და მათგან ჩართული (ასოციაციური) ნეირონები წარმოიქმნება. ისინი თავისა და ზურგის ტვინის ნერვების ასოციაციურ ბირთვებს ქმნიან.

ტვინის ღეროს ბაზალური სვეტების ნეირონები თავის ტვინის ნერვების (I – სასუნთქი და II – მხედველობის ნერვის გამოკლებით) მოტორული ბირთვების წარმოქმნას იწყებს. 28-ე დღისათვის ღეროში თავის ტვინის ნერვების ყველა მოტორული ბირთვი განირჩევა. დორზალური (ფრთისებრი) სვეტები დაახლოებით მეხუთე კვირის შუაში ყალიბდება და მეხუთე კვირის ბოლოსათვის თავის ტვინის ნერვების ყველა ასოციაციური ბირთვის გარჩევა შესაძლებელია.

ტვინის ღეროში ბაზალური და ფრთისებრი სვეტების ბირთვები 7 ჯგუფს ქმნის, რომელთაგან სამი მოტორულ, 4 კი – ასოცი-

ცხრილი 12-1.

კრანიული ნერვების ბირთვების ლოკალიზაცია თავის ტვინში

თავის ტვინის უბანი	შესაბამისი კრანიული ნერვები
ტელენცეფალონი	I წყვილი (სასუნთქი)
დიენცეფალონი	II წყვილი (მხედველობის)
მეზენცეფალონი	III წყვილი (თვალის მამოძრავებელი)
მეტენცეფალონი	IV წყვილი (ჭალისებრი) წარმოიქმნება მეტენცეფალონში, მაგრამ შემდეგ მეზენცეფალონში გადაინაცვლებს; V (სამწვერა) წყვილი ამ ნერვის მგრძნობიარე ბირთვები მეტენცეფალონსა და მიელენცეფალონში წარმოიქმნება და შემდეგ მეზენცეფალონში გადაინაცვლებს; მოტორული ბირთვები მეტენცეფალონში წარმოიქმნება და იქვე რჩება; VI წყვილი (განმზიდველი) VII წყვილი (სახის) VIII წყვილი (კარიბჭე-ლოკოკინას)
მიელენცეფალონი	IX წყვილი (ენა-ხახის) X (ცთომილი) XI (დამატებითი) XII (ენისქვეშა)

აციურ ფუნქციას ასრულებს. აღსანიშნავია, რომ ტვინის ღეროში წარმოქმნილი ბირთვების ნაწილი წარმოქმნის ადგილს ტოვებს და ტვინის სხვადასხვა უბანში გადაინაცვლებს. კრანიული ნერვების ბირთვების განაწილება თავის ტვინის სხვადასხვა უბანში 12-1 ცხრილშია მოცემული.

რომბენცეფალონის დიფერენციაცია. როგორც უკვე აღინიშნა, ნერვული ლულის დიფერენციაცია თავდაპირველად რომბენცეფალონის მიდამოში იწყება და შემდეგ კრანიო-კაუდალური მიმართულებით ვრცელდება. ნერვული ლულის ზურგის ტვინის მონაკვეთისაგან განსხვავებით, რომბენცეფალონის მიდამოში სახურავის ფირფიტა ძალიან ფართოა და თხელი, რის გამოც ვენტრალური და დორზალური სვეტები თითქმის ერთმანეთის პარალელურად მდებარეობს (სურ. 12-19).

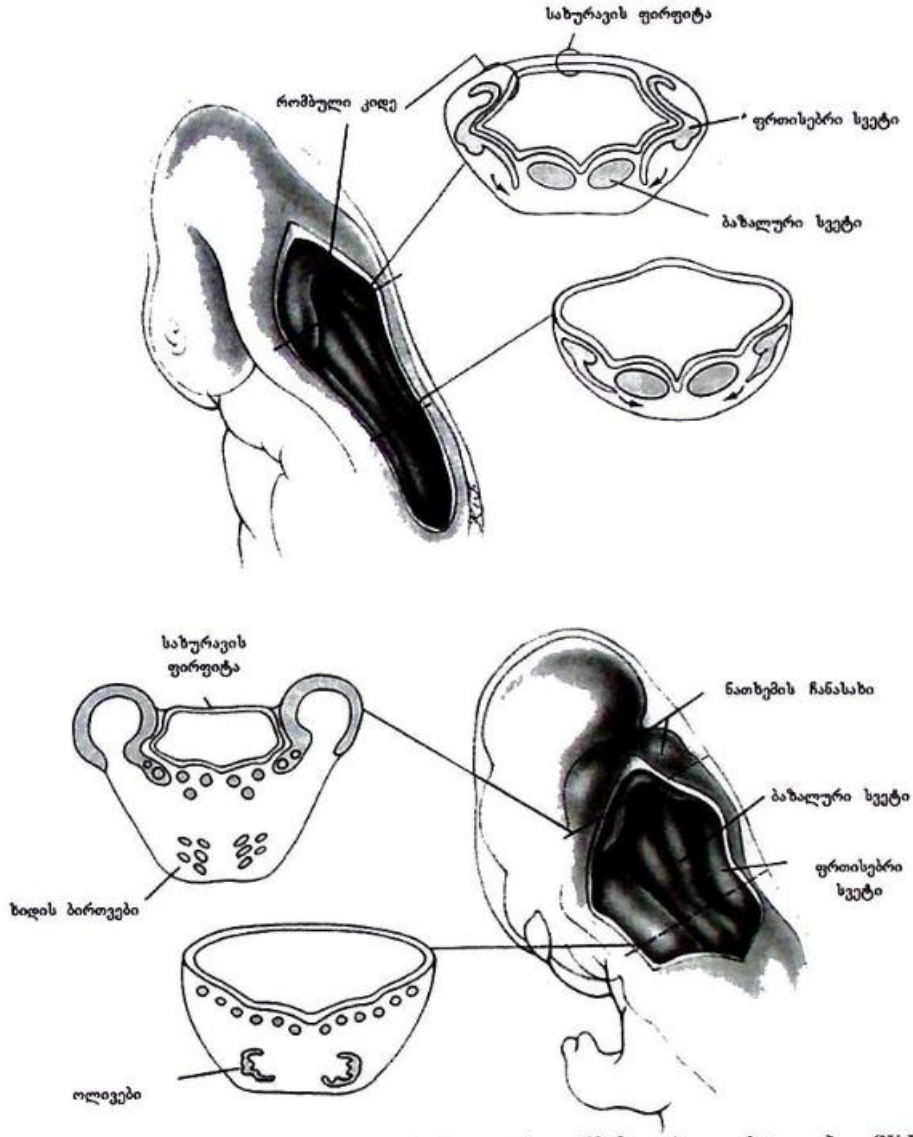
რომბენცეფალონის ნერვული არხი (მომაყალი IV პარკუჭი) მრავალწახნაგოვანი ფორმისაა. მისი ყველაზე განიერი უბანი ხიდის ნადრეკის მიდამოშია.

რომბენცეფალონი მოგრძო ტვინს, ხიდს და ნათხემს აძლევს დასაბამს. მოგრძო ტვინი მიელენცეფალონიდან, ხიდი და ნათხემი კი – მეტენცეფალონიდან ვითარდება.

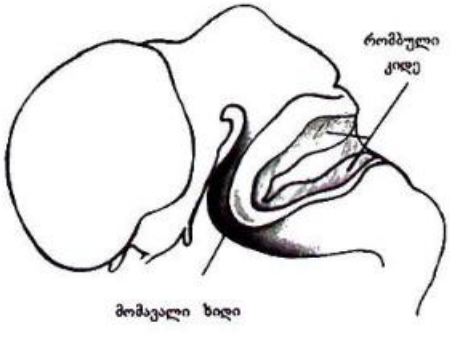
მოგრძო ტვინი ზურგის ტვინის უშუალო გაგრძელებას წარმოადგენს. მასში თავის ტვინის ნერვების ბირთვების დიდი ნაწილი მდებარეობს. აქვე მდებარეობს ნერვული ტრაქტები, რომლებიც ზურგის ტვინს თავის ტვინის უმაღლეს ცენტრებთან აკავშირებს. გარდა ამისა, იგი სუნთქვის, გულისცემის და სხვ. რეფლექსური მოქმედების მარეგულირებელ ცენტრებს შეიცავს.

ხიდი ძირითადად მასიური ტრაქტებისაგან შედგება, რომლებიც ზურგის ტვინს, ნათხემსა და თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქს შორის ამყარებს კავშირს. ხიდის ტრაქტები მეტენცეფალონის ბაზალური სვეტების მარგინალური შრიდან, ბირთვები კი – მანტიური შრიდან წარმოიქმნება.

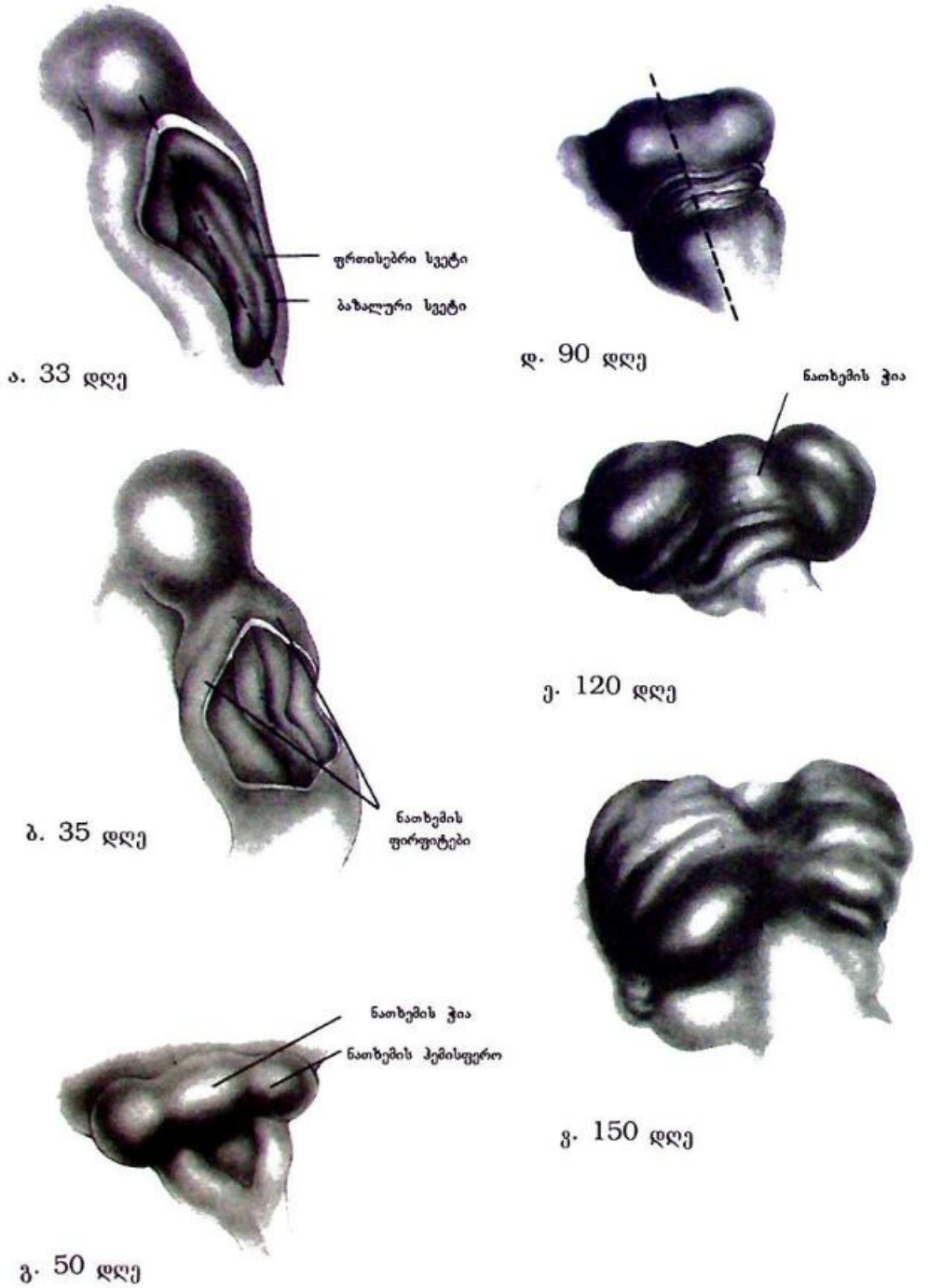
მეტენცეფალონის დორზალური (ფრთისებრი) სვეტები ნათხემს წარმოქმნის. დორზალური სვეტების გვერდითი კიდეები, რომლებიც სახურავის ფირფიტას ესაზღვრება, ხიდის ნადრეკის წინა ნაწილში ძალიან სქელია. აქ მათ რომბული კიდეები ეწოდება. (სურ. 12-20).



სურ. 12-19. რომბენცეფალონის დიფერენციაციის თანმიმდევრული სტადიები. (W.J.Larsen, Essentials of human embryology, 1998 მიხედვით).



სურ. 12-20. ემბრიონული განვითარების მე-8-ე კვირა. ნათხემისა და ხიდის განვითარების დასაწყისი. (W.J.Larsen, Essentials of human embryology, 1998 მიხედვით).



სურ. 12-21. ნათხემის განვითარება. ა, ბ. რომბული კიდეების უჯრედების გამრავლების შედეგად ნათხემის ფირფიტები წარმოიქმნება. გ. მოგვიანებით ნათხემის ჭია და ორი ლატერალური ჰემისფერო ყალიბდება. წარმოიქმნება პირველადი ღარი, რომელიც ნათხემს წინა და შუა ნაწილებად ყოფს. შემდგომში (დ, ე, ვ) ახალი ღარების წარმოქმნა და ნათხემის წილებად დაყოფა გრძელდება. (W.J.Larsen, Essentials of human embryology, 1998 მიხედვით).

დაახლოებით მე-6-ე კვირის ბოლოს რომბული კიდეები სქელდება და ***ნათხემის წყვილ ფირფიტას*** წარმოქმნის (სურ. 12-21). მეორე თვის ბოლოს მზარდი რომბული კიდეები ერთმანეთს შუა ხაზზე უერთდება და წარმოქმნის ერთიან ფირფიტას, რომელიც IV პარკუჭის სახურავის ფირფიტას მთლიანად ფარავს.

მესამე თვის შუაში ნათხემი თანდათან ზომაში მატულობს, უკან იდრიკება და რომბენცეფალონის წინა (კრანიულ) ბოლოზე ჰანტელის ფორმის შემსხვილებას ქმნის. განვითარების ამ სტადიაზე ნათხემი განივი ლატერალური ღარის მეშვეობით წინა (კრანიულ) და უკანა (კაუდალურ) ნაწილებად იყოფა. უკანა ნაწილი სუსტად არის განვითარებული. კრანიული ნაწილი ბევრად უფრო სწრაფად იზრდება და ნათხემის ძირითად კომპონენტს წარმოადგენს. იგი მედიალურ შემსხვილებას (ნათხემის ჭია) და ნათხემის ჰემისფეროებს აძლევს დასაბამს. მესამე თვის ბოლოს მთავარი პირველადი ღარი ნათხემის ჭიასა და ჰემისფეროებს ორ – წინა და შუა წილად ყოფს. შემდგომი ღარების (მეორადი, პირამიდული და ა.შ.) წარმოქმნის გზით თანდათანობით ნათხემის წილები წილაკებად იყოფა, რაც საბოლოოდ ნათხემის ზედაპირის ფართობს მნიშვნელოვნად ზრდის.

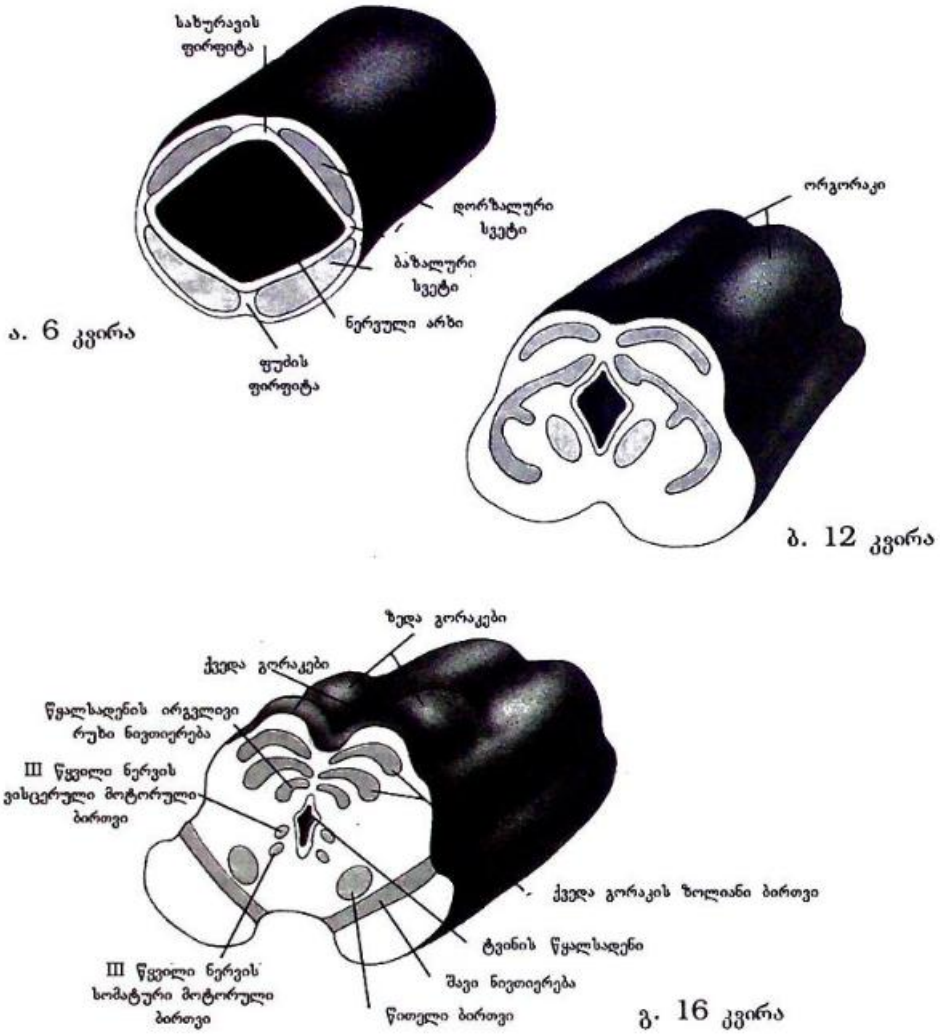
ნერვული ლულის სხვა უბნების მსგავსად, მეტენცეფალონის რომბული კიდის ნეიროეპითელიუმი ვენტრიკულურ, მანტიურ და მარგინალურ შრეებად დიფერენცირდება. მესამე თვის ბოლოს მარგინალურ შრეში ყალიბდება პროლიფერაციული უჯრედების ახალი შრე, რომელსაც ***გარეთა ჩანასახოვან შრეს*** უწოდებენ. ვენტრიკულური შრის პროლიფერაციულ ზონას ამის შემდეგ ***შიგნითა ჩანასახოვანი შრე*** ეწოდება. მეოთხე თვიდან შიგნითა და გარეთა ჩანასახოვანი შრის უჯრედები ინტენსიურად მრავლდება და ნათხემის ნეირობლასტებს წარმოქმნის. შიგნითა ჩანასახოვანი შრე ნათხემის ***ბირთვულ ნეირობლასტებსა*** და ***პურკინიეს ნეირობლასტებს*** აძლევს დასაბამს. ბირთვული ნეირობლასტები ნათხემის სიღრმეში გადაინაცვლებს და ნათხემის ბირთვებს აძლევს დასაბამს. პურკინიეს ნეირობლასტები ნათხემის ზედაპირს აღწევს და ქერქის განგლიური შრის პურკინიეს უჯრედებს წარმოქმნის. პურკინიეს უჯრედების აქსონები ნათხემის ბირთვების ნეირონებთან ამყარებს კავშირს. ეს აქსონები ნათხემის ერთადერთ დაღმავალ (ეფერენტულ) გზას წარმოქმნის.

გარეთა ჩანასახოვანი შრე პროლიფერაციისა და დიფერენციაციის სამ ტალღას წარმოშობს, რომლის შედეგადაც კალათისებრი, მარცვლოვანი და ვარსკვლავისებრი ნეირობლასტები წარმოიქმნება. მარცვლოვანი ნეირობლასტები, მცირე რაოდენობით კალათისებრ და ვარსკვლავისებრ უჯრედებთან ერთად პურკინიეს უჯრედების ქვემოთ განლაგდება და ნათხემის ქერქის მარცვლოვან შრეს ქმნის. კალათისებრი და ვარსკვლავისებრი უჯრედების ძირითადი ნაწილი ზედაპირულად რჩება და ნათხემის ქერქის მოლეკულურ შრეს წარმოქმნის.

ნეირონების დიფერენციაციის შემდეგ ჩანასახოვანი შრეები ნათხემის გლიობლასტებს – ასტროციტებსა და ოლიგოდენდროგლიოციტებს წარმოქმნის.

რომბენცეფალონის თხელი სახურავის ფირფიტა მხოლოდ ეპენდიმის შრეს შეიცავს და დაფარული რბილი გარსით, რომელიც დიდი რაოდენობით სისხლძარღვებს შეიცავს. ამ შრეს ***ქოროიდი*** (tela choroidea) ეწოდება. სახურავის ფირფიტის შუახაზის ორივე მხარეს რბილი გარსი და ეპენდიმა თითისმაგვარ ჩანადრეკებს ქმნის, რომელიც მეოთხე პარკუჭშია ჩაკიდული. ამ მიდამოს ***ქოროიდული წნული*** ეწოდება და იგი თავზურგტვინის სითხეს გამოიმუშავებს.

მეზენცეფალონის დიფერენციაცია. მეზენცეფალონის უმეტესი ნაწილი თეთრი ნივთიერებით იქმნება. აქ მდებარეობს მასი-



სურ. 12-22. მეზენცეფალონის დიფერენციაცია.
(W.J.Larsen, Essentials of human embryology, 1998 მიხედვით).

ური ტრაქტები, რომლებიც წინა ტვინს უკანა ტვინთან და ზურგის ტვინთან აკავშირებს. გარდა ამისა, მეზენცეფალონში თავის ტვინის ნერვების ოთხი ბირთვი (თვალის მამოძრავებელი ნერვის ორი, ჭაღისებრი ნერვის ერთი და სამწვერა ნერვის სენსორული ბირთვების ნაწილი) მდებარეობს. მეზენცეფალონის ნეირობლასტებიდან მხოლოდ III წყვილი ნერვის ბირთვები წარმოიქმნება, დანარჩენი ორი მეტენცეფალონში წარმოიქმნება და შემდეგ გადმოინაცვლებს მეზენცეფალონში.

მეზენცეფალონის დორზალური სვეტების უჯრედები მრავლდება და სახურავის ფირფიტაში გადაინაცვლებს, რის გამოც სახურავის ფირფიტა მნიშვნელოვნად სქელდება. ფირფიტის შუაში წარმოიქმნება ღარი, რომლის ორივე მხარეს ორი ლატერალური შემაღლება ყალიბდება. მოგვიანებით, განივი ღარი ამ შემაღლებებს ზემო და ქვემო გორაკებად ყოფს. მეზენცეფალონის პირველადი პარკუჭიდან ტვინის წყალსადენი ყალიბდება (სურ. 12-22).

პროზენცეფალონის დიფერენციაცია. პროზენცეფალონი განვითარების ადრეულ ეტაპზევე დიენცეფალონად და ტელენცეფალონად იყოფა. ნერვული ლულის წინა ტვინის ნაწილში მხოლოდ დორზალური (ფრთისებრი) სვეტები წარმოიქმნება. წინა ტვინში ვენტრალური (ბაზალური) სვეტები არ წარმოიქმნება.

დიენცეფალონის დორზალური სვეტები ***თალამუსს, ჰიპოთალამუსსა და ეპითალამუსს*** ქმნის. დაახლოებით მე-5-ე კვირის ბოლოს დიენცეფალონის ნერვული არხის შიგნითა ზედაპირზე განირჩევა ორი შემსხვილება – თალამუსი და ჰიპოთალამუსი, რომლებიც ერთმანეთისაგან ჰიპოთალამური ღარით არის გამოყოფილი (სურ. 12-23 ა.).

მეექვსე კვირის ბოლოს წარმოიქმნება ***დორზალური ღარი,*** რომელიც თალამუსს ეპითალამური შემსხვილებისაგან გამოჰყოფს (სურ. 12-23 ბ). ეპითალამუსი ქმნის მცირე დეევერტიკულს, რომელიც ეპიფიზს (ჯალღუზისებურ სხეულს) აძლევს დასაბამს.

მე-7-ე კვირიდან თალამუსი ზომაში მნიშვნელოვნად მატულობს და დიენცეფალონის ყველაზე დიდ ნაწილს იკავებს. თალამუსის ზომაში მატების შედეგად დორზალური ღარი იხურება, ეპითალამური სტრუქტურები კი დორზალური მიმართულებით გადაინაცვლებს.

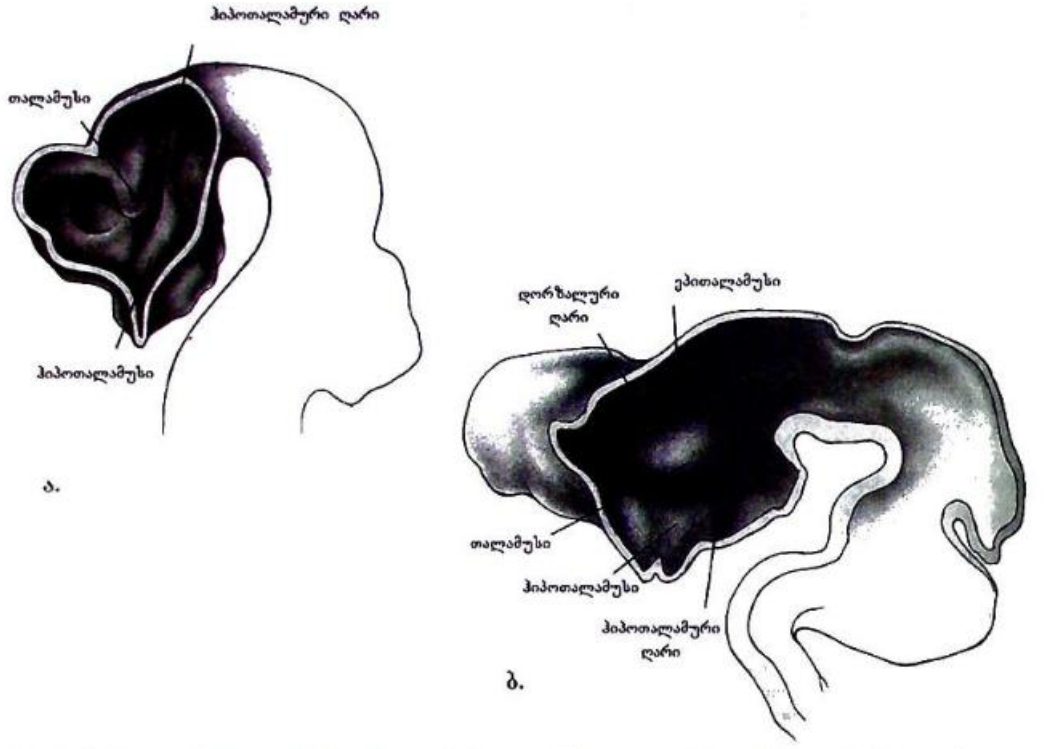
ნებისმიერი სახის ინფორამაცია თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქში თალამუსის გავლით მიდის. თალამუსი ინფორმაციას ქერქქვეშა სტრუქტურებიდან ღებულობს, საჭიროებისამებრ გარდაქმნის მას და ქერქის შესაბამის უბანში მიმართავს. მხედველობისა და სმენის ცენტრებიც თალამუსში მდებარეობს.

ჰიპოთალამუსი ჰიპოფიზის ენდოკრინულ ფუნქციას არეგულირებს, აკონტროლებს ორგანიზმის ემოციურ სტატუსს, ძილისა და ღვიძილის მდგომარეობას და სხვ. მრავალ ავტონომიურ რეაქციას.

დიენცეფალონის ნერვული ღრუ – მესამე პარკუჭს, სახურავის ფირფიტა და რბილი გარსი კი ქოროიდულ წნულს წარმოქმნის. მესამე პარკუჭის ყველა მიდამოში რბილი გარსი წარმოქმნის სეკრეციულ სტრუქტურებს, რომლებიც სპეციფიურ მეტაბოლიტებსა და ნეიროპეპტიდებს წარმოქმნის და თავზურგტვინის სითხეში გამოყოფს.

მესამე პარკუჭის ფუძეში წარმოიქმნება მცირე ზომის დივერტიკული, რომელსაც ***ინფუნდიბულუმი*** (ფეხი) ეწოდება. აღნიშნული დივერტიკული ვენტრალურად, სტომადეუმის (პირველადი პირის ღრუ) მიმართულებით იზრდება. ინფუნდიბულუმი, სტომადეუმის სახურავის ექტოდერმის გამონადრეკთან (რატკეს ჯიბე) ერთად, ჰიპოფიზს წარმოქმნის. ჰიპოფიზის განვითარება უფრო მოგვიანებით მე-17-ე თავში იქნება განხილული.

ტელენცეფალონი თავის ტვინის დიდ ჰემისფეროებს წარმოქმნის. ჰემისფეროები ტელენცეფალონში წყვილი შემსხვილების სახით პირველად 32-ე დღეზე განირჩევა. ჰემისფეროები ძალიან სწრაფად იზრდება. მე-16-ე კვირაზე მათ ოვალური ფორმა აქვთ და დიენცეფალონის ზემოთ მდებარეობენ. თითოეული ჰემისფეროს თხელი სახურავი და გვერდითი კედლები ტვინის ქერქს აძლევს დასაბამს. ფუძის მიდამოში ნეირონების გროვები ჰემისფეროების სამი ბაზალური ბირთვიდან ორს აძლევს დასაბამს (მესამე აქ დიენცეფალონიდან გადმოინაცვლებს). ჰემისფეროების ინტენსიური ზრდის გამო, დიენცეფალონი ზეწოლას განიცდის. თანდათანობით მათ შორის არსებული გარსები ქრება, რის შედეგადაც ჰემისფეროების ფუძის ნერვული ქსოვილი უშუალოდ თალამუსში გრძელდება. ყოფილი საზღვრის ადგილას მდებარეობს ბოჭკოების მასიური კონა, რომელსაც შიგნი-



სურ. 12-23. დიენცეფალონის განვითარება. ა. მეხუთე კვირის განმავლობაში დიენცეფალონში ერთმანეთისაგან ჰიპოთალამური ღარით გამოყოფილი ორი უბანი – თალამუსი და ჰიპოთალამუსი განირჩევა. ბ. მეექვსე კვირის ბოლოს დორზალური ღარი თალამუსს ეპითალამუსისაგან გამოყოფს. (W.J.Larsen, Essentials of human embryology, 1998 მიხედვით).

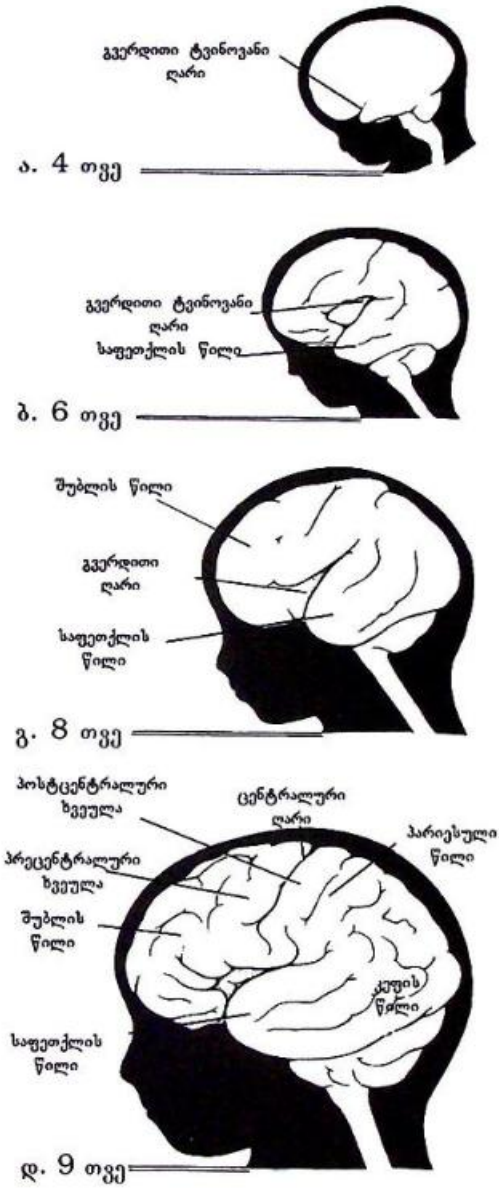
თა კაფსულას უწოდებენ. შიგნითა კაფსულის ბოჭკოების ნაწილი თალამუსიდან ქერქში, ნაწილი კი ქერქიდან თავის ტვინის სხვა რეგიონებსა და ზურგის ტვინში მიემართება.

თავის ტვინის ჰემისფეროები თავდაპირველად გლუვია. მეოთხე თვიდან მათ ზედაპირზე, ნათხემის მსგავსად ხვეულებისა და ღარების წარმოქმნა იწყება. თავდაპირველად ჰემისფეროს ლატერალურ ზედაპირზე მცირე ზომის ჩანაჭდევი – ტვინის ლატერალური ფოსო (ღარი) წარმოიქმნება (სურ. 12-24).

თითოეული ჰემისფეროს კაუდალური ნაწილი ვენტრალურად იხრება და ამ ორმოს გასწვრივ იზრდება, რის შედეგადაც ჰემისფეროს საფეთქლის წილი წარმოიქმნება, ლატერალური ფოსო კი ლატერალური ღარით იცვლება. მეექვსე თვისათვის წარმოიქმნება ცენტრალური ღარი, რომელიც შუბლისა და გვერდით (პარიეტულ) წილებს გამოჰყოფს და კეფის ღარი, რომელიც კეფის წილს გამოსაზღვრავს.

თავის ტვინის დიდ ჰემისფეროებში ნეიროეპითელიუმის დიფერენციაცია, ძირითადად, ნერვული ლულის სხვა უბნების მსგავსად მიმდინარეობს. თუმცა, დადასტურებულია, რომ ნეიროეპითელიუმის პროლიფერაციის, მიგრაციისა და დიფერენციაციის პროცესი, რასაც მომწიფებული ქერქის ჩამოყალიბება მოჰყვება, უნიკალურია. უფრო მეტიც, ეს პროცესები ქერქის სხვადასხვა უბნებში მეტ-ნაკლებად განსხვავებულად მიმდინარეობს და მათი ყველა დეტალი ჯერ კიდევ არ არის ცნობილი.

ვენტრიკულურ შრეში წარმოქმნილი



სურ. 12-24. თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების განვითარება ემბრიონულ პერიოდში. (W.J.Larsen, Essentials of human embryology, 1998 მიხედვით).

პირველი ნეირობლასტები თხელ მანტიურ შრეს ქმნის. ეს შრე განვითარებად რბილ გარსს ეკვრის და ქერქის ყველაზე ზედაპირულ შრედ რჩება. მანტიური შრის ნეირობლასტების დიდი ნაწილი უკან ბრუნდება და ვენტრიკულური და მარგინალური შრის საზღვარზე ***შუამდებარე შრეს*** ქმნის. ამ შრის ნეირონების ნაწილი, ვენტრიკულური შრიდან გამოსახლებულ ნეირობლასტებთან ერთად, შუამდებარე და მარგინალურ შრეებს შორის განთავსდება და ***ქერქოვან (კორტიკულ) ფირფიტას*** წარმოქმნის. ამ დროისათვის ვენტრიკულურ შრეში ნეირობლასტების წარმოქმნა მთავრდება და ნეირობლასატების ახალი წყარო ვენტრიკულურ და შუამდებარე შრეს შორის არსებული, ე.წ. ***სუბვენტრიკულური შრე*** ხდება. აქ წარმოქმნილი ნეირობლასტები, შუამდებარე შრის გავლით, პერიფერიაზე გადაინაცვლებს და ქერქოვანი ფირფიტის ქვეშ ახალ ე.წ. ***ფირფიტისქვეშა შრეს*** ქმნის. თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქს ქერქოვანი ფირფიტა და ფირფიტისქვეშა შრე წარმოქმნის. ტვინის ქერქის უჯრედები რამდენიმე შრისაგან შედგება. მათი რაოდენობა 3-დან (ქერქის შედარებით ძველი უბნები) 6-მდე (ნეოკორტექსი) მერყეობს. შუამდებარე შრე ნეირონების პერიკარიონებისაგან თანდათანობით იცლება და მის შემადგენლობაში მხოლოდ ნეირონთა მორჩები რჩება. იგი ჰემისფეროების თეთრ ნივთიერებას წარმოქმნის. აღწერილი ცვლილებების ვადები და თანმიმდევრობა ქერქის სხვადასხვა უბნებში განსხვავებულია.

ტელენცეფალონი ყნოსვის ბოლქვსა და ყნოსვის ტრაქტს წარმოქმნის. ტელენცეფალონის ამ უბანს რინენცეფალონს უწოდებენ.

თითოეული ჰემისფეროს ნერვული არხი ლატერალურ პარკუჭს წარმოქმნის. თავდაპირველად ლატერალურ პარკუჭებს ჰემისფეროების უმეტესი ნაწილი უჭირავს, მაგრამ თანდათანობით, ჰემისფეროების ზომაში მატებასთან ერთად, მათი მოცულობა მცირდება. ჰემისფეროს ფუძისა და მედიალური კედლის საზღვრის მიდამოს გასწვრივ ტვინის კედელი თხელია და ნეიროეპითელიუმისაგან შედგება.

ეს ზონა დასაბამს აძლევს ქოროიდის ნაპრალს, რომლის გასწვრივ ქოროიდის წნული წარმოიქმნება. ლატერალური პარკუჭი ჰემისფეროს მთელ სიგრძეზე მდებარეობს. მისი წინა კედელი – შუბლის წილში, მოხრილი კიდე კი – საფეთქლის წილში მდებარეობს (სურ. 12-25).

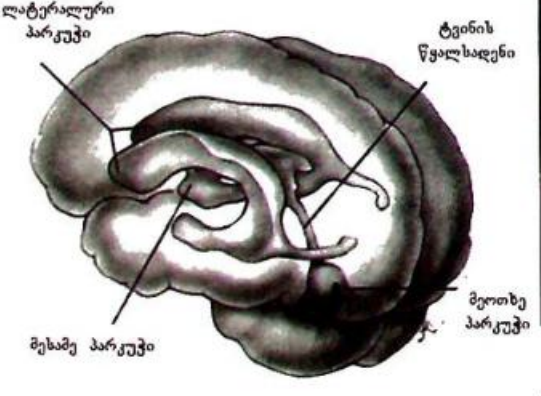
ლატერალური პარკუჭები ერთმანეთს და III პარკუჭს მონროს ხვრელით უკავშირდება.

ლატერალური პარკუჭების თავზურგტვინის სითხე მონროს ხვრელით აღწევს მესამე პარკუჭს, საიდანაც ტვინის წყალსადენის მეშვეობით – მეოთხე პარკუჭში, აქედან კი ზურგის ტვინის არხში აღწევს.

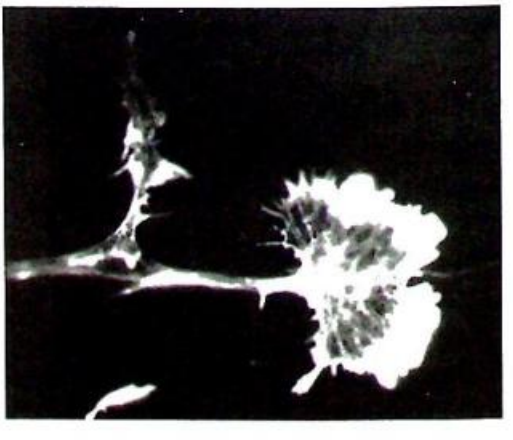
დაბადების მომენტისათვის თავის ტვინი საბოლოო მოცულობის მხოლოდ 25%-ს შეადგენს. შემდგომში თავის ტვინის ზომაში მატება ნაწილობრივ ნეირონების სხეულების ზომაში მატებისა და მორჩების რაოდენობის ზრდით არის განპირობებული. ძირითადად, დაბადების შემდეგ ტვინის მასის მატებას ნერვული ბოჭკოების მიელინიზაცია განსაზღვრავს.

ცენტრალური ნერვული სისტემის განვითარების კვალდაკვალ პერიფერიული ნერვული სისტემის განვითარება იწყება. პირველი აქსონები, რომლებიც ზურგის ტვინიდან პერიფერიისაკენ იზრდება ვენტრალური სეტების მოტორული ნეირონების აქსონებია. ეს პროცესი 30-ე დღეზე პირველად კისრის მიდამოში იწყება და შემდეგ კრანიო-კაუდალური მიმართულებით ერცელდება. აქსონის წინა ნაწილს, რომელიც თანდათან გრძელდება და წინ მიიწევს, ***აქსონის ზრდის კონუსი*** ეწოდება (სურ. 12-26). აქსონის ეს უბანი შეიცავს სპეციალურ რეცეპტორებს, რომელთა მეშვეობითაც, შეიძლება ითქვას, აქსონი სამიზნე ორგანოსაკენ გზას იკვლევს. როდესაც ზრდის კონუსი უშუალოდ სამიზნე უჯრედს უახლოვდება, იგი სინაფსის ჩამოყალიბებაში მონაწილეობს.

სომატური მოტორული ნეირონების აქსონების კვალდაკვალ პერიფერიისკენ ვენტრომედიალური სეტების ცენტრალური ავტონომიური ნეირონების აქსონები იზრდება. ისინი ზურგის ტვინს სომატური მოტორული ნეირონების აქსონებთან ერთად ტოვებს. აქსონების რაოდენობა თანდათანობით მატულობს



სურ. 12-25. თავის ტვინის პარკუჭები. (W.J.Larsen, Essentials of human embryology, 1998 მიხედვით).



სურ. 12-26. აქსონის ზრდის კონუსი. პერიკარიონი, რომელიც სურათზე არ ჩანს, მარცხნივ მდებარეობს. ზრდის კონუსის აქტინის ფილამენტები როდამინით მონიშნული ფალოიდინით არის შეღებილი. (W.J.Larsen, Essentials of human embryology, 1998 მიხედვით).

და მათი სისქეში მზარდი კონა ზურგის ტვინის წინა (ვენტრალურ) ფესვს წარმოქმნის. თავდაპირველად აქსონები ნერვულ ლულას ფართო, ერთიანი ზოლის სახით ტოვებს (სურ. 12-27). სკლეროტომთან მიახლოებისას კი ეს ზოლი სეგმენტურ კონებად იყოფა და სეგმენტური ნერვების წარმოქმნაში მონაწილეობს. როგორც ვარაუდობენ, აღნიშნულ პროცესს განვითარებადი სკლეროტომის უჯრედები არეგულირებს.

სომატური მოტორული ნეირონების აქსონები უშუალოდ სამიზნე ორგანოს უჯრედებთან ქმნის სინაფსებს, ცენტრალური ავტონომიური ნეირონების მორჩები კი პერიფერიული ავტონომიური განგლიების ნეირონებს უკავშირდება.

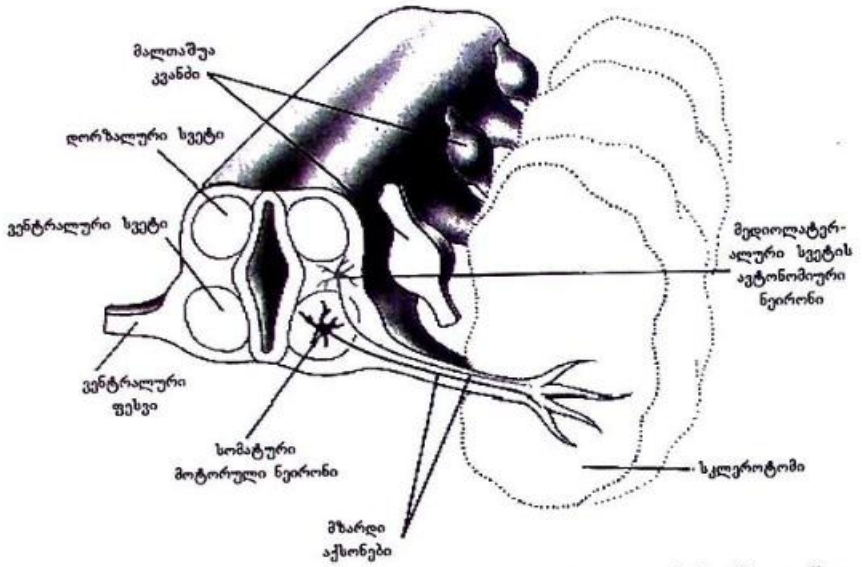
წინა ფესვის ჩამოყალიბების კვალდაკვალ უკანა ფესვის განგლიის (ზურგის ტვინის კვანძი, მალთაშუა კვანძი) ჩამოყალიბება იწყება. ზურგის ტვინის კვანძს ზურგის ტვინის მიდამოს ნერვული ქედის უჯრედები წარმოქმნის. ნერვული სისტემის განვითარების ადრეულ სტადიაზე, ნეირულაციის პროცესში ნერვულ ლულას ნერვული ქედის უჯრედები სცილდება და ჩანასახის სხვადასხვა უბანში გადაინაცვლებს (იხ. თავი 3). მათი ნაწილი ნერვულ ლულასა და სომიტებს შორის არსებულ სივრცეში ჯგუფდება და განვითარებადი ზურგის ტვინის ორივე მხარეს უკანა ფესვის განგლიის წარმოქმნას იწყებს. მალთაშუა კვანძების წყვილები ზურგის ტვინის სეგმენტების დონეზე წარმოიქმნება. გამონაკლისს კისრის პირველი და კუდუსუნის მეორე-მესამე სეგმენტები წარმოადგენს. ამ უბნებში ზურგის ტვინის კვანძების წარმოქმნა არ ხდება. სულ კისრის 7, გულმკერდის 12, წელის 5, გაეის 5 და კუდუსუნის 1 წყვილი კვანძი ყალიბდება. კისრის პირველი წყვილი 28-ე დღეზე წარმოიქმნება. დანარჩენების წარმოქმნა მომდევნო რამდენიმე დღეში ხდება.

განგლიებში ნერვული ქედის უჯრედები ფსევდოუნიპოლარულ ნეირონებად დიფერენცირდება. თითოეულ მათგანს ორი მორჩი აქვს, რომელთაგან ერთი ზურგის ტვინის დორზალური სვეტის მიმართულებით იზრდება, მეორე კი – ვენტრალურ ფესვს უერთდება და მასთან ერთად პერიფერიაზე მიემართება (სურ. 12-28).

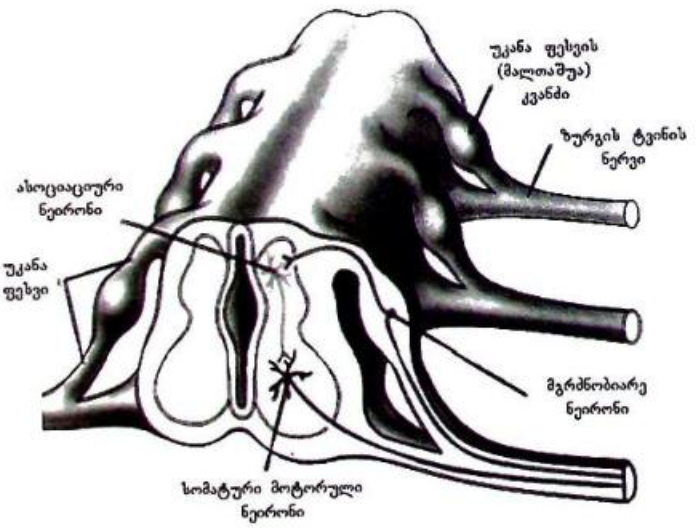
ერთად, მალთაშუა კვანძი და მისი უჯრედების ტოტები, რომლებიც ამ უკანასკნელს ზურგის ტვინთან და წინა ფესვთან აკავშირებს, უკანა ფესვს ქმნის. სენსორული ნეირონების მედიალური ტოტები ზურგის ტვინის უკანა სვეტში აღწევს და განვითარებად ასოციაციურ ნეირონებთან ამყარებს სინაფსურ კავშირს. ასოციაციური ნეირონების აქსონები, თავის მხრივ, ან მედიოლატერალური ან ვენტრალური სვეტების მოტორულ ნეირონებს უკავშირდება, ან ზურგის ტვინის თეთრ ნივთიერებაში გადადის და ტრაქტების შექმნაში მონაწილეობს. ზოგიერთი ასოციაციური ნეირონის აქსონი იმავე მხარეს (იპსილატერალურ) მდებარე მოტორულ ნეირონებს უკავშირდება, ზოგი კი – სინაფსებს მოპირდაპირე (კონტრალატერალურ) მოტორულ ნეირონებთან ქმნის სინაფსებს. დორზალური და ვენტრალური ფესვების შეერთებით წარმოიქმნება შერეული (მოტორული და სენსორული) ღერო, რომელსაც ზურგის ტვინის ნერვი ეწოდება (სურ. 12-29).

ზურგის ტვინის ავტონომიური განგლიები, მგრძნობიარე განგლიების მსგავსად ნერვული ქედის უჯრედებიდან წარმოიქმნება. ზურგის ტვინის ნერვული ქედის უჯრედების ნაწილი მომავალი უკანა ფესვის განგლიის ვენტრალურად გადაინაცვლებს და ზურგის ტვინის გასწვრივ ძეწკვისებურ შემსხვილებებს ქმნის (სურ. 12-30).

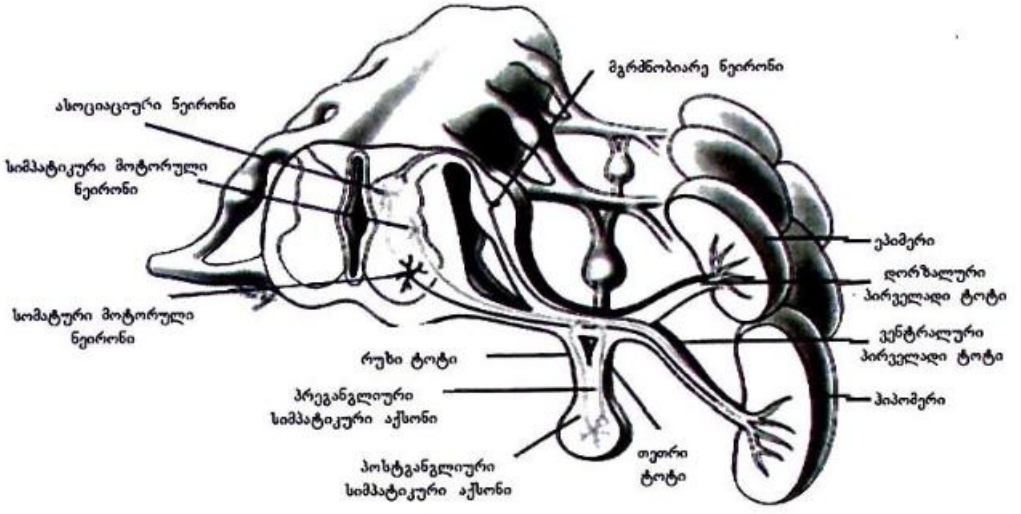
გულმკერდის, წელისა და გაეის მიდამოში თითოეული წყვილი სომიტის გასწვრივ თითო წყვილი განგლია იქმნება. კისრის მიდამოში მხოლოდ სამი დიდი განგლია, კუდუსუნის მიდამოში კი მხოლოდ ერთი განგლია წარ-



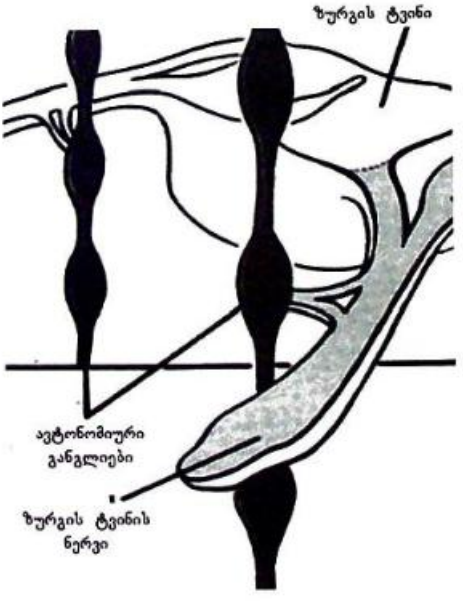
სურ. 12-27. ვენტრალური ფესვისა და უკანა ფესვის კვანძის (მალთაშუა კვანძის) წარმოქმნა. (W.J.Larsen, Essentials of human embryology, 1998 მიხედვით).



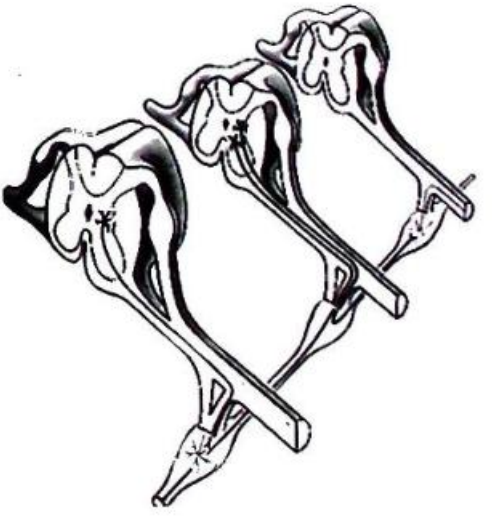
სურ. 12-28. უკანა ფესვის კვანძისა და პერიფერიული ნერვის წარმოქმნა. (W.J.Larsen, Essentials of human embryology, 1998 მიხედვით).



სურ. 12-29. ზურგის ტვინის ნერვისა და მასთან დაკავშირებული ავტონომიური განგლიის ორგანიზაციის სქემა T1–L2-ისა და S2–S4-ის დონეზე. (W.J.Larsen, Essentials of human embryology, 1998 მიხედვით).



სურ. 12-30. ავტონომიური განგლიებისა და ზურგის ტვინის ნერვის ურთიერთობის სქემა.



სურ. 12-31. მედიოლატერალური სვეტის უჯრედის პრეგანგლიურ ბოჭკოს კავშირი შეუძლია დაამყაროს შესაბამის, უფრო მაღალ ან უფრო დაბალ დონეზე მდებარე განგლიის უჯრედთან. (W.J.Larsen, Essentials of human embryology, 1998 მიხედვით).

მოიქმნება. ამ განგლიების ნეირობლასტები სიმპატიკური სისტემის ნეირონებს წარმოქმნის. სიმპატიკური სისტემის ცენტრალური ნეირონები ზურგის ტვინის გულმკერდისა და წელის სეგმენტებში მდებარეობს, რის გამოც ამ სისტემას თორაკო-ლუმბალურ სისტემას უწოდებენ. ნერვული ქედის ზოგიერთი უჯრედი სიმპატიკურ პერიფერიულ განგლიებს ზურგის ტვინიდან მოშორებულ უბნებში ქმნის. მაგ. კისრის ნერვული ქედის უჯრედები პრეაორტულ განგლიას, გულმკერდისა და წელის მიდამოს ნერვული ქედის უჯრედები კი, ჯორჯლის ზემო და ქვემო და თირკმლის არტერიებთან დაკავშირებულ ღრმა განგლიებს აძლევს დასაბამს.

პარასიმპატიკური სისტემის პერიფერიული ნეირონები ვითარდება კეფა-კისრის და გავის მიდამოს ნერვული ქედის უჯრედებიდან, რომლებიც შინაგან ორგანოებში (გული, კუჭი, შარდის ბუშტი და ა.შ.) გადაინაცვლებს. მათი პერიკარიონები შინაგან ორგანოებში პარასიმპატიკურ განგლიებს ქმნის.

სიმპატიკური ბოჭკოები (პრეგანგლიური ბოჭკოები), რომლებიც ზურგის ტვინს (გულმკერდის პირველი სეგმენტიდან წელის II მალის ჩათვლით) წინა ფესვის შემადგენლობაში ტოვებს, ზურგის ტვინის ნერვს მალვეე გამოეყოფა და ვენტრალურად მდებარე სიმპატიკური წველის შესაბამის განგლიაში მიემართება. ამ ტოტს *თეთრი ტოტი* ეწოდება. პრეგანგლიური ბოჭკოების უმეტესობა ავტონომიური განგლიების ნეირონებს უკავშირდება. ამ ნეირონების აქსონები ქმნის პოსტგანგლიურ ბოჭკოებს, რომელთა ერთობლიობას რუხ ტოტს უწოდებენ. თითოეული განგლიის რუხი ტოტი ზურგის ტვინის ნერვს უბრუნდება. ამრიგად, რუხი ტოტის შეერთების უბნის შემდეგ ზურგის ტვინის ნერვის შემადგენლობაში სომატური მოტორული, სენსორული და პოსტგანგლიური სიმპატიკური ბოჭკოები შედის.

მოტორული და სენსორული ბოჭკოების ზრდის კონუსები სხეულის კედელსა და კიდურებში მდებარე სპეციფიკური სამიზნეების მიმართულებით იზრდება. ზურგის ტვინიდან გამოსვლისთანავე ზოგიერთი აქსონი დორზალური მიმართულებით (ეპიმერისაკენ), ზოგიერთი კი – ვენტრალური მიმართულებით (ჰიპომერისაკენ) იზრდება. შესაბამისად, ზურგის ტვინის ნერვი ორ – დორზალურ და ვენტრალურ პირველად ტოტად იყოფა. მგრძნობიარე ბოჭკოები, მოტორულ ბოჭკოებთან შედარებით ნელა იზრდება. მოტორული და მგრძნობიარე ბოჭკოები სხეულის კედლისა და კიდურების ინერვაციას სეგმენტური პრინციპით ახორციელებს. მაგალითად, კონკრეტულ ორ ნეკნს შორის მდებარე ნეკნთაშუა კუნთს ზურგის ტვინიდან ამავე დონეზე გამოსული ნერვი აინერვებს. კანის ინერვაციაც სეგმენტურია. თითოეული დერმატომი ინერვაციას შესაბამისი დონიდან გამოსული ნერვის ტოტებით იღებს. მგრძნობიარე ბოჭკოები მეზობელ დერმატომებსაც აღწევს. ასე რომ, ამ შემთხვევაში გარკვეულ გადაფარვას აქვს ადგილი.

სიმპატიკური ინერვაცია ნაწილობრივ სეგმენტურ ხასიათს ატარებს. სხეულისა და კიდურების ის უბნები, რომლებიც ზურგის ტვინის T1–L2 სეგმენტის შესაბამის დონეზე წარმოიქმნება ამავე დონის განგლიების პოსტგანგლიური ბოჭკოებით ინერვირდება. დანარჩენი განგლიების ინერვაციის მიზნით, T1–L2 სეგმენტის განგლიებში შესული პრეგანგლიური ბოჭკოების ნაწილი ადგილობრივ ნეირონებთან სინაფსებს არ წარმოქმნის. აღნიშნული ბოჭკოები ამ განგლიებს კრანიული ან კაუდალური მიმართულებით ტოვებს და სინაფსურ კავშირს ზემოთ ან ქვემოთ მდებარე მეზობელი განგლიის უჯრედებთან ქმნის (სურ. 12-31). სიმპატიკური სისტემის ზემოთ აღწერილი თავისებურებიდან გამომდინარე T1–L2 დონეზე ზურგის ტვინის ნერვებს ორი – თეთრი და რუხი ტოტი, დანარჩენებს კი – მხოლოდ რუხი ტოტები აქვთ.

თავის ტვინის მგრძნობიარე და პარასიმ-

პატიკური განგლიები მეოთხე კვირის ბოლოს და მეხუთე კვირის დასაწყისში ყალიბდება.

თავის ტვინის სენსორული განგლიების ნაწილს ნერვული ქედი, ნაწილს კი – ნაწიბლობრივ ან მთლიანად ექტოდერმული პლაკოდები აძლევს დასაბამს. ***პლაკოდა*** (ბერძნ. ***plakodes*** – ფირფიტოვანი, ფრანგ. ***plax, plakos,*** რაიმე ბრტყელი, ფართო + ***eidos,*** მსგავსი) ექტოდერმის შემსხვილებული უბნებია, რომლებიც თავის მიდამოში წარმოიქმნება. განვითარების პროცესში ბროლის, ყურის, ცხვირის, ეპიბრანქიულ და სამწვერა პლაკოდებს განარჩევენ. ცხვირის პლაკოდები ქმნის ყნოსვის ეპითელიუმის მგრძნობიარე უჯრედებს, რომლებიც ყნოსვის ნერვს აძლევს დასაბამს. თავის ტვინის ნერვების დანარჩენი ბირთვები (ზოგიერთი გამონაკლისის გარდა) შემდეგი კანონზომიერებით ხასიათდება: თავის ტვინის მახლობლად მდებარე განგლიები – ნერვული ქედიდან, მოშორებით მდებარე კი – შესაბამისი პლაკოდებიდან ვითარდება.

V ნერვის სამწვერა განგლია შერეული წარმოშობისაა. მისი პროქსიმალური უბანი დიენცეფალური და მეზენცეფალური მიდამოს ნერვული ქედიდან, დისტალური უბანი კი – დიფუზური სამწვერა პლაკოდისაგან წარმოიქმნება.

ასევე შერეული წარმოშობა აქვს VII, VIII, IX და X ნერვების სენსორულ განგლიებს. VIII ნერვის დისტალური განგლია (ვესტიბულური და კოხლეარული) ყურის პლაკოდისაგან ვითარდება. VII და VIII ნერვის ზედა კომბინირებული განგლია პირველი ეპიბრანქიული პლაკოდისა და რომბენცეფალონის მიდამოს ნერვული ქედის უჯრედებისაგან ვითარდება. VII ნერვის ქვედა განგლიას პირველი ეპიბრანქიული პლაკოდა აძლევს დასაბამს. IX და X ნერვის ზემო განგლიები რომბენცეფალონის მიდამოს ნერვული ქედიდან ვითარდება. IX ნერვის ქვედა განგლიები მეორე ეპიბრანქიული პლაკოდისაგან, X ნერვის ქვედა განგლიები კი – III და IV ეპიბრანქიული პლაკოდისაგან წარმოიქმნება.

თავის ტვინის ნერვების პარასიმპატიკური განგლიები ნერვული ქედის კრანიული უბნიდან წარმოიქმნება. თითოეული განგლია ნერვული ქედის იმ უბნიდან ვითარდება, რომელიც ზუსტად ტვინის ღეროს შესაბამისი ბირთვის დონეზე მდებარეობს.

მეზენცეფალონისა და პროზენცეფალონის კაუდალური ნაწილის შესაბამისი ნერვული ქედის უჯრედები თავის ტვინის III წყვილი ნერვის პარასიმპატიკურ განგლიას წარმოქმნის. სახის ნერვის პარასიმპატიკური განგლიები რომბენცეფალონის წინა ნაწილის, ენა-ხახისა და ცხომილი ნერვის პარასიმპატიკური განგლიები კი რომბენცეფალონის კაუდალური ნაწილის შესაბამისი ნერვული ქედიდან ვითარდება.

კავშირი კლინიკასთან

ნერვული ქედის უჯრედები ფართო მიგრაციას განიცდის განვითარებად ორგანიზმში. ამიტომ ნერვული ქედის უჯრედების განვითარების დარღვევა მრავალ ორგანოში სხვადასხვა დეფექტის განვითარების მიზეზი ხდება. ნერვული ქედის უჯრედების განვითარების დარღვევით გამოწვეულ დეფექტებს **ნეიროკრისტოპათიებს** უწოდებენ. მათ შორის არის ნეიროფიბრომატოზი (ფონ რეკლინგაუზენის დაავადება, პერიფერიული ნერვების სიმსივნეები), შარკო-მარი-ტუუტის დაავადება (პერიფერიული ნერვების ქრონიკული დემიელინიზაცია), ალბინიზმი (დეპიგმენტაცია), ფეოქრომოციტომა (თირკმელზედა ჯირკვლის ქრომაფინური უჯრედების სიმსივნე), ჰირშპრუნგიის დაავადება (თანდაყოლილი მეგაკოლონი).

ნერვული სისტემის განვითარებას ნეიროტროპული ფაქტორები, ნეირონულ-გლიური ურთიერთობა, ექსტრაცელულური მატრიქსის მოლეკულები და სასქესო ჰორმონები არეგულირებს.

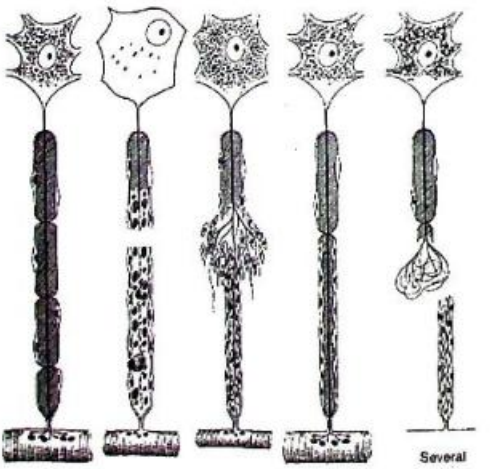
ნერვული ბოვილის დაზიანება და აღდგენა. მოზრდილ ფრინველებში ნეირონების გამრავლების ფაქტი დადასტურებულად ითვლება, მაგრამ ძუძუმწოვრებში ნეირონების გაჟოფის არც ერთი შემთხვევა არ არის აღრიცხ-

ული. ადამიანში ნეირონების დაზიანება მათი საერთო რაოდენობის პერმანენტულ შემცირებას იწვევს. უნდა აღინიშნოს, რომ ნეირონის სიკვდილი მასთან ფუნქციურად დაკავშირებული სხვა ნეირონის სიკვდილს არ იწვევს, თუ, რა თქმა უნდა, ეს უკანასკნელი მხოლოდ დაზიანებულ ნეირონთან არ არის დაკავშირებული. ნერვული უჯრედებისაგან განსხვავებით, გლიური უჯრედები მრავლდება. ნეირონების დაზიანებისა და დაღუპვის შემდეგ წარმოქმნილი სივრცეები ცნს-ში ნეიროგლიით ივსება.

ნერვების დაზიანება, ორგანიზმში მათი ფართო გავრცელების გამო, საკმაოდ ხშირია. ნეირონებისაგან განსხვავებით ცალკეული მორჩების დაზიანების აღდგენა შესაძლებელია. ცნს-ში მორჩების აღდგენის ალბათობა საკმაოდ დაბალია, პერიფერიულ ნერვულ სისტემაში კი ბოჭკოების აღდგენა შესაძლებელია, თუ, რა თქმა უნდა, მათი პერიკარიონები არ არის დაზიანებული. როდესაც ნერვის აქსონი ზიანდება იგი დეგენერაციას განიცდის, რასაც უმეტეს შემთხვევაში რეგენერაციული პროცესები მოჰყვება. დაზიანების არის პროქსიმალურ და დისტალურ ნაწილებში განვითარებული ცვლილებები განსხვავებულია (სურ. 12-32). აქსონის პროქსიმული ნაწილი პერიკარიონის გაგრძელებაა და უმეტეს შემთხვევაში რეგენერაციას განიცდის. დისტალური ნაწილი, რომელიც პერიკარიონს მოცილებული აღმოჩნდება, კვდება. აქსონის დაზიანების შედეგად პერიკარიონში ქრომატოლიზი ვითარდება, ე.ი. ნისლის ბაზოფილური ნივთიერება ქრება და ციტოპლაზმის ჩვეული ბაზოფილია კლებულობს. პერიკარიონი ზომაში მატულობს; ბირთვი პერიკარიონის პერიფერიაზე გადაინაცვლებს. პროქსიმალური სეგმენტის დაზიანების ადგილის მიმდებარე ნაწილი დეგენერაციას განიცდის, მაგრამ მაკროფაგების მიერ ნარჩენების ალაგებისთანავე რეგენერაციას იწყებს. მაკროფაგები გამოიმუშავებს ინტერლეიკინ–1-ს, რომელიც შვანის უჯრედების სტიმულაციას განაპირობებს. თავის მხრივ, შვანის უჯრედები გამოიმუშავებს ნივთიერებებს, რომლებიც ნერვის ზრდას განაპირობებს.

დაზიანების არის დისტალურ ნაწილში აქსონი თავის გლიური გარსით სრულ დეგენერაციას განიცდის და მთლიანად, შემაერთქსოვილოვანი გარსის ელემენტებთან ერთად, მაკროფაგების მიერ ალაგდება. შვანის უჯრედები მრავლდება და მკვრივ უჯრედულ ჭიმებს წარმოქმნის. აქსონის შემდგომი ზრდის მიმართულებას სწორედ ეს ჭიმები განსაზღვრავს. აქსონის პროქსიმული სეგმენტი იზრდება და იტოტება. ამ ტოტებისაგან მხოლოდ ის ბოჭკო აგრძელებს ზრდას და აღწევს ეფექტორულ ორგანოს, რომელიც შვანის უჯრედებით აღმოჩნდება დაფარული. რეგენერაცია ფუნქციურად ეფექტურია მაშინ, როდესაც ნერვული ბოჭკოები და შვანის უჯრედების სვეტები სწორი ორიენტაციით ხასიათდება.

ნეირონების პლასტიკურობა. *მიუხედავად მათი სტაბილურობისა, ნერვული სისტემა მოზრდილებში გარკვეულ პლასტიკურობას*



სურ. 12-32. დაზიანებულ ნერვულ ბოჭკოში განვითარებული ძირითადი ცვლილებები.

იჩენს. პლასტიკურობა ძალიან მაღალია ემბრიონული განვითარების პერიოდში, როდესაც დიდი რაოდენობით ნერვული უჯრედები წარმოიქმნება. არასწორი სინაფსების წარმომქმნელი ნეირონები, როგორც წესი, კვდომას განიცდის. მოზრდილ ძუძუმწოვრებში ჩატარებული ცდები გვიჩვენებს, რომ დაზიანების შემდეგ ნერვული მორწყების ზრდისა და ახალი სინაფსების წარმოქმნის გზით რეფლექსური რკალების რეორგანიზაცია შესაძლებელია. ამდენად, ახალი კავშირების წარმოქმნა საკმაოდ რეალურია. ეს უნარი ნეირონების პლასტიკურობის სახელით არის ცნობილი. ნერვულ სისტემაში რეგენერაციული პროცესები ზრდის ფაქტორებით რეგულირდება, რომელსაც ნეირონები, გლიური უჯრედები, შვანის უჯრედები და სამიზნე უჯრედები გამოიმუშავებს ეს ზრდის ფაქტორები **ნეიროტროპინების** სახელწოდებით არის ცნობილი.

თავი 13

გულ-სისხლძარღვთა სისტემა

გულ-სისხლძარღვთა სისტემას გული, სისხლძარღვები და ლიმფური ძარღვები ქმნის. გული ტუმბოს მსგავსად მოქმედებს და სისხლს ამოძრავებს. გულიდან სისხლი არტერიებს გამოაქვს, რომლებიც თავის გზაზე თანდათანობით იტოტება, ზომაში მცირდება და ბოლოს კაპილარულ ქსელს აძლევს დასაბამს. კაპილარები წვრილი მილაკებია, რომლებიც ერთმანეთთან მრავლობით ანასტომოზებს (კავშირებს) ქმნიან. მათი კედელი ძალიან თხელია, რაც სისხლსა და ქსოვილებს შორის ნივთიერებათა ცვლის საშუალებას იძლევა. კაპილარებიდან სისხლი ვენებში გროვდება და გულში ბრუნდება.

ლიმფური ძარღვების სისტემა ლიმფური კაპილარებით იწყება, რომლებიც ერთი ბოლოთი დახშული მილაკებია. ლიმფური ძარღვები ერთმანეთს უკავშირდება, თანდათან მსხვილდება და ბოლოს გულის მახლობლად ღრუ ვენებში იხსნება. ლიმფური ძარღვების მეშვეობით სითხე ქსოვილოვანი სივრცეებიდან სისხლში ბრუნდება. ლიმფურ ძარღვებში მოხვედრის შემდეგ ქსოვილოვან სითხეს ეწოდება ლიმფა, რომელიც ლიმფურ ძარღვებში გადაადგილების პროცესში იწმინდება და ლიმფოციტებით მდიდრდება.

სისხლძარღვების ორგანიზაციის ძირითადი გეგმა

კაპილარებისა და ვენულების გარდა, სისხლძარღვების უმეტესობა, ძირითადად, მსგავსი შენებით ხასიათდება. მათი კედელი სამი გარსისაგან შედგება. ამ გარსების ქსოვილოვანი შემადგენლობა მნიშვნელოვნად არის დამოკიდებული სისხლძარღვთა მდებარეობასა და მათ ფუნქციურ თავისებურებებზე.

შიგნითა გარსი – Tunica intima – ენდოთელური უჯრედების შრისაგან შედგება, რომლებიც სისხლძარღვის შიგნითა სანათურს ამოფენს; ენდოთელური უჯრედები ბაზალურ მემბრანაზე მდებარეობს, რომლის ქვეშაც სუბენდოთელური შრეა. ეს უკანასკნელი ფაშარი შემაერთებელი ქსოვილით იქმნება. ალაგ-ალაგ ამ შრეში გლუვი კუნთოვანი უჯრედებიც გვხვდება. შემაერთქსოვილოვანი ბოჭკოები და გლუვკუნთოვანი უჯრედები უმეტესად, სისხლძარღვის სიგრძივი ღერძის გასწვრივ არის მიმართული. არტერიებში სუბენდოთელური შრის ქვემოთ მოთავსებულია შიგნითა ელასტიური მემბრანა, რომელიც ელასტინისაგან შედგება და მცირე ზომის ნაპრალებს – ფენესტრებს შეიცავს. მათი მეშვეობით ნივთიერებები სისხლძარღვის კედლის ღრმა შრეებს აღწევს.

შუა გარსი – Tunica media – ძირითადად გლუვკუნთოვანი ბოჭკოების ირგვლივ მოთავსებული კონებისაგან შედგება. კუნთოვან ბოჭკოებს შორის სხვადასხვა რაოდენობით ელასტიური და რეტიკულური ბოჭკოები და პროტეოგლიკანებია. დიდი ზომის არტერიებში შუა და გარეთა გარსს შორის თხელი გარეთა ელასტიური მემბრანის არსებობაა დამახასიათებელი.

გარეთა გარსი — Tunica adventitia – ძირითადად სიგრძივად მიმართული კოლაგენური და ელასტიური ბოჭკოებისაგან შედგება. კოლაგენი I ტიპისაა. ადვენტიცია თანდათანობით ორგანოს (სადაც სისხლძარღვი მდებარეობს) შემაერთებელ ქსოვილში გადადის.

დიდ სისხლძარღვებში ადვენტიციასა და

ნაწილობრივ შუა გარსში მცირე ზომის სისხლძარღვები, ე.წ. ძარღვთა ძარღვები (vasa vasorum) და ლიმფური კაპილარები მდებარეობს. სისხლძარღვების არსებობა ადვენტიციისა და მედიას კეებას იმ სისხლძარღვებში უზრუნველყოფს, რომელთა კედლის სისქე სანათურიდან კვებას შეუძლებელს ხდის. აღსანიშნავია, რომ ძარღვთა ძარღვების რაოდენობა ვენებში არტერიებთან შედარებით ბევრად უფრო მცირეა. არტერიებში ლიმფური კაპილარები მხოლოდ ადვენტიციაშია, ვენებში კი – მედიასაც აღწევს.

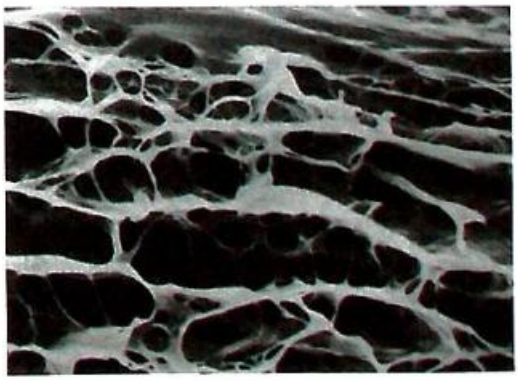
სისხლძარღვების აგებულება. ცირკულაციურ სისტემას ***მაკრო-*** (0,1 მმ-ზე მეტი დიამეტრის მქონე სისხლძარღვები) და ***მიკროცირკულაციურ*** (სისხლძარღვები, რომლებიც მხოლოდ სინათლის მიკროსკოპში ჩანს) ნაწილებად ყოფენ. მაკროცირკულაციურ ნაწილს არტერიები, ვენები და ლიმფური ძარღვები ქმნის. მიკროცირკულაციურ ნაწილში შედის სისხლძარღვები, რომლებიც შეუიარაღებელი თვალით არ ჩანს. ამ ნაწილს უწვრილესი არტერიოლები, კაპილარები, პოსტკაპილარული ვენულები და ლიმფური კაპილარები მიეკუთვნება. მიკროცირკულაციური ნაწილი სისხლსა და ქსოვილებს შორის ნივთიერებათა ცვლისათვის ხელსაყრელ პირობებს ქმნის.

არტერიები

არტერიებს სისხლი გულიდან ქსოვილებისაკენ მიაქვს. არტერიების კლასიფიკაცია მათი ზომების მიხედვით ხდება. არჩევენ ***არტერიოლებს,*** საშუალო ზომის, ანუ ***კუნთოვანი ტიპის არტერიებს*** და დიდი ზომის, ან ***ელასტიური ტიპის არტერიებს***. მათ შორის არსებობს გარდამავალი ფორმებიც, რომლებსაც შერეული, ***კუნთოვან-ელასტიური არტერიები*** ეწოდებათ.

არტერიები, რომლებსაც სისხლი გულიდან გამოაქვს, ელასტიური ტიპისაა. მათ აორტა და მისი დიდი ტოტები ეკუთვნის. ამ სისხლძარღვების ინთიმა სქელ ენდოთელურ და სუბენდოთელურ შრეებს შეიცავს. სუბენდოთელურ შრეში კოლაგენურ და ელასტიურ ბოჭკოებს სიგრძივი ორიენტაცია აქვს. აორტის რითმული შეკუმშვისა და გაფართოების პროცესში ეს ბოჭკოები ენდოთელური უჯრედების გაჭიმვას არეგულირებს. ინთიმასა და მედიას საზღვარზე შიგნითა ელასტიური მემბრანაა.

მედია კონცენტრულად განლაგებული სარკმლოვანი (პერფორირებული) ელასტიური მემბრანებისაგან შედგება (სურ. 13-1). ელასტიური მემბრანები ერთმანეთს არასრულად და არათანაბრად გადაფარავს, რაც მათ შორის მცირე ზომის სივრცეების წარმოქმნას განაპირობებს. აღნიშნული სივრცეები მემბრანათა შორის ნივთიერებათა დიფუზიას შესაძლებელს ხდის. მემბრანების რაოდენობა ასაკთან ერთად მატულობს. ელასტიურ მემბრანებს შორის ცალკეული გლუვკუნთოვანი უჯრედები, რეტიკულური ბოჭკოები და ძირითადი ნივთიერება მდებარეობს. ძირითად ნივთიერებაში დიდი რაოდენობით ქონდროიტინგოგირდმჟავაა. გარეთა ელასტიური მემბრანა არ არის გამოხატული. ადვენტიციური გარსი შედარებით განუვითარებელია და კოლაგენურ და ელასტიურ ბოჭკოებს შეიცავს.



სურ. 13-1. აორტის კედლის სკანოგრამა. პარალელურად განლაგებული ელასტიური მემბრანები ერთმანეთს ფენესტრირებული ძგიდეებით უკავშირდება. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით)

ელასტიური ტიპის არტერიებს სისხლი უშუალოდ გულიდან გამოაქვს. პარკუჭების შეკუმშვის (სისტოლის) დროს სისხლი პარკუჭებიდან მაღალი წნევით გადმოდის, ხოლო პარკუჭების მოდუნებისას (დიასტოლის დროს) წნევა ეცემა. არტერიებში ელასტიური მემბრანების არსებობა სისხლძარღვის შიგნით წნევის დონის შენარჩუნებას უზრუნველყოფს. რაც უფრო შორდება სისხლძარღვი გულს, მით უფრო მცირდება არტერიული წნევა და სისხლის დინების სიჩქარე.

არტერიების დატოტვასთან ერთად მათ კედელში თანდათანობით ელასტიური ელემენტების რაოდენობა მცირდება, გლუვკუნთოვანი უჯრედები კი მატულობს. საშუალო ზომის არტერიების შუა გარსი ელასტიურ და გლუვკუნთოვან ელემენტებს დაახლოებით თანაბარი რაოდენობით შეიცავს. ასეთ არტერიებს ***შერეულ*** ან ***კუნთოვან-ელასტიურ არტერიებს*** უწოდებენ.

არტერიების შემდგომი დატოტვისა და დიამეტრის შემცირების კვალდაკვალ შუა გარსში კუნთოვანი ბოჭკოების რაოდენობა განუხრელად მატულობს. მედიაში ელასტიური მემბრანების არსებობა დამახასიათებელი არ არის, თუმცა კუნთოვანი ბოჭკოების ირგვლივ ელასტიური ბოჭკოების კარგად გამოხატული ქსელია. ასეთ არტერიებს ***კუნთოვანი ტიპის არტერიებს*** უწოდებენ. ორგანიზმის არტერიების უმეტესობა კუნთოვანი ტიპისაა. ამ ტიპის არტერიების სუბენდოთელური შრე, შემაერთებელ ქსოვილთან ერთად, მცირე რაოდენობით გლუვკუნთოვან უჯრედებსაც შეიცავს. ინთიმასა და მედიას საზღვარზე კარგად გამოხატული შიგნითა ელასტიური მემბრანაა (სურ. 13-2). შუა გარსი გლუვი კუნთოვანი უჯრედების 40-მდე შრეს შეიცავს, თუმცა შრეების რაოდენობა არტერიების ზომების კლებასთან ერთად მცირდება. კუნთოვან უჯრედებს შორის ელასტიური და რეტიკულური ბოჭკოები, გლიკოზამინოგლიკანები და გლიკოპროტეინები მდებარეობს. დიდი ზომის კუნთოვან არტერიებში, შუა და გარეთა გარსების საზღვარზე, კარგად არის გამოხატული გარეთა ელასტიური მემბრანა. ადვენტიციური გარსი კოლაგენურ და ელასტიურ ბოჭკოებს, მცირე რაოდენობით ფიბრობლასტებსა და ცხიმოვან უჯრედებს შეიცავს. აქვეა მოთავსებული ძარღვთა ძარღვები, ლიმფური კაპილარები და ნერვები. ეს სტრუქტურები შესაძლოა მედიას ზედაპირულ შრეებშიც აღწევდეს.

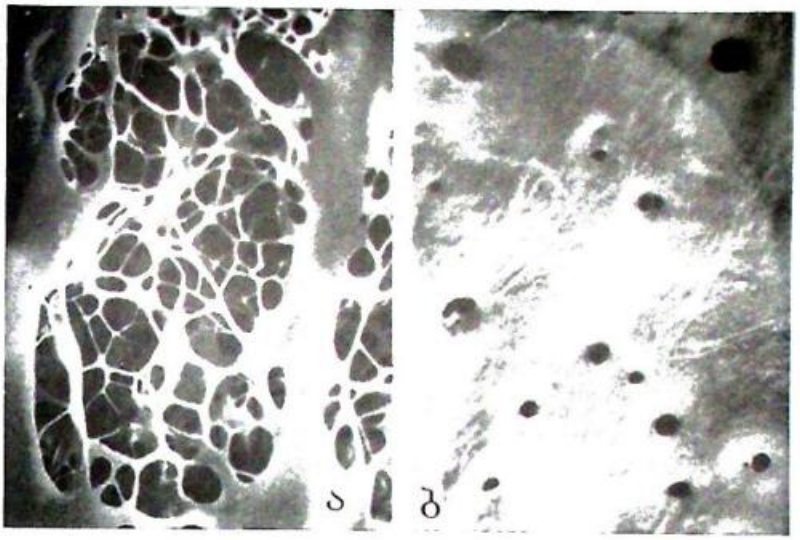
კამშირი კლინიკასთან

ანევრიზმა – არტერიის (იშვიათად ვენის) კედლის გაგანიერებაა. ანევრიზმის წარმოქმნას სისხლძარღვის კედლის სისუსტე განაპირობებს და, ჩვეულებრივ, ასაკთან არის დაკავშირებული. ანევრიზმა ვითარდება სისხლძარღვის იმ უბანში, სადაც ამა თუ იმ მიზეზით (ათეროსკლეროზი, მარფანის სინდრომი, ელერს-დანლოსის სინდრომი, ათაშანგი) ელასტიკური ბოჭკოები კოლაგენური ბოჭკოებით ჩანაცვლდება. ამ ტიპის ანევრიზმა ყველაზე ხშირად მუცლის აორტის კედელში ვითარდება. დააყადების დროულად აღმოჩენის შემთხვევაში ანევრიზმის მკურნალობა შესაძლებელია. დაგვიანებულ შემთხვევებში ანევრიზმა შეიძლება გასკდეს. ასეთ შემთხვევაში დიდი რაოდენობით სისხლის დაკარგვა უმეტეს შემთხვევაში სიკვდილის მიზეზი ხდება.

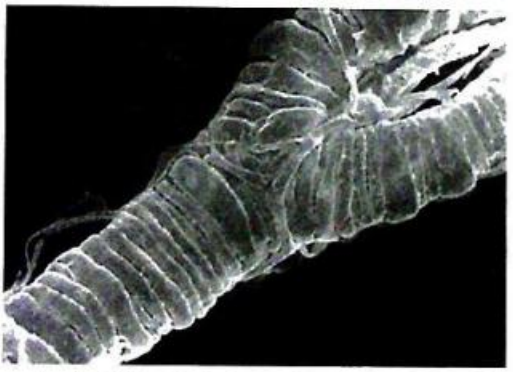
ათეროსკლეროზი– დიდი ზომის არტერიების (მათ შორის გვირგვინოვანი სისხლძარღვები, საძილე არტერიები, თაიის ტვინის მთავარი არტერიები და ა.შ.) ინთიმაში არაუჯრედული ცხიმის გროვების (ინფილტრატების) წარმოქმნით ხასიათდება. ცხიმოვანმა ინფილტრატებმა შესაძლოა მნიშვნელოვნად შეამციროს სისხლძარღვის სანათური. ათეროსკლეროზი სტენოკარდიისა და გულის კუნთის ინფარქტის განვითარების ერთერთ მნიშვნელოვან რისკ-ფაქტორს წარმოადგენს.

0,5 მმ-ზე მცირე დიამეტრის მქონე არტერიებს ***არტერიოლებს*** უწოდებენ. მათი სანათური ენდოთელიუმის უწყვეტი შრით არის ამოფენილი. სუბენდოთელური შრე ძალიან თხელია. შიგნითა ელასტიური მემბრანა მხოლოდ დიდი ზომის არტერიოლებშია. მედია ძირითადად გლუვი კუნთოვანი უჯრედების ერთი ან ორი ირგვლივი შრისაგან შედგება (სურ. 13-3). გარეთა ელასტიური მემბრანა არ არის. ადვენტიციური გარსი ძალიან თხელია.

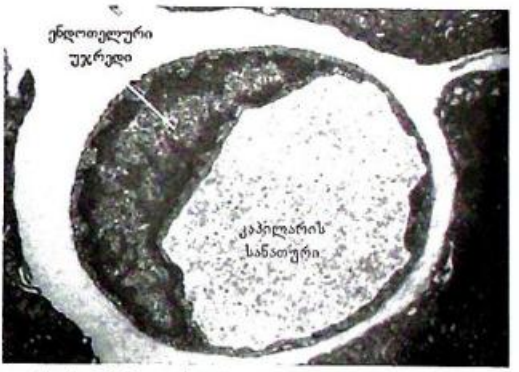
არტერიოლები იტოტება და მცირე ზომის სისხლძარღვებს წარმოქმნის, რომლებსაც



სურ. 13-2. ა. აორტის შიგნითა ელასტიური მემბრანა მრავლობითი ფენესტრებით;
ბ. ბარძაყის არტერიის შიგნითა ელასტიური მემბრანა უმნიშვნელო რაოდენობის ფენესტრებით. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით)



სურ. 13-3. არტერიოლას სკანოგრამა. მიაქციეთ ყურადღება ერთმანეთთან მჭიდროდ განლაგებულ ირგელივ მიმართულ გლუვ კუნთოვან უჯრედებს. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).



სურ. 13-4. ტიპური კაპილარის ელექტრონოგრამა. კაპილარის კედლის გარშემოწერილობას ქმნის ერთი ენდოთელური უჯრედი, რომელიც თხელ ბაზალურ მემბრანაზე მდებარეობს. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

წყვეტილი კუნთოვანი შრე აქვს. მათ ***მეტარტერიოლებს*** უწოდებენ. მეტარტერიოლები, თავის მხრივ, კაპილარებად იყოფა. მეტარტერიოლების კუნთოვანი ელემენტების შეკუმშვა, ერთი მხრივ, კაპილარებში სისხლის დინებას არეგულირებს და, მეორე მხრივ, არტერიულ და ვენურ სისტემებს შორის წნევათა სხვაობას ინარჩუნებს. მეტარტერიოლას ტერმინალურ უბანში, საიდანაც კაპილარი იწყება კუნთოვანი უჯრედების ერთი ფენისაგან შექმნილი სფინქტერი მდებარეობს. ამ პრეკაპილარული სფინქტერის შეკუმშვა კაპილარში სისხლის დინებას მთლიანად აჩერებს.

კაპშირი კლინიკასთან

არტერიოლოსკლეროზი – მცირე ზომის არტერიებისა და არტერიოლების დაავადებაა, რომელსაც ამ სისხლძარღვების კედელში ჰიალინის ჩალაგება ხდება. დაავადება, ჩვეულებრივ, ჰიპერტენზიასთან (წნევის მატება) და/ან დიაბეტთან არის დაკავშირებული.

კაპილარები

კაპილარები სისხლსა და ქსოვილებს შორის ნივთიერებათა ცვლას უზრუნველყოფს. კაპილარის კედელი ენდოთელური უჯრედების ერთი შრისაგან შედგება. კაპილარის დიამეტრი 7-დან – 9 მკმ-დე, სიგრძე კი – 0,25მმ-დან 1 მმ-მდე მერყეობს. გრ-

ძელი კაპილარები, როგორც წესი, კუნთოვანი ქსოვილისათვის არის დამახასიათებელი. იშვიათ შემთხვევებში (თირკმელზედას ქერქში, თირკმლის ტვინოვან ნივთიერებაში) კაპილარების სიგრძე შეიძლება 50 მმ-მდე იყოს. ორგანიზმში კაპილარების ჯამური სიგრძე 96000 კმ-ს აღწევს. განივკვეთში კაპილარების კედელი ერთი ან რამოდენიმე ენდოთელური უჯრედისაგან შედგება (სურ. 13-4).

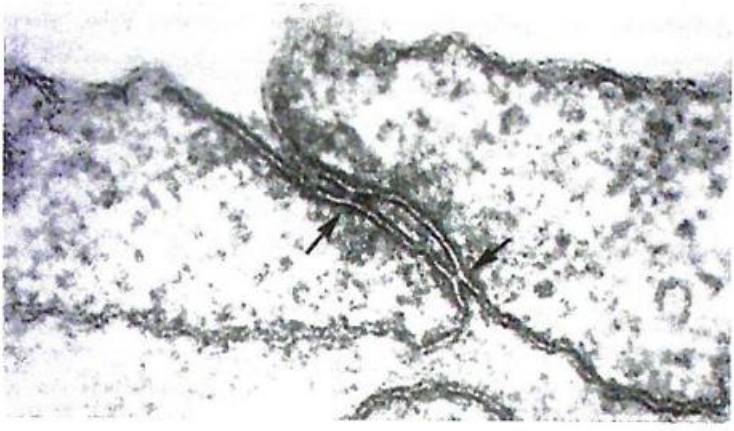
ენდოთელური უჯრედების ბაზალური ნაწილები ბაზალურ ფირფიტაზე მდებარეობს. ენდოთელური უჯრედები პოლიგონური ფორმისაა. მათი სიგრძივი ღერძი სისხლის დინების მიმართულების პარალელურია. უჯრედის ბირთვის შემცველი უბანი ყველაზე განიერია და სისხლძარღვის სანათურშია გამოდრეკილი. ბირთვის მახლობლად პატარა ზომის გოლჯის აპარატი მდებარეობს. ციტოპლაზმაში მცირე რაოდენობით მიტოქონდრიები და რიბოსომებია. მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადე სუსტად არის განვითარებული. ციტოჩონჩხის ელემენტები კარგად არის გამოხატული. ბირთვის ირგვლივ შუალედური ფილამენტების ბადეა. ციტოპლაზმაში მრავალრიცხოვანი მიკროფილამენტებია. უჯრედი პერიფერიული მიმართულებით მნიშვნელოვნად ივროვდება, რის გამოც მას თითისტარისებრი ფორმა აქვს. ენდოთელური უჯრედები ერთმანეთს მკვრივი კონტაქტებით (ბრმა სარტყელით) უკავშირდება (სურ. 13-5). მათ შორის გვხვდება ნაპრალისებრი კავშირებიც. მათი მეშვეობით უჯრედებს შორის მაკრომოლეკულების შერჩევითი გატარება ხდება.

ენდოთელურ უჯრედებს შორის ყველაზე ფაშარი კავშირები ვენულებში შეიმჩნევა. სწორედ ამ უბნებში ხდება ანთების დროს სითხის დიდი რაოდენობით კარგვა და შეშუპების განვითარება.

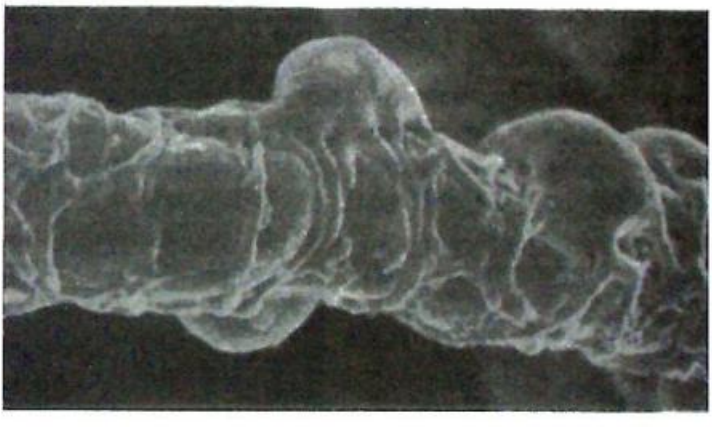
კაპილარებისა და წვრილი ვენულების ზოგიერთ უბნებში ენდოთელურ უჯრედებს მეზენქიმური წარმოშობის უჯრედები აკრავს გარს, რომლებსაც ***პერიციტები*** ეწოდება (სურ. 13-6). პერიციტებს გრძელი ციტოპლაზმური მორჩები აქვს, რომლებიც ენდოთელურ უჯრედებს ნაწილობრივ შემოსაზღვრავს. პერიციტებს აქვს საკუთარი ბაზალური მემბრანა, რომელიც მათ, როგორც ირგვლივ მდებარე შემაერთებელი ქსოვილის, ისე ენდოთელური უჯრედებისაგან გამოსაზღვრავს (სურ. 13-7). ენდოთელურ უჯრედთან კონტაქტის მიდამოში პერიციტის ბაზალური მემბრანა, შესაძლოა, ენდოთელური უჯრედის ბაზალურ მემბრანას ერწყმოდეს. პერიციტებს შემაერთებელი ქსოვილის სხვა უჯრედებად ტრანსფორმაციის მაღალი უნარი აქვს. პერიციტების ციტოპლაზმა დიდი რაოდენობით აქტინს, მიოზინს და ტროპომიოზინს შეიცავს, რაც ამ უჯრედების კუმშვითუნარიანობაზე მიუთითებს. ქსოვილის დაზიანების შემთხვევაში, პერიციტები მრავლდება, დიფერენცირდება და ახალ ენდოთელიოციტებსა და შემაერთქსოვილოვან უჯრედებს წარმოქმნის.

აგებულების მიხედვით კაპილარების ოთხ ტიპს არჩევენ:

➢ ***უწყვეტი ან სომატური ტიპის კაპილარები*** კუნთოვან, შემაერთებელ, ნერვულ ქსოვილში და ეგზოკრინულ ჯირკვლებში გვხვდება. მათი კედელი უწყვეტი ენდოთელიუმისა და უწყვეტი ბაზალური მემბრანისაგან შედგება. კუნთოვანი ქსოვილის სომატური კაპილარების ენდოთელური უჯრედების ციტოპლაზმა დიდი რაოდენობით პინოციტოზურ ბუშტუკებს შეიცავს (სურ. 13-8). მათი ნაწილი ყოველთვის ენდოთელური უჯრედის აპიკალური ან ბაზალური ზედაპირის მემბრანასთანაა, რაც ენდოთელიოციტის გავლით მაკრომოლეკულების აქტიური ტრანსპორტის არსებობის მაჩვენებელია. ამ მხრივ, ნერვული სისტემის კაპილარები გამონაკლისს წარმოადგენს. მათი ენდოთელიუმის ციტოპლაზმაში პინოციტოზური ბუშტუკები უმნიშვნელო რაოდენობითაა. ნერვულ სისტემაში სომატური კაპილარები **ჰემა-ენცეფალური ბარიერის** ჩამოყალიბებაში მონაწილეობს.



სურ. 13-5. კუნთოვანი ქსოვილის სომატური კაპილარის ელექტრონოგრამა. ისრებით ორ მეზობელ უჯრედს შორის არსებული მკვრივი კონტაქტია ნაჩვენები. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით)



სურ. 13-6. კაპილარი მრავლობითი პერიციტით. სკანოგრამა. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით)



სურ. 13-7. სომატური კაპილარის ელექტრონოგრამა. პერიციტის მორჩები ენდოთელურ უჯრედს ნაწილობრივ შემოსაზღვრავს. მათი ბაზალური მემბრანები ერთმანეთს ერწყმის.

➢ ***ფენესტრებიანი ან ვისცერული კაპილარები*** ენდოთელური უჯრედებში ფართო ფენესტრების არსებობით ხასიათდება. ფენესტრები ციტოპლაზმის გათხელებული უბნებია. ასეთ ადგილებში უჯრედის მოპირდაპირე ზედაპირები მაქსიმალურად უახლოვდება ერთმანეთს, რაც ტრანსუჯრედულ ტრანსპორტს (უჯრედის გავლით) მნიშვნელოვნად აადვილებს. ფენესტრების დიამეტრი 60-80ნმ-ია. ფენესტრები დიაფრაგმით არის დაფარული, რომლის სისქე უჯრედის მემბრანის სისქეზე ნაკლებია და ჩვეულებრივი სამშრიანი შესახედაობით არ ხასიათდება (სურ. 13-9). ბაზალური მემბრანა, რომელიც კაპილარებს აკრავს გარს, მთლიანია. ფენესტრირებული კაპილარები ორგანიზმის იმ უბნებში გვხვდება, სადაც სისხლსა და ქსოვილებს შორის ინტენსიური ნივთიერებათა ცვლა მიმდინარეობს, კერძოდ ნაწლავებში, თირკმელსა და ენდოკრინულ ჯირკვლებში.

➢ ***ფენესტრებიანი კაპილარები დიაფრაგმის გარეშე,*** სადაც ფენესტრები დიაფრაგმით არ არის დაფარული. ბაზალური მემბრანა ძალიან სქელია. ამ ტიპის კაპილარები თირკმლის გორგალში გვხვდება (სურ. 13-10).

➢ ***სინუსოიდური ტიპის კაპილარები*** დაკლაკნილია და განიერი. ფართო დიამეტრის არსებობა ამ კაპილარებში სისხლის ნელ დინებას განაპირობებს. ენდოთელური უჯრედების კედელი მთლიანი არ არის. იგი შედგება მრავალობითი ფორისაგან, რომლებიც დიაფრაგმით დაფარული არ არის. ასეთ კაპილარებში ენდოთელურ უჯრედებს შორის, ან მათ ბაზალურ ზედაპირებთან მაკროფაგები მდებარეობს. ფორების მიდამოში ბაზალური მემბრანაც წყვეტილია. სინუსოიდური კაპილარები ღვიძლში და სისხლმბად ორგანოებში (ძვლის ტვინსა და ელენთაში) გვხვდება.

კაპილარები ერთმანეთს მრავალობითი ანასტომოზებით უკავშირდება და ფართო ქსელს ქმნის (სურ. 13-11). მთლიანი კაპილარული წნული, როგორც წესი, ერთდროულად სისხლის მიმოქცევაში არ მონაწილეობს. კაპილარების ნაწილი სისხლის მიმოქცევიდან ყოველთვის გამოთიშულია, რასაც, ერთი მხრივ, პრეკაპილარული სფინქტერები განაპირობებს, მეორე მხრივ კი, ***არტერიოლო-ვენულური ანასტომოზები,*** რომლებიც კაპილარეული ქსელის გვერდის ავლით, არტერიული სისტემიდან ვენურ სისტემაში სისხლის პირდაპირ დინებას განაპირობებენ. არტერიოლო-ვენულური ანასტომოზები განსაკუთრებით დიდი რაოდენობით არის ჩონჩხის კუნთებსა და ხელისა და ფეხის გულების კანში. ანასტომოზების კუნთოვანი ელემენტების შეკუმშვა მთელი სისხლის კაპილარულ ქსელში გადასვლას იწვევს, ხოლო მათი მოდუნების შემთხვევაში სისხლის გარკვეული ნაწილი ანასტომოზების გავლით არტერიებიდან პირდაპირ ვენურ სისტემაში გადადის. ანასტომოზები ორგანიზმის კონკრეტულ მიკროცირკულაციურ უბანში სისხლის დინების სიჩქარის, წნევის, ტემპერატურის და სითბოს შენარჩუნების რეგულაციის საშუალებას იძლევა. გარდა ჩვეულებრივი, პირდაპირი კავშირებისა დამახასიათებელია უფრო რთული, კომპლექსური სტრუქტურების, ე.წ. ***გლომუსების*** არსებობა. გლომუსები თითებში, ფრჩხილის საწოლში და ყურის ნიჟარაში გვხვდება. გლომუსში შესვლისას არტერიოლა კარგავს შიგნითა ელასტიურ მემბრანას, მისი კუნთოვანი შრე უფრო სქელი ხდება, ხოლო სანათური ვიწროვდება. როგორც ვარაუდობენ, გლომუსები სისხლის დინებას არეგულირებს და სითბოს კონსერვაციას უზრუნველყოფს. არტერიოლო-ვენულური ანასტომოზები ძალიან კარგად არის ინერვირებული ავტონომიური ნერვული სისტემის სიმპატიკური და პარასიმპატიკური ნაწილებით.

კაპილარული ცირკულაცია ნერვული და ჰუმორული მექანიზმებით რეგულირდება. ქსოვილებსა და ორგანოებში კაპილარული ქსელის სიხშირე მეტაბოლური პროცესების ინტენსივობით არის განპირობებული. კაპილა-



სურ. 13-8. კუნთოვანი ქსოვილის სომატური ტიპის კაპილარი. ელექტრონოგრამა. ისრებით მითითებულია ვეზიკულური ინვაგინაციები. ციტოპლაზმაში პინოციტოზური ბუშტუკებია. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით)



სურ. 13-9. ფენესტრებიანი კაპილარის ელექტრონოგრამა. ფენესტრები დიაფრაგმით არის დაფარული (ნაჩვენებია ისრებით). (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით)



სურ. 13-10. თირკმლის გორგლის კაპილარის სკანოგრამა. მრავლობითი ფორები დიაფრაგმით არ არის დაფარული. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით)



სურ.13-11. ტიპიური კაპილარული ქსელის სკანოგრამა. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით)

რული ქსელი მაღალი (არტერიული) და დაბალი წნევის (ვენურ) არეებს შორის გარდამავალ ზონას წარმოადგენს. მაღალი მეტაბოლური აქტივობის მქონე ორგანოებში (ღვიძლი, თირკმელი, გული, ჩონჩხის კუნთი) კაპილარული ქსელი ძალიან კარგად არის განვითარებული. დაბალი მეტაბოლური აქტივობის უბნებში (გლუვი კუნთოვანი ქსოვილი, მკვრივი შემაერთებელი ქსოვილი) კაპილარების რაოდენობა ბევრად უფრო მცირეა.

ორგანიზმში კაპილარების მიერ დაკავებული ზედაპირის მთლიანი ფართობი 6000მ²-ია,

ხოლო მთლიანი დიამეტრი დაახლოებით 800-ჯერ აღემატება აორტის დიამეტრს. კაპილარებში სისხლის დინება ძალიან ნელია. მაგალითისათვის, აორტაში სისხლის დინების სიჩქარე 320მმ/წმ-ში, ხოლო კაპილარში – დაახლოებით 0,03მმ/წმ-ში. თხელი კედლებისა და სისხლის დინების დაბალი სიჩქარის გამო, კაპილარები სისხლსა და ქსოვილებს შორის ნივთიერებათა ცვლისთვის საუკეთესო უბანია.

კაპილარები სულ მცირე სამ მნიშვნელოვან ფუნქციას ასრულებს:

➢ ***მონაწილეობს ნივთიერებათა შერჩევით გამტარებლობაში*** – კაპილარები და პოსტკაპილარული ვენულები ცირკულაციური სისტემის ის ადგილებია, რომელთა კედლის გავლით სისხლსა და ქსოვილებს შორის ჟანგბადის, ნახშირორჟანგისა და სხვა მეტაბოლიტების ცვლა მიმდინარეობს. კაპილარის კედლის განვლადობა ერთი მხრივ, გადასატანი მოლეკულების ზომითა და მუხტით, მეორე მხრივ კი – ენდოთელური უჯრედების სტრუქტურული თავისებურებებით განისაზღვრება. მკვლევარების აზრით, კაპილარების კედელში ორი სახის, პატარა და დიდი ფორები არსებობს. პატარა ფორების დიამეტრი 9-11 ნმ-ია, ხოლო დიდი ფორების დიამეტრი – 50-70 ნმ. ამ ფიზიოლოგიური ფორების მორფოლოგიურ ექვივალენტებს ენდოთელურ უჯრედებს შორის არსებული კავშირები და ნაპრალები, დიაფრაგმით დაფარული ფენესტრები და მრავალობითი პინოციტოზური ბუშტუკები შეადგენს. მცირე ზომის ჰიდროფობური და ჰიდროფილური მოლეკულები ენდოთელური უჯრედების პლაზმალემის მიერ დიფუზიის ან აქტიური ტრანსპორტის გზით გადაიტანება. შემდგომში ეს ნივთიერებები დიფუზიის მეშვეობით უჯრედის საპირისპირო ზედაპირისაკენ ტრანსპორტირდება. წყალი და ზოგიერთი ჰიდროფილური მოლეკულა, რომელთა დიამეტრი 1,56ნმ-ზე მცირეა, ხოლო წონა 10 kDa-ზე ნაკლები, კაპილარის კედელს უჯრედშორისი შეერთებების მიდამოში (პარაუჯრედული გზა) გადის. ეს მიდამოები ფიზიოლოგების მიერ შემოტანილი ტერმინის – მცირე ფორის – მორფოლოგიურ ანალოგად ითვლება. დიდ ფორებს მორფოლოგიურად ენდოთელური უჯრედების ფენესტრები და პინოციტოზური ბუშტუკები შეესაბამება.

➢ ***წარმოადგენს სინთეზურ და მეტაბოლურ სისტემას*** – კაპილარების ენდოთელური უჯრედები აქტიურად მონაწილეობენ ნივთიერებათა ცვლაში.

კერძოდ, ენდოთელური უჯრედები მონაწილეობს:

❖ ანგიოტენზინ I-ის ანგიოტენზინ II-დ გარდაქმნის პროცესში;

❖ ბრადიკინინის, სეროტონინის, პროსტაგლანდინების, ნორადრენალინის, თრომბინის და სხვ. ბიოლოგიურად არააქტიურ ნივთიერებებად გარდაქმნაში;

❖ ლიპოპროტეინების დაშლაში, რომლისთვისაც საჭირო ფერმენტები ენდოთელური უჯრედების ზედაპირზე მდებარეობს;

❖ სისხლძარღვის ტონუსის მარეგულირებელი ვაზოაქტიური ფაქტორების (მაგ. ენდოთელინების, რომლებიც სისხლძარღვს ავიწროებს და აზოტის ოქსიდის, რომელიც სისხლძარღვს აფართოებს) წარმოქმნაში.

➢ ***წარმოადგენს ანტითრომბოგენურ კონტეინერს*** – ენდოთელური უჯრედების დესქვამაციის (ჩამოფცქვნის) შემთხვევაში, სუბენდოთელიუმის გაშიშვლებული შემაერთებელი ქსოვილი იწვევს თრომბოციტების აგრეგაციას, რაც, ფიბრინის კოაგულაციასთან ერთად, თრომბის წარმოქმნას განაპირობებს. თრომბის შემდგომი ზრდის შემთხვევაში, შესაძლოა, სისხლძარღვში სისხლის დინება შეფერხდეს. ენდოთელური უჯრედები ნორმაში, თრომბოციტების შემაერთებელ ქსოვილთან კონტაქტს ხელს უშლის და, შესაბამისად, მათ ანტითრომბოგენური ეფექტი აქვთ.

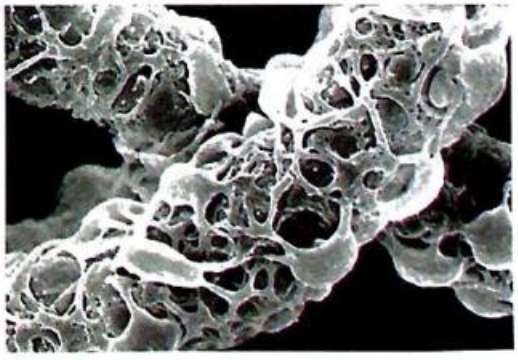
კაპილარებიდან სისხლი იკრიბება ვენებში, რომელთა მეშვეობით ეს უკანასკნელი გულში ბრუნდება. ვენების დიამეტრი გულის მიმართულებით თანდათან იზრდება, ხოლო კედელი სქელდება. თანამოსახელე არტერიებთან შედარებით ვენების კედელი უფრო თხელი და ნაკლებად ელასტიურია. ზომების მიხედვით მცირე, საშუალო და დიდი კალიბრის ვენებს არჩევენ. თუმცა ეს დაყოფა პირობით ხასიათს ატარებს. ვენის კედლის სისქე მის დიამეტრს ყოველთვის არ შეესაბამება. ერთი ვენის ფარგლებშიც კი მისი დიამეტრი სხვადასხვა უბანში საკმაოდ ცვალებადობს. ვენების კედლის შემადგენლობაში სამი გარსი – შიგნითა (tunica intima), შუა (tunica media) და გარეთა (tunica adventitia) – განირჩევა. გარსებს შორის საზღვარი ყოველთვის კარგად გამოხატული არ არის. ამავე დროს, მათში კუნთოვანი და ელასტიური ელემენტების რაოდენობა, არტერიებთან შედარებით, ბევრად უფრო ნაკლებია, ხოლო შემაერთებელი ქსოვილის – ბევრად უფრო მეტი.

ვენური სისტემა პოსტკაპილარული ვენულებით იწყება. მათი კედლის შენება კაპილარის კედლის შენების მსგავსია. მათ შემადგენლობაში არჩევენ ძალიან თხელ ენდოთელურ შრეს, რომლის ირგვლივ რეტიკულური ბოჭკოები და პერიციტებია. კაპილარებისაგან განსხვავებით, პერიციტების მრავალობითი მორჩები ვენულის ზედაპირზე კარგად გამოხატულ ბადეს ქმნის (სურ. 13-12). 50 მკმ-ზე დიდი დიამეტრის მქონე ვენულებში პერიციტები გლუვი კუნთოვანი უჯრედებით ჩანაცვლდება. გლუვი კუნთოვანი უჯრედები ფაშრად არის განლაგებული. სისხლძარღვის ზომაში მატებასთან ერთად, კუნთოვანი უჯრედების განლაგება უფრო კომპაქტური ხდება. დიდი ზომის ვენულებსა და მცირე ზომის ვენებში კუნთოვანი უჯრედები მეტ-ნაკლებად მთლიან კუნთოვან შრეს ქმნის.

პოსტკაპილარული ვენულები, კაპილარების მსგავსად, სისხლსა და ქსოვილებს შორის ნივთიერებათა ცვლაში მონაწილეობს. მათი კედლები, კაპილარის კედელთან შედარებით, უფრო მაღალი განელადობით ხასიათდება.

ლიმფურ კვანძებსა და ლიმფოიდური ქსოვილის ლორწქვეშა გროვებში (იხ. თავი 16) უნიკალური შენების პოსტკაპილარული ვენულებია. მათ ***მაღალ ენდოთელიუმიან ვენულებს*** უწოდებენ, ვინაიდან აქ ენდოთელურ უჯრედებს ჩვეული ბრტყელი ფორმის ნაცვლად კუბური ფორმა აქვს. ამ ვენულების მეშვეობით ლიმფოციტები სისხლიდან ლიმფოიდურ ქსოვილში გადადის. ამ პროცესს ენდოთელური უჯრედების ზედაპირზე სპეციფიური ადჰეზიური მოლეკულების არსებობა უზრუნველყოფს.

2-9 მმ დიამეტრის მქონე ვენებს საშუალო სიდიდის ვენებს მიაკუთვნებენ. მათი შიგნითა გარსი ენდოთელიუმის, ბაზალური მემბრანისა და მასთან დაკავშირებული რეტიკულური ბოჭკოებისაგან შედგება. ზოგიერთ შემთხვევაში საშუალო რაოდენობით ელას-

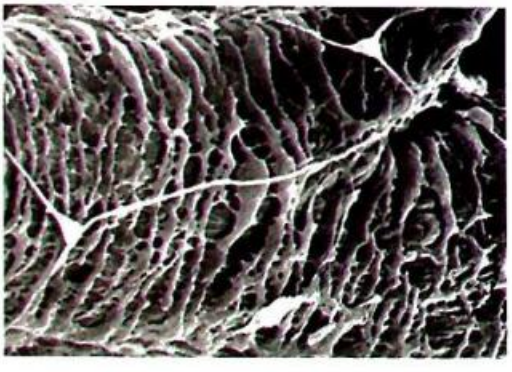


სურ. 13-12. პოსტკაპილარული ვენულას სკანოგრამა. ვენულას ზედაპირზე პერიციტების მრავალი ტოტი კარგად გამოხატულ ბადეს ქმნის. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით)

ტიური ბოჭკოებიც გვხვდება, მაგრამ ჭეშმარიტი შიგნითა ელასტიური მემბრანა არასოდეს არ იქმნება. შუა გარსი იქმნება ცირკულარულად განლაგებული გლუვკუთოვანი უჯრედებით, რომლებსაც ფაშარი განლაგება ახასიათებს (სურ. 13-13). მათ შორის ფიბრობლასტები და დიდი რაოდენობით სიგრძივად მიმართული კოლაგენური ბოჭკოებია. ადვენტიციური გარსი ყველაზე სქელია. იგი კოლაგენური ბოჭკოების კონებითა და ელასტიური ბოჭკოებით იქმნება. ადვენტიციასა და მედიას შორის მცირე რაოდენობით სიგრძივად მიმართული გლუვკუნთოვანი ბოჭკოებია.

დიდი ზომის ვენებში შიგნითა შრე თავისი შენებით საშუალო ზომის ვენების ინთიმისაგან არ განსხვავდება, მაგრამ სუბენდოთელური შრე ბევრად უფრო სქელია. იგი დიდი რაოდენობით ფიბრობლასტებს შეიცავს. ინთიმისა და მედიის საზღვარზე ელასტიური ბოჭკოების კარგად გამოხატული ბადეა. კუნთოვანი ქსოვილის რაოდენობა დიდი ზომის ვენებში საკმაოდ ცვალებადია. ზოგიერთი გამონაკლისის გარდა (ფილტვის ვენები, საშვილოსნოს ვენები ორსულობის დროს), ვენების შუა გარსი მცირე რაოდენობით კუნთოვან ბოჭკოებს შეიცავს. ზოგიერთი ვენა (ბადურას, ტვინის გარსების, პლაცენტის, სასქესო ასოს კავერნოზული და სპონგიოზური სხეულების ვენები) კი, კუნთოვან ქსოვილს საერთოდ არ შეიცავს. ასეთ ვენებს უკუნთო ტიპის ვენები ეწოდება. კარგად განვითარებული კუნთოვანი გარსი აქვს ქვემო კიდურების ზედაპირულ ვენებს. ამ ვენებში სისხლი მიზიდულობის ძალის საპირისპირო მიმართულებით მოძრაობს. მათში კარგად განვითარებულ კუნთოვან გარსს ადაპტაციური მნიშვნელობა აქვს. ადვენტიციური გარსი კოლაგენური ბოჭკოების კონებით და ელასტიური ბოჭკოებით არის მდიდარი. კოლაგენურ ბოჭკოებს, ძირითადად, სიგრძივი მიმართულება აქვს. ქვემო ღრუ ვენაში კოლაგენური ბოჭკოები სპირალურად არის განლაგებული. ამ სისხლძარღვის მეორე სტრუქტურული თავისებურება ადვენტიციაში სიგრძივად განლაგებული კუნთოვანი ბოჭკოების არსებობაა. დიდი ვენების ადვენტიცია ძარღვთა ძარღვებს შეიცავს. ეს სისხლძარღვები ვენებში უფრო დიდ სიღრმეზე აღწევს, ვიდრე არტერიებში.

საშუალო და დიდი ვენების უმრავლესობა შეიცავს სარქველებს, რომლებიც სისხლის მხოლოდ ერთი (გულის) მიმართულებით დინებას უზრუნველყოფს. სარქველი შიგნითა გარსის ნახევარმთვარის ფორმის ნაოჭია. გარედან სარქველები ენდოთელიუმით არის დაფარული. ენდოთელიუმის ქვეშ შემაერთებელ ქსოვილში კოლაგენის თხელი შრე და ელასტიური ბოჭკოების ბადეა. ეს ბოჭკოები ინთიმის სხვა უბნის ბოჭკოებს უერთდება. სარქველები ძალიან დიდი რაოდენობით არის ქვემო კიდურების ვენებში. მცირე ან ძალიან დიდი ზომის ვენები სარქველებს არ შეიცავს.



სურ. 13-13. საშუალო სიდიდის ვენა. სკანოგრამა. ირგვლივად განლაგებული გლუვი კუნთოვანი უჯრედები ერთმანეთისაგან მოშორებით მდებარეობს. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით)

კავშირი კლინიკასთან

ვენების ვარიკოზული გაგანიერება – უფრო ხშირად ქვემო კიდურის ზედაპირულ ვენებში გვხვდება, რომელიც ვენების ძლიერი გაგანიერებით და ფორმის მნიშვნელოვანი ცვლილებით ხასიათდება. დაავადება ვენების კუნთოვანი გარსის ტონუსის დაქვეითების და სარქველების ნაკლოვანების შედეგად ვითარდება. ვარიკოზული ვენები ასევე შეიძლება წარმოიქმნას საყლაპავის ქვემო მესამედში და ანუსის მიდამოში.

კაპილარების ქსელი, როგორც წესი, არტერიულ და ვენურ სისხლძარღვებს შორის იქმნება. მაგრამ ორგანიზმის ზოგიერთ უბანში, ადგილობრივი ფუნქციური მოთხოვნებიდან გამომდინარე, ამ ურთიერთობის ცვლილებას აქვს ადგილი. ზოგიერთ ორგანოში (ღვიძლი, ჰიპოფიზი) სისხლი კაპილარული ქსელიდან იკრიბება ვენის აგებულების მქონე სისხლძარღვში, რომელიც მოგვიანებით მეორე კაპილარულ ქსელს ქმნის. ამრიგად, ასეთ შემთხვევაში, სისხლის გულში დაბრუნებამდე, ორ ვენას შორის მეორადი კაპილარული ქსელი იქმნება. ორ კაპილარულ ქსელს შორის მოქცეულ სისხლძარღვს (ან სისხლძარღვებს) პორტული სისტემის სისხლძარღვები ეწოდება.

თირკმელში ორ კაპილარულ ქსელს შორის არტერიოლის შენების მქონე სისხლძარღვი თავსდება. ამ შემთხვევაში მომტანი არტერიოლა ქმნის დახვეულ კაპილარულ ქსელს, რომელსაც გორგალი ეწოდება. გორგლის კაპილარები იკრიბება და ქმნის გამომტან არტერიოლას, რომელიც თავის მხრივ, იტოტება და თირკმლის მილაკების ირგვლივ მეორად კაპილარულ ქსელს ქმნის.

სისხლძარღვების უმეტესობა, რომლებიც გლუვკუნთოვან უჯრედებს შეიცავს, სიმპატიკური (ვაზომოტორული) სისტემის უმიელინო ნერვული ბოჭკოებით ინერვირდება, სადაც ნეიროტრანსმიტერი ნორადრენალინია. ნორადრენალინის გამოყოფა ვაზოკონსტრიქციას (სისხლძარღვის შევიწროებას) იწვევს. როგორც წესი, აღნიშნული ნერვული ბოჭკოები მედიას ვერ აღწევს, რის გამოც მედიატორი კუნთოვან ქსოვილში დიფუზიის გზით შედის. კუნთოვან უჯრედებს შორის არსებული ნაპრალისებრი კავშირები იმპულსის სიღრმეში გავრცელებას უზრუნველყოფს. ვენებში ნერვები ადვენტიციასა და მედიაში მდებარეობს, თუმცა ინერვაციის საშუალო სიმკვრივით ვენები მაინც ჩამორჩება არტერიებს. ჩონჩხის კუნთებში არტერიები დამატებით ქოლინერგული ნერვებით ინერვირდება. ამ ნერვების დაბოლოებებიდან გამოყოფილი აცეტილქოლინი ვაზოდილატაციური (სისხლძარღვის გაფართოების) ეფექტით ხასიათდება. იგი მოქმედებს სისხლძარღვების ენდოთელურ უჯრედებზე, სადაც აზოტის ოქსიდის გამომუშავებას იწვევს. ეს უკანასკნელი მოქმედებს გლუვკუნთოვან უჯრედებზე და უჯრედის ციკლური გმფ-ს სისტემის გააქტივების გზით კუნთოვანი უჯრედების მოდუნებას და სისხლძარღვის სანათურის გაგანიერებას განაპირობებს.

აფერენტული (მგრძნობიარე) ნერვული დაბოლოებები არტერიებში მოიცავს ***ბარორეცეპტორებს (წნევის რეცეპტორებს)***, რომლებიც კაროტიდულ სინუსსა და აორტის რკალში მდებარეობს და ***ქემორეცეპტორებს***, რომლებიც კაროტიდულ და აორტულ სხეულებშია მოთავსებული.

კაროტიდული სხეულები

საძილე არტერიების გაორკაპების უბანში მოთავსებულია უჯრედების გროვა, რომლებიც ქემორეცეპტორების როლს ასრულებს და ჟანგბადის დაბალი წნევის, ნახშიროր-

ჟანგის მაღალი კონცენტრაციისა და არტერიული სისხლის დაბალი pH-ის მიმართ არის მგრძნობიარე. ამ სხეულაკებს კაროტიდული სხეულები ეწოდება. კაროტიდული სხეულები ორი ტიპის უჯრედებისაგან შედგება. პირველი ტიპის უჯრედები გლომუსის უჯრედებია, ხოლო მეორე ტიპის უჯრედები – გარსის უჯრედები. უჯრედებს ფენესტრირებული კაპილარების კარგად განვითარებული ქსელი აკრავს. კაროტიდული სხეულის ნერვების უმეტესობა (95%) ეფერენტული ტიპისაა. გლომუსის უჯრედები ნეიროენდოკრინული (APUD – სისტემის) უჯრედებია. მათი ციტოპლაზმა დიდი რაოდენობით ნეიროსეკრეციულ გრანულებს შეიცავს. ადამიანის კაროტიდული სხეულების უჯრედებში ძირითადად ენკეფალინების შემცველი გრანულებია. აორტის რკალზე კაროტიდული სხეულების მსგავსი აორტის სხეულები მდებარეობს, რომლებიც, როგორც ვარაუდობენ, იმავე ფუნქციას ასრულებს.

კაროტიდული სინუსები

კაროტიდული სინუსები შიგნითა საძილე არტერიების მსუბუქად გაგანიერებული სივრცეებია. ეს სინუსები შეიცავენ ქემორეცეპტორებს, რომლებიც სისხლის წნევის ცვლილებას აღიქვამენ და ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში გადასცემენ. სინუსის მიდამოში არტერიის შუა გარსი (მედია) შედარებით უფრო თხელია. ინთიმა და ადვენტიცია დიდი რაოდენობით ნერვულ დაბოლოებებს შეიცავს. აფერენტული ნერვული იმპულსი ანალიზდება თავის ტვინში, საიდანაც სისხლძარღვების შეკუმშვისა და სისხლის წნევის ნერვული რეგულაცია ხორციელდება.

ლიმფურ ძარღვთა სისტემა

სისხლძარღვთა სისტემასთან ერთად ადამიანის ორგანიზმში ენდოთელიუმით ამოფენილი თხელკედლიანი მილაკების სისტემაა, რომელსაც სითხე ქსოვილთაშორისი სივრცეებიდან გამოაქვს და სისხლში აბრუნებს. ამ სითხეს ლიმფა ეწოდება. ლიმფურ ძარღვთა სისტემა, იშვიათი გამონაკლისის გარდა (ცენტრალური ნერვული სისტემა და ძვლის წითელი ტვინი), ორგანიზმის ყველა უბანში არსებობს. ლიმფურ ძარღვთა სისტემის მეშვეობით ლიმფა ყოველთვის ერთი, გულის მიმართულებით მოძრაობს.

ლიმფურ ძარღვთა სისტემის ძირითადი ფუნქციებია:

- სისხლის კაპილარებიდან გამოსული სითხისა და ცილების სისხლში დაბრუნება
- ლიმფოციტების სისხლში დაბრუნება
- ლიმფურ ძარღვებში წარმოქმნილი ანტისხეულების სისხლში გადატანა.

ლიმფურ ძარღვთა სისტემა ლიმფური კაპილარებისა და დიდი ლიმფური სადინრებისაგან შედგება. სისხლის კაპილარებისაგან განსხვავებით, ლიმფური კაპილარები ცვალებადი ფორმითა და დიამეტრით ხასიათდება. მათი ენდოთელიუმი ძალიან თხელია (სურ. 13-14). ენდოთელური უჯრედები ერთმანეთს გადაფარავს. მიუხედავად ამისა, უჯრედებს შორის მნიშვნელოვანი ნაპრალები რჩება. ბაზალური მემბრანის არსებობა დამახასიათებელი არ არის. ენდოთელურ უჯრედებს საყრდენს უქმნის ელასტიურ ბოჭკოთა სისტემის მრავალობითი მიკროფიბრილა, რომლებიც, ამასთანავე, მათ ირგვლივ მდებარე შემაერთებელ ქსოვილთან აკავშირებს. ლიმფური კაპილარები ქსოვილოვანი სითხიდან გარკვეული ცილებისა და ელექტროლიტების აბსორბციას ახდენს. ისინი, თავის მხრივ, სისხლიდან მუდმივად იფილტრება. ლიმფური კაპილარების ენდოთელური უჯრედების შეკუმშვა კაპილარის სანათურში დიდი რაოდენობით ქსოვილოვანი სითხის შესვლას განაპირობებს. ლიმფური სადინრები ერთმანეთს უკავშირდება, თანდათანობით მსხვილდება და ბოლოს წარმოქმნის ორ დიდ ლიმფურ ძარღვს – ***გულმკერ-***

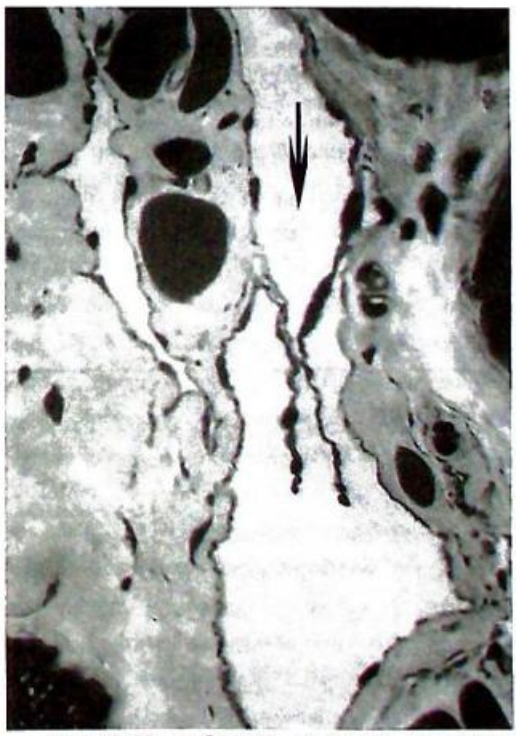


სურ. 13-14. ლიმფური კაპილარის ელექტრონოგრამა. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით)

დის სადინარს და მარჯვენა სადინარს, რომლებიც მარცხენა საერთო საულლე ვენისა და ლავიწქვეშა ვენის შეერთების ადგილს უერთდება. ლიმფური სადინრების გზებზე მდებარეობს ლიმფური კვანძები, რომელთა აგებულება და დანიშნულება მომდევნო თავში იქნება განხილული. დიდი ლიმფური ძარღვები განიერი სანათურისა და თხელი კედლების არსებობით ხასიათდება. მათში ინთიმა, მედია და ადვენტიცია განირჩევა, თუმცა გარსებს შორის საზღვარი თითქმის წაშლილია. ინთიმაში, ენდოთელიუმის ქვეშ, ელასტიური ბოჭკოების თხელი შრეა. მედია გლუვკუნთოვანი უჯრედების მხოლოდ ერთ ან ორ შრეს შეიცავს. ადვენტიციაში დიდი რაოდენობით კოლაგენური და ელასტიური ბოჭკოებია. მცირე და საშუალო ზომის ლიმფურ ძარღვებში სარქველების არსებობაა დამახასიათებელი (სურ. 13-15). ვენების მსგავსად, მათ სანათურში ერთმანეთის პირისპირ ინთიმის ორი ნაოჭია. მათი ზედაპირები დაფარულია ენდოთელიუმით, რომლის ქვეშ შემაერთებელი ქსოვილის თხელი ფენა მდებარეობს. სარქველები ლიმფის ერთი მიმართულებით დინებას უზრუნველყოფს.

ლიმფურ ძარღვებში, ვენების მსგავსად, ლიმფის ცირკულაციას გარეშე დამხმარე ძალები უწყობს ხელს (მაგ. ირგვლივ არსებული ჩონჩხის კუნთოვანი ქსოვილის შეკუმშვა). ვინაიდან ამ ძალების მოქმედება პერიოდულ ხასიათს ატარებს, ლიმფის ერთი მიმართულებით დინებას, ძირითადად, მრავლობითი სარქველების არსებობა უზრუნველყოფს. დიდი ზომის ლიმფურ ძარღვებში არსებული კუნთოვანი უჯრედების შეკუმშვა, თავის მხრივ, გულის მიმართულებით ლიმფის დინებას უზრუნველყოფს.

დიდი ზომის ლიმფური ძარღვების (გულმკერდისა და მარჯვენა სადინრების) კედელს კუნთოვანი ტიპის ვენის კედლის მსგავსი შენება აქვს. მათი შუა გარსი ცირკულარულად და სიგრძივად განლაგებული კუნთოვანი ბოჭკოებისაგან შედგება. მათ შორის სიგრძივი ბოჭკოები სჭარბობს. ადვენტიცია შედარებით სუსტად არის განვითარებული. არტერიებისა და ვენების მსგავსად, მასში სისხლძარღვები და ნერვებია მოთავსებული.



სურ.13-15. ლიმფური ძარღვის სიგრძივი ჭრილი. პისტოლოგიური პრეპარატი. მიაქციეთ ყურადღება სარქველებს, რომლებიც ლიმფის ერთი მიმართულებით დინებას უზრუნველყოფს. ისრებით ლიმფის დინების მიმართულებაა ნაჩვენები. (L.Junqueira, J.Carneiro, R.L.Kelley, Basic Histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით)

გული კუნთოვანი ორგანოა, რომელიც რითმულად იკუმშება და სისხლს სისხლძარღვთა სისტემაში გადატუმბავს.

გულის კედელი სამი გარსისაგან შედგება. შიგნითა გარსი – ***ენდოკარდიუმი*** ენდოთელიუმით არის ამოფენილი, რომელიც გულში შემავალი და გულიდან გამომავალი სისხლძარღვების ენდოთელიუმის გაგრძელებას წარმოადგენს. ენდოთელიუმის ქვეშ კოლაგენური და ელასტიური ბოჭკოების თხელი შრეა. შემდეგ მოდის მკვრივი შემაერთებელი ქსოვილის შრე, რომელიც დიდი რაოდენობით ელასტიურ ბოჭკოებს და ცვალებადი რაოდენობით გლუვკუნთოვან უჯრედებს შეიცავს. ყველაზე დიდი რაოდენობით გლუვკუნთოვანი უჯრედები პარკუჭთაშორისი ძგიდის მიდამოშია. ენდოკარდიუმსა და მიოკარდიუმს შორის ფაშარი შემაერთებელი ქსოვილის შრეა, ე.წ. ***სუბენდოკარდიული შრე,*** რომელიც გულის ამ ორ გარსს ერთმანეთთან აკავშირებს. იგი ვენებს, ნერვებს და გულის გამტარი სისტემის უჯრედებს შეიცავს.

მიოკარდიუმი გულის ყველაზე სქელი გარსია. იგი, ძირითადად, იქმნება გულის განივზოლიანი კუნთოვანი ქსოვილით, რომლის შენება და შეკუმშვის თავისებურებანი მე-10 თავში იყო განხილული. შემკუმშავი მიოციტების გარდა, მიოკარდიუმში სეკრეციული აქტივობის მქონე და იმპულსის წარმოქმნისა და გატარების უნარის მქონე კარდიომიოციტები არსებობს.

ენდოკრინული ფუნქციის მქონე კარდიომიოციტები ***ნატრიურეტულ ფაქტორს (ატრიოპეპტინი)*** გამოიმუშავებს. ეს უჯრედები წინაგულებში და პარკუჭთაშორის ძგიდეში მდებარეობს. თავისი აგებულებით ისინი შემკუმშავ კარდიომიოციტებს ჰგავს. ბირთვი უჯრედის ცენტრში მდებარეობს, სიგრძივ მიმართული მიოფიბრილები კი მის გარშემოა მოთავსებული. ციტოპლაზმა დიდი რაოდენობით მიტოქონდრიებს და კარგად განვითარებულ ენდოპლაზმურ რეტიკულუმს შეიცავს. უჯრედები ერთმანეთს ჩართული დისკოების მეშვეობით უკავშირდება. შემკუმშავი კარდიომიოციტებისაგან განსხვავებით, მათი ციტოპლაზმა დიდი რაოდენობით სეკრეციულ გრანულებს შეიცავს. ატრიოპეპტინი, რომელსაც მიოენდოკრინოციტები გამოიმუშავებს, ვაზოდილატაციას (სისხლძარღვების გაგანიერებას) იწვევს და სისხლის წნევას აქვეითებს.

გულის კუნთის რითმულ შეკუმშვას გულის იმპულსის წარმომქმნელი და გამტარი სისტემა განაპირობებს. ეს უკანასკნელი რამოდენიმე სტრუქტურული ერთეულით არის წარმოდგენილი, რომლებიც წინაგულებისა და პარკუჭების ეფექტურ შეკუმშვას განაპირობებს და გულის, როგორც ტუმბოს, მუშაობას უზრუნველყოფს. ამ სისტემის შემადგენლობაში ორი ტიპის უჯრედებს განარჩევენ. ***პეისმეიკერი უჯრედები*** (რიტმის შემქმნელი უჯრედები) **სინოატრიულ კვანძში** მდებარეობს. სინოატრიული კვანძი 10-20 მმ სიგრძის, 3-5 მმ სიგანის და 1 მმ სისქის წარმონაქმნია, მისი მიოციტები მცირე რაოდენობით უწესრიგოდ განლაგებულ მიოფიბრილებს და დიდი რაოდენობით მიტოქონდრიებს შეიცავს. უჯრედებს შორის დიდი რაოდენობით ნექსუსებია. ამ უჯრედებს იმპულსის გენერირების ყველაზე სწრაფი უნარი აქვს და ისინი გულის შეკუმშვის რითმს განსაზღვრავენ. კვანძის უჯრედები კვანძის არტერიის ირგვლივ კონცენტრულად არის განლაგებული. სინოატრიული კვანძიდან იწყება გამტარი უჯრედებისაგან შექმნილი ტრაქტი, რომელსაც წარმოქმნილი იმპულსი წინაგულებისა და პარკუჭების საზღვარზე მდებარე ***ატრიოვენტრიკულურ კვანძთან*** მიაქვს. ამ კვანძის სპეციალური კუნთოვანი უჯრედები მარჯვენა პარკუჭის ძგიდეში სუბენდოკარდიულად მდებარეობს. სტრუქტურულად ეს უჯრედები სინოატრიული კვანძის უჯრედების მსგავსია. მათ ირგვლივ დიდი ზომის არტერიოლები და ცხიმოვანი ქსოვილის გარკვეული რაოდენობაა მოთავსებული.

ატრიოვენტრიკულური კვანძიდან იწყება ***ჰისის კონა***, რომელიც ***პურკინიეს უჯრედებ-***

ით იქმნება. პურკინიეს უჯრედების დიამეტრი შემკუმშავი კარდიომიოციტების დიამეტრს თითქმის ორჯერ აღემატება. მათ უსწორმასწორო ფორმა და მრავალობითი ციტოპლაზმური მორჩი აქვთ. ისინი ერთმანეთს ნექსუსების მეშვეობით უკავშირდებიან. პურკინიეს უჯრედები აღწევს გულის ფიბროზულ ჩონჩხში, სადაც ორ, მარჯვენა და მარცხენა ტოტად იყოფა. პურკინიეს უჯრედების კონები სუბენდოკარდიულად გულის მწვერვალის მიდამოსაკენ მიემართება, სადაც იცვლის მიმართულებას და მარცხენა და მარჯვენა პარკუჭის კედლებს ქვემოდან ახვევება. აქ ისინი გვერდით ტოტებს ქმნიან და ნექსუსების მეშვეობით შემკუმშავ კარდიომიოციტებს უკავშირდებიან. გამტარი სისტემის ასეთი ორგანიზაცია პარკუჭების მიმართულებით იმპულსების უსწრაფეს და უმოკლეს გავრცელებას უზრუნველყოფს. შემდგომში შეკუმშვის ტალღა თანდათანობით გულის ფუძისაკენ ერცელდება.

გული გარედან დაფარულია ***პერიკარდიუმით***, რომელიც ორი, ვისცერული და პარიეტული ფურცლისაგან შედგება. პერიკარდიუმის ვისცერული ფურცელი – ***ეპიკარდიუმი*** ორი, შიგნითა შემაერთქსოვილოვანი და გარეთა, ეპითელური შრისაგან შედგება. შემაერთებელქსოვილოვანი შრე მიოკარდიუმის ენდომიზიუმში გრძელდება. ეპითელური შრე მეზოთელიუმით – ერთშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმით იქმნება. პერიკარდიუმის პარიეტულ ფურცელს ანალოგიური შენება აქვს, მხოლოდ მისი შიგნითა შრე ეპითელურია, გარეთა კი – შემაერთქსოვილოვანი. პერიკარდიუმის ვისცერული და პარიეტული ფურცლები ერთმანეთისაგან გამოყოფილია ვიწრო სივრცით, რომელსაც ***პერიკარდიუმის ღრუ*** ეწოდება. იგი შეიცავს მცირე რაოდენობით სითხეს, რომელიც გულის მუშაობის პროცესში გლუვი მეზოთელური ზედაპირების ერთმანეთზე სრიალს უწყობს ხელს.

გულს გააჩნია ფიბროზული ჩონჩხი, რომელიც, ერთი მხრივ, სარქველების საფუძველს ქმნის, მეორე მხრივ კი, კუნთოვანი ბოჭკოების დიდი უმრავლესობის მიმაგრების ადგილს წარმოადგენს. გულის ფიბროზული ჩონჩხი მკვრივი შემაერთებელი ქსოვილით იქმნება. იგი ***მემბრანული ძგიდის, ფიბროზული ძაფებისა*** და ***ფიბროზული რგოლებისაგან*** შედგება. მათში ძალიან მაღალია მსხვილი კოლაგენური ბოჭკოების შემცველობა, რომლებიც სხვადასხვა მიმართულებით არის განლაგებული. ზოგიერთ უბანში ჩონჩხი ბოჭკოვანი ხრტილის უბნებს შეიცავს.

გულის ინერვაციას ავტონომიური ნერვული სისტემის სიმპატიკური და პარასიმპატიკური ნაწილები ახორციელებს., რომლებიც გულის ფუძეზე კარგად გამოხატულ ნერვულ წნულს ქმნიან. ნერვული განგლიები და ბოჭკოები სინოატრიული და ატრიოვენტრიკულური კვანძების მახლობლად მდებარეობს. მართალია ისინი გულისცემის წარმოშობაში არ მონაწილეობენ (ამ პროცესს სინოატრიული კვანძი უზრუნველყოფს), მაგრამ გაელენას ახდენენ გულის რითმზე. პარასიმპატიკური ნაწილის (ცთომილი ნერვი) გაღიზიანება გულის რითმის შენელებას, ხოლო სიმპატიკური ნაწილის სტიმულაცია აჩქარებას იწვევს.

კავშირი კლინიკასთან

გულის იშემიური დაავადება – ასაკოვან პირებში, ძირითადად, გეირგეინოვანი სისხლძარღვების ათეროსკლეროზით არის განპირობებული. ათეროსკლეროზული ფოლაქი ამცირებს არტერიის სანათურს და აფერხებს სისხლის მიმოქცევას, რაც მნიშვნელოვნად აუარესებს გულის კუნთის კვებას. ჟანგბადის ნაკლებობა ძლიერი ტკივილის შეგრძნებას იწვევს, რაც სტენოკარდიის სახელწოდებით არის ცნობილი. სისხლძარღვის სანათურის შემდგომი შეევიწროება გულის შესაბამისი უბნის იშემიას იწვევს, რაც შესაძლებელია კარდიომიოციტების სიკვდილის მიზეზი გახდეს (მიოკარდიუმის ინფარქტი). მკურნალობის გარეშე დაავადება სიკვდილით მთავრდება. ანგიოპლასტიკა მკურნალობის ინვაზიური მეთოდია, რომელიც წარმატებით გამოიყენება ნაწილობრივ დახშული სისხლძარღვების სამკურნალოდ.

სისხლი

სისხლი თხიერი ქსოვილია, რომელიც გულ-სისხლძარღვთა სისტემაში ერთი მიმართულებით განუწყვეტლივ ბრუნავს. იგი უჯრედებისა და უჯრედშორისი ნივთიერებისაგან შედგება. სისხლის უჯრედებს – ფორმიან ელემენტებს, თხიერ უჯრედშორის ნივთიერებას კი პლაზმას უწოდებენ.

სისხლის ფორმიან ელემენტებს ***ერითროციტები (სისხლის წითელი უჯრედები), ლეიკოციტები (სისხლის თეთრი უჯრედები) და თრომბოციტები (სისხლის ფირფიტები)*** ეკუთვნის.

სისხლძარღვებში ცირკულაციის პროცესში სისხლს ჟანგბადი, ნახშირორჟანგი, მეტაბოლიტები, ჰორმონები და სხვადასხვა ნივთიერებები გადააქვს, და, ამდენად, მას უპირველეს ყოვლისა ***ტრანსპორტული ფუნქცია*** აქვს. სისხლის მეშვეობით:

- ჟანგბადი ფილტვებიდან – ქსოვილებში, ნახშირორჟანგი კი ქსოვილებიდან ფილტვებში მიიტანება ***(სუნთქვითი ფუნქცია)***
- საკვები ნივთიერებები მათი შეწოვის ადგილებიდან ორგანიზმის ყველა უბანს მიეწოდება ***(ტროფიკული ფუნქცია);***
- მეტაბოლური ნარჩენები ექსკრეტორულ ორგანოებში (ფილტვი, თირკმელი) მიიტანება ***(გამომყოფი ფუნქცია).***

სისხლი, რომელსაც ჰორმონები და სხვა ბიოლოგიურად აქტიური ნივთიერებები გადააქვს, სხვადასხვა ორგანოთა შორის ქიმიური ინფორმაციის გაცვლას და ორგანიზმის ფუნქციური მთლიანობის შენარჩუნებას უზრუნველყოფს.

ლეიკოციტებისა და სპეციფიკური პლაზმის ცილების არსებობა სისხლს ***დამცველობით ფუნქციას*** ანიჭებს. ამასთანავე, სისხლი ***სხეულის ტემპერატურის, ოსმოსური და მჟავა-ტუტოვანი ბალანსის რეგულაციაში*** მონაწილეობს.

ცირკულაციური სისტემის მიღმა სისხლი, როგორც წესი, დედდება. შედედებული სისხლი ფორმიანი ელემენტებისა და გამჭვირვალე მოყვითალო ფერის სითხისაგან შედგება, რომელსაც შრატი ეწოდება. ცენტრიფუგირებისას (წინასწარ შედედების საწინააღმდეგო ნივთიერებების – ანტიკოაგულანტების – დამატების შემდეგ) სისხლი რამდენიმე შრედ იყოფა. სინჯარაში ყველაზე ზემოთ სისხლის პლაზმა გამჭვირვალე, მოყვითალო ფერის, ოდნავ წებოვან ფენას ქმნის. ამ ფენის ქვეშ ფორმიანი ელემენტები ადვილად გასარჩევ ორ შრეს ქმნის. ქვედა შრე წითელი ფერისაა, იგი ერითროციტებისაგან შედგება, უშუალოდ მის ზემოთ მდებარე შრე მოთეთრო-მორუხო ფერისაა და ლეიკოციტებს შეიცავს. ლეიკოციტების ზემოთ თრომბოციტების უთხელესი ფენაა, რომელიც შეუიარაღებელი თვალით არ ჩანს. ფორმიანი ელემენტების ასეთ განშრევებას მათი განსხვავებული სიმკვრივე განაპირობებს.

პლაზმა. პლაზმა თხიერი უჯრედშორისი ნივთიერებაა. იგი 90-93% წყლისა და 7-10% მშრალი ნივთიერებისაგან შედგება. მშრალი ნივთიერების 6,6-8,5%-ს ცილები, დაახლოებით 0,9%-ს კი – არაორგანული მარილები შეადგენს. მშრალი ნივთიერების დანარჩენ ნაწილს სხვადასხვა სახის ორგანული ნივთიერება (ამინომჟავები, ვიტამინები, ჰორმონები, ლიპოპროტეინები და ა.შ.) ქმნის.

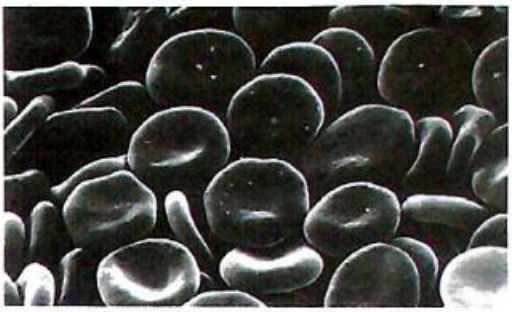
პლაზმის ცილებს ***ალბუმინები, α, β და γ გლობულინები და ფიბრინოგენი*** ეკუთვნის. ალბუმინების მოლეკულური წონა დაახლოე-

ბით 5000-ია. ალბუმინები ღვიძლში სინთეზდება. რაოდენობრივად ალბუმინები პლაზმის ცილების ძირითად კომპონენტს წარმოადგენს და სისხლის კოლოიდური ოსმოსური წნევის შექმნასა და შენარჩუნებაში მონაწილეობს. ამასთანავე, ისინი მთელი რიგი, მათ შორის წყალში უხსნადი მცირე ზომის მოლეკულების გადატანაში მონაწილეობენ.

გლობულინების მოლეკულური წონა 80000-დან მილიონამდეა. α და β გლობულინები ტრანსპორტული ცილებია. ისინი სხვადასხვა ნივთიერებების გადატანაში მონაწილეობენ. მაგ. ტრანსფერინი – რკინის, ცერულოპლაზმინი კი – სპილენძის გადატანას უზრუნველყოფს. γ გლობულინები ანტისხეულებია (იმუნოგლობულინები). ისინი დაცვით რეაქციებში მონაწილეობენ. ანტისხეულები გლიკოპროტეინებია, რომლებიც სპეციფიური იმუნური პასუხის ჩამოყალიბებაში მონაწილეობენ. მათ შესახებ, მოგვიანებით, მე-16-ე თავში გვექნება საუბარი. პლაზმის დამცველობით ფუნქციას, იმუნოგლობულინებთან ერთად, კომპლემენტის სისტემის ცილები ახორციელებს.

კომპლემენტის სისტემა მრავალი სპეციფიური ცილის ერთობლიობას წარმოადგენს. ტერმინი კომპლემენტი (ინგლ. complement, დამატება, შეესება) შრატის სპეციფიური აქტივობის აღსანიშნავად პირველად ერლიხმა გამოიყენა. მან შენიშნა, რომ ახლად გამოყოფილ შრატში არსებობდა რაღაც „დამატებითი" ნივთიერება, რომელიც ანტისხეულების მიერ ბაქტერიების ლიზისს განაპირობებდა. კომპლემენტის ცილების უმეტესობა ხიმოგენურია, ანუ ისინი პროფერმენტებია, რომლებიც პროტეოლიზური გახლეჩის გზით აქტიურ ფორმაში გადადის. კომპლემენტის სისტემის გააქტიურების ორი – კლასიკური და ალტერნატიული გზა არსებობს.

კომპლემენტის სისტემის ეფექტორული მექანიზმები ხუთ ჯგუფად შეიძლება დაიყოს:



სურ. 14-1. ერითროციტის სკანოგრამა . (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

- მიკროორგანიზმების მომზადება ფაგოციტოზისათვის (ოფსონიზაცია);
- მიკროორგანიზმების პირდაპირი ლიზისი;
- ლეიკოციტების გააქტიურება და ანთების კერაში მიზიდვა;
- იმუნური კომპლექსების ფაგოციტოზისათვის მომზადება;
- ანტისხეულების სპეციფიური პასუხის გამოწვევა.

კომპლემენტის სისტემის გარდა პლაზმის დაცვით სისტემებს ფიბრინოლიზური, კინინური და შემადედებელი ცილების სისტემა ეკუთვნის.

სისხლის ფორმიანი ელემენტები. სისხლის ფორმიან ელემენტებს ***ერითროციტები, ლეიკოციტები და სისხლის ფირფიტები*** (თრომბოციტები) ეკუთვნის.

ერითროციტი. ერითროციტი ორმხრივ-ჩაზნექილი დისკოს ფორმის უჯრედია (სურ. 14-1). იგი სხვადასხვა ნივთიერებების ტრანსპორტში მონაწილეობს. მისი მთავარი ფუნქცია ფილტვებსა და ქსოვილებს შორის ჟანგბადისა და ნახშირორჟანგის შეუფერხებელი გადატანაა. ამდენად, ერითროციტი სუნთქვის პროცესში იღებს მონაწილეობას. გარდა ამისა, იგი ამინომჟავების, ანტისხეულების, ტოქსინებისა და სხვადასხვა სამკურნალწამლო ნივთიერებების ტრანსპორტს ახორციელებს.

სისხლის მოცულობის ერთეულში ერითროციტების რაოდენობა ქალის ორგანიზმში 3,9–5,5 მლნ. მამაკაცის ორგანიზმში კი – 4,1–6 მლნ-ია. ადამიანის ერითროციტის დიამეტრი საშუალოდ 7,5 მკმ-ია. 9 მკმ-ზე მეტი დიამეტრის მქონე ერითროციტებს – ***მაკროციტები***, 6 მკმ-ზე ნაკლები დიამეტრის მქონეს კი – ***მიკროციტები*** ეწოდება. სისხლში სხვადასხვა ზომის ერითროციტების მაღალ პროცენტულ შემცველობას ***ანიზოციტოზი*** ეწოდება.

როგორც აღინიშნა, ერითროციტი ორმხრივ ჩაზნექილი დისკოს ფორმის უჯრედია. ასეთ ერითროციტებს ***დისკოციტები*** ეწოდება. თუმცა, ერითროციტების პოპულაციაში მცირე რაოდენობით სხვადასხვა ფორმის (წვეტიანი – ექინოციტები, კონუსისებური – სტომატოციტები, მრგვალი – სფეროციტები) ერითროციტებიც გვხვდება. ზემოთ ჩამოთვლილი ფორმები ძირითადად დაბერებული ერითროციტებისათვის არის დამახასიათებელი. სისხლში სხვადასხვა ფორმის ერითროციტების მაღალ შემცველობას ***პოიკილოციტოზი*** ეწოდება.

ორმხრივ ჩაზნექილი ფორმა ერითროციტის ზედაპირის ფართობს მნიშვნელოვნად ზრდის და, შესაბამისად, ინტენსიურ აირთა ცვლას უწყობს ხელს.

ერითროციტი მაღალი დრეკადობის მქონე უჯრედია. დიდი ზომის მიუხედავად, იგი სისხლის სიბლანტეს არ ზრდის და მის დიამეტრზე უფრო მცირე ზომის კაპილარებშიც თავისუფლად მოძრაობს. ერითროციტის სპეციფიური ფორმის, მაღალი რეზისტენტობისა და დეფორმაბელობის უნარის არსებობას და შენარჩუნებას მემბრანისა და ციტოჩონჩხის სპეციფიური შენება და ურთიერთქმედება განაპირობებს.

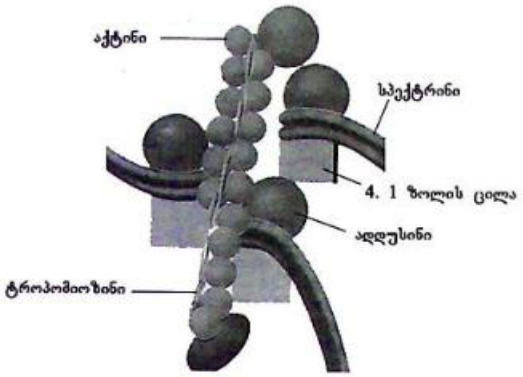
ერითროციტის მემბრანა, ადვილი ხელმისაწვდომობის გამო, ყველაზე უკეთ არის შესწავლილი. იგი 40%-მდე ლიპიდებს (ფოსფოლიპიდები, ქოლესტერინი, გლიკოლიპიდები), 50%-მდე ცილებს და 10%-მდე ნახშირწყლებს შეიცავს. პლაზმური მემბრანის გარეთა ნახევარში ქოლინის შემცველი ფოსფოლიპიდები (ფოსფატიდილქოლინი, სფინგომიელინი), შიგნითა ნახევარში კი – სერინის შემცველი ფოსფოლიპიდები (ფოსფატიდილსერინი, ფოსფატიდილეთანოლამინი) მდებარეობს. მემბრანული ცილების დაახლოებით 50% ინტეგრალური ცილებია, დანარჩენი კი – პერიფერიული ცილები, რომლებიც მემბრანის ჩონჩხის როლს ასრულებს და მემბრანას ციტოჩონჩხთან აკავშირებს.

ერითროციტის ციტოჩონჩხის ერთ-ერთ უმთავრეს კომპონენტს ფიბრილური ცილა ***სპექტრინი*** წარმოადგენს. სპექტრინის მოლეკულა ტეტრამერია. იგი 2α და 2β სპექტრინის მოლეკულით იქმნება. სპექტრინის ორი (α და β) პოლიპეპტიდური ჯაჭვი იხვევა, ასევითვე ორი პოლიპეპტიდური ჯაჭვით წარმოქმნილ დიმერს უკავშირდება და სპექტრინის ტეტრამერს წარმოქმნის (სურ. 14-2).

ტეტრამერში პოლიპეპტიდური დიმერები ერთმანეთს თავებით (საწყისი ნაწილებით)



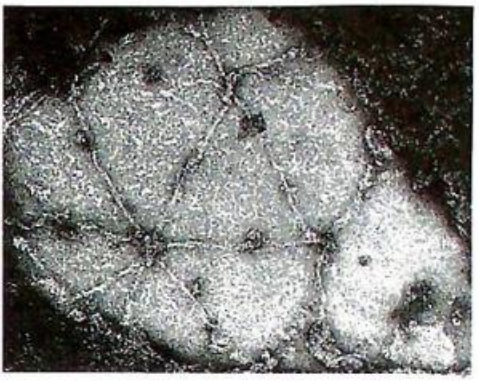
სურ. 14-2 სპექტრინის ტეტრამერის აგებულების სქემა. **(S.L.Wolfe, Molecular and Cellular Biology, 1994, მიხედვით)**



სურ. 14-3. ერითროციტის ციტოჩონჩხის მთავარი ცილების ორგანიზაციის სავარაუდო სქემა. (Lodish, Berk, Zipursky et al., Mollecular Cell Biology, 4-th edition,2000 მიხედვით).

უკავშირდება, ტეტრამერის თავისუფალ ბოლოებს კი პოლიპეპტიდური ჯაჭვების კუდის ნაწილები ქმნის. სპექტრინის მოლეკულა (ტეტრამერი) 200 ნმ სიგრძის ელასტიური ფიბრილაა, რომლის მოლეკულური წონა 1 მლნ-ს აღწევს. საშუალოდ ერთი ერითროციტი 100000-მდე სპექტრინის მოლეკულას შეიცავს. სპექტრინის მოლეკულები ბოლოებით ერთმანეთს უკავშირდება და ერითროციტის ციტოპლაზმისა და მემბრანის საზღვარზე მრავალკუთხა ფორმის ერთიან ქსელს წარმოქმნის. სპექტრინის მოლეკულების ერთმანეთთან დაკავშირებას ***აქტინი, ადდუსინი, ტროპომიოზინი და ტროპომოდულინი*** უზრუნველყოფს (სურ. 14-3).

სპექტრინის ტეტრამერებს ერთმანეთთან უშუალოდ აქტინი და ადდუსინი აკავშირებს. ამ კავშირს ***4.1 ზოლის ცილა*** ამტკიცებს (ცილის სახელწოდებას გელ-ქრომატოგრაფიის მეთოდით შესწავლისას ცილის კონკრეტული ნომრის ზოლში გამოვლენა განაპირობებს). დადგენილია, რომ 4.1 ზოლის ცილა აქტინისა და სპექტრინის ბმის სიმტკიცეს (აფინურობას) მილიონჯერ ზრდის. ტროპომიოზინი და ტროპომოდულინი აქტინის ფილამენტების დეპოლიმერიზაციას უშლის ხელს. აქტინის ერთ ფილამენტს სპექტრინის რამდენიმე მოლეკულა უმაგრდება, რაც პოლიგონური ქსელის წარმოქმნას განაპირობებს (სურ. 14-4).



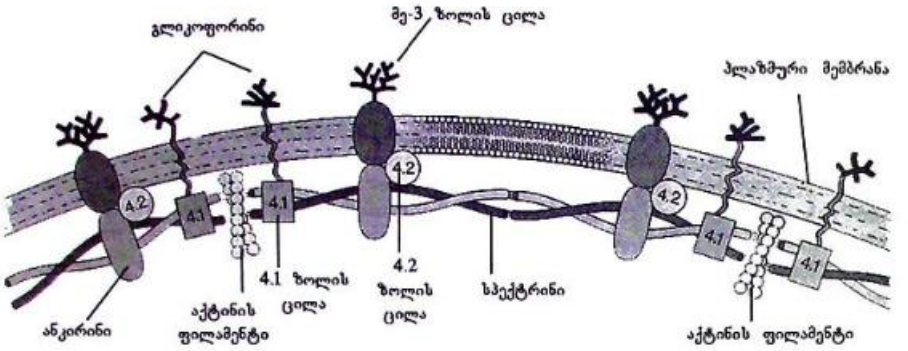
სურ. 14-4. ადამიანის ერითროციტის ციტოჩონჩხის ელექტრონოგრამა. (Lodish, Berk, Zipursky et al., Mollecular Cell Biology, 4-th edition,2000 მიხედვით).

სპექტრინ-აქტინისაგან შემდგარი ჩონჩხი ერითროციტის მემბრანას ორი ცილის – ანკირინისა და 4.1 ზოლის ცილის მეშვეობით უკავშირდება (სურ. 14-5). მემბრანის მხრიდან ამ კავშირის ჩამოყალიბებაში ***მე-3-ე ზოლის ცილა*** და ***გლიკოფორინები*** მონაწილეობს.

ანკირინი სპექტრინის დიმერის ცენტრალურ მონაკვეთს მე-3-ე ზოლის ცილასთან აკავშირებს, 4.1 ზოლის ცილა კი, რომელიც სპექტრინის ტეტრამერული მოლეკულებისა და აქტინის კავშირის უბნებში მდებარეობს, გლიკოფორინებს უმაგრდება.

მე-3-ე ზოლის ცილა ინტეგრალური ცილაა, რომელსაც რამდენიმე ტრანსმემბრანული ნაწილი (დომენი) გააჩნია. ცილის ტრანსმემბრანული ნაწილები ქმნის არხებს, რომელთა მეშვეობით Cl^- და HCO_3^-–ის გადატანა ხორციელდება. აღნიშნული გამო ამ ცილას ანიონების გადამტანსაც უწოდებენ.

გლიკოფორინი ერთ ჰიდროფობურ ტრანსმემბრანულ, ერთ ციტოპლაზმურ და ერთ ეგზოპლაზმურ სეგმენტს შეიცავს. ციტოპლაზმური სეგმენტი 4.1 ზოლის ცილას უკავშირდება. უჯრედგარე სეგმენტი ოლიგოსაქარიდული ჯაჭვებით ბოლოვდება. გლიკოფორინების ცილოვანი და ნახშირწყლოვანი სეგმენტები სისხლის ჯგუფობრიობის განმსაზღვრელ მარკერს წარმოადგენს.



სურ. 14-5. ერითროციტის მემბრანისა და ციტოჩონჩხის ურთიერთობის სქემა. (S.L.Wolfe, Molecular and Cellular Biology, 1994, მიხედვით).

ერითროციტის ციტოჩონჩხისა და მემბრანის დაკავშირების ხარისხს ანკირინისა და 4.1 ზოლის ცილის ფოსფორილირება განსაზღვრავს. ფოსფატური ჯგუფების დამატება მათი ბმის სიმტკიცეს მნიშვნელოვნად ამცირებს, რასაც,შესაბამისად, ციტოჩონჩხის რიგიდობის ხარისხის შემცირება ახლავს თან.

ერითროციტის ციტოჩონჩხის ორგანიზაცია და მემბრანასთან სპეციფიური ურთიერთობა, როგორც ვიწრო კაპილარებში, ისე სისხლის ტურბულენტური მოძრაობის უბნებში (გულის სარქველები) უჯრედის დამახასიათებელი ფორმის შენარჩუნებას უზრუნველყოფს.

კავშირი კლინიკასთან

ერითროციტის ციტოჩონჩხის დეფექტი უჯრედის ფორმის სხვადასხვა სახის ცვლილებას იწვევს. სფეროციტოზი, მაგალითად, დეფექტური ფორმის სპექტრინის სინთეზით არის განპირობებული. ასეთი სპექტრინი 4.1 ზოლის ცილას ვერ უკავშირდება, და შესაბამისად, ვერც ერითროციტის ციტოლემასთან ამყარებს კავშირს. სფეროციტებს ჟანგბადთან დაკავშირების უნარი ძლიერ დაქვეითებული აქვთ და სისხლძარღვებში ცირკულაციისას ძალიან ადვილად ზიანდებიან. ამავე დროს სფეროციტები ინტენსიურად იშლება ელენთაში. ყველაფერი ერთად ანემიის განვითარებას განაპირობებს.

ერითროციტების ციტოპლაზმა ჰემოგლობინის 33%-იან ხსნარს შეიცავს. ჰემოგლობინი მისი ციტოპლაზმის აციდოფილობას განაპირობებს. ამასთან ერთად, ციტოპლაზმაში გლუკოზის მეტაბოლიზმის გლიკოლიზური და ჰექსოზო-მონოფოსფატური შუნტის ფერმენტები მდებარეობს. O_2–თან და CO_2–თან კომბინაციაში ჰემოგლობინი, შესაბამისად, ***ოქსი-*** და ***დეზოქსიჰემოგლობინს*** წარმოქმნის. სისხლსა და ქსოვილებს შორის აირთა ცვლის შესაძლებლობას ამ ორი მდგომარეობის შექცევადობა განაპირობებს. ჰემოგლობინის კავშირი ნახშირჟანგთან (CO) – ***კარბოქსიჰემოგლობინი*** – შეუქცევადია და შესაბამისად მისი წარმოქმნა O_2-ის ტრანსპორტის შესაძლებლობას მნიშვნელოვნად ამცირებს.

ძვლის ტვინიდან სისხლში ახლად გადმოსული ერითროციტები ციტოპლაზმაში ყოველთვის შეიცავს რიბოსომულ რნმ-ს. ასეთი ერითროციტების ციტოპლაზმა მცირე რაოდენობით გრანულებს ან ბადის მაგვარ სტრუქტურებს შეიცავს, რის გამოც მათ ***რეტიკულოციტებს*** უწოდებენ. მექანიზმი, რომლითაც რეტიკულოციტები ძვლის ტვინიდან პერიფერიულ სისხლში ხვდება ჯერ-ჯერობით ცნობილი არ არის.

ნორმაში რეტიკულოციტები ცირკულაციაში მყოფი ერითროციტების საერთო რაოდენობის 1%-ს შეადგენს, რაც ერითროციტების განახლების სიჩქარის დღიური მაჩვენებელია. რეტიკულოციტების რაოდენობის მატება ჟანგბადის გადატანის შესაძლებლობების დაქვეითებაზე მეტყველებს, რაც შეიძლება სისხლის დაკარგვით, მაღალმთიან რაიონში ყოფნით და ა.შ. იყოს გამოწვეული.

რეტიკულოციტებიდან მწიფე ერითროციტების წარმოქმნის პროცესში, რასაც 24-48 სთ

სჭირდება, ერითროციტები მიტოქონდრიებს, რიბოსომებს და მთელ რიგ ციტოპლაზმურ ფერმენტებს კარგავს. ამ პროცესში ლიზოსომური ფერმენტები არ მონაწილეობს. ამ მოვლენაზე პასუხისმგებელი ერითროციტის ციტოპლაზმაში მდებარე ატფ-ზე დამოკიდებული ფერმენტების სისტემაა. ერითროციტის ენერგიის წყარო გლუკოზაა, რომელიც ანაერობული გზით რძის მჟავამდე იშლება.

ადამიანის ერითროციტების სოცოცხლის ხანგრძლივობა დაახლოებით 120 დღეა. დაბერებული ერითროციტების მოცილება ძირითადად ელენთასა და ძვლის ტვინში მაკროფაგების მეშვეობით მიმდინარეობს. დაბერებული ერითროციტების მემბრანაში მე-3-ე ზოლის ცილის კონფორმაციული ცვლილების შედეგად ამ უკანასკნელს G კლასის ანტისხეულები (IgG) უკავშირდება. მაკროფაგი, მემბრანაში IgG-სადმი რეცეპტორების არსებობის მეშვეობით, ასეთ ერითროციტთან კავშირს ამყარებს და შთანთქამს მას.

ნორმის პირობებში ერითროციტები ცირკულაციური სისტემიდან გარეთ არ გამოდის.

ლეიკოციტები. ამ სახელწოდების ქვეშ რამდენიმე სახის უჯრედია გაერთიანებული, რომლებიც ერთმანეთისაგან აგებულების, წარმოშობისა და ფუნქციის მიხედვით განსხვავდებიან. სისხლში ლეიკოციტების რაოდენობა ასაკის, სქესისა და ფიზიოლოგიური მდგომარეობის მიხედვით მერყეობს. ნორმაში მოზრდილი ადამიანის სისხლის 1 მლ-ში 6000–10000 ლეიკოციტია.

აგებულების მიხედვით ***მარცვლოვან (გრანულურ)*** და ***უმარცვლო (აგრანულურ)*** ლეიკოციტებს არჩევენ. აღნიშნულ კლასიფიკაციას ლეიკოციტების ციტოპლაზ-

კაშშირი კლინიკასთან

ერითროციტების რაოდენობის შემცირება სისხლში **ანემიის** განვითარებას იწვევს. ანემია პათოლოგიური მდგომარეობაა, როდესაც სისხლში ჰემოგლობინის შემცველობა ნორმაზე დაბალია. ანემია უმეტეს შემთხვევაში ერითროციტების რაოდენობის შემცირებასთან არის დაკავშირებული, თუმცა შესაძლოა ერითროციტების ნორმული რაოდენობის ფონზე თავად ჰემოგლობინის რაოდენობა იყოს შემცირებული. ასეთ ანემიას **ჰიპოქრომული ანემია** ეწოდება. ანემიის მიზეზი სისხლდენა (ჰემორაგია), ძვლის ტვინის მიერ ერითროციტების არასაკმარისი წარმოება, არასრულფასოვანი ჰემოგლობინის მქონე ერითროციტების წარმოება, რაც როგორც წესი, რკინის ნაკლებობით არის გამოწვეული ან სისხლის უჯრედების გაძლიერებული დაშლა შეიძლება იყოს. ქსოვილების ჟანგბადით მომარაგების დაქვეითებას – ჰიპოქსია, სრულ მიუწოდებლობას კი – ანოქსია ეწოდება.

ერითროციტების რაოდენობის მატებას **ერითროციტოზი** ან **პოლიციტემია** ეწოდება. ეს უკანასკნელი შესაძლოა კომპენსაციური ხასიათის იყოს. მაგ. ადამიანებს, რომლებიც მაღალმთიან რაიონებში ჟანგბადის დაბალი წნევის პირობებში მუშაობენ ერითროციტების შემცველობა ბევრად უფრო მაღალი აქვთ.

ნამგლისებრი ანემია – ჰემოგლობინის β–ჯაჭვის ერთი ლოკუსის (გლუტამატის ნაცვლად ჯაჭვში ჯდება ვალინი) მუტაციით არის განპირობებული, რის შედეგადაც HBA-ს ნაცვლად HBS ჰემოგლობინი ყალიბდება. ჟანგბადის წნევის დაქვეითებისას HBS-ი ფორმას იცვლის და ერითროციტის ფორმის ცვლილებასაც განაპირობებს. უჯრედი იღებს ნამგლის ფორმას (აქედან წარმოდგება დაავადების სახელწოდება). ამის შედეგად ერითროციტი ძალიან ადვილად ზიანდება და ჰემოლიზს განიცდის. ნამგლისებრი ანემია გაცილებით უფრო ხშირია შავკანიან მოსახლეობაში.

რკინა-დეფიციტური ანემია კვებითი დეფიციტით განპირობებულ ანემიებს შორის ყველაზე ხშირი ფორმაა. იშვიათად იგი შეიძლება გამოწვეული იყოს საკვებში რკინის ძალიან დაბალი შემცველობით. უმეტეს შემთხვევაში ანემიის ამ სახეს რკინის ათვისების დეფექტი ან ქრონიკული სისხლდენა განაპირობებს. რკინა-დეფიციტური ანემიის პირობებში ერითროციტები ჩვეულებრივ, უფრო მცირე ზომისაა. დაავადებისათვის დამახასიათებელია ზოგადი სისუსტე, ქრონიკული დაღლილობა და ენერგიის ნაკლებობა

მაში სპეციფიური გრანულების არსებობა-არარსებობა განაპირობებს. მარცვლოვან ლეიკოციტებს – ***ნეიტროფილები, ბაზოფილები და ეოზინოფილები,*** უმარცვლო ლეიკოციტებს კი ***ლიმფოციტები და მონოციტები*** ეკუთვნის.

წარმოშობის მიხედვით ***მიელოიდური და ლიმფოიდური რიგის*** ლეიკოციტებს განარჩევენ. ლეიკოციტები, ისევე როგორც სისხლის ყველა ფორმიანი ელემენტი ძვლის ტვინში მდებარე არადიფერენცირებული უჯრედებისაგან წარმოიქმნება, იქვე დიფერენცირდება და მწიფდება. გამონაკლისს წარმოადგენს ლიმფოციტები, რომლებიც წარმოქმნის შემდეგ საბოლოო დიფერენციაციისა და მომწიფებისათვის სხვა ორგანოებში (თიმუსი, ელენთა, ლიმფური კვანძი) მოხვედრას საჭიროებს. შესაბამისად, ლეიკოციტებს, რომელთა განვითარების სრული ციკლი ძვლის ტვინში მიმდინარეობს მიელოიდური რიგის უჯრედებს, ლიმფოციტებს კი – ლიმფოიდური რიგის უჯრედებს აკუთვნებენ.

მარცვლოვანი ლეიკოციტები. მარცვლოვანი ლეიკოციტები ციტოპლაზმაში სპეციფიური გრანულებისა და წილაკოვანი შენების ბირთვის არსებობით ხასიათდება. ბირთვის დამახასიათებელი ფორმის გამო მათ პოლიმორფულბირთვიან ლეიკოციტებსაც უწოდებენ.

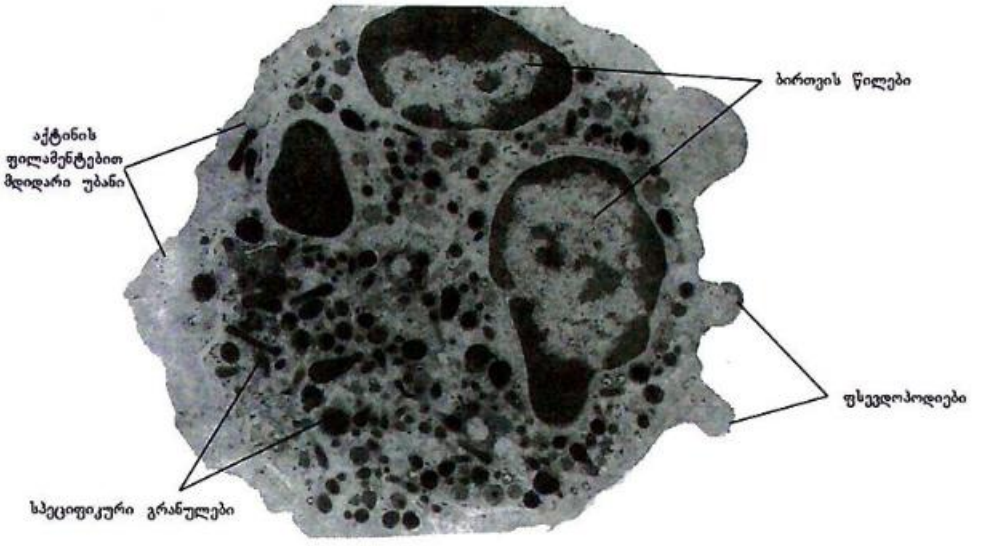
მარცვლოვანი ლეიკოციტების ნეიტროფილებად, ეოზინოფილებად და ბაზოფილებად დაყოფას მათ ციტოპლაზმაში არსებული გრანულების ხასიათდასხვა საღებავებისადმი მიდრეკილება განაპირობებს.

ნეიტროფილური ლეიკოციტები. ნეიტროფილური ლეიკოციტები ცირკულაციაში მყოფ ლეიკოციტებს შორის ყველაზე მრავალრიცხოვანია. მათი რაოდენობა ლეიკოციტების საერთო რაოდენობის 60-70%-ს შეადგენს. ნეიტროფილები ***მაღალსპეციფიური უჯრედებია, რომლებიც ინფექციის კერაში მიგრაციის, ბაქტერიების გამოცნობის, ფაგოციტოზისა და განადგურების უნარით ხასიათდებიან.*** მათი დიამეტრი 12-15 მკმ-ია. ბირთვი 2-5 (ჩვეულებრივ 3) წილისაგან შედგება. ჰეტეროქრომატინი ბირთვის გარსის შიგნითა ზედაპირზეა განლაგებული, ხოლო ეუქრომატინი – ბირთვის ცენტრში (სურ. 14-6). ნეიტროფილებში ბირთვის 5-ზე მეტი წილაკის არსებობა ამ უკანასკნელის დაბერების მაჩვენებელია. ქალებში ნეიტროფილის ბირთვის ერთერთ წილში არაქტიური X ქრომოსომა მდებარეობს, რომელსაც დოლის ჩხირის ფორმა აქვს. თუმცა უნდა ითქვას, რომ ეს მოვლენა სისხლის ნაცხში ყველა ნეიტროფილში არ ვლინდება.

ნეიტროფილის ციტოპლაზმა, ძირითადად, ორი ტიპის – ***აზუროფილურ (პირველად) და სპეციფიურ (მეორად) გრანულებს*** შეიცავს. აზუროფილური გრანულები ლიზოსომებია. ნეიტროფილების განვითარების პროცესში ისინი პრომიელოციტის სტადიაზე წარმოიქმნება. შემდგომ სტადიებზე მათი რაოდენობა ნარჩუნდება, ახლის წარმოქმნა კი აღარ ხდება. გრანულები პოლიმორფულია, მათი დიამეტრი დაახლოებით 200-500მმ-ია. ციტოპლაზმაში ისინი გოლჯის აპარატის შიგნითა ზედაპირის მახლობლად მდებარეობენ.

აზუროფილური გრანულები ბაქტერიციდულ ნივთიერებებს (ლიზოციმს, კატეფსინ G-ს, ელასტაზას, მიელოპეროქსიდაზას), ანტიბაქტერიულ კატიონურ ცილებს, მჟავე ჰიდროლაზებს და ნეიტრალურ პროტეაზებს შეიცავენ. ამ ნივთიერებებს გამოხატული ანტიმიკრობული აქტივობა ახასიათებს.

სპეციფიური გრანულები ნეიტროფილის ციტოპლაზმაში აზუროფილურ გრანულებთან შედარებით უფრო მოგვიანებით, მიელოციტის სტადიაზე ჩნდება, რის გამოც მათ ***მეორად გრანულებსაც*** უწოდებენ. სპეციფიური გრანულები ნეიტროფილის გრანულების



სურ. 14-6. ნეიტროფილური ლეიკოციტის ელექტრონოგრამა.
(Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

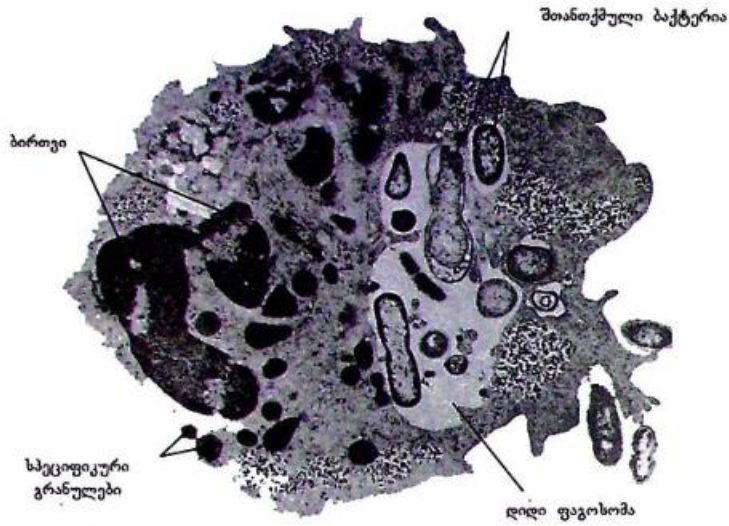
საერთო რაოდენობის დაახლოებით 70%-ს ქმნის. მეორადი გრანულები მცირე ზომისაა. მათ შემადგენლობაში ლიზოციმი, ლაქტოფერინი, კოლაგენაზა, ჰეპარინაზა და მთელი რიგი ბიოლოგიურად აქტიური ნივთიერებები შედის. მათი მეშვეობით ნეიტროფილები ანთებით და იმუნურ რეაქციებში მონაწილე უჯრედებზე ახდენს ზემოქმედებას.

გრანულების ამ ორი ძირითადი ტიპის გარდა ნეიტროფილის ციტოპლაზმაში უმნიშვნელო რაოდენობით ***მესამეული გრანულები*** და ***ფოსფოსომები*** ვლინდება. მესამეული გრანულები ჟელატინაზას, ტუტე ფოსფატაზას, ციტოქრომ b-ს და G კლასის ანტისხეულების რეცეპტორებს შეიცავს. ფოსფოსომებში დიდი რაოდენობით ტუტე ფოსფატაზებია.

ნეიტროფილების სისხლში ცირკულაციის ნახევარპერიოდი 6-7სთ-ია, ხოლო ქსოვილებში სიცოცხლის ხანგრძლიობა – 1 – 4 დღე.

ნეიტროფილები მიკროორგანიზმების, ძირითადად ბაქტერიების წინააღმდეგ დაცვით რეაქციებში მონაწილეობს. ისინი მცირე ნაწილაკების ფაგოციტოზის მაღალი უნარით ხასიათდებიან, რის გამოც მათ ***მიკროფაგებს*** უწოდებენ (მაკროფაგებისაგან განსასხვავებლად). სისხლში ცირკულაციის პროცესში ნეიტროფილები მრგვალი ფორმის უმოძრაო უჯრედებია, მაგრამ კაპილარის კედელთან ადჰეზიის (შეწებების) შემდეგ ისინი ფორმას იცვლის და ცრუ ფეხების (ფსევდოპოდიების) მეშვეობით ენდოთელურ უჯრედებს შორის გადის.

ბაქტერიები თავდაპირველად ნეიტროფილის ზედაპირს ეკვრის. თანდათანობით ნეიტროფილის ფსევდოპოდიები გარს ეხვევა მას და შთანთქამს. უჯრედის სპეციფიური გრანულები ფაგოსომას უერთდება. პროტონული ტუმბოების მეშვეობით ვაკუოლის pH 5,0-მდე ქვეითდება, რაც ლიზოსომური ფერმენტების აქტივობისათვის სასურველი გარემოა. შემდგომში აზუროფილური გრანულებიდან მჟავე გარემოში გამოიყოფა ფერმენტები, რომლებიც კლავს და ინელებს მიკროორგანიზმებს (სურ. 14-7).



სურ. 14-7. ნეიტროფილური ლეიკოციტის ელექტრონოგრამა. ციტოპლაზმაში ჩანს ფაგოსომა, რომელშიც შთანთქმული ბაქტერიის მონელება მიმდინარეობს. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

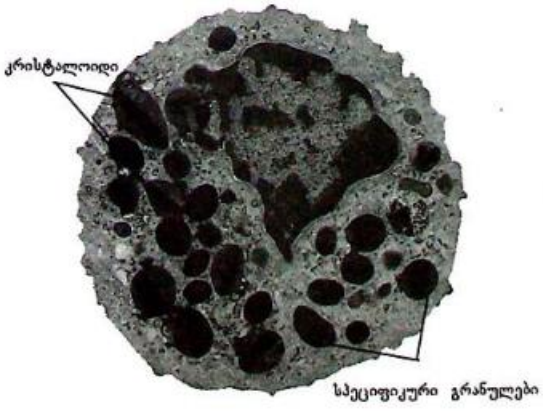
ნეიტროფილების სასიცოცხლო ციკლი თანმიმდევრულად ძვლის ტვინში, სისხლსა და შემაერთებელ ქსოვილში მიმდინარეობს. მათი სიცოცხლის ხანგრძლიობა 15 დღეა. ამ დროის უმეტეს ნაწილს უჯრედები ძვლის ტვინში ატარებს სადაც მათი გამრავლება, დიფერენციაცია და მომწიფება მიმდინარეობს. ძვლის ტვინში ნეიტროფილები ორ განყოფილებაშია (კომპარტმენტში) განაწილებული. ერთი მათგანი ***წარმოქმნის განყოფილებაა***, სადაც ნეიტროფლების გამრავლება, დიფერენციაცია და მომწიფება მიმდინარეობს. ამ განყოფილებას ***გამრავლებისა და მომწიფების ქვეგანყოფილებებად*** ყოფენ. ამ ქვეგანყოფილებებში ნეიტროფილები, შესაბამისად, 3 და 4 დღე ყოვნდება. მომწიფებული ნეიტროფილები თავსდება ძვლის ტვინის ე.წ. ***სამარაგო განყოფილებაში***, საიდანაც ისინი მოთხოვნის შესაბამისი სიხშირით სისხლში გადადიან. სისხლში გადასვლის შემდეგ ნეიტროფილების დაახლოებით 50% ცირკულაციას განიცდის, დანარჩენი კი ენდოთელურ უჯრედებთან არის შეწებებული და სისხლძარღვების სანათურის კიდეებთან არის გაჩერებული. ამის გამო გულ-სისხლძარღვთა სისტემაში პირობითად ***ცირკულაციურ და კიდურა (მარგინალურ) განყოფილებებს*** გამოჰყოფენ. აღსანიშნავია, რომ ნეიტროფილების ენდოთელურ უჯრედებთან ადჰეზია შექცევად ხასიათს ატარებს და ცირკულაციურ და კიდურა განყოფილებებს შორის ნეიტროფილების მუდმივი გაცვლა მიმდინარეობს. კიდურა განყოფილების ნეიტროფილები მწიფე ლეიკოციტების მარაგია, რომლებიც ინფექციის შემთხვევაში საჭიროებისამებრ სწრაფად გამოიყენება.

პერიფერიულ სისხლში ნეიტროფილები დაახლოებით 10 საათი ჩერდება. სისხლიდან ნეიტროფილები კანის, ლორწოვანი გარსებისა და სხვა უბნების შემაერთებელ ქსოვილში კაპილარებისა და პოსტკაპილარული ვენულების კედლის გავლით განუწყვეტლივ გადადის. შემაერთებელ ქსოვილში ნეიტროფილების სიცოცხლის ხანგრძლივობა რამდენიმე საათიდან 7 დღე-ღამემდეა (საშუალოდ 1-2 დღე-ღამე).

ეოზინოფილური ლეიკოციტები. ეოზინოფილები ცირკულაციაში მყოფი ლეიკოციტების 2–4% -ია. მათი დიამეტრი 12-15 მკმ-ია. ეოზინოფილის ბირთვი ორი წილაკისაგან შედგება. ციტოპლაზმაში სუსტად განვითარებული ენდოპლაზმური ბადე, გოლჯის აპარატი და მიტოქონდრიებია. ამავე დროს, საკმაოდ დიდი რაოდენობითაა გლიკოგენის გრანულები. მთავარ საიდენტიფიკაციო ნიშანს დიდი ზომის, წაგრძელებული ფორმის სპეციფიური ეოზინოფილური გრანულები წარმოადგენს (სურ. 14–8). ეოზინოფილურ გრანულებს ***კრისტალოიდის*** გული აქვს, რომელიც გრანულის სიგრძივი ღერძის გასწვრივ არის მიმართული. იგი შეიცავს ცილას, რომელსაც ***მთავარ ბაზისურ ცილას*** უწოდებენ. უჯრედის ციტოპლაზმის ეოზინოფილიას სწორედ ეს ცილა განაპირობებს. მთავარი ბაზისური ცილა პარაზიტული ჭიების კედომას იწვევს. კრისტალოიდის ირგვლივ ნაკლებად მკვრივი ნივთიერებაა, რომელიც მატრიქსის სახელწოდებით არის ცნობილი. იგი სხვადასხვა ფერმენტს შეიცავს. ეოზინოფილების რაოდენობის მატება ალერგიულ პროცესებთან ან ჭიებით ინვაზიასთან არის დაკავშირებული. ამასთან ერთად, ეოზინოფილები გამოიმუშავებს ნივთიერებებს, რომლებიც სხვა უჯრედებში წარმოქმნილი ლეიკოტრეინებისა და ჰისტამინის გაუვნებელყოფის გზით ანთებითი პროცესის მოდულირებაში მონაწილეობს.

კორტიკოსტეროიდები სისხლში ეოზინოფილების რაოდენობის მკვეთრ შემცირებას იწვევს. ვარაუდობენ, რომ ეს ჰორმონები ძვლის ტვინიდან ეოზინოფილების სისხლში გადმოსვლას აფერხებს.

ბაზოფილური ლეიკოციტები. ბაზოფილები ლეიკოციტების 1%-ზე ნაკლებს შეადგენს. შესაბამისად, მათი იდენტიფიკაცია სისხლში გარკვეულ სიძნელეებთან არის დაკავშირებული. მათი დიამეტრი დაახლოებით 12-15 მკმ-ია, ბირთვი უსწორო ფორმის წილაკებს შეიცავს და სხვა გრანულოციტების ბირთვთან შედარებით ნაკლებად ჰეტეროქრომატულია. ბირთვის წილები ყოველთვის სპეციფიური გრანულებით არის გადაფარული. სპეციფიური გრანულები (დახლოებით 0,5 მკმ დიამეტრის) მეტაქრომაზიის უნარს იჩენს, რაც მათში ჰეპარინის შემცველობით არის გამოწვეული. ბაზოფილები უფრო მცირე რაოდენობით გრანულებს შეიცავს, ვიდრე სხვა გრანულოციტები. ამასთან, მათი ზომები და ფორმა საკმაოდ ცვალებადია (სურ. 14-9). გრანულებ-



სურ. 14-8. ეოზინოფილური ლეიკოციტის ელექტრონოგრამა. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).



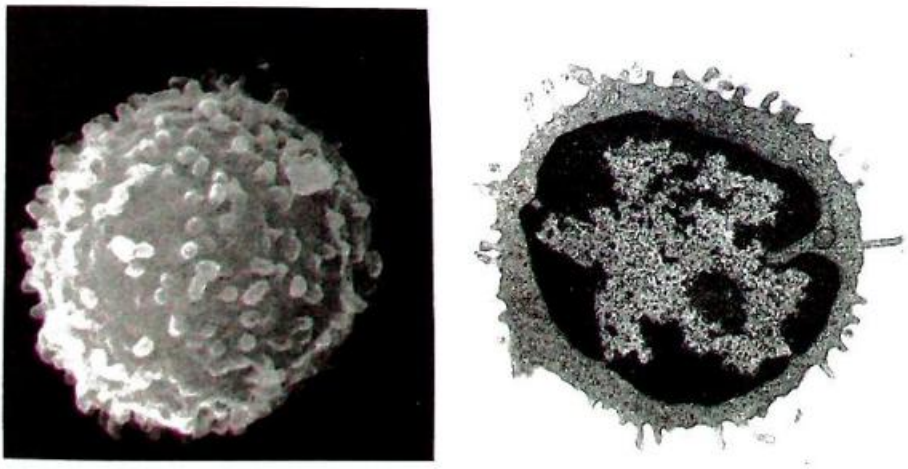
სურ. 14-9. ბაზოფილური ლეიკოციტის ელექტრონოგრამა. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

ში ***ჰეპარინი*** და ***ჰისტამინია***. ამასთან ერთად, ბაზოფილებში ლეიკოტრიენების წარმოქმნა ხდება, რაც თავის მხრივ, გლუვი კუნთოვანი ქსოვილის შეკუმშვას იწვევს. ბაზოფილები აგებულებით და ფუნქციური დანიშნულებით შეამაერთებელი ქსოვილის პოხიერ უჯრედებს ჰგავს. ორიეე უჯრედის გრანულები მეტაქრომაზიის უნარით ხასიათდება და ჰეპარინსა და ჰისტამინს შეიცავს. ბაზოფილი, პოხიერი უჯრედის მსგავსად, თავის ზედაპირზე ანტიგენ-ანტისხეულის კომპლექსთან დაკავშირების საპასუხოდ გრანულების შიგთავსს გარეთ გამოჰყოფს და ალერგიულ რეაქციებში მონაწილეობს. ამ მსგავსების მიუხედავად სისხლისა და ქსოვილოვანი ბაზოფილები სხვადასხვა უჯრედებია. მათი დიფერენციაცია ძვლის ტვინში სხვადასხვა პოლიპოტენტური ღეროვანი უჯრედიდან მიმდინარეობს.

უმარცვლო ლეიკოციტები. უმარცვლო ლეიკოციტებს მრგვალი, დაუნაწევრებელი ფორმის ბირთვი აქვს. მათ ციტოპლაზმაში სპეციფიური გრანულების არსებობა დამახასიათებელი არ არის. უმარცვლო ლეიკოციტებს ლიმფოციტები და მონოციტები ეკუთვნის.

ლიმფოციტები. ლიმფოციტი მრგვალი ფორმის უჯრედია. პერიფერიულ სისხლში ლიმფოციტების ორი მორფოლოგიური ტიპი – ***მცირე და დიდი მარცვლოვანი (გრანულური) ლიმფოციტი*** განირჩევა. მცირე ლიმფოციტი პატარა უჯრედია. მისი დიამეტრი დაახლოებით 4,5–6 მკმ-ია. მცირე ლიმფოციტს დიდი მომრგვალო ფორმის ბირთვი აქვს, რომლის ირგვლივ ციტოპლაზმა ვიწრო ზოლის სახით მდებარეობს (სურ. 14-10). მცირე ლიმფოციტის ბირთვულ-ციტოპლაზმური ფარდობის ინდექსი ძალიან მაღალია. ბირთვი შეიცავს დიდი რაოდენობით ჰეტეროქრომატინს, რომელიც უპირატესად ბირთვის გარსის მახლობლად მდებარეობს. ციტოპლაზმაში სუსტად განვითარებული მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადე და გოლჯის აპარატი, მცირე რაოდენობით თავისუფალი რიბოსომები, მიტოქონდრიები და ვეზიკულებია.

დიდი მარცვლოვანი ლიმფოციტის დიამეტრი 10 მკმ-მდეა. ამ უჯრედის ბირთვულ-ციტოპლაზმური ფარდობის ინდექსი დაბალია. იგი შეიცავს აზუროფილურ გრანულებს, რომლებიც მთელ ციტოპლაზმაშია გაფანტული. გოლჯის აპარატი კარგად არის განვითარებული. დამახასიათებელია დიდი



სურ. 14-10. მცირე ლიმფოციტის სკანოგრამა (მარცხნივ) და ელექტრონოგრამა (მარჯვნივ). **(Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).**

რაოდენობით მიტოქონდრიების არსებობა (სურ. 14-11).

ფუნქციურად ლიმფოციტებს T, B და NK უჯრედებად ყოფენ. T და B ლიმფოციტებს ანტიგენის გამოცნობის უნარი აქვთ. NK უჯრედებს ანტიგენის გამომცნობი რეცეპტორები არა აქვთ და მათ ბუნებრივ მკვლელებს (ინგლ. Natural Killers) უწოდებენ.

T ლიმფოციტები წინამორბედი უჯრედებისაგან მკერდუკანა ჯირკვალში – თიმუსში ყალიბდება, რის გამოც მათ თიმუს-დამოკიდებულ უჯრედებს (T უჯრედებს) უწოდებენ. B ლიმფოციტები – ნაყოფის ღვიძლში, დაბადების შემდეგ კი ძვლის ტვინში წარმოიქმნება. ფრინველებში B უჯრედები ფაბრიციუსის ჩანთაში (ლათ. bursa, ჩანთა) დიფერენცირდება. ფაბრიციუსის ჩანთა ფრინველების კლოაკაში მდებარე ლიმფოიდური ქსოვილის გროვაა. B ლიმფოციტებმა თავიანთი სახელწოდება (ბურსა დამოკიდებული უჯრედები) ამ ორგანოსთან მიმართებაში მიიღეს.

NK უჯრედები ანუ ბუნებრივი მკვლელები ძვლის ტვინში წარმოიქმნება.

ლიმფოციტების წარმოქმნასა და განვითარებაზე უფრო დაწვრილებით მე-16-ე თავში გვექნება საუბარი.

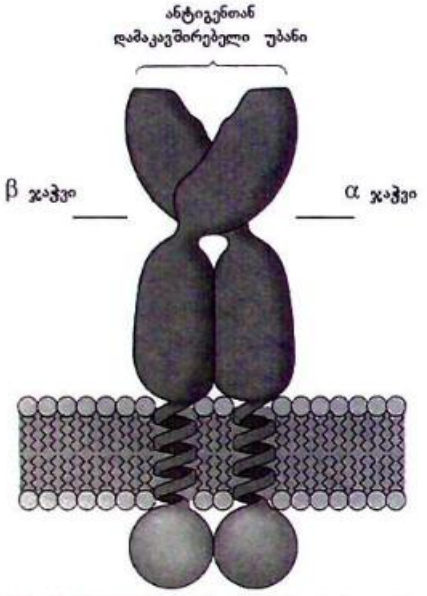
მორფოლოგიურად ლიმფოციტების ფუნქციური სახეების ერთმანეთისაგან გარჩევა თითქმის შეუძლებელია. მათ დიფერენციაციას ზედაპირული მარკერების მიხედვით ახდენენ. ლიმფოციტების (ისევე როგორც სხვა ლეიკოციტების) პლაზმალემა დიდი რაოდენობით სხვადასხვა სახის სპეციფიურ მოლეკულებს შეიცავს, რაც უჯრედების ქვეტიპების გამოვლენის საშუალებას იძლევა. დღეისათვის მონოკლონური ანტისხეულების გამოყენებით ამ სპეციფიკური მოლეკულების უმეტესობა იდენტიფიცირებულია. შემუშაებულია სპეციალური ნომენკლატურა, სადაც ტერმინი ***CD*** (ინგლ. Cluster Designation– ჯგუფური



სურ. 14-11. დიდი მარცვლოვანი ლიმფოციტის ელექტრონოგრამა. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

ნიშანი) გამოიყენება იმ სპეციფიური მოლეკულის აღსანიშნავად, რომელსაც მონოკლონური ანტისხეულების თითოეული ჯგუფი გამოიცნობს.

T ლიმფოციტები. T ლიმფოციტების პლაზმალემაში სპეციფიური რეცეპტორებია, რომელთაგან მთავარი TCR-ია (ინგლ. T Cell Receptor – T უჯრედის რეცეპტორი). TCR ორი, ერთმანეთთან დისულფიდური ბმებით დაკავშირებული პოლიპეპტიდური ჯაჭვით იქმნება. დღეისათვის TCR –ის ორი განსხვავებული ჯგუფია ცნობილი. ერთი მათგანი α და β პოლიპეპტიდური ჯაჭვით იქმნება (სურ. 14-12). ასეთი რეცეპტორის მქონე უჯრედებს ***αβT უჯრედებს*** უწოდებენ. მეორე ტიპის რეცეპტორს γ და δ პოლიპეპტიდური ჯაჭვი ქმნის და ამ რეცეპტორის მატარებელ უჯრედებს ***γδT უჯრედები*** ეწოდება. პერიფერიული სისხლის ლიმფოციტების 90-95% – αβT უჯრედები, 5-10% კი γδT უჯრედებია. γδT უჯრედები ბევრად უფრო დიდი რაოდენობით ლორწოვანი გარსების ეპითელური ფირფიტის უჯრედებს შორის გვხვდება. მათ



სურ. 14-12. T უჯრედის რეცეპტორის აგებულების სქემა. (S.L.Wolfe, Molecular and Cellular Biology, 1994, მიხედვით)

ბაქტერიული და ვირუსული ანტიგენების მიმართ სპეციფიური რეცეპტორები აქვთ და, როგორც ვარაუდობენ, მნიშვნელოვან როლს ასრულებენ ლორწოვანი გარსების დაცვაში.

ორივე ტიპის TCR ყოველთვის დაკავშირებულია 5 პოლიპეპტიდისაგან შემდგარ რეცეპტორულ ჯგუფთან, რომელსაც CD3 ეწოდება და TCR– CD3 რეცეპტორულ კომპლექსს წარმოქმნის.

αβT უჯრედების ორი, ერთმანეთისაგან განსხვავებული ქვეტიპი არსებობს. ერთი ტიპის უჯრედების პლაზმალემა CD4 მარკერს შეიცავს. ეს უჯრედები იმუნური პასუხის გამოწვევაში მონაწილეობენ და მათ ***T ხელპერებს*** (T_H) უწოდებენ (ინგლ. help, დახმარება). განსხვავებული ციტოკინების წარმოქმნის უნარის მიხედვით CD4+ უჯრედების ორი ფუნქციური ჯგუფი განირჩევა. ***T_{H1} უჯრედები*** – ინტერლეიკინ-2-ს და ინტერფერონ-γ-ს, ***T_{H2} უჯრედები*** კი ინტერლეიკინ 4-ს, 5-ს, 6-ს და 10-ს გამოიმუშავებს. T_{H1} უჯრედები ციტოტოქსიური ან ანთებითი რეაქციების მედიატორად გვევლინება. T_{H2} უჯრედები კი B უჯრედების სტიმულაციას (გამრავლება და ანტისხეულების წარმოქმნა) განაპირობებს.

კავშირი კლინიკასთან

ადამიანის იმუნოდეფიციტის ვირუსი (აიე) შეძენილი იმუნოდეფიციტის სინდრომის განვითარებას განაპირობებს. აიე T ჰელპერების CD4 მოლეკულას უკავშირდება და უჯრედში აღწევს. უჯრედში ვირუსი მრავლდება და სხვა T_H უჯრედს აინფიცირებს. ამ გზით T_H უჯრედების რაოდენობა სულ უფრო მცირდება, რის გამოც დაავადებული ორგანიზმი ვერ უზრუნველყოფს სათანადო იმუნური პასუხის ჩამოყალიბებას ბაქტერიული ან ვირუსული ინფექციის წინააღმდეგ.

მეორე ტიპის უჯრედები თაყვანთ ზედაპირზე CD8 მარკერის მატარებელია და ციტოტოქსიური აქტივობით გამოირჩევა. მათ ***T ციტოტოქსიურ უჯრედებს*** უწოდებენ.

T ლიმფოციტების გარკვეულ ნაწილს იმუნური პასუხის დათრგუნვის (სუპრესიის) სპეციფიური უნარი გააჩნია. თუმცა საეჭვოა, რომ ასეთი უნარის მქონე ლიმფოციტები T უჯრედების დამოუკიდებელ ქვეტიპს წარმოადგენდეს. კვლევები ადასტურებს, რომ სუპრესორული აქტივობა, როგორც CD4+, ისე CD8+ უჯრედებს გააჩნია.

არსებობს αβT უჯრედების მცირერიცხოვანი პოპულაცია, რომელიც არც ერთ ზემოაღნიშნულ მარკერს არ შეიცავს. ცირკულაციაში მყოფი γδT უჯრედები ასევე „ორმაგად ნეგატიურია“ ($CD4^-$, $CD8^-$). მხოლოდ მათი უმნიშვნელო რაოდენობა შეიცავს CD8+ მარკერს.

მორფოლოგიურად CD4+ T უჯრედების 95% და CD8+ T უჯრედების 50% მცირე ლიმფოციტებია, დანარჩენი კი – დიდი მარცვლოვანი ლიმფოციტები. მცირე ლიმფოციტების T უჯრედული პოპულაციის ციტოპლაზმაში დამახასიათებელია ე.წ. გოლის სხეულების არსებობა. გოლის სხეულებს ქმნის ლიზოსომების ჯგუფი, რომლებიც ცხიმის წვეთის ირგვლივ მდებარეობს.

აღსანიშნავია, რომ გარდა ზემოთ ჩამოთვლილი მარკერებისა, T უჯრედები შეიცავს სპეციფიურ მოლეკულებს, რომლებიც ყველა T უჯრედისათვის საერთოა (ე.წ. პან T უჯრედული მარკერები), ზოგიერთი მათგანი კი სხვა ტიპის ლიმფოციტებში ელინდება. მაგ. CD7 მარკერი NK უჯრედებსა და T ლიმ-

ფოციტებში, CD5 T უჯრედებსა და B ლიმფოციტების პოპულაციაში გეხვდება და ა.შ.

B ლიმფოციტები. B ლიმფოციტები ცირკულაციაში მყოფი ლიმფოციტების 5-15%-ს შეადგენს. B ლიმფოციტების სპეციფიურ რეცეპტორებს იმუნოგლობულინები (ანტისხეულები) წარმოადგენს. ადამიანის B უჯრედების უმეტესობის ზედაპირზე M და D კლასის იმუნოგლობულინური (იხ. თავი 16) რეცეპტორები გეხვდება.

იმუნოგლობულინები B უჯრედების მემბრანის „დამატებით" სპეციფიურ მოლეკულებთან ერთად ***B უჯრედულ-ანტიგენურ კომპლექსს*** ქმნის. დამატებითი მოლეკულები ერთმანეთთან დისულფიდური ბმებით დაკავშირებული Igα (CD79a) და Igβ (CD79b) ჰეტეროდიმერებისაგან შედგება. დამატებითი მოლეკულები რეცეპტორული იმუნოგლობულინის ტრანსმემბრანულ მონაკვეთებთან ამყარებს კავშირს და უჯრედის გააქტიურების პროცესში მონაწილეობს. გარდა ამისა, B უჯრედების ზედაპირზე მთელი რიგი სპეციფიური რეცეპტორებია (MHC II კლასის, კომპლემენტის C_{3b} და C_{3d} ფრაგმენტებისათვის და ა.შ.), რომლებიც B უჯრედების გააქტიურებას, რეცირკულაციას, წარმოშობის ადგილებში დაბრუნებას, T უჯრედებთან ურთიერთქმედებას და ა.შ. უზრუნველყოფენ.

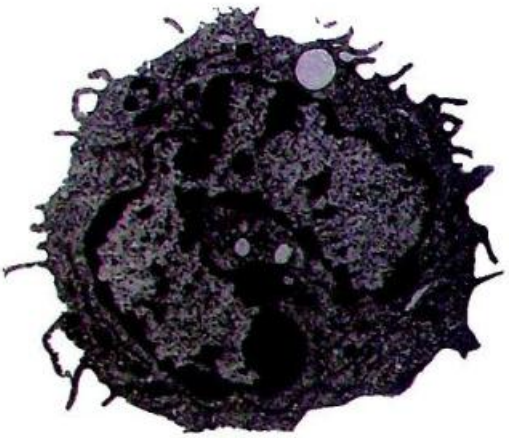
მორფოლოგიურად B უჯრედები მცირე ლიმფოციტებია. T უჯრედებისაგან განსხვავებით მათში გოლის სხეულების არსებობა დამახასიათებელი არ არის.

NK უჯრედები. NK უჯრედები ცირკულაციაში მყოფი ლიმფოციტების დაახლოებით 15%-ს შეადგენს. მათ ზედაპირზე T ან B უჯრედებისათვის დამახასიათებელი ანტიგენის გამომცნობი რეცეპტორები არ არსებობს. NK უჯრედებს T უჯრედებთან ან მონოციტ-მაკროფაგებთან საზიარო რეცეპტორები აქვს. ადამიანში NK უჯრედების გამოსავლენად, ძირითადად, CD16 და CD56 გამოიყენება.

მორფოლოგიურად NK უჯრედები დიდი მარცვლოვანი ლიმფოციტებია. ასეთივე აგებულების T უჯრედებისაგან განსხვავებით, მათი ციტოპლაზმა მეტი რაოდენობით აზუროფილურ გრანულებს შეიცავს.

NK უჯრედებს გარკვეული სიმსივნური უჯრედების გამოცნობისა და განადგურების უნარი აქვს. მათ მემბრანაში მდებარეობს იმუნოგლობულინების სუპეროჯახის მოლეკულები, რომლებიც მათ კილერულ აქტივობას აკონტროლებს. NK უჯრედების ზედაპირზე KIR (ინგლ., Killer cell inhibitory receptor, მკვლელი უჯრედის დამთრგუნავი რეცეპტორი) და KAR (ინგლ., Killer cell activatory receptor, მკვლელი უჯრედის გამააქტიურებელი რეცეპტორი) რეცეპტორებია გამოვლენილი. KAR რეცეპტორების ურთიერთქმედება სამიზნე უჯრედის ზედაპირზე არსებულ შესაბამის მოლეკულასთან უჯრედის გააქტიურებას იწვევს, ხოლო KIR რეცეპტორის დაკავშირება შესაბამის მოლეკულასთან (ჰისტოშეთავსებადობის მთავარი კომპლექსის (MHC) I კლასის მოლეკულასთან) სამიზნე უჯრედს სიკვდილისაგან იცავს. ამრიგად, სათანადო მოლეკულების (MHC I კლასის მოლეკულების) არსებობა ორგანიზმის უჯრედებს NK უჯრედების აგრესიისაგან იცავს. KIR სპეციფიური ლიგანდების (MHC I კლასის მოლეკულების) მოდიფიკაცია, რაც სიმსივნურ და ვირუს-ინფიცირებულ უჯრედებში სპონტანურად წარმოიქმნება, NK უჯრედების კილერული აქტივობის განხორციელების საშუალებას იძლევა.

IgG-ს მიმართ რეცეპტორების არსებობის გამო, NK უჯრედების სამიზნეს, თავის ზედაპირზე IgG ანტისხეულების მატარებელი უჯრედებიც წარმოადგენს. ასეთ თვისებას **ან-**



სურ. 14-13. მონოციტის ელექტრონოგრამა. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

ტისხეულ-დამოკიდებული უჯრედული ციტოტოქსიურობა ეწოდება. NK უჯრედები სხვადასხვა ციტოკინებს (ინტერფერონ γ-ს, ინტერლეიკინ-2-ს და ა.შ.) გამოყოფს, რასაც ჰემოპოეზისა და იმუნური პასუხის რეგულაციისათვის დიდი მნიშვნელობა აქვს.

ლიმფოციტების სიცოცხლის ხანგრძლიობა განსხვავებულია. ზოგიერთი მათგანი რამდენიმე დღე ცოცხლობს, ზოგი კი სისხლში წლების განმავლობაში ცირკულირებს. ლიმფოციტები ლეიკოციტების ერთადერთი სახეობაა, რომლებიც რეცირკულაციას განიცდის, ანუ სისხლიდან ქსოვილებში გადასვლის შემდეგ უკან ბრუნდება სისხლში.

მონოციტები. მონოციტები დიდი ზომის აგრანულოციტებია. მათი დიამეტრი 12მკმ-დან 20 მკმ-მდე მერყეობს. ბირთვი ოვალური, ნალისებრი ან თირკმლის ფორმის შეიძლება იყოს და, როგორც წესი, ექსცენტრულად მდებარეობს (სურ. 14-13). ქრომატინის კონდენსაციის ხარისხი უფრო დაბალია, ვიდრე ლიმფოციტში, რის გამოც ბირთვი შედარებით ნათელი შეფერილობისაა. ელექტრონული მიკროსკოპით ბირთვში 1-2 ბირთვაკის გარჩევაა შესაძლებელი.

მონოციტის ციტოპლაზმა ბაზოფილურია და ხშირად აზუროფილურ გრანულებს შეიცავს. გრანულები მთელ ციტოპლაზმაშია მიმოფანტული. ციტოპლაზმაში სუსტად განვითარებული მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადე, პოლისომები, გოლჯის აპარატი და მრავალი მცირე ზომის მიტოქონდრია მდებარეობს. უჯრედის ზედაპირზე დიდი რაოდენობით მიკროხაოები და პინოციტოზური ბუშტუკებია.

მონოციტები მონონუკლეური ფაგოციტური სისტემის უჯრედების წინამორბედი უჯრედებია. კაპილარის კედლის გაელისა და შემაერთებელ ქსოვილში მოხვედრის შემდეგ ისინი მაკროფაგებად დიფერენცირდება.

სისხლის ფირფიტები. სისხლის ფირფიტები – თრომბოციტები – უბირთვო, დისკოს ფორმის უჯრედული ფრაგმენტებია, რომელთა დიამეტრი 2-4 მკმ-ია. სისხლის ფირფიტები ძვლის წითელ ტვინში არსებული გიგანტური უჯრედების მეგაკარიოციტების მცირე ზომის ფრაგმენტებია. ნორმაში მათი რაოდენობა 1 მიკროლიტრ სისხლში 200 000–400 000-ია. თრომბოციტების სიცოცხლის ხანგრძლიობა დაახლოებით 10 დღეა.

სისხლის ფირფიტები სისხლძარღვის კედლის დაზიანების უბნებში თრომბის წარმოქმნაში მონაწილეობს და ორგანიზმს მასიური სისხლის დაკარგვისაგან იცავს.



სურ. 14-14. სისხლის ფირფიტის განივკვეთის ელექტრონოგრამა. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

თრომბოციტის შემადგენლობაში მორფოლოგიურად განსხვავებულ პერიფერიულ ზონას – ***ჰიალომერს*** და ცენტრალურ უბანს – ***გრანულომერს*** არჩევენ. ჰიალომერი ირგვლივად განლაგებულ მიკრომილაკებს და აქტინის ფილამენტების ორგანზომილებიან ბადეს შეიცავს (სურ. 14-14). თრომბოციტის პერიფერიული ზონა ორგანელებს არ შეიცავს.

გრანულომერის მიდამოში მიტოქონდრიები, მცირე რაოდენობით რიბოსომები, სუსტად განვითარებული გოლჯის აპარატი მდებარეობს. გრანულომერის ძირითად ნაწილს თრომბოციტების გრანულები ქმნის. არჩევენ შემდეგი სახის გრანულებს:

➢ ***მკვრივი სხეულაკები – დელტა გრანულები*** – 250-300 ნმ დიამეტრისაა, შეიცავს კალციუმის იონებს, პიროფოსფატს, ადფ-ს და ატფ-ს. ეს გრანულები ასევე შეიცავს სეროტონინს, რომელსაც თრომბოციტები პლაზმიდან ითვისებს.

➢ ***ალფა გრანულები*** – ოდნავ უფრო დიდი ზომისაა (300-500 ნმ დიამეტრის). მათ შემადგენლობაში ფიბრინოგენი, სისხლის ფირფიტების ზრდის ფაქტორი და თრომბოციტების სხვადასხვა სპეციფიური ცილა შედის.

➢ ***ლამბდა გრანულები*** – მცირე ზომის (175–250ნმ დიამეტრის) ბუშტუკებია, რომლებიც ლიზოსომურ ფერმენტებს შეიცავს.

➢ ***პეროქსისომები***

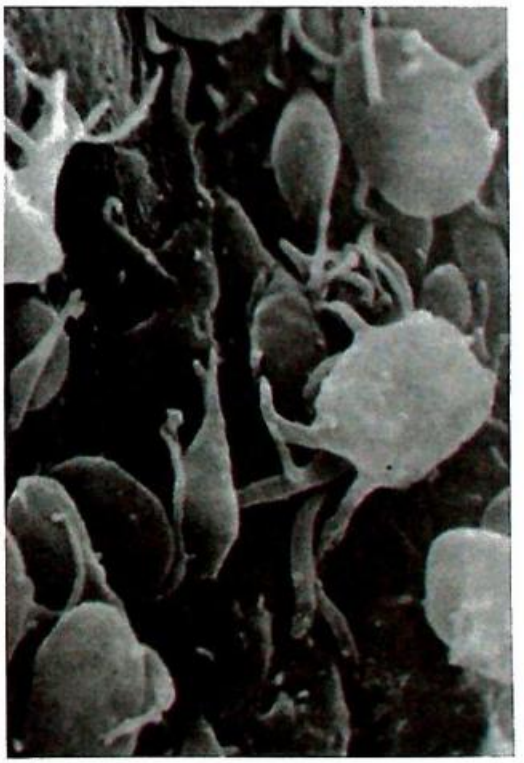
აზუროფილური გრანულების უმეტესობა, რომელიც თრომბოციტებში სინათლის მიკროსკოპით განირჩევა ალფა გრანულებია.

სისხლის ფირფიტების მონაწილეობა სისხლდენის შეჩერების პროცესში შემდეგნაირად ელინდება:

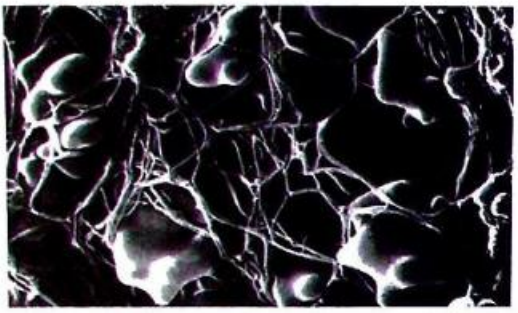
➢ ***პირველადი აგრეგაცია*** – ენდოთელიუმის მთლიანობის დარღვევას პლაზმის პროტეინების კოლაგენურ ბოჭკოებზე ადსორბცია მოსდევს. სისხლის ფირფიტები მომენტალურად იწყებს აგრეგაციას ამ დაზიანებულ არეში და თრომბოციტურ საცობს ქმნის (სურ. 14-15).

➢ ***მეორადი აგრეგაცია*** – თრომბოციტები α და λ გრანულების შიგთავსის გამოთავისუფლებას იწყებს. ადფ ფირფიტების აგრეგაციის პოტენციური ინდუქტორია.

➢ ***სისხლის კოაგულაცია.*** თრომბოციტების აგრეგაციის პროცესში სისხლის პლაზმის ფაქტორები, დაზიანებული სისხლძარღვი და თრომბოციტები დაახლოებით პლაზმის 13 ცილის ურთიერთქმედებას იწვევს, რასაც კასკადური რეაქციების ფორმა აქვს. ამ რეაქციებს შედეგად ფიბრინის წარმოქმნა მოჰყვება. ფიბრინი სამგანზომილებიან ბადეს ქმნის, რომელშიც ერითროციტები, ლეიკოციტები და სისხლის ფირფიტები იხ-



სურ. 14-15. თრომბოციტების აგრეგაცია სისხლძარღვის დაზიანების უბანში



სურ. 14-16. ერითროციტები და თრომბოციტები ფიბრინის ბადეში თრომბის ფორმირების პროცესში (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

ლართება. ასე წარმოიქმნება თრომბი (სურ. 14-16).

➢ ***თრომბის რეტრაქცია.*** თავდაპირველად თრომბი სისხლძარღვის სანათურშია გამოდრეკილი. შემდგომში სისხლის ფირფიტები აქტინის, მიოზინისა და ატფ-ს ურთიერთქმედების შედეგად იკუმშება, რასაც, შესაბამისად, თან ახლავს თრომბის ზომაში შემცირება.

➢ ***თრომბის მოცილება.*** თრომბი ფარავს სისხლძარღვის კედლის დეფექტს. თანდათანობით ახალი ქსოვილი წარმოიქმნება, რომელიც სისხლძარღვის კედლის მთლიანობას აღადგენს. ამის შემდეგ თრომბის მოცილება იწყება, რასაც პროტეოლიზური ფერმენტი პლაზმინი განაპირობებს. პლაზმინი პლაზმის პროფერმენტ პლაზმინოგენის გააქტიურების შედეგად წარმოიქმნება. ამ უკანასკნელს კი ენდოთელური უჯრედების მიერ გამომუშავებული პლაზმინოგენის აქტივატორი ახორციელებს. თრომბის მოცილების პროცესში λ გრანულების შიგთავსიც მონაწილეობს.

სისხლძარღვებში ცირკულაციისა და თრომბის წარმოქმნის პროცესში თრომბოციტი მნიშვნელოვან კონფორმაციულ ცვლილებებს განიცდის. ასეთი ცვლილების განხორციელებას ციტოჩონჩხის სპეციფიური აგებულება განაპირობებს. თრომბოციტის ციტოჩონჩხი ჰიალომერის მიკრომილაკების, აქტინის ფილამენტების პერიფერიული (პლაზმური მემბრანის ქვეშმდებარე) ბადისა და ციტოპლაზმური ბადისაგან იქმნება. აქტინის ფილამენტების პერიფერიული ბადე ორგანიზმილებიანია. აქტინის ფილამენტები ერთმანეთთან სპექტრინის მოლეკულების მეშვეობით არის დაკავშირებული. აღსანიშნავია, რომ თრომბოციტების სპექტრინი ერითროციტის სპექტრინისაგან განსხვავებული იზოფორმაა. აქტინის ფილამენტების პერიფერიული ბადე თრომბოციტების მემბრანის ინტეგრალურ ცილას – Na^+/K^+ ტუმბოს ანკირინის მეშვეობით უკავშირდება. თრომბოციტის ციტოჩონჩხის ამ ნაწილის ორგანიზაცია ერითროციტის ციტოჩონჩხის ორგანიზაციას ჰგავს. ერითროციტისაგან განსხვავებით, თრომბოციტის ციტოზოლში აქტინის ფილამენტების მეორე, ამჯერად სამგანზომილებიანი ბადე იქმნება. ამ ბადის ფილამენტები ერთმანეთს გრძელი ცილის – ფილამინის მეშვეობით უკავშირდება (იხ. თავი 2). აქტინის ფილამენტების მეორადი ბადე მთელ ციტოზოლს ავსებს და ფილამინის მეშვეობით თრომბოციტის მემბრანის ინტეგრალურ ცილებს უკავშირდება. აღნიშნული ინტეგრალური ცილა (1b–1X) გლიკოპროტეინია. მისი უჯრედგარე ნაწილი სისხლის შედედების სისტემის ორი ცილის რეცეპტორს წარმოადგენს. შესაბამისად ამ ცილის მეშვეობით თრომბოციტის ციტოჩონჩხი უშუალოდ თრომბს უკავშირდება. ამგვარი კავშირის მეშვეობით ციტოჩონჩხის უჯრედშიგა ცვლილება უჯრედის გარეთ მდებარე თრომბს გადაეცემა.

კავშირი კლინიკასთან

ფონ-ვილებრანდის დაავადება – მემკვიდრული დაავადებაა, რომლის დროსაც თრომბოციტებს დარღვეული აქვთ ადჰეზიის უნარი, ხოლო კოაგულაციის დრო გახანგრძლივებულია. დაავადებულ პირებში დაზიანების უბნებში ძლიერი სისხლდენა ვითარდება.

თავი 15

სისხლის წარმოქმნა — ჰემოპოეზი

მომწიფებული სისხლის უჯრედების სიცოცხლის ხანგრძლიობა საკმაოდ მოკლეა, ამიტომ ორგანიზმში მათი პოპულაციის მუდმივი განახლების საჭიროება არსებობს. განახლება სისხლმბად (ჰემოპოეზურ) ორგანოებში ღეროვანი უჯრედების გამრავლების გზით მიმდინარეობს. განვითარების ადრეულ ეტაპზე სისხლის პირველადი უჯრედები პირველად ექტოდერმაში (ეპიბლასტში) წარმოიქმნება და შემდეგ ყვითრის პარკის მეზოდერმაში გადაინაცვლებს. V კვირამდე ჰემოპოეზი ყვითრის პარკში მიმდინარეობს. V კვირიდან სისხლის წარმოქმნა ემბრიონის ღვიძლსა და ელენთაში გრძელდება. ემბრიონული განვითარების მეორე თვის ბოლოს ლავიწის ძვალი იწყებს გაძვალებას და მასში ძვლის ტვინი წარმოიქმნება. ჩონჩხის თანდათანობით გაძვალებასთან ერთად, ძვლის ტვინი სისხლის წარმოქმნის ცენტრალური ორგანო ხდება.

დაბადების შემდეგ ერითროციტების, გრანულოციტების, მონოციტებისა და სისხლის ფირფიტების წარმოქმნა მხოლოდ ძვლის წითელ ტვინში არსებული ღეროვანი უჯრედებისაგან ხდება. ამ უჯრედების წარმოქმნისა და მომწიფების პროცესს, შესაბამისად, ***ერითროციტოპოეზი, გრანულოციტოპოეზი, მონოციტოპოეზი*** და ***თრომბოციტოპოეზი*** ეწოდება. ლიმფოციტების საწყისი ღეროვანი უჯრედები, რომლებიც ლიმფობლასტებს აძლევს დასაბამს ასევე ძვლის ტვინში მდებარეობს. შემდგომში ლიმფობლასტები ლიმფოიდურ ორგანოებში გადაინაცვლებს და სხვადასხვა სახის ლიმფოციტებს აძლევს დასაბამს. ***ლიმფოპოეზი,*** მნიშვნელოვანი თავისებურებების გამო ცალკე თავში იქნება განხილული.

ძვლის ტვინის ღეროვანი უჯრედები თვითგანახლების მაღალი უნარის მქონე პოლიპოტენტური უჯრედებია. მათი შვილეული უჯრედების ნაწილი სპეციფიურ, დიფერენცირებულ უჯრედულ ფორმებს ქმნის, ნაწილი კი ღეროვან უჯრედად რჩება.

დღეისათვის დადგენილია, რომ სისხლის ყველა უჯრედი ერთი ღეროვანი უჯრედიდან ვითარდება, რის გამოც ამ უჯრედს ***პლურიპოტენტური*** (პოლიპოტენტური) უჯრედი ეწოდება. ეს უჯრედები განუწყვეტლივ მრავლდება და უჯრედთა ორ რიგს ქმნის:

- ***მიელოიდური რიგი,*** რომელიც მიელოიდურ უჯრედებს – ერითროციტებს, გრანულოციტებს, მონოციტებს და თრომბოციტებს აძლევს დასაბამს;
- ***ლიმფოიდური რიგი,*** რომელიც ლიმფოციტების წარმოქმნას უზრუნველყოფს.

მიელოიდური რიგის უჯრედები განვითარების ყველა საფეხურს ძვლის ტვინში გადის, ლიმფოიდური რიგის უჯრედები კი თიმუსში, ელენთასა და ლიმფურ კვანძებში გადაინაცვლებს, სადაც ლიმფოციტების საბოლოო ჩამოყალიბება მიმდინარეობს.

ღეროვანი უჯრედების გამრავლების პროცესში წარმოიქმნება შვილეული უჯრედები, რომლებსაც შედარებით შეზღუდული პოტენციური შესაძლებლობები აქვს. მათ ***უნიპოტენტური წინამორბედი (პროგენიტორი)*** უჯრედები ეწოდება. ეს უჯრედები დასაბამს აძლევს ***ბლასტებს,*** რომლებშიც კონკრეტული რიგის უჯრედისათვის დამახასიათებელი სტრუქტურული დიფერენციაციის პირველი ნიშნები ჩნდება. ღეროვანი უჯრედების გამრავლების ინტენსივობა მათი შედარებით მცირერიცხოვანი პოპულაციის მუდმივობის შენარჩუნების საშუალებას იძლევა. უნიპო-

ტენტურ და ბლასტურ ფორმებში პროლიფერაციული აქტივობა უფრო მაღალია, რაც გაცილებით დიდი რაოდენობით დიფერენცირებული უჯრედების წარმოქმნის საშუალებას იძლევა. უნიპოტენტური უჯრედების გამრავლების პროცესში, როგორც ანალოგიური უნიპოტენტური, ისე ბლასტური ფორმების წარმოქმნა ხდება, ხოლო ბლასტური ფორმები მხოლოდ მომწიფებულ უჯრედებს აძლევს დასაბამს.

ამრიგად, ჰემოპოეზი ღეროვანი უჯრედებისაგან წარმოქმნილი უჯრედების პერმანენტული (მუდმივი) პროლიფერაციისა და დიფერენციაციის პროცესია, რომლის დროსაც დიფერენციაციის ხარისხის მატებასთან ერთად, უჯრედების პროლიფერაციული შესაძლებლობები თანდათან ქვეითდება, ხოლო ფუნქციური შესაძლებლობები თანდათანობით იზრდება.

ღეროვანი უჯრედები და მათი შთამომავლობა უჯრედთა კოლონიებს ქმნის, რომელთა შიგნით ერთი ან რამდენიმე ტიპის სისხლის უჯრედის წარმოქმნა ხდება. ასეთ უჯრედებს ***კოლონიის შემქმნელი უჯრედები*** ან ***კოლონიის შემქმნელი ერთეულები*** ეწოდება.

ჰემოპოეზის მიმდინარეობა მნიშვნელოვნად არის დამოკიდებული ზრდის ფაქტორებსა და იმ მიკროგარემოზე, რომელშიც განვითარებადი უჯრედები იმყოფება. სისხლის უჯრედებს მიკროგარემოს სისხლმბადი ორგანოების სტრომის უჯრედები ქმნის. სისხლის უჯრედების განვითარება **ზრდის ფაქტორების** მოქმედებაზეა დამოკიდებული. ზრდის ფაქტორები ადგილობრივად ან ორგანიზმის სხვა უბნებში გამომუშავდება. ისინი სისხლის უჯრედების გამრავლებას, დიფერენციაციასა და მომწიფებას აკონტროლებენ. თითოეულ ფაქტორს შესაძლოა სამივე პროცესზე ჰქონდეს გავლენა. ამ ფაქტორებს სხვანაირად ***კოლონიის მასტიმულირებელ ფაქტორებს*** ან ***ჰემოპოეტინებს*** უწოდებენ.

ძვლის ტვინი

ძვლის ტვინი ჰემოპოეზის ცენტრალური ორგანოა. ამავე დროს, იგი იმუნოპოეზის ცენტრალური ორგანოცაა, ვინაიდან მასში პრე–T ლიმფოციტების წარმოქმნა, B და NK უჯრედების მომწიფება მიმდინარეობს. გარდა ამისა, ძვლის ტვინში დიდი რაოდენობით ფიქსირებული მაკროფაგებია, რომლებიც სისხლის დაბერებული უჯრედების ფაგოციტოზს ახორციელებს.

ძვლის ტვინი ლულისებრი ძვლების არხებში და ღრუბლისებრი ძვლების სივრცეებში მდებარეობს. არჩევენ ორი სახის ძვლის ტვინს: ***წითელ ანუ ჰემატოგენურ ძვლის ტვინს*** და ***ყვითელ ძვლის ტვინს.*** პირველის შეფერილობას მასში არსებული სისხლის უჯრედები განსაზღვრავს, მეორისას კი – დიდი რაოდენობით ცხიმოვანი უჯრედები. ახალშობილებში მხოლოდ წითელი ძვლის ტვინი გვხვდება. ბავშვის ზრდასთან ერთად, ძვლის ტვინის უმეტესი ნაწილი თანდათან ყვითელი ხდება. განსაკუთრებულ შემთხვევებში (მაგ. სისხლდენის ან ჰიპოქსიის დროს) ყვითელი ძვლის ტვინის წითლად გარდაქმნაა შესაძლებელი.

ძვლის ტვინს ძვლის არტერიების მედულური ტოტები კვებავს. არტერიების წვრილი ტოტები იძლევა კაპილარულ ქსელს, რომელიც თხელკედლიან სინუსოიდურ კაპილარებში გრძელდება. სინუსოიდური კაპილარები დიდ ცენტრალურ სინუსში ბოლოვდება, საიდანაც ვენური სისხლძარღვები იღებს სათავეს. ძვლის ტვინის სინუსოიდების კედელი თხელი წყვეტილი ენდოთელური შრისა და წყვეტილი ბაზალური მემბრანისაგან შედგება.

სისხლძარღვებს შორის რეტიკულური უჯრედები მდებარეობს, რომლებიც თავიანთი მორჩებით კაპილარის კედლების ზედაპირის 50%-ზე მეტს ფარავს. ამასთანავე, რეტიკულური უჯრედები ერთმანეთს უკავშირდება და ქმნის სამგანზომილებიან ბადეს,

რომელიც განვითარებად სისხლის უჯრედებს საყრდენს უქმნის. რეტიკულური უჯრედები ექსტრაცელულური მატრიქსის კომპონენტებს – I და III ტიპის (რეტიკულურ) კოლაგენურ ბოჭკოებს, გლიკოზამინოგლიკანებს (ქონდროიტინ სულფატი, ჰიალურონის მჟავა, ჰეპარან სულფატი), გლიკოპროტეინებს (ლამინინი. ფიბრონექტინი, ჰემონექტინი) გამოიმუშავებს და სისხლის უჯრედების არსებობისა და განვითარებისათვის ხელსაყრელ მიკროგარემოს ქმნის. რეტიკულურ უჯრედებში გარკვეული ზრდის ფაქტორებიც გამომუშავდება.

რეტიკულური უჯრედები სისხლის განვითარებად უჯრედებთან უშუალო კონტაქტს ამყარებს. სავარაუდოა, რომ ასეთი უჯრედ-უჯრედული ურთიერთობანი ჰემოპოეზის მიმდინარეობისათვის ძალიან მნიშვნელოვანია.

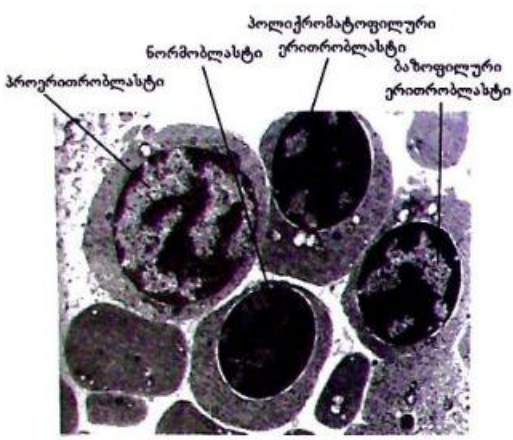
მწიფე უჯრედების გადასვლა სისხლში სპეციალური ფაქტორებით კონტროლდება, რომლებიც ორგანიზმის მოთხოვნილების შესაბამისად გამომუშავდება. ასეთი აქტივობის რამდენიმე ნივთიერებაა ცნობილი, მათ შორის კომპლემენტის C_3 კომპონენტი, ჰორმონები (გლუკოკორტიკოიდები და ანდროგენები) და ზოგიერთი ბაქტერიული ტოქსინი.

ᲙᲐᲕᲨᲘᲠᲘ ᲙᲚᲘᲜᲘᲙᲐᲡᲗᲐᲜ

ლეიკემიის ზოგიერთი ფორმის ან დიდი რაოდენობით სისხლის დაკარგვის შემთხვევაში ყვითელ ძვლის ტვინში ცხიმის შემცველობა უჯრედებში მცირდება და ქრება, რის შედეგადაც უჯრედები ზომაში კლებულობს. გამოთავისუფლებულ არეებში ჰემოპოეზური უბნები ჩნდება, რის შედეგადაც ყვითელი ძვლის ტვინი წითელი ძვლის ტვინით იცვლება.

ᲔᲠᲘᲗᲠᲝᲪᲘᲢᲝᲞᲝᲔᲖᲘ. ერითროციტების დიფერენციაცია და მომწიფება თანმიმდევრულად ***პროერითრობლასტის, ბაზოფილური ერითრობლასტის, პოლიქრომატოფილური ერითრობლასტის, ორთოქრომატოფილური ერითრობლასტის (ნორმობლასტის), რეტიკულოციტისა და ერითროციტის*** სტადიებს მოიცავს.

ერითროიდული რიგის I უჯრედი, რომელიც სხვა უჯრედებისაგან გამოირჩევა ***პროერითრობლასტია.*** ღეროვანი უჯრედიდან პროერითრობლასტის ჩამოყალიბებას ერითროპოეტინი განაპირობებს. პროერითრობლასტი დიდი ზომის უჯრედია. მას დიდი ბირთვი, ნაზი ქრომატინი და კარგად გასარჩევი ბირთვაკი აქვს. მისი ციტოპლაზმა ბაზოფილურია. შემდეგ სტადიაზე, დაახლოებით 20 სთ-ის შემდეგ, ***ბაზოფილური ერითრობლასტი*** წარმოიქმნება, რომელსაც მკვეთრად ბაზოფილური ციტოპლაზმა და კონდენსირებული ბირთვი გააჩნია. მასში ბირთვაკი აღარ განირჩევა. ამ ორი უჯრედის ბაზოფილიას პოლისომების დიდი რაოდენობა განაპირობებს. ბაზოფილური ერითრობლასტი 3 მიტოზური გაყოფის შემდეგ ჰემოგლობინის სინთეზს იწყებს. თანდათანობით, უჯრედში პოლისომების რაოდენობა კლებულობს, ხოლო ჰემოგლობინის რაოდენობა მატულობს. ამ სტადიაზე უჯრედი სხვადასხვაფრად იღებება, რის გამოც მას ***პოლიქრომატოფილურერითრობლასტს*** უწოდებენ. ამ უჯრედს გაყოფის უნარი აღარ გააჩნია. ნელ-ნელა ბირთვის კონდენსაციის ხარისხი მატულობს, ბაზოფილია ქრება და ციტოპლაზმა მთლიანად აციდოფილური ხდება. ასეთ უჯრედს ***ორთოქრომატოფილური ერითრობლასტი (ნორმობლასტი)*** ეწოდება (სურ. 15-1). ეს პროცესი დაახლოებით 5 დღეს მოიცავს. ნორმობლასტი მრავლობით გამონაზარდს ქმნის და ბირთვს ციტოპლაზმის ვიწრო ზოლთან ერთად გარეთ აძევებს (სურ. 15-2). ბირთვს მაკროფაგი შლის. ამ უჯრედს ***რეტიკულოციტი*** ეწოდება და მას ჯერ კიდევ შერჩენილი აქვს პოლისომების მცირე რაოდენობა, რომლებიც ბრილიანტკრეზილ ლურჯით შეღებვისას ნაზი ბადისებრი სტრუქტურის სახით ვლინდება. რეტიკუ-



სურ. 15-1. განვითარების სხვადასხვა სტადიაზე მყოფი ერითროციტების ელექტრონოგრამა (L.Junqueira, J. Carneiro , R.L. Kelley, Basic Histology, 1998 მიხედვით).

ლოციტის დასახელებას ამ ბადისებრი სტრუქტურის არსებობა განაპირობებს. რეტრიკულოციტი მალე პოლისომებსაც კარგავს და ***მწიფე ერითროციტად*** გადაიქცევა. ბაზოფილური ერითრობლასტის საშუალო სიცოცხლის ხანგრძლიობა 20 სთ-ია, პოლიქრომატოფილურის – 25 სთ, ნორმობლასტის – 30სთ, ხოლო რეტიკულოციტის 3 დღე.

ძვლის ტვინში ერითროციტების განვითარება მაკროფაგის მახლობლად ხდება, რომელიც რკინის მარაგს შეიცავს. მაკროფაგის ირგვლივ ერითრობლასტური კუნძული ყალიბდება (სურ. 15-3). მაკროფაგები დაბერებულ ერითროციტებს შლის და რკინის შემცველი კომპლექსი – ფერიტინი – ახალგაზრდა ერითრობლასტებთან გადააქვს. ამასთან ერთად, მაკროფაგები ასევე გამოიმუშავებს ზრდის ფაქტორებს, რომლებიც ჰემოპოეზს ასტიმულირებს.

კაშხირი კლინიკასთან

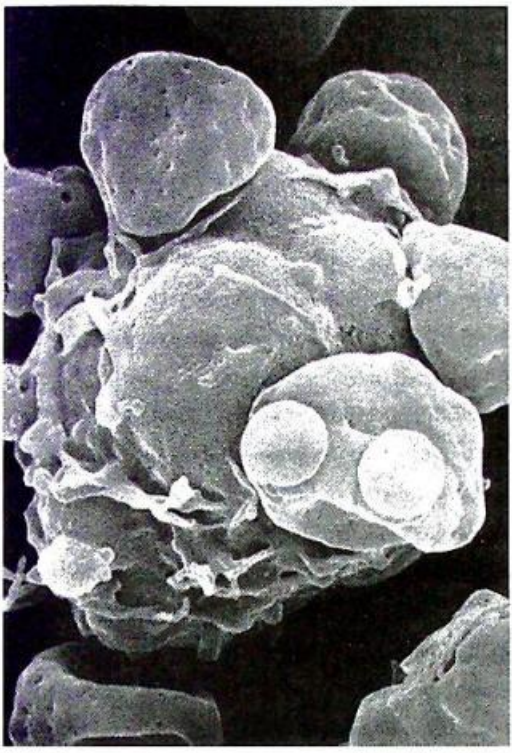
ჰემოპოეტინის ჭარბი რაოდენობით გამოყოფა პოლიციტემიის (ერითროციტების რაოდენობის მატება) განვითარებას იწვევს, რაც ზრდის სისხლის სიბლანტეს და აძნელებს სისხლის ცირკულაციას. ჰემოპოეტინის ჭარბი სეკრეცია ერითროპოეტინმაპროდუცირებელი უჯრედების სიმსივნით არის განპირობებეული. ასეთ ავადმყოფებში ერითროციტების რაოდენობა 1 მმ³ შესაძლებელია 10 მლნ-ს აღწევდეს

ბრანულოციტოპოეზი. მიელოიდური რიგის პირველი უჯრედი ***მიელობლასტია.*** მისი ბირთვი ნაზ ქრომატინს შეიცავს და მასში ბირთვაკი კარგად განირჩევა. მიელობლასტისაგან ***პრომიელოციტი*** წარმოიქმნება, რომელიც ბაზოფილური ციტოპლაზმითა და აზუროფილური გრანულების წარმოქმნით ხასიათდება (სურ. 15-4). ეს გრანულები ლიზოსომურ ფერმენტებს და მიელოპეროქსიდაზას შეიცავს. პრომიელოციტი ***სამივე ტიპის გრანულოციტს*** აძლევს დასაბამს. დიფერენცირების პირველი ნიშნები, სპეციფიური გრანულების სახით, ***მიელოციტში*** ჩნდება.

ნეიტროფილური მიელოციტის ბირთვი, პრომიელოციტთან შედარებით, მეტად კონდენსირებულია. ბირთვის გარსი ინვაგინაციებს წარმოქმნის. ჩნდება სპეციფიური გრანულები, რომლებიც აზუროფილურ გარანულებთან

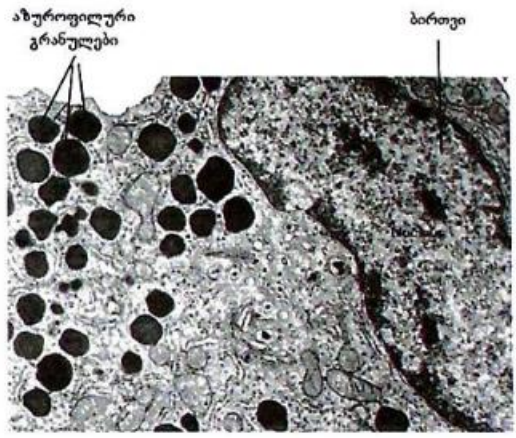


სურ. 15-2. ადამიანის ნორმობლასტი ბირთვის გამოძევების პროცესში (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).



სურ. 15-3. ერითრობლასტური კუნძული მაკროფაგის ირგვლივ. სკანოგრამა

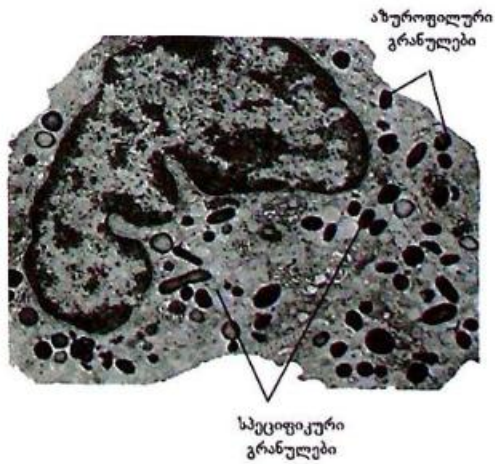
ნაწილებული. ზემოთ აღწერილი პროცესები წარმოქმნის განაყოფილებაში მიმდინარეობს, რასაც დაახლოებით 7 დღე სჭირდება. მომწიფებული ნეიტროფილები განთავსდება სამარაგო განაყოფილებაში, საიდანაც ორგანიზმის მოთხოვნის შესაბამისად პერიფერიულ სისხლში გადადის (იხ. თაეი 14).



სურ. 15-4. პრომიელოციტის ელექტრონოგრამა (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

შედარებით ნაკლები ელექტრონული სიმკვრივით ხასიათდება (სურ. 15-5).

მეტამიელოციტის სტადიაზე ქრომატინის კონდენსაციის ხარისხი და ბირთვის ინვაგინაციების რიცხვი კიდევ უფრო მატულობს. ბირთვი დამახასიათებელ წაგრძელებულ ფორმას იღებს, რის გამოც ამ უჯრედებს ***ჩხირბირთვიან ნეიტროფილებს*** უწოდებენ. ციტოპლაზმაში აზუროფილური და სპეციფიური გრანულებია. გრანულების 80%-ს სპეციფიური გრანულები ქმნის. განვითარების საბოლოო სტადიაზე ბირთვი რამდენიმე წილაკად იყოფა და ***სეგმენტბირთვიანი ნეიტროფილი*** ყალიბდება. ძვლის ტვინში ნეიტროფილები ორ – წარმოქმნისა და სამარაგო განაყოფილებაშია გა-



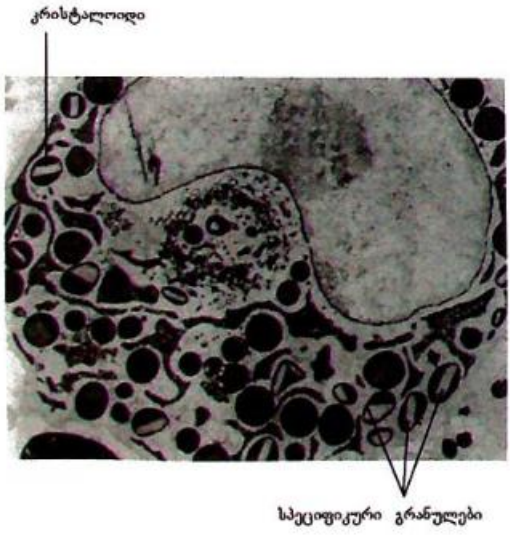
სურ. 15-5. ნეიტროფილური მიელოციტის ელექტრონოგრამა (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

ეოზინოფილური და ბაზოფილური ლეიკოციტების განვითარება ანალოგიურად მიმდინარეობს.

ეოზინოფილური მიელოციტის ციტოპლაზმა სუსტად ბაზოფილური, სპეციალური გრანულები კი – მკვეთრად ეოზინოფილურია. სპეციფიური გრანულები, აზუროფილურ გრანულებთან შედარებით ოდნავ ნაკლები ელექტრონული სიმკვრივით გამოირჩევა. მათ ცენტრში კრისტალოიდის გული მდებარეობს (სურ. 15-6). მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადე და გოლჯის აპარატი კარგად არის განვითარებული. ბირთვში ქრომატინის კონდენსაციის ხარისხი არ არის მაღალი.

ეოზინოფილურ ლეიკოციტს ჩხირბირთვიანი ფორმა არ გააჩნია. მეტამიელოციტის სტადიაზე ბირთვი ფორმას მსუბუქად იცვლის და, ჩვეულებრივ, მწიფე ეოზინოფილი მხოლოდ ორი წილისაგან შემდგარ ბირთვს შეიცავს.

ბაზოფილური მიელოციტების რაოდენობა ძვლის ტვინში ყოველთვის უმნიშვნელოა. მათ შესწავლას ისიც აძნელებს, რომ მათი გრანულების შიგთავსი წყალში ხსნადია და პრეპარატის დამზადების პროცესში ნაწილობრივ ან სრულიად ირეცხება. მათი ბირთვი, სხვა მიელოციტების ბირთვთან შედარებით ნაკლებ კონდენსირებულია. ციტოპლაზმა სუსტად ბაზოფილურია და სხვადასხვა ზომის ბაზოფილურ გრანულებს შეიცავს.



სურ. 15-6. ეოზინოფილური მიელოციტის ელექტრონოგრამა. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

მონოციტოპოეზი. მონოციტებს და გრანულოციტებს საერთო პოლიპოტენტური კოლონიის წარმომქმნელი წინამორბედი უჯრედი აქვთ. ეს უჯრედები (შესაბამისი ზრდის ფაქტორის მოქმედებით) ან მიელობლასტებს, ან მონობლასტებს აძლევს დასაბამს. მორფოლოგიურად მიელობლასტისა და მონობლასტის გარჩევა თითქმის შეუძლებელია. ***მონობლასტი*** რამდენჯერმე იყოფა და წარმოქმნის ***პრომონოციტს***, რომელიც დიდი, (დაახლოებით 18 მკმ დიამეტრის მქონე) ზომის ბაზოფილური უჯრედია. მისი ბირთვი ეუქრომატულია, ბირთვაკი კარგად არის გამოხატული. პრომონოციტი ორჯერ იყოფა და ***მონოციტს*** წარმოქმნის. მთელ ამ პროცესს დაახლოებით 55 სთ სჭირდება. ძვლის ტვინში მონოციტების მარაგის შექმნა არ ხდება. ისინი წარმოქმნისთანავე სინუსებში გადადიან. სისხლში მონოციტები რამდენიმე საათი ცირკულირებს, რის შედეგადაც ისინი შემაერთებელ ქსოვილში გადადიან და მაკროფაგებს წარმოქმნიან. მაკროფაგებს გამრავლების უნარი აქვს, მაგრამ მისი ხარისხი საკმაოდ დაბალია და უჯრედული პოპულაციის განახლებისათვის არსებითი მნიშვნელობა არა აქვს.

ლიმფოციტოპოეზი. ლიმფოციტების წინამორბედი ღეროვანი უჯრედები ძვლის ტვინში მდებარეობს. ისინი ***ლიმფობლასტებს*** წარმოქმნიან. ლიმფობლასტი დიდი ზო-

მის უჯრედია. იგი 2-3-ჯერ იყოფა და წარმოქმნის ***პროლიმფოციტს.*** ეს უკანასკნელი უფრო მცირე ზომისაა, მაგრამ მწიფე ლიმფოციტისათვის დამახასიათებელ არც ერთ ზედაპირულ მარკერს არ შეიცავს. პროლიმფოციტების ნაწილი (ე.წ. პრე–T ლიმფოციტები) თიმუსში გადაინაცვლებს და მათგან T ლიმფოციტები ყალიბდება. დარჩენილი ნაწილი B ლიმფოციტებსა და NK უჯრედებს აძლევს დასაბამს. როგორც T, ისე B ლიმფოციტები თიმუსიდან და ძვლის ტვინიდან პერიფერიულ ლიმფოიდურ ორგანოებში (ელენთა, ლიმფური კვანძი, თავისუფალი ლიმფოიდური ქსოვილი) გადაინაცვლებს, სადაც მათი შემდგომი მომწიფება მიმდინარეობს (ეს პროცესი დაწვრილებით მომდევნო თავში იქნება განხილული).

თრომბოციტოპოეზი. სისხლის ფირფიტები ძვლის ტვინში მწიფე ***მეგაკარიოციტების*** ციტოპლაზმის ფრაგმენტაციის გზით წარმოიქმნება. მეგაკარიოციტებს, თავის მხრივ, დასაბამს ***მეგაკარიობლასტები*** აძლევს.

მეგაკარიობლასტი 15-50 მკმ დიამეტრის მქონე უჯრედია, ოვალური ან თირკმლის ფორმის ბირთვით, რომელიც მრავალობით ბირთვაკს შეიცავს. ბირთვი პოლიპლოიდურია (დაახლოებით 30-ჯერ უფრო მეტ დნმ-ს შეიცავს, ვიდრე ნორმული უჯრედი). ციტოპლაზმა ჰომოგენური და ბაზოფილურია.

მეგაკარიოციტი გიგანტური უჯრედია (35-150 მკმ დიამეტრით), უსწორმასწორო ფორმის ბირთვით და უხეში ქრომატინით. ბირთვაკი არ განირჩევა. ციტოპლაზმა დიდი რაოდენობით მიტოქონდრიებს, კარგად განვითარებულ ენდოპლაზმურ ბადეს და გოლჯის აპარატს შეიცავს. მეგაკარიოციტების მომწიფებასთან ერთად მისი პლაზმური მემბრანა ციტოპლაზმაში უსწორმასწორო ფორმის მრავალ ინვაგინაციას (ჩანადრეკს) ქმნის. თანდათანობით ეს ჩანადრეკები ციტოპლაზმას ემიჯნება და ე.წ. ***დემარკაციულ მემბრანებს*** წარმოქმნის. დემარკაციული მემბრანები მეგაკარიოციტების ციტოპლაზმის ნაწილს გამოყოფს. მეგაკარიოციტები ძვლის ტვინის სინუსოიდური კაპილარების გასწვრივ მდებარეობს. მათი გრძელი მორჩები ენდოთელურ უჯრედებს შორის არსებული სივრცეების გაყოლით უშუალოდ სინუსოიდის სანათურში მდებარეობს. ამ წანაზარდებს ხშირად პროთრომბოციტებს უწოდებენ. მათი ფრაგმენტაციის გზით თრომბოციტები უშუალოდ სისხლძარღვის სანათურში წარმოიქმნება.

ერთი მეგაკარიოციტი 4000-დან 8000-მდე სისხლის ფირფიტას წარმოქმნის. ამ პროცესში იგი თანდათანობით ციტოპლაზმას კარგავს და საბოლოოდ კედომას განიცდის. ძვლის ტვინში მეგაკარიოციტების საერთო რაოდენობის დაახლოებით 10%-ს დეგენერაციული უჯრედები ქმნის.

თავი 16

იმუნური სისტემა და ლიმფოიდური ორგანოები

იმუნური სისტემა ორგანოების (ძვლის წითელი ტვინი, თიმუსი, ელენთა, ლიმფური კვანძი), სხვადასხვა ორგანოში მოთავსებული ლიმფოიდური ქსოვილისა და დამოუკიდებელი უჯრედების (ლიმფოციტები, მონონუკლეური ფაგოციტების სისტემის უჯრედები, გრანულოციტები) ერთობლიობაა. იმუნური სისტემა ორგანიზმს მიკრობებისა და გარემოს სხვა დამაზიანებელი აგენტებისაგან იცავს. იმუნური სისტემის უჯრედებს „საკუთარისა" და „უცხოს" განსხვავების უნარი აქვს, რის გამოც ისინი „უცხო" მოლეკულების და თვით ორგანიზმში წარმოქმნილი სიმსივნური უჯრედების გაუვნებელყოფას უზრუნველყოფენ.

იმუნური სისტემის მთავარ სპეციალიზებულ უჯრედებს ლიმფოციტები წარმოადგენს, მაგრამ სრულყოფილ იმუნურ პასუხს ისინი სხვა უჯრედებთან კოოპერაციაში ახორციელებენ. გრანულოციტები (ნეიტროფილები, ბაზოფილები, ეოზინოფილები) იმუნოლოგიურად აქტიური ნივთიერებების წარმოქმნისა და ბაქტერიული ინფიცირების უბნებში დიდი რაოდენობით დაგროვების უნარით ხასიათდება. ნეიტროფილების მაღალი ფაგოციტური აქტიურობა მიკრობებისა და კონკრეტული ანტიგენების რაოდენობის შემცირებას უზრუნველყოფს. ამასთანავე, ნეიტროფილები სხვადასხვა, იმუნოლოგიურად აქტიურ ნივთიერებებს (სიმსივნის ნეკროზის ფაქტორს, ინტერლეიკინ –12-ს და ა.შ.) გამოიმუშავებს, რაც მათ იმუნორეგულაციურ თვისებებს ანიჭებს. მონოციტები და მაკროფაგები მიკრობებისა და სხვადასხვა ნარჩენების აქტიური ფაგოციტოზის უნარით ხასიათდება. ამრიგად, იმუნური პასუხი ყოველთვის დიდი რაოდენობით სხვადასხვა უჯრედების შეთანხმებული მოქმედების შედეგია. სრულყოფილი იმუნური პასუხის განხორციელების პროცესში უჯრედები ერთმანეთთან უშუალოდ ან სპეციალური შუამავლების – ციტოკინების მეშვეობით ურთიერთქმედებს.

ციტოკინები მცირე ზომის (8-დან 80 კილოდალტონამდე წონის) ცილებია, რომლებიც აუტოკრინული ან პარაკრინული გზით მოქმედებს. დღეისათვის ადამიანის ორგანიზმში 100-მდე ციტოკინია იდენტიფიცირებული. ციტოკინებს ინტერლეიკინები (ილ-1-დან ილ-18-მდე), ინტერფერონები, კოლონიის მასტიმულირებელი ფაქტორები, სიმსივნის ნეკროზის ფაქტორები, ზრდის ფაქტორები და ქემოკინები (ქემოტაქსისური ციტოკინები) ეკუთვნის.

ციტოკინები ანტიგენ-სპეციფიურობით არ ხასიათდება, მაგრამ მათი წარმოქმნა ყოველთვის ანტიგენის მოქმედებით არის განპირობებული. ციტოკინები სამიზნე უჯრედების ზედაპირზე სპეციფიურ რეცეპტორებს უკავშირდება და რეაქციათა კასკადის წარმოქმნის გზით შესაბამისი გენების აქტივობის ინდუქციას, გაძლიერებას ან დათრგუნვას იწვევს.

ევოლუციის პროცესში სპეციფიური იმუნური დაცვის ორი განსხვავებული, მაგრამ ამავე დროს მჭიდროდ დაკავშირებული ტიპი – ***უჯრედული და ჰუმორული იმუნიტეტი*** – აღმოცენდა. ***უჯრედული იმუნიტეტის*** შემთხვევაში იმუნოკომპეტენტური უჯრედები მიკრობებთან, უცხო (სიმსივნურ ან გადანერგილ) და ვირუს-ინფიცირებულ უჯრედებთან უშუ-

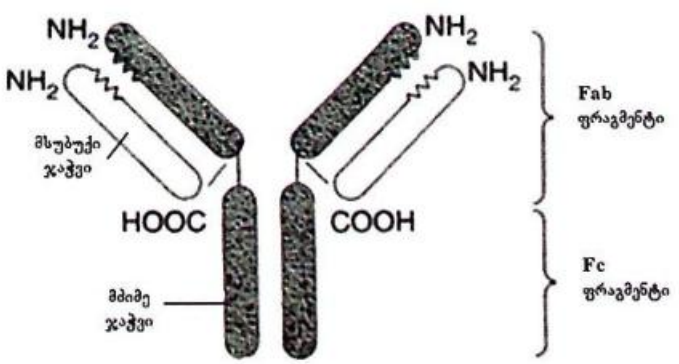
ალოდ ურთიერთქმედებს და ანადგურებს მათ. ***ჰუმორული იმუნიტეტი*** ანტისხეულებთან არის დაკავშირებული. ანტისხეულები უცხო ნივთიერებებს აუვნებელყოფს და მათ დაშლაში მონაწილეობს.

ორგანიზმში მოხვედრისას უცხო ნივთიერება იმუნურ სისტემაზე მოქმედებს როგორც იმუნოგენი, ე.ი. ნივთიერება, რომელსაც მასპინძლის მხრიდან იმუნური პასუხის გამოწვევა შეუძლია. პასუხი შეიძლება იყოს უჯრედული, ჰუმორული, ან უმეტეს შემთხვევაში, კომბინირებული. იმუნოგენობა ანტიგენის თვისებაა. შესაბამისად, ანტიგენს ანტისხეულების წარმოქმნისა და/ან T ლიმფოციტების გააქტიურების უნარი გააჩნია. როგორც წესი, იმუნურ პასუხს იწვევს არა მთლიანად ანტიგენი, არამედ მისი გარკვეული უბნები, რომლებსაც ***ეპიტოპებს*** ან ***ანტიგენურ დეტერმინანტებს*** უწოდებენ. ეპიტოპები ანტიგენის იმუნოლოგიურად აქტიური უბნებია, რომლებსაც T უჯრედის ანტიგენურ რეცეპტორებთან ან ანტისხეულებთან სპეციფიური ურთიერთობის უნარი აქვთ.

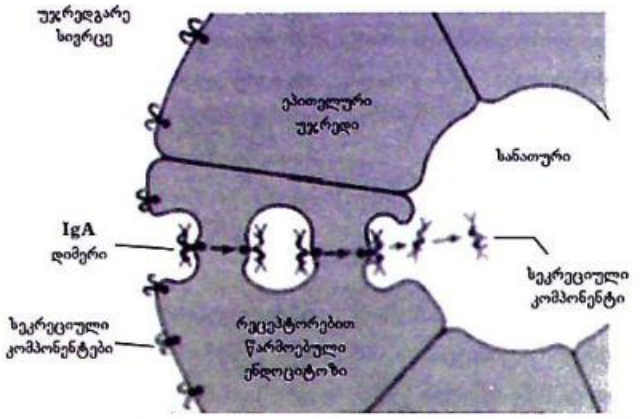
იმუნური პასუხის ჩამოყალიბების პროცესში ანტიგენის გამოცნობა რეცეპტორების ორი განსხვავებული ჯგუფის – ანტისხეულებისა და T ლიმფოციტის ანტიგენ-სპეციფიური რეცეპტორების მიერ ხორციელდება.

ანტისხეული სპეციფიური ცილაა, რომელიც გააქტიებულ B ლიმფოციტებში (პლაზმურ უჯრედებში) კონკრეტული ანტიგენის მოქმედების პასუხად გამომუშავდება და ამავე ანტიგენის ეპიტოპებთან ურთიერთქმედების უნარი გააჩნია. ანტისხეულები გლობულური ცილებია. მათ ასევე იმუნოგლობულინებს უწოდებენ. ანტისხეულის მოლეკულას ასო Y-ს ფორმა აქვს. იგი ორი იდენტური მსუბუქი და ორი იდენტური მძიმე ჯაჭვისაგან შედგება (სურ. 16-1).

იმუნოგლობულინის მოლეკულაში ***ცვალებადი (ვარიაბელური)*** და ***მუდმივი (კონსტანტური)*** შენების უბნები განირჩევა. თითოეულ მსუბუქ ჯაჭვს ერთი ცვალებადი და ერთი მუდმივი, მძიმე ჯაჭვს კი – ერთი ცვალებადი და სამი ან ოთხი მუდმივი უბანი აქვს. იზოლირებული მძიმე ჯაჭვების COOH ბოლოები ადვილად კრისტალდება, რის გამოც ამ მონაკვეთს Fc ფრაგმენტს (ინგლ. fragment crystalizable, კრისტალიზებადი ფრაგმენტი) უწოდებენ. სხვადასხვა ანტისხეულების ***Fc ფრაგმენტები*** სხვადასხვა უჯრედის სპეციფიურ ზედაპირულ რეცეპტორებს უკავშირდება. ანტისხეულის ოთხი N ბოლო (2 მსუბუქი და 2 მძიმე ჯაჭვის) ქმნის ***Fab ფრაგმენტს***



სურ. 16-1. ანტისხეულის მოლეკულის აგებულების სქემა.



სურ. 16-2. სეკრეციული IgA–ს ტრანსპორტის მექანიზმი
(L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით)

(ინგლ. fragment antigen-binding, ანტიგენის შემბოჭველი უბანი). ანტიგენდამაკავშირებელი უბანი მსუბუქი და მძიმე ჯაჭვის ცვალებადი უბნების ზედაპირზე მდებარე 2 ნმ სიგრძისა და 3 ნმ სიგანის ჩაღმავებაა. ანტიგენურ ეპიტოპებს ანტისხეულები Fab ფრაგმენტით უკავშირდება. მძიმე ჯაჭვების მუდმივი უბნები **α-, γ-, δ-, ε- და μ-** ჯაჭვებით იქმნება. შესაბამისად, 5 – ***A, G, D, E*** და ***M*** კლასის ანტისხეულებს არჩევენ. მსუბუქი და მძიმე ჯაჭვების ვარიაბელური უბნები იმუნური პასუხის სპეციფიურობას, მძიმე ჯაჭვების მუდმივი უბნები კი – ანტისხეულის კლასს განსაზღვრავს.

G კლასის ანტისხეულები (IgG) ცირკულაციაში მყოფ ანტისხეულებს შორის ყველაზე მრავალრიცხოვანია. ადამიანის შრატში IgG იმუნოგლობულინების საერთო რაოდენობის 70-75%-ს ქმნის. როგორც წესი, ანტისხეულების შენებას IgG-ს მაგალითზე განიხილავენ. IgG ერთადერთი იმუნოგლობულინია, რომელიც პლაცენტურ ბარიერს გადის და ახალშობილობის პერიოდში პასიური იმუნიტეტის არსებობას უზრუნველყოფს.

A კლასის ანტისხეულები (IgA) სისხლში მცირე რაოდენობით არის. ძირითადად, IgA ცრემლში, ხსენში, ნერწყვში, ცხვირის, ბრონქების, ნაწლავისა და პროსტატის სეკრეტში გვხვდება. მას სეკრეციულ IgA–საც უწოდებენ. სეკრეციულ IgA–ს საჭმლის მომნელებელი, სასუნთქი და საშარდე გზების ლორწოვანი გარსის პლაზმური უჯრედები გამოიმუშავებს. სეკრეციული IgA დიმერია. იგი IgA–ს ორი მონომერის, დამაკავშირებელი J ცილისა და სეკრეციული (ტრანსპორტული) კომპონენტისაგან შედგება. IgA–ს დიმერებს (IgA–ს მონომერებსა და J ცილას) ეპითელური უჯრედები თავიანთი ბაზალური ზედაპირიდან რეცეპტორებით წარმოებული ენდოციტოზის გზით ითვისებს. რეცეპტორის როლს სეკრეციული კომპონენტი ასრულებს (სურ. 16-2). მიღებული კომპლექსი ეპითელურ უჯრედს გადასერავს და აპიკალური ზედაპირიდან სანათურში გამოიყოფა. აქ იგი მიკროორგანიზმების გამრავლებას უშლის ხელს. თავად IgA ფერმენტების მოქმედების მიმართ საკმაოდ მდგრადია.

M კლასის ანტისხეულები (IgM) ცირკულაციაში მყოფი იმუნოგლობულინების დაახლოებით 10%-ს ქმნის. IgM პენტამერის ფორმის მოლეკულაა. მისი მოლეკულური წონა 900 KDa-ია. IgM-ის დიდი რაოდენობა B ლიმფოციტის მემბრანასთან არის დაკავშირებული. იგი B ლიმფოციტის ზედაპირულ მარკ-

ერს წარმოადგენს და სპეციფიური ანტიგენების რეცეპტორების როლს ასრულებს. ცირკულაციაში მყოფი IgM კომპლემენტის სისტემის გააქტივებაში მონაწილეობს.

E კლასის ანტისხეულები (IgE) ჩვეულებრივ მონომერის სახით არსებობს. IgE –ს რეცეპტორები დიდი რაოდენობით პოხიერი უჯრედებისა და ბაზოფილების მემბრანაში მდებარეობს. პლაზმურ უჯრედებში გამომუშავებული IgE–ს უმეტესი რაოდენობა ამ რეცეპტორებს უკავშირდება და, შესაბამისად, სისხლის პლაზმაში ამ ანტისხეულის შემცველობა უმნიშვნელოა. სისხლისა და ქსოვილოვანი ბაზოფილების ზედაპირზე რეცეპტორებთან IgE-ანტიგენის კომპლექსის დაკავშირება ბიოლოგიურად აქტიური ნივთიერებების (ჰისტამინი, ჰეპარინი, ლეიკოტრეინები და ანაფილაქსიის ეოზინოფილური ქემოტაქსის ფაქტორი ECF-α) წარმოქმნას და გამოთავისუფლებას იწვევს. IgE ალერგიული რეაქციების მიმდინარეობაში მონაწილეობს. ამავე დროს, იგი მნიშვნელოვან როლს ასრულებს ჭიების საწინააღმდეგო იმუნიტეტში.

D კლასის ანტისხეულები (IgD) პლაზმაში ძალიან მცირე რაოდენობითაა (დაახლოებით 0,2%). IgD-ს მოლეკულური წონა 180 კილოდალტონია. ამ ანტისხეულის თვისებები და შესაძლებლობანი ბოლომდე გარკვეული არ არის. IgD (IgM-ის მსგავსად) B ლიმფოციტის ზედაპირულ მარკერს წარმოადგენს. ვარაუდობენ, რომ IgD B ლიმფოციტების ანტიგენ-დამოკიდებულ დიფერენციაციაში მონაწილეობს.

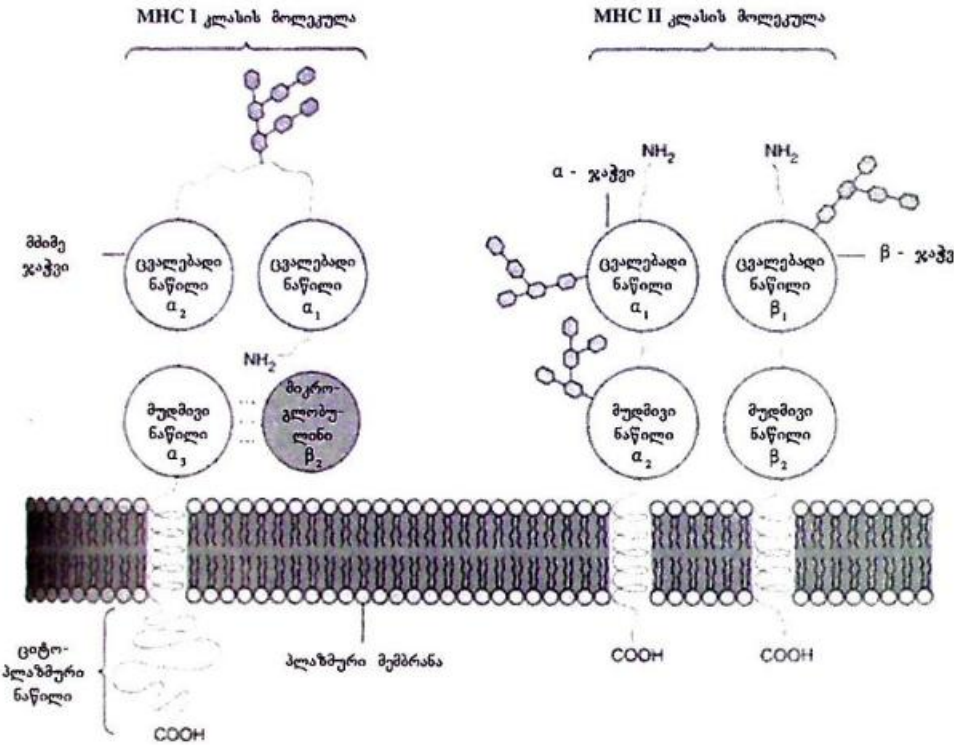
იმუნოგლობულინების მონაწილეობა იმუნურ პასუხში სამი – ***ნეიტრალიზაციის, ოფსონიზაციისა და კომპლემენტის სისტემის გააქტივების*** – გზით ხორციელდება.

ვირუსები და უჯრედშიგა ბაქტერიები გამრავლებისათვის უჯრედში მოხვერდას საჭიროებენ. ამისათვის ისინი სამიზნე უჯრედის ზედაპირზე სპეციფიურ მოლეკულებს უკავშირდებიან. იმუნოგლობულინებთან დაკავშირება ანტიგენს სამიზნე უჯრედთან დაკავშირების საშუალებას აღარ აძლევს. შესაბამისად, ადგილი აქვს ანტიგენის ***ნეიტრალიზაციას***. ანტიგენის ნეიტრალიზაცია ბაქტერიული ტოქსინებისაგან დაცვისთვისაც მეტად მნიშვნელოვანია. იმ შემთხვევაში, როდესაც ბაქტერიები უჯრედშორის სივრცეში მრავლდება, იმუნოგლობულინები, ოფსონიზაციისა ან კომპლემენტის სისტემის გააქტივების გზით, მათ ფაგოციტოზს და განადგურებას უწყობს ხელს. ***ოფსონიზაციის შემთხვევაში*** იმუნოგლობულინები იმუნოგენს გარედან ფარავს. თავის მხრივ, ფაგოციტები, რომელთა მემბრანაში ანტისხეულების F_c ფრაგმენტის რეცეპტორები მდებარეობს, იმუნოგლობულინებს უკავშირდება და ბაქტერიას შთანთქამს.

კომპლემენტის სისტემის გააქტივების შემთხვევაში, კომპლემენტის ცილების ნაწილი ოფსონიზაციას, ნაწილი ინფექციის უბანში ფაგოციტების მოზიდვას, ნაწილი კი ბაქტერიის მემბრანაში ფორების წარმოქმნას და მის ლიზისს განაპირობებს.

ანტიგენ-სპეციფიური ლიმფოციტების გააქტივებისათვის მხოლოდ ანტიგენის არსებობა საკმარისი არ არის. B ლიმფოციტების გააქტივებისათვის საჭირო დამატებით სიგნალებს T ჰელპერები ან, ზოგიერთ შემთხვევაში, უშუალოდ მიკროორგანიზმები წარმოქმნის.

ანტიგენის გამოცნობა T უჯრედის მიერ. T უჯრედის დამცველობითი ეფექტი პათოგენების მატარებელი ან მშთანთქმელი უჯრედების გამოცნობაზეა დამოკიდებული. T უჯრედი მხოლოდ უჯრედების ზედაპირზე სპეციფიურ მოლეკულებთან დაკავშირებულ ან-



სურ. 16-3. MHC I და II კლასის მოლეკულების აგებულების სქემა (Stephen L. Wolfe, Molecular and cellular biology, Wadsworth Publishing Company, Belmont, California, 1993 მიხედვით).

ტიგენს გამოიცნობს. ამ უჯრედებს ***ანტიგენ-წარმდგენი უჯრედები*** ეწოდება. ანტიგენ-წარმდგენი უჯრედები პათოგენური აგენტის ცილების მცირე ფრაგმენტებს – პეპტიდებს თავის ზედაპირზე განათავსებს და T უჯრედს მათი გაცნობის საშუალებას აძლევს. ანტიგენ-წარმდგენი უჯრედის ზედაპირზე პეპტიდები დაკავშირებულია სპეციალურ მემბრანულ გლიკოპროტეინებთან, რომლებსაც მასპინძელი უჯრედის გენების გარკვეული კომპლექსი აკოდირებს. აღნიშნული გენები თავდაპირველად ქსოვილების გადანერგვასთან დაკავშირებულ კვლევებში გამოვლინდა. გადანერგვის დროს ქსოვილთა შეთავსებაზე გავლენის არსებობის გამო, მათ ***ჰისტოშეთავსების მთავარი კომპლექსი – MHC*** (Major Histocompatibility Complex), ხოლო მათ მიერ კოდირებულ ცილებს, რომლებიც ანტიგენურ პეპტიდებს უკავშირდება, – ჰისტოშეთავსების კომპლექსის მოლეკულები უწოდეს. ვინაიდან აღნიშნული მოლეკულები პირველად ადამიანის ლეიკოციტების ზედაპირზე იქნა ნაახი, მათ HLA სისტემის (***Human leukocyte antigen – ადამიანის ლეიკოციტური ანტიგენი***) მოლეკულებსაც უწოდებენ.

არჩევენ MHC I და II კლასის მოლეკულებს. ორივე მათგანი სტრუქტურულად და ფუნქციურად ძალიან მსგავსი მემბრანული გლიკოპროტეინია. ამავე დროს, მათი სუბერთეულების განსხვავებული შენება ანტიგენის წარდგენაში მათ განსხვავებულ მონაწილეობას განაპირობებს.

MHC I კლასის მოლეკულა ორი პოლიპეპტიდური ჯაჭვისაგან შედგება. ერთი მათგანი MHC გენებით კოდირებული მძიმე α ჯაჭვია, მეორე კი მცირე ზომის β_2-მიკროგლობუ-

ლინი. ტრანსმემბრანული სეგმენტი მხოლოდ α ჯაჭვს გააჩნია (სურ. 16-3). მოლეკულას ოთხი ნაწილი (α_1, α_2, α_3 და β_2-მიკროგლობულინი) გააჩნია. α_3 და β_2-მიკროგლობულინი თავისი შენებით იმუნოგლობულინების მსგავსია. α_1 და α_2 ნაწილები ერთად იხვევა და მოლეკულის ზედაპირზე ქმნის ღარს, რომელშიც პეპტიდური მოლეკულა თავსდება.

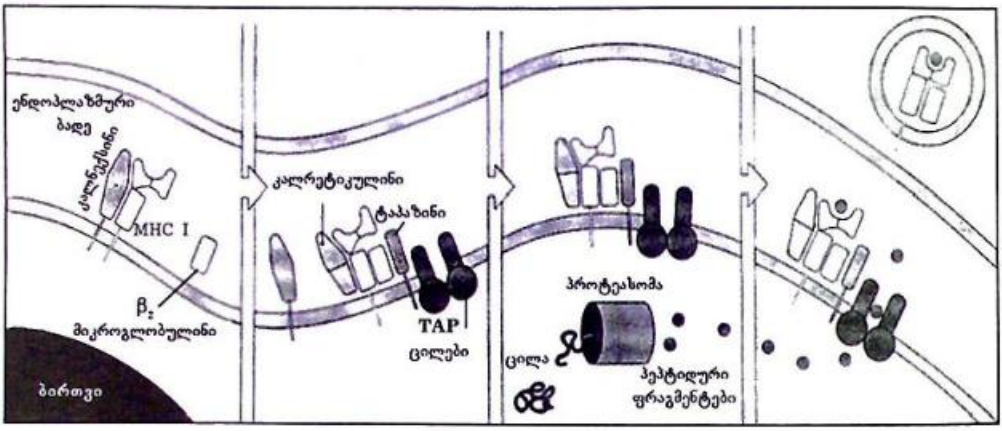
MHC II კლასის მოლეკულა ორი – α (34000 დალტონი წონის) და β (29000 დალტონი წონის) ჯაჭვით იქმნება. ორივე ტრანსმემბრანული გლიკოპროტეინია. MHC II კლასის მოლეკულა ოთხი – α_1, α_2, β_1 და β_2 – ნაწილისაგან შედგება. α_2 და β_2 ნაწილები იმუნოგლობულინების მუდმივი უბნების მსგავსი შენებით ხასიათდება. α_1 და β_1 ნაწილები ერთმანეთთან არაკოვალენტურად არის დაკავშირებული და პეპტიდთან დამაკავშირებელ ღარს ქმნის.

MHC I კლასის მოლეკულები 8-10 ამინომჟავური ნაშთისაგან შემდგარ პეპტიდებს იკავშირებს. პეპტიდები, რომლებსაც MHC II კლასის მოლეკულები უკავშირდება, სულ მცირე 13 ამინომჟავური ნაშთისაგან მაინც შედგება, თუმცა მათი სიგრძე შეიძლება ბევრად უფრო დიდიც იყოს. შეიძლება ითქვას, რომ ამ პეპტიდების სიგრძის ზედა ზღვარი არ არსებობს.

MHC I და II კლასის მოლეკულები სხვადასხვა უჯრედებზე სხვადასხვანაირი განაწილებით ხასიათდება.

ორგანიზმში მოხვედრილი პათოგენური აგენტი ციტოპლაზმაში ან ვეზიკულურ (ბუშტუკოვან) კომპარტმენტში შეიძლება არსებობდეს. ვირუსები და ზოგიერთი უჯრედშიგა ბაქტერია გამრავლებისათვის მასპინძელ უჯრედში მოხვედრას საჭიროებს. ასეთ უჯრედებს $CD8^+$ T უჯრედები ანადგურებს. ციტოპლაზმაში არსებული პათოგენური აგენტების ცილების დაშლის შედეგად მიღებული პეპტიდები უჯრედის ზედაპირზე MHC I კლასის მოლეკულებს ამოაქვს და მათ $CD8^+$ T უჯრედს წარუდგენს. ვინაიდან ვირუსები ნებისმიერ, ბირთვის მქონე უჯრედში აღწევს, MHC I კლასის მოლეკულები ორგანიზმის ნებისმიერი უჯრედის მემბრანაში მდებარეობს. აქვე უნდა აღინიშნოს, რომ მათი გამოვლენის ხარისხი საკმაოდ განსხვავებულია. მაგალითად, იმუნური სისტემის უჯრედების ზედაპირზე MHC I კლასის მოლეკულები ძალიან დიდი, ჰეპატოციტების ზედაპირზე კი – უმნიშვნელო რაოდენობით ვლინდება. უბირთვო უჯრედები, მაგ. ადამიანის ერითროციტები, MHC I კლასის მოლეკულებს ძალიან მცირე რაოდენობით, ან სულ არ შეიცავს. შესაბამისად, ამ უჯრედებში არსებული ინფექციური აგენტი T უჯრედებისათვის შეუმჩნეველი რჩება. ვინაიდან ვირუსები მხოლოდ ბირთვიან უჯრედში მრავლდება, ეს ფაქტი, ასე თუ ისე, დიდი მნიშვნელობისა არ არის. თუმცა, ერითროციტში, მაგალითად, MHC I კლასის მოლეკულების არარსებობა მალარიის გამომწვევს ცხოვრებისათვის შესანიშნავ პირობებს უქმნის.

ვირუსებისაგან განსხვავებით, პათოგენური აგენტების უმეტესობას მაკროფაგები შთანთქამს და ისინი უჯრედის შიგნით მემბრანით შემოსაზღვრულ ბუშტუკებში (ფაგოსომებში) მრავლდება. აქვე უნდა აღინიშნოს, რომ რეცეპტორებით წარმოებული ენდოციტოზით, პათოგენურ აგენტის ათვისებას B ლიმფოციტებიც ახორციელებს. უცხო ცილების დაშლის შედეგად წარმოქმნილ პეპტიდებს MHC II კლასის მოლეკულები უკავშირდება და $CD4^+$ T უჯრედს წარუდგენს. T ჰელპერები, თავის მხრივ, მაკროფაგებს (T_{H1}) და B ლიმფოციტებს (T_{H2}) აქტივებს, რასაც, შესაბამისად, ინფიცირებული უჯრედის ფაგოციტოზი და ანტისხეულების წარმოქმნა მოჰყვება. ამრიგად, MHC II კლასის მოლეკულები, ძირითადად,



სურ. 16-4. MHC I კლასის მოლეკულის მონაწილეობა ანტიგენის წარდგენაში (A. Janeway, P.Travers, M.Wallport, J.D.Capra, Immunobiology, 1999, მიხედვით).

მაკროფაგებისა და B ლიმფოციტების ზედაპირზე მდებარეობს.

MHC I და II კლასის მოლეკულები ინტეგრალური ცილებია. მათი წარმოქმნა და მემბრანაში ჩართვა ზოგადად ინტეგრალური ცილების წარმოქმნისათვის დამახასიათებელი გზით მიმდინარეობს (იხ. თავი 2). ენდოპლაზმური ბადის მემბრანაში ჩართვის შემდეგ MHC I და II კლასის მოლეკულების მომავალი უჯრედგარე მონაკვეთები, რომლებსაც პეპტიდები უკავშირდება, საბოლოო ფორმირებას ენდოპლაზმური ბადის ცისტერნაში განიცდის.

MHC I კლასის მოლეკულები ენდოპლაზმურ ბადეს პეპტიდთან დაკავშირების გარეშე არ ტოვებს.

ვირუსის ან სხვა უჯრედშიდა პათოგენის ცილები მასპინძელი უჯრედის ციტოპლაზმაში თავისუფალ რიბოსომებზე სინთეზდება. აღსანიშნავია, რომ ნებისმიერ უჯრედში ციტოპლაზმაში წარმოქმნილი ცილების ნაწილი მუდმივად იშლება. მათ დაშლას პროტეასომები უზრუნველყოფს. ვირუსული ცილების პეპტიდებად დაშლასაც ციტოპლაზმის პროტეასომები ახორციელებს. პროტეასომა მულტიკატალიზატორული აქტივობის მქონე პროტეაზებით იქმნება. იგი 28 სუბერთეულისაგან შემდგარი ცილინდრის ფორმის სტრუქტურაა. ცილინდრის შიგნით სივრცეა, რომლის კედლებს პროტეოლიზური სუბერთეულების აქტიური უბნები ქმნის. ცილების დაშლა პროტეასომების ღრუში მიმდინარეობს. პროტეასომებში წარმოქმნილი პეპტიდები სპეციალური ტრანსპორტული ცილების ***TAP$_1$–ის*** და ***TAP$_2$–ის*** (ინგლ. Transporter Associated with Antigen Processing – ანტიგენის გარდაქმნასთან დაკავშირებული გადამტანი) მეშვეობით ენდოპლაზმური ბადის ცისტერნაში ხვდება (სურ. 16-4).

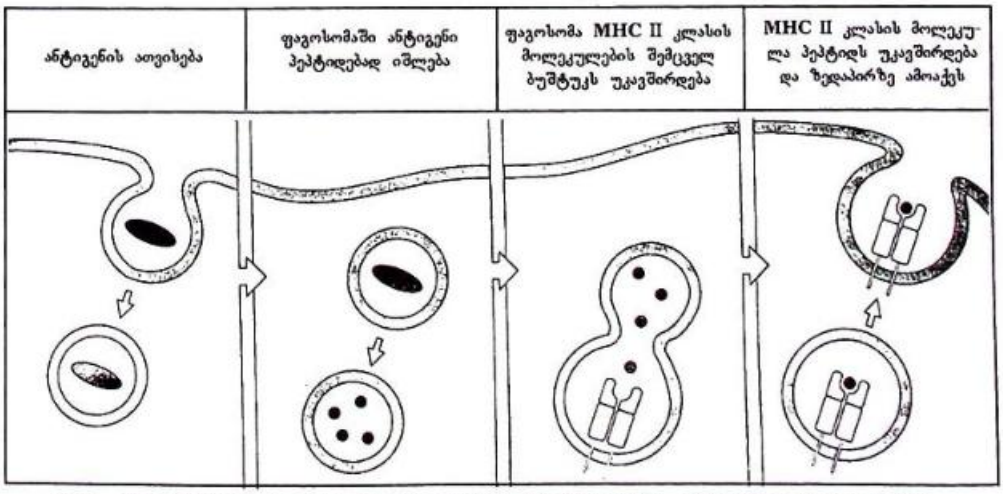
პეპტიდებთან დაკავშირებამდე, MHC I კლასის მოლეკულის მომავალი უჯრედგარე ნაწილი ენდოპლაზმური ბადის არხში ნაწილობრივ დახვეულია. ასეთ მდგომარეობაში მას ცილა კალნექსინი აჩერებს (სურ. 16-4). β_2-მიკროგლობულინის დაკავშირების შემდეგ, α ჯაჭვი კალნექსინს სცილდება და კალრეტიკულინისა და ტაპაზინის კომპლექსს უკავშირდება. კალრეტიკულინი კალნექსინის მსგავსი ცილაა. ტაპაზინის მეშვეობით MHC I კლასის მოლეკულა პეპტიდების ტრანსპორტერს – TAP-ს უკავშირდება. პეპტიდის მოლეკულასთან დაკავშირება MHC I კლასის

მოლეკულას TAP-ტაპაზინ–კალრეტიკულინის კომპლექსისაგან ათავისუფლებს. MHC – პეპტიდის კომპლექსის შემცველი მემბრანული ბუშტუკი ენდოპლაზმურ ბადეს სცილდება და მემბრანის ზედაპირთან გადაიტანება. ამ გზით MHC I კლასის მოლეკულას პეპტიდები უჯრედის ზედაპირზე ამოაქვს და T ციტოტოქსიურ უჯრედს წარუდგენს.

MHC II კლასის მოლეკულის დანიშნულება ლიმფოციტების, მაკროფაგებისა ან სხვა ანტიგენ-წარმდგენი უჯრედების მემბრანულ ბუშტუკებში წარმოქმნილი პეპტიდური ფრაგმენტების $CD4^+$ T უჯრედებისათვის წარდგენაში მდგომარეობს. MHC II კლასის მოლეკულები, MHC I კლასის მოლეკულებისაგან განსხვავებით, ენდოპლაზმურ ბადეს ტრანსპორტული ვეზიკულების შემადგენლობაში ტოვებს და ენდოსომას (ლიზოსომას უერთდება). ლიზოსომები, თავის მხრივ, ფაგოსომებს უკავშირდება და, მჟავე პროტეაზების მეშვეობით, მათში არსებული პათოგენების დაშლას ახორციელებს. დაშლის შედეგად წარმოქმნილი პეპტიდური მოლეკულები MHC II კლასის მოლეკულებს უკავშირდება და მათთან ერთად უჯრედის ზედაპირზე ამოიტანება (სურ. 16-5.). MHC II – პეპტიდური კომპლექსი $CD4^+$ T უჯრედების რეცეპტორულ აპარატს უკავშირდება.

MHC მოლეკულების სტრუქტურა თითოეულ ინდივიდში უნიკალურია. გამონაკლისს მხოლოდ ჰომოზიგოტური ტყუპები ქმნის.

ანტიბენწარმდგენი უჯრედები. ამ უჯრედების ნახვა ორგანიზმის უმეტეს ქსოვილებში არის შესაძლებელი. ისინი ძვლის ტვინში წარმოიქმნება. მათ ***მაკროფაგები, ლანგერჰანსის უჯრედები, დენდრიტული უჯრედები, B ლიმფოციტები და თიმუსის ეპითელურ-რეტიკულური უჯრედები*** მიეკუთვნება. დენდრიტული უჯრედები ან ინტერდიგიტაციული უჯრედები საკუთარი წინამორბედი უჯრედებისაგან ძვლის ტვინში წარმოიქმნება, თუმცა მათი წარმოქმნა უშუალოდ მონოციტებისგანაც შესაძლებელია. ისინი დიდი რაოდენობით. ლიმფოიდური ორგანოების T ზონებში, სხვადასხვა ორგანოს ინტერსტიციუმში და კანში გვხვდება. კანში დენდრიტული უჯრედები ლანგერჰანსის უჯრედების სახელით არის ცნობილი. დენდრიტული უჯრედების წინამორბედები ძვლის ტვინიდან სისხლის მეშვეობით მიიტანება არალიმფოიდურ ორგანოებში, სადაც ისინი უმწიფარი



სურ. 16-5. MHC II კლასის მოლეკულების მონაწილეობა ანტიგენის წარდგენაში (A. Janeway, P.Travers, M.Wallport, J.D.Capra, Immunobiology, 1999, მიხედვით).

დენდრიტული უჯრედების სახით სახლობს. ამ უჯრედებს ანტიგენის დაკავებისა და გარდაქმნის (პროცესინგის) მაღალი უნარი აქვს. ანთების განვითარების შემთხვევაში დენდრიტული უჯრედები სისხლის ან ლიმფის მეშვეობით ლიმფოიდურ ორგანოებში ხვდება და T ზონებს იკავებს. აქ ისინი პერიფერიული ქსოვილებიდან წამოღებულ ანტიგენებს T ლიმფოციტებს წარუდგენენ. მაგ., კანის გზით მოხვედრილი ანტიგენი ლანგერჰანსის უჯრედებს უკავშირდება და ლიმფური ძარღვების მეშვეობით მიიტანება რეგიონულ ლიმფურ კვანძებში, სადაც იმუნური პასუხის ჩამოყალიბება იწყება. სხვა შემთხვევაში დენდრიტულ უჯრედებს ანტიგენი სისხლის მეშვეობით ელენთაში მიაქვს.

თიმუსი

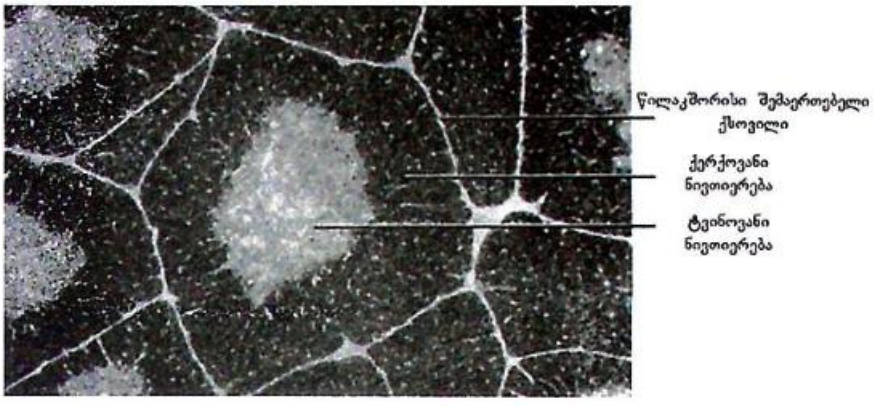
თიმუსი ლიმფო-ეპითელური ორგანოა, რომელიც მკერდის ძვლის უკან, შუასაყარში მდებარეობს. ადამიანის თიმუსი დაბადების მომენტისათვის სრულად არის დიფერენცირებული. თიმუსი ორი ემბრიონული ნერგისაგან წარმოიქმნება. მისი ლიმფოციტები მეზენქიმური უჯრედებიდან, ეპითელური სტრომა კი ხახის მესამე და მეოთხე ჯიბის ენდოდერმიდან ვითარდება.

თიმუსი გარედან დაფარულია შემაერთებელქსოვილოვანი კაფსულით, რომელიც ჯირკვლის პარენქიმაში აღწევს და მას არასრულ წილაკებად ყოფს. თითოეულ წილაკში ჰისტოლოგიურ პრეპარატზე მუქი პერიფერიული უბანი ***(ქერქი)*** და ნათელი ცენტრალური უბანი ***(ტვინი)*** განირჩევა (სურ. 16-6). ქერქოვანი ნივთიერება დიდი რაოდენობით მოუმწიფებელ ლიმფოციტებს და უმნიშვნელო რაოდენობით მაკროფაგებს შეიცავს. ლიმფოციტების დიდი რაოდენობა და კომპაქტური განლაგება თიმუსის ქერქის მუქ შეფერილობას განაპირობებს. ***თიმუსის ლიმფოციტებს თიმოციტები ეწოდება.***

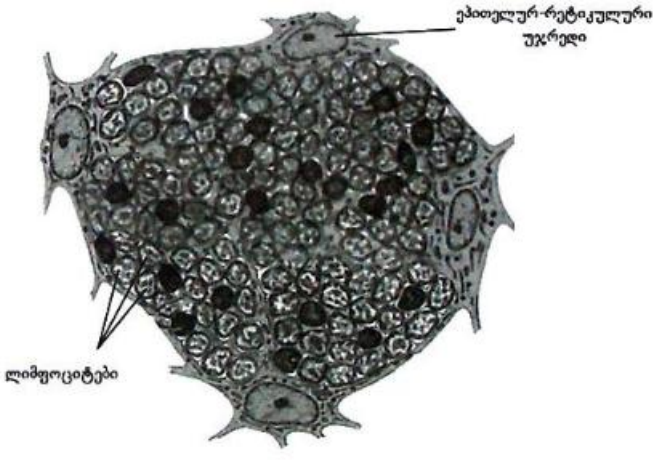
თიმოციტები ეპითელურ-რეტიკულური უჯრედებით წარმოქმნილ სამგანზომილებიან ბადეში მდებარეობს (სურ. 16-7). ეპითელურ–რეტიკულური უჯრედები, რომლებიც თიმუსის ეპითელურ სტრომას წარმოქმნის, ვარსკვლავისებური ფორმის უჯრედებია. ისინი ერთმანეთს დესმოსომების მეშვეობით უკავშირდებიან. ციტოპლაზმაში კერატინის ფიბრილების (ტონოფიბრილების) კონებია. ციტოპლაზმაში ნათელი, ოვალური ფორმის ბირთვი მდებარეობს.

ტვინოვანი ნივთიერების ეპითელურ სტრომაში, ქერქთან შედარებით, მცირე რაოდენობით მწიფე ლიმფოციტები, დიდი რაოდენობით დენდრიტული უჯრედები და მაკროფაგებია. თითოეული წილაკის ტვინოვან ნივთიერებაში ***ჰასალის სხეულაკები*** მდებარეობს (სურ. 16-8). ჰასალის სხეულაკი ერთმანეთზე დაშრევებული ბრტყელი ეპითელური უჯრედებისაგან შედგება. ამ უჯრედების ციტოპლაზმა კერატინის ფილამენტებით არის სავსე. ჰასალის სხეულაკის უჯრედები თანდათანობით დეგენერაციას განიცდის, ხანდახან კი იკირება. მათი დანიშნულება უცნობია.

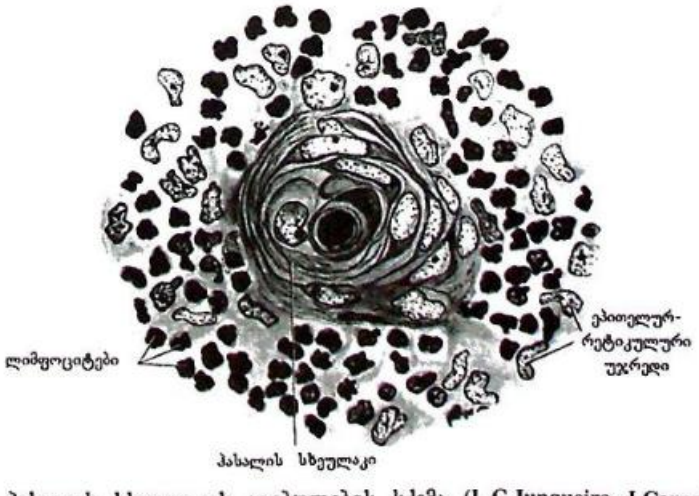
არტერიები თიმუსში კაფსულიდან შედის, იტოტება და შემაერთქსოვილოვან ტიხრებს მიჰყვება. შემაერთქსოვილოვანი ძგიდეების არტერიები ქმნის არტერიოლებს, რომლებიც წილაკში შედის და ქერქოვანი და ტვინოვანი ნივთიერების საზღვარს მიჰყვება. თითოეულ წილაკში არტერიოლები ორ კაპილარულ ქსელს ქმნის. არტერიოლების ნაწილი ქმნის რკალისებრ კაპილარებს, რომლებიც ქერქოვან ნივთიერებაში შედის და შემდეგ ტვინოვან ნივთიერებაში ბრუნდება. მეორე კაპილარული ქსელის კაპილარები ქერქოვან-ტვინოვანი საზღვრიდან პირდაპირ ტვინოვან ნივთიერებაში შედის. ტვინოვან ნივთიერე-



სურ. 16-6. თიმუსის ჰისტოლოგიური პრეპარატი



სურ. 16-7. ეპითელურ-რეტიკულური უჯრედებისა და თიმოციტების ურთიერთობის სქემა (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით).



სურ. 16-8. ჰასალის სხეულაკის აგებულების სქემა (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით)

ბაში ორივე წნულის კაპილარები ერთდება და პოსტკაპილარულ ვენულებს წარმოქმნის. თიმუსის კაპილარები უწყვეტი ენდოთელური შრისა და ძალიან სქელი ბაზალური მემბრანის არსებობით ხასიათდება. ენდოთელურ უჯრედებს წვრილი მორჩები აქვს, რომლებიც ბაზალურ მემბრანაში გადის და ეპითელურ-რეტიკულურ უჯრედებთან კავშირს ამყარებს. ქერქოვან ნივთიერებაში კაპილარების ზედაპირი ეპითელურ-რეტიკულური უჯრედებით არის დაფარული. ასე იქმნება ***ჰემა-თიმუსური ბარიერი.*** მის შემადგენლობაში თანმიმდევრულად ***ენდოთელური უჯრედები, კაპილარის ბაზალური მემბრანა, პერიციტები, ეპითელურ-რეტიკულური უჯრედის ბაზალური მემბრანა და თავად ეპითელურ-რეტიკულური უჯრედი*** შედის. ეს ბარიერი განვითარების პროცესში მყოფ T ლიმფოციტებს სისხლში ცირკულაციაში მყოფ ანტიგენთან შეხვედრისაგან იცავს.

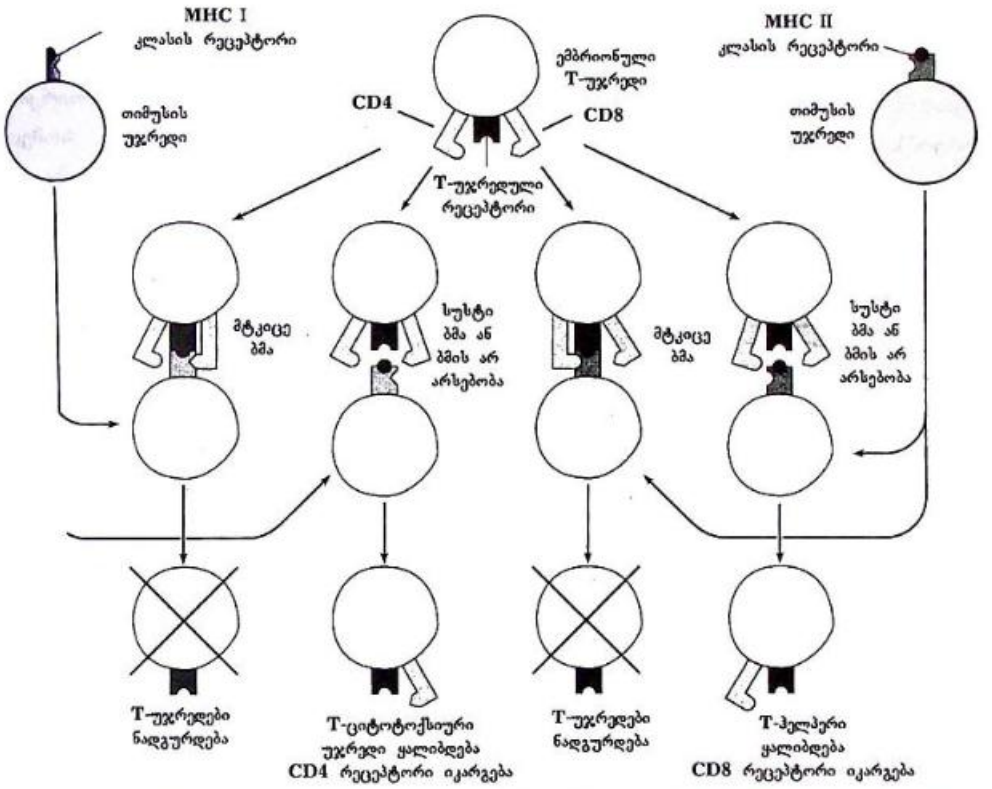
ტვინოვანი ნივთიერებიდან ვენები ტრაბეკულების შემაერთებელ ქსოვილში მიემართება და კაფსულის გავლით თიმუსს ტოვებს. ტვინოვან ნივთიერებაში ჰემა-თიმუსური ბარიერი არ არის.

თიმუსში მცირე რაოდენობით აფერენტული ლიმფური სადინრებია. ისინი სისხლძარღვების კედელში, კაფსულისა და ტრაბეკულების შემაერთებელ ქსოვილში მდებარეობს.

თიმუსში T ლიმფოციტების გამრავლება და მომწიფება მიმდინარეობს. თიმოციტები დიფერენციაციის პროცესში რამდენიმე სტადიას გადის, რაც T-უჯრედული რეცეპტორის თანარეცეპტორებისა (CD3, CD4 და CD8) და სხვა ზედაპირული მოლეკულების ექსპრესიასთან არის დაკავშირებული. T უჯრედების განვითარების ეტაპების უმეტესი ნაწილი ქერქოვან ნივთიერებაში მიმდინარეობს.

თიმოციტების წინამორბედი უჯრედები, რომლებიც თიმუსში ძვლის ტვინიდან მოდის, მწიფე T ლიმფოციტისათვის დამახასიათებელ არც ერთ ზედაპირულ მარკერს არ შეიცავს. თიმუსში, ეპითელურ-რეტიკულურ უჯრედებთან ურთიერთქმედების შედეგად, ლიმფობლასტები დიფერენციაციასა და პროლიფერაციას განიცდის და მათ ზედაპირზე T ლიმფოციტისათვის სპეციფიური პირველი მოლეკულები (მაგ. CD2) ჩნდება. თუმცა, აღნიშნული უჯრედები მწიფე T უჯრედისათვის დამახასიათებელ მარკერებს (TCR–CD3 კომპლექსი, CD4 და CD8) არ შეიცავს. ასეთ უჯრედებს ***ორმაგად უარყოფითი (CD4⁻, CD8⁻)*** T უჯრედები ეწოდება. ისინი ქერქოვან ნივთიერებაში უშუალოდ კაფსულის ქვეშ მდებარეობენ. მათ მაღალი პროლიფერაციული აქტივობა ახასიათებს.

თანდათანობით თიმოციტები ქერქოვანი ნივთიერების სიღრმეში გადაინაცვლებს და მათ მცირე რაოდენობით TCR-თან ერთად, CD4 და CD8 რეცეპტორები უვითარდება. ასეთ უჯრედებს ***ორმაგად დადებითი (CD4⁺, CD8⁺)*** უჯრედები ეწოდება. აღსანიშნავია, რომ T უჯრედების განვითარების პროცესში უჯრედის ზედაპირზე თავდაპირველად γδ TCR ჩნდება. შემდგომში αβ TCR–ის ექსპრესია ძლიერდება და დაბადების შემდეგ, T ლიმფოციტების 90% αβ TCR–ის მატარებელია. ორმაგად დადებითი თიმოციტები დიფერენციაციის შემდგომ საფეხურზე ე.წ. ***დადებით (პოზიტიურ) სელექციას*** გადის. ამ პროცესზე გავლენას თიმუსის ქერქოვანი ნივთიერების ეპითელურ-რეტიკულური უჯრედები ახდენს. დადებითი სელექციის პროცესში თიმუსის ეპითელურ-რეტიკულური უჯრედების MHC მოლეკულები ორმაგად დადებით თიმოციტებს სხვადასხვა სახის პეპტიდებს წარუდგენს. ამასთან, MHC I კლასის მოლეკულები



სურ. 16-9. ლიმფოციტების დიფერენციაცია თიმუსში (Stephen L. Wolfe, Molecular and cellular biology, Wadsworth Publishing Company, Belmont, California, 1993 მიხედვით).

თიმოციტის CD8, MHC II მოლეკულები კი CD4 რეცეპტორს უკავშირდება (სურ. 16-9). ყველა T უჯრედი, რომელიც ან ძალიან მაღალი აფინურობით უკავშირდება, ან საერთოდ ვერ ცნობს თიმუსის ეპითელურ-რეტიკულური უჯრედის MHC მოლეკულებს, აპოპტოზის გზით ნადგურდება. დადებითი სელექციის დროს გადარჩება მხოლოდ ის თიმოციტები, რომლებიც აღნიშნულ მოლეკულებს საშუალო აფინურობით უკავშირდება. დადებითი სელექცია დაახლოებით 3–4 დღე გრძელდება. გადარჩენილი უჯრედები სელექციის მეორე ეტაპს გადის, რომელსაც ***უარყოფითი (ნეგატიური) სელექცია*** ეწოდება. უარყოფით სელექციაში ძირითადად დენდრიტული უჯრედები და მაკროფაგები მონაწილეობს. ყველა T უჯრედი, რომელიც დენდრიტული უჯრედების ან მაკროფაგების ზედაპირზე MHC მოლეკულებთან დაკავშირებულ პეპტიდურ მოლეკულას ცნობს, აპოპტოზის გზით იღუპება. ნეგატიური სელექცია ქერქოვანი და ტვინოვანი ნივთიერების საზღვარზე მიმდინარეობს და გადარჩენილი T ლიმფოციტები ტვინოვან ნივთიერებაში გადაინაცვლებს. გადარჩევის დამთავრების შემდეგ T ლიმფოციტს მხოლოდ ერთი, ან CD4, ან CD8 რეცეპტორი რჩება.

პოზიტიური და ნეგატიური სელექციის პირობებში თიმოციტების 95–98% იღუპება. გადარჩენილი ლიმფოციტების ძირითადი ნაწილი საკუთარი ანტიგენების მიმართ აქტივობას არ იჩენს (აუტოტოლერანტულია) და საკუთარ უჯრედებს არ აზიანებს. თიმუსში შეძენილ ტოლერანტობას ***ცენტრალური ტოლერანტობა*** ეწოდება. აქვე უნდა აღინიშნოს, რომ T უჯრედების მცირე ნაწილი ნეგატი-

ურ სელექციას უსხლტება და პერიფერიას აღწევს. აუტორეაქტიული T უჯრედების ინაქტივაცია, ჩვეულებრივ, პერიფერიაზე მიმდინარეობს. ასეთ ტოლერანტობას ***პერიფერიული ტოლერანტობა*** ეწოდება. ცენტრალური და პერიფერიული ტოლერანტობის მექანიზმების დარღვევა აუტოიმუნური დაავადების განვითარებას იწვევს.

T უჯრედების პროდუქცია ყველაზე ინტენსიური პუბერტულ ასაკამდეა. პუბერტული პერიოდის შემდეგ თიმუსი თანდათან უკუგანვითარებას (ინვოლუციას) განიცდის. ძვლის წითელი ტვინიდან თიმუსში ახალი ლიმფობლასტების მიგრაცია მუდმივად მიმდინარეობს, თუმცა ასაკთან ერთად ამ პროცესის ინტენსივობა თანდათან ქვეითდება.

თიმუსში მიმდინარეობს რამდენიმე ზრდის ფაქტორის წარმოქმნა, რომლებიც T უჯრედების დიფერენციაციისა და პროლიფერაციის პროცესებს პარაკრინული გზით არეგულირებს. ამჟამად თიმუსში ოთხი ასეთი ფაქტორი – ***α-თიმოზინი, თიმოპოეტინი, თიმოლინი და თიმუსის პუმორული ფაქტორია*** გამოყოფილი.

თიმუსი მთელი რიგი ჰორმონების ზეგავლენას განიცდის. ასე მაგალითად, ადრენოკორტიკოსტეროიდები თიმუსში ლიმფოციტების რაოდენობისა და მიტოზური აქტივობის შემცირებას და ქერქის ატროფიას იწვევს. ადრენოკორტიკოტროპული ჰორმონი, თირკმელზედა ჯირკვლის სტიმულაციის გზით, იგივე ეფექტით ხასიათდება. ქალისა და მამაკაცის სასქესო ჰორმონები თიმუსის ინვოლუციას (უკუგანვითარებას) აჩქარებს, ხოლო კასტრაცია საპირისპირო ეფექტით ხასიათდება.

კავშირი კლინიკასთან

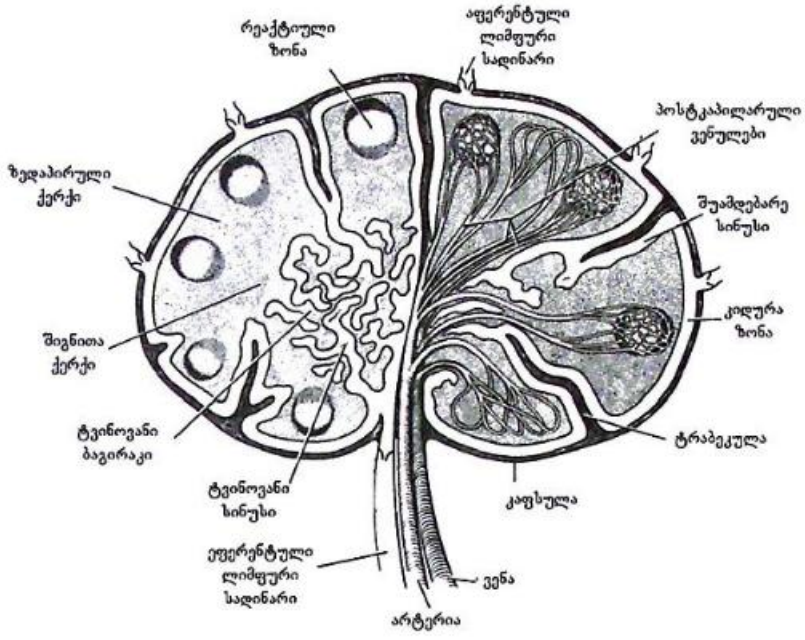
თიმუსის თანდაყოლილი განუვითარებლობა **დი-ჯორჯის სინდრომის** სახელწოდებით არის ცნობილი. ასეთ შემთხვევაში T ლიმფოციტების წარმოქმნა არ ხდება, რის გამოც უჯრედული იმუნური პასუხი ვერ ყალიბდება. დაავადებული ადრეულ ასაკში კვდება ამა თუ ინფექციის გამო.

ლიმფური კვანძი

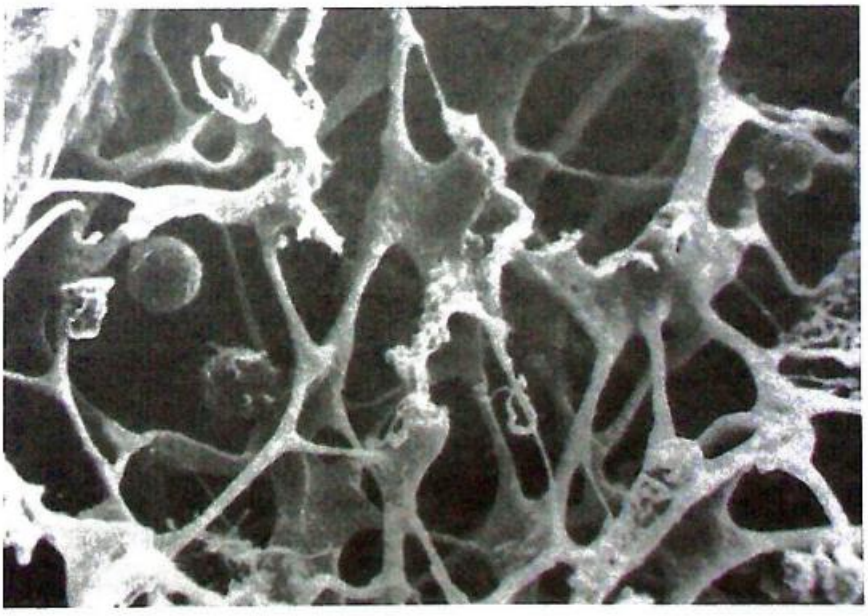
ლიმფური კვანძი სფერული ან თირკმლის ფორმის მცირე ზომის ორგანოა, რომელიც ლიმფოიდური ქსოვილისაგან შედგება. ლიმფური კვანძები ლიმფური სადინრების გზებზე მდებარეობს და ორგანიზმის თითქმის ყველა უბანში გეხვდება. ლიმფური კვანძები ლიმფის ფილტრს წარმოადგენს. ისინი ორგანიზმს მიკროორგანიზმების, სიმსივნური უჯრედებისა და სხვა პათოგენური აგენტის გავრცელებისაგან იცავს.

ლიმფურ კვანძს ერთი მხრივ ამოზნექილი, მეორე მხრივ კი, ჩაზნექილი ზედაპირი აქვს. ამ უკანასკნელს ***ლიმფური კვანძის კარი (hilum)*** ეწოდება. გარედან ლიმფური კვანძი შემაერთებელქსოვილოვანი კაფსულით არის დაფარული, რომელიც კვანძის შიგნით შემაერთქსოვილოვან ხარიხებს (ტრაბეკულებს) გზავნის. კვანძში არჩევენ ***გარეთა – ქერქოვან*** და ***შიგნითა – ტვინოვან ნივთიერებას*** (სურ. 16-10). ლიმფური კვანძის ყველა უბანში ანტიგენწარმდგენი დენდრიტული უჯრედები დიდი რაოდენობით არის.

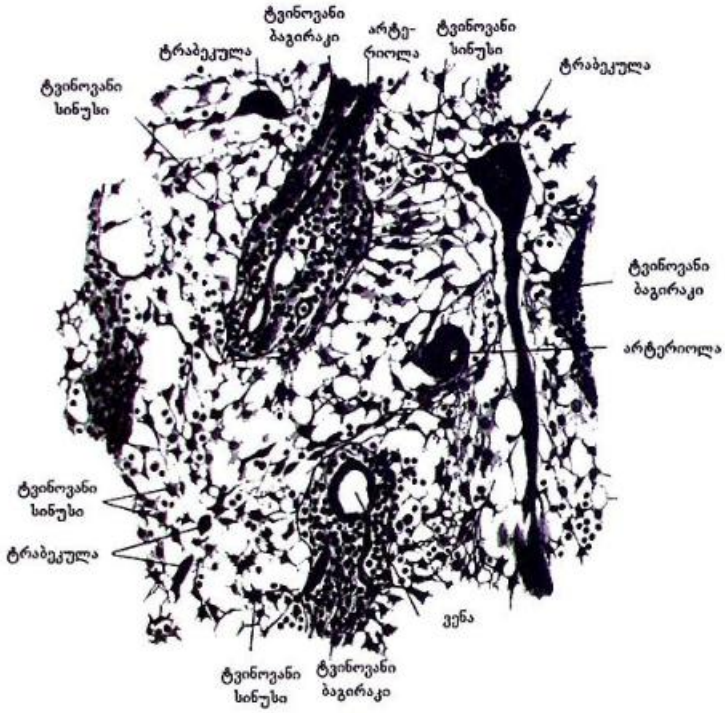
ლიმფური კვანძის ქერქოვან ნივთიერებაში ორ – ***გარეთა და შიგნითა*** –შრეს არჩევენ. გარეთა შრე უშუალოდ კაფსულის ქვეშ მდებარეობს. ამ შრესა და კაფსულას შორის თაღისებრი სივრცეა, რომელსაც ***კიდის სინუსი*** ეწოდება. რეტიკულური უჯრედების მორჩები სინუსის კედლის გავლით სანათურში აღწევს, ერთმანეთს უკავშირდება და ბადის მაგვარ სტრუქტურას წარმოქმნის (სურ. 16-11). გარეთა შრე მაკროფაგებს, რეტიკულურ უჯრედებსა და რეტიკულური ბოჭკოების ნაზ ბადეს შეიცავს. მათ შორის ლიმფოიდური ქსოვილის გროვებია, რომლებსაც ***ლიმფური ფოლიკულები*** ეწოდება. ლიმფური ფოლიკულის ცენტრში მდებარეობს ***რეაქტიული ცენტრი (გამრავლების ზონა),*** სადაც



სურ. 16-10. ლიმფური კვანძის ორგანიზაციის სქემა
(Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).



სურ. 16-11. ლიმფური კვანძის სინუსის სანათურის სკანოგრამა. რეტიკულური უჯრედების მორჩები სანათურში ქმნის ბადეს, რომელიც ლიმფის ტურბულენტურ მოძრაობას განაპირობებს და მაკროფაგებისათვის ადჰეზიური ზედაპირის ფართობს ზრდის (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).



სურ. 16-12. ლიმფური კვანძის ტვინოვანი ნივთიერების სქემატური გამოსახულება (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

ლიმფობლასტების გამრავლება მიმდინარეობს. ჰისტოლოგიურ პრეპარატზე რეაქტიული ცენტრი ნათელი შეფერვით ხასიათდება. ლიმფობლასტები დიდი ზომის უჯრედებია. მათში ბირთვულ–ციტოპლაზმური ფარდობის ინდექსი საკმაოდ დაბალია. ფოლიკულის პერიფერიული ზონა უფრო მუქი შეფერილობისაა. ამ უბნაში B ლიმფოციტები მდებარეობს.

გარეთა შრე განსაკუთრებული საზღვრის გარეშე შიგნითა შრეში გადადის. შიგნითა შრეში ლიმფური ფოლიკულები არ არის. აქ არსებული ლიმფოიდური ქსოვილი T ლიმფოციტებს შეიცავს. ამ შრეს ***პარაკორტიკულ*** (ქერქთან ახლოს მდებარე) შრეს უწოდებენ. კიდის სინუსიდან გამოდის ***შუამდებარე სინუსები,*** რომლებიც ტრაბეკულებს მიჰყვება და ტვინოვან ნივთიერებაში გადადის. აქ მათ ***ტვინოვანი სინუსები*** ეწოდება. ტვინოვანი ნივთიერება ***ტვინოვანი ბაგირაკებით*** არის წარმოდგენილი (სურ. 16-12). ტვინოვანი ბაგირაკების ლიმფოიდური ქსოვილი ქერქოვანი ნივთიერების შიგნითა შრის გაგრძელებას წარმოადგენს. ბაგირაკებს დატოტვილი ფორმა აქვს. ისინი B ლიმფოციტებსა და პლაზმურ უჯრედებს შეიცავენ. ტვინოვან ბაგირაკებს შორის ტვინოვანი სინუსები მდებარეობს. ყველა სინუსი ლიმფით არის სავსე. მათი კედელი, ნაწილობრივ, რეტიკულური უჯრედებითა და მაკროფაგებით არის ამოფენილი. ალაგ-ალაგ რეტიკულური უჯრედები ბოჭკოებთან ერთად სინუსის შიგნით ხიდაკებს ქმნის.

ლიმფისა და სისხლის ცირკულაცია. ლიმფური კვანძის გამოდრეკილი ზედაპირიდან ლიმფურ კვანძში აფერენტული ლიმფური სადინრები შედის, საიდანაც ლიმფა კიდის სინუსში ხვდება. აქედან ლიმფა შუამდებარე სინუსებში გადადის და ტვინოვან სინუსებს აღწევს. სინუსების შენება ლიმ-

ფის ნელ დინებას განაპირობებს, რაც მაკროფაგებისა და ანტიგენწარმდგენი უჯრედების მიერ უცხო ნივთიერებათა ათვისებასა და გარდაქმნას უწყობს ხელს. ტვინოვანი სინუსებიდან ლიმფა კარის სინუსში იკრიბება, საიდანაც ეფერენტული ლიმფური სადინარი გამოდის. როგორც მომტან, ისე გამომტან სადინრებში სარქველების არსებობა ლიმფის ერთი მიმართულებით დინებას უზრუნველყოფს.

ლიმფური კვანძის კარში მცირე ზომის არტერიები შედის და ლიმფურ ფოლიკულებში კაპილარულ ქსელს ქმნის. აქვე წარმოიქმნება მცირე ზომის ვენები, რომლებიც ლიმფურ კვანძს კარიდან ტოვებს.

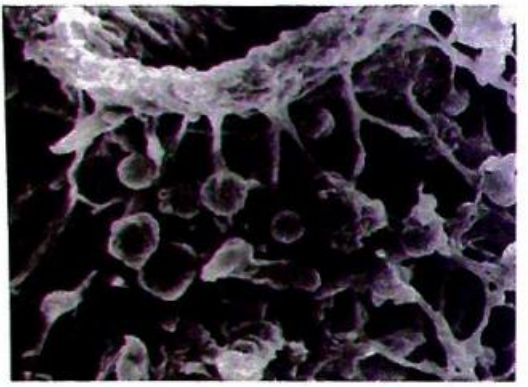
ლიმფოციტების რეცირკულაცია. ლიმფოციტები ლიმფურ კვანძს ეფერენტული ლიმფური ძარღვების მეშვეობით ტოვებს და ლიმფასთან ერთად სისხლს უერთდება. მათი დაბრუნება ლიმფურ კვანძებში სპეციალური სისხლძარღვების – პოსტკაპილარული ვენულების მეშვეობით ხდება. ამ ვენულებს ***მაღალ ენდოთელიუმიან ვენულებს*** უწოდებენ, ვინაიდან ისინი, ჩვეული ბრტყელი ენდოთელიუმის ნაცვლად, მაღალი, ცილინდრული ფორმის ენდოთელიუმით არის ამოფენილი. მაღალი ენდოთელიოციტები ლიმფოციტებისათვის სპეციფიურ, ე.წ. „ჰომინგის“ რეცეპტორებს (ინგლ. homing, სახლში დაბრუნება) შეიცავს. აღნიშნული რეცეპტორები სისხლის ნაკადიდან ლიმფოციტების გამოცალკევებას და ლიმფოიდურ ორგანოებში გადასვლას უზრუნველყოფს.

ლიმფოციტების სიცოცხლის ხანგრძლიობა საკმაოდ დიდია. ამ ხნის მანძილზე ისინი მრავალგზის ბრუნდებიან ლიმფურ კვანძებში. რეცირკულაცია ყველა ლიმფოიდურ ორგანოში ხდება, მაგრამ ლიმფურ კვანძში ეს პროცესი ყველაზე ინტენსიურია. ლიმფოციტების რეცირკულაციას უზარმაზარი მნიშვნელობა აქვს. ერთ რომელიმე რეგიონში გააქტივებული ლიმფოციტები რეგიონული ლიმფური კვანძების გავლის გზით სისხლში ხვდება, აქედან კი რეცირკულაციის გზით ინფორმაციას სხვა ლიმფოიდურ ორგანოებს აწვდის, რაც ორგანიზმში გენერალიზებული იმუნური პასუხის ჩამოყალიბების საშუალებას ქმნის. ლიმფოციტების უწყვეტი რეცირკულაცია იმუნური სისტემის მხრივ ორგანიზმის მდგომარეობის მუდმივი მეთვალყურეობის საფუძველს ქმნის.

ელენთა

ელენთა ყველაზე დიდი ლიმფოიდური ორგანოა. იგი ძალიან დიდი რაოდენობით ლიმფოიდურ ქსოვილს შეიცავს. ელენთაში ლიმფოციტების გამრავლება მიმდინარეობს. ***ლიმფოციტების პროდუქცია*** ელენთის ერთერთი მთავარი ფუნქციაა. T და B ლიმფოციტების, ანტიგენწარმდგენი უჯრედებისა და ფაგოციტების შემცველობის გამო, ელენთას იმუნური პასუხის ჩამოყალიბებაში მნიშვნელოვანი როლი ენიჭება და იგი ***დამცველობით ფუნქციას*** ასრულებს. ელენთა ისეთივე ფილტრია სისხლისათვის, როგორც ლიმფური კვანძი – ლიმფისათვის. ამავე დროს, ელენთაში ***ერითროციტების დაშლა*** მიმდინარეობს. ელენთის მაკროფაგებს დაბერებული ერითროციტები სისხლის მიმოქცევიდან გამოჰყავს და მათ ფაგოციტოზს ახორციელებს.

ელენთის მედიალურ ზედაპირზე ოდნავ შედრეკილი უბანია, რომელსაც ***ელენთის კარი*** ეწოდება. აქედან ელენთაში არტერია და ნერვები შედის, ხოლო ვენა გამოდის. ელენთაში აფერენტული ლიმფური სადინრები არ შედის. გარედან ელენთა დაფარულია სეროზული გარსით, რომლის ქვეშ შემაერთქსოვილოვანი კაფსულაა. ადამიანის ელენთის კაფსულისა და ტრაბეკულების შემა-



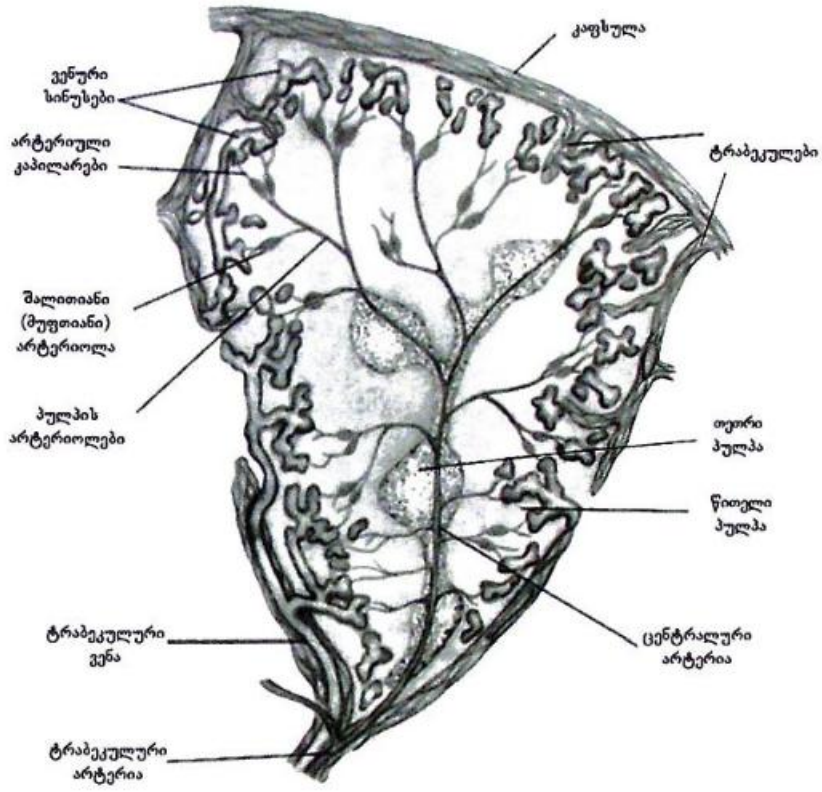
სურ. 16-13. ელენთის სკანოგრამა. ჩანს რეტიკულური უჯრედების მიერ შექმნილი სამგანზომილებიანი ბადე.

ერთებელ ქსოვილში მცირე რაოდენობით გლუვი მიოციტებია.

კარის მიდამოში კაფსულა ქმნის რამდენიმე ტრაბეკულას, რომელშიც არტერიის, ვენის, ნერვის ტოტები და ეფერენტული ლიმფური სადინრები მდებარეობს. ეფერენტული ლიმფური სადინრები კაფსულასა და ტრაბეკულებში წარმოიქმნება. ***ელენთის პულპაში ლიმფური სადინრები არ არის.*** ტრაბეკულები ერთმანეთს უკავშირდება და სამგანზომილებიან ბადეს წარმოქმნის. ტრაბეკულებს შორის მდებარეობს ელენთის პარენქიმა, რომელსაც ***პულპა*** ეწოდება. პულპის უშუალო საყრდენს რეტიკულური ბოჭკოებისაგან შექმნილი ნაზი ბადე ქმნის (სურ. 16-13).

ანატომიურად ელენთის პარენქიმა წითელი ფერისაა, რომელშიც ალაგ-ალაგ თეთრი წერტილები განირჩევა. ამ უბნებს ლიმფური ფოლიკულები და ლიმფოიდური ქსოვილის გროვები ქმნის და მათ ***თეთრი პულპა*** ეწოდება. პულპის დანარჩენ ნაწილს ***წითელი პულპა*** ეწოდება. წითელი პულპის შეფერილობას ელენთის პარენქიმაში სისხლის დიდი რაოდენობით შემცველობა განაპირობებს. ელენთის აგებულება მისი სისხლის მიმოქცევის თავისებურებებთან მჭიდროდ არის დაკავშირებული. ელენთის არტერია კარში შესვლისთანავე რამდენიმე ტოტად იყოფა და ***ტრაბეკულურ არტერიებს*** ქმნის (სურ. 16-14.). ტრაბეკულური არტერიები კუნთოვანი ტიპის არტერიებია. ტრაბეკულების დატოტვასთან ერთად არტერიებიც იტოტება. როდესაც მათი დიამეტრი 0,2 მმ-მდე მცირდება, არტერიები ტრაბეკულებს ტოვებს და ელენთის პულპაში გადაინაცვლებს. მათი ადვენტიციური გარსი მნიშვნელოვნად თხელდება. ადვენტიციის ფაშარი შემაერთებელი ქსოვილი თანდათანობით რეტიკულური ქსოვილით იცვლება და მასში დიფუზურად ლიმფოციტები გროვდება. ალაგ-ალაგ ლიმფოციტები არტერიის ირგვლივ ლიმფურ ფოლიკულებს ქმნის. ამ არტერიებს ***ცენტრალური არტერიები*** ეწოდება. ცენტრალური არტერია რამდენიმე ტოტს იძლევა და წარმოქმნის ფუნჯისებურ არტერიოლებს, რომლებიც თეთრი პულპიდან წითელ პულპაში გადადის. ფუნჯისებრი არტერიები წარმოქმნის კაპილარებს, რომლებიც წითელი პულპის ვენურ სინუსებში გრძელდება. ზოგიერთი ავტორი თვლის, რომ კაპილარები პირდაპირ სინუსოიდებში იხსნება, ზოგიერთი კი მიიჩნევს, რომ კაპილარებიდან სისხლი ჯერ წითელი პულპის ჭიმებს შორის თავისუფლად იღვრება, შემდეგ კი სინუსოიდებში იკრიბება. სინუსოიდებიდან სისხლი წითელი პულპის ვენებში გადადის, რომლებიც ერთდება, ტრაბეკულებში შედის და ***ტრაბეკულურ ვენას*** ქმნის. ტრაბეკულური ვენები უკუნთო ტიპის ვენებია. ისინი ელენთის ვენას წარმოქმნიან.

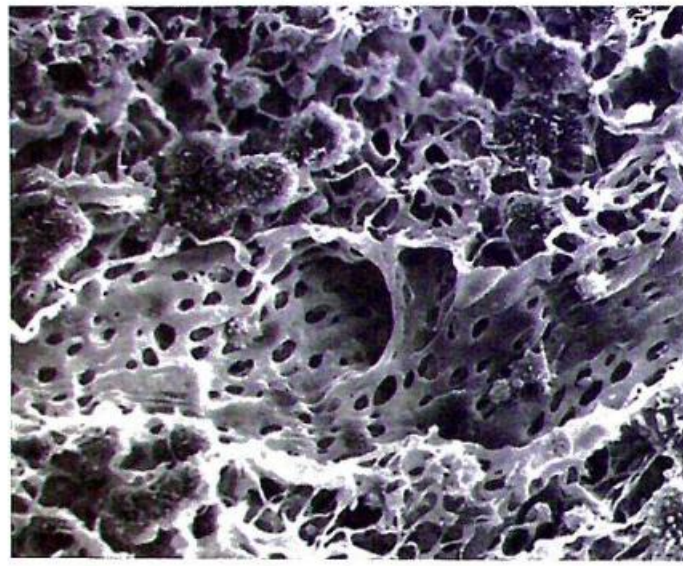
თეთრი პულპა. თეთრი პულპა ლიმფოიდური ქსოვილით იქმნება, რომელიც ცენტრალური არტერიის ადვენტიციაში დიფუზურად გროვდება და შალითებს (ე.წ. მუფთებს) ქმნის. ალაგ-ალაგ ლიმფოიდური ქსოვილი ლიმფურ ფოლიკულებს წარმოქმნის. აღსანიშნავია, რომ დასახელების მი-



სურ. 16-14. ელენთის სისხლის მიმოქცევის სქემა (T.Leeson, C.Leeson, A.Paparo, Text/Atlas of histology, 1988, 6-th edition მიხედვით).

უხედავად, ლიმფურ ფოლიკულში არტერია ექსცენტრულად მდებარეობს. თეთრი პულპის შემადგენლობაში, ძირითადად, მცირე ლიმფოციტები, მცირე რაოდენობით საშუალო და დიდი ლიმფოციტები (ლიმფობლასტები), მაკროფაგები და პლაზმური უჯრედები შედის. ელენთის ლიმფურ ფოლიკულებს ტიპიური შენება აქვს. შესაბამისი სტიმულის მოქმედებით მათში რეაქტიული ცენტრი წარმოიქმნება, სადაც ლიმფოციტების გამრავლება მიმდინარეობს.

T და B ლიმფოციტები თეთრი პულპის ორ განსხვავებულ უბანში მდებარეობს. კერძოდ T ლიმფოციტები – პერიარტერიულ მუფტებში, B ლიმფოციტები კი ლიმფურ ფოლიკულებშია განლაგებული. თეთრი და წითელი პულპის საზღვარზე დიფუზური ლიმფოიდური ქსოვილი ქმნის ***კიდურა (მარგინალურ) ზონას***, რომელიც მცირე რაოდენობით ლიმფოციტებს და დიდი რაოდენობით მაკროფაგებს შეიცავს. მარგინალურ ზონას სისხლით ცენტრალური არტერიის ტოტები ამარაგებს. გარდა ამისა, არტერიოლები, რომლებიც წითელ პულპაში გადადის, უკან ბრუნდება და მარგინალური ზონის მახლობლად სინუსოიდებში იხსნება. მარგინალური ზონის ანტიგენწარმდგენი უჯრედები (დენდრიტული უჯრედები, ინტერდიგიტაციული უჯრედები) სისხლის მიერ მოტანილ ანტიგენს შთანთქამს და გარდაქმნის, რის შედეგადაც მიღებულ პეპტიდურ მოლეკულებს ლიმფოციტებს წარუდგენს. ამდენად, მარგინალურ ზონას, ელენთაში სისხლის ფილტრაციისა და იმუნური პასუხის ჩამოყალი-



სურ. 16-15. ელენთის წითელი პულპის სკანოგრამა. ჩანს ფორებიანი კაპილარები და ბილროთის ჭიმები (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით).

ბების თვალსაზრისით, დიდი მნიშვნელობა აქვს. გააქტივებული B ლიმფოციტები თეთრი პულპის ლიმფური ფოლიკულის ცენტრისაკენ მიემართება, მრავლდება და პლაზმურ უჯრედებსა და მეხსიერების უჯრედებს აძლევს დასაბამს.

წითელი პულპა. წითელი პულპა ***ელენთის ბაგირაკებსა (ბილროთის ჭიმები)*** და სინუსოიდებს შეიცავს (სურ.16-15). ელენთის ბაგირაკები რეტიკულური უჯრედებისა და რეტიკულური ბოჭკოების ნატიფი ბადისაგან შედგება. გარდა ამისა, ისინი მაკროფაგებს, ლიმფოციტებს, პლაზმურ უჯრედებსა და დიდი რაოდენობით სისხლის ფორმიან ელემენტებს შეიცავს.

ელენთის სინუსოიდები ენდოთელური უჯრედებით არის ამოფენილი. გარედან მათ აკრავს რეტიკულური ბოჭკოები, რომლებსაც ძირითადად განივი მიმართულება აქვს. რეტიკულური ბოჭკოები სინუსოიდის ირგვლივ ქმნის ბადისებრ ჩონჩხს, რომელშიც ენდოთელურ უჯრედებთან ერთად მაკროფაგებიც მდებარეობს. ენდოთელური უჯრედების ირგვლივ წყვეტილი ბაზალური მემბრანაა. უჯრედებს შორის არსებული სივრცეები 2-3 მკმ სიდიდისაა, რის გამოც ამ სივრცეებში მოძრაობა მხოლოდ ძალიან მოქნილ უჯრედებს შეუძლია.

კავშირი კლინიკასთან

მარცხენა ზედა აბდომინალური კვადრანტის მიდამოს ტრავმამ შეიძლება ელენთის გასკდომა გამოიწვიოს. უმეტეს შემთხვევაში გამსკდარ ელენთას ქირურგიული წესით აშორებენ. ასეთ შემთხვევაში დაბერებული ერითროციტების დაშლა ღვიძლსა და ძვლის ტვინში ხორციელდება.

თავისუფალი ლიმფოიდური ქსოვილი

ზოგიერთი ორგანოს ფაშარ შემაერთებელ ქსოვილში ლიმფური ფოლიკულები თავისუფალი ქსოვილის სახით მდებარეობს. თავისუფალ ლიმფურ ფოლიკულებს ლიმფოიდური ორგანოების ფოლიკულების მსგავსი შენება აქვს. ისინი, ძირითადად, B ლიმფოციტებისაგან შედგება.

სხვადასხვა ორგანოების ლორწოვან გარსში არსებული ლიმფური ფოლიკულები ***ლორწოვანთან დაკავშირებული ლიმფოიდური ქსოვილის (mucose associated lymphoid tissue - MALT***) სახელით არის ცნობილი. მათ შორის ყველაზე კარგად საჭმლის მომნელებელი სისტემის, ე.წ. ***ნაწლავთან ასოცირებული ლიმფოიდური ქსოვილი (gut associated lymphoid tissue - GALT***) და ***ბრონქებთან დაკავშირებული ლიმფოიდური ქსოვილია*** (***bronchi associated lymphoid tissue - BALT***) განვითარებული.

ნუშები. ნუშები ნაწილობრივ ინკაფსულირებული ლიმფური ფოლიკულების ერთობლიობაა და საჭმლის მომნელებელი სისტემის დასაწყის ნაწილში უშუალოდ ეპითელური ფირფიტის ქვეშ მდებარეობს. ლოკალიზაციის მიხედვით არჩევენ სასის, ხახისა და ენის ნუშებს. ნუშებში ლიმფოციტების გამრავლება მიმდინარეობს.

სასის ნუში. ხახის პირის ნაწილის ლატერალურ კედელში ორი სასის ნუში მდებარეობს. მრავალშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმის ქვეშ ლიმფოიდური ქსოვილი მრავლობით ლიმფურ ფოლიკულს ქმნის. მათი უმრავლესობა გამრავლების ცენტრს შეიცავს. ნუშის ეპითელიუმი 10-20 ინვაგინაციას ქმნის, რომლებიც საკმაოდ ღრმაა და მათ ***კრიპტები*** ეწოდება. ნუშის ლიმფოიდურ ქსოვილს ირგვლივმდებარე ქსოვილებისაგან გამოყოფს მკვრივი შემაერთებელი ქსოვილი, რომელსაც ***ნუშის კაფსულა*** ეწოდება. კაფსულა ნუშიდან ინფექციის გავრცელებას უშლის ხელს.

ხახის ნუში. ხახის ნუში კენტია. იგი ხახის უკანა-ზედა ნაწილში მდებარეობს. მისი მფარავი ეპითელური ფირფიტა მრავალრიგიანი ცილინდრული მოციმციმე ეპითელიუმით იქმნება. თუმცა ალაგ-ალაგ მრავალშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმიც გვხვდება. ხახის ნუში შეიცავს დიფუზურად განლაგებულ ლიმფოიდურ ქსოვილს და ფოლიკულებს, რომლებსაც ირგვლივ ნაზი, თხელი კაფსულა აკრავს. კრიპტების არსებობა დამახასიათებელი არ არის.

ენის ნუში. ენის ნუში მცირე ზომისაა და უფრო მრავალრიცხოვანია, ვიდრე სასის და ხახის ნუშები. იგი ენის ძირზე მდებარეობს და მრავალშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმით არის დაფარული. თითოეულ ნუშს ერთი კრიპტა აქვს.

თავი 17

ენდოკრინული სისტემა

მრავალუჯრედიანი ორგანიზმის სტრუქტურულ-ფუნქციურ მთლიანობას ნერვული, ენდოკრინული და იმუნური სისტემა აკონტროლებს. აღნიშნული პროცესი ქიმიური სიგნალების გაცვლის გზით ხორციელდება. ამ მიზნით ნერვული სისტემა – ნეიროტრანსმიტერებს, იმუნური სისტემა – ციტოკინებს, ენდოკრინული სისტემა კი ჰორმონებს იყენებს. ჰორმონი ორგანული ბუნების ბიოლოგიურად აქტიური ქიმიური ნივთიერებაა, რომელიც ენდოკრინულ უჯრედებში მცირე რაოდენობით გამომუშავდება და მოშორებით მდებარე სამიზნე ორგანოებთან, უმეტეს შემთხვევაში, სისხლის მეშვეობით მიიტანება.

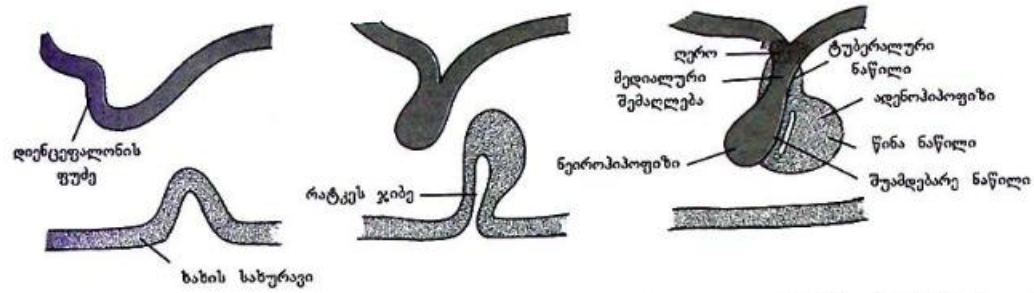
ენდოკრინული სისტემა ცენტრალურ და პერიფერიულ ნაწილებად იყოფა. ცენტრალურ ნაწილებს ჰიპოთალამო-ჰიპოფიზური სისტემა და ეპიფიზი ეკუთვნის. პერიფერიული ნაწილი ცენტრალურ ორგანოებთან დამოკიდებულების მიხედვით ჰიპოთალამო-ჰიპოფიზდამოკიდებულ და დამოუკიდებელ ორგანოებად იყოფა. ფარისებრი ჯირკვალი, თირკმელზედა ჯირკვლის ქერქოვანი ნივთიერება და გონადები ჰიპოთალამო-ჰიპოფიზდამოკიდებული ორგანოებია, ხოლო ფარისებრახლო ჯირკვალი, პანკრეასის ენდოკრინული ნაწილი და თირკმელზედა ჯირკვლის ტვინოვანი ნივთიერება – დამოუკიდებელი.

ჰიპოფიზი

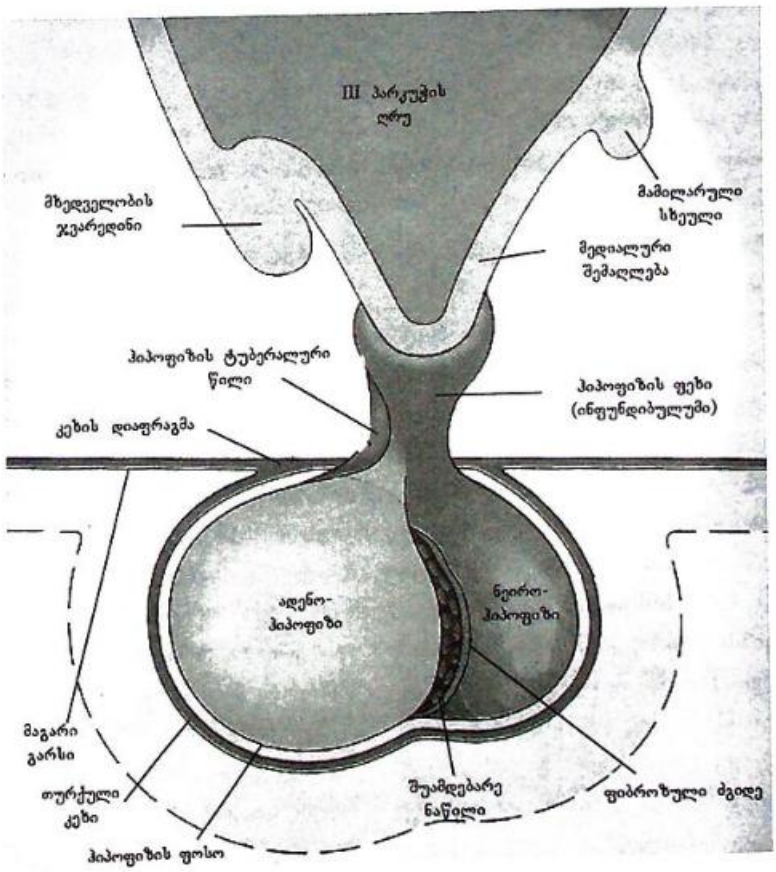
ჰიპოფიზი ქალას ფუძეზე თურქულ კეხში მდებარეობს და ჰიპოთალამუსს,რომელთანაც მჭიდრო სტრუქტურული და ფუნქციური კავშირი აქვს, ფეხის მეშვეობით უკავშირდება.

ჰიპოფიზი ორი ემბრიონული ნერგიდან ვითარდება (სურ. 17.1). დიენცეფალონის ფუძეზე წარმოიქმნება გამოდრეკილობა, რომელიც უჯრედული ჭიმის სახით პირის ღრუს მიმართულებით იზრდება. მის საპირისპიროდ ჩანასახის პირის ღრუს სახურავის ექტოდერმა ქმნის ჯიბის ფორმის გამონადრეკს, რომელსაც ***რატკეს ჯიბე*** ეწოდება. მოგვიანებით, ჯიბის საწყისი უბანი ვიწროვდება, იხურება და ატროფიას განიცდის. ამის შედეგად რატკეს ჯიბე მის წარმომქმნელ ექტოდერმასთან კავშირს კარგავს. ამასთან ერთად, ჯიბის წინა კედელი სქელდება და ჯიბის სანათურს მცირე ზომის ნაპრალამდე ავიწროებს. დიენცეფალური გამონაზარდი რატკეს ჯიბის უკანა კედელთან განთავსდება. ნერვული და ეპითელური წარმონაქმნები საერთო შემაერთქსოვილოვან შალითაში ეხვევა და ჰიპოფიზს წარმოქმნის. ჰიპოფიზის ნერვული ქსოვილისაგან წარმოქმნილ ნაწილს ***ნეიროჰიპოფიზი*** ეწოდება. იგი ფართო, ნერვული ნაწილისა (***pars nervosa***) და ფეხისაგან ***(infundibulum)*** შედგება. ფეხის მეშვეობით ნეიროჰიპოფიზი თავის ტვინთან კავშირს ინარჩუნებს. პირის ექტოდერმისაგან განვითარებულ ნაწილს ***ადენოჰიპოფიზი*** ეწოდება. იგი სამი: ***წინა, შუამდებარე და ტუბერალური*** ნაწილებისაგან შედგება (სურ. 17-2).

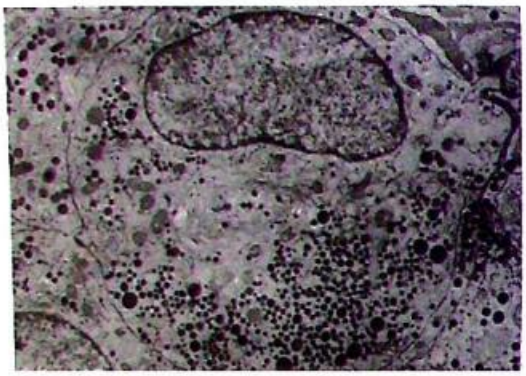
ჰიპოფიზს ჰიპოთალამუსთან უშუალო სტრუქტურულ-ფუნქციური კავშირი აქვს. მათი ურთიერთობის გასაგებად აუცილებელია



სურ. 17-1. ჰიპოფიზის განვითარების სქემა. (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით).



სურ. 17-2. ჰიპოფიზის აგებულებისა და მიმდებარე სტრუქტურებთან ურთიერთობის სქემა (Alan Stevens, James S. Lowe Human Histology, second edition, Mosby, 1999 მიხედვით).



სურ. 17-5. ვირთაგვას ადენოჰიპოფიზის გონადოტროპოციტის ელექტრონოგრამა. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

მის გრანულებს შეიცავს (სურ. 17-4). სეკრეციულ გრანულებში ზრდის ჰორმონი – ***სომატოტროპინია***. ზრდის ჰორმონი ძვლოვანი, ხრტილოვანი, ცხიმოვანი და კუნთოვანი ქსოვილის განვითარებაზე ახდენს გავლენას. სომატოტროპოციტების სტიმულაციას ჰიპოთალამუსის ზრდის ჰორმონის რილიიზინგ ჰორმონი, ინაქტივაციას კი – სომატოსტატინი ახდენს.

II ტიპის უჯრედები – ***მამოტროპოციტები (ლაქტოტროპოციტები) პროლაქტინს*** გამოიმუშავებს. ეს უკანასკნელი ორსულობის პერიოდში სარძევე ჯირკვლის განვითარებასა და შემდგომში ლაქტაციის პროცესზე ახდენს გავლენას. მამოტროპოციტები შედარებით მცირე ზომის უჯრედებია. მოსვენებულ მდგომარეობაში მათ ციტოპლაზმაში ენდოპლაზმური ბადე და გოლჯის აპარატი სუსტად არის განვითარებული. თუმცა ლაქტაციის პერიოდში მათი ცისტერნების რაოდენობა და ზომები მნიშვნელოვნად მატულობს. შესაბამისად იზრდება გრანულების რაოდენობაც. ლაქტოტროპული გრანულების დიამეტრი 500–900 ნმ-ია. ლაქტაციის შეწყვეტის მომენტისათვის ლაქტოტროპოციტები უკუგანვითარებას განიცდის.

ბაზოფილური ადენოციტები სამი სახისაა: თირეოტროპოციტები, კორტიკოტროპოციტები და გონადოტროპოციტები.

თირეოტროპოციტები წინა წილის წინაშუა ნაწილში მდებარეობს და ადენოციტების საერთო რაოდენობის 15%-ს ქმნის. მათი ციტოპლაზმა 140–160 ნმ დიამეტრის სეკრეციულ გრანულებს შეიცავს. თირეოტროპოციტები ***თირეოტროპინს*** (ფარისებრი ჯირკვლის მასტიმულირებელ ჰორმონს) გამოიმუშავებს. თავის მხრივ, თირეოტროპოციტების აქტივაციას ჰიპოთალამუსის თირეოტროპინ-რილიიზინგ ჰორმონი განაპირობებს.

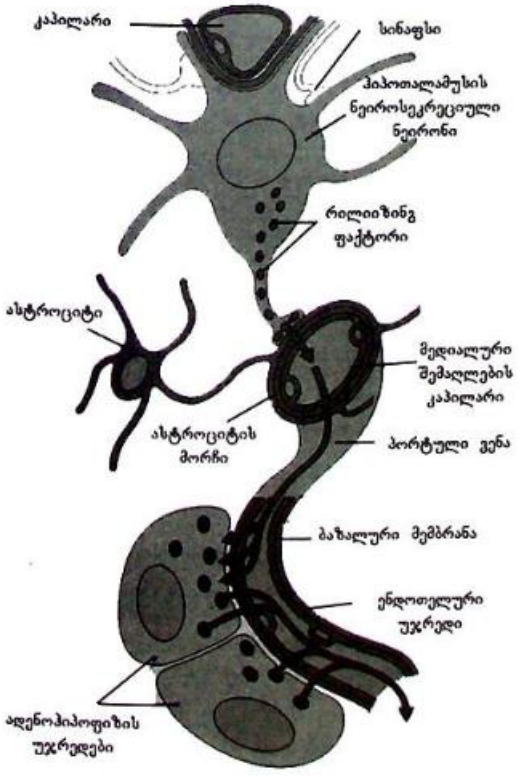
კორტიკოტროპოციტები მრგვალი ან ოვალური ფორმის უჯრედებია. მათ ციტოპლაზმაში მცირე ზომის გრანულებია. მათში ***ადრენოკორტიკოტროპინი*** გამომუშავდება. სეკრეციის პროცესს ჰიპოთალამუსის კორტიკოტროპინ-რილიიზინგ ჰორმონი აკონტროლებს. კორტიკოტროპინი თირკმელზედა ჯირკვლის ქერქოვანი ნივთიერების უჯრედებზე მოქმედებს და ჰორმონ კორტიზოლის გამოყოფას ასტიმულებს.

გონადოტროპოციტები მრგვალი ფორმის უჯრედებია (სურ. 17-5). ისინი, ჩვეულებრივ, სისხლის კაპილარების უშუალო სიახლოვეში მდებარეობენ. მათი ციტოპლაზმა კარგად განვითარებულ გოლჯის აპარატსა და ენდოპლაზმურ ბადეს შეიცავს. სეკრეციული გრანულების ზომა 200-დან 400 ნმ-მდე მერყეობს. გონადოტროპოციტები ***ფოლიკულმასტიმულირებელ ჰორმონსა და მალუთეინიზებელ ჰორმონს*** გამოიმუშავებს. ქალის ორგანიზმში ფოლიკულმასტიმულირებელი ჰორმონი საკვერცხის ფოლიკულის მომწიფებას უზრუნველყოფს, მალუთეინიზებელი ჰორმონი კი ოვულაციისა და შემდგომში ყვითელი სხეულის განვითარებისათვის არის აუცილებელი. მამაკაცში ფოლიკულმასტიმულირებელი ჰორმონი ძალიან მნიშვნელოვანია პუბერტულ პერიოდში სპერმატოგენეზის ინიციაციისათვის. მალუთეინიზებელი ჰორმონი სათეს-

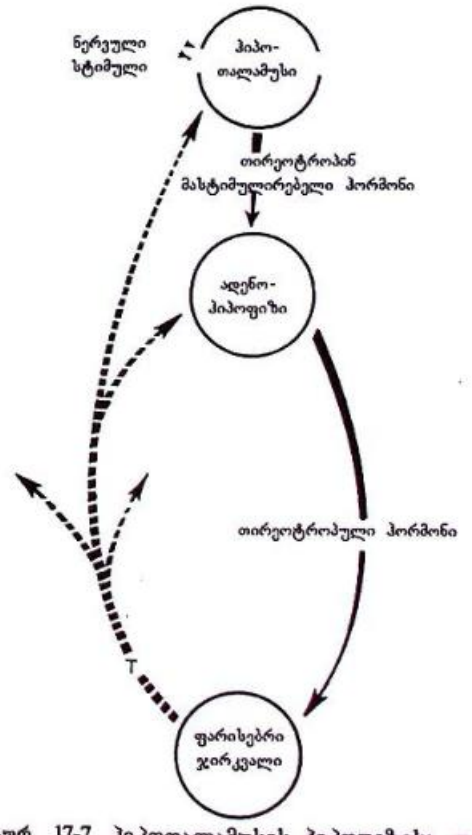
ლის სერტოლის უჯრედებზე ახდენს გავლენას და მამაკაცის სასქესო ჰორმონის გამოყოფას აკონტროლებს.

ადენოციტებში ჰორმონის წარმოქმნისა და გამოყოფის პროცესს უპირველეს ყოვლისა ჰიპოთალამუსი აკონტროლებს. ჰიპოთალამუსის ნეიროენდოკრინულ უჯრედებში გამომუშავდება პეპტიდური ჰორმონები, რომლებიც აქსონების მეშვეობით მედიალურ ემინენციაში პირველადად კაპილარულ ქსელთან მიიტანება. აქედან პეპტიდური ჰორმონები პორტული ვენების სისტემისა და მეორადი კაპილარული ქსელის მეშვეობით წინა წილს აღწევს (სურ. 17-6). წინა წილის უჯრედების ფუნქციურ აქტივობას ამ ჰორმონების ნაწილი ააქტივებს, ნაწილი – თრგუნავს. შესაბამისად, მათ ***ჰიპოთალამუსის რილიიზინგ ჰორმონებს*** და ***ჰიპოთალამურ მაინჰიბირებელ ჰორმონებს*** უწოდებენ. თავის მხრივ, წინა წილის, ისე როგორც, ჰიპოთალამუსის შესაბამისი უჯრედების ფუნქციურ აქტივობაზე, მათი სამიზნე უჯრედების მდგომარეობა ახდენს გავლენას. ორგანოთა შორის კავშირის ამ ფორმას ***უარყოფითი უკუკავშირი*** ეწოდება (სურ. 17-7).

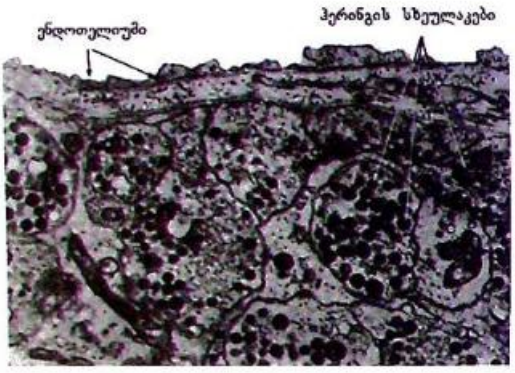
ტუბერალური ნაწილი. ტუბერალური ნაწილი ნეიროჰიპოფიზის ინფუნდიბულურ ნაწილს უპირატესად წინა მხრიდან ეხვევა გარს. ტუბერალური ნაწილის უჯრედები სისხლის კაპილარების გასწვრივ ჭიმების სახით არის განლაგებული. თუმცა მათ ფოლიკულის მსგავსი სტრუქტურების წარმოქმნაც შეუძლიათ. როგორც ვარაუდობენ, მათი უმეტესობა ფო-



სურ. 17-6. ჰიპოთალამუსის მიერ ადენოჰიპოფიზის ფუნქციის კონტროლის სქემატური გამოსახულება. **(Alan Stevens, James S. Lowe Human Histology, second edition, Mosby, 1999 მიხედვით).**



სურ. 17-7. ჰიპოთალამუსის, ჰიპოფიზისა და ფარისებრი ჯირკვლის ურთიერთკავშირის სქემა. **(L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით).**



სურ. 17-8. ვირთაგვას ნეიროჰიპოფიზის ელექტრონოგრამა. კაპილარის კედლის მახლობლად აქსონის დაბოლოება დიდი რაოდენობით ნეიროსეკრეციულ გრანულებს შეიცავს. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

ლიკულმასტიმულირებელ და მალუთეინიზებელ (გონადოტროპულ) ჰორმონებს გამოიმუშავებს.

შუამდებარე ნაწილი. შუამდებარე ნაწილი რატკეს ჯიბის დორსალური კედლიდან ვითარდება. ადამიანში იგი რუდიმენტის სახით არის. მისი უჯრედები სუსტად ბაზოფილურია და მცირე ზომის გრანულებს შეიცავს. ისინი ჭიმებსა და ფოლიკულებს ქმნიან. ამ უჯრედების დანიშნულება უცნობია.

ადენოჰიპოფიზს აინერვებს კაროტიდული წნულის ნერვები, რომლებიც არტერიოლურ ტოტებს მიჰყვება თან. მათ ვაზომოტორული მნიშვნელობა აქვთ და წინა წილის უჯრედების მოქმედებაზე უშუალო გავლენას არ ახდენენ.

ნეიროჰიპოფიზი. ნეიროჰიპოფიზი ნერვული ნაწილისა და ჰიპოფიზის ფეხისაგან შედგება. ნერვული ნაწილი ჯირკვლოვან უჯრედებს არ შეიცავს. მასში, ინფუნდიბულუმის გავლით, ჰიპოთალამუსის სუპრაოპტიკური და პარავენტრიკულური ბირთვების ნეიროსეკრეციული უჯრედების 100 000-მდე უმიელინო ნერვული ბოჭკო შემოდის. ჰიპოთალამუსის ნეიროსეკრეციული უჯრედები ტიპიური ნერვული უჯრედებია. მათ ბიოპოტენციალების გენერირებისა და გატარების უნარიც აქვთ. ჩვეულებრივ ნეირონებთან შედარებით, ისინი უფრო დიდი რაოდენობით ნისლის ნივთიერებას შეიცავენ. აღნიშნული თავისებურება მათში ნეიროსეკრეტის წარმოქმნასთან არის დაკავშირებული. ელექტრონული მიკროსკოპით ნეიროსეკრეციულ უჯრედებში 200-300ნმ დიამეტრის, მემბრანით შემოსაზღვრული ნეიროსეკრეციული გრანულები ვლინდება. გრანულების რაოდენობა განსაკუთრებით ბევრია აქსონების ტერმინალურ ნაწილებში, რომლებიც ფენესტრირებულ კაპილარებზე ბოლოვდება. ნეიროჰიპოფიზში ნეიროსეკრეტის გროვები სინათლის მიკროსკოპშიც ჩანს. ამ გროვებს ***ჰერინგის სხეულაკებს*** უწოდებენ (სურ. 17-8). ნეიროჰიპოფიზში მრავალრიცხოვან ნერვულ ბოჭკოებს შორის მოთავსებულია სპეციალური ტიპის, უხვად დატოტვილი გლიური უჯრედები, რომლებსაც ***პიტუიციტებს*** უწოდებენ. პიტუიციტები ნეიროჰიპოფიზის მთლიანი მოცულობის 25%-ს შეადგენს.

ჰიპოთალამუსის ნეიროსეკრეციულ უჯრედებში ორი ჰორმონი – ***ოქსიტოცინი*** და ***ვაზოპრესინი – ანტიდიურეზული ჰორმონი*** და შემბოჭავი ცილა-***ნეიროფიზინი*** გამომუშავდება.

ჰორმონები რგოლისებრი სტრუქტურის მქონე, 9 ამინომჟავური ნაშთისაგან შემდგარი პეპტიდებია. მცირე სტრუქტურული განსხვავების არსებობის მიუხედავად, ჰორმონებს შორის მნიშვნელოვანი ფუნქციური სხვაობაა. ჰორმონისა და ნეიროფიზინის კომპლექსი მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადის რიბოსომებზე ერთი გრძელი პეპტიდის სახით სინთეზდება. მისი ნაწილობრივი გლიკოზილირება ენდოპლაზმური ბადის სანათურში ხდება, საიდანაც ეს კომპლექსი გოლჯის აპარატში გადაიტანება. აქ კომპლექსის საბოლოო

გლიკოზილირების შედეგად, სეკრეციული გრანულები ყალიბდება. აქსონში გადაადგილების პროცესში ამ კომპლექსის პროტეოლიზი ათავისუფლებს ჰორმონსა და ნეიროფიზინს. ოქსიტოცინი და ვაზოპრესინი გროვდება ნეიროჰიპოფიზში და ნეიროსეკრეცულ უჯრედებში იმპულსის გენერირების შედეგად გამოიყოფა სისხლში. სუპრაოპტიკური ბირთვების აქსონები, ძირითადად, ვაზოპრესინის სეკრეციას ახორციელებენ, ხოლო პარავენტრიკულური ბირთვების აქსონებიდან ოქსიტოცინის გამოყოფა ხდება. აქვე უნდა აღინიშნოს, რომ ასეთი გაყოფა აბსოლუტური არ არის და ბირთვებს შორის გარკვეულ ფუნქციურ გადაფარვას აქვს ადგილი.

ვაზოპრესინი სისხლძარღვების კედლის გლუვი კუნთოვანი უჯრედების შეკუმშვას და არტერიული წნევის მატებას განაპირობებს. ძირითადად, იგი გაელენას ახდენს მცირე ზომის არტერიებისა და არტერიოლების კუნთოვან ელემენტებზე. საეჭვოა, რომ ენდოგენური ვაზოპრესინის ის რაოდენობა, რაც ნორმაში გამომუშავდება, ორგანიზმში საკმარისი იყოს არტერიული წნევის ჰომეოსტაზის ცვლილებისათვის. ვაზოპრესინი სისხლის ოსმოსური წნევის გაზრდისას გამოიყოფა. ჰიპოთალამუსის ოსმორეცეპტორული უჯრედების გაღიზიანება სუპრაოპტიკური ბირთვებიდან ვაზოპრესინის გამოყოფას ასტიმულირებს. ვაზოპრესინი ნეფრონის შემკრებ მილაკებზე მოქმედებს და წყლის მიმართ მათი კედლის განელადობას ზრდის. ამის შედეგად მილაკებში წყლის აბსორბცია ძლიერდება და შარდი ჰიპერტონული ხდება.

ოქსიტოცინი მშობიარობის პროცესში საშვილოსნოს გლუვი კუნთოვანი უჯრედების შეკუმშვას არეგულირებს. ამავე დროს, იგი სარძევე ჯირკვლის ალვეოლებისა და სადინრების ირგვლივ მოთავსებულ მიოეპითელურ უჯრედებზე მოქმედებს და მათი შეკუმშვის გზით ლაქტაციის პერიოდში რძის გამოყოფას უწყობს ხელს.

კავშირი კლინიკასთან

უშაქრო დიაბეტი – პიპოთალამუსის ან ნეიროჰიპოფიზის დაზიანებით გამოწვეული დაავადებაა, რასაც თან ახლავს ანტიდიურეზული ჰორმონის სეკრეციის დაქვეითება. ამის შედეგად, თირკმლის მილაკებში სითხის რეზორბცია ირღვევა და პოლიურია (დიდი რაოდენობით შარდის გამოყოფა) ვითარდება.

ეპიფიზი

ეპიფიზი ანუ ჯალღუზისებრი სხეული კონუსის ფორმის, გაბრტყელებული ორგანოა, რომელიც დიენცეფალონის ქვემოთ, მესამე პარკუჭის უკან მდებარეობს. დიენცეფალონს იგი მოკლე ფეხით უკავშირდება.

ეპიფიზი თავის ტვინის რბილი გარსით არის დაფარული. აქედან წარმოქმნილი შემაერთქსოვილოვანი სეპტები, რომლებსაც სისხლძარღვები და ნერვები მიჰყვება, ეპიფიზში შედის და მას უსწორმასწორო ფორმის წილაკებად ყოფს. წილაკებში პარენქიმული უჯრედები ჭიმებისა და ფოლიკულების სახით არის განლაგებული. ეპიფიზი რამდენიმე სახის უჯრედს შეიცავს, რომელთა შორის ყველაზე მრავალრიცხოვანი პინეალოციტები და ასტროციტებია. ***პინეალოციტები*** გრძელი და დატოტვილი მორჩების მქონე უჯრედებია. მათი მორჩები შემაერთქსოვილოვანი სეპტების სისხლძარღვების მახლობლად ტერმინალურ გაგანიერებებს ქმნის. მათი ციტოპლაზმა სუსტად ბაზოფილურია, ბირთვი დიდი ზომისაა და უსწორმასწორო. ბირთვაკი ყოველთვის კარგად არის გამოხატული. ეს უჯრედები გამომუშავებს მელატონინს და რამდენიმე პეპტიდს, რომელთა დანიშნულება ბოლომდე შესწავლილი არ არის.

ასტროციტები სპეციფიური უჯრედებია. ისინი პინეალოციტებს შორის და პერივასკუ-

ლურ სივრცეებში გვხვდება. მათ გრძელი ციტოპლაზმური მორჩები აქვთ, რომლებიც დიდი რაოდენობით შუალედურ ფილამენტებს შეიცავს.

ეპიფიზში შესელისას ნერვული ბოჭკოები მიელინის გარსს კარგავს და პინეალოციტებს შორის ბოლოვდება. ზოგიერთ მათგანთან ისინი სინაფსებს ქმნიან. ამ ნერვულ დაბოლოებებში დიდი რაოდენობით ნორადრენალინის შემცველი სინაფსური ბუშტუკებია. როგორც ნერვულ დაბოლოებებში, ისე პინეალოციტებში სეროტონინის არსებობაა დამახასიათებელი.

ეპიფიზი, ვიზუალური (სინათლის) სტიმულის საპასუხოდ (რომელიც ეპიფიზს სიმპატიკური ნერვების მეშვეობით აღწევს), მელატონინს და რიგ პეპტიდებს გამოიმუშავებს. სეკრეციული აქტივობა ღამის საათებში ძლიერდება. თავის მხრივ, ეს ნივთიერებები გონადებისა და სხვა ორგანოების სეკრეციულ აქტივობას ზრდის.

კავშირი კლინიკასთან

არსებობს მოსაზრება, რომ მელატონინი ოქსიდაციური სტრესის პირობებში წარმოქმნილი თავისუფალი რადიკალებისაგან იცავს ნერვულ სისტემას. მელატონინი გავლენას ახდენს ადამიანის გუნება-განწყობაზე. არასაკმარისი ბუნებრივი განათების პირობებში (მაგ. ზამთრის მოკლე დღეებში) მელატონინი შესაძლოა დეპრესიის განვითარების მიზეზი გახდეს. ცნობილია, რომ ძლიერ კაშკაშა ხელოვნური სინათლის გავლენით მელატონინის სეკრეცია მცირდება, რაც ასევე დეპრესიის განვითარების მიზეზი შეიძლება გახდეს.

ფარისებრი ჯირკვალი

ფარისებრი ჯირკვალი ყელის მიდამოში, ხახის წინ მდებარეობს. იგი შედგება ორი წილისაგან, რომლებიც ერთმანეთისაგან ყელით არის გამოყოფილი. გარედან ფარისებრი ჯირკვალი დაფარულია შემაერთებელქსოვილოვანი კაფსულით, რომელიც ჯირკვლის შიგნით შემაერთებელქსოვილოვან ხარიხებს (ტრაბეკულებს) გზავნის და ჯირკვლის პარენქიმას წილაკებად ყოფს. ჯირკვლის პარენქიმა ***ფოლიკულებისაგან*** შედგება. ფოლიკულები სფეროსებრი სტრუქტურებია, რომელთა კედელი ერთშრიანი კუბური ეპითელიუმით არის შექმნილი, ხოლო სანათური შეიცავს ჟელატინის მაგვარ ნივთიერებას, რომელსაც ***კოლოიდი*** ეწოდება (სურ. 17-9).

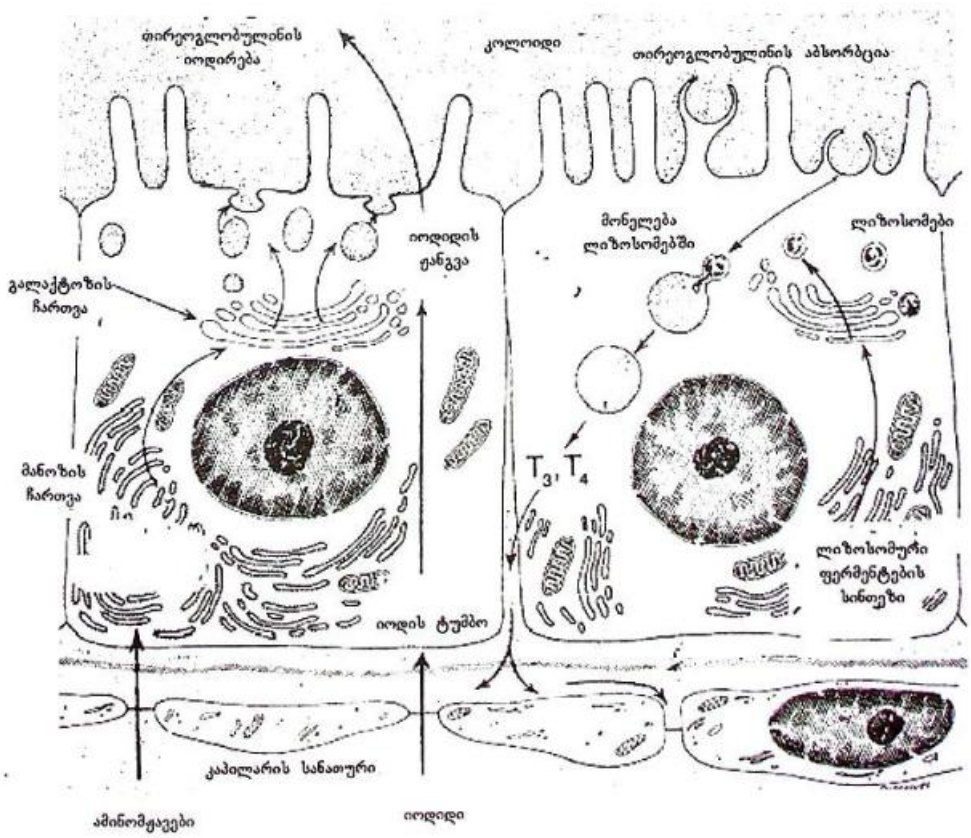
ფოლიკულების დიამეტრი სხვადასხვა ზომისაა. მათი ამომფენი უჯრედების ფორმა კი სხვადასხვა უბანში კუბურიდან ცილინდრულამდე მერყეობს. ფოლიკულებს გარს აკრავს ფაშარი უფორმო შემაერთებელი ქსოვილის თხელი ჩანაფენი, რომელიც დიდი რაოდენობით რეტიკულურ ბოჭკოებს შეიცავს. ფარისებრი ჯირკვალი უკიდურესად კარგი სისხლმომარაგებით ხასიათდება. ასე რომ, თითოეული ფოლიკულის ირგვლივ, შემაერთებელ ქსოვილში დიდი რაოდენობით სისხლისა და ლიმფური კაპილარები მდებარეობს (სურ. 17-10). კაპილარების ენდოთელიუმი, ისევე, როგორც სხვა ენდოკრინულ ჯირკვლებში, ფენესტრირებულია. ენდოთელიუმის ასეთი შენება სისხლძარღვის კედელში ჰორმონის ტრანსპორტს აადვილებს. ფოლიკულური უჯრედები ბაზალურ მემბრანაზეა მოთავსებული. მათი ბაზალური ნაწილი მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადის არხების დიდ რაოდენობას შეიცავს. ბირთვი, ძირითადად, მრგვალი ფორმისაა და უჯრედის ცენტრში მდებარეობს. ციტოპლაზმის აპიკალურ ნაწილში კარგად განვითარებული გოლჯის აპარატი და სეკრეციული გრანულებია განთავსებული. ამავე უბანში დიდი რაოდენობით პირველადი და რამდენიმე მეორადი ლიზოსომაა. უჯრედის აპიკალური ზედაპირის მემბრანაზე მიკროხაოების ზომიერი რაოდენობაა. მიტოქონდრიე-



სურ. 17-9. ფარისებრი ჯირკვლის სკანოგრამა. ჩანს ფოლიკულების კედლის კუბური უჯრედები. ფოლიკულის ღრუ კოლოიდითაა სავსე.



სურ. 17-10. მაიმუნის ფარისებრი ჯირკვლის სკანოგრამა. თითოეული ფოლიკულის ირგვლივ კაპილარების ხშირი წნულია. (**Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994** მიხედვით).



სურ. 17-11. ფოლიკულური თიროციტების სეკრეციული ციკლის სქემატური გამოსახულება (**L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998** მიხედვით).

ბი მთელ ციტოპლაზმაშია მიმოფანტული.

ფარისებრი ჯირკვალი ერთადერთი ენდოკრინული ორგანოა, რომელიც სეკრეციულ პროდუქტს დიდი რაოდენობით აგროვებს. ასევე უჩვეულოა ჰორმონის დაგროვება უჯრედის გარეთ, კოლოიდში. ადამიანის ფარისებრ ჯირკვალში დაგროვილი ჰორმონის რაოდენობა ორგანიზმის 3 თვის მარაგს წარმოადგენს. ფოლიკულის ღრუში დაგროვილი კოლოიდი თირეოგლობულინს შეიცავს, რომელიც მაღალი მოლეკულური წონის (660 kDa) გლიკოპროტეინია.

თირეოიდული ჰორმონების სინთეზი და დაგროვება ოთხ ფაზად მიმდინარეობს (სურ.17-11):

➢ ***თირეოგლობულინის სინთეზი*** მარცვლოვან ენდოპლაზმურ ბადეზე იწყება ცილის მოლეკულის სინთეზით, რომელსაც შემდგომში გოლჯის აპარატში ნახშირწყლოვანი კომპონენტი ემატება. გოლჯის აპარატში ფორმირებული სეკრეციული გრანულები უჯრედის აპიკალური ზედაპირიდან ფოლიკულის ღრუში კოლოიდში გამოიყოფა.

➢ ***სისხლიდან იოდის ათვისება*** აქტიური ტრანსპორტით იოდის ტუმბოს მონაწილეობით ხდება. იოდის ტუმბო ფოლიკულური უჯრედის ბაზალური ნაწილის მემბრანაშია მოთავსებული და მის მოქმედებას თირეოტროპული ჰორმონი არეგულირებს.

➢ ***იოდის გააქტივება*** თირეოიდული პეროქსიდაზას მეშვეობით ხორციელდება.

➢ ***თიროზინულ ნაშთებთან იოდის დაკავშირება.*** დაჟანგული იოდი კოლოიდში თირეოგლობულინის თიროზინულ ნაშთებს უკავშირდება. პირველი სამი საფეხურისაგან განსხვავებით, აღნიშნული პროცესი უჯრედის გარეთ, კოლოიდში, უშუალოდ ფოლიკულური უჯრედების აპიკალური ნაწილის მემბრანაზე მიმდინარეობს.

კავშირი კლინიკასთან

საკვებში იოდის ნაკლებობა ფარისებრი ჯირკვლის გადიდებას იწვევს, რასაც **მარტივ ჩიყვს** უწოდებენ. ასეთი ჩიყვის მკურნალობა, ჩვეულებრივ, საკვებში იოდის დამატებით ხდება.

ფარისებრი ჯირკვლის ფუნქციურ აქტივობას ადენოჰიპოფიზის წინა წილის თირეოტროპული ჰორმონი არეგულირებს. თირეოტროპინით სტიმულაციის შედეგად ფოლიკულური უჯრედები პინოციტოზის გზით შთანთქამენ კოლოიდს. პინოციტოზური ბუშტუკები ფოლიკულური უჯრედების ციტოპლაზმაში პირველად ლიზოსომებს უკავშირდება. ლიზოსომური პროტეაზების მეშვეობით თირეოგლობულინის მოლეკულასა და იოდირებულ ნაშთებს შორის არსებული პეპტიდური ხიდები იშლება, რის შედეგადაც გამოთავისუფლებული ***ტრიიოდთირონინი (T3), თიროქსინი (T4) დიიოდთიროზინი (DIT)*** და ***მონოიოდთიროზინი (MIT)*** ციტოპლაზმაში გამოდის. თავისუფალი T3 და T4 უჯრედის ბაზალური ზედაპირიდან სისხლში გამოიყოფა. მონო- და დიიოდთიროზინი სისხლში არ გამოიყოფა, ვინაიდან უჯრედის იოდთიროზინ დეჰალოგენაზას მოქმედებით იოდად და თიროზინად იშლება. დაშლის პროდუქტებს უჯრედი ჰორმონის კვლავწარმოებისათვის იყენებს. სისხლში ცირკულაციაში მყოფი ჰორმონის 90%-ს T4 შეადგენს, თუმცა T3 პოტენციურად უფრო ძლიერი და ბევრად უფრო სწრაფი მოქმედებით ხასიათდება.

თირეოიდული ჰორმონების მოქმედებით:

➢ აქტიურდება მიტოქონდრიული სუნთქვა და ჟანგვითი ფოსფორილირება.

➢ იზრდება, როგორც მიტოქონდრიების, ისე კრისტების რაოდენობა, ძლიერდება მიტოქონდრიული ცილების სინთეზი, ხოლო მათი დაშლის ინტენსივობა ქვეითდება.

➢ ძლიერდება ნახშირწყლების ათვისება წვრილ ნაწლავში;

➢ ემბრიონულ პერიოდში ლიპიდების მეტაბოლიზმი, სხეულის ზრდა და ნერვული სისტემის განვითარება რეგულირდება.

ფოლიკულური ეპითელიუმის გვერდით მოთავსებულია პარაფოლიკულური უჯრედები, რომლებსაც სხვაგვარად C უჯრედებს უწოდებენ (სურ. 17-12). პარაფოლიკულური უჯრედები უფრო დიდი ზომისაა, ვიდრე ფოლიკულური უჯრედები და უფრო ინტენსიურად იღებება. მათ ციტოპლაზმაში სუსტად განვითარებული ენდოპლაზმური ბადე, მცირე რაოდენობით მიტოქონდრიები და კარგად გამოხატული გოლჯის აპარატია. ყურადღებას იპყრობს მრავალრიცხოვანი სეკრეციული გრანულები, რომლებიც ჰორმონს შეიცავს (სურ. 17-13). ამ უჯრედებში ჰორმონ ***კალციტონინის*** სინთეზი ხდება. კალციტონინი ძვლის რეზორბციის დაქვეითების გზით, სისხლში კალციუმის დონეს ამცირებს. კალციტონინის სეკრეციას სისხლში კალციუმის შემცველობის მატება ასტიმულირებს.

კავშირი კლინიკასთან

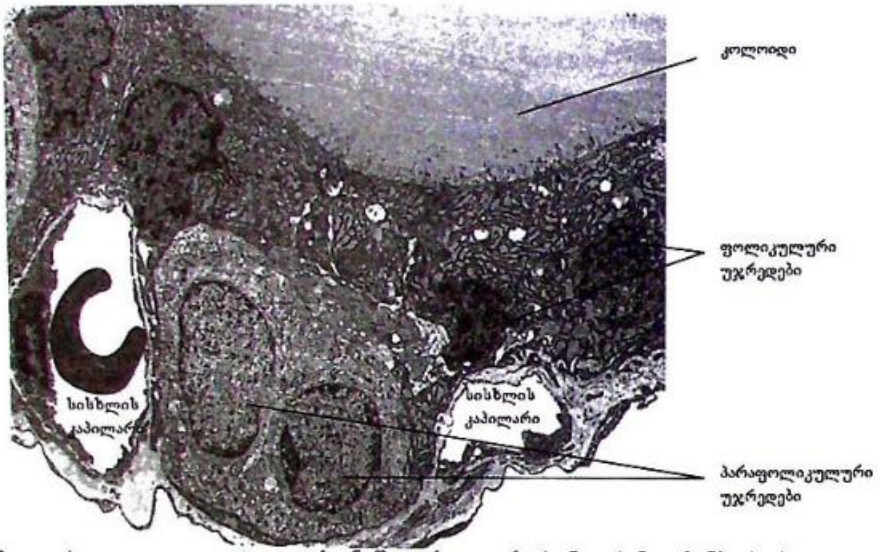
გრეივსის დაავადება აუტოიმუნური დაავადებაა, როდესაც ფარისებრი ჯირკვლის ფოლიკულური უჯრედების ზედაპირზე მყოფი თირეოტროპული ჰორმონის რეცეპტორები ანტიგენად აღიქმება. აუტოანტისხეულები უკავშირდება თირეოტროპული ჰორმონის რეცეპტორებს და ფოლიკულური უჯრედებიდან თირეოიდული ჰორმონის ჭარბი რაოდენობის გამოყოფას განაპირობებს. გრეივსის დაავადება ხასიათდება ფოლიკულური უჯრედების ჰიპერპლაზიით (რაოდენობრივი მატებით), რაც მნიშვნელოვნად ზრდის ფარისებრი ჯირკვლის ზომას. ფოლიკულური უჯრედები დიდი რაოდენობით თირეოიდულ ჰორმონს წარმოქმნის, რის შედეგადაც ჰიპერთირეოზი ვითარდება.

ჰიპოთირეოზი – ფარისებრი ჯირკვლის ჰორმონის ნაკლებობაა, რომელიც ზოგადი სისუსტით, კუნთების მოდუნებით, გულის რითმის დაქვეითებით, სისხლის მოცულობის შემცირებით, ორგანოს ფუნქციის დაქვეითებით, თმის ცვენით, გონების მოდუნებით ხასიათდება.მძიმე ჰიპოთირეოზის შემთხვევაში ვითარდება **მიქსედემა**, რომელსაც თან ახლავს ზოგადი შეშუპება, დიდი რაოდენობით გლიკოზამინოგლიკანებისა და პროტეოგლიკანების დაგროვების გამო. ემბრიონულ პერიოდში და ადრეულ ბავშვობაში მძიმე ჰიპოთირეოზი **კრეტინიზმს** იწვევს,რაც ზრდის შეფერხებით და გონებრივი განვითარების ჩამორჩენით ხასიათდება.

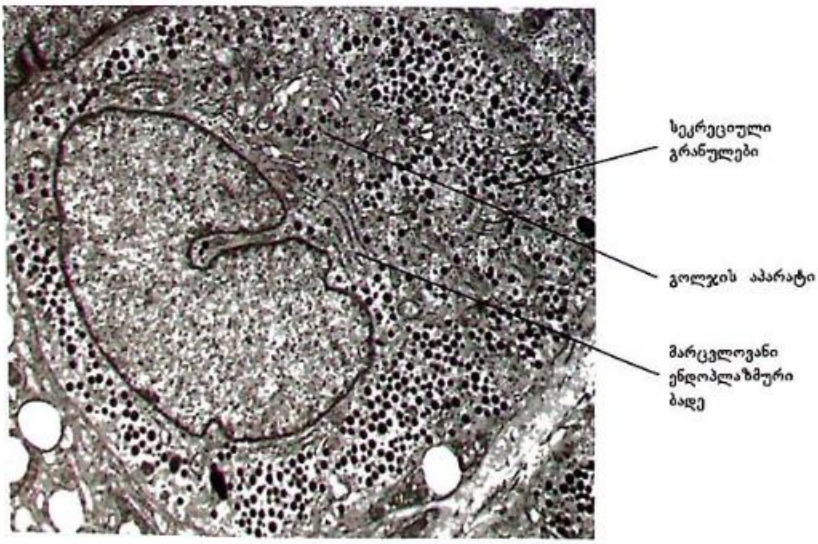
ფარისებრახლო ჯირკვალი

ფარისებრი ჯირკვლის უკან, ზედა და ქვედა პოლუსის ორივე მხარეს თითო-თითო, მცირე ზომის (3X6მმ) ჯირკვალი მდებარეობს, რომელთაც ***ფარისებრახლო (პარათირეოიდული)*** ჯირკვლები ეწოდებათ. მათი ტოტალური წონა დაახლოებით 0,4 გ-ია. ჩვეულებრივ, ფარისებრახლო ჯირკვლები ფარისებრი ჯირკვლის კაფსულაში მდებარეობს. თუმცა, იშვიათად, ფარისებრახლო ჯირკვლები ფარისებრ ჯირკვალშია ჩაფლული. ფარისებრახლო ჯირკვლები სალაყუჩე ჯიბეებისაგან ვითარდება. ზედა ფარისებრახლო ჯირკვლებს მეოთხე წყვილი სალაყუჩე ჯიბეები აძლევს დასაბამს, ხოლო ქვედას – მესამე წყვილი სალაყუჩე ჯიბეები.

თითოეული ფარისებრახლო ჯირკვალი დაფარულია საკუთარი კაფსულით, რომელიც ჯირკვლის პარენქიმაში სეპტებს გზავნის. სეპტები გადადის რეტიკულური ბოჭკოების ნაზ ბადეში, რომლებიც ჯირკვლის პარენქიმულ უჯრედებს საყრდენს უქმნის. პარენქიმის უჯრედები ჯიმების სახით არის განლაგებული. მათ შორის ორი სახის უჯრედებს არჩევენ. I ტიპის უჯრედები ***მთავარი უჯრედებია***. ისინი მცირე ზომის მრავალკუთხა უჯრედებია, სუსტად შეღებილი, ოდნავ აციდოფილური ციტოპლაზმით. ელექტრონული მიკროსკოპით მათ ციტოპლაზმაში ჩანს არასწორი ფორმის სეკრეციული გრანულები, რომლებიც ***პარათიროიდულ ჰორმონს (პარათჰორმონს)*** შეიცავს. II ტიპის უჯრედებს ***ოქსიფილურ უჯრედებს*** უწოდებენ. ოქსიფილური უჯრედები უფრო დიდი ზომის პოლიგონური ფორმის უჯრედებია. მათ ციტოპლაზმაში დიდი რაოდენობით მიტოქონდრიებია, რომლებიც მრავლობით კრის-



სურ. 17-12. თიროიდული ფოლიკულის ნაწილის ელექტრონოგრამა. ჩანს პარაფოლიკულური უჯრედები. (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით).



სურ. 17-13. პარაფოლიკულური უჯრედის ელექტრონოგრამა. (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით).

ტას შეიცავენ. ოქსიფილური უჯრედების დანიშნულება უცნობია.

ასაკთან ერთად სეკრეციული უჯრედები ადიპოციტებით იცვლება. ასაკოვან პირებში ადიპოციტები უჯრედული პოპულაციის 50%-ს შეადგენს.

პარათიროიდული ჰორმონი ოსტეოკლასტის რეცეპტორებს უკავშირდება, რის შედეგადაც ***ოსტეოკლასტების მასტიმულირებელი ფაქტორი*** წარმოიქმნება. ეს ფაქტორი იწვევს ოსტეოკლასტების რაოდენობისა და აქტივობის ზრდას, რასაც ძვლის მატრიქსის რეზორბცია და სისხლში კალციუმის გამონთავისუფლება ახლავს თან. სისხლში კალციუმის კონცენტრაციის მატება, თავის მხრივ, პარათჰორმონის პროდუქციას თრგუნავს. ფარისებრი ჯირკვლის კალციტონინი პარათჰორმონის ანტაგონისტური მოქმედებით ხასიათდება. იგი ოსტეოკლასტების აქტივობას თრგუნავს, ძვლის დაშლას ამცირებს და, შესაბამისად, სისხლში კალციუმის შემცველობას აქვეითებს. კალციუმის შემცველობა სისხლში ამ ორი ჰორმონის ანტაგონისტური მოქმედებით რეგულირდება.

კალციუმის დონის მატებასთან ერთად, პარათჰორმონი სისხლში ფოსფატების კონცენტრაციას ამცირებს. ეს ეფექტი თირკმლის მილაკებზე ზემოქმედების შედეგია, რაც ფოსფატების რეაბსორბციის დაქვეითებას და შარდთან ერთად მათი გამოყოფის გაძლიერებას იწვევს. თირეოიდული ჰორმონი, არაპირდაპირი გზით, კუჭ-ნაწლავის ტრაქტში კალციუმის ათვისებას ზრდის. კერძოდ, იგი აძლიერებს ვიტამინის სინთეზს, რომელიც კალციუმის ათვისებისათვის არის აუცილებელი. პარათირეოიდული ჰორმონის სეკრეციის ინტენსივობას სისხლში კალციუმის შემცველობა არეგულირებს.

კავშირი კლინიკასთან

პირველადი ჰიპერპარათირეოიდიზმი – ხშირად გამოწვეულია ფარისებრახლო ჯირკვლის სიმსივნით. დამახასიათებელია სისხლში კალციუმის დონის მატება, ძვლის მინერალიზაციის ხარისხის დაქვეითება და ზოგჯერ თირკმელში კენჭოვანი დაავადების განვითარება.

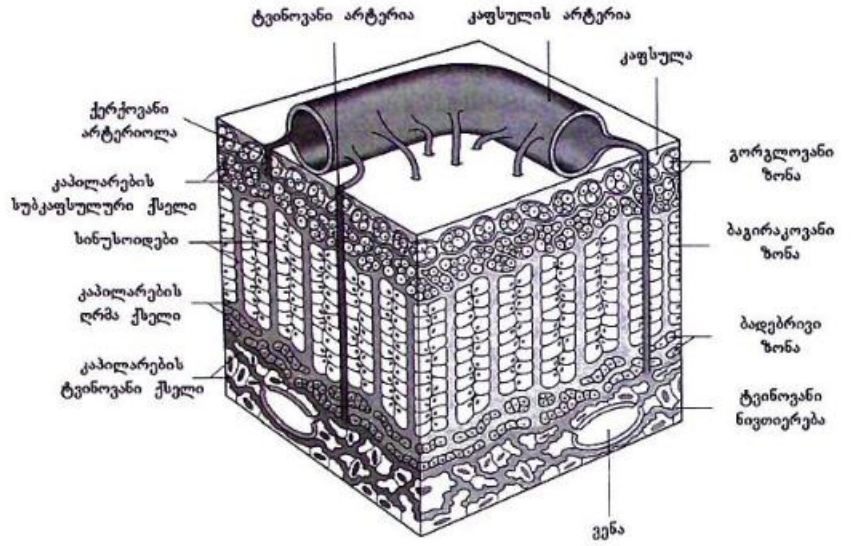
მეორადი ჰიპერპარათირეოიდიზმი – შეიძლება განვითარდეს რაქიტით დაავადებულებში ვიდრე D ვიტამინის ნაკლებობის გამო ნაწლავში კალციუმის შეწოვა არ ხდება. კალციუმის ნაკლებობა პარათირეოიდული ჰორმონის ჭარბი რაოდენობით გამოყოფას იწვევს. მიუხედავად ამისა, სისხლში კალციუმის დონე დაბალი რჩება.

ჰიპოპარათირეოდიზმი – ფარისებრახლო ჯირკვლის ჰორმონის ნაკლებობაა, რაც უფრო ხშირად ფარისებრ ჯირკვალზე ოპერაციული ჩარევის დროს პარათირეოიდული ჯირკვლის დაზიანებით ან მთლიანად ამოკვეთით არის განპირობებული.

ჰიპოპარათირეოდიზმი სისხლში კალციუმის დონის დაქვეითებით, ძვლოვანი ქსოვილიდან კალციუმის გამოყოფის შეფერხებით, თირკმელში ფოსფორის რეზორბციის გაზრდით ხასიათდება. კლინიკურად დამახასიათებელია კიდურების კუნთების სპაზმი (კრამპი), სახის და ხორხის კუნთების კანკალი, მეხსიერების დაკარგვა.

თირკმელზედა ჯირკვალი

თირკმელზედა ჯირკვალი წყვილი ორგანოა. იგი თირკმლის ზედა პოლუსზე მდებარეობს. მისი წონა და ზომები ასაკთან და პიროვნების ფიზიოლოგიურ მდგომარეობასთან დაკავშირებით იცვლება. გარედან თირკმელზედა ჯირკვალი შემაერთქსოვილოვანი კაფსულითაა დაფარული. განაკვეთზე, მაკროსკოპულად, თირკმელზედა ჯირკვლის პარენქიმაში ორი განსხვავებული ფენა განირჩევა. გარეთა ფენას მოყვითალო ფერი აქვს და მას თირკმელზედა ჯირკვლის ***ქერქოვან ნივთიერებას*** უწოდებენ. ცენტრალურ ფენას მოწითალო-მოყავისფრო შეფერილობა აქვს და მას ***ტვინოვან ნივთიერებას*** უწოდებენ. შეიძლება ითქვას, რომ თირკმელზედა ჯირკვლის ტვინოვანი და ქერქოვანი ნივთიერება ორი დამოუკიდებელი ორგანოა, რომლებიც



სურ. 17-14. თირკმელზედა ჯირკვლის სისხლმომარაგების სქემა. (Alan Stevens, James S. Lowe, Human Histology, second edition, Mosby, 1999 მიხედვით).

ერთი საერთო კაფსულის ქვეშ მდებარეობს. ისინი ერთმანეთისაგან წარმოშობით, აგებულებითა და ფუნქციით განსხვავდებიან. ქერქოვანი ნაწილი შუამდებარე მეზოდერმიდან წარმოიქმნება. ტვინოვანი ნაწილი ნერვული ქედის უჯრედებისაგან ვითარდება. თირკმელზედა ჯირკვლის ორივე ნაწილის უჯრედები ჭიმების სახით არის განლაგებული. თავისი აგებულებითა და ფუნქციით თირკმელზედა ჯირკვლის ორივე ნაწილი ტიპიური ენდოკრინული ჯირკვალია.

თირკმელზედა ჯირკვლის კაფსულას ქმნის ბოჭკოვანი შემაერთებელი ქსოვილი, რომელიც ჯირკვლის შიგნით ტრაბეკულებს გზავნის. სტრომა შეიცავს დიდი რაოდენობით რეტიკულურ ბოჭკოებს, რომლებიც ჯირკვლოვან უჯრედებს უქმნის საყრდენს.

თირკმელზედა ჯირკვალს სისხლით ზემო, შუა და ქვემო თირკმელზედა არტერიები ამარაგებს (სურ. 17-14). არტერიების ტოტები სუბკაფსულურ წნულს ქმნის, რომელთაგან სისხლძარღვების სამი ჯგუფი წარმოიქმნება: კაფსულის არტერიები, ქერქის არტერიები, რომლებიც თანდათანობით იტოტება და პარენქიმულ უჯრედებს შორის კაპილარულ ქსელს ქმნის (ეს კაპილარები შემდგომ ტვინოვანი ნივთიერების კაპილარულ ქსელს უერთდება) და ტვინოვანი ნივთიერების არტერიები, რომლებიც ქერქის გავლით ტვინოვან ნივთიერებაში აღწევენ და მხოლოდ შემდეგ ქმნიან ინტენსიურ კაპილარულ ქსელს. ტვინოვანი ნივთიერების ორმაგი სისხლმომარაგების გამო იგი, როგორც არტერიულ (მედულარული არტერიების მეშვეობით), ისე ვენურ (კორტიკული კაპილარული წნულის მეშვეობით) სისხლს იღებს. კაპილარების ენდოთელიუმი ფენესტრირებულია. ფენესტრები თხელი დიაფრაგმით არის დახურული. ენდოთელიუმის ქვეშ უწყვეტი ბაზალური მემბრანაა. ტვინოვანი ნივთიერების კაპილარები ქერქოვანი ნივთიერების კაპილარებთან ერთად მედულურ ვენებს ქმნის, რომელთა შეერთების გზით თირკმელზედა ვენა წარმოიქმნება.

თირკმელზედა ჯირკვლის ქერქოვანი ნივთიერება. თირკმელზედა ჯირკვლის ამ ნაწილში უჯრედების მიხედვით სამ ზონას არჩევენ. ადამიანის თირკმელზედა ჯირკვალში

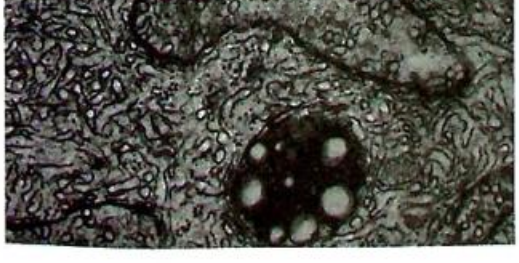
ეს ზონები ერთმანეთისაგან მკვეთრი საზღვრებით გამოყოფილი არ არის.

თირკმელზედა ჯირკვლის ქერქოვან ნივთიერებაში სამი სახის სტეროიდული ჰორმონი გამომუშავდება, რომელთაც, ძირითადი ფიზიოლოგიური მოქმედების შესაბამისად, ***გლუკოკორტიკოიდები, მინერალოკორტიკოიდები*** და ***ანდროგენები*** ეწოდება. თირკმელზედა ჯირკვლის უჯრედები სეკრეციულ გრანულებს არ აგროვებს. ისინი სტეროიდულ ჰორმონებს ორგანიზმის მოთხოვნილების შესაბამისად ასინთეზებენ და გამოყოფენ. სტეროიდული ჰორმონები დაბალი მოლეკულური წონის ცხიმში ხსნადი მოლეკულებია, რომლებიც ადვილად გადის მემბრანაში და, შესაბამისად, მათი უჯრედიდან გამოყოფა ეგზოციტოზის სპეციალურ პროცედურას არ საჭიროებს. ქერქოვანი ნივთიერების უჯრედებს სტეროიდმასინთეზებელი უჯრედებისათვის დამახასიათებელი ტიპიური ულტრასტრუქტურული შენება აქვს. მათში კარგად განვითარებული გლუვი ენდოპლაზმური ბადე და დიდი რაოდენობით მიტოქონდრიებია. მიტოქონდრიებს დამახასიათებელი მილაკოვანი ფორმის კრისტები აქვს (სურ. 17-15).

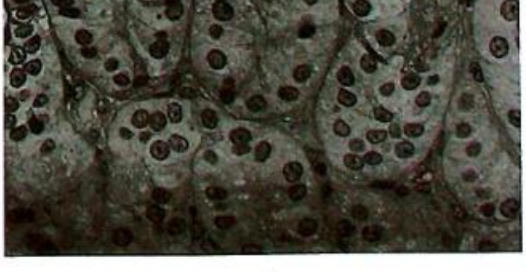
უშუალოდ კაფსულის ქვეშ ***გორგლოვანი ზონა*** მდებარეობს, სადაც ცილინდრული ან პირამიდული ფორმის უჯრედები მჭიდროდ არის განლაგებული და მომრგვალებულ ან თაღის ფორმის გროვებს ქმნის (სურ. 17-16).

გორგლოვან ზონაში მინერალოკორტიკოიდები, ძირითადად, ალდოსტერონი გამომუშავდება. ისინი ელექტროლიტებისა და წყლის ბალანსს განსაზღვრავენ ორგანიზმში. მინერალოკორტიკოიდები თირკმლის დისტალურ კლაკნილ მილაკებზე მოქმედებს და ნატრიუმის რეაბსორბციას უწყობს ხელს. ეს ჰორმონები ასევე არეგულირებენ ნატრიუმის აბსორბციას სანერწყვე ჯირკვლების სადინრებიდან და კუჭის ლორწოვანი გარსიდან. ამასთან ერთად, მინერალოკორტიკოიდებს კუნთებსა და თავის ტვინის უჯრედებში კალიუმის კონცენტრაციის გაზრდა და ნატრიუმის კონცენტრაციის შემცირება შეუძლია.

შემდგომი ზონა ***ბაგირაკოვანი ზონის*** სახელით არის ცნობილი, ვინაიდან უჯრედები ჭიმების სახით არის განლაგებული. თითოეული ჭიმის სისქეში ერთი ან ორი უჯრედია მოთავსებული. ამ ჭიმებს ჯირკვ-



სურ. 17-15. ადამიანის თირკმელზედა ჯირკვლის ქერქოვანი ნივთიერების უჯრედის ელექტრონოგრამა. გლუვი ენდოპლაზმური ბადე ძალიან კარგად არის განვითარებული. მიტოქონდრიებს მილაკოვანი კრისტები აქვს. **(Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).**



სურ.17-16. გორგლოვანი ზონის ჰისტოლოგიური სურათი. **(Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).**

ლის ზედაპირის მიმართ პერპენდიკულარული მიმართულება აქვს და მათ შორის სიგრძივ მიმართული სისხლის კაპილარები მდებარეობს. ბაგირაკოვანი ზონის უჯრედები მრავალკუთხა ფორმისაა და ციტოპლაზმაში დიდი რაოდენობით ცხიმის წვეთებს შეიცავს. ამის გამო, პისტოლოგიურ პრეპარატებზე, უმეტეს შემთხვევაში, მათ ციტოპლაზმას ვაკუოლური შესახედაობა აქვს (სურ. 17-17).

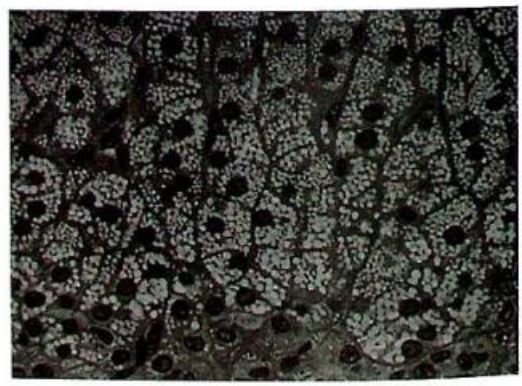
ბაგირაკოვანი ზონა გლუკოკორტიკოიდებს, კორტიზონსა და კორტიზოლს გამოიმუშავებს. გლუკოკორტიკოიდები ორგანიზმში ნახშირწყლების, ცილებისა და ცხიმების მეტაბოლიზმს აკონტროლებს. ღვიძლში გლუკოკორტიკოიდები ცხიმოვანი მჟავების, ამინომჟავებისა და ნახშირწყლების ათვისებას აძლიერებს, რაც გლუკონეოგენეზისა და გლიკოგენეზისათვის გამოიყენება. ღვიძლის გარეთ, ეს ჰორმონები საპირისპირო, კატაბოლურ, ეფექტს ავლენს. პერიფერიულ ორგანოებში ისინი არათუ ამცირებენ სინთეზურ აქტივობას, არამედ ცილებისა და ლიპიდების დეგრადაციასაც უწყობენ ხელს. დაშლის პროდუქტები, ამინომჟავები და ცხიმოვანი მჟავები სისხლიდან ჰეპატოციტების მიერ აითვისება და ახალი ნივთიერებების სინთეზისათვის გამოიყენება. გლუკოკორტიკოიდები იმუნური სისტემის აქტივობას თრგუნავს. მათი იმუნოსუპრესორული აქტივობა ცირკულაციაში მყოფი ლიმფოციტების დაშლითა და იმუნურ ორგანოებში ლიმფოციტების პროლიფერაციული აქტივობის დაქვეითებით ვლინდება.

გორგლოვან და ბაგირაკოვან ზონებში, გლუკოკორტიკოიდებთან ერთად, ანდროგენები და, შესაძლოა, ძალიან მცირე რაოდენობით ესტროგენები გამომუშავდება. მათ შორის დეჰიდროეპიანდროსტერონი ერთადერთი ჰორმონია, რომელიც ფიზიოლოგიურად მნიშვნელოვანი რაოდენობით გამოიყოფა. ამ ჰორმონს ანაბოლური მოქმედება აქვს. თუმცა, პოტენციურად მისი ეფექტი სათესლეს ანდროგენების აქტივობის 1/5-ს შეადგენს. ამის გამო, და ალბათ მისი მცირე რაოდენობით სეკრეციის გამოც, ნორმაში მას ძალიან უმნიშვნელო ფიზიოლოგიური ეფექტი გააჩნია.

მესამე ზონა, რომელიც ქერქოვანი ნივთიერების ყველაზე ღრმა ფენაა, ***ბადისებრი ზონის*** სახელწოდებით არის ცნობილი. მისი უჯრედები წარმოქმნის უსწორმასწორო ჭიმებს, რომლებიც ერთმანეთთან კავშირებს ამყარებენ და ბადისებრ სტრუქტურას ქმნიან. ამ ზონის უჯრედები, ზედა ორი ზონის უჯრედებთან შედარებით, უფრო მცირე ზომებით ხასიათდება. მათში ლიპოფუსცინის გრანულები ყოველთვის დიდი რაოდენობითაა. ამ ზონაში ხშირია უსწორმასწორო ფორმის უჯრედები პიკნოზური ბირთვებით, რაც ამ უჯრედების დეგრადაციის მაჩვენებელია.

თირკმელზედა ჯირკვლის ქერქოვანი ნივთიერების ფუნქციურ აქტივობას ჰიპოთალამუსის ადრენოკორტიკოტროპინ-რილიზინგ ჰორმონი და თავად ადრენოკორტიკოტროპინი აკონტროლებს. თავის მხრივ, ქერქის ჰორმონები, როგორც ჰიპოფიზურ, ისე ჰიპოთალამურ დონეზე ახდენს გავლენას.

ᲖᲔᲢᲐᲚᲣᲠᲘ ᲐᲜᲣ ᲞᲠᲝᲕᲘᲖᲝᲠᲣᲚᲘ ᲫᲔᲠᲫᲘ. ადამიანისა და ზოგიერთი ცხოველის ორგანიზმში ახალშობილების თირკმელზედა

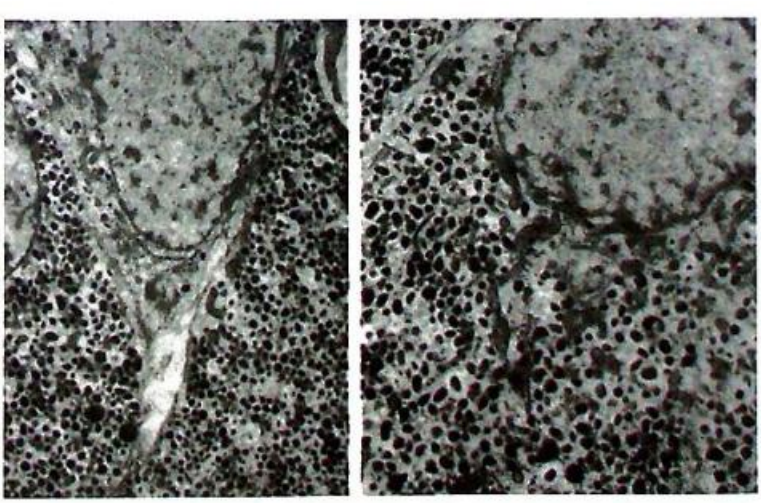


სურ. 17-17. ბაგირაკოვანი ზონის ჰისტოლოგიური პრეპარატი. უჯრედები დიდი რაოდენობით ცხიმის წვეთებს შეიცავს. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

ჯირკვალი პროპორციულად უფრო დიდია, ვიდრე მოზრდილ ასაკში. ამ ასაკობრივ პერიოდში ტვინოვან ნივთიერებასა და თხელ, პერმანენტულ ქერქს შორის ფეტალური ანუ პროვიზორული ქერქი მდებარეობს. ეს ფენა საკმაოდ სქელია და მისი უჯრედები ჭიმების სახით არის განლაგებული. დაბადების შემდეგ პროვიზორული ქერქი ინვოლუციას განიცდის, პერმანენტული ქერქი კი თანდათან ვითარდება და სამ ზონად დიფერენცირდება. ფეტალური ქერქის ძირითადი ფუნქცია ანდროგენების სულფატური ნაერთების სეკრეციაა, რომლებიც შემდგომში პლაცენტაში აქტიურ ანდროგენებად და ესტროგენებად გარდაიქმნება და დედის სისხლში გადადის.

ტვინოვანი ნივთიერება. ტვინოვანი ნივთიერება შედგება პოლიგონური ფორმის პარენქიმული უჯრედებისაგან, რომლებიც გროვების ან ჭიმების სახით არის განლაგებული. უჯრედებს შორის რეტიკულური ბოჭკოების ნაზი ბადეა, რომელიც ენდოკრინოციტებს საყრდენს უქმნის. მეზობელ ჭიმებს შორის კარგად გამოხატული კაპილარული ქსელია. აქვე მდებარეობს მცირე რაოდენობით პარასიმპატიკური განგლიური უჯრედები. ტვინოვანი ნივთიერება ნერვული ქედის უჯრედებიდან ვითარდება. მისი პარენქიმული უჯრედები სახეცვლილი სიმპატიკური პოსტგანგლიური ნეირონებია, რომლებმაც ემბრიონული განვითარების პროცესში აქსონები და დენდრიტები დაკარგეს და სეკრეციულ უჯრედებად ჩამოყალიბდნენ.

ტვინოვანი ნივთიერების პარენქიმული უჯრედების ციტოპლაზმა შეიცავს დიდი რაოდენობით სეკრეციულ გრანულებს, რომლებიც მაღალი ელექტრონული სიმკვრივით გამოირჩევა (სურ. 17-18). მათი დიამეტრი 150-350 ნმ-ია. ისინი ***კატექოლამინებს: ადრენალინს*** ან ***ნორადრენალინს*** შეიცავენ. ამასთან ერთად, სეკრეციული გრანულები ატფ-ს, ქრომოგრანინს (რომელიც სავარაუდოდ კატექოლამინების შემბოჭავი ცილაა), დოფამინ β-ჰიდროქსილაზას (რომელიც დოფამინს კატექოლამინად გარდაქმნის) და ოპიატების ჯგუფის პეპტიდებს (ენკეფალინებს) შეიცავს. ადრენალინისა და ნორადრენალინის სინთეზი სხვადასხვა უჯრედების მიერ ხდება. ადრენალინის მასინთეზებელი უჯრედები შეიცავს უფრო მცირე ზომის სეკრეციულ გრანულებს, რომლებიც მთლიანად არის ამოვსებული სეკრეტით. ნორადრენალინის მასინთეზებელი უჯრე-



სურ. 17-18. კატის თირკმელზედა ჯირკვლის ტვინოვანი ნივთიერების უჯრედების ელექტრონოგრამა. უჯრედების ციტოპლაზმა დიდი რაოდენობით ელექტრონულად მკვრივ სეკრეციულ გრანულებს შეიცავს. **(Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).**

დები შეიცავს უფრო დიდი ზომის გრანულებს, რომლებშიც ელექტრონულად მეტად მკვრივი შიგთავსი შემომსაზღვრელი მემბრანისაგან ელექტრონულად შედარებით ნაკლებად მკვრივი ზონით არის გამოყოფილი. თირკმელზედა ჯირკვლიდან გამოყოფილი კატექოლამინების საერთო რაოდენობის 80%-ს ადრენალინი შეადგენს.

თირკმელზედა ჯირკვლის ტვინოვანი ნივთიერების უჯრედები პრეგანგლიური სიმპატიკური ნეირონების ქოლინერგული დაბოლოებებით ინერვირდება. ქერქოვანი ნივთიერების უჯრედებისაგან განსხვავებით, ტვინოვანი უჯრედები თავიანთ სეკრეტს გრანულებში აგროვებს და ინახავს.

კაფშირი კლინიკასთან

ადისონის დაავადება – უმეტეს შემთხვევაში აუტოიმუნური დაზიანებით არის გამოწვეული და თირკმელზედა ჯირკვლის ქერქოვანი ნივთიერების ჰორმონების ნაკლებობით არის განპირობებული. სტეროიდებით მკურნალობის გარეშე დაავადება სიკვდილით მთავრდება.

კუშინგის დაავადება – ჰიპოფიზის წინა წილის ბაზოფილური ადენოციტების მცირე ზომის სიმსივნეებით არის გამოწვეული, რასაც ადრენოკორტიკოტროპული ჰორმონის ჭარბი რაოდენობით გამოყოფა ახლავს თან. აკტჰ-ს სიჭარბე თირკმელზედა ჯირკვლის ქერქოვანი ნივთიერების ზომაში მატებას და დიდი რაოდენობით კორტიზოლის პროდუქციას განაპირობებს.

დიფუზური ნეირო-ენდოკრინული სისტემა

ორგანიზმში, ენდოკრინული ორგანოების მიღმა, არსებობს ცალკეული ნეიროენდოკრინული უჯრედების ფართო სისტემა. ამ სისტემის უჯრედები თითქმის ყველა ძირითადი ორგანოს შემადგენლობაში გვხვდება. ნეიროენდოკრინული უჯრედები ჰორმონებს და აქტიურ პეპტიდებს გამოიმუშავებს. უმეტეს შემთხვევაში ამ უჯრედების მიერ გამომუშავებული აქტიური ნივთიერებები ადგილობრივი მნიშვნელობისაა და შესაბამისი ორგანოსა ან ორგანოთა სისტემის ლოკალურ ჰომეოსტაზს არეგულირებს. მიუხედავად იმისა, რომ აღნიშნული უჯრედები სხვადასხვა ორგანოში მდებარეობს და სხვადასხვა ბიოლოგიურად აქტიურ ნივთიერებებს გამოიმუშავებს, მათ მთელი რიგი საერთო ნიშან-თვისებები ახასიათებთ. თითოეული მათგანი ბიოამინებს, პეპტიდებსა და ჰორმონებს ამინების წინამორბედების ათვისებისა და დეკარბოქსილირების გზით ამზადებს. აღნიშნული თავისებურების გამო ამ უჯრედებს ***APUD-სისტემის*** (ინგლ. Amine Precursor Uptake and Decarboxylation – ამინების წინამორბედების ათვისება და დეკარბოქსილირება) სახელწოდებით აერთიანებენ. სისტემის უჯრედები ნერვული ქედის წარმონაქმნებია, რის გამოც მათ ნეიროენდოკრინულ უჯრედებს უწოდებენ. თითოეულ მათგანს ციტოპლაზმაში დამახასიათებელი ელექტრონულად მკვრივი გულის მქონე ნეიროსეკრეციული გრანულების არსებობა ახასიათებს. სეკრეციული გრანულები მემბრანით არის შემოსაზღვრული. გრანულის ცენტრი ელექტრონულად მკვრივია. ცენტრალურ უბანსა და შემომსაზღვრელ მემბრანას შორის ნათელი ზოლი მდებარეობს. როგორც წესი, ცენტრალური უბნის ფორმის მიუხედავად, მთლიან გრანულას სფერული ან ოვალური ფორმა აქვს. ნეიროსეკრეციული ვაკუოლების ზომები 60–100 ნმ-ის ფარგლებში მერყეობს.

ნეიროენდოკრინული სისტემის უჯრედები მდებარეობს თავად ენდოკრინულ ჯირკვლებში (ფარისებრი ჯირკვლის პარაფოლიკულური უჯრედები, თირკმელზედა ჯირკვლის ტვინოვანი ნივთიერების უჯრედები), თირკმელში (რენინწარმომქმნელი იუქსტაგლომერულური უჯრედები), საჭმლის მომნელებელ სისტემაში, სასუნთქ სისტემაში, გულ-სისხლძარღვთა სისტემის კაროტიდულ და აორტულ სხეულებში და ა.შ.

თითოეული მათგანის სტრუქტურულ-ფუნქციური თავისებურებანი შესაბამის თავში იქნება განხილული.

თავი 18

საჭმლის მომნელებელი სისტემა

საჭმლის მომნელებელი სისტემა საჭმლის მომნელებელი მილისა და მასთან დაკავშირებული ჯირკვლებისაგან შედგება. იგი ორგანიზმს ზრდის, ენერგიისა და შინაგანი მუდმივეობის შენარჩუნებისათვის აუცილებელი მოლეკულებით უზრუნველყოფს. დიდი ზომის მოლეკულები (ცილები, ნახშირწყლოვანი კომპლექსები, ცხიმები, ნუკლეინის მჟავები) საჭმლის მომნელებელ არხში ბევრად უფრო მცირე ზომის მოლეკულებად იშლება, რომელთა ათვისება ორგანიზმისათვის ბევრად უფრო ადვილია. ორგანულ ნივთიერებებთან ერთად, წყლის, ვიტამინებისა და მინერალური მარილების შეწოვაც საჭმლის მომნელებელი მილიდან ხდება. დამატებით უნდა აღინიშნოს, რომ საჭმლის მომნელებელი არხის შიგნითა ზედაპირი წარმოადგენს საიმედო ბარიერს, რომელიც ორგანიზმის შიგა გარემოს საჭმლის მომნელებელი არხის შიგთავსისაგან გამოყოფს.

საჭმლის მონელება რთული და კომპლექსური პროცესია, რომელიც დასაბამს პირის ღრუში იღებს. აქ საკვები სველდება და ნერწყვით იულინთება, ხოლო კბილების მეშვეობით წვრილად ჭუცმაცდება. აქვე მიმდინარეობს ნაწილობრივი ქიმიური მონელებაც. კერძოდ, ნერწყვში არსებული ფერმენტების მეშვეობით ნახშირწყლების დაშლა იწყება. საჭმლის ქიმიური დამუშავება კუჭში, შემდგომ კი ნაწლავებში გრძელდება, სადაც საკვების ძირითადი კომპონენტების (ამინომჟავების, მონოსაქარიდების, თავისუფალი ცხიმოვანი მჟავების, მონოგლიცერიდებისა და ა.შ.) შეწოვა ხდება. წყლის ძირითადი მასა მსხვილ ნაწლავში შეიწოვება, რაც მონელებული საკვების გამკვრივებასა და ფეკალური მასების ჩამოყალიბებას განაპირობებს.

საჭმლის მომნელებელი არხის კედელი მთელ სიგრძეზე აგებულების საერთო გეგმით ხასიათდება. არხის კედლის უმეტეს უბანში ოთხი – ***ლორწოვანი, ლორწქვეშა, კუნთოვანი და სეროზული გარსი*** განირჩევა.

ლორწოვანი გარსის პირველ შრეს ***ეპითელური ფირფიტა*** ქმნის. ლორწოვანი გარსის ეპითელური ფირფიტა:

- ნაწლავის ღრუს შიგთავსსა და ორგანიზმის შიგა გარემოს შორის შერჩევითი გამტარებლობის მქონე ბარიერია;
- საკვების მონელებასა და შეწოვაში მონაწილეობს;
- წარმოქმნის მთელ რიგ ჰორმონებს, რომლებიც საჭმლის მომნელებელი სისტემის ორგანოების მუშაობაზე ახდენს გავლენას;
- გამოიმუშავებს ლორწოს, რომელიც ლორწოვანი გარსის ზედაპირს ასველებს და იცავს.

ეპითელური ფირფიტის ქვეშ ***ლორწოვანი გარსის საკუთარი ფირფიტა*** მდებარეობს. ეს უკანასკნელი ფაშარი უფორმო ბოჭკოვანი ქსოვილით იქმნება. იგი სისხლძარღვებით, ლიმფური ძარღვებითა და ნერვებით არის მდიდარი. აქა-იქ გლუვკუნთოვანი უჯრედებიც გვხვდება. საჭმლის მომნელებელი მილის უმეტეს ნაწილში საკუთარი ფირფიტის ქვეშ მდებარეობს კუნთოვანი ბოჭკოებისაგან შექმნილი შრე, რომელსაც ***ლორწოვანი გარსის კუნთოვანი ფირფიტა*** ეწოდება. ჩვეულებრივ, მასში კუნთოვანი ბოჭკოების ორი შრე განირჩევა. შიგნითა შრე შედარებით თხელია და კუნთოვანი ბოჭკოების ირგვლივი

(ცირკულარული) განლაგებით ხასიათდება. გარეთა შრე გასწვრივ განლაგებული კუნთოვანი ბოჭკოებით იქმნება. ლორწოვანი გარსის კუნთოვანი ფირფიტა უზრუნველყოფს ლორწოვანი გარსის მოძრაობას, რაც საჭმლის მომნელებელი მილის კედლის საერთო მოძრაობისაგან დამოუკიდებელია. კუნთოვანი ფირფიტის შეკუმშვა ლორწოვან გარსში ნაოჭების წარმოქმნასა და, შესაბამისად, საკვებთან შეხების ზედაპირის გაზრდას უზრუნველყოფს. კუნთოვანი ფირფიტა ლორწოვან გარსს ლორწქვეშა ჩანაფენისაგან გამოჰყოფს.

ლორწქვეშა ჩანაფენი იქმნება მკვრივი შემაერთებელი ქსოვილით, რომელშიც დიდი რაოდენობით სისხლისა და ლიმფური ძარღვებია. აქვე მდებარეობს ***ლორწქვეშა*** ან ***მეისნერის ნერვული წნული***.

აღსანიშნავია, რომ ანატომიურად (შეუიარაღებელი თვალით) ლორწოვან გარსსა და ლორწქვეშა ჩანაფენს შორის საზღვრის გარჩევა პრაქტიკულად შეუძლებელია, რის გამოც მათ ერთი, ლორწოვანი გარსის სახელწოდებით აერთიანებენ.

ლორწოვანი გარსის საკუთარ ფირფიტასა და ლორწქვეშა ჩანაფენში მდებარეობს დიდი რაოდენობით ***ლიმფური ფოლიკულები***, რომლებიც ორგანიზმს ბაქტერიული ინვაზიისაგან იცავს. საკუთარ ფირფიტაში დიდი რაოდენობით მაკროფაგები და ლიმფოციტებია, რომელთა ნაწილი აქტიურად გამოიმუშავებს ანტისხეულებს. აქ წარმოქმნილი ანტისხეულების უმეტესობა A კლასის იმუნოგლობულინებია (IgA), რომლებიც ეპითელური უჯრედების მიერ გამომუშავებულ სეკრეციულ ცილას უკავშირდება და ამ სახით ნაწლავის სანათურში გამოიყოფა. ეს კომპლექსი ორგანიზმს ბაქტერიებისა და ვირუსების ინვაზიისაგან იცავს. IgA პროტეოლიზური ფერმენტების მოქმედების მიმართ მდგრადობით ხასიათდება და, ამდენად, ნაწლავის სანათურში პროტეაზებთან თანაარსებობა შეუძლია.

ლორწქვეშა გარსის ქვეშ ***კუნთოვანი გარსი*** მდებარეობს, რომელიც კუნთოვანი ბოჭკოების ***ირგვლივი (შიგნითა)*** და ***სიგრძივი (გარეთა)*** კონებისაგან შექმნილ შრეებს შეიცავს. კუნთოვანი გარსის შეკუმშვა საჭმლის მომნელებელი მილის გასწვრივ საკვების გადაადგილებას უზრუნველყოფს. საჭმლის მომნელებელი არხის კუნთოვან გარსში მეორე ნერვული წნული მდებარეობს, რომელსაც ***აუერბახის ნერვული წნული*** ეწოდება. ეს წნულები ნერვული უჯრედების გროვებს შეიცავს, რომლებიც მცირე ზომის პარასიმპატიკურ განგლიებს წარმოქმნის. ავტონომიური ნერვული სისტემის პრე- და პოსტგანგლიური ნერვული ბოჭკოების კარგად განვითარებული ქსელი და ვისცერული მგრძნობიარე ნერვული ბოჭკოები განგლიებს შორის კავშირებს უზრუნველყოფს. განგლიების რაოდენობა საჭმლის მომნელებელი სისტემის სხვადასხვა უბანში სხვადასხვაა. მათი მაქსიმალური რაოდენობა მოძრაობის მაღალი აქტივობის უბნებში შეინიშნება. კუნთოვანი გარსის შრეებს შორის სისხლისა და ლიმფური ძარღვებით მდიდარი შემაერთებელქსოვილოვანი ჩანაფენი მდებარეობს.

და ბოლოს, ***გარეთა გარსი,*** რომელიც საჭმლის მომნელებელი მილის დიაფრაგმის ქვემოთ მდებარე ნაწილში ***სეროზული გარსის*** სახით გვხვდება. ეს თხელი, შემაერთქსოვილოვანი წარმონაქმნია, რომელიც გარედან ერთშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმით – მეზოთელიუმით არის დაფარული. დიაფრაგმის ზემოთ გარეთა გარსი მხოლოდ შემაერთქსოვილოვანი წარმონაქმნია და მას ***ადვენტიციური გარსი*** ეწოდება.

საჭმლის მომნელებელი მილის შენების ერთიანი კანონზომიერების არსებობის მიუხედავად, მისი ცალკეული უბნები შენების

გარკვეული სპეციფიკით ხასიათდება, რაც ამ უბნებში საჭმლის მონელების პროცესის სპეციფიურ მიმდინარეობას განაპირობებს.

პირის ღრუ

პირის ღრუს ლორწოვანი გარსის ეპითელური ფირფიტა მრავალშრიანი გაურქოვანებელი ეპითელიუმით იქმნება. ტუჩების მიდამოში ეპითელიუმი თანდათანობით რქოვანდება. საკუთარი ფირფიტა დერილებს ქმნის და შეუმჩნეველად გადადის ლორწქვეშა ჩანაფენში, რომელშიც წვრილი სანერწყვე ჯირკვლები მდებარეობს.

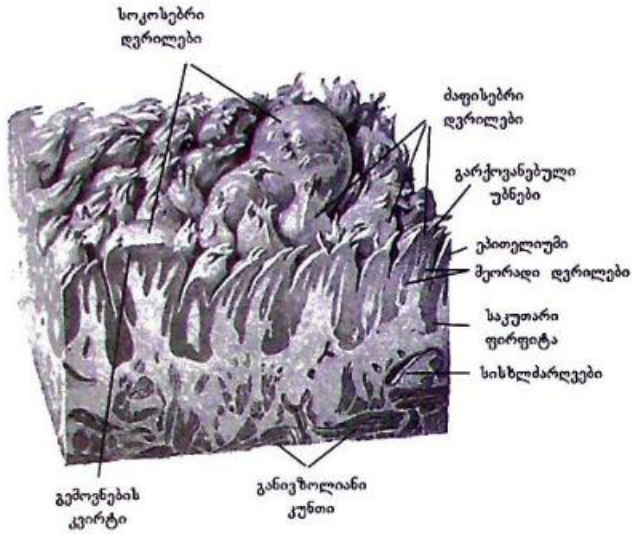
პირის ღრუს სახურავს ქმნის ***მაგარი*** და ***რბილი სასა***, რომლებიც ასევე მრავალშრიანი ეპითელიუმით არის დაფარული. მაგარი სასის ლორწოვანი გარსი პირდაპირ ძვალზე მდებარეობს. რბილი სასის მიდამოში ლორწოვანი გარსის ქვეშ ლორწქვეშა ჩანაფენია, რომელშიც დიდი რაოდენობით სეროზული სანერწყვე ჯირკვლები მდებარეობს. ლორწქვეშა ჩანაფენის ქვეშ ჩონჩხის კუნთოვანი ქსოვილის ბოჭკოთა კონებია. რბილი სასის ქვემო კიდის ცენტრალურ ნაწილში მცირე ზომის, კონუსის ფორმის გამონაზარდია, რომელსაც ***სასის ნაქი*** ეწოდება. ნაქის საფუძველს ჩონჩხის კუნთოვანი ქსოვილი და ფაშარი შემაერთებელი ქსოვილი ქმნის. გარედან ნაქი მრავალშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმით არის დაფარული.

ენა

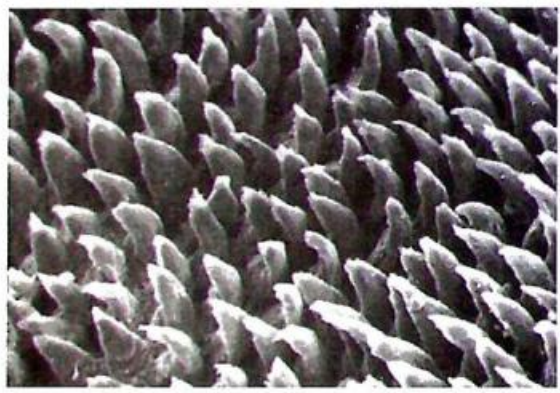
ენა კუნთოვანი ორგანოა. მის ძირითად სისქეს ქმნის ჩონჩხის განივზოლიანი კუნთოვანი ქსოვილი, რომელიც გარედან ლორწოვანი გარსით არის დაფარული. ლორწოვანი გარსის ეპითელური ფირფიტა მრავალშრიანი ბრტყელი გაურქოვანებელი ეპითელიუმით იქმნება, რომელიც ენის ზოგიერთ უბანში გარქოვანებას განიცდის. ლორწოვანი გარსის შენება ენის სხვადასხვა უბანში სხვადასხვანაირია. ენის ქვედა ზედაპირზე ლორწოვანი გარსი სადაა, ზედა ზედაპირზე კი მას უსწორმასწორო ფორმა აქვს. ამ მიდამოში ლორწოვანი გარსი მრავალობით შემაღლებას ქმნის, რასაც ***დერილები*** ეწოდება (სურ. 18-1).

ენის ზედაპირზე არსებული დერილები ფორმის მიხედვით ოთხ ტიპად იყოფა.

- ***ძაფისებრი დერილები*** – მათ წაგრძელებული, კონუსის მაგვარი ფორმა აქვთ. მათი რაოდენობა საკმაოდ მაღალია და ისინი ენის მთელ ზედაპირზე გვხვდება. მათი მფარავი ეპითელიუმი ნაწილობრივ გარქოვანებას განიცდის (სურ. 18-2);
- ***სოკოსებრი დერილები*** – ფორმით სოკოს წააგავს, ვინაიდან ვიწრო ფეხი და გლუვი ზედაპირის მქონე გაფართოებული ზედა ნაწილი აქვს. მათ ზედა ზედაპირზე გემოვნების კვირტებია მოთავსებული. აღნიშნული დერილები ძაფისებრ დერილებს შორის არარეგულარულად გვხვდება (სურ. 18-3);
- ***ფოთლისებრი დერილები*** – ადამიანში სუსტად არის განვითარებული. ისინი ძირითადად, ენის დორსო-ლატერალურ ზედაპირზე გვხვდება. მათ ფუძეში სეროზული სანერწყვე ჯირკვლების სადინრები იხსნება.
- ***შემოზღუდული დერილები*** – 7-12 დერილისაგან შემდგარი ჯგუფების სახით, ძირითადად, ენის უკანა ნაწილის V-ს მაგვარ რაიონში გვხვდება. ამ დერილებს მრგვალი ფორმა აქვს და მათი ზედაპირი სხვა დერილების ზედაპირთან შედარებით უფრო მაღლა მდებარეობს. მათ გარშემო ღარია, რომელშიც ***სეროზული (ფონ ებნერის) სანერწყვე ჯირკვლების*** მრავალი სადინარი იხსნება. ასეთი აგებულება გემოვნების კვირტების ზედაპირზე სითხის მუდმივ დინებას უწყობს



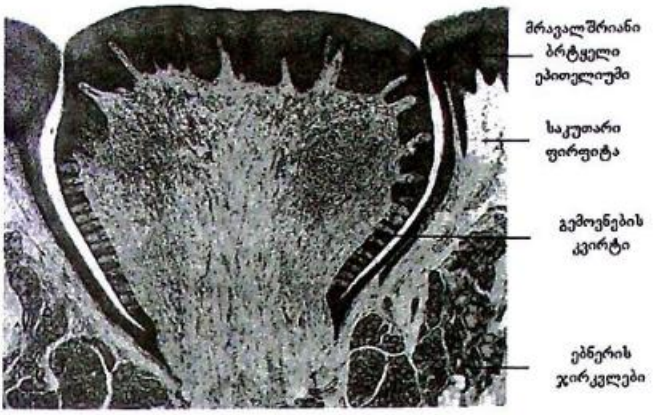
სურ. 18-1. ენის ზედა ზედაპირის აგებულების სქემა
(Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით)



სურ. 18-2. ბოცვერის ენის ძაფისებრი დვრილების სკანოგრამა **(Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994)**



სურ. 18-3. ბოცვერის ენის ლორწოვანი გარსის ჰისტოლოგიური პრეპარატი. ჩანს სოკოსებრი დვრილები გემოვნების კვირტებით **(Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994)**



სურ. 18-4. შემოზღუდული დვრილის ჰისტოლოგიური პრეპარატი (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994)

ხელს. ამ დვრილების კიდეების გასწვრივ დიდი რაოდენობით გემოვნების კვირტებია მოთავსებული (სურ. 18-4). აქვე გამომუშავდება ფერმენტი **ლიპაზა,** რომელიც სავარაუდოდ ხელს უშლის გემოვნების კვირტების ზემოთ ჰიდროფობური შრის წარმოქმნას. სითხის მუდმივი დინება გემოვნების კვირტების მახლობლად საკვების ნამცეცების მოშორებას უწყობს ხელს, რის გამოც ისინი ახალი გემოვნებითი სტიმულის წარმოსაქმნელად ყოველთვის მზადყოფნაში არიან.

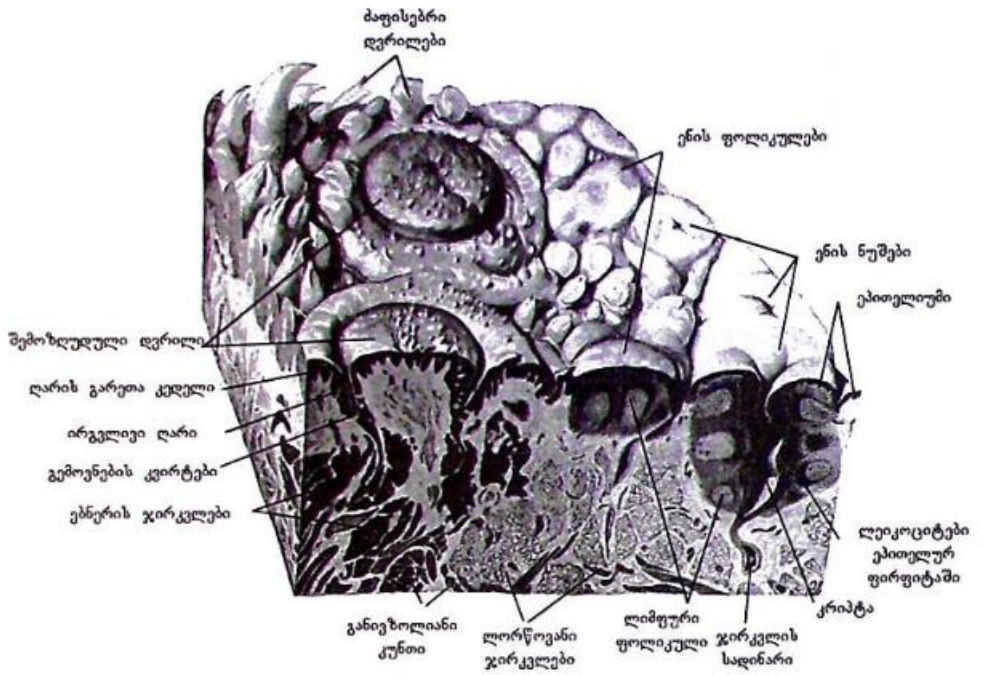
ენის ლორწოვანი გარსი კუნთოვან ფირფიტას არ შეიცავს. ენაში არც ლორწქვეშა გარსი არ არის. საკუთარი ფირფიტის შემაერთებელი ქსოვილი ღრმად ჩადის კუნთოვან გარსში, რის გამოც ლორწოვანი გარსი მჭიდროდ უკავშირდება კუნთოვან გარსს. ლორწქვეშა გარსის არსებობა მხოლოდ ენის ძირში, ქვემო ზედაპირზეა დამახასიათებელი.

კუნთოვან გარსში კუნთოვანი ბოჭკოები სამი მიმართულებით კვეთს ერთმანეთს და ენის სისქეში სამ შრეს ქმნის. შრეები ერთმანეთისაგან გამოყოფილია შემაერთებლოვანი ნაფენებით, რომელშიც დიდი რაოდენობით ენის სანერწყვე ჯირკვლები მდებარეობს.

ენის დორსალური ზედაპირის უკანა ერთი მესამედი წინა ნაწილისაგან V-ს ფორმის საზღვრით არის გამოყოფილი. ამ საზღვრის უკან ენის ზედაპირი მცირე შემაღლებას ქმნის,რომელშიც ორი ტიპის ლიმფური გროვაა: ლიმფური ფოლიკულების მცირე დაჯგუფებები და ენის ნუშები, სადაც ლიმფური ფოლიკულები ლორწოვანი გარსის ჩაღრმავებების (კრიპტების) ირგვლივ არის დაგროვილი (სურ. 18-5).

ხახა

ხახა პირის ღრუსა და საჭმლის მომნელებელ (ერთი მხრივ) და სასუნთქ (მეორე მხრივ) სისტემებს შორის გარდამავალი უბანია. ხახის ზედაპირი, რესპირაციული ნაწილის გამოკლებით, მრავალშრიანი ბრტყელი გაურქოვანებელი ეპითელიუმით არის დაფარული. რესპირაციულ ნაწილში ზედაპირს მრავალრიგიანი, მოციმციმე ეპითელიუმი ქმნის. ხახის კედელში ნუშები და მრავალი წვრილი სანერწყვე ჯირკვალი მდებარეობს. ლორწოვანი გარსის ქვეშ კუნთოვანი გარსის ირგვლივი და გასწვრივი შრეებია მოთავსებული.

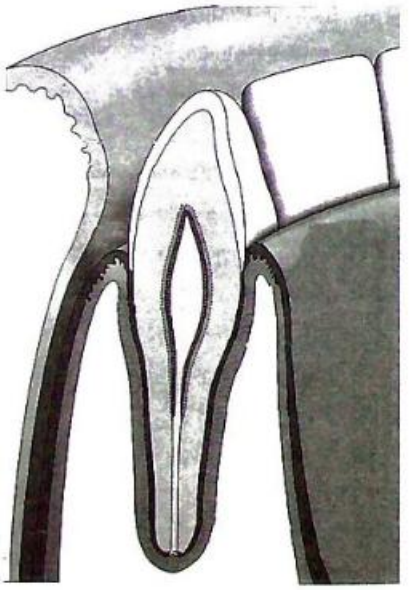


სურ. 18-5. ენის უკანა ნაწილის ზედა ზედაპირის აგებულების სქემა
(Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994)

კბილი

მოზრდილ ადამიანს 32 ძირითადი (მუდმივი) კბილი აქვს. ისინი ზედა და ქვედაყბის ძვლების ბილატერალურ რკალებში სიმეტრიულად (8 კბილი თითოეულ კვადრანტში) არის განლაგებული. მათ შორის ***2 საჭრელი, 1 ეშვი, 2 პრემოლარი*** და ***სამი მუდმივი მოლარია.*** 20 მუდმივ კბილს წინამორბედი მოსაცვლელი კბილები აქვს. დანარჩენებს (ე.წ. მუდმივ კბილებს) წინამორბედები არა აქვს.

თითოეული კბილი ***გვირგვინის, ყელისა*** და ***ფესვისაგან*** შედგება (სურ. 18-6). გვირგვინი კბილის ის ნაწილია, რომელიც ღრძილის ზემოთ მდებარეობს. ფესვი (რომელიც შეიძლება რამოდენიმე იყოს) კბილს ამაგრებს ძვლოვან ღრუში, რომელსაც ***ალვეოლა***



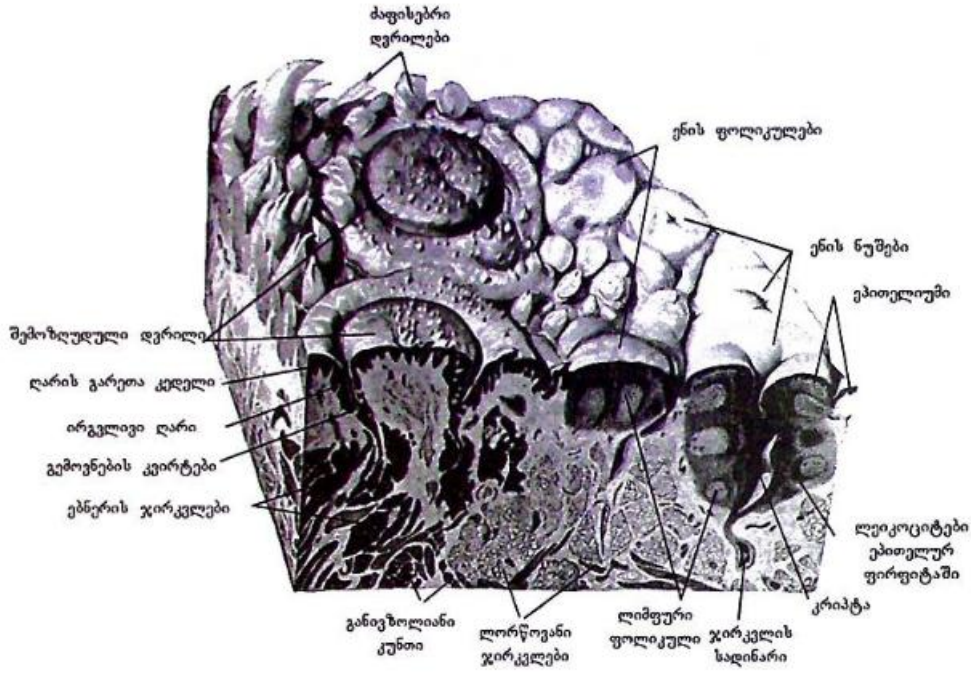
სურ. 18-6. კბილის აგებულების სქემა.
(Alan Stevens, James S. Lowe Human Histology, second edition, Mosby, 1999, მიხედვით).

ეწოდება. თითოეულ ალვეოლაში მხოლოდ ერთი კბილი მდებარეობს. გვირგვინსა და ფესვს შორის გარდამავალ უბანს **ყელი** ეწოდება. გვირგვინი გარედან მინანქრით, ხოლო ფესვი დუღაბით არის დაფარული. ისინი ერთმანეთს ყელის მიდამოში უკავშირდება მინანქარ-დუღაბის შეერთებით. კბილის მთელ სიგრძეზე მინანქრისა და დუღაბის ქვეშ მდებარეობს დენტინი, რომელიც კბილის ცენტრში არსებულ ღრუს, ე.წ. **პულპის კამერას** შემოსაზღვრავს. კბილის ღრუ **პულპით** არის ამოვსებული. იგი კბილის მთელ სიგრძეს იკავებს და კბილის ფესვის მწვერვალზე არსებულ კბილის არხს უერთდება. ამ არხის მეშვეობით პულპაში სისხლძარღვები, ლიმფური ძარღვები და ნერვები შემოდის. კბილი კბილბუდეში (ალვეოლაში) პერიოდონტული იოგის მეშვეობით მაგრდება. ეს უკანასკნელი კოლაგენურ-ფიბროზული წარმონაქმნია. კბილის შემადგენელი ნაწილებიდან მინანქარი ექტოდერმული წარმოშობისაა, კბილის დანარჩენი კომპონენტები კი – მეზოდერმისა და ნერვული ქედის უჯრედებისაგან წარმოიქმნება.

კბილის განვითარება. ემბრიონული განვითარების დაახლოებით მე-6-ე კვირაზე პირის ღრუს ეპითელიუმის (ექტოდერმის) ბაზალური შრის უჯრედები მრავლდება და ქვეშმდებარე მეზოდერმაში ჩაიდრიკება (ეს უკანასკნელი ნერვული ქედის წარმონაქმნია). ამ ჩანაზარდს ნალის ფორმა აქვს და მას **კბილის ფირფიტა** ეწოდება. კბილის ფირფიტა სიმეტრიულად ორივე ყბაში წარმოიქმნება. მოგვიანებით თითოეულ ფირფიტაში წარმოიქმნება 10 მაღალი მიტოზური აქტივობის მქონე უბანი, ე.წ. **კბილის კვირტი**, რომლებიც კბილის ნერგებს აძლევს დასაბამს. თითოეული კბილის კვირტი ექტომეზენქიმაში ჩაიზრდება, რომელიც, თავის მხრივ, საპირისპირო მიმართულებით იზრდება. ამის გამო კბილის ნერგი თავდაპირველად ქუდაკის **(ქუდაკის სტადია)**, ხოლო მოგვიანებით ზარის **(ზარის სტადია)** ფორმას ღებულობს. განვითარების ამ სტადიაზე კბილის ნერგს **მინანქრის ორგანო** ეწოდება. მის შემადგენლობაში **გარეთა, შუამდებარე** და **შიგნითა** უჯრედების შრეებს არჩევენ. ექტომეზენქიმის ნაწილს, რომელიც მინანქრის ორგანოშია მოქცეული და უშუალოდ შიგნითა ეპითელიუმს ეხება, **კბილის დვრილი** ეწოდება. მინანქრის ორგანოს გარშემო არსებული მეზენქიმა მკვრივდება და **კბილის ჩანთას** ქმნის (სურ. 18-7).

მინანქრის ორგანო კბილის ფირფიტასთან დაკავშირებული რჩება წვრილი ფეხით, რომელსაც **მინანქრის ორგანოს ყელს** უწოდებენ. მინანქრის ორგანოს **გარეთა ეპითელიუმი** მრავლობითი წვრილი სისხლძარღვით არის გარშემორტყმული. **შუამდებარე უჯრედებს ვარსკვლავის ფორმა** აქვს და ამ ნაწილს **მინანქრის ორგანოს პულპას** უწოდებენ. **შიგნითა უჯრედები მაღალი, ცილინდრული ფორმისაა**. ეს უჯრედები მოგვიანებით **ამელობლასტებად** (მინანქრის უჯრედებად) დიფერენცირდება.

გარეთა ეპითელიუმი ირგვლივ მდებარე მეზენქიმისაგან უწყვეტი ბაზალური მემბრანით არის გამოყოფილი. ეს ბაზალური მემბრანა შემდგომში იდრიკება და შიგნითა ეპითელიუმს კბილის დვრილის მეზენქიმისაგან გამოყოფს. იმ უბანს, სადაც გარეთა ეპითელიუმი შიგნითა ეპითელიუმში გადადის ყელის მარყუჟი ეწოდება. შიგნითა ეპითელური უჯრედები კბილის დვრილის მიმდებარე უჯრედების დიფერენციაციას აინდუცირებს. აღნიშნული უჯრედები ფორმას იცვლის და **ოდონტობლასტებად** (დენტინის უჯრედებად) დიფერენცირდება. ოდონტობლასტები პრედენტინის წარმოქმნას იწყებს, რომელიც, თავის მხრივ, ამელობლასტების დიფერენციაციასა



სურ. 18-5. ენის უკანა ნაწილის ზედა ზედაპირის აგებულების სქემა
(Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994)

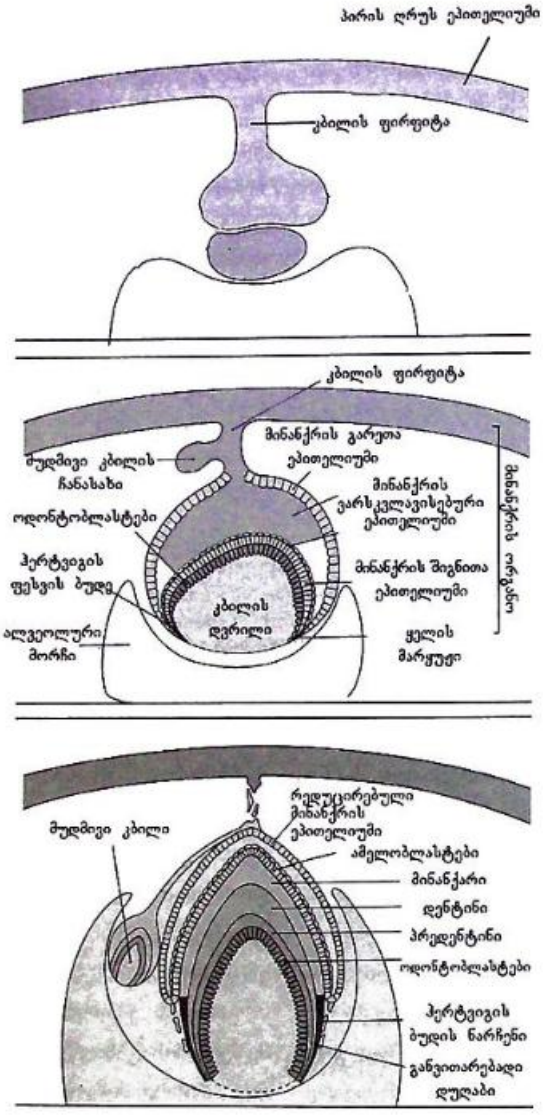
კბილი

მოზრდილ ადამიანს 32 ძირითადი (მუდმივი) კბილი აქვს. ისინი ზედა და ქვედაყბის ძვლების ბილატერალურ რკალებში სიმეტრიულად (8 კბილი თითოეულ კვადრანტში) არის განლაგებული. მათ შორის ***2 საჭრელი, 1 ეშვი, 2 პრემოლარი*** და ***სამი მუდმივი მოლარია.*** 20 მუდმივ კბილს წინამორბედი მოსაცვლელი კბილები აქვს. დანარჩენებს (ე.წ. მუდმივ კბილებს) წინამორბედები არა აქვს.

თითოეული კბილი ***გვირგვინის, ყელისა*** და ***ფესვისაგან*** შედგება (სურ. 18-6). გვირგვინი კბილის ის ნაწილია, რომელიც ღრძილის ზემოთ მდებარეობს. ფესვი (რომელიც შეიძლება რამოდენიმე იყოს) კბილს ამაგრებს ძვლოვან ღრუში, რომელსაც ***ალვეოლა***



სურ. 18-6. კბილის აგებულების სქემა.
(Alan Stevens, James S. Lowe Human Histology, second edition, Mosby, 1999, მიხედვით).

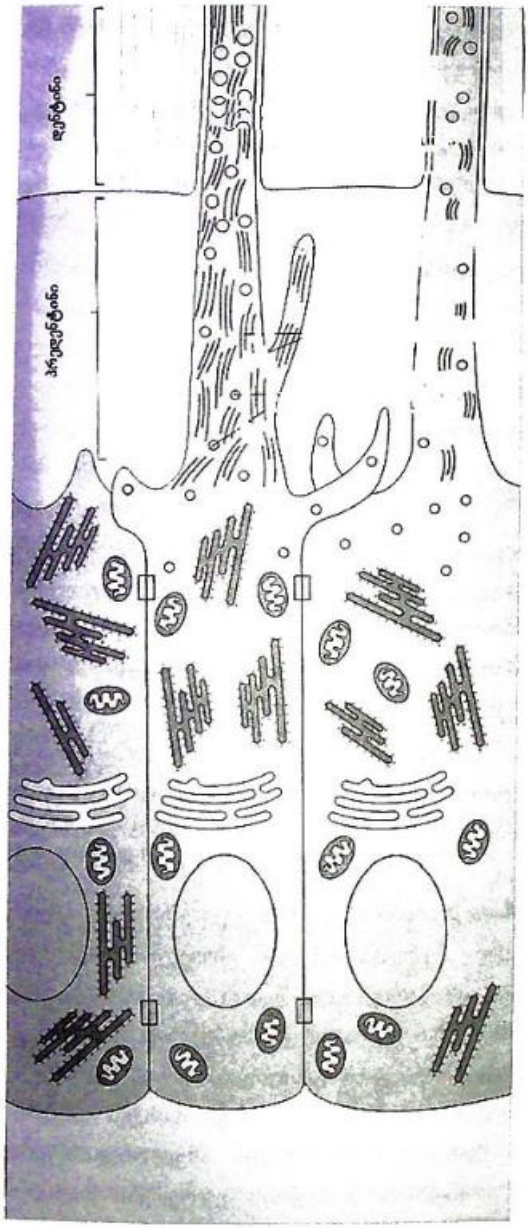


სურ. 18-7. კბილის განვითარების თანმიმდევრული სტადიები (Alan Stevens, James S. Lowe Human Histology, second edition, Mosby, 1999, მიხედვით).

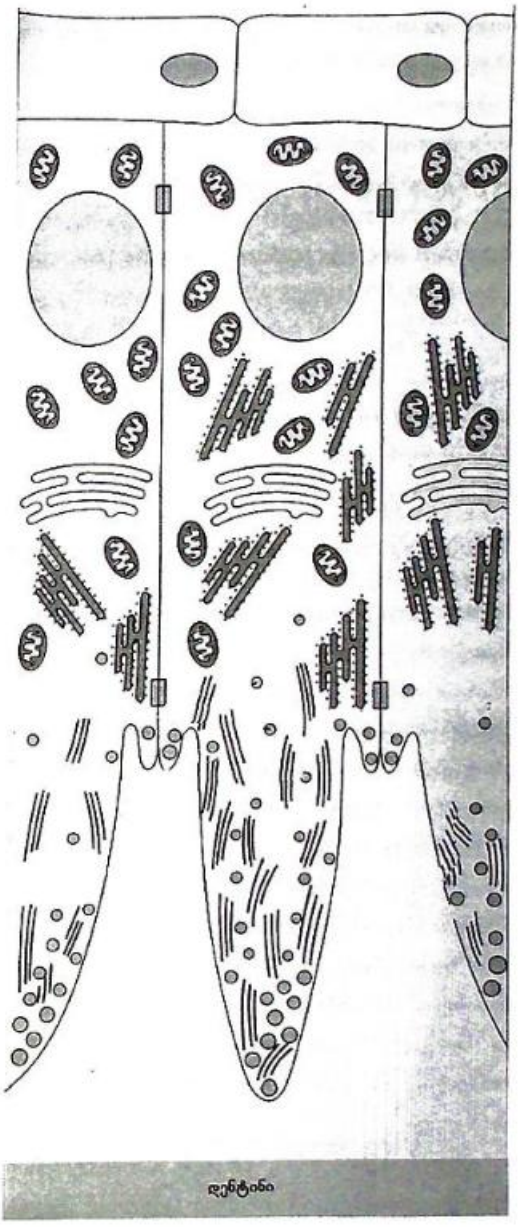
და მინანქრის წარმოქმნას აინდუცირებს.

ოდონტობლასტები გამოყოფს პროკოლაგენს, რომელიც პრედენტინის კოლაგენურ ბოჭკოებს წარმოქმნის (სურ. 18-8). ისინი კოლაგენური ფიბრილების მინერალიზაციაშიც მონაწილეობენ, რასაც დენტინის წარმოქმნამდე მივყვართ. დენტინის წარმოქმნასთან ერთად, ოდონტობლასტების სხეულები პულპაში რჩება, ხოლო მათი მორჩები დენტინის შემადგენლობაში შესაბამის მილაკებში განთავსდება.

დენტინის წარმოქმნა ამელობლასტების დიფერენციაციასა და მინანქრის სეკრეციას განაპირობებს (სურ. 18-9). ამელობლასტები



სურ. 18-8. ოდონტობლასტებისა და დენტინოგენეზის სქემა. (Alan Stevens, James S. Lowe Human Histology, second edition, Mosby, 1999, მიხედვით).



სურ. 18-9. ამელობლასტებისა და ამელოგენეზის სქემა. (Alan Stevens, James S. Lowe, Human Histology, second edition, Mosby, 1999, მიხედვით).

დიფერენციაციის პროცესში თავის პოლარობას იცვლის. მათი ბაზალური ნაწილი, რომელიც ბაზალურ მემბრანაზე მდებარეობს აპიკალური ხდება და პირიქით. მინანქრის ორგანული მატრიქსის გამოყოფა ყოფილი ბაზალური ზედაპირიდან იწყება. როგორც ბაზალური, ისე აპიკალური ზედაპირების ირგვლივ ბრმა სარტყლები მდებარეობს. გოლჯის აპარატი და მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადე ბირთვსა და ფუნქციურ აპიკალურ (ყოფილ ბაზალურ) ნაწილს შორის მდებარეობს. დენტინისაკენ მიმართული ზედაპირის მხრიდან ციტოპლაზმური მორჩი წარიზიდება, საიდანაც მინანქრის მატრიქსის სეკრეცია ხდება. ამ მორჩს ***ტომესის მორჩი*** ეწოდება. მორჩის ლატერალური ზედაპირიდან პრიზმათაშორისი მატრიქსის, ხოლო მწვერვალიდან პრიზმების მატრიქსის ჩალაგება ხდება. ამელობლასტების როლი მინანქრის გაკირვის პროცესში ბოლომდე ნათელი არ არის. ფაქტია, რომ ჰიდროქსიაპატიტის მარცვლები თავდაპირველად სწორედ მატრიქსში ლაგდება. ეს უკანასკნელი შემდგომში მთლიანად იშლება, სავარაუდოდ თვითონ ამელობლასტების მიერ. მინანქრის წარმოქმნის დამთავრებისათვის მინანქრის ორგანო წარმოდგენილია მრავალშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმით, რომელიც კბილის ამოჭრის შემდეგ სწრაფად განილევა.

კბილის გვირგვინის სრული ჩამოყალიბების შემდეგ კბილის ამოჭრამდე კბილის ყელის მარყუჟი აპიკალური მიმართულებით იზრდება და კბილის დვრილს გარს ეკვრის. მისგან ყალიბდება ***კბილის ფესვის ჰერტვიგის ბუდე***, რომელიც მინანქრის გარეთა და შიგნითა ეპითელიუმის შერწყმის შედეგს წარმოადგენს. შიგნითა შრე ოდონტობლასტების დიფერენციაციას აინდუცირებს, რომლებიც თავის მხრივ, ფესვის დენტინის წარმოქმნას იწყებს. დენტინის წარმოქმნის შემდეგ ჰერტვიგის ბუდე ირღვევა და კბილის ჩანთის მუზენქიმოციტები ცემენტობლასტებად დიფერენცირდება. ამ პროცესს დენტინი აინდუცირებს. ცემენტობლასტები დულაბის წარმოქმნას იწყებს.

მინანქარი ადამიანის სხეულში ყველაზე მაგარი კომპონენტია. მასში კალციუმის შემცველობა 95-97%-ს აღწევს. კალციუმის მარილები, ძირითადად, ჰიდროქსიაპატიტის მარცვლების სახით არის წარმოდგენილი. დანარჩენ ნაწილს წყალი და ორგანული ნივთიერება ქმნის. მინანქრის ორგანული მატრიქსი კოლაგენურ ბოჭკოებს არ შეიცავს. მის შემადგენლობაში შედის ორი განსხვავებული კლასის ცილა, რომელთაც ***ამელოგენებსა*** და ***ენამელინებს*** უწოდებენ. ამ ცილების როლი მინანქრის მინერალური შემცველობის ჩამოყალიბებაში ამჟამად ინტენსიური კვლევის საგანს წარმოადგენს.

მინანქარი შედგება ჰიდროქსიაპატიტის კრისტალების წაგრძელებული ფორმის სვეტებისაგან, რომლებსაც ***მინანქრის პრიზმებს*** უწოდებენ (სურ. 18-10). ისინი ერთმანეთს ***პრიზმათაშორისი მინანქრით*** უკავშირდება, რომლის შემადგენლობაში ასევე ჰიდროქსიაპატიტის მარცვლები შედის. მათ შორის განსხვავებას მხოლოდ კრისტალების სხვადასხვა მიმართულებით განლაგება ქმნის. თითოეული პრიზმა მინანქრის მთელ სისქეს იკავებს.

მინანქრის მატრიქსს **ამელობლასტები** წარმოქმნის. მინანქრის უჯრედები მაღალი ცილინდრული ფორმისაა (სურ. 18-11). ბირთვის მიმდებარე უბანში დიდი რაოდენობით მიტოქონდრიები მდებარეობს. ბირთვის ზემოთ გოლჯის კომპლექსი და მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადის არხებია. ამელობლასტების აპიკალურ ზედაპირზე ერთი გრძელი ციტოპლაზმური გამონაზარდია, რომელსაც ***ტომესის მორჩი*** ეწოდება. ეს მორჩი შეიცავს დიდი რაოდენობით სეკრეციულ გრანულებს,

რომლებშიც მინანქრის მატრიქსის ცილებია მოთავსებული.

დენტინიც ძვლის მაგარ ქსოვილებს ეკუთვნის, თუმცა იგი მინანქართან შედარებით კალციუმის უფრო დაბალი შემცველობით ხასიათდება. მისი ორგანული მატრიქსი I ტიპის კოლაგენითა და გლიკოზამინოგლიკანებით, ხოლო არაორგანული – ჰიდროქსიაპატიტის მარცვლებით იქმნება. ორგანულ მატრიქსს დენტინის უჯრედები – ***ოდონტობლასტები*** წარმოქმნის. ოდონტობლასტები დენტინისა და პულპის საზღვარზე მდებარეობს. ისინი პოლარული უჯრედებია და ორგანული მატრიქსის სეკრეციას მხოლოდ ერთი, დენტინისაკენ მიმართული ზედაპირიდან აწარმოებს. მათი სეკრეციული გრანულები პროკოლაგენს შეიცავს. ოდონტობლასტების დენტინისაკენ მიმართულ ზედაპირზე მდებარეობს მცირედ დატოტვილი ციტოპლაზმური მორჩები (***ტომსის მორჩი***), რომლებიც დენტინის სისქეში ზედაპირის პერპენდიკულარულად შედის (სურ. 18-12). ეს მორჩები დენტინის გასქელებასთან ერთად თანდათან გრძელდება. ისინი მდებარეობენ დენტინში მცირე ზომის მილაკებში (სურ. 18-13), რომლებიც დენტინ-მინანქრის საზღვარზე იტოტება. უჯრედის სხეულის მახლობლად ოდონტობლასტის მორჩი 3-4მკმ სისქისაა და მთელ სიგრძეზე თანდათანობით ვიწროვდება.

ოდონტობლასტის მიერ გამომუშავებული მატრიქსი თავიდან გაუკირავია და მას ***პრედენტინი*** ეწოდება. პრედენტინის გაკირვისათვის საჭირო მინერალური ნივთიერებები ოდონტობლასტებში ე.წ. მატრიქსული ვეზიკულების სახით მდებარეობს. ეს ვეზიკულები შეიცავს ჰიდროქსიაპატიტის ნაზ კრისტალებს, რომლებსაც უჯრედი პრედენტინის მიდამოში გამოყოფს.

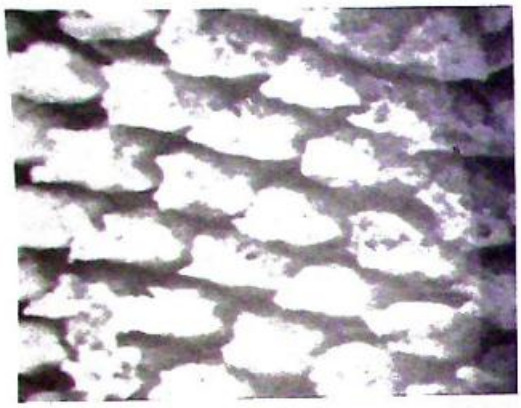
ძელისაგან განსხვავებით, დენტინი ოდონტობლასტების დესტრუქციის შემდეგაც გაკირული რჩება. შესაბამისად, კბილის შენარჩუნების შესაძლებლობა პულპისა და ოდონტობლასტების დაზიანების შემთხვევაშიც არსებობს.

პულპა კბილის ფაშარი შემაერთქსოვილოვანი წარმონაქმნია. მისი ძირითადი შემადგენელი კომპონენტები ოდონტობლასტები, ფიბრობლასტები, თხელი კოლაგენური ფიბრილები და გლიკოზამინოგლიკანებით მდიდარი უჯრედშორისი ნივთიერებაა. პულპა კარგი სისხლმომარაგებითა და ინერვაციით ხასიათდება. სისხლძარღვები და მიელინური ნერვული ბოჭკოები პულპაში კბილის ხვრელით აღწევს და აქ მრავლობით ტოტს ქმნის. ზოგიერთი ნერვული ბოჭკო მიელინის გარსს კარგავს და დენტინის მილაკებში აღწევს.

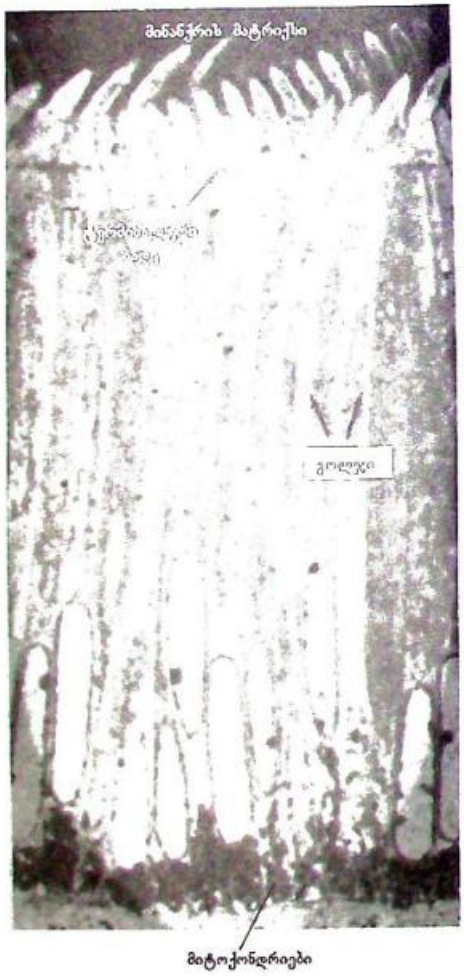
კბილის საყრდენ აპარატს, რომელიც მას კბილბუდეში ამაგრებს, ***დუღაბი, პერიოდონტეუმი, ალვეოლური ძვალი და ღრძილი*** ეკუთვნის.

დუღაბი დენტინს ფესვის მიდამოში ფარავს და შემადგენლობით ძელის მსგავსია. ქვე უნდა აღინიშნოს, რომ მასში ჰავერსის სისტემის არსებობა დამახასიათებელი არ არის. დუღაბი უფრო სქელია ფესვის აპიკალურ ნაწილში, სადაც დუღაბის უჯრედები – ***ცემენტოციტები*** მდებარეობს. ცემენტოციტები ოსტეოციტების მსგავსად მდებარეობს ლაკუნებში, რომლებიც ერთმანეთს უწვრილესი არხების – კანალიკულების მეშვეობით უკავშირდება. დუღაბი ლაბილური სტრუქტურაა და მასზე სხვადასხვა ფაქტორების მოქმედებას, შესაბამისად, ძველი ქსოვილის რეზორბციით ან ახალი ქსოვილის წარმოქმნით პასუხობს. პერიოდონტის იოგის დარღვევის შემთხვევაში, დუღაბი ნეკროზს განიცდის და, შესაძლებელია, მისი რეზორბცია მოხდეს.

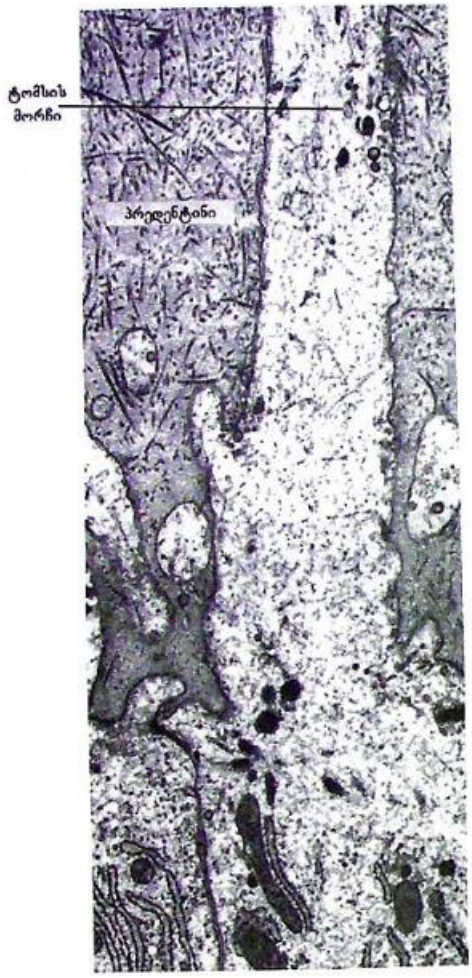
პერიოდონტული იოგი მკვრივი ბოჭკოვანი შემაერთებელი ქსოვილით იქმნება. მისი კოლაგენური ბოჭკოები დუღაბში აღწევს და კბილს კბილბუდის კედელთან ამაგრებს. ამავე დროს, იგი ალვეოლური ძელის პერიოსტეუმის როლს ასრულებს. პერიოდონტული იოგის მეშვეობით ღეჭვის დროს წარმო-



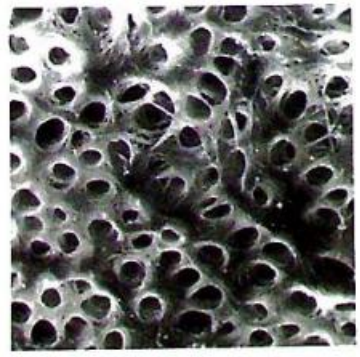
სურ. 18-10. ადამიანის მინანქრის პრიზმების სკანოგრამა (Alan Stevens, James S. Lowe Human Histology, second edition, Mosby, 1999, მიხედვით).



სურ. 18-11. ამელობლასტების ელექტრონოგრამა (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994)



სურ. 18-12. ოდონტობლასტის აპიკალური ნაწილის ელექტრონოგრამა. ჩანს ტომსის მორჩი და პრედენტინი. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994)



სურ. 18-13. დენტინის მილაკების სკანოგრამა (Alan Stevens, James S. Lowe Human Histology, second edition, Mosby, 1999, მიხედვით).

ქმნილი მექანიკური ძალა პირადაპირ ძვალზე არ მოქმედებს და, შესაბამისად, იცავს მას ლოკალური რეზორბციისაგან. პერიოდონტული იოგის კოლაგენი განახლების მაღალი ხარისხით ხასიათდება. კოლაგენურ ბოჭკოებს შორის არსებული სივრცე გლიკოზამინოგლიკანებით არის სავსე.

ალვეოლური ძვალი უშუალოდ პერიოდონტულ იოგს ეხება. იგი ტლანქბოჭკოვანი ძვლოვანი ქსოვილით იქმნება. პერიოდონტული იოგის ბოჭკოების კონები, ერთი მხრივ, ალვეოლური ძვლის მატრიქსს უკავშირდება, მეორეს მხრივ, კი – დუღაბში აღწევს და ამ ორ სტრუქტურას ერთმანეთთან აკავშირებს. ალვეოლური ძვლის გავლით სისხლძარღვები და ნერვები კბილში აღწევს.

ლრძილი გარედან დაფარულია ლორწოვანი გარსით, რომელიც ზედა და ქვედაყბის ძვლების პერიოსტეუმს მჭიდროდ უკავშირდება. ლორწოვანი გარსი მრავალშრიანი ბრტყელი გაურქოვანებელი ეპითელიუმითა და საკუთარი ფირფიტით იქმნება. ეს უკანასკნელი მრავალობით დვრილს ქმნის. დვრილის ეპითელიუმი მინანქარს უკავშირდება კუტიკულის მეშვეობით, რომელიც ***გოტლიბის ეპითელურ მიმაგრებას*** ქმნის. ეპითელური უჯრედები კუტიკულას ჰემიდესმოსომების მეშვეობით უმაგრდება. მინანქარსა და ეპითელიუმს შორის მცირე ჩაღრმავებაა, რომელიც გვირგვინს უვლის გარს.

ძირითადი (მუდმივი) კბილები. კბილის ფირფიტის ტუჩის მხრივ ზედაპირზე, ექტოდერმული უჯრედების გროვა წარმოქმნის დამატებით ფირფიტას, რომელიც მუდმივი კბილის ჩანასახს წარმოადგენს. მათი განვითარება ისეთივე თანმიმდევრობით ხდება, როგორც მოსაცვლელი კბილების. მეორე და მესამე მოლარების ნერგები მხოლოდ დაბადების შემდეგ ყალიბდება.

ᲙᲐᲕᲨᲘᲠᲘ ᲙᲚᲘᲜᲘᲙᲐᲡᲗᲐᲜ

კარიესი (ღრუ) – მინანქრის ზედაპირზე მცირე დეფექტებზე მიკროორგანიზმების დაგროვების შედეგად ვითარდება. ბაქტერიები მეტაბოლიზმის პროცესში მჟავას გამოყოფენ, რომელიც კიდევ უფრო აზიანებს მინანქარს და ზრდის ღრუს. ფტორი მნიშვნელოვნად ზრდის მინანქარის სიმტკიცეს და რეზისტენტულს ხდის მას კარიესის მიმართ. განსაკუთრებით ეფექტურია ფტორის მოქმედება ბავშვთა ასაკში.

სანერწყვე ჯირკვლები

სანერწყვე ჯირკვლები ეგზოკრინული ჯირკვლებია, რომელთა სადინრები პირის ღრუში იხსნება. მათი სეკრეტი – ნერწყვი ასველებს პირის ღრუს ზედაპირს და საჭმლის მომნელებელ და დამცველობით ფუნქციებს ასრულებს.

პირის ღრუს კედელში უამრავი წვრილი სანერწყვე ჯირკვალი და სამი წყვილი (ყბაყურა, ყბისქვეშა და ენისქვეშა) დიდი სანერწყვე ჯირკვალი მდებარეობს.

წვრილი სანერწყვე ჯირკვლები ლორწოვან გარსშია მოთავსებული და მათი მოკლე სადინრები პირდაპირ პირის ღრუს ეპითელიუმის ზედაპირზე იხსნება.

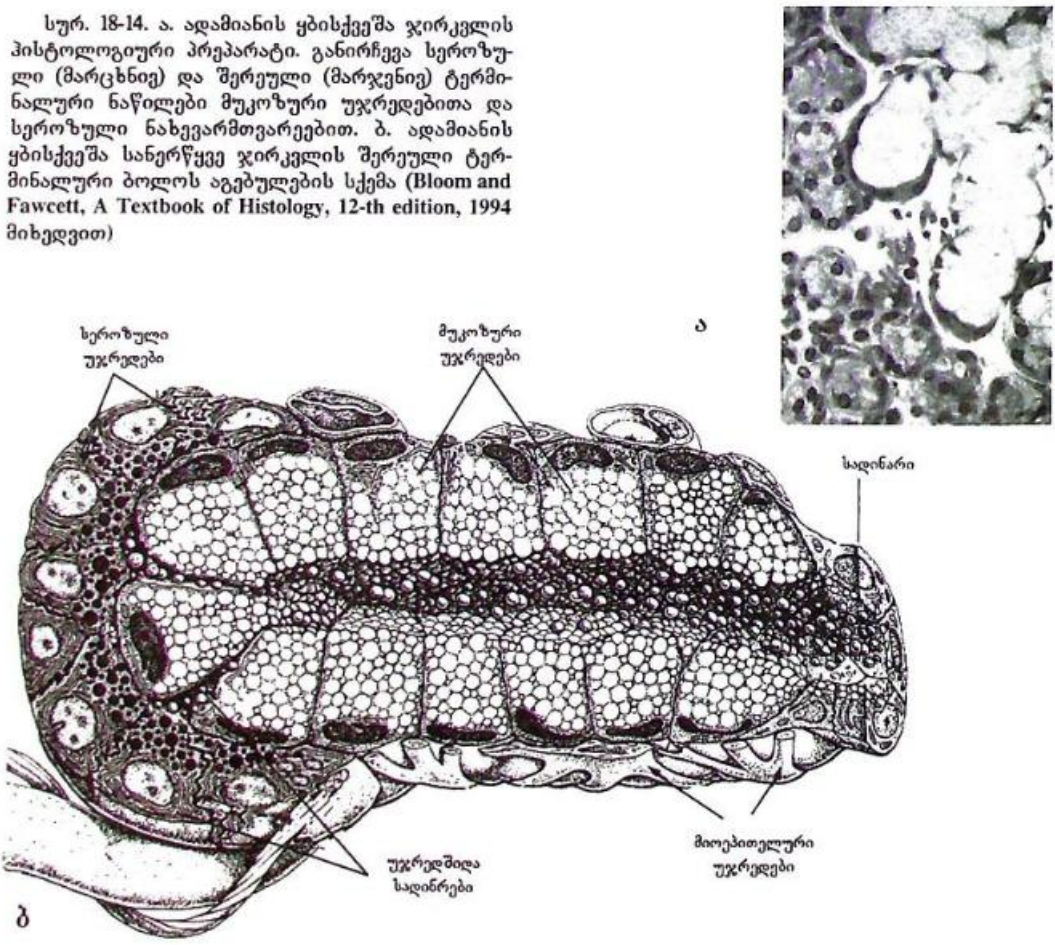
დიდი სანერწყვე ჯირკვლები პირის ღრუს ეპითელიუმისაგან საკმაოდ მოშორებით მდებარეობს და მას სადინრების რთული სისტემის მეშვეობით უკავშირდება. დიდი სანერწყვე ჯირკვლები აგებულების საერთო გეგმით ხასიათდება. მათ შორის არსებულ განსხვავებას სეკრეციული ნაწილების უჯრედული შემადგენლობა, და შესაბამისად, გამოყოფილი სეკრეტის ქიმიური შედგენილობა განსაზღვრავს.

დიდი სანერწყვე ჯირკვლები გარედან დაფარულია შემაერთქსოვილოვანი კაფსულით, რომელიც დიდი რაოდენობით კოლაგენურ ბოჭკოებს შეიცავს. კაფსულიდან შემაერთქსოვილოვანი ხარიხები ჯირკვლის სისქეში შედის და მას წილაკებად ყოფს. სისხ-

ლძარღვები და ნერვებიც ამავე გზით აღწევს ორგანოში. ჯირკვლის თითოეული სეკრეციული ნაწილი და სადინარი კარგად განვითარებული სისხლძარღვოვანი და ნერვული წნულითაა გარშემორტყმული.

ყბისქვეშა ჯირკვალი. ყბისქვეშა სანერწყვე ჯირკვალი დატოტვილი ალვეოლურ-მილაკოვანი ჯირკვალია. მის შემადგენლობაში სეროზული და შერეული (ლორწოვან-სეროზული) ტერმინალური ბოლოები შედის. სეროზული ტერმინალური ბოლოები ალვეოლური ტიპისაა. სეროციტები პირამიდული ფორმის უჯრედებია. მათი ფართო ბაზალური ნაწილები ბაზალურ ფირფიტაზე მდებარეობს, ხოლო ვიწრო აპიკალური ნაწილები სანათურშია გამოდრეკილი და ზედაპირზე მიკროხაოებს შეიცავს. სეროციტებს ცილის მასინთეზებელი უჯრედისათვის დამახასიათებელი აგებულება აქვთ (იხ. თავი 5). შერეული ტერმინალური ბოლოს ლორწოს მასინთეზებელი უჯრედებისაგან (მუკოციტებისაგან) შექმნილი ნაწილი მილაკოვანი ფორმისაა. მუკოციტები კუბური ან ცილინდრული ფორმის უჯრედებია. მათი ბირთვები ოვალურია და უჯრედის ბაზალურ ნაწილშია მდებარეობს. ციტოპლაზმაში კარგად განვითარებული გოლჯის აპარატი და დიდი რაოდენობით ლორწოს შემცველი ბუშტუკებია. მილაკოვანი ტერმინალური ნაწილების ბოლოებზე ***სეროზული ნახევარმთვარეები*** მდებარეობს (სურ. 18-14).

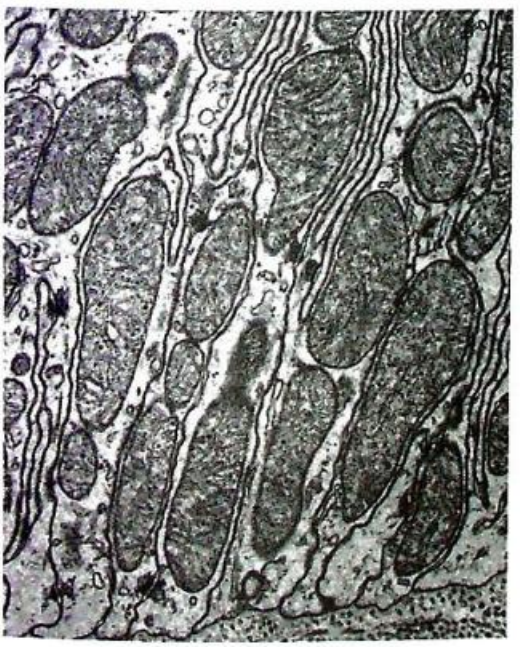
ჯირკვლოვანი უჯრედების ირგვლივ ბა-



სურ. 18-14. ა. ადამიანის ყბისქვეშა ჯირკვლის ჰისტოლოგიური პრეპარატი. განირჩევა სეროზული (მარცხნივ) და შერეული (მარჯვნივ) ტერმინალური ნაწილები მუკოზური უჯრედებითა და სეროზული ნახევარმთვარეებით. ბ. ადამიანის ყბისქვეშა სანერწყვე ჯირკვლის შერეული ტერმინალური ბოლოს აგებულების სქემა (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით)

ზალური მემბრანის სისქეში ***მიოეპითელური უჯრედებია***. სეროზული აცინუსების ირგვლივ მდებარე მიოეპითელურ უჯრედებს დატოტვილი ფორმა აქვს. მათ ***კალათისებურ უჯრედებსაც*** უწოდებენ. ლორწოვან ტერმინალურ ბოლოებთან და სადინრებთან დაკავშირებულ მიოეპითელურ უჯრედებს თითისტარისებრი ფორმა აქვს და სადინრის სიგრძივი ღერძის გასწვრივ მდებარეობს.

სადინრების სისტემა ***ჩართული სადინრებით*** იწყება. მათი კედელი კუბური ფორმის ეპითელური უჯრედებითაა ამოფენილი. ჩართული სადინრები ***ზოლიან სადინრებში*** გადადის, რომლებშიც ცილინდრული ფორმის ეპითელური უჯრედებია. ამ უჯრედების ბაზალურ ნაწილში მემბრანა ქმნის მრავალობით ნაოჭებს, რომელთა შორის დიდი რაოდენობით სიგრძივად მიმართული მიტოქონდრიებია (სურ. 18-15). ასეთი აგებულება იონთა ტრანსპორტში მონაწილე უჯრედებისათვის არის დამახასიათებელი. ზოლიანი სადინრები ერთიანდება და გადადის წილაკშორის შემაერთებელ ქსოვილში სადაც წილაკშორის სადინარს ქმნის. აღნიშნული სადინრები, თავდაპირველად ამოფენილია მრავალშრიანი კუბური ეპითელიუმით, რომელიც თანდათანობით მრავალშრიანი ცილინდრულით იცვლება. მთავარი სადინარი, რომელიც პირის ღრუში იხსნება, მრავალშრიანი ბრტყელი გაურქოვანებელი ეპითელიუმით არის ამოფენილი.



სურ. 18-15. ყბისქვეშა ჯირკვლის ზოლიანი სადინრის უჯრედების ბაზალური ნაწილის ელექტრონოგრამა. ბაზალურ ინვაგინაციებში მრავალი მიტოქონდრიაა. მიაქციეთ ყურადღება დესმოსომებს, რომლებიც მეზობელი უჯრედების ბაზალურ ნაკეცებს აკავშირებს ერთმანეთთან. **(Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით)**

ყბაყურა ჯირკვალი. ყბაყურა ჯირკვალი რთული, დატოტვილი ალვეოლური ჯირკვალია. მისი სეკრეციული ნაწილები ***მხოლოდ სეროციტებით*** იქმნება. ამ უჯრედების ციტოპლაზმა შეიცავს დიდი რაოდენობით ცილებს, რომელთა უმრავლესობა ამილაზებია. ჯირკვლის კაფსულაში დიდი რაოდენობით პლაზმური უჯრედები და ლიმფოციტებია. პლაზმური უჯრედები გამოიმუშავებს IgA-ს, რომლებიც სეკრეციულ კომპონენტს უკავშირდება. სეკრეციული კომპონენტი, თავის მხრივ, სეროციტებში და ჩართული და ზოლიანი სადინრების უჯრედებში გამომუშავდება. აღნიშნული კომპლექსი ნერწყვთან ერთად გამოიყოფა. იგი ფერმენტების მოქმედების მიმართ მაღალი მდგრადობით გამოირჩევა და პირის ღრუს პათოგენური აგენტის ზემოქმედების საწინააღმდეგო იმუნურ დაცვით მექანიზმს ქმნის.

ენისქვეშა ჯირკვალი. ენისქვეშა ჯირკვალი დატოტვილი, ალვეოლურ-მილაკოვანი ჯირკვალია, რომელშიც ***ლორწოვანი და შერეული ტერმინალური ნაწილები*** გვხვდება. სუფთა სეროზული ტერმინალური ნაწილები ამ ჯირკვალში არ არსებობს. უჯრედებს შორის მუკოციტები ჭარბობს. სეროზული უჯრედები მხოლოდ სეროზულ ნახე-

ვარმთვარეებს ქმნის. ორივე ჯირკვალს ყბისქვეშა ჯირკვლის ანალოგიური სადინრების სისტემა აქვს.

საყლაპავი

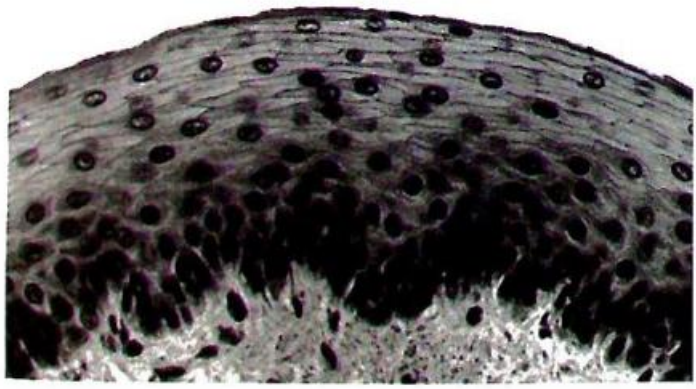
საყლაპავი კუნთოვანი მილია, რომელიც ხახას კუჭთან აკავშირებს. მისი მეშვეობით საკვები პირის ღრუდან კუჭში ხვდება. საყლაპავის კედელი ოთხი გარსისაგან შედგება. ლორწოვანი გარსის ეპითელური ფირფიტა მრავალშრიანი ბრტყელი გაურქოვანებელი ეპითელიუმით იქმნება (სურ. 18-16). საკუთარი ფირფიტა ფაშარი უფორმო ბოჭკოვანი ქსოვილით არის წარმოდგენილი, რომელშიც კუჭის მახლობლად ***საყლაპავის კარდიული ჯირკვლები*** მდებარეობს. ეს მარტივი ჯირკვლებია, რომლებიც ლორწოს გამოყოფს. მათ დასახელებას კუჭის კარდიულ ჯირკვლებთან მსგავსება განაპირობებს. ლორწოვანი გარსის კუნთოვანი ფირფიტა ორი თხელი შრისაგან შედგება. ლორწქვეშა ჩანაფენში საყლაპავის ***საკუთარი ჯირკვლების*** გროვებია, რომლებიც ასევე ლორწოს გამოყოფს.

კუნთოვანი გარსი ორი, ირგვლივი და გასწვრივი შრეებისაგან შედგება. ამასთან დასაწყის ნაწილში იგი ჩონჩხის განივზოლიანი კუნთოვანი ქსოვილით არის წარმოდგენილი, შუა ნაწილში განივზოლიან კუნთოვან ქსოვილთან ერთად გლუვი კუნთოვანი ქსოვილიც გვხვდება, ხოლო ბოლო ნაწილში კუნთოვანი გარსი მხოლოდ გლუვი კუნთოვანი ქსოვილისაგან შედგება. საყლაპავი გარედან დაფარულია შემაერთებელქსოვილოვანი გარსით – ადვენტიციით, რომელიც ირგვლივმდებარე შემაერთებელ ქსოვილში გადადის (სურ. 18-17). საყლაპავის დიაფრაგმის ქვეშ მდებარე ნაწილი სეროზული გარსით არის დაფარული.

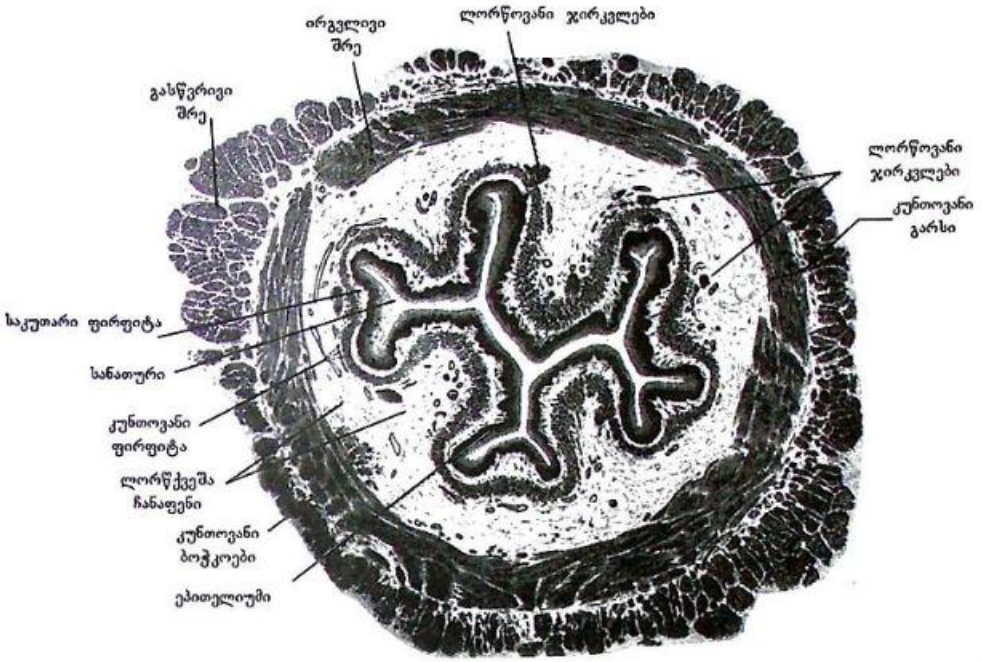
კუჭი

კუჭი საჭმლის მომნელებელი სისტემის გაგანიერებული სეგმენტია, რომელშიც საჭმლის ქიმიური დამუშავება მიმდინარეობს. ანატომიურად კუჭში ***კარდიას (შესავალს), ფუნდუსს (ძირს), სხეულსა და პილორულ ნაწილებს*** არჩევენ. მიკროსკოპის ქვეშ ფუნდუსისა და სხეულის უბნები შენებით ერთმანეთისაგან არ განირჩევა, რის გამოც ჰისტოლოგიურად კუჭს მხოლოდ სამ ნაწილად (კარდია, სხეული, პილორუსი) ყოფენ.

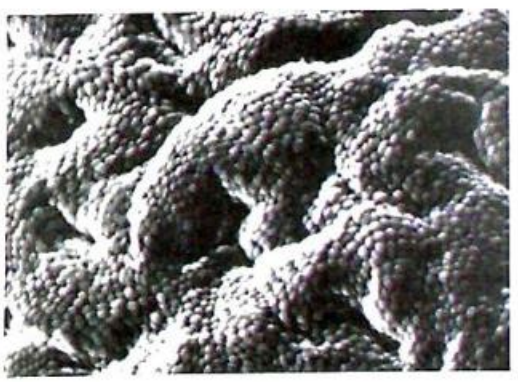
ლორწოვანი გარსი ქმნის ***ნაოჭებს, ორმოებსა*** და ***ველებს*** (სურ. 18-18). ლორწოვანი გარსის ეპითელური ფირფიტა მაღალი ცილინდრული ჯირკვლოვანი ეპითელიუმით იქმ-



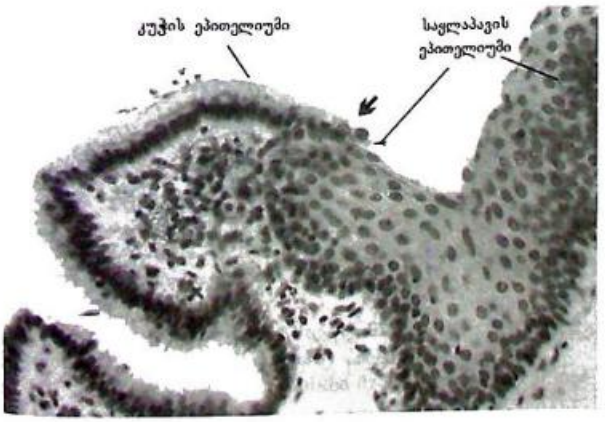
სურ. 18-16. მაიმუნის საყლაპავის ლორწოვანი გარსის ეპითელური ფირფიტის ჰისტოლოგიური სურათი (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).



სურ. 18-17. ადამიანის საყლაპავის პისტოლოგიური პრეპარატი (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).



სურ. 18-18. კუჭის ლორწოვანი გარსის ზედაპირის სკანოგრამა. ჩანს ნაოჭები, ორმოები და მფარავი ჯირკვლოვანი უჯრედების ამობურცული აპიკალური ნაწილები (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით)



სურ. 18-19. კუჭისა (მარცხნივ) და საყლაპავის (მარჯვნივ) საზღვარი. პისტოლოგიური პრეპარატი. საყლაპავის მრავალშრიანი ეპითელიუმი კუჭის ერთშრიანი ეპითელიუმით მკვეთრად იცვლება (მითითებულია ისრით) (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

ნება. მფარავი ეპითელიუმის თითოეული უჯრედი ლორწოს გამოიმუშავებს, გამოყოფილი ლორწო ამ უჯრედების ზედაპირზე სქელ ფენას ქმნის და მათ მარილმჟავას მოქმედებისაგან იცავს. ეპითელიუმი სხვადასხვა ხარისხით იჭრება საკუთარ ფირფიტაში და კუჭის ორმოებს ქმნის. საკუთარი ფირფიტა იქმნება ფაშარი შემაერთებელი ქსოვილით, რომელშიც ამა თუ იმ რაოდენობით გლუვკუნთოვანი და ლიმფოიდური რიგის უჯრედები მდებარეობს. საკუთარი ფირფიტის ქვეშ კარგად გამოხატული კუნთოვანი ფირფიტაა, რომელიც გლუვი კუნთოვანი ქსოვილით არის შექმნილი.

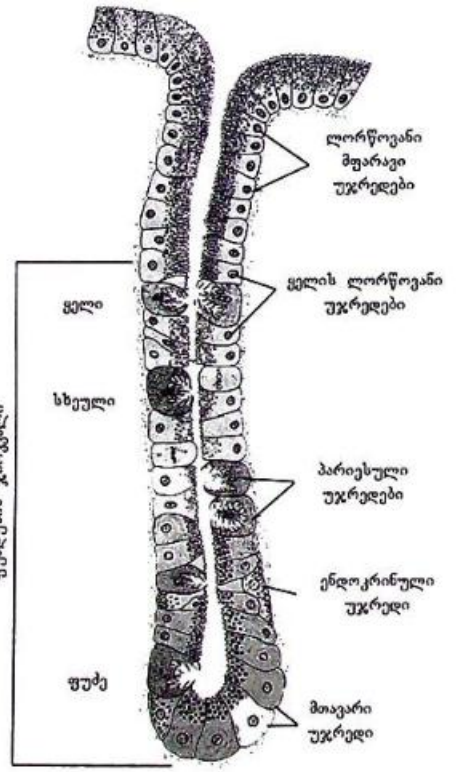
ლორწოვან გარსს კუჭის სხვადასხვა უბანში მეტნაკლებად განსხვავებული შენება აქვს.

კუჭის შესავალი საყლაპავსა და კუჭს შორის გარდამავალ ნაწილს წარმოადგენს (სურ. 18-19). მისი საკუთარი ფირფიტა ***მარტივ დატოტვილ მილაკოვან კარდიულ ჯირკვლებს*** შეიცავს. იშვიათად, ჯირკვლის ტერმინალური ნაწილები შეიძლება დაიხვეს. მათი სეკრეციული უჯრედების უმრავლესობა ლორწოსა და ლიზოციმს (ფერმენტი, რომელსაც ბაქტერიების კედლის დაშლის უნარი აქვს) გამოიმუშავებს. ჯირკვლის ეპითელიუმში მცირე რაოდენობით ***პარიესული*** უჯრედებიც გვხვდება (იხ. მოგვიანებით), რომლებიც მარილმჟავას წარმოქმნაში მონაწილეობს. ეს ჯირკვლები საყლაპავის ტერმინალური სეგმენტის კარდიული ჯირკვლების მსგავსია.

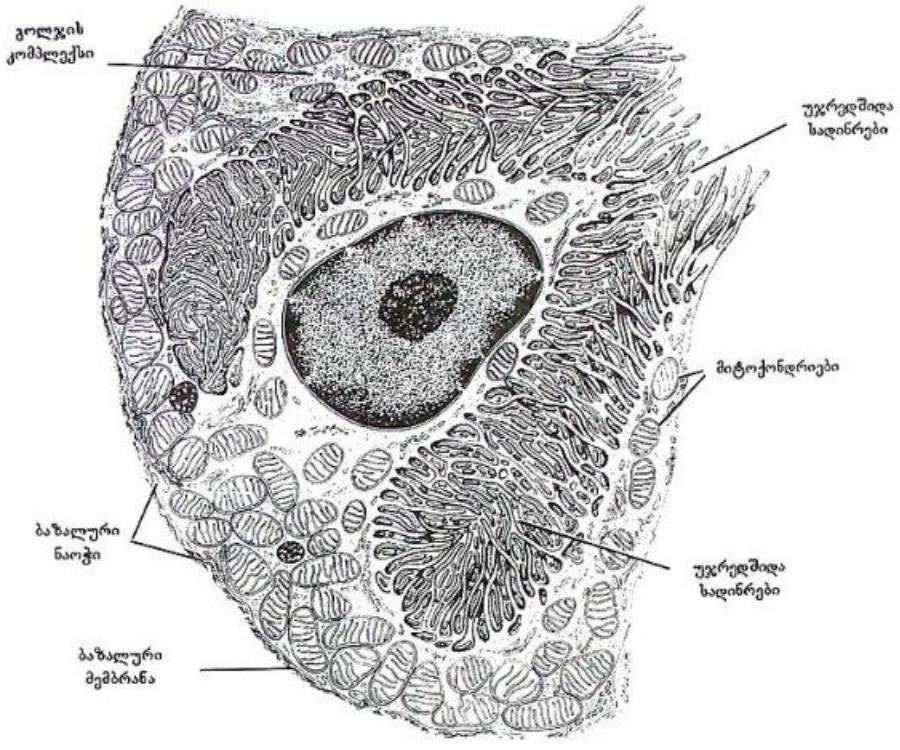
კუჭის ძირისა და სხეულის მიდამოში ლორწოვანი გარსის საკუთარი ფირფიტა დიდი რაოდენობით ***ფუნდუსის ჯირკვლებს*** შეიცავს. ეს ***მარტივი, მილაკოვანი დატოტვილი*** ჯირკვლებია. კუჭის თითოეული ორმოს ძირზე 3-7 ჯირკვლის სადინარი იხსნება. ჯირკვლის შემადგენლობაში ***ყელს, სხეულსა*** და ***ძირს*** არჩევენ (სურ. 18-20). ყელის მიდამოში ***ღეროვანი, ლორწოვანი*** და ***პარიესული*** უჯრედები მდებარეობს, სხეულისა და ძირის მიდამოს კი ***მთავარი (ზიმოგენის), პარიესული*** და ***ენტეროენდოკრინული უჯრედები*** ქმნის.

ღეროვანი უჯრედები მცირე რაოდენობით გვხვდება. ეს დაბალი, კუბური ფორმის უჯრედებია ოვალური ფორმის ბირთვით, რომელიც უჯრედის ფუძეში მდებარეობს. ამ უჯრედებს მაღალი პროლიფერაციული აქტივობა ახასიათებს. მათი ნაწილი კუჭის ორმოსა და მფარავი ზედაპირის ლორწოვან უჯრედებად დიფერენცირდება. მათი განახლების სიჩქარე 4-7 დღეა. უჯრედების მეორე ნაწილი ჯირკვლის ყელისა და სხეულის მიმარ–თულებით გადაინაცვლებს და ამ მიდამოს ლორწოვანი, პარიესული, მთავარი და ენტეროენდოკრინული უჯრედების განვითარების წყაროს წარმოადგენს. აღსანიშნავია, რომ ამ უჯრედული პოპულაციის განახლება ბევრად უფრო ნელა მიმდინარეობს.

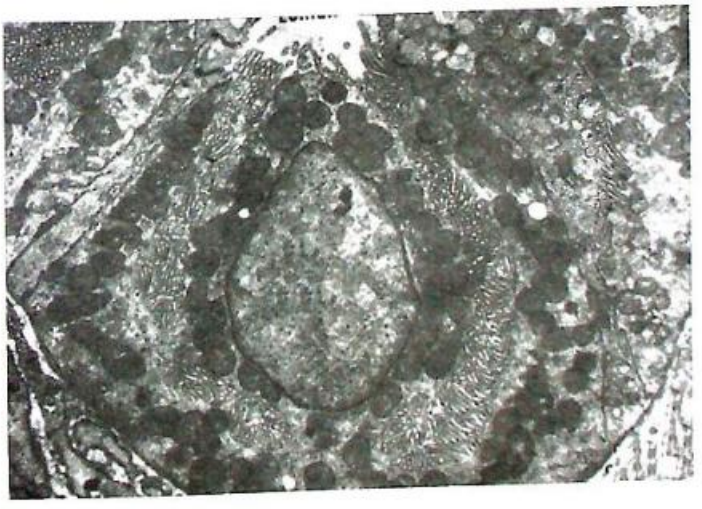
ყელის ლორწოვანი უჯრედები პარიესულ უჯრედებს შორის გროვების, ან



სურ. 18-20. კუჭის ფუნდუსის ჯირკვლის აგებულების სქემა (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).



ა



ბ

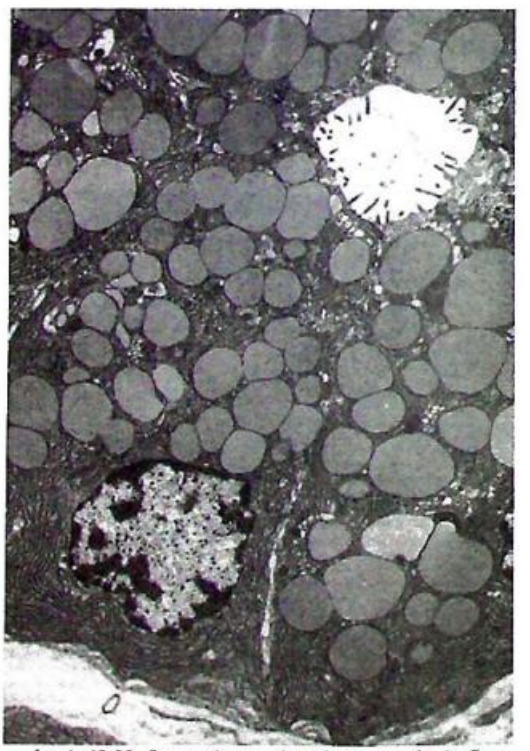
სურ. 18-21. ა. პარიესული უჯრედის აგებულების სქემა. ბ. პარიესული უჯრედის ელექტრონოგრამა. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

ცალკეული უჯრედების სახით გვხვდება. მათი ლორწოვანი სეკრეტი საკმაოდ განსხვავდება ზედაპირული მუკოციტების სეკრეტისაგან. ამ უჯრედებს უსწორმასწორო ფორმა და ბაზალურად განლაგებული ბირთვი აქვს. სეკრეციული გრანულები უჯრედის აპიკალურ ნაწილს იკავებს და შიმ რეაქციით ინტენსიურად იღებება.

პარიეტული უჯრედები, ძირითადად, ჯირკვლის ზემო ნახევარში გვხვდება. ჯირკვლის ფუძეში მათი რაოდენობა უმნიშვნელოა. ამ უჯრედებს მრგვალი ან პირამიდული ფორმა აქვს. ბირთვი უჯრედის ცენტრში მდებარეობს. ციტოპლაზმა მკვეთრად ეოზინოფილურია. ელექტრონულმიკროსკოპული შესწავლით ყურადღებას იპყრობს მიტოქონდრიების დიდი რაოდენობა. უჯრედის აპიკალური ზედაპირის მემბრანა ციტოპლაზმის მიმართულებით ქმნის მრავლობით, ღრმა, მრგვალი ფორმის ინვაგინაციას, რომლებსაც უჯრედშიგა სადინრებს უწოდებენ. მოსვენებულ მდგომარეობაში ამ სადინრების რიცხვი არც თუ ისე დიდია, მაგრამ სტიმულაციის შემდეგ მათი რაოდენობა და სიღრმე მატულობს (სურ. 18-21). პარიესული უჯრედები ***მარილმჟავას*** (0,16მოლ/ლ), ***კალიუმის ქლორიდს*** (0,07მოლ/ლ), მცირე რაოდენობით სხვა ელექტროლიტებს და ***კუჭის შიგნითა ფაქტორს*** გამოყოფს. პარიესული უჯრედების მთავარ სეკრეტს ***წყალბადიონი (H^+)*** წარმადგენს, რომელიც კარბოანჰიდრაზას მოქმედებით H_2CO_3-ის დაშლის შედეგად წარმოიქმნება. აღნიშნულ ფერმენტს პარიესული უჯრედები დიდი რაოდენობით შეიცავს. კუჭის შიგნითა ფაქტორი გლიკოპროტეინია, რომელიც ვიტამინ B_{12}-ს უკავშირდება და მის შეწოვას ხელს უწყობს. პარიესული უჯრედების სეკრეციულ აქტივობას, ერთი მხრივ, ქოლინერგული ნერვული დაბოლოებები არეგულირებს, მეორე მხრივ კი – ჰისტამინი და გასტრინი, რომლებიც ადგილობრივად, კუჭის ლორწოვან გარსში გამომუშავდება.

მთავარი უჯრედები ყველაზე დიდი რაოდენობით ჯირკვლების ფუძის მიდამოში მდებარეობს. მათ ციტოპლაზმაში დიდი რაოდენობით სეკრეციული გრანულებია, რომლებიც არააქტიურ ფერმენტ ***პეპსინოგენს*** შეიცავს. კუჭის მჟავე არეში პეპსინოგენი აქტიურდება და მაღალ პროტეოლიზური აქტივობის მქონე ფერმენტ ***პეპსინად*** გარდაიქმნება. ადამიანის ორგანიზმში მთავარი უჯრედები ფერმენტ ლიპაზასაც გამოიმუშავებს.

ენტეროენდოკრინული უჯრედები ძირითადად ფუნდუსის ჯირკვლების ფუძეში გვხვდება. ენტეროენდოკრინული უჯრედები ***დიფუზური ენდოკრინული სისტემის*** წარ-



სურ. 18-22. მთავარი უჯრედების ელექტრონოგრამა. უჯრედის ბაზალური ნაწილი მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადის არხებით არის სავსე. აპიკალურ ნაწილში სეკრეციული გრანულებია დაგროვილი (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

მომადგენლებია. ისინი საჭმლის მომნელებელი სისტემის ყველა უბანში გვხვდება, თუმცა მათი განაწილების სიხშირე არათანაბარია. ზრ-ითადად, ენდოკრინული უჯრედები კუჭისა და წვრილი ნაწლავის მიდამო'ში მდებარეობს. თუმცა მათი მცირე რაოდენობა საყლაპავის ქვედა ნაწილში, მსხვილ ნაწლავში, ნაღველისა და პანკრეასის სადინრებშიც ელინდება.

საჭმლის მომნელებელ არხში ორი ტიპის ენტეროენდოკრინულ უჯრედებს გამოყოფენ:

➢ ***ღია ტიპის უჯრედები*** აპიკალური ზედაპირით საჭმლის მომნელებელი არხის სანათურს ეხება და მიკროხაოებს შეიცავს;

➢ ***დახურული ტიპის უჯრედები*** სხვა სახის ეპითელური უჯრედებით არის გადაფარული და სანათურთან შეხებაში არ იმყოფება.

ენტეროენდოკრინული უჯრედები ***პეპტიდურ ჰორმონებს (გასტრინი, გლუკაგონი, სეკრეტინი, ვაზოინტესტინური პეპტიდი, მოტილინი, სუბსტანცია P, სომატოსტატინი, ნეიროტენზინი*** და ა.შ.) გამოიმუშავებს, რითაც საჭმლის მომნელებელი ტრაქტის მოქმედებას ლოკალურად არეგულირებს.

პილორუსის მიდამო'ში ლორწოვანი გარსი ქმნის ღრმა ორმოებს, რომლის ფუძეზეც პილორული ჯირკვლების სადინრები იხსნება. ეს დატოტვილი, მილაკოვანი ჯირკვლებია, რომლებიც კარდიული ჯირკვლების მსგავსია, თუმცა მათთან შედარებით ისინი ბევრად უფრო მოკლეა. პილორული ჯირკვლები, ძირითადად, ლორწოს გამოიმუშავებს. ჯირკვლოვან უჯრედებს შორის ენტეროენდოკრინული უჯრედებია გაფანტული, რომელთაგან ე.წ. G უჯრედები ***გასტრინს***, ხოლო D უჯრედები ***სომატოსტატინს*** გამოიმუშავებს. *გასტრინი პარიეტული უჯრედების მიერ მარილმჟავას სეკრეციას ასტიმულირებს, ხოლო სომატოსტატინი ზოგიერთი ჰორმონის, მათ შორის გასტრინის გამოყოფას თრგუნავს.*

ლორწოვანი გარსის ქვეშ ლორწქვეშა ჩანაფენი მდებარეობს, რომელიც მკვრივი შემაერთებელი ქსოვილით, სისხლძარღვებით და ნერვებით იქმნება. იგი ლიმფოიდური უჯრედების, მაკროფაგებისა და პოხიერი უჯრედების ინფილტრატებს შეიცავს.

კუჭის კუნთოვანი გარსი სამი შრისაგან შედგება. გარეთა შრე გასწვრივია, შუა – ირგვლივი, ხოლო შიგნითა – ირიბი. პილორუსის მიდამო'ში ირგვლივი შრე განსაკუთრებით სქელია და პილორუსის სფინქტერს ქმნის. სეროზული გარსი თხელია და მეზოთელიუმით არის დაფარული.

კარშირი კლინიკასთან

კუჭის შინაგანი ფაქტორი – გლიკოპროტეინია, რომელიც კუჭში გამოიყოფა და თეძოს ნაწლავში ვიტამინ B_{12} - ის აბსორბციას უზრუნველყოფს. ამ ფაქტორის არარსებობა ვიტამინ B_{12}-ის ნაკლებობას იწვევს, რაც, თავის მხრივ, **პერნიციოზული ანემიის** განვითარებას განაპირობებს. ვიტამინი B_{12} დიდი რაოდენობით ინახება ღვიძლში, რის გამოც ვიტამინის ნაკლებობა შინაგანი ფაქტორის სეკრეციის შეწყვეტიდან რამდენიმე თვის შემდეგ ვითარდება.

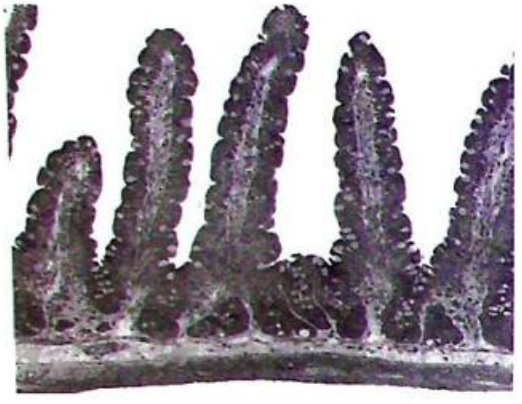
წვრილი ნაწლავი

წვრილ ნაწლავში საკვების საბოლოო მონელება და შეწოვა ხდება. წვრილი ნაწლავის სიგრძე დაახლოებით 5 მ-ია, რაც მოსანელებელი საკვებისა და ფერმენტების ხანგრძლივ კონტაქტს უწყობს ხელს. იგი სამი – ***თორმეტგოჯა, მლივი*** და ***თეძოს*** – სეგმენტისაგან შედგება. ჰისტოლოგიურად ეს ნაწილები ძალიან მსგავსია, რის გამოც მათ შენებას ერთად განვიხილავთ.

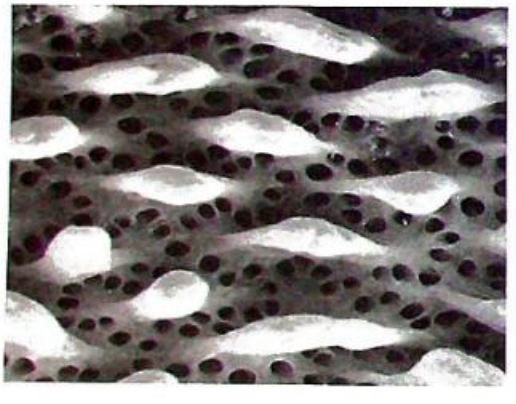
საჭმლის მომნელებელი არხის სხვა უბნების მსგავსად, წვრილი ნაწლავის კედელიც ოთხი გარსისაგან შედგება.

ლორწოვანი გარსი ნაოჭებს, კრიპტებსა და ხაოებს ქმნის.

ნაოჭები (რომელთა არსებობა არამუდმივ ხასიათს ატარებს) ლორწოვანი და ლორწქვეშა ჩანაფენით იქმნება და შეიძლება ნახევარმთვარისებრი, ირგვლივი ან კონუსის ფორმისა იყოს. ყველაზე კარგად ნაოჭები



სურ. 18-23. ვირთაგვას წვრილი ნაწლავის ჰისტოლოგიური პრეპარატი. ლორწოვანი გარსი გრძელ, თითისმაგვარ ხაოებს ქმნის (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).



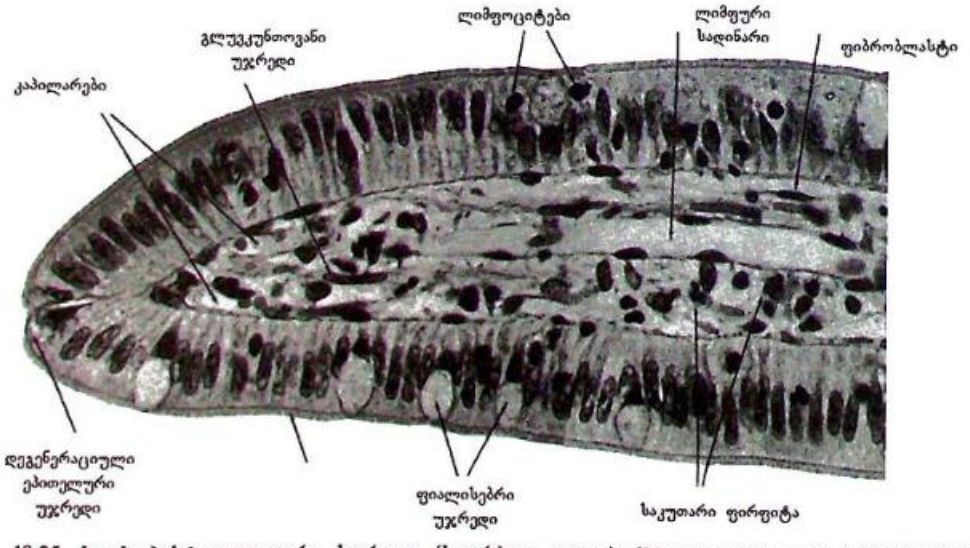
სურ. 18-24. ვირთაგვას ლორწოვანი გარსის სკანოგრამა. ეპითელური ფირფიტა მოცილებულია. ხაოებს შორის ნაწლავის კრიპტები ჩანს. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

მლივ ნაწლავშია განვითარებული.

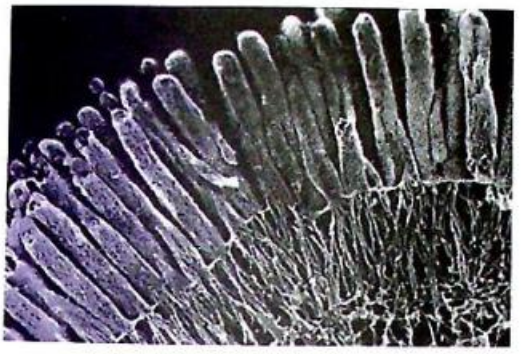
ნაწლავის ლორწოვანი გარსი სანათურის მიმართულებით ქმნის მრავლობით გამონადრეკს, რომელთა სიგრძე წვრილი ნაწლავის სხვადასხვა უბანში დაახლოებით 0,5-1,5 მმ-ია. მათ ***ნაწლავის ხაოები*** ეწოდება. ხაოების შექმნაში ლორწოვანი გარსის ეპითელიუმი და საკუთარი ფირფიტა მონაწილეობს. თორმეტგოჯა ნაწლავში ხაოებს ფოთლის ფორმა აქვს. თეძოს ნაწლავის მიმართულებით ისინი თანდათანობით თითის ფორმას ღებულობენ (სურ. 18-23).

ხაოებს შორის იხსნება მარტივი მილაკოვანი ჯირკვლების სადინრები, რომელთაც ***ნაწლავის (ლიბერკიუნის) ჯირკვლებს*** ან ***კრიპტებს*** უწოდებენ (სურ. 18-24).

ხაოს ეპითელიუმი კრიპტის ეპითელიუმში უწყვეტად გრძელდება. ნაწლავის ეპითელურ ფირფიტაში ***ყაეთნოვანი, უყაეთნო ანუ ღეროვანი, ფიალსებრი, პანეთისა და ენტეროენდოკრინული უჯრედები*** გვხვდება (სურ. 18-25).



სურ. 18-25. ხაოს ჰისტოლოგიური სურათი (სიგრძივი კვეთა) (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

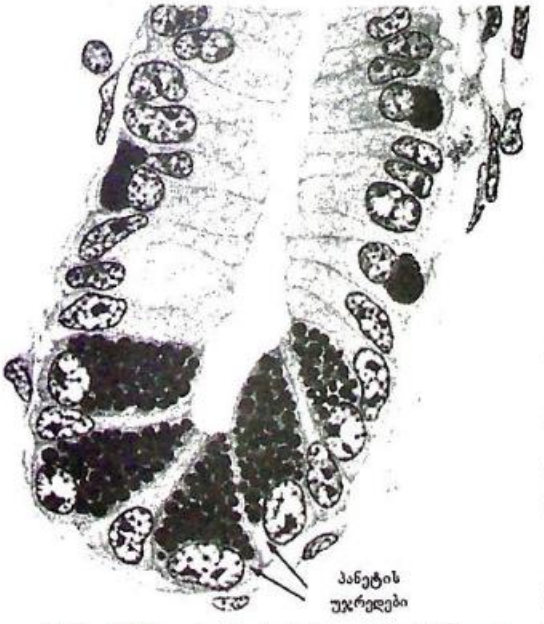


სურ. 18-26. ცოცხისებრი ყაეთანის სკანოგრამა. მიკროხაოების აქტინის ფილამენტები უჯრედის აპიკალურ ნაწილში მდებარე ტერმინალურ ბადეს უკავშირდება (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

ყაეთნოვანი უჯრედები მაღალი ცილინდრული ფორმის უჯრედებია. მათი ოვალური ფორმის ბირთვი უჯრედის ბაზალურ ნაწილში მდებარეობს. თითოეული უჯრედის მწვერვალზე პლაზმალემა წარმოქმნის მრავლობით გამონაზარდს – ***მიკროხაოებს***, რომელთა ერთობლიობა ე.წ. ***ცოცხისებრ ყაეთანს*** ქმნის. ყაეთანში მიკროხაოები ძალიან მჭიდროდ არის განლაგებული. თითოეული მათგანის სიგრძე დაახლოებით 1მკმ, ხოლო სიგანე 0,1 მკმ-ია. მიკროხაოების შემადგენლობაში აქტინისა და სხვა ცილებისაგან შექმნილი ბადე მდებარეობს (სურ. 18-26). თითოეული შემწოვი უჯრედი საშუალოდ 3000-მდე მიკროხაოს შეიცავს, ხოლო ლორწოვანი გარსის 1მმ² -ზე დაახლოებით 200 მილიონამდე მიკროხაოა განთავსებული. მიკროხაოები ნაწლავის ზედაპირსა და მოსანელებელ საკვებს შორის შეხების არეს მნიშვნელოვნად ზრდის. მიკროხაოებთან დაკავშირებული დისაქარიდაზები და პეპტიდაზები დისაქარიდებსა და პეპტიდებს მონოსაქარიდებად და ამინომჟავებად შლის, რაც ამ უკანასკნელთა შეწოვას აადვილებს.

ყაეთნოვან უჯრედებს შორის ***ფიალისებრი უჯრედებია*** გაბნეული. მათი რაოდენობა თორმეტგოჯა ნაწლავიდან თეძოს ნაწლავის მიმართულებით განუხრელად მატულობს. ეს უჯრედები გამოყოფს ლორწოს, რომელიც ნაწლავის შიგნითა ზედაპირს ასველებს და იცავს.

პანეთის უჯრედები კრიპტების ბაზალურ ნაწილში გვხვდება. ეს ეგზოკრინული უჯრედებია, რომელთა ციტოპლაზმა აპიკალურ ნაწილში დიდი რაოდენობით ეოზინოფილურ სეკრეციულ გრანულებს შეიცავს (სურ. 18-27). იმუნოციტოქიმიური კვლევით მათში ***ლიზოციმია*** აღმოჩენილი. ლიზოციმს ანტიბაქტერიული მოქმედება აქვს და, ამდენად, შესაძლოა, პანეთის უჯრედები ნაწლავის ბაქტერიული ფლორის გაკონტროლებაში იღებს მონაწილეობას.

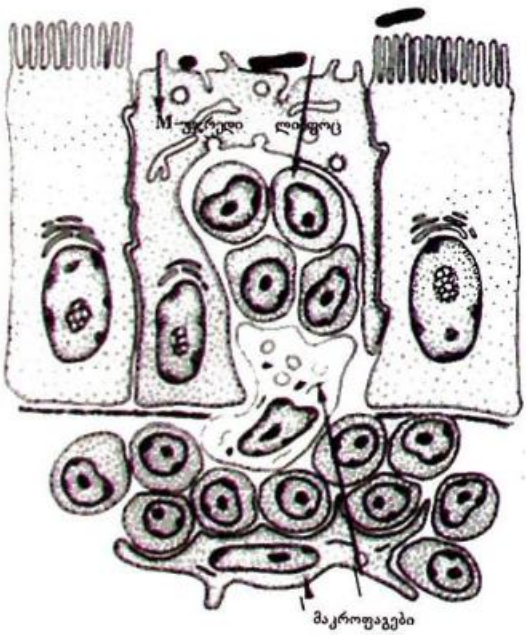


სურ. 18-27. კრიპტის ბაზალური ნაწილის აგებულების სქემა (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

M (მიკრონაოჭიანი) უჯრედები სპეციალიზებული ეპითელური უჯრედებია, რომლებიც პეიერის ფოლაქების ლიმფური ფოლიკულების მფარავ ეპითელიუმში გვხვდე-

ბა (სურ. 18-28). ეს უჯრედები შეიცავს მემბრანის მრავლობით ინვაგინაციას, რომელშიც ინტრაეპითელური ლიმფოციტები და ანტიგენწარმდგენი უჯრედები (მაკროფაგები მდებარეობს). M უჯრედები ანტიგენის ენდოციტოზს ახორციელებს და ეს უკანასკნელი ლიმფოციტებთან და მაკროფაგებთან გადააქვს. M უჯრედები იმუნური სისტემის ნაწლავური რგოლის ერთ-ერთი უმნიშვნელოვანესი კომპონენტია. M უჯრედების ქვეშ ბაზალური მემბრანა წყვეტილია, რაც M უჯრედებსა და საკუთარ ფირფიტას შორის ცვლის პროცესს აადვილებს.

ლორწოვანი გარსის უმეტესი ნაწილი პოტენციურად ინვაზიურ მიკროორგანიზმებთან მჭიდრო შეხებაში იმყოფება. IgA კლასის იმუნოგლობულინები დაცვის I ბარიერს ქმნის. მეორე ბარიერულ სისტემას ეპითელურ უჯრედებს შორის არსებული მჭიდრო კავშირები წარმოადგენს. მთავარ დამცველობით ბარიერს კი საჭმლის მომნელებელი



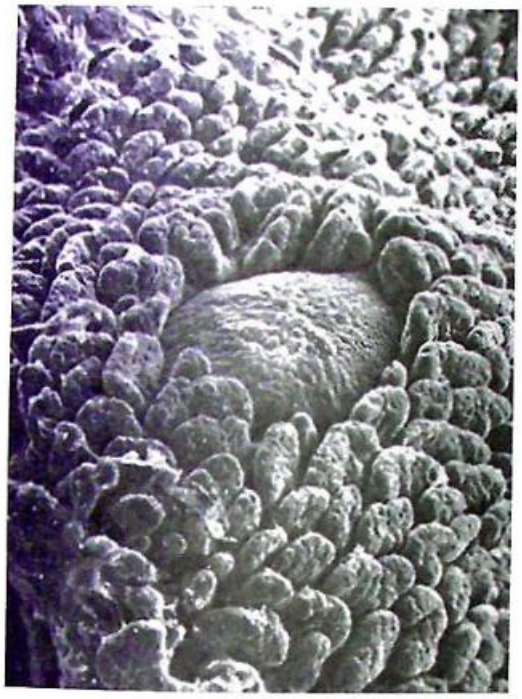
სურ. 18-28. M-უჯრედის ურთიერთობა ლიმფოციტებთან და მაკროფაგებთან.

ტრაქტის პლაზმური უჯრედები, მაკროფაგები და დიდი რაოდენობით ლიმფოციტები წარმოადგენს, რომლებიც ლორწოვან გარსსა და ლორწქვეშა ჩანაფენში მდებარეობს. ერთად ეს უჯრედები ნაწლავთან დაკავშირებულ ლიმფოიდურ ქსოვილს ქმნის.

ლორწოვანი გარსის მეორე შრე – საკუთარი ფირფიტა ფაშარ შემაერთებელ ქსოვილს, სისხლისა და ლიმფურ ძარღვებს, ნერვულ ბოჭკოებს და გლუვკუნთოვან უჯრედებს შეიცავს. საკუთარი ფირფიტა ნაწლავების ხაოს საფუძველს ქმნის. მისი კუნთოვანი უჯრედების შეკუმშვა ხაოების მოძრაობას განაპირობებს, რაც აბსორბციისათვის არის აუცილებელი. ლორწოვანი გარსის კუნთოვანი ფირფიტა გლუვკუნთოვანი ბოჭკოების ორი – გასწვრივი და ირგვლივი შრით არის წარმოდგენილი.

თორმეტგოჯა ნაწლავის დასაწყისი ნაწილის ლორწქვეშა გარსში მდებარეობს მილაკოვანი დატოტვილი ჯირკვლები, რომლებსაც ***თორმეტგოჯას, ან ბრუნერის ჯირკვლებს*** უწოდებენ. ეს ჯირკვლები ლორწოს გამოიმუშავებს. მათი სეკრეტი ტუტე ბუნებისაა და თორმეტგოჯას ლორწოვანს კუჭის წვენის მოქმედებისაგან იცავს. მეორეს მხრივ, იგი პანკრეასის ფერმენტების გასააქტიებლად ოპტიმალურ გარემოს ქმნის.

ლორწოვანი გარსის საკუთარი ფირფიტა და ლორწქვეშა ჩანაფენი დიდი რაოდენობით ლიმფური ფოლიკულების აგრეგატებს შეიცავს. ამ წარმონაქმნებს ***პეიერის ფოლაქებს*** უწოდებენ. ისინი ნაწლავთან დაკავშირებული ლიმფოიდური ქსოვილის მნიშვნელოვან ნაწილს წარმოადგენენ. თითოეული ფოლაქი 10-დან 200-მდე ლიმფურ ფოლიკულს შეიცავს. ადამიანის ორგანიზმში დაახლოებით 30-მდე ფოლაქია. მათი უმეტესობა თეძოს ნაწლავში მდებარეობს. მისი მფარავი ეპითელიუმი შემწოვი უჯრე-



სურ. 18-29. წვრილი ნაწლავის ლორწოვანი გარსის სკანოგრამა. ჩანს მრავლობითი ხაოები და პეიერის ფოლაქი (ცენტრში). ფოლაქის მფარავი ლორწოვანი გარსი ხაოებს არ შეიცავს.

დების ნაცვლად M უჯრედებს შეიცავს (სურ. 18-29).

ლორწქვეშა გარსის სისხლძარღვები ქმნის კარგად გამოხატულ წნულს, საიდანაც წვრილი ტოტები კუნთოვანი და საკუთარი ფირფიტების გავლით ხაოებში აღწევს. თითოეული ხაო, ზომის შესაბამისად, კაპილარული ქსელის ერთ ან რამოდენიმე ტოტს იღებს (სურ. 18-30). ხაოს მწვერვალზე ეს კაპილარები დასაბამს აძლევს ერთ ან რამოდენიმე ვენულას, რომლებიც საპირისპირო მიმართულებით მიემართება. აქვე იწყება ლიმფური კაპილარები. ლიმფური კაპილარები საკუთარ ფირფიტაში წნულს ქმნიან, საიდანაც ლორწქვეშა გარსში გადადიან და ლიმფურ ფოლიკულებს გარს ეხვევიან. ისინი მრავლობით ანასტომოზს ქმნიან და ნაწლავის კედელს სისხლძარღვებთან ერთად ტოვებენ.

ნაწლავის კედელში ნერვული უჯრედების ორი წნული მდებარეობს. ერთი მათგანი (აუერბახის წნული) კუნთოვანი გარსის შრეებს შორის მდებარეობს, მეორე კი (მეისნერის წნული) – ლორწქვეშა გარსში. ეს წნულები მგრძნობიარე და მამოძრავებელ ნეირონებს შეიცავს. მგრძნობიარე ნეირონები ინფორმაციას ნაწლავის კედელში არსებული ***ქიმო–*** (ნაწლავის ღრუს ქიმიური შემადგენლობის შესახებ) და ***მექანორეცეპტორებისაგან*** (ნაწლავის კედლის გაჭიმვის ხარისხის შესახებ) იღებს. მოტორული ნეირონები კუნთოვან გარსსა და ჰორმონწარმომქმნელ უჯრედებს აინერვებს. გარდა ამისა, ნაწლავის ინერვაცია პარასიმპატიკური ქოლინერგული, (რომლებიც ნაწლავის გლუვკუნთოვანი ელემენტების შეკუმშვას ასტიმულირებს), და ადრენერგული (რომლებიც გლუვკუნთოვანი ბოჭკოების შეკუმშვას აქვეითებს) ნერვული ბოჭკოებით ხორციელდება.

ნაოჭების, ხაოებისა და კრიპტების არსებობა მნიშვნელოვნად ზრდის ნაწლავის ზედაპირის ფართობს, რასაც დიდი მნიშვნელობა აქვს შეწოვის ინტენსივობისათვის. გამოთვლილია, რომ ნაწლავის ზედაპირის ფართობს ნაოჭები 3-ჯერ, ხაოები – 10-ჯერ, ხოლო მიკროხაოები 20-ჯერ ზრდის. სულ ჯამში ნაწლავის ზედაპირის ფართობი 600-ჯერ იზრდება და იგი დაახლოებით 200მ²-ია. მონელების პროცესის დამთავრების შემდეგ ყაეთნიანი უჯრედები დაბალმოლეკულურ ნაერთებს იწოვს. ლიპიდების უმეტესი ნაწილის შეწოვა თორმეტგოჯასა და მლიელი ნაწლავის დასაწყისში ხდება. მათი მონელებისათვის ნაღველი და პანკრეასის ლიპაზაა საჭირო. ამინომჟავებისა და მონოსაქარიდების ათვისება (რომლებიც ცილებისა და ნახ-



სურ. 18-30. ხაოების მიკროცირკულაციური ქსელის სკანოგრამა

შირწყლების დაშლის შედეგად მიიღება) აქტიური ტრანსპორტის გზით ნაწლავის მთელ სიგრძეზე მიმდინარეობს. ათვისებული ნივთიერებები, ცხიმების გამოკლებით, ხაოს სისხლის კაპილარებში ხვდება. ცხიმის ტრანსპორტი ხაოს ლიმფური კაპილარებით მიმდინარეობს. ამ თვალსაზრისით ძალიან მნიშვნელოვანია ხაოების რიტმული მოძრაობა, რაც გლუვკუნთოვანი უჯრედების შეკუმშვის შედეგია. ეს კუნთოვანი უჯრედები თითოეულ ხაოში, მწვერვალიდან კუნთოვან ფირფიტამდე ვერტიკალურად მიემართება. ეს უჯრედები წუთში რამდენიმეჯერ იკუმშება და ლიმფას ხაოს ლიმფური კაპილარებიდან მეზენტერიუმის ლიმფურ სადინრებში გადადენის.

კავშირი კლინიკასთან

მეკელის დივერტიკული თანდაყოლილი განვითარების მანკია, რომელიც უფრო ხშირად კაკასიურ მოსახლეობაში გვხვდება. დივერტიკული თეძოს ნაწლავის დისტალურ უბანში მდებარე მოკლე, ფართოდ გახსნილი გაგანიერებაა. იგი ყვითრის სადინრის ნარჩენია, რომელიც ემბრიონულ პერიოდში შუა ნაწლავს და ყვითრის პარკს აკავშირებს ერთმანეთთან. უმეტეს შემთხვევაში მეკელის დივერტიკული უსიმპტომო მიმდინარეობით ხასიათდება, თუმცა, შესაძლებელია სისხლდენის და ნაწლავის ობსტრუქციის (დახშობის) მიზეზი გახდეს.

მსხვილი ნაწლავი

მსხვილი ნაწლავის ლორწოვანი გარსი ხაოებს არ ქმნის და მხოლოდ კრიპტებს შეიცავს (სურ. 18-31). კრიპტები საკმაოდ ღრმაა. მსხვილი ნაწლავის ეპითელური ფირფიტა, წვრილი ნაწლავის მსგავსად, ხუთიოე სახის უჯრედებს შეიცავს, თუმცა მათი განაწილება მეტად განსხვავებულია. კრიპტებში დიდი რაოდენობით ფიალისებური და შემწოვი უჯრედებია. ასევე დიდი რაოდენობით არის უყაეთნო უჯრედები. შემწოვი უჯრედები ცილინდრული ფორმისაა და მოკლე უსწორმასწორო ფორმის მიკროხაოებს შეიცავს. მიკროხაოს შემადგენელი აქტინის ფილამენტები უმთავრესად საყრდენ ფუნქციას ასრულებს. ენტეროენდოკრინული უჯრედების რაოდენობა უმნიშვნელოა. პანეტის უჯრედები კრიპტის ფუძეში მდებარეობს. მსხვილ ნაწლავში წყლის შეწოვა, ფეკალური მასების ფორმირება და ლორწოს წარმოქმნა მიმდინარეობს.

წყლის აბსორბცია პასიურია. წყალი მი-

ჰყენება ნატრიუმს, რომელიც ეპითელური უჯრედების ბაზალურ ნაწილში აქტიური ტრანსპორტით გადაიტანება.

საკუთარ ფირფიტაში ძალიან დიდი რაოდენობით ლიმფოციტები და ლიმფური ფოლიკულებია, რაც მსხვილი ნაწლავის სანათურში ფართო ბაქტერიული პოპულაციის არსებობით არის განპირობებული. კუნთოვანი გარსი სიგრძივი და ირგვლივი შრეებისაგან შედგება. ამასთან, სიგრძივი შრის კუნთოვანი ბოჭკოები სამ სიგრძივ კონად არის შეკრული, რომლებსაც ***teniae coli*** ეწოდება. მსხვილი ნაწლავის ინტრაპერიტონეული ნაწილის სეროზულ გარსში ცხიმოვანი ქსოვილის გროვებია – ***appendices epiploicae.***

ანუსის მიდამოში ლორწოვანი გარსი ქმნის დიდი რაოდენობით სიგრძივ ნაოჭებს, რომლებსაც მორგანის რექტალური სვეტები ეწოდება. ანუსის ხერელიდან 2 სმ-ით დაშორებით ერთშრიანი ეპითელიუმი მრავალშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმით იცვლება. ამ მიდამოში საკუთარი ფირფიტა დიდი ვენების წნულს შეიცავს.

ჭიაყელა დანამატი

ჭიაყელა დანამატი (აპენდიქსი) ბრმა ნაწლავის კედლის გამონაზარდია. მას შედარებით მცირე ზომის, ვიწრო და უსწორმასწორო ფორმის სანათური აქვს. კედლის აგებულება მსხვილი ნაწლავის სხვა უბნის მსგავსია, თუმცა ამ მიდამოში კრიპტები უფრო მოკლეა და ისინი მცირე რაოდენობითაა. Teniae coli–ს არსებობა დამახასიათებელი არ არის. ჭიაყელა დანამატის ყველაზე დამახასიათებელი თავისებურება მის კედელში დიდი რაოდენობით ლიმფოიდური ფოლიკულების არსებობაა. ლიმფოიდური ფოლიკულები ლორწქვეშა ჩანაფენში სანათურის ირგვლივ არის განლაგებული (სურ. 18-32).

საჭმლის მომნელებელ ტრაქტთან დაკავშირებული ჯირკვლები

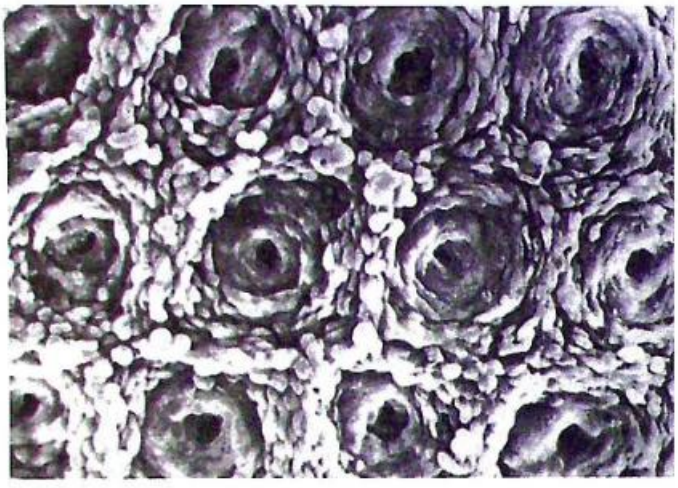
საჭმლის მომნელებელ ტრაქტთან დიდი სანერწყვე ჯირკვლები, პანკრეასი, ღვიძლი და ნაღველის ბუშტია დაკავშირებული.

კუჭუკანა ჯირკვალი

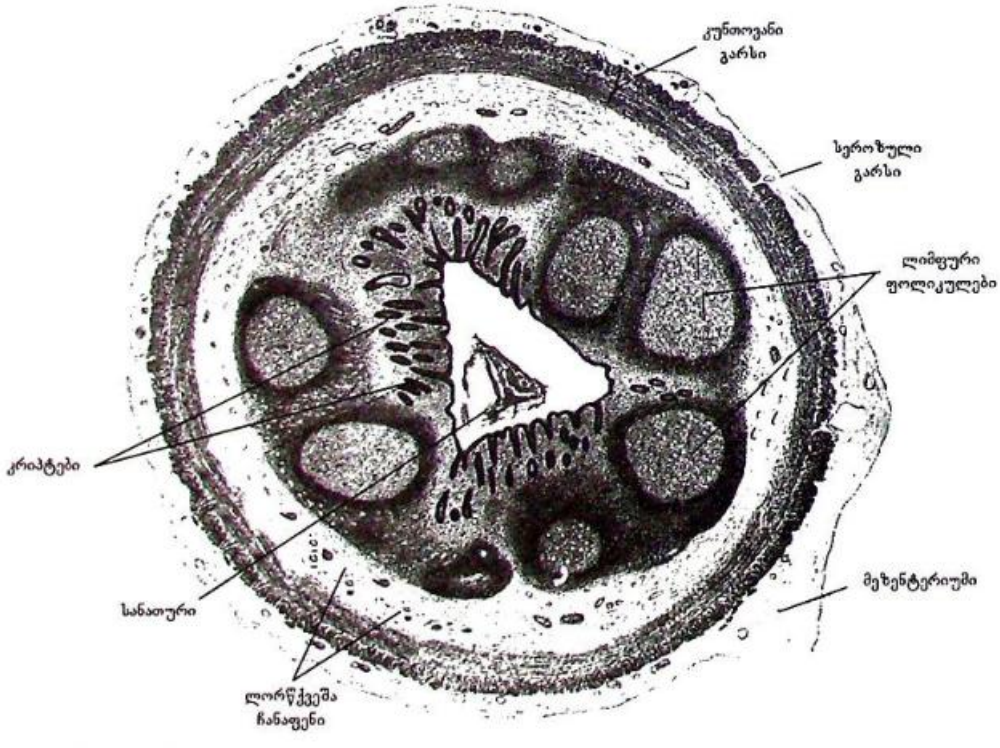
პანკრეასი შერეული, ეგზო-ენდოკრინული ჯირკვალია, რომელიც საჭმლის მომნელებელ ფერმენტებსა და ჰორმონებს წარმოქმნის. საჭმლის მომნელებელი ფერმენტები ეგზოკრინულ ნაწილში გამომუშავდება. ჰორმონები კი ენდოკრინული გლანდულოციტების გროვებში – ***ლანგერჰანსის კუნძულებში*** წარმოიქმნება.

პანკრეასი გარედან დაფარულია შემაერთებელქსოვილოვანი კაფსულით, რომელიც ჯირკვლის შიგნით ტრაბეკულებს გზავნის. ტრაბეკულები ჯირკვალს წილაკებად ყოფს.

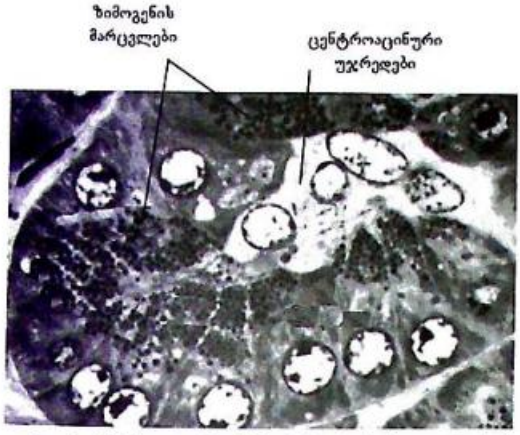
პანკრეასის ეგზოკრინული ნაწილი რთული ალვეოლური (აცინური) ჯირკვლებით არის წარმოდგენილი და თავისი შენებით ძალიან ჰგავს ყბაყურა ჯირკვალს. სადიაგნოსტიკო ნიშანს ამ შემთხვევაში ზოლიანი სადინრების არარსებობა და ლანგერჰანსის კუნძულების არსებობა წარმოადგენს. ჯირკვლების ტერმინალური ნაწილები ***პირამიდული ფორმის სეროზული აცინოციტებით*** იქმნება. ეს უჯრედები მკვეთრი პოლარობით ხასიათდება. ბირთვი, ენდოპლაზმური ბადე და გოლჯის აპარატი უჯრედის ბაზალურ ნაწილში მდებარეობს. ენდოპლაზმური ბადის არხებზე დიდი რაოდენობით რიბოსომების არსებობა უჯრედის ბაზალური ნაწილის მკვეთრ ბაზოფილიას განაპირობებს. აპიკალურ ნაწილში ***სეკრეციული (ზიმოგენის) გრანულები*** მდებარეობს (სურ. 18-33). მათი რაოდენობა



სურ. 18-31. მსხვილი ნაწლავის ლორწოვანი გარსის ზედაპირის სკანოგრამა. ჩანს კრიპტების შესავალი ნაწილები (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).



სურ. 18-32. ადამიანის ჭიაყელა დანამატის განივკვეთი (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).



სურ. 18-33. ადამიანის პანკრეასის აცინუსის ჰისტოლოგიური სურათი (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

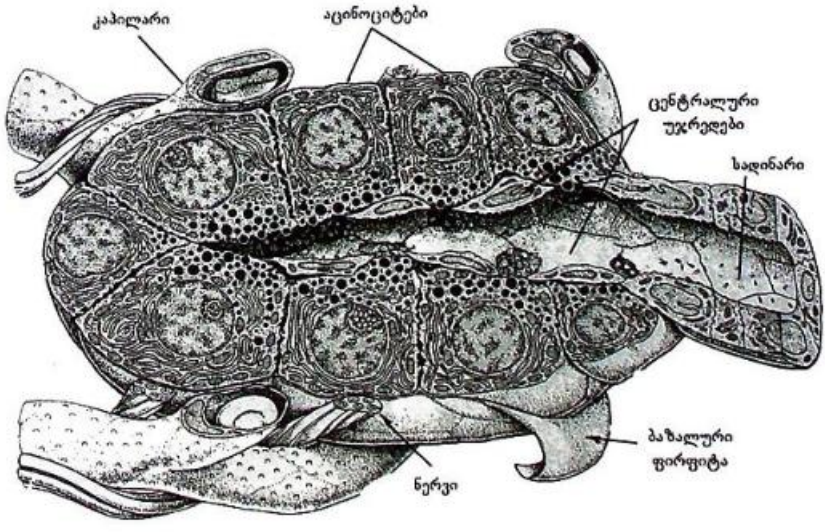
სხვადასხვა უჯრედში საჭმლის მონელების ფაზის მიხედვით ცვალებადობს. შესაბამისად, სხვადასხვა უჯრედში ამ ზონის შეფერილობაც ცვალებადია. უჯრედის აპიკალურ ნაწილს ***ზიმოგენურ ზონას*** უწოდებენ.

ტერმინალური ნაწილიდან დასაბამს იღებს ჩართული სადინრები, რომლებიც გამოსვლისთანავე ჯირკვლის სანათურში იდრიკება. ჩართული სადინრების ამ მონაკვეთის უჯრედებს ***ცენტროაცინური უჯრედები*** ეწოდება. ჩართული სადინრები წილაკშიგა სადინრებში გრძელდება, რომლებიც შემდეგ წილაკშორის სადინარს ქმნის (სურ. 18-34).

ეგზოკრინული პანკრეოციტები წყალსა და იონებთან ერთად, ტრიპსინოგენს, ქიმოტრიპსინოგენს, კარბოქსიპეპტიდაზებს, რიბონუკლეაზებს, დეზოქსირიბონუკლეაზას, ტრიაცილგლიცეროლ ლიპაზას, ფოსფოლიპაზა A_2-ს, ელასტაზას და ამილაზას გამოყოფს.

პანკრეასის სეკრეციას ძირითადად ორი ჰორმონი – ***სეკრეტინი*** და ***ქოლეცისტოკინინი*** (პანკრეოზიმინი) – არეგულირებს. ისინი თორმეტგოჯა ნაწლავის ლორწოვანი გარსის ენტეროენდოკრინული უჯრედების მიერ გამომუშავდება.

სეკრეტინის ზემოქმედებით პანკრეასის ეგზოკრინულ ნაწილში დიდი რაოდენობით თხიერი სეკრეტი გამომუშავდება. მასში მცირე რაოდენობით ფერმენტები და დიდი რაოდენობით ბიკარბონატებია. როგორც ვარაუდობენ, ამ სახის სეკრეტს ჩართული სადინრის უჯრედე-



სურ. 18-34. პანკრეასის აცინუსის აგებულების სქემა (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

ბი გამოყოფს და არა პანკრეოციტები. ამ სეკრეტის მეშვეობით კუჭიდან გადმოსული მჟაუე ქიმუსი ნეიტრალიზდება, რაც პანკრეასის ფერმენტებს ოპტიმალური pH-ის პირობებში მოქმედების შესაძლებლობას უქმნის.

ქოლეცისტოკინინის გავლენით ფერმენტებით მდიდარი და ნაკლები სითხის შემცველი სეკრეტი გამოიყოფა. ეს ჰორმონი, ძირითადად, პანკრეოციტებიდან ზიმოგენის გრანულების გამოყოფას იწვევს. ორივე ჰორმონის კომბინირებული მოქმედება პანკრეასიდან ბლანტი და ფერმენტებით მდიდარი სეკრეტის გამოყოფას განაპირობებს.

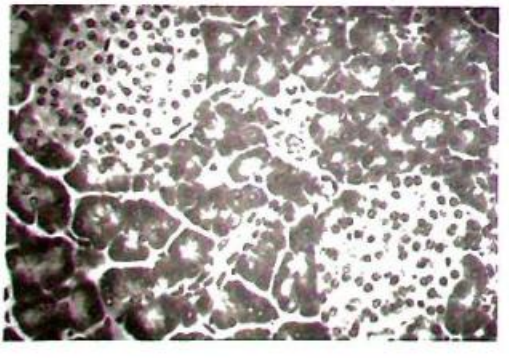
პანკრეასის ენდოკრინული ნაწილი ლანგერჰანსის კუნძულებით იქმნება. ლანგერჰანსის კუნძულები პანკრეასის ეგზოკრინულ ნაწილებს შორის ჯგუფების სახით არის განლაგებული (სურ. 18-35). მათი დიამეტრი დაახლოებით 100-200მკმ-ია. თუმცა უფრო მცირე ზომის კუნძულებიც გვხვდება. ადამიანის პანკრეასში 1 მლნ-ზე მეტი კუნძული შეიძლება იყოს. ამასთან მათი რაოდენობა შედარებით მეტია პანკრეასის კუდში.

ლანგერჰანსის კუნძულები ნათელი, პოლიგონური ან მრგვალი უჯრედებისაგან შედგება, რომლებიც ჭიმების სახით არის განლაგებული. მათ შორის ფენესტრირებული კაპილარების კარგად გამოხატული ქსელია. როგორც ჯირკვლოვანი უჯრედების, ისე კაპილარების ინერვაცია ავტონომიური ნერვული ბოჭკოებით ხდება. თითოეულ კუნძულს გარს რეტიკულური ბოჭკოებისაგან შექმნილი კაფსულა აკრავს.

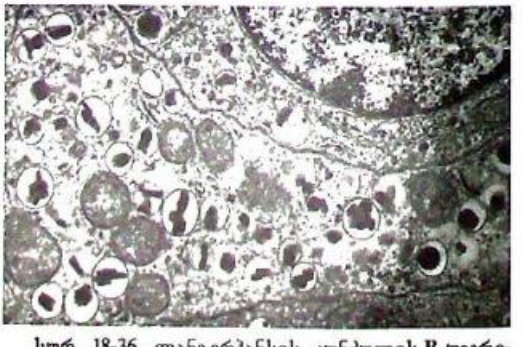
იმუნოციტოქიმიური მეთოდების გამოყენებით პანკრეასის კუნძულებში 4 ტიპის **–A, B, D** და **F** – უჯრედებია აღმოჩენილი. ადამიანის პანკრეასის ***A* უჯრედების** გრანულები მემბრანით არის შემოსაზღვრული. მათ ელექტრონულად მკვრივი ცენტრი და ნაკლებად მკვრივი პერიფერიული უბანი გააჩნია. A უჯრედები საერთო რაოდენობის დაახლოებით 20%-ს შეადგენს. ისინი, ჩვეულებრივ, კუნძულის პერიფერიაზე გვხვდება. მათში გამომუშავდება ჰორმონი ***გლუკაგონი***, რომელიც გლიკოლიზსა და ლიპოლიზს განაპირობებს და სისხლში გლუკოზის რაოდენობას ზრდის.

B* უჯრედები** ყველაზე მრავალრიცხოვანია (≈ 70%). ისინი კუნძულის ცენტრალურ ნაწილში მდებარეობს. მათში წარმოიქმნება ჰორმონი ***ინსულინი, რომელიც სისხლში გლუკოზის რაოდენობის შემცირებასა და ქსოვილებში ენერგიით მდიდარი ნაერთების დაგროვებას უწყობს ხელს. B უჯრედების გრანულები უსწორმასწორო ფორმისაა. მათ ცენტრში ელექტრონულად მკვრივი კრისტალები მდებარეობს. ეს კრისტალები ინსულინისა და თუთიის კომპლექსებით იქმნება (სურ. 18-36).

***D* უჯრედები** კუნძულის უჯრედების საერთო რაოდენობის 5%-ზე ნაკლებია. ეს



სურ. 18-35. პანკრეასის ჰისტოლოგიური სურათი. ჩანს ორი ლანგერჰანსის კუნძული. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).



სურ. 18-36. ლანგერჰანსის კუნძულის B უჯრედების ელექტრონოგრამა. ჩანს სეკრეციული გრანულები ელექტრონულად მკვრივი კრისტალებით (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

უჯრედები შესაბამისი უჯრედების მიერ ინსულინისა და გლუკაგონის გამოყოფას თრგუნავს. მათი განლაგება კუნძულში ცვალებადია.

F უჯრედების პროცენტული შემცველობა უცნობია. ეს უჯრედები გამოიმუშავებს ***პანკრეასულ პოლიპეპტიდს***, რომლის როლი შემდგომ გამოკვლევას საჭიროებს.

კავშირი კლინიკასთან

შაქრიანი დიაბეტი – ჰიპერგლიკემიით (სისხლში გლუკოზის დონის მატებით) მიმდინარე მეტაბოლური დარღვევაა, რომელიც გამოწვეულია (1) ლანგერჰანსის კუნძულების β უჯრედების მიერ ინსულინის სეკრეციის შემცირება/შეწყვეტით ან (2) სამიზნე უჯრედების ინსულინის რეცეპტორის დეფექტით. არჩევენ I და II ტიპის შაქრიან დიაბეტს. I ტიპის დიაბეტი (ინსულინ-დამოკიდებული დიაბეტი), ჩვეულებრივ, 20 წლამდე ასაკში ვითარდება და სამი ძირითადი ნიშნით ხასიათდება – პოლიდიფსია (გაძლიერებული წყურვილი), პოლიფაგია (გაძლიერებული მადა) და პოლიურია (დიდი რაოდენობით შარდის გამოყოფა). II ტიპის დიაბეტი (ინსულინ-დამოუკიდებელი) უფრო ხშირად გვხვდება. დიაბეტის ეს სახე 40 წელზე მეტი ასაკის პირებში ვითარდება. ორივე ტიპის შემთხვევაში სათანადო მკურნალობის გარეშე დაავადება იწვევს მრავლობითი სხვადასხვა ტიპის გართულების განვითარებას, კერძოდ, სისხლის მიმოქცევის დარღვევას, თირკმლის უკმარისობას, სიბრმავეს, განგრენას, ინსულტს და მიოკარდიუმის ინფარქტს.

ღვიძლი

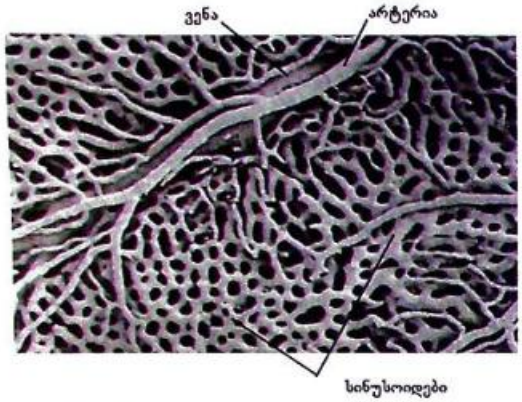
ღვიძლი ორგანიზმის უდიდესი ჯირკვალია. მოზრდილებში მისი წონა დაახლოებით 1,5 კგ-ია.

გარედან ღვიძლი დაფარულია სეროზული გარსით (პერიტონეუმის ვისცერული ფურცლით), რომლის ქვეშ შემაერთქსოვილოვანი კაფსულა (გლისონის კაფსულა) მდებარეობს. საჭმლის მომნელებელ სისტემაში ათვისებული საკვები ნივთიერებები ორგანიზმში გაერცელებამდე საბოლოო გადამუშავებას (გარდაქმნას) ღვიძლში გადის. შეიძლება ითქვას, რომ ღვიძლი საჭმლის მომნელებელ სისტემასა და მთელ ორგანიზმს შორის შუალედური რგოლია. ღვიძლის ამგვარ დანიშნულებას მისი სისხლისმიმოქცევის თავისებურება განაპირობებს. ღვიძლი სისხლს ღვიძლის არტერიისა (დაახლოებით 20-25%) და კარის (პორტული) ვენის (დაახლოებით 75-80%) მეშვეობით იღებს. ნაწლავში შეწოვილი ნივთიერებები, ლიპიდების გამოკლებით, ღვიძლში კარის ვენის მეშვეობით ხვდება. ღვიძლის უჯრედები მიღებულ ნითიერებებს გარდაქმნის, აგროვებს, აუვნებელყოფს, ორგანიზმისათვის საჭირო ნაერთებს წარმოქმნის და ა.შ. ამასთანავე, ღვიძლში გამომუშავდება ნაღველი, რომელიც ცხიმების მონელებისათვის არის აუცილებელი.

ღვიძლის შემაერთქსოვილოვანი კაფსულა ოდნავ სქელია კარის მიდამოში, საიდანაც ღვიძლში კარის ვენა და ღვიძლის არტერია შედის, ღვიძლის ვენები, ნაღვლის საერთო სადინარი და ლიმფური სადინარი კი – გამოდის.

კაფსულიდან გამოსული შემაერთქსოვილოვანი ხარიხები ღვიძლის პარენქიმას წილაკებად ყოფს. ***წილაკი*** ღვიძლის სტრუქტურულ-ფუნქციურ ერთეულს წარმოადგენს. ადამიანში შემაერთებელი ქსოვილის შემცველობა უმნიშვნელოა. შესაბამისად, პარენქიმის წილაკოვნებაც სუსტად არის გამოხატული. მცირე ზომის, ნაზი შემაერთქსოვილოვანი ნანაფენები მხოლოდ იმ ადგილებში შეიმჩნევა, სადაც სისხლძარღვები, ლიმფური ძარღვები, ნაღვლის სადინარი და ნერვები მდებარეობს. ამ უბნებს ***პორტული სივრცეები*** ეწოდება. აღსანიშნავია, რომ პორტულ სივრცეებში კარის ვენის ტოტი (წილაკშორისი ვენა), ღვიძლის არტერიის ტოტი (წილაკშორისი არტერია) და ნაღვლის სადინარი ყოველთვის ერთად მდებარეობს. ამ სამი სტრუქტურის ერთობლიობას ***პორტული ტრიადა*** ეწოდება.

ღვიძლის სტრუქტურულ-ფუნქციური ორგანიზაციის გასაგებად ღვიძლის სისხლმომარაგების თავისებურებებს უნდა გაეცნოთ. ღვიძლის არტერია და კარის ვენა კარში შესვლის შემდეგ თანმიმდევრულად იყოფა



სურ. 18-37. მაიმუნის ღვიძლის სკანოგრამა. პეპატოციტები მოცილებულია. ჩანს წილაკშორისი არტერია, წილაკშორისი ვენა და სინუსოიდური კაპილარების ქსელი (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

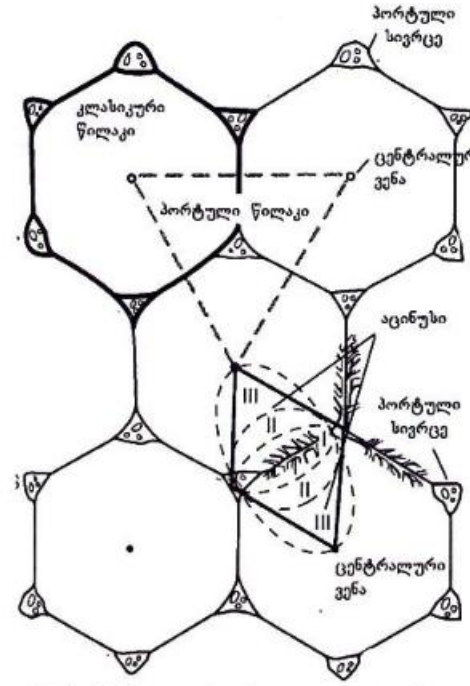
და შემდეგ წილაკშორისის, შემდეგ კი წილაკშორის სისხლძარღვებს წარმოქმნის. წილაკშორისი არტერია და ვენა პორტულ სივრცეებში მდებარეობს. ისინი დასაბამს აძლევენ ტერმინალურ წილაკირგვლივ ტოტებს, რომლებიც პორტული სივრცეებიდან ლატერალურად მიემართება და ღვიძლის პარენქიმაში სინუსოიდურ კაპილარულ ქსელს წარმოქმნის (სურ. 18-37). სინუსოიდური კაპილარები ერთმანეთთან მრავლობით ანასტომოზს ქმნის, იკრიბება და ცენტრალურ ვენას უერთდება. ცენტრალური ვენები წილაკქვეშა ვენებში იკრიბება, საიდანაც ღვიძლის ვენები იღებს დასაბამს.

ადამიანის ღვიძლში შემაერთებელი ქსოვილის სუსტი განვითარების გამო წილაკები გამოკვეთილი არ არის. მიუხედავად ამისა, ჰისტოლოგიურ პრეპარატზე შესაძლებელია ექვსკუთხა ფორმის არეების გარჩევა, რომელთა ცენტრში ცენტრალური ვენა მდებარეობს. ამ არეებს ***ღვიძლის კლასიკურ წილაკებს*** უწოდებენ. კლასიკური წილაკის კუთხეებში პორტული ტრიადები მდებარეობს. ადამიანის ღვიძლში ერთი კლასიკური წილაკის ირგვლივ 3–6 პორტული ტრიადაა. კლასიკურ წილაკში სინუსოიდური კაპილარები პერიფერიიდან ცენტრისაკენ რადიალური მიმართულებით მიემართება და ცენტრალურ ვენას უერთდება.

კლასიკური წილაკის გარდა ღვიძლის აგებულების დახასიათებისათვის ორი ალტერნატიული სტრუქტურულ-ფუნქციური ერთეული – ***პორტული წილაკი*** და ***ღვიძლის აცინუსი*** იქნა შემოღებული.

პორტული წილაკის ქვეშ მოისაზღვრება ღვიძლის პარენქიმის ნაწილი, რომელიც თითოეული პორტული ტრიადის ირგვლივ მდებარეობს. ჰისტოლოგიურ პრეპარატზე პორტულ წილაკს სამკუთხედის ფორმა აქვს და სამი მეზობელი კლასიკური წილაკის სექტორს მოიცავს. სამკუთხედის წვეროები ამ წილაკების ცენტრალურ ვენებზე მდებარეობს (სურ. 18-38).

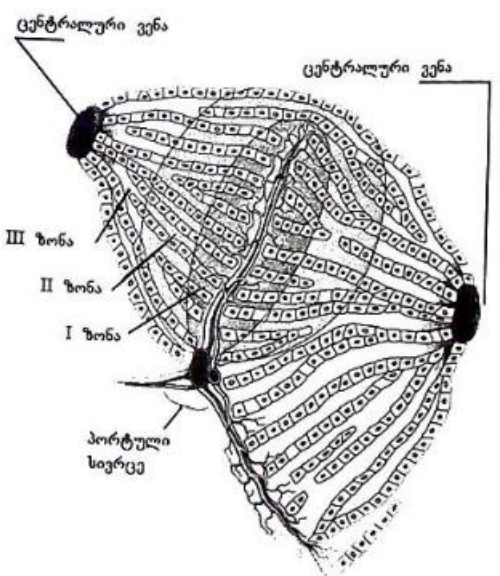
გასული საუკუნის 50-იანი წლებიდან მკვლევართა უმრავლესობა ღვიძლის ყველაზე



სურ. 18-38. ღვიძლის კლასიკური წილაკის, პორტული წილაკისა და აცინუსის აგებულების სქემა. (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით)

სრულყოფილ სტრუქტურულ-ფუნქციურ ერთეულად ***ღვიძლის აცინუსს*** მიიჩნევს. ღვიძლის აცინუსი იმ ჰეპატოციტების ჯგუფს მოიცავს, რომელიც პორტული ტრიადის არტერიის, ვენისა და ნაღვლის სადინრის თითოეული ლატერალური ტერმინალური ტოტის ირგვლივ მდებარეობს. აცინუსის თითოეულ ბოლოზე ცენტრალური ვენა მდებარეობს. აცინუსი მცირე ზომის სტრუქტურაა და ორი მეზობელი კლასიკური წილაკის სექტორს მოიცავს (სურ. 18-39).

მომტან სისხლძარღვთან დამოკიდებულების მიხედვით აცინუსს I, II და III ზონებად ყოფენ. I ზონის უჯრედები სისხლძარღვებთან ყველაზე ახლოს მდებარეობს და, შესაბამისად, სისხლით მოტანილი ნივთიერებების უმეტესი ნაწილის გარდაქმნაში მონაწილეობს. II და III ზონის უჯრედები კი მოშორებით მდებარეობს და ნაკლებაქტიურ მდგომარეობაში იმყოფება. მაგალითად, საკვების მიღების შემდეგ კარის ვენით მოტანილ სისხლში გლუკოზის შემცველობა ძალიან მაღალია. გლუკოზის ათვისებას



სურ. 18-39. ღვიძლის აცინუსის ორგანიზაციის სქემა. **(Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).**

თავდაპირველად I ზონის უჯრედები ახდენს და მას გლიკოგენის სახით ინახავს. II ზონის უჯრედებს გლუკოზის მხოლოდ ის რაოდენობა რჩება, რომლის ათვისება I ზონის უჯრედებმა ვერ მოახერხა. საკვების მიღების შორის პერიოდებში, ღვიძლში გლუკოზით ღარიბი სისხლის მოსვლას, გლიკოგენის დაშლითა და სისხლში გლუკოზის გამოყოფით, ისევ I ზონის უჯრედები პასუხობს. ამის შედეგად სისხლში გლუკოზის შემცველობა მატულობს და II და III ზონის უჯრედები სისხლში გლუკოზის შემცველობაზე აღარ რეაგირებს. სავარაუდოა, რომ სხვადასხვა აგენტის ზემოქმედებისას ღვიძლის პარენქიმის შერჩევითი დაზიანება ჰეპატოციტების ასეთ ზონურ მოწყობასთან უნდა იყოს დაკავშირებული.

ღვიძლის პარენქიმის 80%-ს ღვიძლის უჯრედები – ***ჰეპატოციტები*** ქმნის. ჰეპატოციტები მრავალკუთხა ფორმის უჯრედებია. წილაკში ისინი ერთმანეთს უკავშირდებიან და ღვიძლის ფირფიტებს ქმნიან. თითოეული ფირფიტის სისქეში მხოლოდ ერთი ან ორი უჯრედი მდებარეობს. ფირფიტები ყოველი მხრიდან ერთმანეთს ისე უკავშირდება, რომ ლაბირინთისმაგვარ სტრუქტურას ქმნის. ფირფიტებს შორის არსებულ სივრცეებში სინუსოიდური კაპილარები მდებარეობს. ჰეპატოციტის ზედაპირს, რომლითაც იგი სისხლის კაპილარს ეხება, ***ვასკულური (სისხლძარღვოვანი)*** ზედაპირი ეწოდება. ზედაპირის დანარჩენი უბნებით ჰეპატოციტები ერთმანეთს უკავშირდება. ამ ზედაპირებს ***ლატერალური ზედაპირები*** ეწოდება. ორ მეზობელ ჰეპატოციტს შორის, შეხების უბნის მთელ სიგრძეზე, ძალიან მცირე ზომის სივრცეა, სადაც უჯრედები ნაღველს გამოყოფს. ეს სივრცეები ***პირველადი ნაღველის კაპილარებია.*** ლატერალური ზედაპირების იმ ნაწილს, რომელიც პირველადი ნაღველის კაპილარებს

კედელს უქმნის, ***ბილიური ზედაპირი*** ეწოდება (სურ. 18-40).

თითოეული ჰეპატოციტი შეიცავს ეუქრომატულ ბირთვს, რომელშიც ერთი ან ორი კარგად გამოხატული ბირთვაკია. ჰეპატოციტების დაახლოებით 25% ორბირთვიანია. ციტოპლაზმა კარგად განვითარებულ მარცვლოვან და უმარცვლო ენდოპლაზმურ ბადეს, დიდი რაოდენობით რიბოსომებს და მიტოქონდრიებს შეიცავს (სურ. 18-41). გოლჯის აპარატიც კარგად არის განვითარებული.

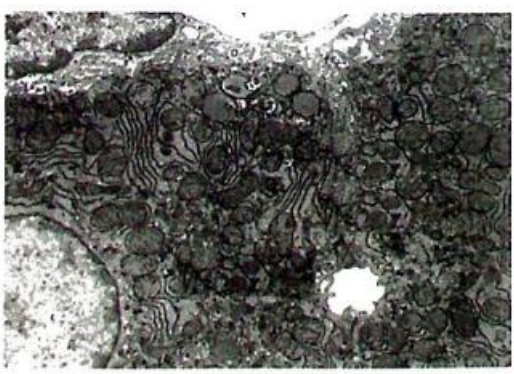
ჰეპატოციტების ციტოპლაზმაში დიდი რაოდენობით ლიზოსომები და პეროქსისომებია. პლაზმალემის ქვეშ აქტინისა და ციტოკერატინის ფილამენტების კარგად გამოხატული ბადეა. ციტოპლაზმის ორგანელებისაგან თავისუფალ უბნებში გლიკოგენის მარცვლები და ცხიმის წვეთებია. ციტოპლაზმური ორგანელების სრულყოფილი განვითარება ჰეპატოციტის მრავალმხრივ ფუნქციურ აქტივობაში აისახება. ჰეპატოციტებში მიმდინარეობს:

- ცილების სინთეზი. ღვიძლში დიდი რაოდენობით სხვადასხვა ცილები, მათ შორის პლაზმის ალბუმინები, ფიბრინოგენი და პროთრომბინი სინთეზდება.
- გლუკონეოგენეზი
- შარდოვანას წარმოქმნა. ამინომჟავებისაგან ამინოჯგუფების მოცილების გზით წარმოიქმნება შარდოვანა, რომელიც შარდთან ერთად თირკმლიდან გამოიყოფა.
- გლიკოგენის, ლიპიდებისა და ზოგიერთი ვიტამინის მარაგის შექმნა.
- ტოქსინების კონიუგაცია და ქიმიური დაშლა.
- ნაღვლის წარმოქმნა.

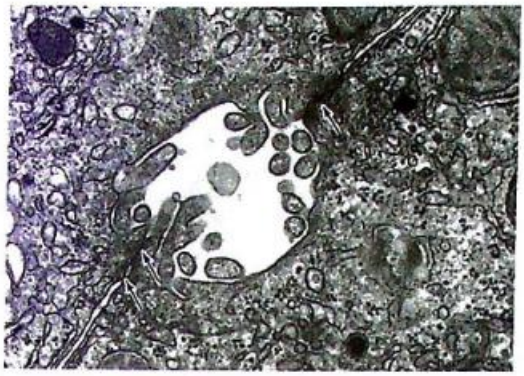
ბილიური ზედაპირის მიდამოში, ჰეპატოციტებს შორის დაახლოებით 15 ნმ სიდიდის სიერცე მდებარეობს, რომელიც ნაღვლის პირველადი კაპილარის სანათურს წარმოადგენს. აღნიშნული სიერცეები, როგორც ფირფიტის შიგნით, ისე ფირფიტებს შორის ერთმა-



სურ. 18-40. ღვიძლის სკანოგრამა. ჩანს ღვიძლის ფირფიტები. ისრით მითითებულია მეზობელ ჰეპატოციტებს შორის არსებული ნაღვლის პირველადი კაპილარები. ღვიძლის ფირფიტებს შორის სინუსოიდური კაპილარები მდებარეობს.



სურ. 18-41. ორი მეზობელი ჰეპატოციტის ელექტრონოგრამა. (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით).



სურ. 18-42. ნაღვლის პირველადი კაპილარის ელექტრონოგრამა. მკვრივი კონტაქტის უბნები მითითებულია ისრებით .

ნეთს უკავშირდება, რის შედეგადაც წილაკში ნაღვლის კაპილარების ერთიანი ფართო ქსელი იქმნება. ნაღვლის კაპილარის სანათურის ზედაპირების გასწვრივ ბრმა სარტყელის მსგავსი მკვრივი კონტაქტები მდებარეობს. ეს სტრუქტურები ნაღვლის კაპილარის მიდამოში უჯრედშორისი სივრცის სრულ პერმეტიზაციას უზრუნველყოფს და წილაკში ნაღვლის გავრცელებას უშლის ხელს (სურ. 18-42).

კავშირი კლინიკასთან

ბილირუბინის ძალიან მაღალი კონცენტრაცია სისხლში კანისა და ლორწოვანი გარსების მოყვითალო შეფერვას განაპირობებს, რაც სიყვითლის სახელწოდებით არის ცნობილი. სიყვითლის განვითარება შეიძლება განპირობებული იყოს ა) ბილირუბინის კონიუგაციის დარღვევით, რასაც ჰეპატოციტების დაზიანება (მაგ. ჰეპატიტების დროს) ან სანაღვლე გზების დახშობა იწვევს; ბ) ერითროციტების ჰემოლიზით, როდესაც დიდი რაოდენობით თავისუფალი ბილირუბინი წარმოიქმნება. ჰეპატოციტები ვერ უზრუნველყოფენ ასეთი დიდი რაოდენობით ბილირუბინის ელიმინაციას. ასეთ სიყვითლეს ჰემოლიზური სიყვითლე ეწოდება.

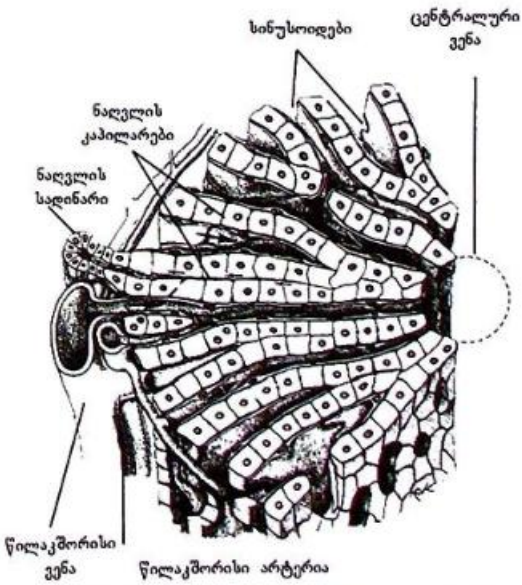
კლასიკური წილაკის პერიფერიაზე ნაღვლის კაპილარები ქმნის წილაკშორის ნაღვლის სადინარს, რომლის კედელს ერთშრიანი კუბური ეპითელური უჯრედები ამოფენს (სურ. 18-43).

ჰეპატოციტების ვასკულური ზედაპირი სინუსოიდურ კაპილარებს ეხება. ჰეპატოციტებსა და კაპილარებს შორის არსებულ სივრცეს *დისეს სივრცე* ეწოდება. სინუსოიდები არათანაბარი დიამეტრის მქონე კაპილარებია. მათი კედელი ფენესტრებიანი ენდოთელური უჯრედებით იქმნება (სურ. 18-44). ფენესტრების დიამეტრი დაახლოებით 100 ნმ-ია.

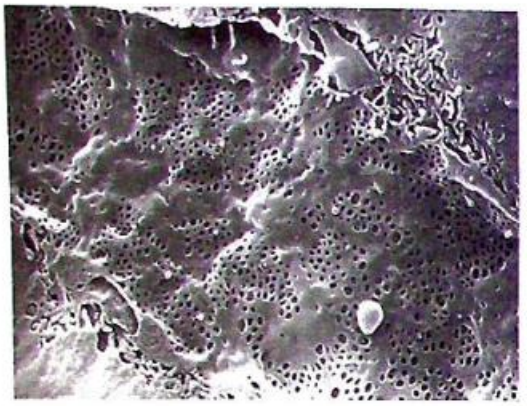
ენდოთელური შრე წყვეტილია. ადამიანის ღვიძლში სინუსოიდების ენდოთელურ უჯრედებს ბაზალური მემბრანა არა აქვს.

ჰეპატოციტების ვასკულურ ზედაპირზე დიდი რაოდენობით მიკროხაოებია. ენდოთელიოციტებისა და ჰეპატოციტების აღწერილი სტრუქტურული თავისებურებანი მათ შორის მაკრომოლეკულების გაცვლის ინტენსიობას მნიშვნელოვნად ზრდის.

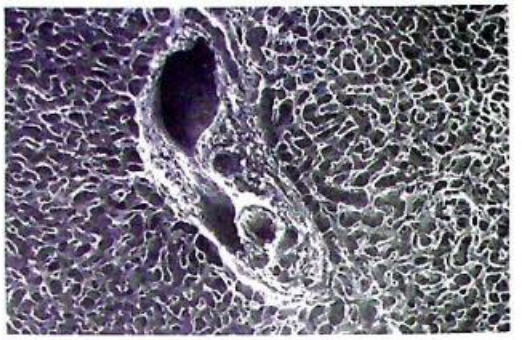
ენდოთელურ უჯრედებთან ერთად სინუსოიდების კედელში კუპფერის უჯრედები მდებარეობს. კუპფერის უჯრედები მონოციტური წარმოშობის ტიპიური მაკროფაგებია. ისინი დაბერებულ ერითროციტებს შლიან, ჰემოგლობინს ინელებენ და იმუნურ პროცესებში მონაწილე ციტოკინებს გამოიმუშავებენ. ამასთან ერთად, დისეს სივრცეში მიოფიბრობლასტებიც გვხვდება.



სურ. 18-43. ჰეპატოციტების, ნაღვლის კაპილარებისა და სინუსოიდების ორგანიზაცია კლასიკურ წილაკში.



სურ. 18-44. ვირთაგვას ღვიძლის სინუსოიდური კაპილარის ენდოთელური უჯრედის სკანოგრამა. ჩანს მრავლობითი ფორები (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით)



სურ. 18-45. ადამიანის ღვიძლის სკანოგრამა. ჰეპატოციტები მოცილებულია. ცენტრში მდებარეობს პორტული სივრცე პორტული ტრიადით. პორტული სივრცის კოლაგენური ბოჭკოები სინუსოიდების ირგვლივ არსებული რეტიკულური ბოჭკოების ბადეს უკავშირდება (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

სინუსოიდურ კაპილარებს და ჰეპატოციტებს საყრდენს უქმნის ნაზი რეტიკულური ბოჭკოები, რომლებიც პორტულ სივრცეებს შორის მოანასტომოზე ქსელს ქმნის (სურ. 18-45).

კავშირი კლინიკასთან

ვილსონის დაავადება – თანდაყოლილი დაავადებაა, რომლის დროსაც ღვიძლში სპილენძის ნორმალური მეტაბოლიზმი ირღვევა, ამის გამოც სპილენძი ორგანიზმის სხვადასხვა უბანში, უპირატესად თვალის რქოვანაში, თავის ტვინში და ღვიძლში გროვდება. სპილენძის დაგროვება იწვევს თავის ტვინის ფუნქციის დარღვევას და ღვიძლის ციროზის განვითარებას. მკურნალობის გარეშე დაავადება სიკვდილით მთავრდება.

ნაღვლის ბუშტი

ნაღვლის ბუშტი მსხლის ფორმის ღრუ ორგანოა, რომლშიც ნაღველი გროვდება. იგი ღვიძლის სადინარს ბუშტის სადინრის მეშვეობით უკავშირდება. მისი კედელი ლორწოვანი, კუნთოვანი და სეროზული გარსებისაგან შედგება. ლორწოვანი გარსი მრავლობით ნაოჭს ქმნის. ლორწოვანი გარსის ეპითელური ფირფიტა ერთშრიანი ცილინდრული ეპითელიუმით იქმნება. მათში დიდი რაოდენობით მიტოქონდრიებია. ეპითელური უჯრედები მცირე რაოდენობით ლორწოს გამოიმუშავებს. პლაზმური მემბრანა დიდი რაოდენობით მიკროხაოებს ქმნის.

ბუშტის სადინრის საკუთარ ფირფიტაში შერეული ალვეოლურ-მილაკოვანი ჯირკვლები მდებარეობს. მათი უჯრედები ლორწოს გამოიმუშავებს.

კუნთოვანი გარსი თხელია და უპირატესად ირგვლივ მიმართული ბოჭკოებით იქმნება.

ნაღვლის ბუშტს ღვიძლთან სქელი შემაერთებელქსოვილოვანი ჩანაფენი აკავშირებს. საპირისპირო მხარეს ნაღვლის ბუშტი სეროზული გარსით არის დაფარული.

თავი 19

გამომყოფი სისტემა

გამომყოფი სისტემა თირკმლების, შარდსაწვეთების, შარდის ბუშტისა და შარდსადენისაგან შედგება. ეს სისტემა შარდის წარმოქმნასა და გამოყოფაში მონაწილეობს. მისი მეშვეობით ორგანიზმიდან მეტაბოლიზმის ნარჩენი პროდუქტები გამოიყოფა. კომპლექსური პროცესის მეშვეობით, რომელიც ფილტრაციას, აქტიურ რეაბსორბციას, პასიურ რეაბსორბციას და სეკრეციას მოიცავს, თირკმელი ორგანიზმის შიგა გარემოს ქიმიური შემადგენლობის მუდმივობას არეგულირებს. ამასთან ერთად, თირკმელში ბიოლოგიურად აქტიური ნივთიერებები – რენინი და ერითროპოეტინი გამომუშავდება. რენინი ჰორმონია, რომელიც სისხლის წნევის რეგულაციაში მონაწილეობს, ერითროპოეტინი კი გლიკოპროტეინული ბუნების ზრდის ფაქტორია, რომელიც ერითროციტების წარმოქმნას ასტიმულირებს.

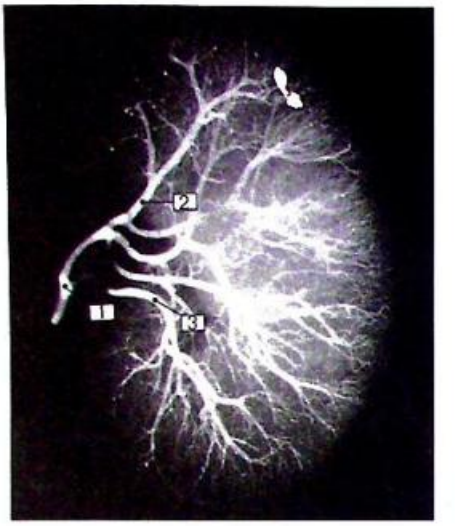
თირკმელში წარმოქმნის შემდეგ, შარდი შარდსაწვეთების გავლით შარდის ბუშტს აღწევს, სადაც იგი დროებით გროვდება და ბოლოს შარდსადენის გზით გარეთ გამოიყოფა.

თირკმელი

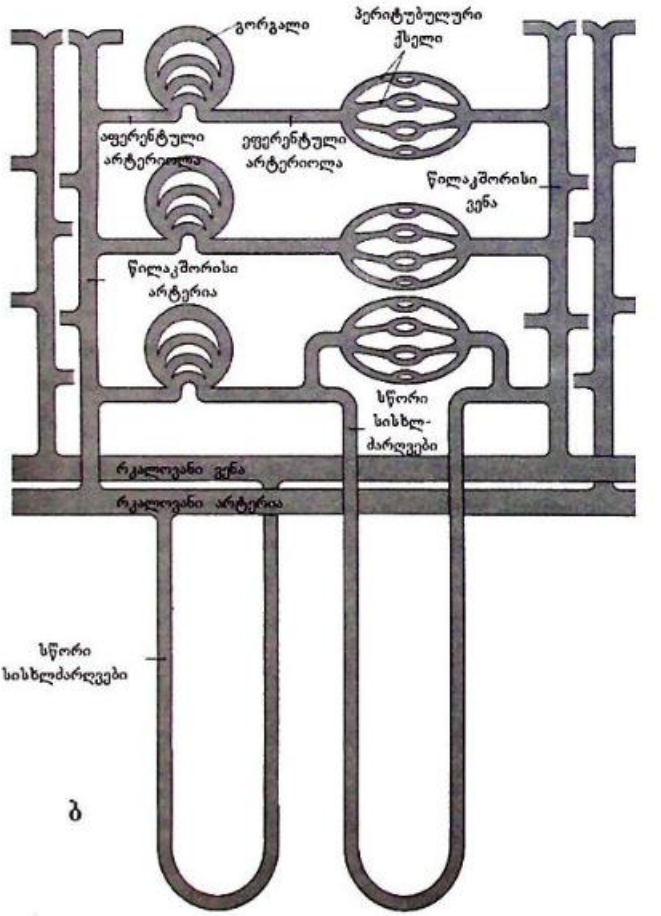
თირკმელი ლობიოს მარცვლის ფორმის ორგანოა. მას ორი, შეზნექილი (medialური) და ამოზნექილი (ლატერალური) ზედაპირი აქვს. მედიალურ ზედაპირზე მდებარეობს თირკმლის კარი, საიდანაც ორგანოში არტერია და ნერვები შედის, ხოლო ვენები, ლიმფური ძარღვები და შარდსაწვეთი გამოდის. თირკმლის მეორე, ლატერალურ ზედაპირს ამოზნექილი ფორმა აქვს. თირკმლიდან შარდსაწვეთის გამოსვლის ადგილას მდებარეობს გაგანიერებული სივრცე, რომელსაც თირკმლის მენჯი ეწოდება. ეს უკანასკნელი ორ-სამ მთავარ ფიალად იყოფა, რომლებიც, თავის მხრივ, მრავლობითი მცირე ზომის ფიალებისაგან შედგება.

ანატომიურად თირკმელი ***ქერქოვანი (გარეთა)*** და ***ტვინოვანი (შიგნითა)*** ნივთიერებებისაგან შედგება. ადამიანის თირკმლის ტვინოვანი ნივთიერება იქმნება პირამიდული სტრუქტურებით, რომლებსაც ***ტვინოვანი პირამიდები*** ეწოდება. მათი ფუძეები ქერქოვანი ნივთიერებისაკენ არის მიმართული. თითოეული პირამიდის ფუძიდან ქერქოვან ნივთიერებაში მიემართება ტვინოვანი ნივთიერების ჭიმები, რომლებსაც ***პირამიდული სხივები*** ეწოდება. თავის მხრივ, ქერქოვანი ნივთიერება ტვინოვან ნივთიერებაში იჭრება სეტების სახით, რომლებსაც ***ბერტინის სვეტები*** ეწოდება. ქერქოვანი ნივთიერების ის ნაწილი, რომელიც თითოეულ ტვინოვან პირამიდას გარს აკრავს, ***თირკმლის წილაკს*** ქმნის.

სისხლის მიმოქცევა. თირკმელი სისხლს თირკმლის არტერიით იღებს (სურ. 19-1). თირკმლის არტერია ორგანოში შესვლამდე ორ ტოტად იყოფა, რომელთაგან ერთი თირკმლის წინა, მეორე კი – უკანა ნაწილს ამარაგებს სისხლით. დაყოფის შემდეგ ეს არტერიები წარმოქმნის წილთაშორის არტერიებს, რომლებიც პირამიდებს შორის მიემართება. ქერქოვანი და ტვინოვანი ნივთიერების საზღვარზე ისინი ქმნიან რკალოვან არტერიებს, საიდანაც აფერენტული (მომტანი) არტერიოლა იღებს დასაბამს. ეს უკანასკნელი წარ-

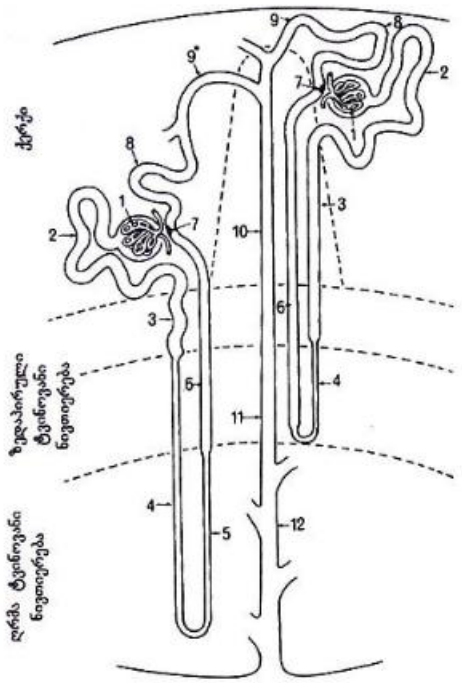


ა

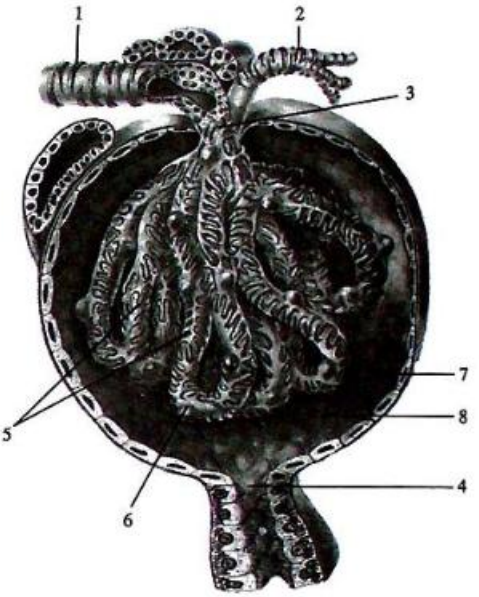


ბ

სურ. 19-1. თირკმლის სისხლის მიმოქცევა. ა. ადამიანის თირკმლის არტერიოგრამა. 1. თირკმლის არტერია. 2. თირკმლის არტერიის ზედა ტოტი. 3. თირკმლის არტერიის ქვედა ტოტი. ბ. თირკმლის მიკროცირკულაციის სქემა (Alan Stevens, James S. Lowe Human Histology, second edition, Mosby, 1999 მიხედვით).



სურ. 19-2. იუქსტამედულური (მარცხნივ) და ქერქოვანი (მარჯვნივ) ნეფრონის აგებულების სქემა. 1. გორგალი 2. პროქსიმალური კლაკნილი მილაკი; 3. ჰენლეს მარყუჟის მსხვილი დასწვრივი ტოტი; 4. ჰენლეს მარყუჟის წვრილი დასწვრივი ტოტი; 5. ჰენლეს მარყუჟის წვრილი ასწვრივი ტოტი; 6. ჰენლეს მარყუჟის მსხვილი ასწვრივი ტოტი; 7. იუქსტაგლომერულური აპარატი; 8. დისტალური კლაკნილი მილაკი; 9,10,11,12 – შემკრები მილაკების სისტემა. **(Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).**



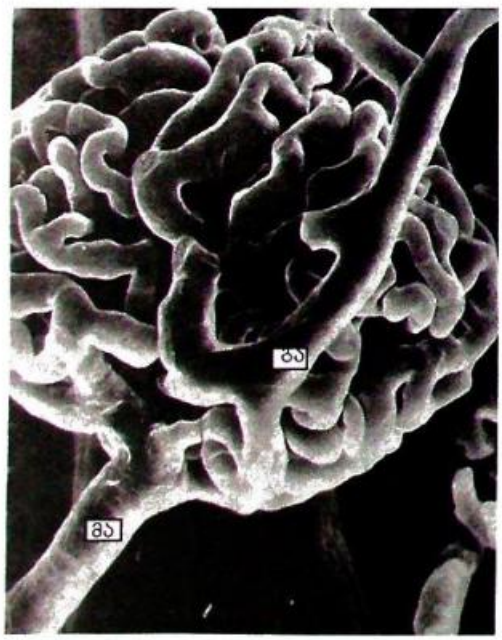
სურ. 19-3. თირკმლის სხულაკის აგებულების სქემა. 1. მომტანი არტერიოლა; 2. გამომტანი არტერიოლა; 3. ვასკულური პოლუსი; 4. საშარდე პოლუსი; 5. გორგალი; 6. კაფსულის შიგნითა ფურცელი; 7.კაფსულის გარეთა ფურცელი; 8. კაფსულის ღრუ. **(Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).**

მოქმნის გორგალს, რომლის კაპილარები ეფერენტულ (გამომტან) არტერიოლაში იკრიბება. გამომტანი არტერიოლა მაშინვე იტოტება და მეორად კაპილარულ ქსელს წარმოქმნის. ამ ქსელს ***პერიტუბულურ კაპილარულ ქსელს*** უწოდებენ, ვინაიდან ის პროქსიმალურ და დისტალურ მილაკებს გარს ახვევია და მათ მიერ აბსორბირებული ნივთიერებების ტრანსპორტს უზრუნველყოფს.

თირკმლის სტრუქტურულ-ფუნქციურ ერთეულს ***ნეფრონი*** წარმოადგენს. ნეფრონები ფილტრაციის, რეაბსორბციისა და სეკრეციის გზით შარდის წარმოქმნაში მონაწილეობს. ნეფრონების დაახლოებით 1/7 ქერქოვანი და ტვინოვანი ნივთიერების საზღვარზე მდებარეობს და მათ ***იუქსტამედულურ ნეფრონებს*** უწოდებენ. დანარჩენ ნეფრონებს, რომლებიც ქერქოვანი ნივთიერების სისქეშია განთავსებული, ***ქერქოვანი ნეფრონები*** ეწოდება. თითოეულ თირკმელში 1-4 მილიონამდე ნეფრონია. ნეფრონის შემადგენლობაში ***თირკმლის სხეულაკი და მილაკების სისტემა*** შედის (სურ. 19-2).

თირკმლის სხეულაკი დაახლოებით 200 მკმ დიამეტრის მქონე წარმონაქმნია (სურ. 19-3). იგი შედგება კაპილარული წნულისაგან, რომელსაც გარს ორშრიანი კაფსულა აკრავს. კაპილარულ წნულს დამახასიათებე-

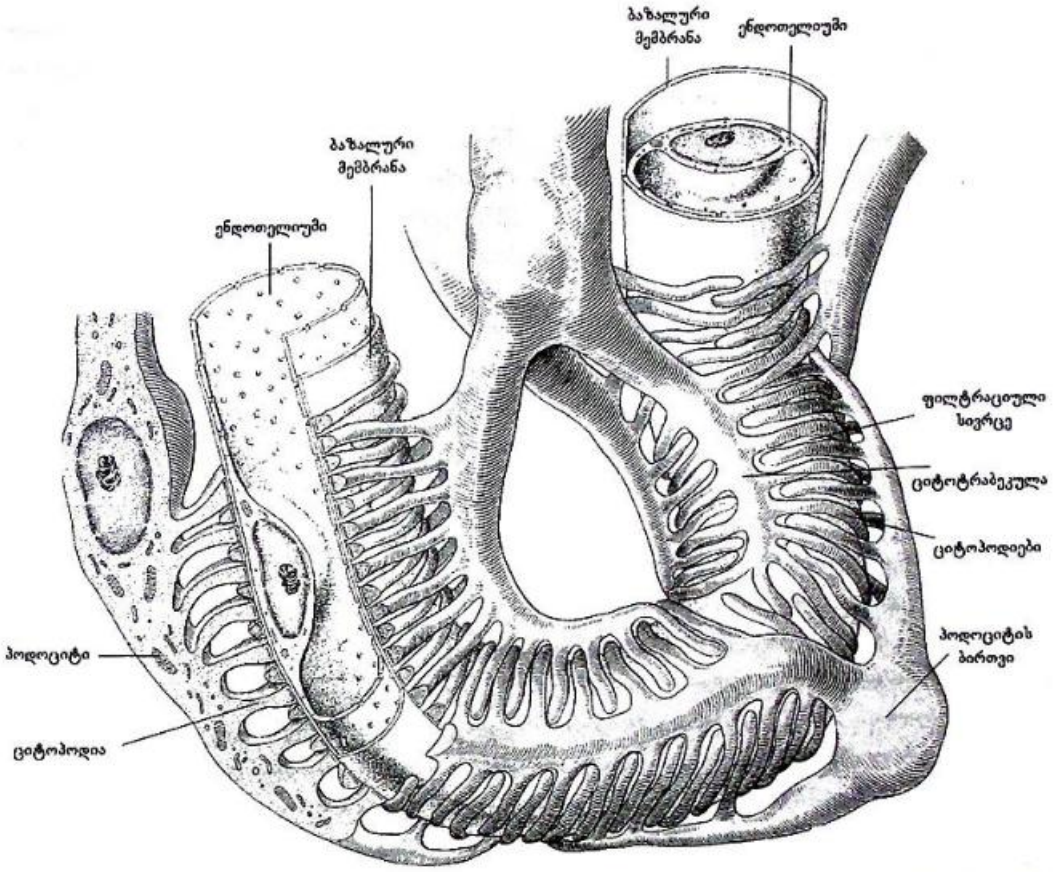
ლი დახვეული ფორმა აქვს, რის გამოც მას გორგალი ეწოდება. კაპილარული გორგალი ორ არტერიოლას შორის იქმნება, რომლებსაც, შესაბამისად, მომტან და გამომტან არტერიოლებს უწოდებენ (სურ. 19-4). ორშრიან კაფსულას, რომელიც კაპილარულ გორგალს გარს აკრავს, ***ბოუმანის კაფსულა*** ეწოდება. კაფსულის შიგნითა (ვისცერული) ფურცელი გორგლის კაპილარებს ეხვევა გარს, ხოლო გარეთა (პარიეტული) ფურცელი თირკმლის სხეულაკის კედელს ქმნის. კაფსულის ფურცლებს შორის ღრუა, რომელსაც ***კაფსულის ღრუ*** ეწოდება. ფილტრაციის შედეგად წარმოქმნილი პირველადი შარდი კაფსულის ღრუში გროვდება და აქედან მილაკების სისტემაში გადადის. თირკმლის სხეულაკს ორი, ***ვასკულური (სისხლძარღვოვანი)*** და ***ურინარული (საშარდე)*** პოლუსი გააჩნია. ვასკულური პოლუსიდან ***მომტანი არტერიოლა*** შემოდის, ხოლო ***გამომტანი არტერიოლა*** გამოდის. მომტანი, აფერენტული არტერიოლა ორიდან ხუთამდე პირველად ტოტს ქმნის, რომლებიც შემდეგ კაპილარებად იყოფა და ქმნის ***კაპილარულ გორგალს***. გორგლის კაპილარები გამომტან არტერიოლად იკრიბება. საშარდე პოლუსიდან მილაკების სისტემა იღებს სათავეს.



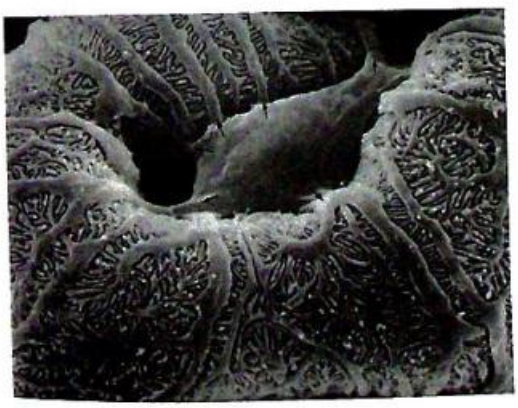
სურ. 19-4. გორგლის სკანოგრამა.

ბოუმანის კაფსულის პარიეტული ფურცელი წარმოდგენილია ერთშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმით, რომელიც ბაზალურ მემბრანაზე და რეტიკულური ბოჭკოების ბადეზე მდებარეობს. საშარდე პოლუსთან ბრტყელი ეპითელიუმი ერთშრიან ცილინდრულ ეპითელიუმში გადადის.

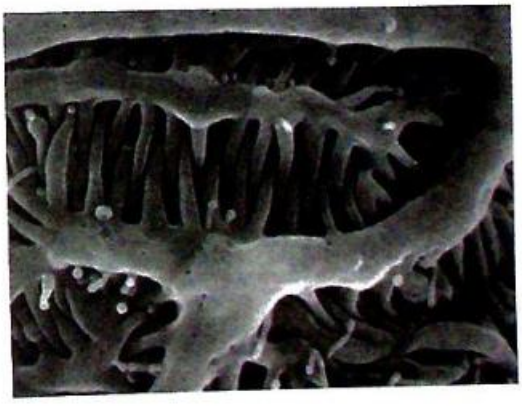
კაფსულის შიგნითა ფურცლის ბრტყელი ეპითელური უჯრედები ემბრიონული განვითარების პროცესში მნიშვნელოვან სტრუქტურულ ცვლილებებს განიცდის. ამ ფურცლის უჯრედებს ***პოდოციტები*** ეწოდება. პოდოციტების სხეულიდან რამდენიმე პირველადი მორჩი წარიზიდება, რომელთაც ***ციტოტრაბეკულები*** ეწოდებათ. თითოეული პირველადი მორჩი მრავალობით მეორად მორჩს – ***ციტოპოდიებს*** აძლევს დასაბამს. ისინი უშუალოდ ბაზალურ მემბრანას ეხებიან. თავად პოდოციტები და მათი ციტოტრაბეკულები ბაზალურ მემბრანას არ ეხება (სურ. 19-5). როგორც წესი, თითოეული პოდოციტის მეორადი მორჩები ერთზე მეტ კაპილართან ამყარებს კავშირს. ამავე დროს, ერთიდაიმავე კაპილარის ზედაპირზე ერთმანეთის გვერდიგვერდ ორი პოდოციტის ციტოპოდიები ბოლოვდება (სურ. 19-6). ციტოპოდიები ძალიან მცირე რაოდენობით, ან სულ არ შეიცავს ორგანელებს, თუმცა ციტოჩონჩხის ელემენტები მათში დიდი რაოდენობითაა. ციტოპოდიებს შორის 25 ნმ სიგანის წაგრძელებული სივრცეები – ფილტრაციული ნაპრალებია, რომლებიც ერთმანეთთან კავშირშია და ერთიან, ლაბირინთის მაგვარ სივრცეს ქმნის. მოსაზღვრე ციტ-



სურ. 19-5. გორგლის კაპილარისა და ბოუმანის კაფსულის შიგნითა ფურცლის ურთიერთობის სქემა.



სურ. 19-6. პოდოციტისა და გორგლის კაპილარის ურთიერთობა. სკანოგრამა. ისრებით მითითებულია პოდოციტის პირველადი მორჩები, საიდანაც მრავალი მეორადი მორჩი გამოდის (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).



სურ. 19-7. პოდოციტების ციტოტრაბეკულებისა და ციტოპოდიების სკანოგრამა. ძლიერი გადიდება (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

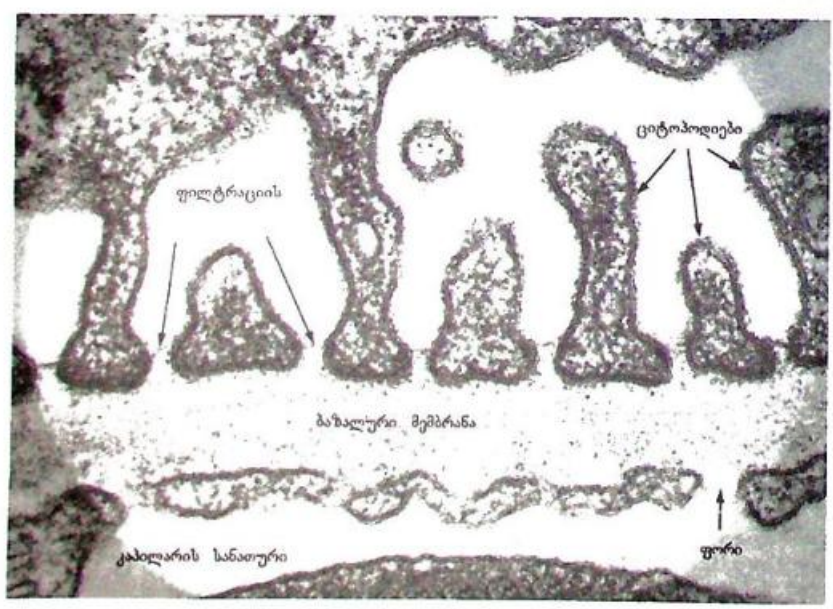
ოპოდიები ერთმანეთს გადაფარავს და სივრცეების შიგნით ტიხრებს ქმნის (სურ. 19-7). პოდოციტების ციტოპლაზმა დიდი რაოდენობით თავისუფალ რიბოსომებს, მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადის სუსტად განვითარებულ ცისტერნებს, მცირე რაოდენობით მიტოქონდრიებს და კარგად განვითარებულ გოლჯის აპარატს შეიცავს. ამასთან ერთად, ციტოპლაზმაში აქტინის ფილამენტების კარგად განვითარებული ბადეა, რაც პოდოციტებს კუმშვით აქტივობას ანიჭებს.

პოდოციტებსა და გორგლის კაპილარების კედელს შორის სქელი ბაზალური მემბრანაა. ეს ბაზალური მემბრანა წარმოადგენს ***საფილტრაციო ბარიერს***, რომელიც კაფსულის ღრუს კაპილარების ღრუსაგან გამოჰყოფს (სურ. 19-8). ბაზალური მემბრანა პოდოციტების ბაზალური ფირფიტისა და კაპილარების ბაზალური ფირფიტის შერწყმის (გაერთიანების) შედეგად წარმოიქმნება. ელექტრონულ მიკროსკოპში ამ მემბრანას სამშრიანი შესახედაობა აქვს. მასში ***ერთი ცენტრალური მკვრივი ფირფიტა*** (**lamina densa**) და პერიფერიებზე მდებარე ***ორი ნათელი ფირფიტა*** (**lamina rara**) განირჩევა; ნათელი ფირფიტები შეიცავს ფიბრონექტინის მოლეკულებს, რომლებიც ენდოთელიოციტებსა და პოდოციტებს მკვრივ ფირფიტასთან აკავშირებს. მკვრივი ფირფიტა IV ტიპის კოლაგენისა და ლამინინის მოლეკულებისაგან შექმნილ ბადეს შეიცავს, რომელიც პროტეოგლიკან ჰეპარან სულფატის შემცველ მატრიქსშია მოთავსებული.

კავშირი კლინიკასთან

ალპორტის სინდრომი – აუტოსომური რეცესიული დაავადებაა, რომლის დროსაც ადგილი აქვს IV ტიპის კოლაგენის α_3 და α_4 ჯაჭვების მუტაციას. ამ სინდრომისათვის დამახასიათებელია სმენისა და მხედველობის დაქვეითება და ნეფრიტი (თირკმლის ანთება), რომელსაც თან ახლავს მიკროჰემატურია. ალპორტის სინდრომით დაავადებულებს ხშირად უვითარდებათ თირკმლის უკმარისობა და სჭირდებათ თირკმლის გადანერგვა.

გლომერულური ბაზალური მემბრანა სელექციური მაკრომოლეკულური ფილტრია, რომელშიც მკვრივი ფირფიტა ფიზიკური ფილტრის როლს ასრულებს, ხოლო ნათელი ფირფიტის ანიონური უბნები იონურ ბარიერს წარმოქმნის. 10ნმ-ზე მეტი დიდი ზომის ნაწილაკები ბაზა-



სურ. 19-8. საფილტრაციო ბარიერის ელექტრონოგრამა

ლურ მემბრანაში ადვილად ვერ გადის, ხოლო უარყოფითად დამუხტული ცილები, რომელთა მოლეკულური წონა ალბუმინის მოლეკულურ წონაზე მაღალია (60 kDa), ბაზალურ მემბრანას მხოლოდ სპარინგის გზით გადის.

კავშირი კლინიკასთან

ალბუმინურია – შარდში ალბუმინის არსებობა გორგლის კაპილარების ენდოთელიუმის განვლადობის გაზრდით არის განპირობებული. ენდოთელიუმის დაზიანება შესაძლოა გამოწვეული იყოს სისხლძარღვების დაზიანებით,ჰიპერტენზიით (წნევის მატებით), ბაქტერიული ტოქსინების მოქმედებით და ა.შ.

გორგლის კაპილარები ფენესტრული ტიპისაა. ენდოთელური უჯრედები მცირე რაოდენობით ციტოპლაზმას შეიცავს, რომლის შედარებით სქელი უბანი ბირთვის ირგვლივ მდებარეობს. ორგანელებიც ამავე უბანშია თავმოყრილი. ენდოთელიუმში მრავლობითი ფენესტრებია. ისინი ბევრად უფრო დიდი ზომისაა (70-90 ნმ) და უფრო მრავალრიცხოვანია, ვიდრე სხვა ორგანოების ფენესტრირებულ კაპილარებში. ამასთანავე, ფენესტრები თხელი დიაფრაგმით არ არის დაფარული, რაც, უმეტეს შემთხვევაში, ფენესტრული ტიპის კაპილარებისათვის დამახასიათებელი არ არის.

ენდოთელური უჯრედებისა და პოდოციტების გვერდით გორგლის შემადგენლობაში ***მეზანგიოციტები*** გვხვდება. ეს უჯრედები იმ უბნებში მდებარეობს, სადაც ბაზალური მემბრანა საფარველს რამდენიმე კაპილარს უქმნის (სურ. 19-9). მეზანგიოციტების ციტოპლაზმური მორჩები ენდოთელურ უჯრედებს შორის არსებული სივრცეებით კაპილარების სანათურამდე აღწევს. ისინი წარმოქმნიან უჯრედშორისის ნივთიერებას, კაპილარების კედელს გარკვეულ საყრდენს უქმნის. მეზანგიოციტები ფაგოციტოზის უნარით ხასიათდება და ბაზალურ მემბრანას ასუფთავებს სხვადასხვა ნაწილაკებისაგან, რომლებიც აქ ფილტრაციის პროცესში გროვდება.

თირკმლის სხეულაკში ფილტრაციის პროცესი მიმდინარეობს. გორგლის კაპილარებში ჰიდროსტატიკური წნევა ბევრად უფრო მაღალია (45 მმ ვწყ სვეტის), ვიდრე ჩვეულებრივ კაპილარებში. წნევის აღნიშნული მაღალი მაჩვენებელი მომტანი და გამომტანი არტერიოლების დიამეტრების სხვაობით არის განპირობებული: კერძოდ, მომტანი არტერიოლა უფრო განიერია, ვიდრე გამომტანი. გლომერულური ფილტრატი იქმნება ჰიდროსტატიკური წნევის საპასუხოდ, რომელსაც პლაზმის ცილების ონკოზური წნევა (20 მმ ვწყ სვ.) და ბოუმანის კაფსულის სითხის ჰიდროსტატიკური წნევა (10 მმ ვწყ.სვ.) უპირისპირდება. გლომერულურ ფილტრატს, ცილების გამოკლებით, სისხლის პლაზმის მსგავსი ქიმიური შემადგენლობა აქვს. ცილების გასვლას ფილტრაციული ბარიერი უშლის ხელს. მრავლობითი დიდი ზომის ფენესტრების არსებობა ენდოთელიუმს სითხისა და დაბალმოლეკულური ნაერთების მიმართ ადვილად განვლადს ხდის.

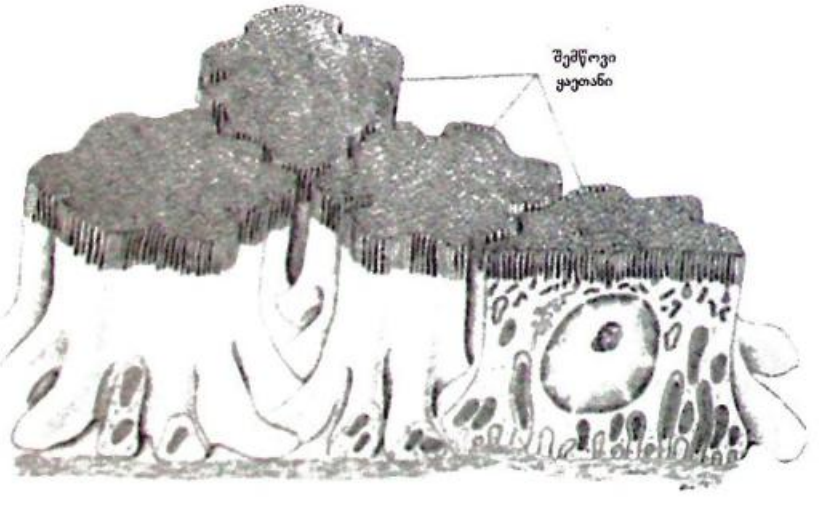
თირკმლის სხეულაკის საშარდე პოლუსიდან მილაკების სისტემა იწყება. მათ შორის თანმიმდევრულად არჩევენ: ***პროქსიმალურ კლაკნილ მილაკს, ჰენლეს მარყუჟს, რომელსაც ორი დაღმავალი და აღმავალი ტოტი გააჩნია, და დისტალურ კლაკნილ მილაკს.*** დისტალური კლაკნილი მილაკიდან იწყება სწორი ან შემკრები მილაკების სისტემა, რომლებსაც ნეფრონში წარმოქმნილი შარდი თირკმლის მენჯში გამოაქვთ.

პროქსიმალური კლაკნილი მილაკი. თირკმლის სხეულაკის საშარდე პოლუსზე კაფსულის გარეთა ფურცელი პროქსიმალურ კლაკნილ მილაკში გადადის და მისი ბრტყელი ეპითელიუმი ცილინდრული ეპითელიუმით იცვლება. ეს მილაკი უფრო გრძელია, ვიდრე დისტალური კლაკნილი მილაკი და მისი ნახვა, უფრო ხშირად, თირკმლის სხეულაკების მახლობლად შეიძლება.

პროქსიმალური კლაკნილი მილაკი



სურ. 19-9. გორგალში მეზანგიოციტების განლაგების სქემა. (Alan Stevens, James S. Lowe Human Histology, second edition, Mosby, 1999 მიხედვით).



სურ. 19-10. პროქსიმალური კლაკნილი მილაკის უჯრედების სქემატური გამოსახულება (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით).

ერთშრიანი კუბური ან ცილინდრული ეპითელიუმით არის ამოფენილი (სურ. 19-10). უჯრედების ციტოპლაზმა აციდოფილურია, რაც მასში დიდი რაოდენობით მიტოქონდრიების არსებობით არის განპირობებული. მიტოქონდრიებს მოგრძო ფორმა აქვს. უჯრედების აპიკალურ, სანათურისმხრივ ზედაპირზე მრავლობითი მიკროხაოა, რომლებიც ცოცხისებრ ყაეთანს ქმნის. მიკროხაოების სიგრძე დაახლოებით 1მკმ-ია. უჯრედის აპიკალურ ნაწილში, მიკროხაოების ფუძეებს შორის, ციტოპლაზმა დიდი რაოდენობით მილაკებს შეიცავს. აქვეა დიდი რაოდენობით პინოციტოზური ბუშტუკები. ეს ბუშტუკები მაკრომოლეკულებს (ძირითადად 70 kDa-ზე ნაკლები წონის ცილებს) შეიცავს. პინოციტოზური ბუშტუკები ლიზოსომებს უერთდება, სადაც მაკრომოლეკულები იშლება და წარმოქმნილი მონომერები უჯრედის გაელით ცირკულაციაში ბრუნდება. უჯრედების ბაზალურ ნაწილში პლაზმური მემბრანა დიდი რაოდენობით ინვაგინაციასა და ნაოჭს ქმნის. ეს ჩანადრეკები და ნაოჭები უჯრედის ბაზალური ნაწილის ზედაპირის ფართობს მნიშვნელოვნად ზრდის. მათ შორის მრავლობითი მიტოქონდრიაა, რომლებიც უჯრედის სიგრძივი ღერძის პარალელურად არის განთავსებული. ბაზოლატერალური ნაწილების მემბრანაში დიდი რაოდენობით ნატრიუმის ტუმბოებია. ისინი ამ იონთა აქტიურ ტრანსპორტს უზრუნველყოფენ. უჯრედის ბაზალურ ნაწილში დიდი რაოდენობით მიტოქონდრიებისა და ბაზალური ნაოჭების არსებობაც ამ უბანში იონთა აქტიური ტრანსპორტის არსებობაზე მეტყველებს.

პროქსიმალურ კლაკნილ მილაკში უკუშეწოვის (რეაბსორბციის) და ექსკრეციის პროცესები იწყება. პროქსიმალურ კლაკნილ მილაკში გლუკოზისა და ამინომჟავების სრული აბსორბცია მიმდინარეობს. წყლისა და მინერალური მარილების 85%-ც აქვე იწოვება. ნატრიუმის ათვისება აქტიური ტრანსპორტით ხდება, რასაც ეპითელური უჯრედების ბაზოლატერალური ნაწილის მემბრანაში არსებული მრავალრიცხოვანი ნატრიუმის ტუმბოები უზრუნველყოფს. წყალი ოსმოსური გრადიენტის მიმართულებით პასიური დიფუზიით გადაიტანება. როდესაც ამა თუ იმ მიზეზით ფილტრატში გლუკოზის რაოდენობა პროქსიმალური მილაკის აბსორბციულ შესაძლებლობებს აღემატება, გამოყოფილი შარდის რაოდენობა მნიშვნელოვნად მატულობს და იგი გლუკოზას შეიცავს. ფილტრატში უმნიშვნელო რაოდენობით არსებული ცილების აბსორბცია პინოციტოზის გზით ხდება. მათი მონელება ლიზოსომებში წარმოებს და მიღებულ ამინომჟავებს უჯრედი საკუთარი საჭიროებისათვის იყენებს. აბსორბციასთან ერთად, პროქსიმალური კლაკნილი მილაკების უჯრედები კრეატინინის და ორგანიზმისათვის უცხო ნივთიერებების (პენიცილინი, პარაამინოჰიპურის მჟავა და სხვ.) ექსკრეციაშიც მონაწილეობს.

ჰენლეს მარყუჟი. პროქსიმალური კლაკნილი მილაკი ჰენლეს მარყუჟში გადადის. ჰენლეს მარყუჟი მსხვილი და წვრილი დაღმავალი და წვრილი და მსხვილი აღმავალი ტოტებისაგან შედგება. იუქსტამედულურ ნეფრონებს ძალიან გრძელი ჰენლეს მარყუჟი აქვს, რომელიც ტვინოვანი ნივთიერების სიღრმეში აღწევს. ეს მარყუჟები მოკლე და სქელი დაღმავალი უბნის, გრძელი და წვრილი დაღმავალი უბნის, წვრილი აღმავალი ტოტისა და სქელი აღმავალი ტოტისაგან შედგება. ქერქოვან ნეფრონებს, პირიქით, ძალიან მოკლე დაღმავალი წვრილი ტოტი აქვს, ხოლო აღმავალი წვრილი ტოტი საერთოდ არა აქვს.

ჰენლეს მარყუჟის მსხვილი დაღმავალი ტოტი შენებით პროქსიმალურ კლაკნილ მილაკს წააგავს, ხოლო აღმავალი ტოტის მსხ-

ვილი უბანი – დისტალურ კლაკნილ მილაკს. წვრილი დასწვრივი ტოტი ამოფენილია ბრტყელი ეპითელიუმით, რომლის ზედაპირზეც მცირე რაოდენობით მიკროხაოებია. ქერქოვან ნეფრონებში დასწვრივი და ასწვრივი ტოტების წვრილი ნაწილები მთელ სიგრძეზე ერთნაირი ბრტყელი უჯრედებით არის ამოფენილი. იუქსტამედულური ნეფრონების დასწვრივ ტოტში სამი განსხვავებული უჯრედი შეინიშნება. დასწვრივი მილაკის საწყის უბანში ბრტყელ უჯრედებს გრძელი, თითისმაგვარი გამონაზარდები აქვს, რომლებიც მეზობელი უჯრედების ანალოგიურ გამონაზარდებს ეხლართება (სურ. 19-11.) მათი ბაზალური ნაწილები ნაოჭიანია. დასწვრივი ტოტის მომდევნო ნაწილში უჯრედები მორჩებს კარგავს. ასწვრივი ნაწილის წვრილ ნაწილში უჯრედებს მორჩები კვლავ უჩნდება, თუმცა ბაზალური ნაოჭები მათთვის დამახასიათებელი არ არის.

ჰენლეს მარყუჟი წყლის რეტენციაში (შეკავებაში) მონაწილეობს. ნეფრონის ამ მონაკვეთში თირკმლის ტვინოვანი ნივთიერების ინტერსტიციუმში ჰიპერტონულობის გრადიენტის შექმნა ხდება, რაც მილაკებში არსებული შარდის კონცენტრაციაზე ახდენს გავლენას. მარყუჟის დაღმავალი ტოტი წყალს თავისუფლად ატარებს, მაგრამ აღმავალი ტოტი აბსოლუტურად გაუმტარია წყლის მიმართ. ასწვრივი ტოტის მსხვილ უბანში უჯრედებს მილაკის სანათურიდან ინტერსტიციუმში ნატრიუმის ქლორიდი აქტიურად გადააქვს, რითაც ჰიპერტონულობის გრადიენტს ქმნის. ინტერსტიციუმის ოსმოლარობა პირამიდების მწვერვალზე დაახლოებით 4-ჯერ უფრო მაღალია, ვიდრე სისხლში.

ტვინოვან ნივთიერებაში ჰიპერტონულობის გრადიენტის შექმნის თვალსაზრისით განსაკუთრებული მნიშვნელობა იუქსტამედულურ ნეფრონებს აქვს.

დისტალური კლაკნილი მილაკი. ჰენლეს მარყუჟი დისტალურ კლაკნილ მილაკში გრძელდება. დისტალური კლაკნილი მილაკის ამომფენი უჯრედები უფრო მცირე ზომისაა, ვიდრე პროქსიმალური კლაკნილი მილაკებისა. მათ აპიკალურ ზედაპირზე ცოცხისებრი ყაეთანის არსებობა დამახასიათებელი არ არის. ციტოპლაზმა მკვეთრად აციდოფილურია. უჯრედების შედარებით მცირე ზომის გამო, დისტალური კლაკნილი მილაკის სანათური, პროქსიმალურთან შედარებით, ბევრად უფრო განიერია. უჯრედების აპიკალური ნაწილის ციტოპლაზმაში ციტოპლაზმური არხებისა და პინოციტოზური



სურ. 19-11. იუქსტამედულური ნეფრონის ჰენლეს მარყუჟის წვრილი ტოტის სკანოგრამა. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).



სურ. 19-12. დისტალური კლაკნილი მილაკის ეპითელური უჯრედის ბაზალური ნაწილის ელექტრონოგრამა (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

ბუშტუკების არსებობა დამახასიათებელი არ არის. უჯრედების ბაზალურ ნაწილებში მემბრანა ქმნის ბაზალურ ინვაგინაციებს, რომელთა შორის დიდი რაოდენობით მიტოქონდრიებია (სურ. 19-12).

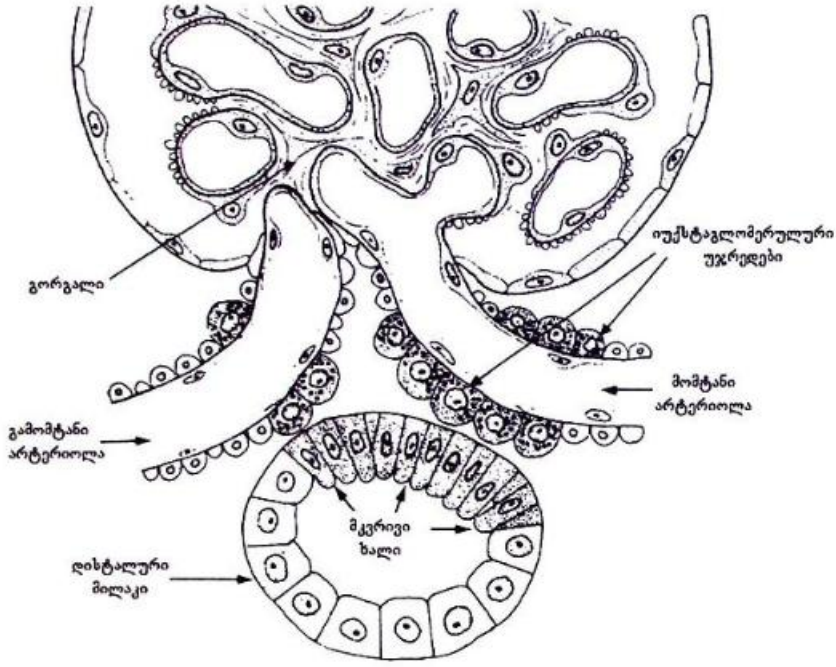
დისტალურ კლაკნილ მილაკში, ალდოსტერონის საკმარისი კონცენტრაციის არსებობისას, ნატრიუმის აბსორბცია და კალიუმის გამოყოფა ხდება. ნეფრონის ეს უბანი ორგანიზმში წყლისა და მარილების ტოტალურ შემცველობას აკონტროლებს. აქვე ხდება შარდში წყალბადისა და ამონიუმის იონების გამოყოფაც. ეს პროცესი სისხლის მჟავა-ტუტოვანი ბალანსის შენარჩუნებისა და რეგულაციისათვის ძალიან მნიშვნელოვანია.

შემკრები მილაკები. დისტალური კლაკნილი მილაკიდან შარდი გადადის შემკრებ მილაკებში, რომლებიც სწორი ფორმისაა და პირამიდების მწვერვალების მიმართულებით თანდათან ფართოვდება. წვრილი შემკრები მილაკები კუბური ეპითელიუმით არის ამოფენილი და დაახლოებით 40მკმ სიგანის დიამეტრი აქვს. თანდათანობით მათი დიამეტრი ფართოვდება (პირამიდის მწვერვალების მიდამოში 200მკმ-ს აღწევს), ხოლო უჯრედები ცილინდრული ხდება. შემკრები მილაკების უჯრედები სუსტად იღებება. მათი ციტოპლაზმა ელექტრონულად ნაკლებად მკვრივია და მცირე რაოდენობით ორგანელებს შეიცავს. მათ შორის ალაგ-ალაგ შეინიშნება ჩართული უჯრედები, რომელთა დანიშნულება უცნობია.

შემკრები მილაკების ეპითელიუმზე არგინინ-ვაზოპრესინი ახდენს გავლენას. მისი მოქმედებით შემკრები მილაკების ეპითელიუმი წყლის მიმართ გამტარი ხდება, რის შედეგადაც წყალი აბსორბირდება და სისხლში ბრუნდება.

თირკმლის ენდოკრინული (იუქსტაგლომერულური) აპარატი. დისტალური კლაკნილი მილაკების გარკვეული მონაკვეთი საკუთარი ნეფრონის მომტან და გამომტან არტერიოლას შორის თავსდება. არტერიოლის კედელთან შეხებაში მყოფი უჯრედები მოდიფიკაციას განიცდის. ისინი მკვეთრად ეწრო, ცილინდრული ფორმით და ბირთვების ძალიან მჭიდრო განლაგებით ხასიათდება (სურ. 19-13). გოლჯის აპარატი ბაზალურ ნაწილშია განთავსებული. ამ მოდიფიცირებულ უბანს ***მკვრივი ხალი*** ეწოდება. მკვრივი ხალის უჯრედები დისტალურ მილაკში გამავალ სითხეში ქლორის იონების კონცენტრაციის მიმართ არის მგრძნობიარე და, შესაბამისი სიგნალების წარმოქმნის გზით, გორგლის აფერენტული არტერიოლის შეკუმშვას განაპირობებს.

თირკმლის სხეულაკის მახლობლად, მკვრივი ხალის მიდამოში, აფერენტული არტერიოლა სახეცვლილ გლუვკუნთოვან უჯრედებს შეიცავს. მათ ***იუქსტაგლომერულურ უჯრედებს*** უწოდებენ. არტერიოლას იმ უბანში, სადაც იგი მკვრივ ხალს ეხება, შიგნითა ელასტიური მემბრანა ქრება. იუქსტაგლომერულურ უჯრედებს ელიფსოიდური ფორმის ბირთვი და დიდი რაოდენობით სეკრეციული გრანულებით სავსე ციტოპლაზმა აქვს. ციტოპლაზმაში კარგად განვითარებული მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადე და გოლჯის აპარატი მდებარეობს. სეკრეციული გრანულები შეიცავს ***რენინს***, რომელიც სისხლის ცილაზე – ***ანგიოტენზინოგენზე*** მოქმედებით ამ უკანასკნელს ***ანგიოტენზინ I-ად*** გარდაქმნის. იგი შემდგომში აქტიურ ფორმაში – ***ანგიო-***



სურ. 19-13. იუქსტაგლომერულური აპარატის აგებულების სქემა

ტენზინ II-ში გადადის. ამ გარდაქმნისათვის აუცილებელი ფერმენტი დიდი რაოდენობით არის ფილტვის კაპილარების ენდოთელურ უჯრედებში.

კაპშირი კლინიკასთან

ანგიოტენზინ II-ს რაოდენობის მატება ქრონიკული ჰიპერტენზიის განვითარებას იწვევს, რაც, თავის მხრივ, რენინის სეკრეციის გაზრდით უნდა იყოს განპირობებული. თუმცა, დადგენილია, რომ ანგიოტენზინის მატების მიზეზი უშუალოდ ანგიოტენზინ-გარდამქმნელი ფერმენტის აქტივობის მატებაა და არა რენინის სეკრეციის გაზრდა.

იუქსტაგლომერული უჯრედები მკვრივი ხალის უჯრედებთან ერთად ქმნის თირკმლის ენდოკრინულ აპარატს, რომელსაც იუქსტაგლომერულურ აპარატს უწოდებენ.

თირკმლის ინტერსტიციუმი. თირკმლის მილაკებს, სისხლისა და ლიმფურ ძარღვებს შორის არსებულ შემაერთებელ ქსოვილს თირკმლის ინტერსტიციუმი ეწოდება. ფაშარი შემაერთებელი ქსოვილის ჩვეულ ელემენტებთან ერთად აქ სპეციფიური ***ინტერსტიციული უჯრედები*** მდებარეობს. ინტერსტიციული უჯრედების რაოდენობა გაცილებით მეტია ტვინოვან ნივთიერებაში. მათი ციტოპლაზმა ცხიმის წვეთებს შეიცავს. ვარაუდობენ, რომ ეს უჯრედები გამოიმუშავებს ***მედულიპინ I***-ს, რომელიც ღვიძლში ***მედულიპინ II*** გარდაიქმნება. ეს ჰორმონი სისხლძარღვებს აფართოვებს (პოტენციური ვაზოდილატატორია) და სისხლის წნევას აქვეითებს.

ნეფრონის სხვადასხვა ნაწილში მიმდინარე პროცესების რეგულაციაში მთელი რიგი ჰორმონები მონაწილეობს. წყლის ბალანსის კონტროლი ხდება ანტიდიურეზული ჰორმონის მეშვეობით, რომელიც სისხლში ნეიროჰიპოფიზიდან გამოიყოფა. წყლის დიდი რაოდენობით აბსორბცია ამცირებს ჰორმონის გამოყოფას, რის შედეგადაც, შემკრები მილაკების კედლები წყლისთვის გაუმტარი ხდება. აღნიშნული დიდი რაოდენობით ჰიპოტონური შარდის წარმოქმნას განაპირობებს.

წყალი გამოიყოფა, მაგრამ ოსმოსური ბალანსისათვის აუცილებელი იონები ორგანიზმში შეკავდება. წყლის მიღებული რაოდენობის შემცირების, ან წყლის დიდი რაოდენობით დაკარგვის შემთხვევაში, შემკრები მილაკების კედლები ჰორმონის მოქმედებით წყლისათვის გამტარი ხდება, რასაც წყლის რეაბსორბცია და ჰიპერტონული შარდის წარმოქმნა მოჰყვება.

თირკმელზედა ჯირკვლის სტეროიდული ჰორმონების, ძირითადად ალდოსტერონის მოქმედებით დისტალურ კლაკნილ მილაკებში ფილტრატიდან ნატრიუმის აბსორბცია იზრდება. ალდოსტერონი ასევე კალიუმისა და წყალბად იონების ელიმინაციას (გამოყოფას) უწყობს ხელს. ამ ჰორმონს ორგანიზმში ელექტროლიტური ბალანსის შენარჩუნებისათვის ძალიან დიდი მნიშვნელობა აქვს.

შარდის გამომტანი გზები

შარდის გამომტანი გზები მრავალშრიანი გარდამავალი ეპითელიუმით არის ამოფენილი. ლორწოვანი გარსის ეპითელური ფირფიტა საშარდე გზების სხვადასხვა უბანში სხვადასხვა სისქისაა. თირკმლის მენჯში ეპითელიუმის სისქეში უჯრედების 1-2, ხოლო შარდსაწვეთში – 4-5 შრე განირჩევა. საკუთარი ფირფიტის შემაერთებელი ქსოვილი დიდი რაოდენობით ელასტიურ ბოჭკოებს შეიცავს. ალაგ-ალაგ მცირე ზომის ლიმფური ფოლიკულებია. ლორწქვეშა გარსი სუსტად არის გამოხატული, რის გამოც საკუთარი ფირფიტა უშუალოდ კუნთოვანი გარსის მფარავ შემაერთებელ ქსოვილში გრძელდება. კუნთოვანი გარსი კარგად არის განვითარებული, მაგრამ, ნაწლავისაგან განსხვავებით, მასში სიგრძივი და ირგელივი შრეები გამოკვეთილი არ არის. კუნთოვანი გარსი, აქ, სხვადასხვა მიმართულების მქონე მოანასტომოზე კუნთოვანი ბოჭკოებით იქმნება. თუმცა, შიგნითა შრეში სიგრძივ მიმართული, ხოლო გარეთა შრეში ირგვლივი ბოჭკოები ჭარბობს.

შარდსაწვეთის კუნთოვანი გარსი შარდის ბუშტის მიმართულებით, თანდათან სქელდება და შარდსაწვეთის ქვემო მესამედში ჩნდება მესამე შრე, რომელშიც კუნთოვან ბოჭკოებს, ძირითადად, სიგრძივი ორიენტაცია აქვს.

გარედან შარდსაწვეთი შემაერთებელი ქსოვილით არის დაფარული.

შარდის ბუშტი

შარდის ბუშტის კედელი სამი გარსისაგან შედგება. ლორწოვანი გარსი მრავალობით ნაოჭს ქმნის (სურ. 19-14). ლორწოვანი გარსის ეპითელური ფირფიტა მრავალშრიანი გარდამავალი ეპითელური ქსოვილით იქმნება. მის სისქეში უჯრედების 6-8 შრეა. ზედაპირული შრის უჯრედები დიდი ზომისაა და სანათურშია გამოდრეკილი. გადავსებულ შარდის ბუშტში ეპითელური ფირფიტის სისქე მნიშვნელოვნად კლებულობს და ზედაპირული უჯრედები ბრტყელ ფორმას იღებს. ამ უჯრედების პლაზმური მემბრანა ჩვეულებრივზე უფრო სქელია (12 ნმ ნაცვლად 7 ნმ-ისა). ციტოპლაზმის აპიკალურ ნაწილში დიდი რაოდენობით ელიფსის ფორმის ბუშტუკებია. მათი მემბრანა პლაზმური მემბრანის მსგავსია. ეს ბუშტუკები მხოლოდ შარდის ბუშტის გარდამავალი ეპითელიუმისათვის არის დამახასიათებელი. შარდის ბუშტის სანათურის მახლობლად ეპითელური უჯრედები ერთმანეთს მკვრივი კონტაქტებით უკავშირდება. უჯრედის გვერდით ზედაპირზე მრავალობითი დესმოსომებია.

ეპითელური უჯრედების აღნიშნულ სტრუქტურულ თავისებურებებს შარდის ბუშტის მოცულობის ცვლილებასთან ადაპტაციის (შეგუების) პროცესში ძალიან დიდი მნიშვნელობა აქვს. ამავე დროს, შარდის ბუშტის ეპითელური ფირფიტა, მრავალობითი მკვრივი კონტაქტების არსებობის გამო,

სრულებით არ ატარებს წყალს, რითაც ორგანიზმს წყლის დაკარგვისაგან იცავს (შარდის ბუშტში შარდი ჰიპერტონულია და მისი წნევა ბევრად უფრო მაღალია, ვიდრე შარდის ბუშტის ლორწოვანი გარსის საკუთარი ფირფიტის სისხლის კაპილარებში. ეპითელიუმი წყალს რომ ატარებდეს, სითხე პლაზმიდან შარდის ბუშტის სანათურის მიმართულებით გადაადგილდებოდა).

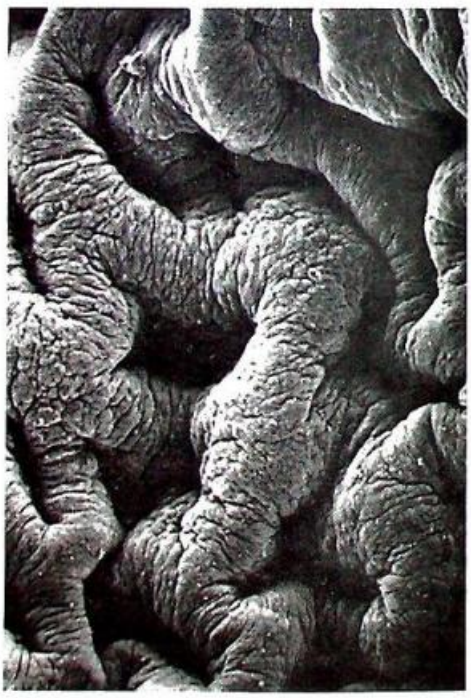
შარდის ბუშტს ძალიან სქელი კუნთოვანი გარსი აქვს. იგი სამი შრისაგან შედგება. შრეებს შორის საზღვარი ძნელი გასარჩევია. მათგან ყველაზე სქელი შუა ირგვლივი შრეა. შარდის ბუშტის ფუძის მიდამოში კუნთოვანი გარსი შარდის ბუშტის სფინქტერს ქმნის.

გარედან შარდის ბუშტი შემაერთებელი ქსოვილით არის დაფარული.

შარდსადენი

შარდსადენის შენება ქალისა და მამაკაცის ორგანიზმში განსხვავებულია. მამაკაცის შარდსადენის სიგრძე დაახლოებით 18 სმ-ია. მის შემადგენლობაში პროსტატულ (pars prostatica), მემბრანულ (pars membranacea) და სპონგიოზურ ნაწილებს (pars spongiosa) არჩევენ. პროსტატულ ნაწილში წინამდებარე ჯირკვლის მრავალი პატარა სადინარი და ორი ეაკულაციური სადინარი იხსნება. სადინარი თავდაპირველად გარდამავალი ეპითელიუმით, ხოლო შემდეგ მრავალშრიანი ცილინდრული ეპითელიუმით არის ამოფენილი. ეპითელურ ფენაში აქა-იქ ფიალისებრი უჯრედებია გაბნეული. მემბრანული ნაწილის სიგრძე 1-2 სმ-ია. იგი მრავალშრიანი კუბური ეპითელიუმით არის ამოფენილი. ამ მიდამოში ჩონჩხის განივზოლიანი კუნთოვანი ქსოვილი შარდსადენის გარეთა სფინქტერს ქმნის. შარდსადენის სპონგიოზური ნაწილი მრავალშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმით არის ამოფენილი. მისი სიგრძე 12-14 სმ-ია.

ქალის შარდსადენი 25-30 მმ სიგრძისაა. მისი ლორწოვანი გარსის ეპითელური ფირფიტა მრავალშრიანი ბრტყელი ეპითელური ქსოვილით იქმნება. ეპითელური ფირფიტა ქმნის ინვაგინაციებს, რომლის მიდამოშიც ლორწოვანი ჯირკვლოვანი უჯრედები მდებარეობს. საკუთარი ფირფიტა ფაშარი შემაერთებელი ქსოვილით იქმნება და დიდი რაოდენობით ელასტიურ ბოჭკოებს შეიცავს. ლორწოვანი გარსის ქვეშ გლუვკუნთოვანი გარსია, რომელიც სფინქტერის მიდამოში განივზოლიანი კუნთოვანი ქსოვილით იცვლება.



სურ. 19-14. შარდის ბუშტის ლორწოვანი გარსის ზედაპირის სკანოგრამა.

თავი 20

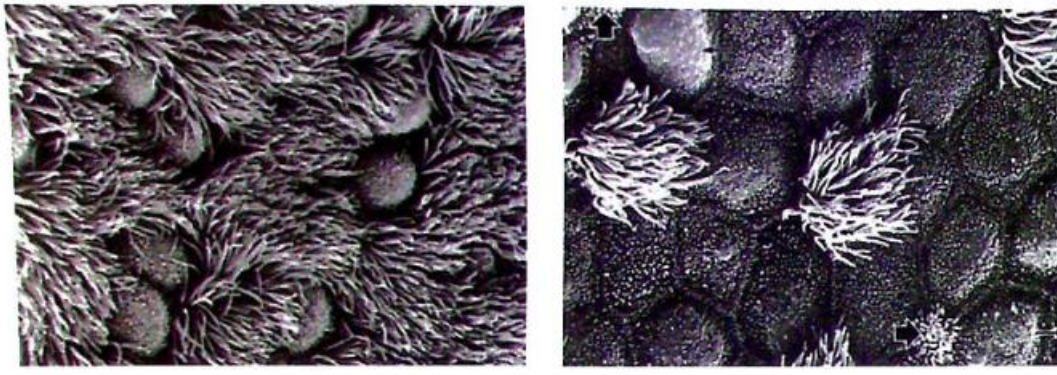
სასუნთქი სისტემა

სასუნთქი სისტემა შედგება ფილტვისა და მასთან დაკავშირებული ჰაერგამტარი გზებისაგან, რომელთა მეშვეობითაც აირთა ცვლის უბნები გარემოსთან არის დაკავშირებული. რესპირაციულ სისტემაში ჰაერგამტარ გზებსა და რესპირაციულ ნაწილებს არჩევენ. ჰაერგამტარ გზებს ***ცხვირის ღრუ, ცხვირხახა, ხორხი, სასულე, ბრონქები, ბრონქიოლები და ტერმინალური ბრონქიოლები*** ქმნის. რესპირაციულ ნაწილში სისხლსა და ჰაერს შორის აირთა ცვლა ხორციელდება. ეს ნაწილი ***რესპირაციული ბრონქიოლების, ალვეოლური სავალებისა და ალვეოლებისაგან*** შედგება. ალვეოლები სპეციალური, ბუშტუკისმაგვარი სტრუქტურებია, რომლებიც ფილტვის ძირითად მასას ქმნის. სისხლსა და ჰაერს შორის აირთა ცვლა უშუალოდ ალვეოლებში მიმდინარეობს.

ჰაერგამტარ გზებს ორი ძირითადი ფუნქცია აქვს. პირველყოვლისა, ისინი ჰაერის შეუფერხებელი გატარებისა და კონდიციონირებისათვის პირობებს ქმნიან. ჰაერგამტარ გზებში ჰაერის შეუფერხებელ მოძრაობას შესაბამისი ორგანოების კედლებში ხრტილოვანი ქსოვილის, ელასტიური, კოლაგენური და კუნთოვანი ბოჭკოების სათანადო თანაფარდობით არსებობა უზრუნველყოფს. ეს ქსოვილოვანი ელემენტები ჰაერგამტარი გზების კედლის რიგიდობას და აუცილებელ დრეკადობას განსაზღვრავს. სასუნთქი გზების კედელში, ძირითადად, ჰიალინური ხრტილი გვხვდება. მხოლოდ ხორხის ზოგიერთი ხრტილია ელასტიური. ხრტილოვანი ქსოვილი სხვადასხვა ზომის წარმონაქმნებს ქმნის (მცირე ზომის ფირფიტებიდან უსწორმასწორო ფორმის რგოლებამდე). ხრტილოვანი ქსოვილი ჰაერგამტარი გზების კედლებს საყრდენს უქმნის, მათ ჩაფუშვას ხელს უშლის და, შესაბამისად, ჰაერის შეუფერხებელ მოძრაობას უზრუნველყოფს. როგორც ჰაერგამტარი, ისე რესპირაციული ნაწილი შეიცავს დიდი რაოდენობით ელასტიურ ბოჭკოებს, რომლებიც ამ უბნებს საჭირო დრეკადობას ანიჭებს. ჰაერგამტარ გზებში ელასტიური ბოჭკოები ლორწოვანი გარსის საკუთარ ფირფიტაშია მოთავსებული. მათ ძირითადად სიგრძივი განლაგება აქვთ. ელასტიური ბოჭკოების შემცველობა ბრონქების დიამეტრის უკუპროპორციულია (მაგ. უწვრილეს ბრონქიოლებს ელასტიური ბოჭკოების ყველაზე მაღალი შემცველობა ახასიათებს). გლუვკუნთოვანი ბოჭკოები ჰაერგამტარი გზების კედლებში ცირკულარულად არის განლაგებული. მათი შეკუმშვა გამტარი მილების დიამეტრს ამცირებს და ამდენად, შესუნთქვისა და ამოსუნთქვის დროს ჰაერის მოძრაობას არეგულირებს. ჰაერგამტარი გზები იტოტება და მათი დიამეტრი თანდათან მცირდება.

ჰაერგამტარ გზებში გავლისას ჰაერი თბება, სველდება და იწმინდება. ამ ფუნქციას ასრულებს სპეციალური ***რესპირაციული ეპითელიუმი***, რომლითაც მთელი ჰაერგამტარი გზებია ამოფენილი. ამასთანავე, ლორწოვანი გარსის საკუთარ ფირფიტაში მოთავსებულია დიდი რაოდენობით სეროზული და ლორწოვანი ჯირკვლები, რომელთა სეკრეტი ლორწოვანი გარსის ზედაპირის დასველებაში მნიშვნელოვან როლს ასრულებს.

რესპირაციული ეპითელიუმი. ჰაერგამ-



სურ. 20-1. სასუნთქი გზების ლორწოვანი გარსის ზედაპირის სკანოგრამა. მარცხნივ: ჩანს მრავალრიცხოვანი წამწამიანი უჯრედები, რომელთა შორის ფიალისებრი უჯრედებია გაბნეული. მარჯვნივ: ჩანს წამწამიანი, ფიალისებრი და ყაეთნოვანი უჯრედები. ისრებით ნაჩვენებია უჯრედის აპიკალურ ნაწილში დაგროვილი ლორწო. (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით).

ტარი გზების ლორწოვანი გარსი,ძირითადად, მრავალრიგიანი, ცილინდრული მოციმციმე ეპითელიუმით არის ამოფენილი (სურ. 20-1).

ტიპიური რესპირაციული ეპითელიუმი 5 ტიპის უჯრედებს შეიცავს:

➢ ***წამწამიანი ცილინდრული უჯრედები*** ძირითად უჯრედულ ტიპს ეკუთვნის. თითოეული უჯრედის ზედაპირზე 250-300 წამწამია. აპიკალური ნაწილის ციტოპლაზმაში ბაზალური სხეულაკების გარდა დიდი რაოდენობით მცირე ზომის მიტოქონდრიებია მოთავსებული.

➢ ***ფიალისებური უჯრედები*** ასევე მრავალრიცხოვანია ეპითელურ საფარველში. მათი აპიკალური ნაწილის ციტოპლაზმა დიდი რაოდენობით პოლისაქარიდებით მდიდარ სეკრეციულ გრანულებს შეიცავს.

➢ ***ყაეთნოვანი უჯრედები*** ცილინდრული უჯრედებია, რომელთა აპიკალურ ზედაპირზე დიდი რაოდენობით მიკროხაოებია. მათ ბაზალურ ზედაპირებზე აფერენტული ნერვული დაბოლოებებია. ვარაუდობენ, რომ ეს უჯრედები სენსორული რეცეპტორებია.

➢ ***ბაზალური (ჩართული) უჯრედები*** მცირე ზომის უჯრედებია, რომლებიც ბაზალურ მემბრანასთან ახლოს მდებარეობს და სანათურის ზედაპირს ვერ აღწევს. ეს არადიფერენცირებული უჯრედებია, რომლებიც მაღალი პროლიფერაციული აქტივობით ხასიათდება. მათი თანდათანობითი დიფერენციაციის შედეგად წამწამიანი უჯრედების ჩამოყალიბება ხდება.

➢ ***მცირე გრანულებიანი უჯრედები*** მცირე ზომის უჯრედებია და ძალიან ჰგავს ბაზალურ უჯრედებს. მათგან განსხვავებით, ეს უჯრედები ციტოპლაზმაში დიდი რაოდენობით გრანულებს შეიცავს. გრანულების დიამეტრი დაახლოებით 100-300ნმ-ია და მათ ელექტრონულად მკვრივი გული აქვთ. ჰისტოქიმიური კვლევა ადასტურებს, რომ ეს უჯრედები დიფუზური ნეიროენდოკრინული სისტემის უჯრედებია. ისინი ადგილობრივად ჯირკვლების სეკრეციის პროცესს არეგულირებს.

ბრონქული ხის დატოტიანებასთან ერთად ბრონქიოლებში მრავალრიგიანი ეპითელიუმი თანდათანობით ერთშრიანი ცილინდრული ეპითელიუმით, ხოლო ტერმინალურ ბრონქიოლებში – ერთშრიანი კუბური ეპითელიუმით იცვლება. ამასთან ერთად, ფიალისებრი უჯრედების რაოდენობა თანდათანობით მცირდება, და ბოლოს, ტერმინალურ ბრონქიოლებში სრულიად ქრება. უწვრილეს ბრონქიოლებში, ფიალისებრი უჯრედების გაქრობის შემ-

დეგ, გარკვეულ მანძილზე კიდევ გვხვდება წამწამიანი უჯრედები. აღნიშნულ სტრუქტურულ თავისებურებას დიდი მნიშვნელობა აქვს. კერძოდ, იგი რესპირაციულ ნაწილში ლორწოს დაგროვებას უშლის ხელს.

ცხვირის ღრუ. ცხვირი ცხვირის ძგიდით ორ, მარჯვენა და მარცხენა ღრუდ იყოფა. ცხვირის ღრუ გარე გარემოს ნესტოებით უკავშირდება, უკან კი – ცხვირხახაში იხსნება. ცხვირის ღრუში ვესტიბულურ (გარეთა) ნაწილსა და ცხვირის ფოსოებს არჩევენ. ვესტიბულური ნაწილი ცხვირის ღრუს ყველაზე განიერი ნაწილია. ამ მიდამოში კანის მრავალშრიანი ბრტყელი გარქოვანებული ეპითელიუმი თანდათან ჯერ კუბურ ან ცილინდრულ, შემდეგ კი ტიპიურ რესპირაციულ ეპითელიუმში გადადის. ცხვირის ღრუს ლატერალური კედელი სამ ძვლოვან, თაროს მაგვარ გამონაზარდს ქმნის, რომელსაც ზედა, შუა და ქვედა ქოანები ეწოდება. ქოანები ცხვირის ღრუს ზედაპირის ფართობს მნიშვნელოვნად ზრდის. შუა და ქვედა ქოანა რესპირაციული ეპითელიუმით არის დაფარული, ხოლო ზედა – სპეციალური, ყნოსვითი ეპითელიუმით. ცხვირის ღრუს რესპირაციული ეპითელიუმის შემადგენლობაში ცილინდრული წამწამიანი უჯრედები, ფიალისებრი უჯრედები და ბაზალური უჯრედები შედის. ეპითელიუმის ქვეშ საკუთარი ფირფიტაა, რომელშიც შერეული (ლორწოვან-ცილოვანი) ჯირკვლები, პლაზმური უჯრედები, პოხიერი უჯრედები და ლიმფოიდური ქსოვილის გროვებია. საკუთარი ფირფიტა ფართო ვენურ წნულებს შეიცავს. ცხვირის ღრუს სისხლძარღვოვან ქსელს საკმაოდ რთული ორგანიზაცია ახასიათებს.

ცხვირის ღრუს უკავშირდება ***პარანაზალური სინუსები,*** რომლებიც შუბლის, ზედაყბისა და ცხავის ძვალში მდებარეობს. ისინი ამოფენილია შედარებით თხელი რესპირაციული ეპითელიუმით, რომელიც მცირე რაოდენობით ფიალისებურ უჯრედებს შეიცავს. საკუთარ ფირფიტაში მცირე რაოდენობით ჯირკვლებია. საკუთარი ფირფიტა ქვეშმდებარე პერიოსტეუმში უწყვეტად გრძელდება. პარანაზალური სინუსები ცხვირის ღრუს მცირე ხვრელებით უკავშირდება.

ცხვირის ღრუ ***ცხვირხახაში*** გადადის. ცხვირხახა ხახის წინა ნაწილია, რომელიც კაუდალურად პირხახაში გრძელდება. იმ მიდამოში, სადაც ცხვირხახა რბილ სასას უკავშირდება, მისი ზედაპირი რესპირაციული ეპითელიუმით არის დაფარული.

ცხვირხახა ***ხორხში*** გრძელდება. ხორხი 42 მმ სიგრძის და 40 მმ სიგანის ღრუ ორგანოა, რომელიც ხახასა და სასულეს შორის მდებარეობს. მისი დიდი ნაწილი ჰიალინური ხრტილით იქმნება. ხორხის მხოლოდ ზოგიერთი ხრტილია ელასტიური. ხრტილები ერთმანეთს იოგების მეშვეობით უკავშირდება. ხორხის ხრტილების დიდი ნაწილი კუნთებს უკავშირდება. ხორხის კუნთებს ჩონჩხის განივზოლიანი კუნთოვანი ქსოვილი ქმნის. ხორხის ხრტილები საყრდენ ფუნქციას ასრულებს, ბგერების წარმოქმნაში მონაწილეობს და გადაყლაპული საკვების ან სითხის სასუნთქ გზებში მოხვედრას უშლის ხელს.

ხორხის კიდიდან წარიზიდება ხორხსარქველი, რომელიც ხახაში აღწევს. მას ორი – ენის და ხორხის ზედაპირი აქვს. ენის ზედაპირი მთლიანად და ხორხის ზედაპირის აპიკალური ნაწილი მრავალშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმით არის დაფარული. ხორხის ფუძის მიმართულებით ეპითელიუმი თანდათან მრავალრიგიანი ცილინდრული მოციმციმე ტიპით იცვლება. ეპითელიუმის ქვეშ, საკუთარ ფირფიტაში შერეული, სერო-მუკოზური ჯირკვლებია.

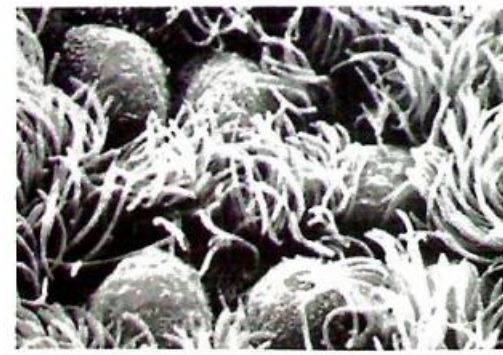
ხორხსარქველის ქვეშ ლორწოვანი გარსი ქმნის ორ წყვილ ნაოჭს, რომლებიც ხახის

სანათურშია გამოდრეკილი. ზედა წყვილს ***ვესტიბულური (ცრუ მბგერავი),*** ხოლო ქვედა წყვილს ***ნამდვილი მბგერავი ჭიმები*** ეწოდება. ვესტიბულური ნაოჭი ლორწოვანი გარსის ორმაგი ფურცელია. მბგერავი ნაოჭები კიდეში შეიცავს ელასტიური ქსოვილის მკვრივ ჭიმს, რომელსაც მბგერავი იოგი ეწოდება. იოგის ლატერალურად ჩონჩხის განივზოლიანი კუნთოვანი ქსოვილის ბოჭკოთა კონებია, რომელსაც მბგერავ კუნთს უწოდებენ. მბგერავი კუნთი მბგერავი ნაოჭისა და იოგების დაჭიმულობას არეგულირებს. ცრუ მბგერავი ჭიმები დაფარულია ჭეშმარიტი რესპირაციული ეპითელიუმით, რომლის ქვეშაც მრავლობითი სეროზული ჯირკვალი მდებარეობს. მბგერავი ნაოჭები მრავალშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმით არის დაფარული (სურ. 20-2).

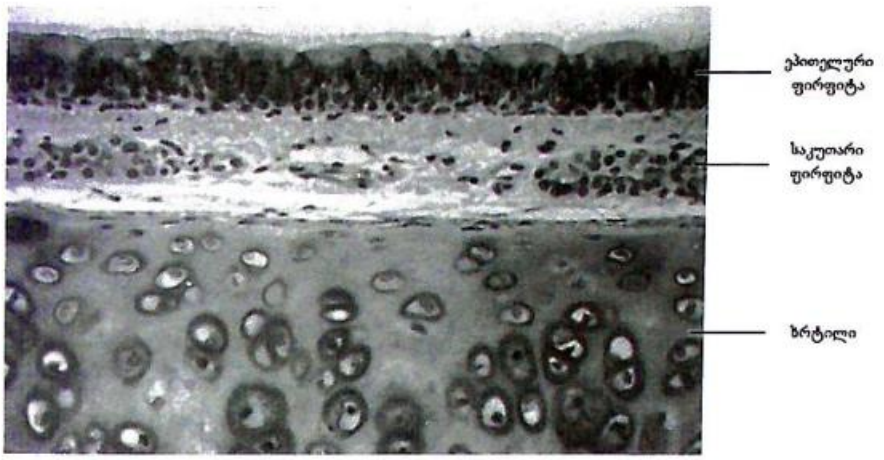
სასულე თხელკედლიანი მილია, რომლის სიგრძე დაახლოებით 10სმ-ია. სასულე ამოფენილია მრავალრიგიანი, ცილინდრული მოციმციმე ეპითელიუმით, რომელიც უჩვეულოდ სქელ ბაზალურ მემბრანაზე მდებარეობს. ეპითელურ ფირფიტაში დიდი რაოდენობით ფიალისებური უჯრედებია (სურ. 20-3). წამწამიან და ფიალისებურ უჯრედებს შორის მცირე რაოდენობით ყაეთნოვანი უჯრედებია. ცილინდრული უჯრედების ფუძეში ბაზალური უჯრედები მდებარეობს. მათ მაღალი პროლიფერაციული აქტივობა ახასიათებთ. ტრაქეის დასაწყისიდან ბრონქების მიმართულებით წამწამიანი უჯრედების რაოდენობა მატულობს, ხოლო ბაზალური და ფიალისებური უჯრედების რაოდენობა კლებულობს. ეპითელურ უჯრედებს შორის მცირე რაოდენობით ლიმფოციტები და მარცვლოვანი ლეიკოციტებია. საკუთარი ფირფიტა იქმნება ფაშარი შემაერთებელი ქსოვილით, რომელშიც ძალიან დიდი რაოდენობით ელასტიური ბოჭკოებია. იგი შეიცავს ლორწოვან



სურ. 20-2. ადამიანის ხორხის სიგრძივი ჭრილი (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).



სურ. 20-3. სასულის შიგნითა ზედაპირის სკანოგრამა. ჩანს წამწამიან უჯრედებს შორის მდებარე ფიალისებრი უჯრედები (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).



სურ, 20-4. ტრაქეის ჰისტოლოგიური პრეპარატი

ჯირკვლებს, რომელთა სადინრები ეპითელიუმის ზედაპირზე იხსნება. ლორწქვეშა გარსში 16-20 ხრტილოვანი ნახევარრგოლია, რომლებიც სასულის კედელს საყრდენს უქმნის. მათი ღია ბოლოები სასულის უკანა ზედაპირისკენ არის მიქცეული. ნახევარრგოლებს შორის ფიბროელასტიური შემაერთებელი ქსოვილია. ტრაქეის უკანა ნაწილში გლუვკუნთოვანი ბოჭკოების სქელი განივი კონაა, რომელიც ხრტილსაზრდელას მკვრივ შემაერთებელ ქსოვილს უკავშირდება (სურ. 20-4).

ბრონქული ხე. ტრაქეა იყოფა ორ ბრონქად, რომლებიც ფილტვის კარში შედის. მათ ***პირველადი ბრონქები*** ეწოდება. ფილტვში შესვლის შემდეგ პირველადი ბრონქი მარჯვენა ფილტვში სამ, ხოლო მარცხენა ფილტვში ორ ***წილოვან ბრონქს*** აძლევს დასაბამს. წილოვანი ბრონქები განუწყვეტლივ იტოტება და ***სეგმენტურ და სუბსეგმენტურ ბრონქებს*** წარმოქმნის. ამ უკანასკნელთა ტოტებს ***ბრონქიოლები*** ეწოდება. ფილტვის წილაკში თითოეული ბრონქიოლა იტოტება და 5-7 ***ტერმინალურ ბრონქიოლას*** ქმნის. ფილტვის წილაკები პირამიდის ფორმისაა. მათი მწვერვალები ფილტვის კარისკენ არის მიმართული. თითოეული წილაკი გარშემორტყმულია ნაზი შემაერთებელი ქსოვილით, რომელიც ყველაზე უკეთ ნაყოფშია გამოხატული.

პირველადი ბრონქების აგებულება ფილტვში შესვლამდე სასულის აგებულების მსგავსია. ფილტვში შესვლის შემდეგ ხრტილოვანი ნახევარრგოლები იცვლება ხრტილოვანი ფირფიტებით, რომლებიც ბრონქის სანათურის ირგვლივ არის განლაგებული. ბრონქების კედელში მათი რაოდენობა რესპირაციული ნაწილის მიმართულებით თანდათან მცირდება.

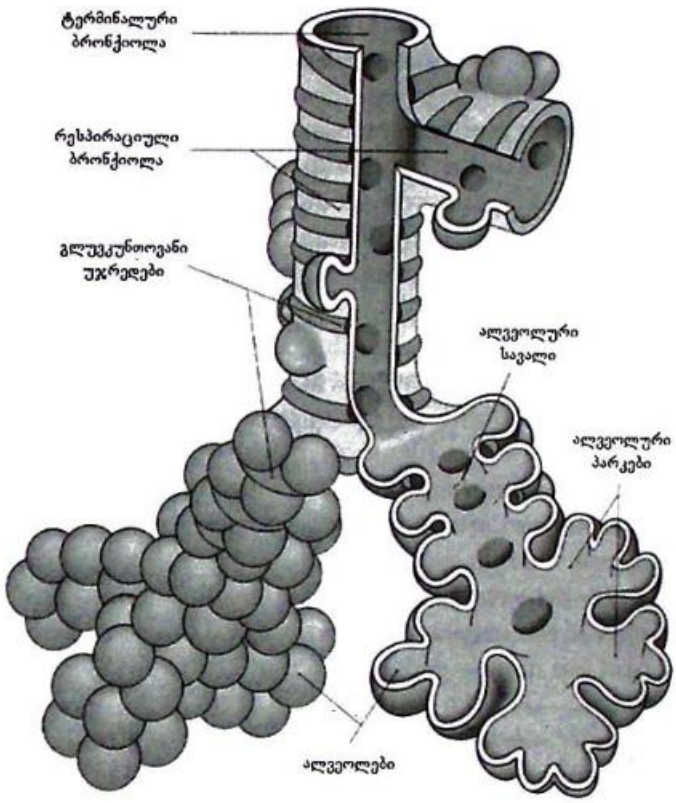
წილოვანი ბრონქები 9-12-ჯერ იყოფა და ყოველი დაყოფის შემდეგ თითოეული ტოტის დიამეტრი პროგრესულად მცირდება, სანამ მათი დიამეტრი 5 მმ-ს არ მიაღწევს. ლორწოვანი გარსის ეპითელური და საკუთარი ფირფიტები სასულის ანალოგიური ფირფიტების მსგავსი შენებით ხასიათდება. საკუთარი ფირფიტა დიდი რაოდენობით ელასტიურ ბოჭკოებს შეიცავს. აქვეა მოთავსებული სეროზული და მუკოზური ჯირკვლები, რომელთა სადინრები ბრონქების სანათურში იხსნება. საკუთარ ფირფიტასა და ეპითელურ უჯრედებს შორის დიდი რაოდენობით ლიმფოციტებია. ლიმფური ფოლიკულები განსაკუთრებით დიდი რაოდენობით არის ბრონ-

ქების დატოტიანების უბნებში. დიდ ბრონქებში ხრტილოვანი ქსოვილი ფირფიტების სახით არის, რომლებასაც, მართალია, არასწორი ფორმა აქვთ, მაგრამ სანათურს მთლიანად შემოსაზღვრავენ. ბრონქების დიამეტრის შემცირებასთან ერთად, ხრტილოვანი რგოლები ცალკეული ხრტილოვანი ფირფიტებით ან კუნძულებით იცვლება. ეპითელიუმის ქვეშ, საკუთარ ფირფიტაში სპირალურად განლაგებული გლუვი კუნთოვანი ბოჭკოების კონები ერთმანეთს ირიბად კვეთს. კუნთოვანი ბოჭკოების კონები რესპირაციული ნაწილის მახლობლად უფრო შესამჩნევია. ჰისტოლოგიურ პრეპარატებზე კუნთოვან შრეს წყვეტილი შესახედაობა აქვს.

ბრონქიოლები. ბრონქიოლების დიამეტრი 5მმ ან ნაკლებია. მათი კედელი არც ხრტილოვან ელემენტებს შეიცავს და არც ჯირკვლებს. საწყის სეგმენტებში ეპითელიუმში აქა-იქ ფიალისებური უჯრედებია გაფანტული. დიდი ზომის ბრონქიოლებში ეპითელური ფირფიტა წარმოდგენილია მრავალრიგიანი ცილინდრული მოციმციმე ეპითელიუმით, რომელიც შემდგომში ტერმინალურ ბრონქიოლებში მარტივი ცილინდრული ან კუბური წამწამოვანი ეპითელიუმით იცვლება. ტერმინალური ბრონქიოლების ეპითელიუმი დამატებით ***კლარა უჯრედებს*** შეიცავს. ამ უჯრედებს წამწამები არ აქვს. მათი ციტოპლაზმა დიდი რაოდენობით სეკრეციულ გრანულებს შეიცავს. ცნობილია, რომ ეს უჯრედები გამოიმუშავებს გლიკოზამინოგლიკანებს, რომლებიც ეპითელურ საფარველს იცავს.

საკუთარი ფირფიტა ელასტიურ და გლუვკუნთოვან ბოჭკოებს შეიცავს. კუნთოვანი ბოჭკოები ცალკეულ კონებს ქმნის, რომელთა შორის არსებული სივრცეები შემაერთებელი ქსოვილით არის ავსებული. ბრონქების კუნთოვანი ელემენტები ცთომილი ნერვის და სიმპატიკური ნერვული სისტემის კონტროლის ქვეშ იმყოფება. ვაგუსის სტიმულაცია ბრონქიოლების სანათურის დიამეტრს ამცირებს, ხოლო სიმპატიკური სტიმულაცია საპირისპირო ეფექტით ხასიათდება. გარდა ამისა, ბრონქიოლებში სპეციალური უბნების არსებობა აღინიშნება, რომლებსაც ნეიროეპითელურ სხეულებს უწოდებენ. ამ უბნებს 80-100-მდე უჯრედი ქმნის, რომლებიც ციტოპლაზმაში სეკრეციულ გრანულებს შეიცავენ. ამ უჯრედებზე ქოლინერგული ნერვული დაბოლოებებია მოთავსებული. მათი ფუნქცია კარგად ცნობილი არ არის. შესაძლებელია ისინი ქემორეცეპტორებია, რომლებიც ჰაერში აირთა შემცველობის მიმართ მგრძნობელობით ხასიათდებიან. მათ მიერ გამოყოფილი ნივთიერებები ლოკალური აქტივობით გამოირჩევა.

ფილტვის რესპირაციული ნაწილი რესპირაციული ბრონქიოლით იწყება (სურ. 20-5). თითოეული ტერმინალური ბრონქიოლა დასაბამს აძლევს ორ ან მეტ რესპირაციულ ბრონქიოლას, რომლებიც, თავის მხრივ, ჰაერგამტარ გზებსა და რესპირაციულ ნაწილს შორის გარდამავალ უბანს წარმოადგენს. რესპირაციული ბრონქიოლები 0,5–0,2 მმ დიამეტრის მქონე მოკლე მილებია. რესპირაციული ბრონქიოლების კედელში მცირე ზომის ბუშტუკისმაგვარი გაფართოებული უბნებია, რომლებსაც ალვეოლები ეწოდება. ალვეოლებში აირთა ცვლა მიმდინარეობს. რესპირაციული ბრონქიოლები წამწამიანი კუბური ეპითელიუმით და კლარა უჯრედებით არის ამოფენილი. ალვეოლების შესასვლელებში კუბური ეპითელიუმი ბრტყელი ეპითელიუმით იცვლება. რესპირაციული ბრონქიოლას ტერმინალური ნაწილის მიმართულებით ალვეოლების რიცხვი მატულობს, ხოლო მანძილი მათ შორის მცირდება. ალვეოლებს შორის ბრონქული ეპითელიუმი წამწამიან უჯრედებს შეიცავს, თუმცა დისტალურ ნაწილებში წამ-

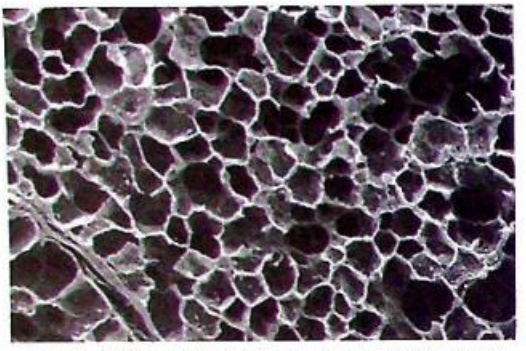


სურ. 20-5. რესპირაციული ნაწილის აგებულების სქემა. (Alan Stevens, James S. Lowe Human Histology, second edition, Mosby, 1999 მიხედვით).

წამიანი უჯრედები შეიძლება არც იყოს. საკუთარ ფირფიტაში კუნთოვანი უჯრედებისა და ელასტიური ბოჭკოების თხელი ფენაა.

რესპირაციული ბრონქიოლა ტერმინალურ ნაწილში მნიშვნელოვნად განიერდება და მისი კედელი თითქმის უწყვეტად ალვეოლებით არის დაფარული. ამ უბანს ***ალვეოლური სავალი*** ეწოდება. ალვეოლური სავალები, ალვეოლების მსგავსად, ერთშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმით არის ამოფენილი. ალვეოლების შესასვლელების ირგვლივ, საკუთარ ფირფიტაში გლუვკუნთოვანი უჯრედების ბადეა. ეს გლუვკუნთოვანი კონები ალვეოლათაშორის შემსხვილებებს ქმნის და სფინქტერის მსგავსად მოქმედებს. ალვეოლური სავალების დისტალურ ნაწილში კუნთოვანი ელემენტები ქრება და საყალისა და მისი ალვეოლების კედლის ერთადერთ საყრდენს ელასტიური და კოლაგენური ბოჭკოები წარმოადგენს.

ალვეოლური სავალი ***ალვეოლურ პარკში*** იხსნება. თითოეული სავალის ბოლოს ორი ან მეტი ალვეოლური პარკია. ალვეოლური პარკებისა და ალვეოლების ირგვლივ ელასტიური და რეტიკულური ბოჭკოები კომპლექსურ ბადეს ქმნის. შესუნთქვის დროს ელასტიური ბოჭკოები ალვეოლებს გაფართოების საშუალებას აძლევს, ხოლო ამოსუნთქვისას, მათ პირვანდელ ფორმაში დაბრუნებას უზრუნველყოფს. რეტიკულური ბოჭკოები საყრდენ ფუნქციას ასრულებს. ისინი ალვეოლების ზედმეტად გაჭიმვასა და ალვეოლათაშორი-



სურ. 20-6. ადამიანის ფილტვის რესპირაციული ნაწილის სკანოგრამა. ჩანს ალვეოლები და თხელი ალვეოლათაშორისი ძგიდეები (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

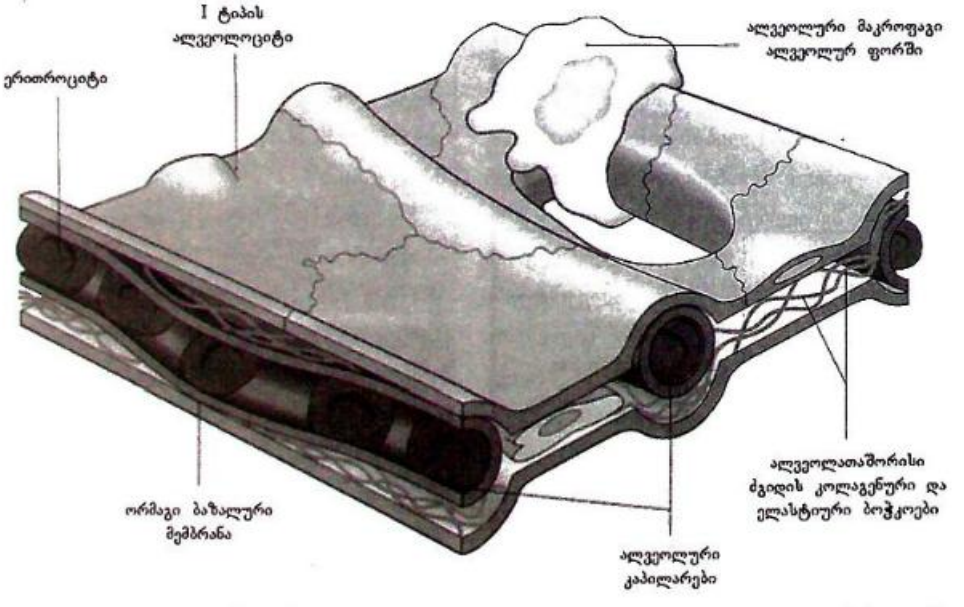
სი სივრცეების თხელი ალვეოლური სეპტებისა და ნაზი კაპილარული ბადის დაზიანებას უშლიან ხელს.

ალვეოლები. ალვეოლები ბუშტუკის ფორმის, პირღია წარმონაქმნებია, რომლებიც რესპირაციული ბრონქიოლების, ალვეოლური სავალებისა და ალვეოლური პარკუჭების კედლებში მდებარეობს. მათი დიამეტრი დაახლოებით 200 მკმ-ია. ადამიანის ფილტვში 200-დან 500 მლნ-მდე ალვეოლაა. აირთა ცვლის ტოტალური ზედაპირი 140 მ²-ს აღწევს. ალვეოლების არსებობა ფილტვს ღრუბლისებრ შესახედაობას ანიჭებს (სურ. 20-6).

ალვეოლების კედლის გავლით სისხლსა და ქსოვილებს შორის აირთა (O_2 და CO_2) ცვლა მიმდინარეობს. ალვეოლების კედელი ძალიან თხელია, რაც აირთა ცვლის საშუალებას იძლევა. ალვეოლები ერთმანეთთან ძალიან მჭიდროდ არის განლაგებული. ფაქტიურად ორი მეზობელი ალვეოლას კედელი იმდენად ახლოს არის ერთმანეთთან, რომ მათ შორის სივრცე არ არსებობს. ორ ალვეოლურ ღრუს შორის კედელს ***ალვეოლათაშორისი ძგიდე*** ეწოდება. იგი შეიცავს კაპილარების მჭიდრო ქსელს, რომელსაც საყრდენს ნაზი კოლაგენური და ელასტიური ბოჭკოები უქმნის (სურ. 20-7).

ალვეოლათაშორისი ძგიდის შემაერთებელი ქსოვილი ალვეოლის სანათურის მხრიდან ალვეოლური ეპითელიუმით არის დაფარული, რომელთა შორის ორი ტიპის უჯრედებს არჩევენ:

➢ ***I ტიპის ანუ ბრტყელი ალვეო-***

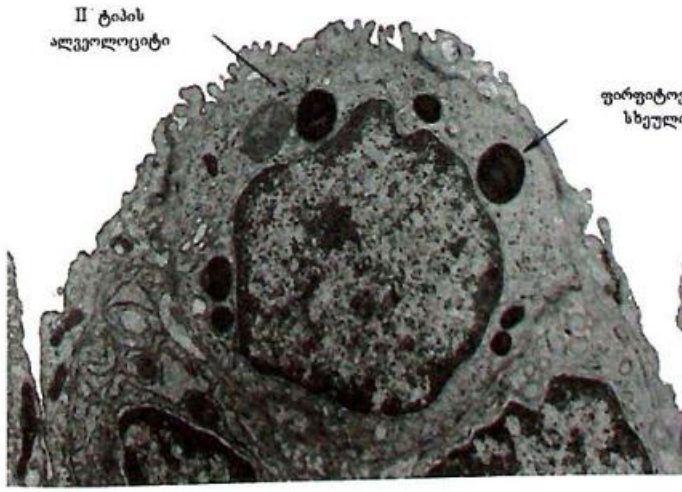


სურ. 20-7. ალვეოლათაშორისი ძგიდის აგებულების სქემა (Alan Stevens, James S. Lowe Human Histology, second edition, Mosby, 1999 მიხედვით).

ლოციტები ალვეოლური უჯრედული პოპულაციის დაახლოებით 97%-ს ქმნის. მათი სისქე დაახლოებით 25 ნმ-ია. უჯრედის ყველაზე მსხვილი უბანი ბირთვის შემცველი მონაკვეთია. მის გარშემო გოლჯის აპარატი, ენდოპლაზმური ბადე და მიტოქონდრიები მდებარეობს. უჯრედის დანარჩენი უბნების ციტოპლაზმა, ძირითადად, ორგანელებისაგან თავისუფალია. ამ უბნებში იგი მრავლობით პინოციტოზურ ბუშტუკებს შეიცავს. I ტიპის ეპითელური უჯრედები ერთმანეთს ჩამკეტი ფირფიტების და დესმოსომების მეშვეობით უკავშირდება. ჩამკეტი ფირფიტების არსებობა ალვეოლის ღრუში ქსოვილოვანი სითხის მოხვედრას უშლის ხელს.

➢ ***II ტიპის ანუ დიდი ალვეოლური უჯრედები*** ალვეოლების ზედაპირის დარჩენილ 3%-ს ქმნის. ისინი ბრტყელ ალვეოლოციტებს შორის არიან გაფანტული და მათ დესმოსომებისა და ჩამკეტი ფირფიტების მეშვეობით უკავშირდებიან. II ტიპის უჯრედები კუბური ფორმისაა. ისინი, როგორც წესი, ორი ან სამი უჯრედისაგან შემდგარი ჯგუფების სახით ალვეოლური კედლების შეერთების ადგილების კუთხეებში მდებარეობენ. მათი პროლიფერაციული აქტივობა საკმაოდ მაღალია, რაც როგორც II, ისე I ტიპის ალვეოლოციტების უჯრედული პოპულაციის განახლების საფუძველს ქმნის. დიდი ალვეოლოციტის განახლების სიჩქარე დღეში 1%-ს შეადგენს. მათ ციტოპლაზმაში სპეციფიური ფირფიტოვანი სხეულებია, რომელთა დიამეტრი საშუალოდ 1-2 მკმ-ია. ისინი მემბრანით არიან გარშემორტყმული და დიდი რაოდენობით პარალელურად განლაგებულ მემბრანულ ფირფიტებს შეიცავენ (სურ. 20-8). ქიმიურად მათში ფოსფოლიპიდები, გლიკოზამინოგლიკანები და ცილები ელინდება. ეს ნივთიერებები დიდ ალვეოლოციტებში სინთეზდება, ფირფიტოვან სხეულებში გროვდება და შემდეგ უჯრედის აპიკალური ზედაპირიდან ალვეოლის სანათურში გამოიყოფა (სურ. 20-9).

დიდი ალვეოლოციტების ფირფიტოვანი სხეულების შიგთავსი წარმოქმნის ალვეოლის ღრუს შიგნითა ზედაპირის უჯრედგარე საფარველს, რომელსაც ***ფილტვის სურფაქტანტი*** ეწოდება. სურფაქტანტის ფენა თხიერი (ცილოვან-ლორწოვანი) ფაზისაგან შედგება, რომელსაც გარედან ფოსფოლიპიდების მონომოლეკულური აპკი აქვს გადაკრული. ეს აპკი დიპალმიტოილ ფოსფატიდ-



სურ. 20-8. II ტიპის (დიდი) ალვეოლოციტის ელექტრონოგრამა (**Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994** მიხედვით).

ილქოლინისა და ფოსფატიდილგლიცეროლისაგან შედგება. სურფაქტანტი შეიცავს მხოლოდ მისთვის დამახასიათებელ ცილებს, რომლებსაც სურფაქტანტის A, B, C და D ცილებს უწოდებენ. სურფაქტანტი მნიშვნელოვან როლს ასრულებს ალვეოლის ზედაპირის დაჭიმულობის შემცირებაში, რის გამოც შესუნთქვისას ალვეოლების გასაფართოვებლად ნაკლები ძალაა საჭირო. მეორეს მხრივ, სურფაქტანტი ამოსუნთქვის პროცესში ალვეოლების კედლის ჩაფუშვას უშლის ხელს. სურფაქტანტის წარმოქმნა დიდ ალვეოლოციტებში ორსულობის ბოლო კვირეებში იწყება. ვარაუდობენ, რომ სურფაქტანტის წარმოქმნაში კლარა უჯრედებიც მონაწილეობს.

სურფაქტანტის შრე მუდმივ განახლებას განიცდის. I და II ტიპის ალვეოლოციტები და მაკროფაგები ამ შრის ლიპოპროტეინებს გამუდმებულად შთანთქამენ. I ტიპის ალვეოლოციტებში პინოციტოზური ბუშტუკების არსებობა, ნაწილობრივ, ამ პროცესით არის განპირობებული.

კაშხირი კლინიკასთან

დაბადებისას, ახალშობილის ფილტვები იშლება პირველი შესუნთქვისას და ამ დროს სურფაქტანტის შრე უზრუნველყოფს ალვეოლების გახსნილ მდგომარეობაში ყოფნას. დღენაკლი ახალშობილის შემთხვევაში (მაგ. 7 თვის ან ნაკლები ასაკის), როდესაც სურფაქტანტი ჯერ არ არის ან არასაკმარისი რაოდენობით არის წარმოქმნილი, ვითარდება ახალშობილის რესპირაციული დისტრეს სინდრომი. ასეთ ახალშობილებს ხელოვნური სურფაქტანტით და გლუკოკორტიკოიდებით მკურნალობენ. ხელოვნური სურფაქტანტი ალვეოლების ზედაპირის დაჭიმულობას ამცირებს, გლუკოკორტიკოიდები კი II ტიპის (დიდ) ალვეოლოციტების მიერ სურფაქტანტის პროდუქციას ასტიმულირებს.

ალვეოლათაშორისი ძგიდეების კაპილარები სომატური ტიპისაა, უწყვეტი ენდოთელიუმით და უწყვეტი ბაზალური მემბრანით. ენდოთელური უჯრედები ძალიან გაბრტყელებული უჯრედებია. ისევე, როგორც I ტიპის ალვეოლოციტში, ამ უჯრედებშიც დამახასიათებელია ბირთვისა და ორგანელების ჯგუფური განლაგება ციტოპლაზმის ერთ უბანში, რის გამოც სხვა უბნები თხელი და თავისუფალი რჩება. აღნიშნული სტრუქტურული თავისებურება მნიშვნელოვნად აადვილებს აირთა ცვლას. ენდოთელიოციტების ციტოპლაზმის ყველაზე დამახასიათებელ სტრუქტურულ კომპონენტს მრავლობითი პინოციტოზური ბუშტუკები შეადგენს.

ალვეოლების ღრუში არსებული ჰაერი სისხლისაგან გამიჯნულია სამი სტრუქტურული კომპონენტით, რომელთა ერთიანობას ***ჰემა-ჰაეროვანი ბარიერი*** ეწოდება (სურ.



სურ. 20-9. ფირფიტოვანი სხეულის შიგთავსის ეგზოციტოზი II ტიპის ალვეოლოციტის ზედაპირიდან (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

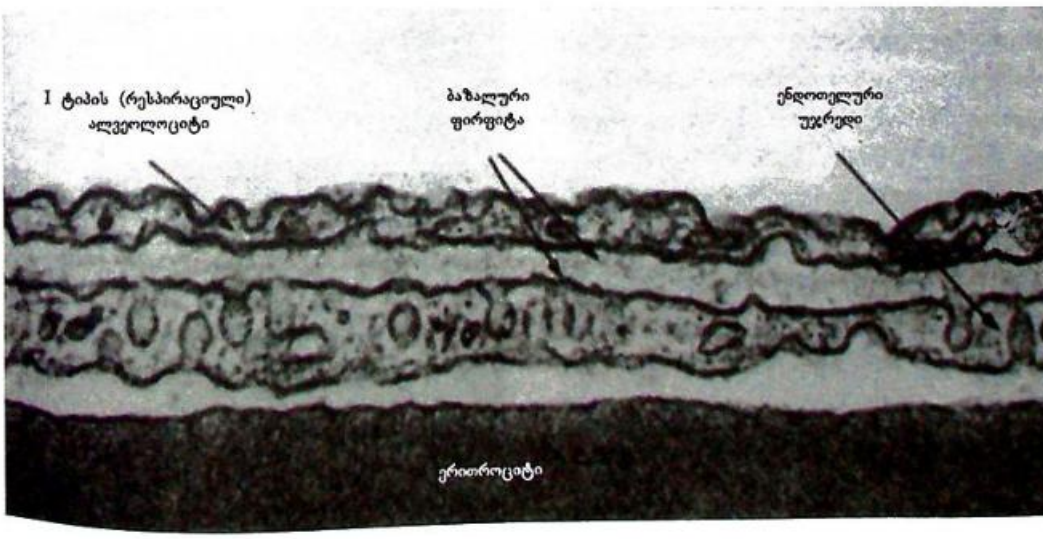
20-10.) მის შემადგენლობაში შედის:

- რესპირაციული ალვეოლოციტი და სურფაქტანტი;
- ორმაგი ბაზალური მემბრანა (ალვეოლოციტის და ენდოთელიოციტის);
- ენდოთელური უჯრედი.

ალვეოლათაშორისი ძგიდის კაპილარებისა და ალვეოლების ირგვლივ საკმაოდ დიდი რაოდენობით მაკროფაგებია, რომელთაც ***ალვეოლურ მაკროფაგებს*** უწოდებენ. ფილტვის ალვეოლური მაკროფაგები მონონუკლეური ფაგოციტების სისტემის უჯრედებია. ისინი თავისუფალი უჯრედებია, რომლებიც ალვეოლების ღრუსა და ალვეოლათაშორის ძგიდეებს შორის მოძრაობენ. მათი დიამეტრი 15-დან 40 მკმ-მდე მერყეობს. ბირთვი უსწორმასწორო ფორმისაა, ბირთვაკი კარგად არის გამოხატული. ციტოპლაზმა დიდი რაოდენობით ვაკუოლებს, მცირე ზომის გოლჯის აპარატს, მიტოქონდრიებს და სუსტად განვითარებულ ენდოპლაზმურ ბადეს შეიცავს. გლიკოგენის გრანულები და თავისუფალი რიბოსომები საშუალო რაოდენობითაა. ციტოპლაზმაში უამრავი მემბრანული ბუშტუკია, რომელთა დიდი ნაწილი პირველადი ლიზოსომებია. მაკროფაგის პლაზმური მემბრანა დიდი რაოდენობით ნაოჭსა და გამონაზარდს ქმნის. ალვეოლური მაკროფაგები ფილტვში პირველ დამცველობით ბარიერს ქმნის. ისინი სხვადასხვა სახის ნარჩენებსა და ბაქტერიებს შთანთქამენ. ალვეოლური მაკროფაგები თავისი რაოდენობით ფილტვის სხვა უჯრედებს ბევრად აჭარბებს და მათი პოპულაცია მუდმივ განახლებას განიცდის.

ალვეოლათაშორის ძგიდეებში ყოველთვის შესაძლებელია ფიბრობლასტების და პოხიერი უჯრედების ნახვა. ფიბრობლასტები კოლაგენს (ძირითადად III ტიპის), ელასტიურ ბოჭკოებს და გლიკოზამინოგლიკანებს წარმოქმნის.

ალვეოლებს შორის ფორებია, რომლებიც მეზობელი ალვეოლების ღრუებს ერთმანეთთან აკავშირებს (სურ. 20-11). ასეთი ფორების არსებობა, ერთი მხრივ, წნევის გათანაბრებას უწყობს ხელს, მეორე მხრივ კი – ბრონქიოლას ობსტრუქციის შემთხვევაში ჰაერის



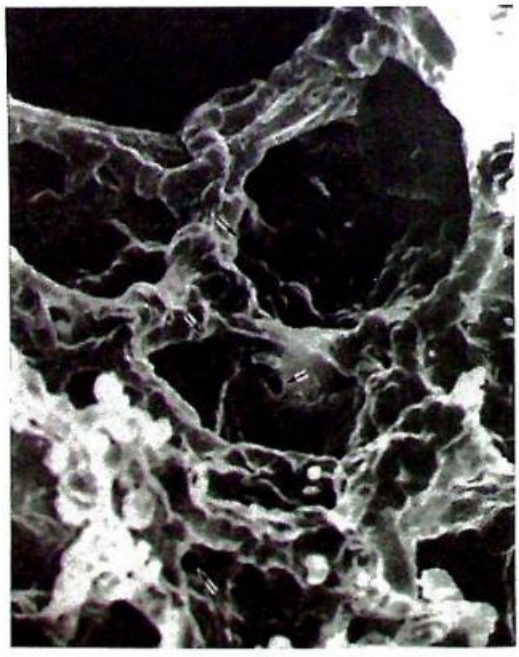
სურ. 20-10. ჰემა-ჰაეროვანი ბარიერის ელექტრონოგრამა
(Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

კოლატერალურ ცირკულაციას უზრუნველყოფს.

სასუნთქი სისტემის ორგანოების თითქმის ყველა ნაწილში ნეიროენდოკრინული უჯრედები გვხვდება. აქ ისინი ორი – გაფანტული და მცირე ზომის აგრეგატების სახით გვხვდება. ტრაქეის, ბრონქებისა და ბრონქიოლების კედელში, როგორც წესი, ცალკეული ნეიროენდოკრინული უჯრედები მდებარეობს. იშვიათად, ცალკეული ნეიროენდოკრინული უჯრედები ალვეოლების კედლებშიც გვხვდება. ისინი ბაზალურ მემბრანაზე მდებარეობენ, მათი ციტოპლაზმური მორჩები კი – რესპირაციულ ეპითელურ უჯრედებს შორის თავსდება და სანათურს აღწევს. ძირითადად, ალვეოლების კედლებში (ორი-სამი ალვეოლის კავშირის უბნებში) ნეიროენდოკრინული უჯრედების გროვები მდებარეობს. ამ უჯრედებზე პერიბრონქული და პერიბრონქიოლური ნერვების უმიელინო აქსონები ბოლოვდება. უჯრედებისა და ნერვული დაბოლოებების ასეთ ერთობლიობას ***ნეიროეპითელურ სხეულებს*** უწოდებენ. ორივე ტიპის ნეიროენდოკრინულ უჯრედს ამ სისტემის უჯრედებისათვის დამახასიათებელი ტიპიური შენება აქვს (იხ. თავი 17). მათი სეკრეციული გრანულები ბომბეზინს, სეროტონინს, კალციტონინს და ენკეფალინს შეიცავს. ადამიანის სასუნთქ სისტემაში აღნიშნული უჯრედები ყველაზე დიდი რაოდენობით დაბადების მომენტისათვის ვლინდება, შემდგომში კი მათი რაოდენობა მნიშვნელოვნად მცირდება.

პლევრა

გულ-მკერდის ღრუ, სადაც ფილტვები მდებარეობს სეროზული გარსით – პლევრით არის ამოფენილი. პლევრის გარეთ – პარიეტული ფურცელი უშუალოდ გულმკერდის ღრუს კედელს ეხება. იგი იქმნება შემაერთებელი ქსოვილით, რომელიც შიგნითა (გულმკერდის ღრუს) მხრიდან მეზოთელიუმით არის დაფარული. პლევრის პარიეტული ფურცელი ვისცერულ ფურცელში გადადის. ეს უკანასკნელი უშუალოდ ფილტვს ფარავს გარედან. მისი მეზოთელური შრე გულმკერდის ღრუს ესაზღვრება, შემაერთებელი ქსოვილი კი ფილტვის შემაერთებელ ქსოვილს უერთდება. ამ ორ ფურცელს შორის პლევრის ღრუ მდებარეობს. პლევრა დიდი რაოდენობით სისხლისა და ლიმფურ ძარღვებს შეიცავს.



სურ. 20-11. რესპირაციული ნაწილის სკანოგრამა. ალვეოლათაშორისი ფორები მითითებულია ისრით.

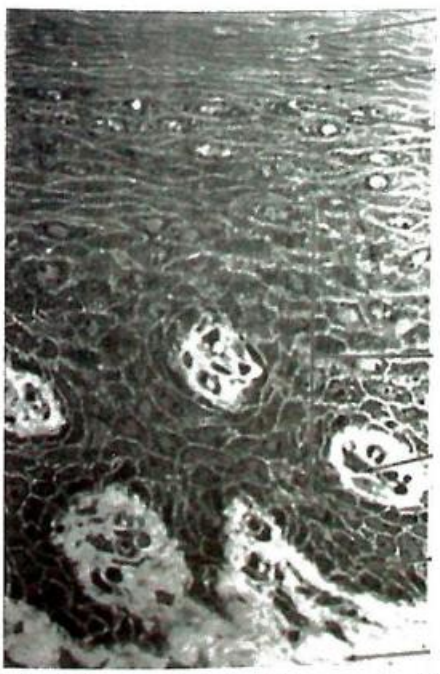
კანი

კანი ორგანიზმის გარეთა საფარველს ქმნის. იგი ორგანიზმში ყველაზე დიდი ორგანოა. კანი სხეულის წონის დაახლოებით 16%-ს შეადგენს.

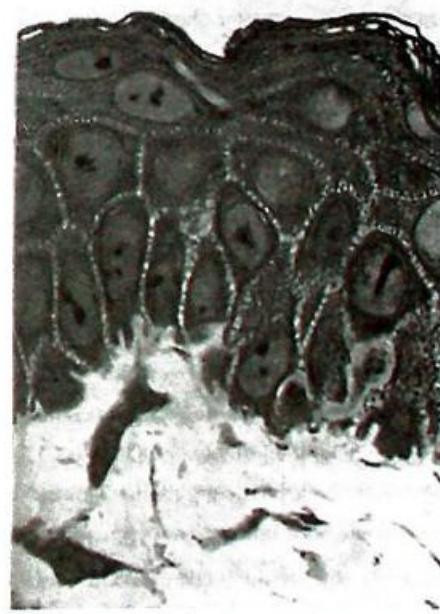
კანი *ეპიდერმისისა და დერმისაგან* შედგება. ეპიდერმისი ექტოდერმული წარმოშობისაა. მისი სისქე კანის სხვადასხვა უბანში 75 მკმ-დან 600 მკმ-მდე მერყეობს. ეპიდერმისის სისქიდან გამომდინარე ე.წ „სქელ“ და „თხელ“ კანს განარჩევენ (სურ. 21-1).

ეპიდერმისის ქვეშ შემაერთქსოვილოვანი დერმა მდებარეობს. დერმა მეზოდერმული წარმოშობისაა. ეპიდერმისსა და დერმას შორის საზღვარი უსწორმასწოროა. დერმა ალაგ-ალაგ ქმნის წანაზარდებს, რომლებიც ეპიდერმისში იჭრება. დერმის ამ წანაზარდებს ***დერილები*** ეწოდება. თავის მხრივ, ეპიდერმისი ქვეშმდებარე დერმაში ჩაიზრდება და ***ეპიდერმულ ქედებს*** წარმოქმნის. დერმის ქვეშ ***ჰიპოდერმაა*** (ბერძ. hypo, ქვეშ + derma, კანი), რომელიც კანის უმეტეს უბნებში ცხიმოვანი ქსოვილით იქმნება.

კანი თავისი აგებულებიდან გამომდინარე მრავალ მნიშვნელოვან ფუნქციას ასრულებს. უპირველეს ყოვლისა, კანს ***დამცველობითი ფუნქცია*** აქვს. ეპიდერმისი თითქმის გაუმტარია წყლისათვის. შესაბამისად, იგი ორგანიზმს წყლის დაკარგვისაგან (აორთქლებისაგან) იცავს. დაუზიანებელი კანი ეფექტურ ბარიერს წარმოადგენს და ორგანიზმს გარე-



ა



ბ

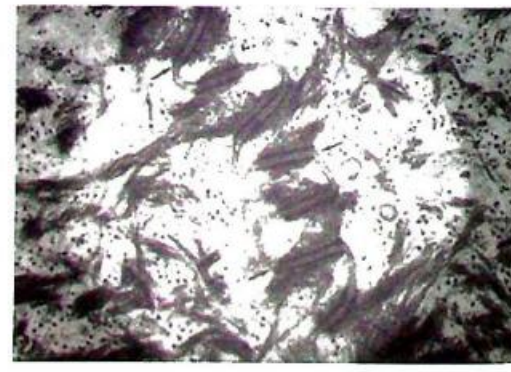
სურ. 21-1. ა. ადამიანის ფეხის გულის კანის („სქელი კანის“) ჰისტოლოგიური პრეპარატი. ბ. ადამიანის „თხელი“ კანის ჰისტოლოგიური პრეპარატი. მიაქციეთ ყურადღება უჯრედების შრეების შემცირებულ რაოდენობას (L.Junqueira, J.Carneiro, R.L.Kelley, Basic Histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით)

მოს მავნე ზემოქმედებისაგან იცავს. კანში წარმოიქმნება პიგმენტი მელანინი, რომელიც ორგანიზმს მზის სხივების ულტრაიისფერი მოქმედებისაგან იფარავს. კანში არსებული უამრავი ნერვული დაბოლოება მას ***რეცეპტორულ ფუნქციას*** ანიჭებს. კანის ჯირკლები, სისხლძარღვები და ცხიმოვანი ქსოვილი ***თერმორეგულაციაში, ორგანიზმის მეტაბოლიზმსა და ექსკრეციის პროცესებში*** მონაწილეობს. ამასთან ერთად, ლიმფოციტებისა და ანტიგენწარმდგენი უჯრედების არსებობა კანს ზოგიერთი ტიპის ***იმუნური პასუხის განხორციელებაში*** დიდ მნიშვნელობას ანიჭებს.

ეპიდერმისი. ეპიდერმისი მრავალშრიანი ბრტყელი გარქოვანებული ეპითელიუმით იქმნება. დამატებით, ეპითელურ უჯრედებს შორის მელანოციტები, ლანგერჰანსისა და მერკელის უჯრედები გეხვდება. ეპიდერმისის სისქე თხელ კანში 75-დან 150 მკმ-მდე, სქელ კანში კი – 400-დან 600 მკმ-მდე მერყეობს. შესაბამისად, ორგანიზმის სხვადასხვა უბანში მთლიანი კანის სისქეც საკმაოდ განსხვავებულია. მაგალითად, ზურგის მიდამოში კანის სისქე 4 მმ, თავის ქალას მიდამოში კი – 1,5 მმ-ია.

კანის მრავალშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმის უჯრედებს ***კერატინოციტები*** ეწოდება. ეპიდერმისის შემადგენლობაში კერატინოციტები ხუთ განსხვავებულ შრეს ქმნის. ყველაზე ღრმად, უშუალოდ დერმის ზემოთ, ბაზალური შრე მდებარეობს. ბაზალური შრე ცილინდრული ან კუბური ფორმის ბაზოფილური უჯრედების ერთი რიგით იქმნება. უჯრედები ერთმანეთს და ბაზალურ მემბრანას, შესაბამისად, დესმოსომებისა და ჰემიდესმოსომების მეშვეობით უკავშირდება. ბაზალური შრის კერატინოციტები ციტოპლაზმაში 10 ნმ სისქის კერატინის ფილამენტებს შეიცავს. ბაზალური შრის უჯრედები მაღალი მიტოზური აქტივობით ხასიათდება და ეპიდერმისის უჯრედების განახლების წყაროს წარმოადგენს. ამის გამო ბაზალურ შრეს ჩანასახოვან შრესაც უწოდებენ. ეპიდერმისის განახლება ყოველ 15-20 დღეში ხდება. განახლების პროცესი ორგანიზმის ასაკზე, კანის უბანზე და სხვა მრავალ ფაქტორზეა დამოკიდებული.

ბაზალური შრის ზემოთ ***წვეტიანი უჯრედების შრე*** მდებარეობს. წვეტიანი შრის კერატინოციტებს კუბური ან ოდნავ გაბრტყელებული ფორმა აქვს. ბირთვი უჯრედის ცენტრში მდებარეობს. ციტოპლაზმა დიდი რაოდენობით კერატინის ფილამენტებს შეიცავს. კერატინის ფილამენტების კონები უჯრედის პლაზმალემის სხვადასხვა უბანში მცირე გამოდრეკილობების სახით ბოლოვდება. ამ მიდამოებში მეზობელი უჯრედები ერთმანეთს დესმოსომებით უკავშირდება (სურ. 21- 2). ასეთი აგებულება უჯრედებს წვეტიან შესახედაობას ანიჭებს. კერატინის ფილამენტების კონები იმდენად დიდი რაოდენობით არის, რომ სინათლის მიკროსკოპშიც განირჩევა. მათ ***ტონოფიბრილებს*** უწოდებენ. ტონოფიბრილებს კანის სიმტკიცისათვის ძალიან დიდი მნიშვნელობა აქვს. სხეულის იმ უბნებში, სადაც კანზე ზეწოლა ძალიან მაღალია (ხელის გული, ფეხის გული) წვეტიანი შრე



სურ. 21-2. წვეტიანი შრის ორი მეზობელი კერატინოციტის დაკავშირების უბნის ელექტრონოგრამა. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით)

ძალიან სქელია და გაცილებით დიდი რაოდენობით ტონოფიბრილებსა და დესმოსომებს შეიცავს. წვეტიან და ბაზალურ შრეს ერთად ***მალპიგის შრეს*** უწოდებენ.

წვეტიანი შრის შემდეგ ***მარცვლოვანი შრე*** მდებარეობს. მარცვლოვანი შრე ბრტყელი მრავალკუთხა ფორმის უჯრედების 3-5 რიგს შეიცავს. ამ შრის კერატინოციტებში დიდი ზომის ბაზოფილური გრანულებია, რომლებსაც ***კერატოჰიალინის მარცვლები*** ეწოდება. კერატოჰიალინის მარცვლები სინათლის მიკროსკოპშიც კარგად განირჩევა. გარდა ამისა, ელექტრონულ მიკროსკოპში ამ შრის კერატინოციტების ციტოპლაზმაში მემბრანით შემოფარგლული ფირფიტოვანი გრანულებია. ამ მემბრანული წარმონაქმნების ფირფიტები ლიპიდური მოლეკულების ორმაგი შრით იქმნება. კერატინოციტები გრანულების შიგთავსს მარცვლოვანი შრის უჯრედშორის სივრცეში გამოყოფს, სადაც ეს უკანასკნელი ცხიმოვანი შალითების სახით გროვდება. ასეთი შალითები უჯრედშორის სივრცეებს საიმედოდ კეტავს და სხვადასხვა უცხო ნაწილაკებისათვის იდეალურ ბარიერს ქმნის.

მარცვლოვანი შრის ზემოთ ***პრიალა შრე*** მდებარეობს. პრიალა შრე სქელ კანში უფრო მეტად არის გამოკვეთილი. ამ შრის კერატინოციტები ბრტყელი ფორმისაა და მკვეთრად ეოზინოფილური ციტოპლაზმას შეიცავს. ციტოპლაზმაში ორგანელები და ბირთვი აღარ განირჩევა. მთელი ციტოპლაზმა ერთმანეთთან მჭიდროდ განლაგებული კერატინის ფილამენტებით არის სავსე. მეზობელ უჯრედებს შორის დესმოსომები კიდევ არსებობს.

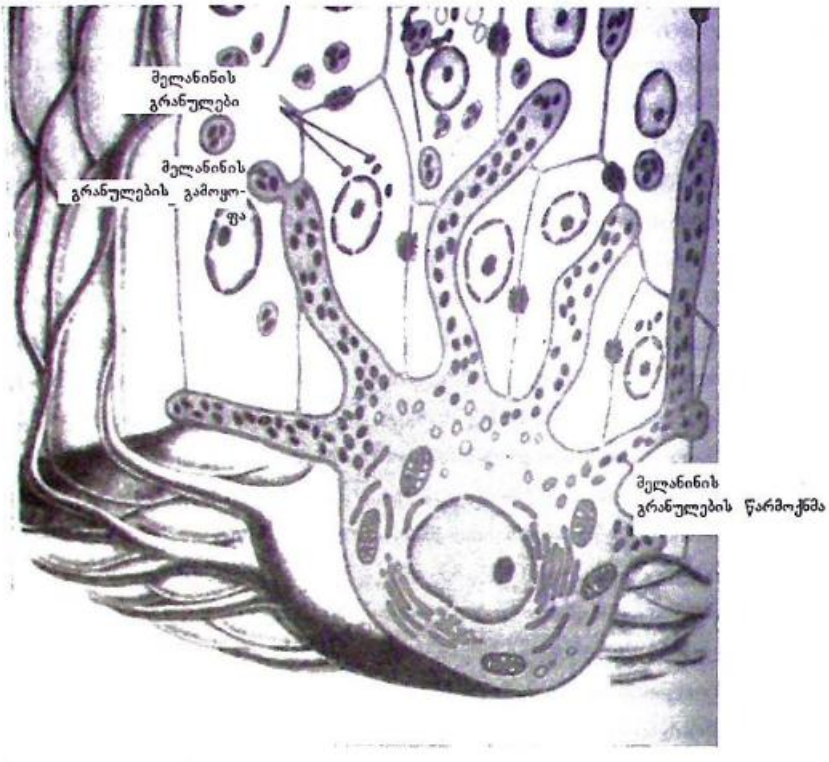
ეპიდერმისის ყველაზე ზედაპირული მეხუთე შრე ***რქოვანა შრეა***. იგი ბრტყელი, გარქოვანებული უჯრედების 15-20 ფენისაგან შედგება. ამ შრის კერატინოციტების ციტოპლაზმა მხოლოდ ფიბრილური გლიკოპროტეინით – კერატინით არის სავსე.

უნდა აღინიშნოს, რომ ეპიდერმისის შრეების განვითარების ხარისხი სხვადასხვა უბანში მეტ-ნაკლებად განსხვავებულია. კერძოდ, თხელი კანის უბნებში მარცვლოვანი და პრიალა შრე სუსტად არის განვითარებული, რქოვანა შრე კი – ძალიან თხელია.

კერატინოციტებს შორის რამდენიმე სახის უჯრედი გვხვდება. ბაზალური შრის ქვეშ, ან უშუალოდ ბაზალურ კერატინოციტებს შორის სპეციალური პიგმენტური უჯრედები – ***მელანოციტები*** მდებარეობს. მელანოციტები ნერვული ქედიდან წარმოიქმნება. ისინი მრგვალი ფორმის უჯრედებია, რომელთა ციტოპლაზმიდან რამდენიმე გრძელი, უსწორმასწორო ფორმის მორჩი გამოდის. მელანოციტების მორჩები ეპიდერმისში იტოტება და ბაზალური და წვეტიანი შრის უჯრედებს შორის თავსდება (სურ. 21-3).

მელანოციტების ციტოპლაზმაში კარგად განვითარებული გოლჯის აპარატი, დიდი რაოდენობით მცირე ზომის მიტოქონდრიები და მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადის მოკლე ცისტერნებია. მელანოციტები კერატინოციტებთან დესმოსომებს არ ქმნის, მაგრამ ბაზალურ მემბრანას ჰემიდესმოსომების მეშვეობით უკავშირდება.

მელანოციტები მელანინს ასინთეზებს. მელანინი თიროზინისაგან წარმოიქმნება. ეს უკანასკნელი თიროზინაზას მოქმედებით ჯერ 3,4–დიჰიდროოქსიფენილალანინად (დოფა), შემდეგ კი დოფაქინონად გარდაიქმნება, რომლისგანაც შემდგომი ტრანსფორმაციის გზით მელანინი მიიღება. თიროზინაზა მარცვლოვან ენდოპლაზმურ ბადეზე სინთეზდება, გოლჯის აპარატში გადაიტანება და სეკრეციულ გრანულებში გროვდება. მელანინის მომწიფებული გრანულების წარმოქმნა ოთხ საფეხურად მიმდინარეობს. გოლჯის აპარატიდან გამოსული მემბრანული ბუშტუკი ნაზ გრანულურ მასალას შეიცავს და მასში თიროზინა-

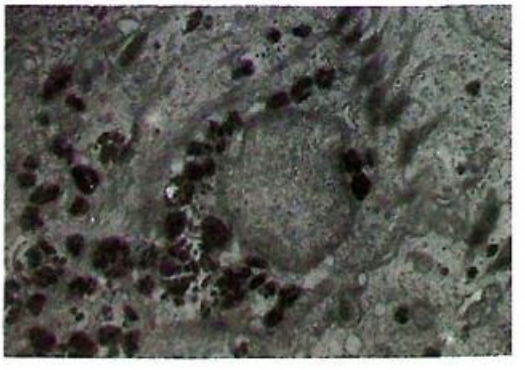


სურ. 21-3. მელანოციტის აგებულების სქემა. (L.Junqueira, J.Carneiro, R.L.Kelley, Basic Histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით).

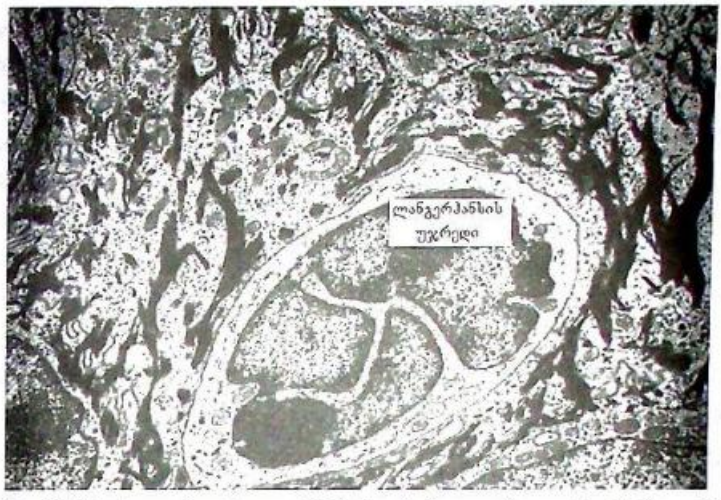
ზას აქტივობა ვლინდება. შემდგომში ბუშტუკი, რომელსაც ***მელანოსომა*** ეწოდება, ოვალურ ფორმას იღებს და მასში პარალელურად განლაგებული ფიბრილები განირჩევა. მათ 10 ნმ სიგანის განივზოლიანობა ახასიათებთ. თანდათანობით მელანინის რაოდენობის მატება ფილამენტების განივზოლიანობას ნაკლებად შესამჩნევს ხდის. საბოლოოდ, მელანინი მთლიანად ავსებს ბუშტუკს და მწიფე გრანულა წარმოიქმნება. მელანინის მწიფე გრანულები სინათლის მიკროსკოპშიც ჩანს. მათ ელიფსოიდური ფორმა აქვთ.

წარმოქმნის შემდეგ მელანინის გრანულები მელანოციტების ციტოპლაზმური მორჩების გავლით ბაზალური და წვეტიანი შრის უჯრედებს გადაეცემა. კერატინოციტებში მელანინი ბირთვზედა მიდამოს იკავებს (სურ. 21-4) და ამ უკანასკნელს მზის რადიაციისაგან იცავს. აღსანიშნავია, რომ მელანინი კერატინოციტებში ბევრად უფრო დიდი რაოდენობითაა, ვიდრე თვით მელანოციტებში. კერატინოციტებში მელანინის გრანულები ლიზოსომებს ერწყმის. ამის გამოა, რომ ეპიდერმისის ზედა შრეებში მელანინი აღარ არის.

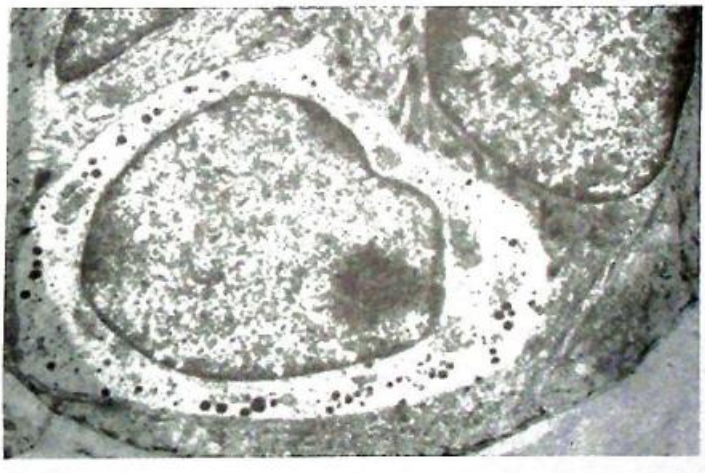
მელანინის შემცველობა კანის ფერის ერთერთი მთავარი განმსაზღვრელი ფაქტორია.



სურ. 21-4. მელანინის გრანულები კერატინოციტებში. ელექტრონოგრამა. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით)



სურ. 21-5. ლანგერჰანსის უჯრედის ელექტრონოგრამა. გვერდით მდებარე კერატინოციტებში დიდი რაოდენობით კერატინის ფილამენტების კონებია. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით)



სურ. 21-6. მერკელის უჯრედის ელექტრონოგრამა. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით)

კავშირი კლინიკასთან

ალბინიზმი – კანში პიგმენტის არარსებობით გამოწვეული მდგომარეობაა. თიროზინაზას სინთეზის გენეტიკური დეფექტით გამოწვეული დარღვევა მელანინის წარმოქმნის შეფერხებას განაპირობებს. მელანოციტები მელანოსომებს შეიცავს, მაგრამ თიროზინაზას წარმოქმნის უნარი არ გააჩნია.

წვეტიანი შრის უჯრედებს შორის ***ლანგერჰანსის უჯრედები*** მდებარეობს (სურ. 21-5). ისინი ეპიდერმისის უჯრედული პოპულაციის 2-8%-ს ქმნის. ლანგერჰანსის უჯრედები მონოციტური წარმოშობის ანტიგენწარმდგენი უჯრედებია. შესაბამისად, ისინი კანის იმუნურ რეაქციებში მნიშვნელოვან როლს ასრულებენ.

კანის ზოგიერთ უბანში (ძირითადად ხელისა და ფეხისგულების მიდამოში) ეპიდერმისის უჯრედებს შორის ***მერკელის უჯრედები*** გვხვდება. უჯრედის ციტოპლაზმაში მცირე ზომის, ელექტრონულად მკვრივი გრანულებია (სურ. 21-6). მერკელის უჯრედების ფუძეზე თავისუფალი ნერვული დაბოლოებებია. შესაძლებელია მერკელის უჯრედები მექანორეცეპტორების

როლს ასრულებს, თუმცა არსებობს მოსაზრება, რომ ისინი დიფუზური ნეიროენდოკრინული სისტემის უჯრედებია.

ეპიდერმისის შემადგენლობაში დიდი რაოდენობით ლიმფოციტებია. დადგენილია, რომ ბაზალური შრის კერატინოციტები გამოიმუშავებს ***თიმოპოეტინს***, რომელიც კანში T ლიმფოციტების საბოლოო მომწიფებას განაპირობებს. ბაზალურ კერატინოციტებს თიმუსის ეპითელურ-რეტიკულურ უჯრედებთან სამი საზიარო უჯრედული მარკერი აქვს. თიმუსის ეპითელური უჯრედების მსგავსად, მათში ინტერლეიკინ-1 გამომუშავდება.

დერმა. დერმა კანის შემაერთქსოვილოვანი ნაწილია. იგი ეპიდერმისს ქვეშმდებარე ქსოვილებთან აკავშირებს. ეპიდერმისისა და დერმის საზღვარი უსწორმასწოროა. დერმა ეპიდერმისში იჭრება და დერილებს ქმნის. თავის მხრივ, ეპიდერმისი დერმაში ჩაიდრიკება და ეპიდერმულ ქედებს წარმოქმნის (სურ. 21-7). ქედები და დერილები განსაკუთრებით დიდი რაოდენობით კანის იმ უბნებშია, რომლებიც ძლიერი ზეწოლის ქვეშ იმყოფება.

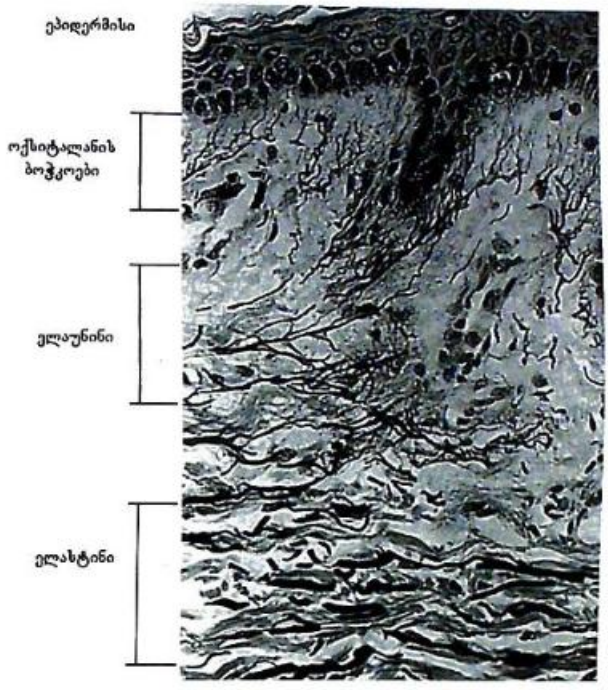
დერმა ერთმანეთში გარდამავალი ორი შრისაგან შედგება. უშუალოდ ეპიდერმისის ქვეშ დერმის ***დერილოვანი (პაპილარული)*** შრე მდებარეობს. იგი ფაშარი შემაერთებელი ქსოვილით იქმნება. მასში დიდი რაოდენობით ფიბრობლასტები, პოხიერი უჯრედები და მაკროფაგებია. დერილოვან შრესა და ეპიდერმისის ბაზალურ შრეს შორის მდებარეობს ბაზალური მემბრანა, რომელსაც დერილოვანი შრის კოლაგენური ფიბრილები უმაგრდება. აღნიშნული ფიბრილები დერმას ეპიდერმისთან აკავშირებს და მათ ***ღუზა ფიბრილებს*** უწოდებენ. დერილოვანი შრის ქვეშ ***ბადებრივი (რეტიკულური)*** შრეა, რომელიც მკვრივი უფორმო შემაერთებელი ქსოვილით იქმნება. ბადებრივი შრე გაცილებით უფრო სქელია, ვიდრე დერილოვანი შრე. მის შემადგენლობა-



სურ. 21-7. ადამიანის კანის სკანოგრამა. ძლიერი გადიდება. ეპიდერმისი მოცილებულია ჩანს დერმის დერილები, რომლებსაც კონუსის ფორმა აქვს. მათ შორის ეპიდერმისის დერმაში ჩადრეკის შედეგად წარმოქმნილი პირველადი ღარებია. მოჩანს კანის ჯირკვლის მილაკის ფორმის ორი სადინარი. **(Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994** მიხედვით).



სურ. 21-8. ადამიანის კანის ბადებრივი შრის სკანოგრამა



სურ. 21-9. ადამიანის კანის ჰისტოლოგიური პრეპარატი (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით).

ში, ძირითადად, I ტიპის კოლაგენური ბოჭკოებია, რომლებიც უხეში კონების სახით არის განლაგებული (სურ. 21-8). ძირითად ნივთიერებაში გლიკოზამინოგლიკანებს შორის დერმატან სულფატი ჭარბობს.

კოლაგენურ ბოჭკოებთან ერთად, დერმა ელასტიური ბოჭკოების სისტემასაც შეიცავს. ყველაზე თხელი (ოქსიტალანის) ფიბრილები დერილოვან შრეში გვხვდება. დერმის სიღრმის მიმართულებით ელასტინის რაოდენობა თანდათანობით მატულობს (სურ. 21-9). ელასტიურ ბოჭკოთა სისტემის არსებობა კანის ელასტიურობას უზრუნველყოფს.

დერმა დიდი რაოდენობით სისხლისა და ლიმფურ ძარღვებს შეიცავს. იგი არტერიულ-ვენური ანასტომოზების ფართო ქსელის არსებობით ხასიათდება, რასაც თერმორეგულაციისათვის ძალიან დიდი მნიშვნელობა აქვს. არტერიებიდან ვენებში (კაპილარული ქსელის გაუვლელად) სისხლის პირდაპირ გადასვლა სითბოს გაცემას მნიშვნელოვნად აქვეითებს.

დერმაში კანის წარმონაქმნები – ***თმის ფოლიკულები, ქონისა და საოფლე ჯირკვლები*** მდებარეობს.

დერმაში დიდი რაოდენობით მგრძნობიარე (თავისუფალი ნერვული დაბოლოებები, მეისნერისა და პაჩინის სხეულაკები) და მოტორული (სიმპატიკური ვეგეტაციური პოსტგანგლიური ნერვული ბოჭკოები) ნერვული დაბოლოებები მდებარეობს.

დერმის ქვეშ ფაშარი შემაერთებელი ქსოვილის ფენაა, რომელიც დიდი რაოდენობით ცხიმოვან უჯრედებს შეიცავს. ამ შრეს ჰიპოდერმას უწოდებენ. ჰიპოდერმა კანს ქვეშმდებარე ქსოვილებთან თავისუფლად აკავშირებს. ცხიმოვანი ქსოვილის შემცველობა მასში სხვადასხვა ადგილას სხვადასხვაა.

თმა

თმა წაგრძელებული ფორმის გარქოვანებული სტრუქტურაა, რომელიც ეპიდერმისის ეპითელიუმის ჩანადრეკიდად – ***თმის ფოლიკულიდან*** – წარმოიქმნება. თმის ფერი, ზომა და განლაგება ადამიანის რასის, ასაკის, სქესის და ორგანიზმში ლოკალიზაციის მიხედვით იცვლება.

თმის ფოლიკული ზრდის პერიოდში ქმნის ტერმინალურ შემსხვილებას, რომელსაც თმის ***ბოლქვი ეწოდება*** (სურ. 21-10).

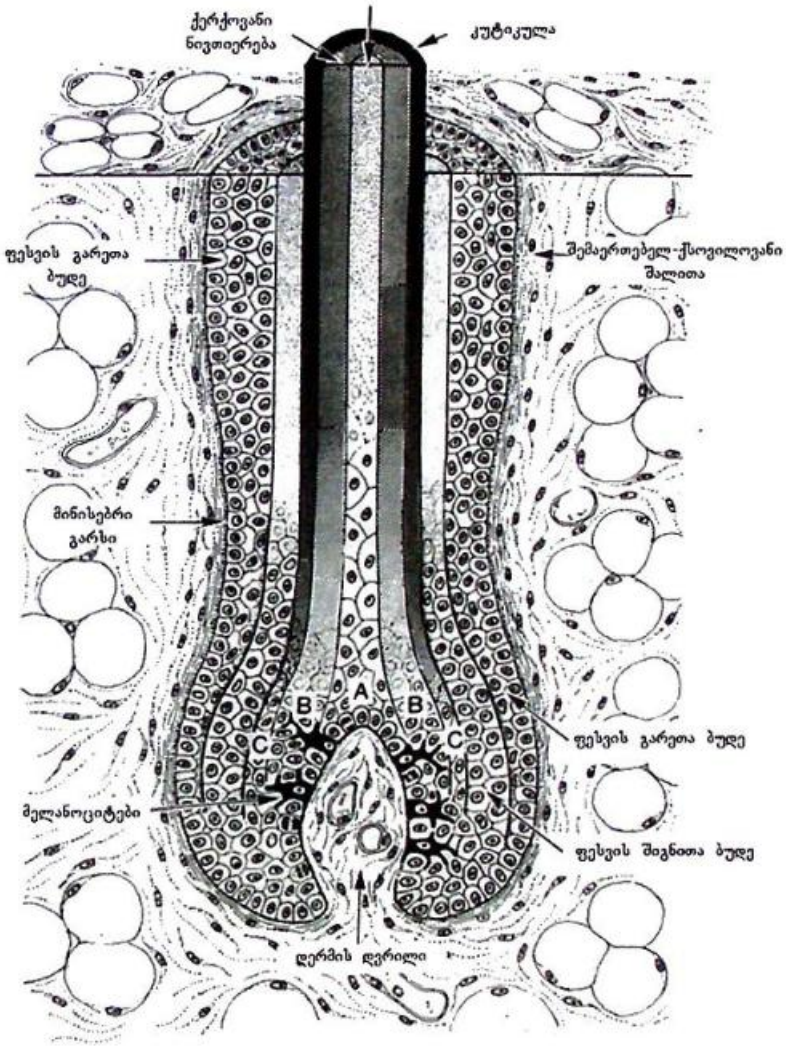
თმის ბოლქვის ფუძეზე დერმის დერილი მდებარეობს. დერილი შეიცავს სისხლძარღვებს, რომლებიც თმის ბოლქვს კვებავს. თმის დერილის მფარავი ეპიდერმისის უჯრედები ***თმის ფესვს*** წარმოქმნის. თმის ფესვის უჯრედების გამრავლება თმის ღეროს წარმოქმნასა და ზრდას უზრუნველყოფს. თმის ფესვის ცენტრალური უბანი, რომელიც თმის დერილის ზემოთ მდებარეობს დიდი ზომის ვაკუოლიზებულ და ნაწილობრივ გარქოვანებულ უჯრედებს წარმოქმნის. ეს უჯრედები თმის ***ტვინოვან ნივთიერებას*** ქმნის. ფესვის დანარჩენი უჯრედები მრავლდება და წარმოქმნის კომპაქტურად განლაგებულ გარქოვანებულ უჯრედებს, რომლებიც თმის ***ქერქოვან ნივთიერებას*** ქმნის. თმის დერილისა და თმის ფესვის ეპითელური უჯრედების საზღვარზე მელანოციტები მდებარეობს, რომლებიც თმის ფერს განსაზღვრავენ. ქერქოვანი ნივთიერების გარეთ მდებარე უჯრედები ***თმის კუტიკულას*** ქმნის. კუტიკულის უჯრედები თმის ბოლქვის შუა მიდამომდე კუბური ფორმისაა, შემდეგ ისინი თანდათან ბრტყელდება და რქოვანდება. კუტიკულის მფარავი უჯრედები თმის ფესვის შიგნითა ბუდეს ქმნის. იგი თმის ღეროს დასაწყის ნაწილს მთლიანად აკრავს გარს. შიგნითა ბუდე გარდამავალი სტრუქტურაა. მისი უჯრედები კედომას განიცდის და ქონის ჯირკვლების მიდამოში სრულიად ქრება. თმის ფესვის გარეთა ბუდე უშუალოდ ეპიდერმისის გაგრძელებას წარმოადგენს და კანის ზედაპირის მახლობლად ეპიდერმისის მსგავსად, 5 შრისაგან შედგება. თმის დერილის მიდამოში გარეთა ბუდე თხელია და ეპიდერმისის ბაზალური კერატინოციტების მსგავსი უჯრედებისაგან შედგება.

თმის ფოლიკულს დერმისაგან გამოსაზღვრავს უჯრედო ჰიალინური შრე, რომელსაც ***მინისებრი მემბრანა*** ეწოდება. ეს უკანასკნელი ბაზალური მემბრანის გასქელებით წარმოიქმნება. დერმა, რომელიც თმის ფოლიკულს აკრავს, სხვა უბნებთან შედარებით მკვრივია და შემაერთქსოვილოვან შალითას ქმნის. შალითას დერმის დერილოვან შრესთან გლუვკუნთოვანი ბოჭკოები აკავშირებს. აღნიშნული ბოჭკოები თმის გამმართავ კუნთს ქმნის. ამ ბოჭკოებს ირიბი მიმართულება აქვს და მათი შეკუმშვა თმის ღეროს გასწორებას იწვევს.

ფრჩხილები

ფრჩხილი გარქოვანებული ეპითელური უჯრედებისაგან შემდგარი ფირფიტაა. ფრჩხილის შემადგენლობაში ***ფრჩხილის ფესვსა და ფრჩხილის ფირფიტას*** არჩევენ. ფრჩხილის ფესვი ფრჩხილის ღარში მდებარეობს და ზემოდან კანის ნაკეცით არის დაფარული. კანის ნაკეცის ეპითელიუმი ჩეჟული შენებით ხასიათდება. მისი რქოვანა შრე ეპონიქიუმს ანუ ***კუტიკულას*** ქმნის. ფრჩხილის ფირფიტა კანის რქოვანა შრის ანალოგიურია. იგი მდებარეობს ეპიდერმისზე, რომელსაც ***ფრჩხილის საწოლი*** ეწოდება. ფრჩხილის საწოლი მხოლოდ ბაზალური და წვეტიანი შრით იქმნება. ფრჩხილის ფირფიტის პროქსიმალური კიდე ფრჩხილის მატრიქსში გადადის. ფრჩხილის მატრიქსის

ტვინოვანი ნივთიერება



ა.

ბ.



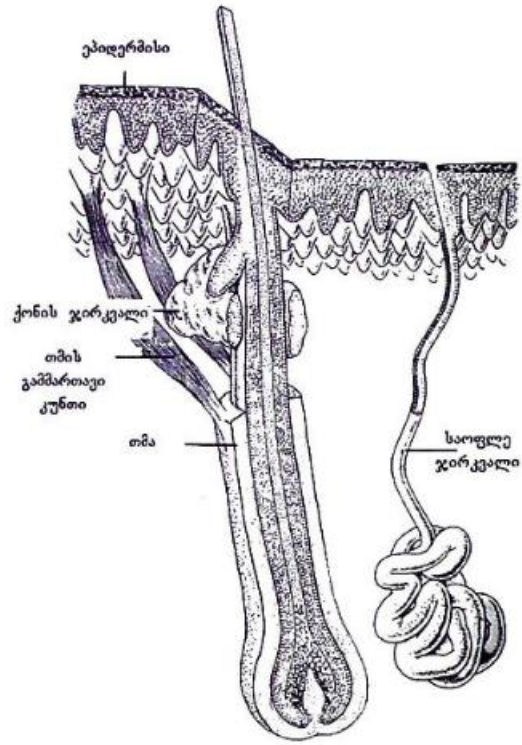
სურ. 21-10. ა. თმისა და თმის ფოლიკულის აგებულების სქემა (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით). ბ. ადამიანის თმის სკანოგრამა (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

უჯრედები მრავლდება, დისტალურად გადაინაცვლებს და რქოვანდება. ფრჩხილის ფირფიტა ამ უჯრედებისაგან წარმოიქმნება და იზრდება. ფრჩხილის დისტალური კიდე თავისუფალია.

კანის ჯირკვლები

დერმაში საოფლე და ქონის ჯირკვლები მდებარეობს (სურ. 21-11).

საოფლე ჯირკვლები. კანში ორი ტიპის – ***მეროკრინული და აპოკრინული*** საოფლე ჯირკვალი მდებარეობს. ***მეროკრინული საოფლე ჯირკვლები*** ორგანიზმის თითქმის ყველა უბანში გვხვდება. ისინი მარტივი მილაკოვანი დახვეული ჯირკვლებია. მათი სადინარი ეპიდერმისის ზედაპირზე იხსნება. მათი სეკრეციული ნაწილები სქელ ბაზალურ მემბრანაზე მდებარეობს და მიოეპითელური უჯრედებით არის გარშემორტყმული. სეკრეციული ნაწილები ორი ტიპის – ***ნათელ და მუქ*** – ჯირკვლოვან უჯრედებს შეიცავს. რაოდენობრივად მუქი უჯრედები ჭარბობს. მუქი უჯრედები პირამიდული ფორმისაა. მათი ბაზალური ნაწილები ბაზალურ მემბრანას არ ეხება. აპიკალურ ნაწილში ციტოპლაზმა დიდი რაოდენობით სეკრეციულ გრანულებს შეიცავს. ნათელი უჯრედები სეკრეციულ გრანულებს არ შეიცავს. მათი ბაზალური ნაწილის პლაზმალემა მრავლობით ინვაგინაციას ქმნის. მეროკრინული ჯირკვლების სადინრები მრავალშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმით არის ამოფენილი. მეროკრინული ჯირკვლები ცილებით ღარიბ თხიერ სეკრეტს გამოიმუშავებს. მის შემადგენლობაში, ძირითადად, წყალი, ნატრიუმის ქლორიდი, შარდოვანა და ამიაკი შედის.



სურ. 21-11. კანის დანამატებისა და კანის ურთიერთობის სქემა. (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით).

აპოკრინული საოფლე ჯირკვლები იღლიის, საზარდულისა და ანუსის მიდამოში მდებარეობს. აპოკრინული ჯირკვლები დიდი ზომისაა. ისინი დერმასა და ჰიპოდერმაში მდებარეობენ, მათი სადინრები კი თმის ფოლიკულში იხსნება. მათში წებოვანი სეკრეტი გამომუშავდება.

აპოკრინული ჯირკვლების ინერვაცია ადრენერგული ნერვული დაბოლოებებით, მეროკრინული ჯირკვლების კი – ქოლინერგული ნერვული დაბოლოებებით ხორციელდება.

ქონის ჯირკვლები. ქონის ჯირკვლები კანის თითქმის ყველა უბანში გვხვდება. სხეულის ყოველ 1 სმ²–ზე დაახლოებით 100 ჯირკვალი მდებარეობს. სახის, შუბლისა და თავის

ქალის კანის მიდამოში მათი რიცხვი სმ² –ზე 400 – 900-მდე იზრდება. ქონის ჯირკვლები ალვეოლური ჯირკვლებია. მათი რამდენიმე ტერმინალური ნაწილი ერთ მოკლე სადინარში იხსნება. თავად სადინარი, ზოგიერთი უბნის გამოკლებით, თმის ფოლიკულის ზედა ნაწილში იხსნება. ალვეოლის შემადგენლობაში არადიფერენცირებული ბრტყელი ეპითელური უჯრედებია, რომლებიც ბაზალურ მემბრანაზე მდებარეობენ. ისინი მრავლდებიან, დიფერენცირდებიან და ალვეოლის სანათურში გადაინაცვლებენ. სანათური თანდათანობით მრგვალი ფორმის უჯრედებით ივსება. ამ უჯრედების ციტოპლაზმა დიდი რაოდენობით ცხიმის წვეთებს შეიცავს. ცხიმის დაგროვებასთან ერთად უჯრედის ბირთვი იჭმუხნება და უჯრედი კვდება. დაგროვილი ცხიმი გამოთავისუფლდება და თანდათანობით კანის ზედაპირზე გადაინაცვლებს.

ქონის ჯირკვლები ჰოლოკრინული ჯირკვლებია. მათი სეკრეცია სქესობრივი მომწიფების პერიოდის დადგომის შემდეგ იწყება. ვარაუდობენ, რომ ქონის ჯირკვლების სეკრეტს ანტიბაქტერიული და სოკოს საწინააღმდეგო მოქმედება აქვს.

თავი 22

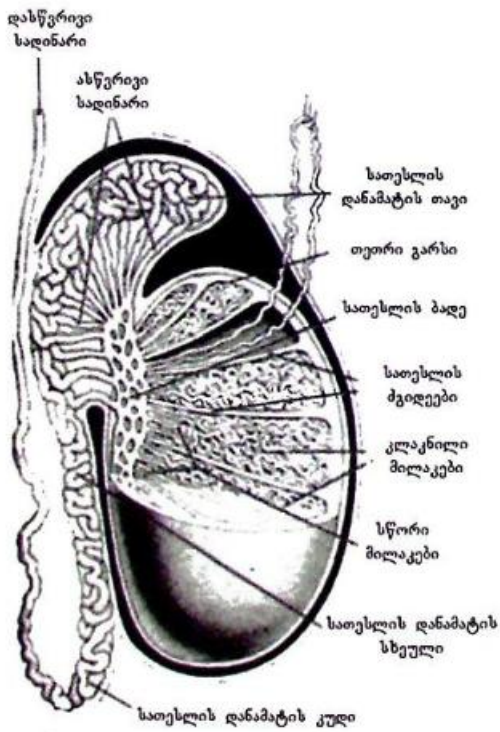
მამაკაცის სასქესო სისტემა

მამაკაცის სასქესო სისტემა ***სათესლის, თესლის გამომტანი გზების, დამატებითი ჯირკვლებისა და სასქესო ასოსაგან*** შედგება. სათესლეში მამაკაცის სასქესო უჯრედების – სპერმატოზოიდების წარმოქმნა მიმდინარეობს და მამაკაცის სასქესო ჰორმონები გამომუშავდება. თესლის გამომტანი გზების კუნთოვანი ელემენტების შეკუმშვა თესლის გამომტან გზებში სპერმატოზოიდების გადაადგილებასა და გარეთ გამოყოფას უზრუნველყოფს. ამ გზებთან დაკავშირებული ჯირკვლების სეკრეტები სპერმატოზოიდებს საკვებით მდიდარ გარემოს უქმნის და მათ ტრანსპორტს აადვილებს

სათესლე

სათესლე გარედან მკვრივი შემაერთქსოვილოვანი სქელი კაფსულით არის დაფარული, რომელსაც ***თეთრი გარსი*** (tunica albuginea) ეწოდება. სათესლის უკანა ზედაპირზე თეთრი გარსი განსაკუთრებით სქელია და ქმნის სათესლის შუასაყარს (მედიასტინუმს), საიდანაც შემაერთქსოვილოვანი ძგიდეები ორგანოს სისქეში მიემართება. ორგანო შემაერთქსოვილოვანი ტიხრებით 250-მდე პირამიდული ფორმის არასრულ წილაკად იყოფა. ალაგ-ალაგ, ისინი ერთმანეთს უკავშირდებიან. თითოეული წილაკის შემადგენლობაში 1-4 კლაკნილი მილაკია, რომლებსაც გარს სისხლძარღვებით, ლიმფური ძარღვებითა და ნერვებით მდიდარი, ნაზი შემაერთქსოვილოვანი ჩანაფენი აკრავს (სურ. 22-1).

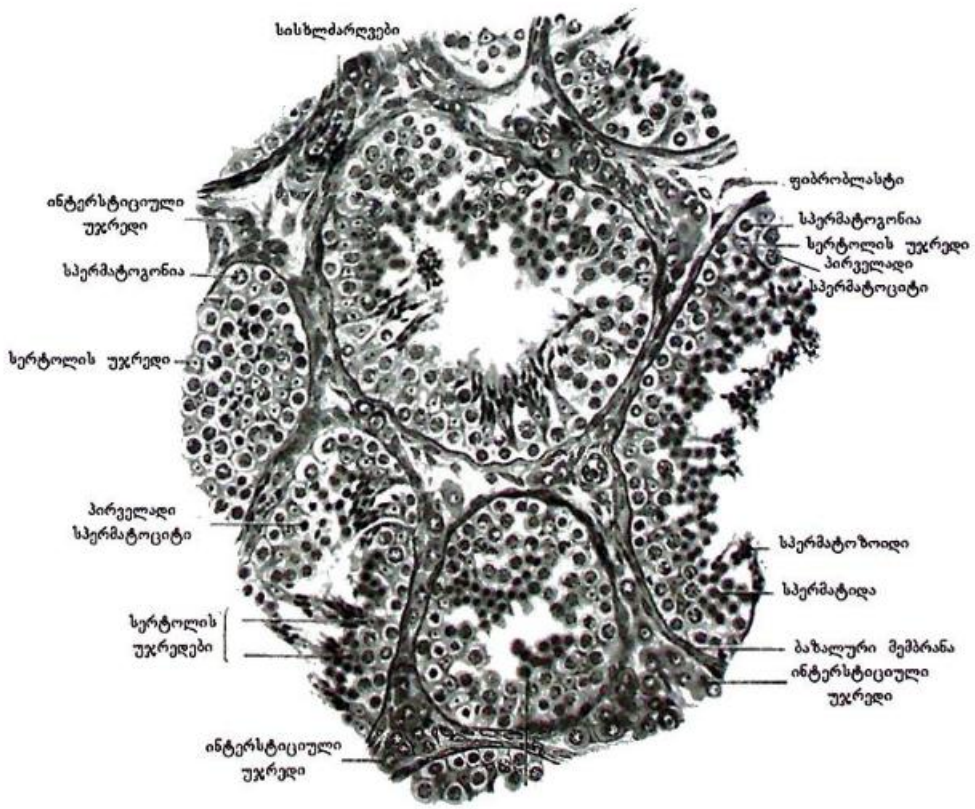
სათესლის კლაკნილი მილაკების სიგრძე 150-250 მკმ, ხოლო სიგანე – 30-70 მკმ-ია. მილაკების საერთო სიგრძე დაახლოებით 250 მ-ია. თითოეული მილაკი დაბოლოების ადგილას ვიწროვდება და მოკლე სეგმენტს ქმნის, რომელსაც სწორი მილაკი ეწოდება. სწორი მილაკები გარკვეული მანძილის შემდეგ ერთმანეთს უკავშირდება და ლაბირინთულ ბადეს ქმნის, რომელსაც ***სათესლის ბადე*** (rete testis) ეწოდება. ეს ბადე სათესლის შუასაყარში მდებარეობს, რომელიც სათესლის დანამატს ასწვრივი სადინრების მეშვეობით უკავშირდება.



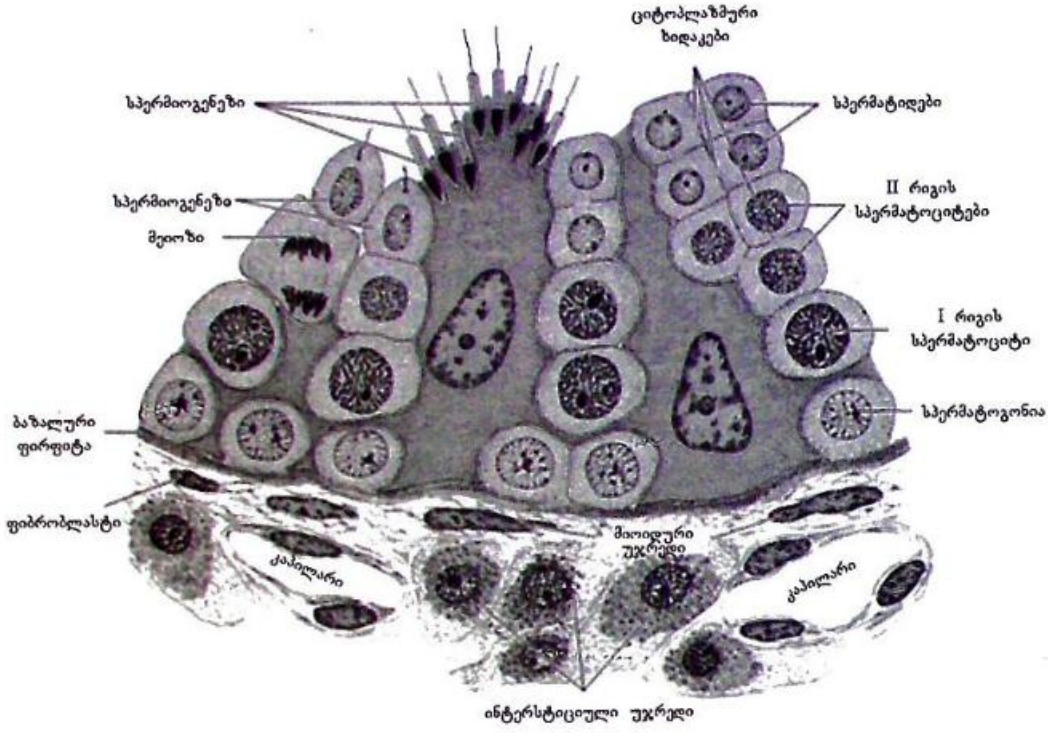
სურ. 22-1. სათესლის აგებულების სქემა. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

კლაკნილი მილაკები ამოფენილია განსაკუთრებული სახის მრავალშრიანი ეპითელიუმით, რომელიც ბაზალურ მემბრანაზე მდებარეობს (სურ. 22-2). თითოეულ მილაკს გარედან ფიბროზული შემაერთებელი ქსოვილის კარგად გამოხატული შალითა აქვს. მის შემადგენლობაში ფიბრობლასტების რამდენიმე შრე განირჩევა. უშუალოდ ბაზალური მემბრანის მიმდებარე ნაწილში ე.წ. ***მიოიდური უჯრედები*** მდებარეობს, რომლებსაც გლუვი კუნთოვანი უჯრედების დამახასიათებელი აგებულება აქვს. მიოიდური უჯრედების რითმული შეკუმშვა კლაკნილ მილაკებში სპერმატოზოიდების გადაადგილებას უწყობს ხელს. ამასთანავე, მათ ზედაპირზე ანდროგენების (მამაკაცის სასქესო ჰორმონის) რეცეპტორები აქვთ და ამ ჰორმონსა და სერტოლის უჯრედებს შორის მედიატორის როლს ასრულებენ. ამ უჯრედებში წარმოქმნილი ცილა in vivo სერტოლის უჯრედების მიერ ანდროგენ-შემბოჭველი ცილის სინთეზს ასტიმულირებს.

კლაკნილი მილაკების ეპითელიუმში ორი სახის უჯრედები განირჩევა: ე.წ. ***სერტოლის*** ან ***საყრდენი უჯრედები*** და ***სპერმატოგენური ეპითელური უჯრედები***. სპერმატოგენური რიგის უჯრედები ბაზალურ მემბრანასა და მილაკის სანათურის ზედაპირს შორის 4-8 შრეს ქმნის. ეს უჯრედები რამდენიმეჯერ იყოფა, დიფერენცირდება და საბოლოოდ სპერმატოზოიდებს წარმოქმნის. ამ პროცესს ***სპერმატოგენეზი*** ეწოდება (იხ. თავი 3). სპერ-



სურ. 22-2. სათესლის კლაკნილი მილაკების განიკვეთის სქემატური გამოსახულება. **(Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).**

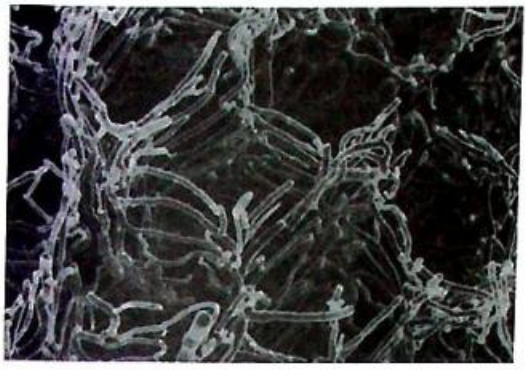


სურ. 22-3. სერტოლის უჯრედისა და განვითარებადი სპერმატოზოიდების ურთიერთდამოკიდებულების სქემატური გამოსახულება (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით)

მატოგენური ეპითელიუმის თითოეული შრე განვითარების სხვადასხვა საფეხურზე მყოფი სასქესო უჯრედებისაგან შედგება. ყველაზე ღრმად, ბაზალური მემბრანის მახლობლად ***სპერმატოგონიებია*** მოთავსებული. მომდევნო რიგებს შესაბამისად ***პირველი რიგის სპერმატოციტები, მეორე რიგის სპერმატოციტები*** და ***სპერმატიდები*** იკავებს. სპერმატიდებისაგან ***სპერმიოგენეზის*** გზით წარმოიქმნება ***სპერმატოზოიდები,*** რომლებიც სანათურის მიმდებარე შრეებშია განლაგებული. სპერმატოგენეზის მიმდინარეობას არეგულირებს მამაკაცის სასქესო ჰორმონი ტესტოსტერონი, რომელიც სათესლის ინტერსტიციუმში გამომუშავდება.

სერტოლის უჯრედებს მოგრძო, პირამიდული ფორმა აქვს. ისინი უამრავ ლატერალურ გამონაზარდს ქმნიან, რომლებიც განვითარების სხვადასხვა საფეხურზე მყოფ სპერმატოზოიდებს ნაწილობრივ ფარავს (სურ. 22-3). სერტოლის უჯრედი მილაკის კედლის მთელ სისქეს იკავებს. მისი ფუძის ნაწილები ბაზალურ მემბრანაზე მდებარეობს, აპიკალური ნაწილი კი – მილაკის სანათურში ოდნავ გამოდრეკილია. სერტოლის უჯრედების ციტოპლაზმაში კარგად არის განვითარებული გლუვი ენდოპლაზმური ბადე და გოლჯის აპარატი, შედარებით ნაკლებად – მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადე. ციტოპლაზმაში ლიზოსომები და მიტოქონდრიები დიდი რაოდენობითაა. ბირთვი წაგრძელებული ფორმისაა. მასში ეუქრომატინი ჭარბობს. ბირთვის გარსი მრავლობით ნაოჭს ქმნის; ბირთვაკი კარგად არის გამოხატული.

ბაზალური მემბრანის მახლობლად სერტოლის უჯრედები ერთმანეთს ბრმა სარტყე-



სურ. 22-4. სათესლის კლაკნილი მილაკების ირგვლივ არსებულის სისხლძარღვოვანი ბადის სკანოგრამა. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

ლის მეშვეობით უკავშირდება. ამ მიდამოში სერტოლის უჯრედების ნაოჭებსა და ინვაგინაციებში სპერმატოგონიები მდებარეობს. მკვრივ კონტაქტებთან ერთად, სერტოლის უჯრედებს შორის ნაპრალისებრი კავშირებიც (ნექსუსები) გვხვდება, რომელთა მეშვეობით უჯრედებს შორის იონთა ტრანსპორტი ხორციელდება.

სერტოლის უჯრედები:

- საყრდენს უქმნის, იცავს და კვებავს განვითარებად სპერმატოზოიდებს;
- მონაწილეობს ფაგოციტოზში;
- გამოიმუშავებს სითხეს, რომელიც სათესლეს ბადესა და დანამატში სპერმატოზოიდების ტრანსპორტს უზრუნველყოფს. ეს სითხე გლუტამატით, ინოზიტოლით და კალიუმის იონებით არის მდიდარი;
- გამოიმუშავებს ანდროგენ-შემბოჭველ ცილას, რომელიც ტესტოსტერონს უკავშირდება და ეს უკანასკნელი მილაკების სანათურში გადააქვს; ამასთანავე, მათ ტესტოსტერონის ესტრადიოლად გარდაქმნის უნარი აქვთ;
- გამოიმუშავებს ინჰიბინს, რომელიც ჰიპოფიზიდან ფოლიკულმასტიმულირებელი ჰორმონის სინთეზსა და გამოყოფას თრგუნავს;
- მონაწილეობს ანტი-მიულერული ჰორმონის წარმოქმნაში. ეს ჰორმონი გლიკოპროტეინია, რომელიც ემბრიონული განვითარების პროცესში მამრობითი სქესის ნაყოფში მიულერის (პარამეზონეფრული) სადინრების წარმოქმნას განაპირობებს;

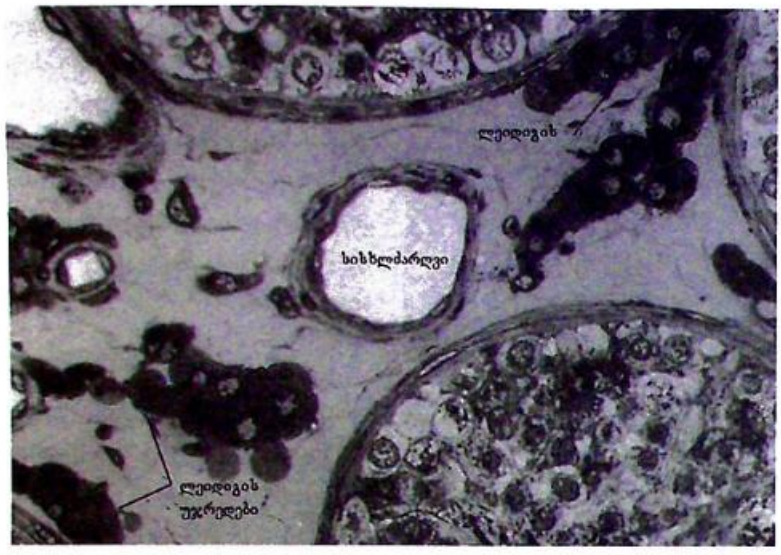
ვარაუდობენ, რომ ძუძუმწოვრებში, სპერმატოგენული ეპითელიუმიდან სპერმატოზოიდების გამოცალკევებაც სერტოლის უჯრედების ციტოჩონჩხის ელემენტების მონაწილეობით ხდება.

ადამიანებში სერტოლის უჯრედები რეპროდუქციული პერიოდის მანძილზე არ მრავლდება. ისინი უკიდურესად მდგრადია ინფექციის, რენტგენის სხივების, ცუდი კვების და სხვა დამაზიანებელი ფაქტორების მოქმედების მიმართ. სერტოლის უჯრედებზე ჰიპოფიზის წინა წილის ფოლიკულმასტიმულირებელი ჰორმონი (ფმჰ) მოქმედებს. მისი გავლენით სერტოლის უჯრედების სეკრეციული აქტივობა ძლიერდება.

სათესლეს კლაკნილ მილაკებს შორის მდებარე ინტერსტიციუმი შემაერთებელი ქსოვილით, სისხლძარღვებით, ლიმფური ძარღვებით და ნერვებით იქმნება (სურ. 22-4).

ინტერსტიციუმი სათესლის მთავარი ენდოკრინული კომპონენტია. ადამიანში ინტერსტიციუმის ფაშარი შემაერთებელი ქსოვილი ***ლეიდიგის უჯრედების*** მცირე გროვებს, ძალიან მცირე რაოდენობით ფიბრობლასტებს, პოხიერ უჯრედებსა და მაკროფაგებს შეიცავს. დამახასიათებელია შედარებით არადიფერენცირებული უჯრედების არსებობაც, რომლებიც გონადოტროპული ჰორმონის მოქმედებით ლეიდიგის უჯრედებად დიფერენცირდებიან.

ადამიანის სათესლეში ლეიდიგის უჯრედები მჭიდრო გროვების სახით სისხლძარღვების ირგვლივ არის განლაგებული (სურ. 22-5). მათ შორის გვხვდება ორბირთვიანი უჯრედებიც. ციტოპლაზმაში კარგად განვითარებული გოლჯის აპარატი, გლუვი ენ-



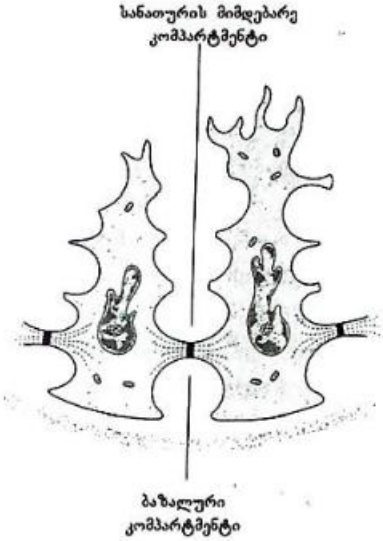
სურ. 22-5. ადამიანის სათესლის ჰისტოლოგიური პრეპარატი. ინტერსტიციუმში სისხლძარღვის ირგვლივ ლეიდიგის უჯრედების გროვებია. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

დოპლაზმური ბადე, დიდი რაოდენობით მიტოქონდრიები და ცხიმის წვეთებია. მიტოქონდრიებს დიდი რაოდენობით მილაკოვანი კრისტები აქვს. მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადე სუსტად არის განვითარებული. გეხვდება ლიზოსომები და პეროქსისომები. ლეიდიგის უჯრედები სეკრეტს არ აგროვებს და მუდმივ სეკრეციას ახორციელებს, რის გამოც მათ ციტოპლაზმაში სეკრეციული გრანულები არ გეხვდება.

ლეიდიგის უჯრედები სათესლეში ემბრიონული განვითარების მე-8-ე თვეზე ჩნდება. დაბადებისათვის მათი რაოდენობა მნიშვნელოვნად მცირდება. შემდგომში, ბავშვობისა და მოზარდ ასაკში მათი რაოდენობა ნელ-ნელა მატულობს. სქესობრივი ასაკის დადგომის შემდეგ, ლეიდიგის უჯრედები აქტიურად ასინთეზებს ტესტოსტერონს. ასაკის მატებასთან ერთად მათი რაოდენობა განუხრელად მცირდება. საყურადღებოა, რომ 50-90 წლის ასაკში ლეიდიგის უჯრედების რაოდენობასა და წარმოქმნილი სპერმატოზოიდების დღიურ რაოდენობას შორის პირდაპირპროპორციული დამოკიდებულება არ არსებობს.

ტესტოსტერონი, რომელიც ლეიდიგის უჯრედებში გამომუშავდება, სათესლე მილაკებში მაღალი კონცენტრაციით არის, რაც სპერმატოგენეზის ნორმალური მიმდინარეობის აუცილებელი პირობაა. ადგილობრივ მოქმედებასთან ერთად, ტესტოსტერონი, სისხლის მეშვეობით, მამაკაცის სასქესო სისტემის დამხმარე ჯირკვლებში – სათესლე ბუშტუკებში, პროსტატასა და ბულბოურეთრულ ჯირკვლებში ხვდება და მათ ფუნქციურ აქტივობას არეგულირებს. ამასთანავე, ტესტოსტერონი მეორადი სასქესო ნიშნების განვითარებას განაპირობებს. ემბრიონული განვითარების პროცესში, ტესტოსტერონი ვოლფის (მეზონეფრული) სადინრისაგან წარმოქმნილი სტრუქტურების განვითარებას უწყობს ხელს.

რაოდენობრივი სიმცირის მიუხედავად, ლეიდიგის უჯრედების ფუნქციური შესაძლებლობები ძალიან მაღალია. თაგვში, მაგალითად, სადაც მათი რაოდენობა სათესლის მოცულობის მხოლოდ 1%-ს შეადგენს, თითოეულ უჯრედს წამში ტესტოსტერონის 10000 მოლეკულის წარმოქმნა შეუძლია. ტესტოსტერონის წარმოქმნა თანმიმდევრულად



სურ. 22-6. ორი მეზობელი სერტოლის უჯრედის ურთიერთობის სქემა. (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით)

მიტოქონდრიებსა და გლუვ ენდოპლაზმურ ბადეში ხდება.

ლეიდიგის უჯრედების ფუნქციურ აქტივობას ჰიპოფიზის წინა წილის მალუთეინიზებელი ჰორმონი არეგულირებს. გარდა ამისა, ტესტოსტერონის მეტაბოლიზმზე გავლენას ახდენს პროლაქტინი, რომელიც ლეიდიგის უჯრედების ზედაპირულ რეცეპტორებს უკავშირდება და უჯრედის მიერ ქოლესტერინის ეთერების (ტესტოსტერონის წინამორბედების) ათვისების უნარს აქვეითებს.

მალუთეინიზებელი ჰორმონის რილიზინგ ჰორმონი, როგორც აღმოჩნდა, არა მხოლოდ ჰიპოფიზის უჯრედებზე მოქმედებს, არამედ უშუალოდ ლეიდიგის უჯრედებზეც ახდენს გავლენას და შესაბამისად, მათ ჰორმონმაპროდუცირებელ შესაძლებლობებს არეგულირებს.

სპერმატოგენეზის ნორმული მიმდინარეობისათვის ძალიან დიდი მნიშვნელობა აქვს ტემპერატურას. სათესლის ტემპერატურა დაახლოებით 35°-ია და იგი რამდენიმე მექანიზმით რეგულირდება. სათესლის თითოეულ არტერიას გარს კარგად გამოხატული ვენური წნული აკრავს, რაც სათესლის ტემპერატურის შენარჩუნებისათვის ძალიან მნიშვნელოვანია.

კაშშირი კლინიკასთან

ჰიპერთერმია მამაკაცებში უშვილობის განვითარების ერთერთი მნიშვნელოვანი ფაქტორია. არსებობს მონაცემები, რომ მამაკაცებში, რომლებიც მუხლებზე მოთავსებულ ლეპტოპზე მუშაობენ,1 სთ-ის მანძილზე სათესლის ტემპერატურა 2,8°C-ით იზრდება.

სათესლეში, მთელი რიგი ორგანოების (თავის ტვინი, თიმუსი, ფილტვები) მსგავსად იქმნება ბარიერი, რომელიც სათესლის პარენქიმასა და სისხლს შორის ნივთიერებათა ცვლას ზღუდავს. მას ***ჰემა-ტესტიკულური ბარიერი*** ეწოდება. აღსანიშნავია, რომ სათესლის კაპილარები ფენესტრული ტიპისაა და ამ ბარიერის შექმნაში არ მონაწილეობს. ბარიერს ქმნის სერტოლის უჯრედები, რომელთა შორის ბაზალური მემბრანის მიმდებარე უბნებში მრავლობითი მკერივი კონტაქტი იქმნება. ეს უბნები სპერმატოგენური ეპითელიუმის ფუძის მიდამოს შეესაბამება და სპერმატოგონიების ზემოთ მდებარეობს. ამ კავშირების მეშვეობით სპერმატოგენური ეპითელიუმი ორ – ***ბაზალურ*** (სადაც მხოლოდ სპერმატოგონიები მდებარეობს) და ***სანათურის მხრივ განყოფილებად (კომპარტმენტებად)*** იყოფა (სურ. 22-6). ინტერსტიციუმში მოხვედრილი ნივთიერებები თავისუფლად აღწევს ბაზალურ კომპარტმენტს, მაგრამ მათ შემდგომ გადაადგილებას სერტოლის უჯრედები ზღუდავს. ამრიგად, ჰემა-ტესტიკულური ბარიერის შექმნით, სერტოლის უჯრედები სანათურის მიმდებარე კომპარტმენტში სპერმატოზოიდების განვითარებისათვის ხელსაყრელ მიკროგარემოს ქმნის და ინარჩუნებს.

კლაკნილი მილაკები თანდათან გადადის სწორ მილაკებში, რომლებიც სათესლის ბადეს ქმნის. აქედან კლაკნილი მილაკები სწორ მილაკებში გრძელდება. სწორი მილაკები

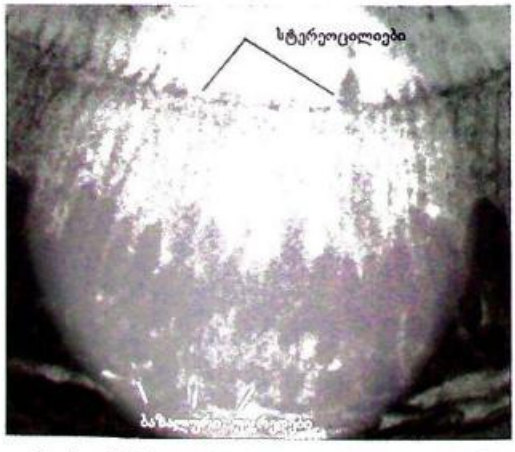
სპერმატოგენურ ეპითელიუმს აღარ შეიცავს. მათ საწყის სეგმენტში მხოლოდ სერტოლის უჯრედები გვხვდება. მომდევნო ძირითად სეგმენტში კედელს ერთშრიანი კუბური ეპითელიუმი ქმნის. ეპითელიუმის ქვეშ მკვრივი შემაერთებელი ქსოვილია. ბადის მილაკები ასევე კუბური ეპითელიუმით არის აგებული.

სათესლის ბადიდან 10-20 ასწვრივი სადინარი გამოდის. მათ კედელში კუბური ეპითელური უჯრედებისა და წამწამიანი უჯრედების გროვები მონაცვლეობით არის განლაგებული. ამ უჯრედების წამწამები სათესლის დანამატის მიმართულებით მოძრაობს. უწამწამო უჯრედები კლაკნილ მილაკებში გამომუშავებული სითხის უმეტეს ნაწილს შთანთქამს. სითხის აბსორბცია და წამწამების მოძრაობა სათესლის დანამატის მიმართულებით სპერმატოზოიდების გადაადგილებას უწყობს ხელს. ეპითელური ფირფიტის ბაზალური მემბრანის ირგვლივ გლუვკუნთოვანი უჯრედების თხელი ირგვლივი შრეა. ასწვრივ მილაკები ერთმანეთს უერთდება და სათესლეს დანამატის სადინარს ქმნის.

სათესლეში წარმოქმნილი სპერმატოზოიდების შემდგომი ტრანსპორტი სათესლის დანამატის სადინრით, დასწვრივი სადინრისა და შარდსადენის მეშვეობით ხორციელდება.

სათესლეს დანამატის სადინარი დაახლოებით 4-6 სმ-ს სიგრძის ძლიერ დახვეული მილია. მის ირგვლივ მდებარე შემაერთებელ ქსოვილთან და სისხლძარღვებთან ერთად იგი სათესლე დანამატის სხეულსა და კუდს ქმნის. იგი ამოფენილია მრავალრიგიანი ცილინდრული ეპითელიუმით, რომლის შემადგენლობაში ბაზალური და ცილინდრული უჯრედები განირჩევა (სურ. 22-7). უჯრედები მდებარეობს ბაზალურ მემბრანაზე, რომლის ქვეშ გლუვკუნთოვანი უჯრედებია. მათი შეკუმშვა სადინრის გასწვრივ სპერმის გადაადგილებას უწყობს ხელს. სადინარი გარედან დაფარულია ფაშარი შემაერთებელი ქსოვილით, რომელშიც კარგად გამოხატული კაპილარული ქსელია. სადინრის ამომფენი ცილინდრული ეპითელური უჯრედების აპიკალურ ზედაპირზე ერთი გრძელი, დატოტვილი და უსწორმასწორო ფორმის მიკროხაოა, რომელსაც ***სტერეოცილია*** ეწოდება. სათესლის დანამატის ეპითელიუმი სპერმატოგენეზის პროცესში წარმოქმნილი ნარჩენი სხეულაკების ათვისებასა და მონელებაში მონაწილეობს.

სათესლეს დანამატიდან დასაბამს იღებს ასწვრივი სადინარი. ეს უკანასკნელი სწორი მილია, რომლის სქელი კედელი კარგად განვითარებულ კუნთოვან გარსს შეიცავს. ეს სადინარი შარდსადენის პროსტატის ნაწილში იხსნება. მისი სანათური საკმაოდ ვიწროა. ლორწოვანი გარსი სიგრძივ ნაოჭებს ქმნის და უმეტეს ნაწილში მრავალრიგიანი ეპითელიუმით არის ამოფენილი. უჯრედები აპიკალურ ზედაპირზე სტერეოცილიებს შეიცავს. ეპითელიუმის ქვეშ საკუთარი ფირფიტაა, რომელიც ელასტიური ბოჭკოებით მდიდარი შემაერთებელი ქსოვილით იქმნება. კუნთოვანი გარსი სქელია და ორი, სიგრძივი და ირგვლივი შრისაგან შედგება. პროსტატაში შესვლამდე სადინარის სანა-



სურ, 22-7. ადამიანის სათესლის დანამატის სადინრის ჰისტოლოგიური პრეპარატი. (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით)

თური ფართოვდება და ე.წ. ***ამპულას*** ქმნის. ამ მიდამოში ეპითელიუმი სქელდება. ლორწოვანი გარსი მრავლობით ნაოჭს ქმნის. ამპულის ტერმინალურ ნაწილს სათესლე ბუშტუკები უერთდება, რის შემდეგაც დასწრივი სადინარი შარდსადენის პროსტატის ნაწილში იხსნება.

მამაკაცის სასქესო სისტემის დამატებითი ჯირკვლები

მამაკაცის სასქესო სისტემის დამატებით ჯირკვლებს ***სათესლე ბუშტუკები, პროსტატა და ბულბო-ურეთრული ჯირკვლები*** ეკუთვნის.

სათესლე ბუშტუკები 15 სმ სიგრძის ორი დახვეული მილისაგან შედგება. სათესლე ბუშტუკების სადინრები დასწრივი სადინრის ამპულურ ნაწილში იხსნება. მათი ლორწოვანი გარსი მრავლობით წვრილ ნაოჭს ქმნის. გარედან სათესლე ბუშტუკები შემაერთებელქსოვილოვანი კაფსულით არის დაფარული, ხოლო შიგნიდან ამოფენილია მრავალრიგიანი ეპითელიუმით, რომლის შემადგენლობაში ცილინდრული უჯრედები და მათ ფუძეში მდებარე მომრგვალო ფორმის უჯრედები შედის. ცილინდრული უჯრედების ციტოპლაზმაში დიდი რაოდენობით მიტოქონდრია, კარგად განვითარებული მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადე და დიდი რაოდენობით სეკრეციული გრანულებია. ციტოპლაზმის ბაზალურ ნაწილში მცირე ზომის ლიპიდური წვეთები და პიგმენტ ლიპოქრომის გროვებია. პიგმენტური ჩანართები პირველად პუბერტულ პერიოდში ჩნდება და ასაკთან ერთად თანდათან მატულობს.

ეპითელიუმის ქვეშ ელასტიური ბოჭკოებით მდიდარი საკუთარი ფირფიტა და გლუმკუნთოვანი უჯრედების თხელი შრეა. სათესლე ბუშტუკების სეკრეტი სპერმატოზოიდების გამააქტივებელ ნივთიერებებს, კერძოდ ფრუქტოზას, ციტრატებს, ინოზიტოლს, პროსტაგლანდინებს და სხვადასხვა ცილებს შეიცავს.

პროსტატა მამაკაცის სასქესო სისტემის ყველაზე დიდი ჯირკვალია. იგი შარდსადენს შარდის ბუშტიდან გამოსვლის ადგილას ეხვევა. გარედან პროსტატა მკვრივი შემაერთებელქსოვილოვანი კაფსულით არის დაფარული. კაფსულიდან ჯირკვლის სიღრმეში მიემართება შემაერთქსოვილოვანი ტიხრები, რომლებიც ჯირკვალს წილაკებად ყოფს. მოზრდილ მამაკაცებში წილაკოვნება ნაკლებად არის გამოხატული. როგორც კაფსულა, ისე ტიხრები დიდი რაოდენობით კუნთოვან ბოჭკოებს შეიცავს. პროსტატის პარენქიმა 30-50 რთული ალვეოლურ-მილაკოვანი ჯირკვლით იქმნება. მათი სადინრები შარდსადენის პროსტატულ ნაწილში რამდენიმე ადგილას იხსნება. უშუალოდ შარდსადენის მიმდებარე ნაწილს პროსტატის ***ცენტრალურ ზონას*** უწოდებენ. ამ მიდამოში მოკლე ლორწოვანი ჯირკვლები გვხვდება. შემდეგ პროსტატის ***გარდამავალი ზონაა***, რომელშიც უფრო გრძელი, დატოტვილი ჯირკვლები მდებარეობს. მათ ***სუბმუკოზურ (ლორწქვეშა) ჯირკვლებს*** უწოდებენ. სულ გარეთ – ***პერიფერიულ ზონაში –მთავარი ჯირკვლები*** მდებარეობს, რომლებიც პროსტატის მოცულობის ძირითად ნაწილს ქმნის. აღსანიშნავია, რომ პროსტატის ადენომის განვითარების ყველაზე ჩვეულ უბანს გარდამავალი ზონა წარმოადგენს. ჯირკვლების ტერმინალური ნაწილების ფორმა საკმაოდ ცვალებადია. სხვადასხვა უბანში ჯირკვლები მრავალრიგიანი (ლორწოვანი ჯირკვლები) ან ერთრიგიანი (მთავარი ჯირკვლები) ეპითელიუმით იქმნება. უჯრედები კარგად განვითარებულ მარცვლოვან ენდოპლაზმურ ბადეს, გოლჯის აპარატს და

დიდი რაოდენობით სეკრეციულ გრანულებს შეიცავს. პროსტატის ჯირკვლების სეკრეტი მჟავე ფოსფატაზას, ამილაზასა და ფიბრინოლიზინს შეიცავს.

კავშირი კლინიკასთან

ასაკის მატებასთან ერთად წინამდებარე ჯირკვლის სტრომა და ჯირკვლები ზომაში მატულობს. ასეთი მდგომარეობა პროსტატის კეთილთვისებიანი ჰიპერპლაზიის სახელით არის ცნობილი. გადიდებული წინამდებარე ჯირკვალი ავიწროებს შარდსადენის სანათურს, რაც შარდის გამოყოფას აძნელებს. 50 წლამდე ასაკის მამაკაცებში პროსტატის ჰიპერპლაზია დაახლოებით 40%-ში გვხვდება. 80 წლის ასაკისათვის ამ დაავადების სიხშირე 95%-ს აღწევს.

ბულბო-ურეთრული ჯირკვლები ალვეოლურ-მილაკოვანი ჯირკვლებია. თითოეული მათგანი საკუთარი სადინრით იხსნება შარდსადენის კავერნოზულ ნაწილში. მათი დიამეტრი დაახლოებით 3-5მმ-ია. ჯირკვლებს წილაკოვანი შენება ახასიათებს. მათი სეპტები შემაერთებელ ქსოვილთან ერთად ჩონჩხის განივზოლიან და გლუვკუნთოვან ელემენტებსაც შეიცავს. ჯირკვლოვანი ეპითელიუმი კუბური (ალვეოლებში) და პირამიდული ან ცილინდრული (მილაკოვან ნაწილებში) ფორმისაა. მათი ციტოპლაზმა დიდი რაოდენობით სეკრეციულ გრანულებს შეიცავს. ადამიანის ბულბო-ურეთრული ჯირკვლების სეკრეტი ლორწოს მსგავსი, ნათელი, წებოვანი სითხეა. იგი სპერმატოზოიდების შემცველ სითხეს სრიალას ხდის.

თავი 23

ქალის სასქესო სისტემა

ქალის სასქესო სისტემა ***ორი საკვერცხის, ორი კვერცხსავლის (საშვილოსნოს ლულის), საშვილოსნოს, საშოსა და გარეთა სასქესო ორგანოებისაგან*** შედგება.

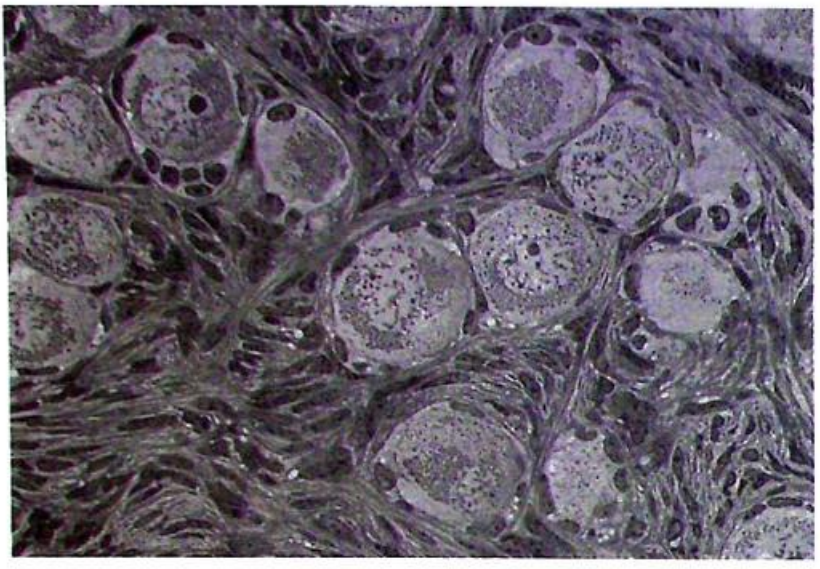
საკვერცხე

საკვერცხეში მდედრობითი სასქესო უჯრედის – კვერცხუჯრედის წარმოქმნა და ქალის სასქესო ჰორმონების – ესტროგენისა და პროგესტერონის გამომუშავება ხდება. საკვერცხე დაახლოებით 3სმ სიგრძის, 1,5 სმ სიგანისა და 1–1,5 სმ სისქის ორგანოა. გარედან საკვერცხე ერთშრიანი ბრტყელი ან კუბური ეპითელიუმით არის დაფარული, რომელსაც ***ჩანასახოვანი ეპითელიუმი*** ეწოდება. მის ქვეშ თხელი, შემაერთქსოვილოვანი კაფსულაა, რომელსაც თეთრი გარსი (tunica albuginea) ეწოდება. საკვერცხის შემადგენლობაში ***ქერქოვან*** და ***ტვინოვან ნივთიერებას*** არჩევენ. უნდა აღინიშნოს, რომ ქერქოვან და ტვინოვან ნივთიერებას შორის მკვეთრი საზღვარი არ არსებობს. ტვინოვანი ნივთიერება იქმნება ფაშარი შემაერთებელი ქსოვილით, რომელიც დიდი რაოდენობით სისხლძარღვებს შეიცავს; ქერქოვანი ნივთიერება უშუალოდ კაფსულის ქვეშ მდებარეობს და დიდი რაოდენობით საკვერცხის ფოლიკულებს შეიცავს. ქერქოვანი ნივთიერების სტრომაში დიდი რაოდენობით ფიბრობლასტებია. ამ უჯრედებს ჰორმონ-წარმომქმნელ უჯრედებად გარდაქმნის უნარი აქვს. მათ საყრდენს ნაზი კოლაგენური ბოჭკოები უქმნის. ქერქოვანი ნივთიერების სტრომა ელასტიურ ბოჭკოებს არ შეიცავს. ტვინოვანი ნივთიერების სტრომა ფაშარი ბოჭკოვანი შემაერთებელი ქსოვილით იქმნება. იგი ფიბრობლასტებს, დიდი რაოდენობით კოლაგენურ და ელასტიურ ბოჭკოებს შეიცავს.

ქერქოვან ნივთიერებაში საკვერცხის ფოლიკულები მდებარეობს. ფოლიკული ბუშტუკია. მისი კედელი კვერცხუჯრედის ირგვლივ მდებარე ფოლიკულური (მარცვლოვანი) უჯრედების ერთი ან რამდენიმე შრისაგან შედგება. ფოლიკულების წარმოქმნა ადრეულ ემბრიონულ პერიოდში იწყება. განვითარების ეტაპების მიხედვით ***პრიმორდიულ, პირველად, მზარდ და მწიფე ფოლიკულს*** არჩევენ.

ფოლიკულების განვითარება (ფოლიკულოგენეზი). ***პრიმორდიული ფოლიკული*** (სურ. 23-1) ემბრიონული განვითარების ადრეულ ეტაპზე წარმოიქმნება (იხ. თავი 3). მისი კედელი ბრტყელი ფოლიკულური უჯრედების ერთი შრით იქმნება. კვერცხუჯრედი სფერული ფორმისაა. მისი დიამეტრი დაახლოებით 25 მკმ-ია. მას ოდნავ ექსცენტრულად მდებარე დიდი ბირთვი და კარგად გამოხატული ბირთვაკი აქვს. ციტოპლაზმაში დიდი რაოდენობით მიტოქონდრიები, გოლჯის აპარატი და ენდოპლაზმური ბადის ცისტერნებია. ფოლიკულური უჯრედები ირგვლივ მდებარე სტრომისაგან ბაზალური მემბრანით არის გამოყოფილი.

ფოლიკულის შემდგომი ცვლილებები პირველ რიგში ოოციტთან არის დაკავშირებული. ოოციტი ზომაში მნიშვნელოვნად მატულობს. მისი დიამეტრი 25 მკმ-დან 125-150 მკმ-მდე



სურ. 23-1. პრიმორდიული ფოლიკულები მაიმუნის საკვერცხეში. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით)

იზრდება. ბირთვის, ენდოპლაზმური ბადისა და გოლჯის კომპლექსის მოცულობა მნიშვნელოვნად მატულობს. იზრდება მიტოქონდრიების რაოდენობა, რომლებიც მთელ ციტოპლაზმაში თანაბრად არის განაწილებული. ზრდის დამთავრების შემდეგ პირველი რიგის ოოციტი I მეიოზურ გაყოფას იწყებს და პროფაზაში ჩერდება. ამ ეტაპზე ბირთვში ქრომოსომები განირჩევა. ბირთვი დიდი რაოდენობით კარიოპლაზმას შეიცავს. ოოციტის ზომაში მატებასთან ერთად, ფოლიკულური უჯრედები ფორმას იცვლის და კუბური ხდება. ასეთ ფოლიკულს ***პირველადი ფოლიკული*** ეწოდება.

შემდგომში ფოლიკულური უჯრედები მრავლდება და კვერცხუჯრედის ირგვლივ მარცვლოვანი შრის წარმოქმნა იწყება. თავდაპირველად ფოლიკულის კედელი ორშრიანი ხდება (სურ. 23-2), შემდეგ კი შრეების რაოდენობა განუხრელად მატულობს. ასეთ ფოლიკულს ***მზარდი ფოლიკული*** ეწოდება.

კვერცხუჯრედსა და მის მფარავ ფოლიკულურ უჯრედებს შორის გლიკოპროტეინუ-



სურ. 23-2. ორშრიანი ფოლიკული მაიმუნის საკვერცხეში (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით)

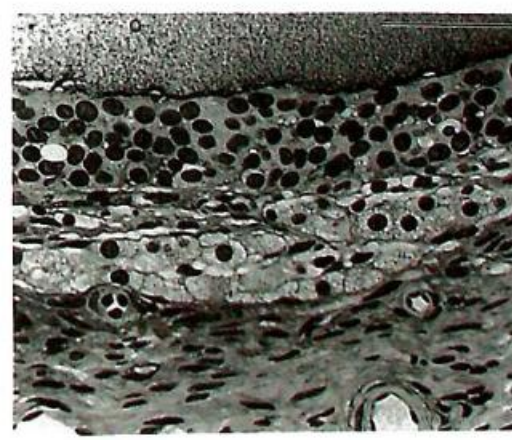


სურ. 23-3. მეორადი (ბუშტუკისებრი) ფოლიკული მაიმუნის საკვერცხიდან. (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით)

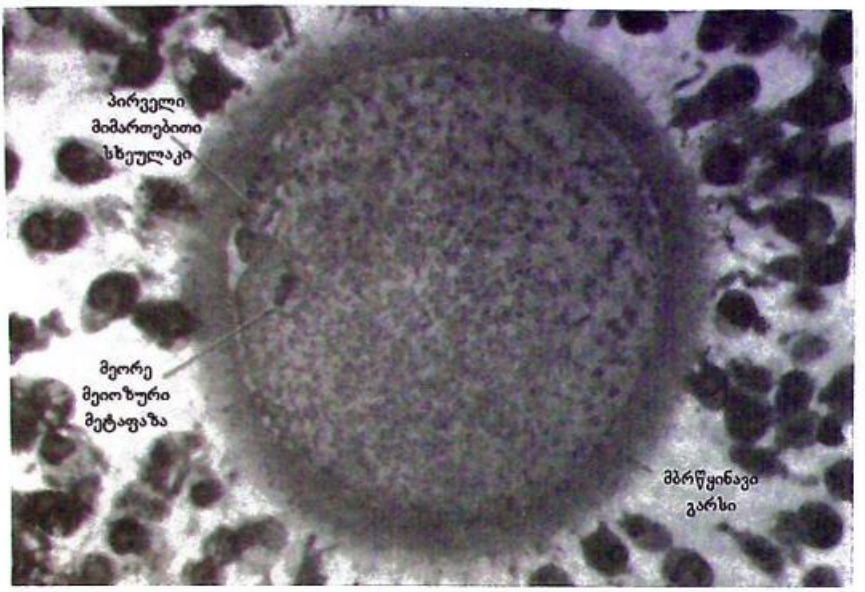
ლი შრე – ***მბრწყინავი გარსი*** ყალიბდება. მის წარმოქმნაში, როგორც კვერცხუჯრედი, ისე ფოლიკულური უჯრედები მონაწილეობს. ფოლიკულური უჯრედები ქმნის ციტოპლაზმურ მორჩებს, რომლებიც, მბრწყინავი გარსის გავლით, კვერცხუჯრედის მემბრანას ნექსუსების მეშვეობით უკავშირდებიან. ფოლიკულის ზრდასთან ერთად ფოლიკულურ უჯრედებს შორის მცირე ზომის სივრცეები ჩნდება, რომლებშიც ფოლიკულური სითხე გროვდება. სივრცეები ერთიანდება და თავდაპირველად მცირე ზომის ერთიან სივრცეს – ***ანტრუმს*** წარმოქმნის. ასეთ ფოლიკულს ***მეორად (ბუშტუკისებურ) ფოლიკულს*** უწოდებენ (სურ. 23-3). ფოლიკულის ზრდასთან ერთად ანტრუმის ზომებიც მატულობს. ფოლიკულური სითხე პლაზმის ტრანსუდატსა და ფოლიკულური უჯრედების სეკრეციის პროდუქტებს შეიცავს.

ანტრუმის წარმოქმნის შემდეგ კვერცხუჯრედი მფარავი ფოლიკულური უჯრედების მეშვეობით მაგრდება ფოლიკულის კედლის ერთ უბანში, სადაც იგი მცირე ზომის შემაღლებას ქმნის. ამ უბანს ***კვერცხის მატარებელი გორაკი*** ეწოდება. ფოლიკულის ირგვლივ არსებული სტრომა დიფერენციაციას იწყებს და ***ფოლიკულის თეკას*** (თეკა ბერძნულად ყუთს ნიშნავს) წარმოქმნის. შემდგომში თეკა ***შიგნითა (theca interna)*** და ***გარეთა (theca externa)*** შრეებად იყოფა. **theca interna**-ში მდებარეობს უჯრედები, რომლებსაც სტეროიდმასინთეზებელი უჯრედების ულტრასტრუქტურა აქვს. კერძოდ, მათი ციტოპლაზმა დიდი რაოდენობით გლუვი ენდოპლაზმური ბადის არხებს, მილაკოვან კრისტებიან მიტოქონდრიებსა და ცხიმის წვეთებს შეიცავს. როგორც ვარაუდობენ, ამ შრეში ანდროსტენედიონი გამომუშავდება, რომელსაც ფოლიკულური უჯრედები ესტრადიოლად გარდაქმნის. **theca interna** დიდი რაოდენობით სისხლძარღვებს შეიცავს. **theca externa,** ძირითადად, შემაერთებელი ქსოვილით არის წარმოდგენილი (სურ. 23-4). შიგნითა შრის მდიდარი კაპილარული ქსელი, სწორედ გარეთა შრის სისხლძარღვებიდან იღებს დასაბამს. თეკას შრეებს შორის საზღვარი კარგად არის გამოკვეთილი.

მეორადი ფოლიკული ***მწიფე (გრააფის) ფოლიკულს*** აძლევს დასაბამს. მწიფე ფოლიკული დაახლოებით 2,5 სმ დიამეტრის მქონე ბუშტუკია, რომელიც საკვერცხის ზედაპირზე შესამჩნევ (1 სმ ან მეტი სიდიდის) გამოდრეკილობას ქმნის. ანტრუმში სითხის



სურ. 23-4. შიგნითა და გარეთა თეკას ჰისტოლოგიური პრეპარატი (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით).



სურ, 23-5. II რიგის ოოციტი მწიფე ფოლიკულში (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით)

რაოდენობის მატებასთან ერთად, ფოლიკულის კედელი თანდათანობით თხელდება.

მწიფე ფოლიკულის წარმოქმნის შემდეგ I რიგის ოოციტი, რომელიც I მეიოზური გაყოფის პროფაზაშია გაჩერებული, გაყოფას აგრძელებს და II რიგის ოოციტსა და პირველ მიმართებით სხეულაკს წარმოქმნის (სურ. 23-5). II რიგის ოოციტი II მეიოზურ გაყოფას იწყებს და მეტაფაზაში ჩერდება. ამ დროისათვის კვერცხის მატარებელი გორაკის ფუძეში ფოლიკულური უჯრედები ერთმანეთს ნელნელა სცილდება. მათ შორის მცირე ზომის სივრცეები ჩნდება, რომლებიც სითხით ივსება. ეს სივრცეები თანდათანობით ერთიანდება და, საბოლოოდ, კვერცხუჯრედი, მფარავი ფოლიკულური უჯრედების ერთი შრით, კვერცხის მატარებელ გორაკს სცილდება და ანტრუმში გადაინაცვლებს. ამ ეტაპზე გრააფის ფოლიკული ***ოვულაციას*** განიცდის.

ოვულაცია. ფოლიკულის გარეთა კიდეზე, იმ უბანში, რომლითაც იგი საკვერცხის ზედაპირიდან არის გამოდრეკილი, ჩნდება მკრთალი, ოვალური ფორმის არე, რომელსაც ***სტიგმას*** უწოდებენ. სტიგმა ოვულაციის დაწყების პირველი მორფოლოგიური ნიშანია. იგი კაპილარებში სისხლის მოძრაობის ადგილობრივი შეფერხების შედეგად წარმოიქმნება. სისხლის მიმოქცევის დარღვევა ფოლიკულური უჯრედებისა და შემაერთებელი ქსოვილის დეზორგანიზაციას იწვევს. სტიგმის მიდამოში ფოლიკულის კედლის სისქე 80 მკმ-დან 20 მკმ-მდე (შესაძლოა უფრო მეტადაც) მცირდება. ფოლიკულის კედელში ფერმენტ კოლაგენაზასა და პლაზმინის მაღალი აქტივობა ვლინდება. ყოველივე აღნიშნული უჯრედების ტრანსლოკაციას, ბაზალური მემბრანის დაშლას, თეკასა და თეთრი გარსის კოლაგენური ბოჭკოების დისოციაციასა და ფრაგმენტაციას განაპირობებს.

სტიგმის მიდამოში კედელი მაქსიმალურად თხელია და იგი საკვერცხის ზედაპირზე ბუშტუკის ფორმის გამოდრეკილობას ქმნის. წარმოქმნიდან 1-2 წთ-ში ბუშტუკი სკდება. კვერცხუჯრედი და მისი მფარავი ფოლიკულური უჯრედები, მცირე რაოდენობით ფოლიკულურ სითხესთან ერთად, საკვერცხის

ზედაპირზე გამოდის. მწიფე ფოლიკულის გასკდომას და კვერცხუჯრედის გარეთ გამოსვლას ***ოვულაცია*** ეწოდება. ჩვეულებრივ, თითოეულ ციკლზე საკვერცხიდან მხოლოდ ერთი კვერცხუჯრედი გამოიყოფა. იშვიათად, შესაძლებელია ორი (კიდევ უფრო იშვიათად სამი ან მეტი) ფოლიკულის მომწიფება და ოვულაცია. ზოგიერთი ციკლი შესაძლოა ანოვულაციური იყოს. ასეთი ციკლის შემთხვევაში ფოლიკულში კვერცხუჯრედი არ არის.

ფოლიკულების ატრეზია. ფოლიკულების მომწიფება საკვერცხეში ციკლურ ხასიათს ატარებს. თითოეული ციკლის განმავლობაში 5-12 პირველადი ფოლიკულის განვითარება იწყება. მათი უმრავლესობა უკუგანვითარებას განიცდის. ფოლიკულს, რომელიც გრააფის ბუშტუკის სტადიას აღწევს ***დომინანტური ფოლიკული*** ეწოდება.

ფოლიკულების ატრეზია მთელი სიცოცხლის მანძილზე მიმდინარეობს. ჯანმრთელი ქალის საკვერცხეში დეგენერაციული ფოლიკულების არსებობა ნორმული მოვლენაა. ატრეზია შეიძლება ფოლიკულის განვითარების ნებისმიერ სტადიაზე დაიწყოს. პირველად ფოლიკულებში ატრეზია კვერცხუჯრედის დეგენერაციით იწყება, რასაც მარცვლოვანი შრის დაშლა მოჰყვება. ამის შედეგად სტრომაში წარმოქმნილი მცირე ზომის სივრცე შემაერთებელი ქსოვილით ივსება და უკვალოდ ქრება.

ადამიანის საკვერცხეში დიდი ზომის ფოლიკულების ატრეზია მარცვლოვან შრეში ცვლილებებით იწყება, რასაც მეორადად ოოციტის დაზიანება ახლავს თან. შემაერთებელი ქსოვილი, მასში მდებარე კაპილარებთან ერთად, ფოლიკულის მარცვლოვან შრეში იჭრება. ამის შედეგად მარცვლოვანი შრე ფაშარი ხდება და მისი უჯრედები ანტრუმში გადაინაცვლებს. შიგნითა თეკას უჯრედები ჰიპერტროფიას განიცდის. ბაზალური მემბრანა სქელდება და ***„მინისებრ მემბრანას“*** ქმნის, რაც ატრეზიული ფოლიკულისათვის დამახასიათებელი მორფოლოგიური ნიშანია. ამ ცვლილებებს ძალიან სწრაფად ოოციტის კვდომა მოჰყვება. ფოლიკულური უჯრედების სულ უფრო მზარდი დაზიანების შედეგად ფოლიკული იკუმშება. მბრწყინავი გარსი კვერცხუჯრედის სიკვდილის შემდეგ მცირე ხნის მანძილზე კიდევ განირჩევა. შიგნითა თეკას უჯრედები სვეტის ფორმის დაჯგუფებებს ქმნის. მათში ცხიმის წვეთების დაგროვება იწყება.

საბოლოოდ „მინისებრი მემბრანა“ და თეკას უჯრედების სვეტები იშლება. უჯრედები, სხვადასხვა ზომის ჯგუფების სახით, საკვერცხის სტრომაში იფანტება. ფოლიკულის ნარჩენები საკვერცხეში მცირე ზომის ნაწიბურის სახით რჩება. ყოველ ციკლზე დიდი რაოდენობით ფოლიკულების დაღუპვა ერთი შეხედვით უაზრო და არაეკონომიური ჩანს. თუმცა, უნდა გავითვალისწინოთ, რომ ეს ფოლიკულები დეგენერაციის დაწყებამდე მნიშვნელოვანი რაოდენობით ესტროგენებს გამოიმუშავებს, რასაც სისხლში ესტროგენების საჭირო დონის შენარჩუნებისათვის დიდი მნიშვნელობა აქვს.

ყვითელი სხეული. ოვულაციისა და ფოლიკულური სითხის გამოსვლის შემდეგ ფოლიკულის კედელი იფუშება. ბაზალური მემბრანა ოვულაციის დროს იშლება. შესაბამისად, ოვულაციის დროს დაზიანებული თეკას სისხლძარღვებიდან სისხლი ფოლიკულის ღრუში აღწევს. მცირე ზომის სისხლჩაქცევების უბნებში შემდგომში თრომბი წარმოიქმნება. ფოლიკულის მარცვლოვანი უჯრედები და შიგნითა თეკას უჯრედები მნიშვნელოვან ცვლილებებს განიცდის. მათში ცხიმის დაგროვება იწყება, რის შედეგადაც მარცვლოვანი უჯრედები თანდათან ლუთეინურ უჯრედებად გარდაიქმნება. ლუთეინურ უჯრედებს

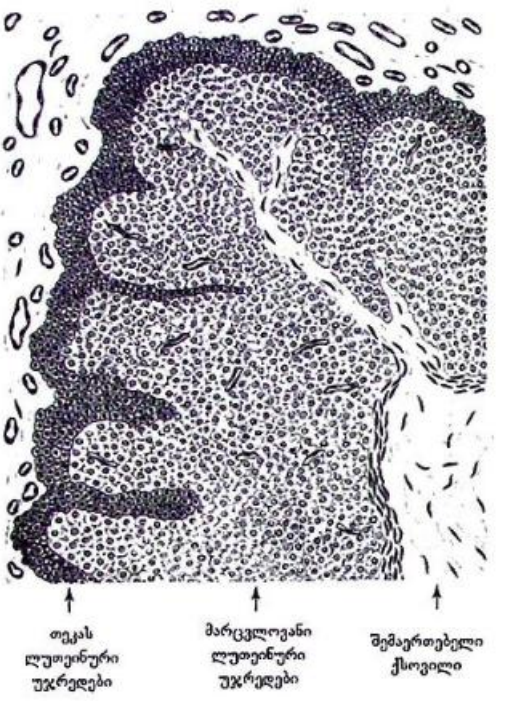
შორის თეკას სისხლძარღვები ჩაიზრდება და ახალ კაპილარულ ქსელს წარმოქმნის. სისხლძარღვებთან ერთად ლუთეინურ უჯრედებს შორის ფიბრობლასტებიც განთავსდება. ფიბრობლასტები უჯრედშორისი ნივთიერების წარმოქმნას იწყებს და მალე ლუთეინურ უჯრედებს შორის ნაზი შემაერთქსოვილოვანი ბადე ყალიბდება. ცენტრალურად მდებარე თრომბი ფიბროზული ქსოვილით იცვლება.

პოსტოვულაციური ცვლილებების დამთავრების შემდეგ ფოლიკულის ნარჩენებიდან ***ყვითელი სხეული*** ყალიბდება.

არჩევენ ორი სახის ყვითელ სხეულს:

- ***ცრუ ანუ მენსტრუაციის ყვითელ სხეულს***, რომელიც 10-14 დღის მანძილზე არსებობს და შემდეგ უკუგანვითარებას განიცდის;
- ***ნამდვილ ანუ ორსულობის ყვითელ სხეულს,*** რომელიც განაყოფიერების შემთხვევაში დაახლოებით 2 თვის მანძილზე ასრულებს ფუნქციას და შემდეგ უკუგანვითარებას განიცდის. ორსულობის ყვითელი სხეულის შენარჩუნებას ადამიანის ქორიონული გონადოტროპული ჰორმონის მოქმედება განაპირობებს, რომელიც პლაცენტაში გამომუშავდება.

ყვითელ სხეულში ლუთეინური უჯრედები განლაგებულია ჯგუფებად, რომლებიც ერთმანეთთან შემაერთებელი ქსოვილის თხელი ჩანაფენებით არის გამოყოფილი. მათ შორის ორი ტიპის ლუთეინურ უჯრედებს არჩევენ (სურ. 23-6). I ტიპის უჯრედები ***მარცვლოვანი ლუთეინური უჯრედებია***. ისინი ფოლიკულის კედლის მარცვლოვანი უჯრედებისაგან ვითარდება. მარცვლოვანი ლუთეინური უჯრედები ყვითელი სხეულის ძირითად ნაწილს ქმნის. ისინი დიდი ზომის ნათელი უჯრედებია. II ტიპის უჯრედები შიგნითა თეკის უჯრედებისაგან წარმოიქმნება და მათ



სურ. 23-6. ყვითელი სხეულის აგებულების სქემა (**L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით**).

თეკას ლუთეინურ უჯრედებს უწოდებენ. ისინი ყვითელი სხეულის პერიფერიაზე მდებარეობენ. თეკას ლუთეინური უჯრედები მცირე ზომისაა და მათი ციტოპლაზმა ინტენსიურად იღებება.

მარცვლოვანი ლუთეინური უჯრედები 30 მკმ დიამეტრის მქონე უჯრედებია. მათი მემბრანა ქმნის დიდი რაოდენობით გრძელ მიკროხაოებს, რომლებიც მეზობელი უჯრედების ზედაპირზე მცირე ჩანადრეკებში თავსდება. ბირთვი ნათელია, ბირთვაკი კარგად არის გამოხატული. ციტოპლაზმაში დიდი რაოდენობით სხვადასხვა ფორმის მიტოქონდრიებია. მიტოქონდრიებს, ძირითადად, მილაკოვანი კრისტები აქვს. გლუვი ენდოპლაზმური ბადე და გოლჯის კომპლექსი ძალიან კარგად არის განვითარებული. მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადე ცალკეული არხების სახით გვხვდება. ციტოპლაზმა დიდი

რაოდენობით ცხიმის წვეთებს შეიცავს. მათი რაოდენობა ყვითელი სხეულის ინვოლუციის პერიოდში მატულობს. ორსულობის ყვითელი სხეულის მარცვლოვანი ლუთეინური უჯრედები მცირე ზომის ელექტრონულად მკვრივ გრანულებს შეიცავს, რომლის შემადგენლობაში პეპტიდური ჰორმონი – ***რელაქსანი*** ელინდება.

თეკას ლუთეინური უჯრედები, ძირითადად, მარცვლოვანი ლუთეინური უჯრედების მსგავსი აგებულებით ხასიათდება. მათგან განსხვავებით, თეკას ლუთეინურ უჯრედებს გრძელი მიკროხაოების არსებობა არ ახასიათებს, ბირთვი მეტი რაოდენობით ჰეტეროქრომატინს შეიცავს, ხოლო გოლჯის აპარატი უფრო სუსტად არის განვითარებული. ციტოპლაზმის ძირითადი ნაწილი გლუვ ენდოპლაზმურ ბადეს უჭირავს.

თეკას ლუთეინურ უჯრედებს რელაქსანის შემცველი გრანულების არსებობა არ ახასიათებს.

ლუთეინური უჯრედების მორფოლოგიური თავისებურებანი მათ ფუნქციურ სპეციფიურობას განაპირობებს. მარცვლოვანი ლუთეინური უჯრედები პროგესტერონს, თეკას ლუთეინური უჯრედები კი – პროგესტერონთან ერთად ესტრადიოლსა და ესტრონს გამოიმუშავებს.

ფუნქციის შესრულების შემდეგ ყვითელი სხეულის უჯრედები აპოპტოზს განიცდის. აპოპტოზურ სხეულაკებს მაკროფაგები შთანთქამს. ყვითელი სხეულის ადგილას რჩება მკვრივი შემაერთებელქსოვილოვანი ნაწიბური, რომელსაც ***თეთრი სხეული*** ეწოდება. თეთრმა სხეულმა შეიძლება თვეების მანძილზე იარსებოს. საბოლოოდ, მისი ალაგება საკვერცხის სტრომის მაკროფაგების მიერ ხორციელდება.

საკვერცხის ფუნქციის ენდოკრინული რეგულაცია. საკვერცხეში მიმდინარე ცვლილებებს ციკლური ხასიათი აქვს. ციკლის I ნახევარში, რომლის დასასრული ოვულაციას ემთხვევა, ფოლიკულის მომწიფება მიმდინარეობს. ციკლის ამ მონაკვეთს ***ფოლიკულურ ფაზას*** უწოდებენ. ოვულაციის შემდეგ საკვერცხეში ***ყვითელი სხეულის ფაზა*** იწყება. თუ კვერცხუჯრედის განაყოფიერება არ მოხდა, ყვითელი სხეულის ფაზა კვლავ ფოლიკულური ფაზით იცვლება და ციკლი თავიდან იწყება.

საკვერცხის ფუნქციას ჰიპოფიზის ფოლიკულმასტიმულირებელი და მალუთეინიზებელი ჰორმონი არეგულირებს. თავის მხრივ, ამ ჰორმონების რეგულაციას ჰიპოთალამუსის გონადოტროპინ-რილიზინგ ჰორმონები აკონტროლებს. საკვერცხის ჰორმონები უკუკავშირის პრინციპით ჰიპოთალამო-ჰიპოფიზურ სისტემაზე მოქმედებს და გონადოტროპული ჰორმონების გამოყოფის მოდულაციას ახდენს (იხ. თავი 17).

პირველადი ფოლიკულის ფორმირება გონადოტროპულ ჰორმონებზე არ არის დამოკიდებული, მაგრამ მისი შემდგომი განვითარება და მწიფე ფოლიკულის წარმოქმნა ფოლიკულმასტიმულირებელი ჰორმონის (ფმჰ) გავლენით მიმდინარეობს. ფმჰ-ს რეცეპტორები მარცვლოვანი უჯრედების მემბრანაში მდებარეობს. ამ ჰორმონის გავლენით მარცვლოვანი უჯრედები მრავლდება, მათში ფმჰ-ს რეცეპტორების რაოდენობა მატულობს. აქტიურდება ფერმენტი არომატაზა, რომელიც ესტრადიოლის სინთეზისათვის არის აუცილებელი. მალუთეინიზებელი ჰორმონის (ლჰ) რეცეპტორები უპირატესად შიგნითა თეკას უჯრედების მემბრანაში მდებარეობს. ლჰ-ს მოქმედებით თეკას უჯრედები დიფერენცირდება და ჰორმონ ტესტოსტერონს წარმოქმნის. ეს უკანასკნელი ფოლიკულის ბაზალური მემბრანის გავლით მარცვლოვანი შრის უჯრედებს აღწევს. მარცვლოვანი შრის უჯრედები

ტესტოსტერონს ითვისებს და ფერმენტ არომატაზას მეშვეობით ესტრადიოლად გარდაქმნის. ესტრადიოლი, თავის მხრივ, მარცვლოვანი უჯრედების პროლიფერაციას ასტიმულებს. ესტრადიოლი შიგნითა თეკას კაპილარების მეშვეობით სისხლში გადადის და ცირკულაციაში მყოფი ჰორმონის დონეს ზრდის.

ფოლიკულური ფაზის ბოლოს ჰიპოფიზში მალუთეინიზებელი ჰორმონის გამოყოფა ძლიერდება. სისხლში ლჰ-ს რაოდენობის პიკური მაჩვენებლის მიღწევიდან 16-20 სთ-ის შემდეგ ოვულაცია იწყება. პრეოვულაციურ პერიოდში მარცვლოვან უჯრედებს ლჰ-ს რეცეპტორები უვითარდება. ლჰ-ს მოქმედების საპასუხოდ, ოვულაციის შემდეგ, მარცვლოვანი უჯრედები პროგესტერონის გამომუშავებას იწყებს და ყვითელი სხეულის უჯრედებად გარდაიქმნება.

საშვილოსნოს ლულა

საშვილოსნოს ლულა 12 სმ სიგრძის კუნთოვანი მილია. მისი ერთი ბოლო პერიტონეუმის ღრუში, საკვერცხის მახლობლად იხსნება, მეორე კი საშვილოსნოს ღრუსთან არის დაკავშირებული. საშვილოსნოს ლულა ოთხი – ***ინფუნდიბულუმის, ამპულური, ყელისა და ინტერსტიციული*** ნაწილისაგან შედგება. ლულის კედელი საშვილოსნოს მიმართულებით თანდათან სქელდება, სანათური კი ვიწროვდება.

ლულის კედელი სამი – ლორწოვანი, კუნთოვანი და სეროზული – გარსისაგან შედგება. ლორწოვანი გარსი ქმნის სირძივ ნაოჭებს, რომლებიც ამპულურ ნაწილში განსაკუთრებით მრავალრიცხოვანია. საშვილოსნოს მახლობლად ნაოჭების რაოდენობა კლებულობს. ეპითელური ფირფიტა ერთშრიანი კუბური ეპითელიუმით იქმნება და ორი ტიპის – წამწამიან და ჯირკვლოვან უჯრედებს შეიცავს (სურ. 23-7). წამწამიანი უჯრედები ჯგუფებად არის განლაგებული. ისინი ყველაზე დიდი რაოდენობით ინფუნდიბულუმის, ყველაზე მცირე რაოდენობით კი ყელის მიდამოში გვხვდება. წამწამები საშვილოსნოს მიმართულებით მოძრაობს და გლანდულოციტების მიერ გამოყოფილი სეკრეტის მოძრაობას მნიშვნელოვნად უწყობს ხელს. ჯირკვლების სეკრეტი, ერთი მხრივ, კვერცხუჯრედს ლულაში ყოფნის პერიოდში იცავს და კვებავს, მეორე მხრივ კი, სპერმის გააქტივებას (კაპაციტაციას) იწვევს. ვარაუდობენ, რომ ინფუნდიბულუმის წამწამების მოძრაობა მნიშვნელოვნად უწყობს ხელს კვერცხუჯრედის ამპულურ ნაწილში მოხვედრას, სადაც, ჩვეულებრივ, განაყოფიერება მიმდინარეობს.

აქვე უნდა აღინიშნოს, რომ უმოძრაო წამწამის სინდრომით (კართაგენერის დაავადება) დაავადებულ ქალებში კვერცხუჯრედისა და ზიგოტის გადაადგილება კვერცხსავალში ნორმალურად მიმდინარეობს, რაც გვაფიქრებინებს, რომ წამწამების როლი ამ პროცესში არცთუ ისე მნიშვნელოვანი უნდა იყოს.

ლულის ამომფენი ეპითელური უჯრედები



სურ. 23-7. საშვილოსნოს ლულის შიგნითა ზედაპირის სკანოგრამა. დიდი რაოდენობით წამწამიან უჯრედებს შორის ჩანს სეკრეციული უჯრედი (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით).

საკვერცხის ციკლის ფაზების მიხედვით განსხვავებულ ცვლილებებს განიცდის. ფოლიკულურ ფაზაში უჯრედების სიმაღლე მაქსიმალურ მნიშვნელობას აღწევს, შემდეგ თანდათან მცირდება და ლუთეინური ფაზის ბოლოს მინიმალურია. ყვითელი სხეულის ფაზაში წამწამიანი უჯრედების უმეტესობა წამწამებს კარგავს, ხოლო სეკრეციული უჯრედების აქტივობა მნიშვნელოვნად იზრდება. აღსანიშნავია, რომ წამწამების რაოდენობის შემცირება ინფუნდიბულუმის ნაწილში განსაკუთრებით შესამჩნევია. წამწამების განვითარებას ესტროგენები, მათი მოძრაობის ინტენსივობას კი – პროგესტერონი არეგულირებს.

ლორწოვანი გარსის საკუთარი ფირფიტა ფაშარი შემაერთებელი ქსოვილით იქმნება. მის შემადგენლობაში ძალიან დიდი რაოდენობით საკვერცხის სტრომის უჯრედების მსგავსი თითისტარისებრი უჯრედები და რეტიკულური ბოჭკოებია. კუნთოვანი გარსი სქელი შიგნითა ირგვლივი და გარეთა თხელი, გასწვრივი შრისაგან შედგება. საშვილოსნოს მიმართულებით კუნთოვანი გარსი თანდათან სქელდება. გარედან საშვილოსნოს ლულა სეროზული გარსით არის დაფარული.

საშვილოსნოს ლულის კედელი დიდი რაოდენობით სისხლძარღვებს შეიცავს, რომელთა სისხლსაცსეობა ოვულაციის მომენტისათვის მნიშვნელოვნად მატულობს.

საშვილოსნო

საშვილოსნო მსხლის ფორმის ორგანოა, რომელიც სხეულისა და ყელისაგან შედგება. სხეულის ნაწილს, რომელიც საშვილოსნოს ლულების შესვლის ადგილის ზემოთ მდებარეობს, საშვილოსნოს ძირი ეწოდება.

საშვილოსნოს კედელი საკმაოდ სქელია და იგი სამი გარსის – ***ენდომეტრიუმის, მიომეტრიუმისა*** და ***პერიმეტრიუმისაგან*** შედგება.

ენდომეტრიუმში ეპითელურ და საკუთარ ფირფიტას არჩევენ. ენდომეტრიუმის ეპითელური ფირფიტა ერთშრიანი ცილინდრული ეპითელური უჯრედებით იქმნება. მათ შორის, მცირერიცხოვანი უჯრედების სახით, წამწამიანი უჯრედებია გაფანტული. ეპითელური ფირფიტა საკუთარ ფირფიტაში იდრიკება და საშვილოსნოს ჯირკვლებს ქმნის. საშვილოსნოს ჯირკვლები მარტივი მილაკოვანი ჯირკვლებია. ისინი საკუთარი ფირფიტის მთელ სისქეს იკავებენ. საკუთარი ფირფიტა ფაშარი ბოჭკოვანი შემაერთებელი ქსოვილით იქმნება. მასში დიდი რაოდენობით ვარსკვლავისებრი უჯრედები და რეტიკულური ბოჭკოებია. ეპითელურ და საკუთარ ფირფიტას შორის სქელი ბაზალური მემბრანაა. საკუთარ ფირფიტაში ლიმფოციტები, მარცვლოვანი ლეიკოციტები და მაკროფაგები გვხვდება. საშვილოსნოს ლორწოვანი გარსი – ენდომეტრიუმი საკვერცხის ფაზების შესაბამისად ციკლურ ცვლილებებს განიცდის. ამ ცვლილებების ერთობლიობას ***მენსტრუალური ციკლი*** ეწოდება. მენსტრუალური ციკლის ბოლოს ენდომეტრიუმის ზედაპირული შრე მთლიანად იფცქვნება და მომდევნო ციკლში ისევ აღდგება. ენდომეტრიუმის ამ ნაწილს ***ფუნქციურ შრეს*** უწოდებენ. ენდომეტრიუმის ის ნაწილი, რომელიც ნარჩუნდება, ***ბაზალური შრის*** სახელწოდებით არის ცნობილი. ფუნქციური შრის აღდგენა ბაზალური შრის ხარჯზე წარმოებს.

მიომეტრიუმი 12–15 მმ სისქის კუნთოვანი გარსია. ცალკეული გლუვკუნთოვანი ბოჭკოს სიგრძე 40-დან 90 მკმ-მდე მერყეობს. ორსულობის დროს ბოჭკოების სიგრძე 600 მკმ–ს (შესაძლოა მეტსაც) აღწევს.

კუნთოვანი გარსის შემადგენლობაში სამი –

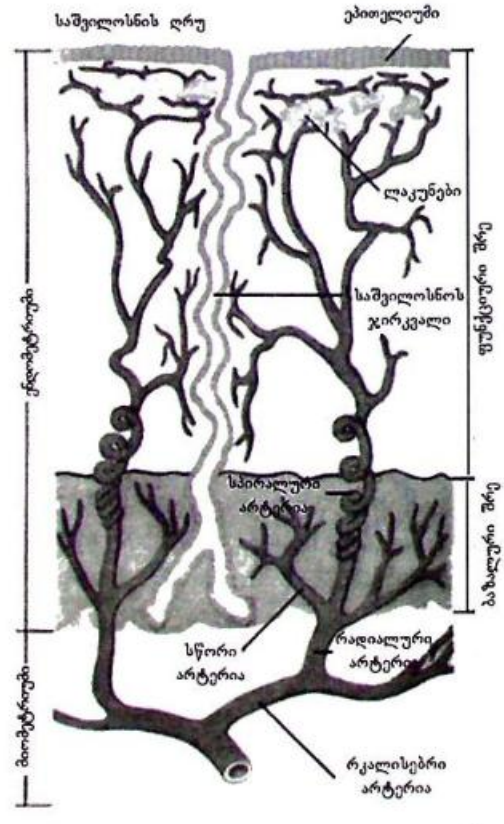
შიგნითა, შუა და გარეთა შრე განირჩევა. შრეებს შორის შემაერთქსოვილოვანი ჩანაფენებია. შიგნითა შრე, ძირითადად, სიგრძივ მიმართული კუნთოვანი ბოჭკოებისაგან შედგება. შუა გარსი ყველაზე სქელია. იგი ირგვლივი და ირიბი კუნთოვანი ბოჭკოებით იქმნება და დიდი რაოდენობით სისხლძარღვებს შეიცავს. გარეთა შრე თხელია და სიგრძივ მიმართულ კუნთოვან ბოჭკოებს შეიცავს.

კუნთოვანი გარსის შუა შრეში საშვილოსნოს არტერიების მრავალრიცხოვანი ტოტები, ე.წ. ***რკალისებრი არტერიები*** მდებარეობს. რკალისებრი არტერიები ორ სისხლძარღვოვან წნულს წარმოქმნის. ერთი მათგანი მიომეტრიუმის ზედაპირულ შრეს კვებავს. მეორე წნულის სისხლძარღვები დასაბამს აძლევს ***რადიალურ არტერიებს***, რომლებიც მიომეტრიუმ-ენდომეტრიუმის საზღვარზე ***სწორ არტერიებს*** ქმნის. სწორი არტერიები ენდომეტრიუმის ბაზალურ შრეს კვებავს, რადიალური არტერიების ნაწილი ენდომეტრიუმის ფუნქციურ შრეში იჭრება, იგრიხება და ***სპირალურ არტერიებს*** აძლევს დასაბამს. სპირალური არტერიები გრძელდება არტერიოლებში, რომლებიც, თავის მხრივ, ენდომეტრიუმის ზედაპირულ ნაწილში დიდი რაოდენობით კაპილარებს და ლაკუნებს აძლევს დასაბამს (სურ. 23-8).

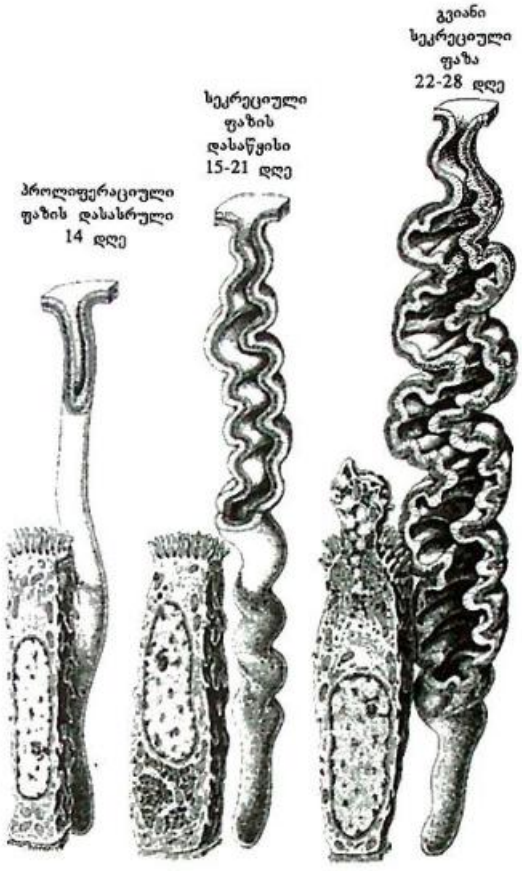
გარედან საშვილოსნო სეროზული გარსით არის დაფარული. საშვილოსნოს წინა ზედაპირზე, ქვემო ნაწილში, რომლითაც იგი შარდის ბუშტს ეხება, სეროზული გარსი არ არის და მიომეტრიუმი მხოლოდ შემაერთებელი ქსოვილით არის დაფარული.

მენსტრუალური ციკლი. სქესობრივი მომწიფების (პუბერტული) პერიოდის დადგომიდან მენოპაუზამდე საშვილოსნოს ენდომეტრიუმი ციკლურ ცვლილებებს განიცდის. მენსტრუალური ციკლი განუწყვეტლივ მიმდინარე ცვლილებების რამდენიმე თანმიმდევრული ფაზისაგან შედგება. მენსტრუალური ციკლი ენდომეტრიუმის ფუნქციური შრის ჩამოფცქვნით ბოლოვდება. ციკლის ხანგრძლივობა 21-დან 35 დღემდე (საშუალოდ 28 დღე) მერყეობს.

მენსტრუალური ციკლის პირველი ფაზა ***პროლიფერაციული ფაზაა***. იგი მენსტრუალურ სისხლდენას მოსდევს. ამ ფაზაში საშვილოსნოს ენდომეტრიუმის აღდგენა იწყება. ეპითელური უჯრედების აღდგენა ენდომეტრიუმის ბაზალურ შრეში დარჩენილი ჯირკვლების ტერმინალური ნაწილის უჯრედებიდან მიმდინარეობს. ჯირკვლების რაოდენობა თანდათან მატულობს. ენდომეტრიუმის სტრომის უჯრედები მრავლდება და დიდი რაოდენობით ძირითად ნივთიერებას წარმოქმნის. ახ-



სურ. 23-8. საშვილოსნოს სისხლის მიმოქცევის სქემა (T.Leeson, C.Leeson, A.Paparo, Text/Atlas of histology, 1988, 6-th edition მიხედვით).



სურ. 23-9. საშვილოსნოს ჯირკვლების მორფოლოგიური ცვლილებები მენსტრუალური ციკლის სხვადასხვა ფაზაში (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით).

ლადწარმოქმნილ სტრომაში სპირალური არტერიები ჩაიზრდება. მათი სპირალიზაციის ხარისხი დაბალია. ამასთან, ისინი ენდომეტრიუმის ზედაპირულ შრეს ვერ აღწევს. ამ მიდამოში მხოლოდ კაპილარები და ლაკუნები მდებარეობს. აღწერილი ცვლილებების შედეგად ენდომეტრიუმის სისქე თანდათანობით მატულობს და 2 მმ-ს აღწევს. საშვილოსნოს პროლიფერაციული ფაზის მიმდინარეობა საკვერცხის ფოლიკულურ ფაზას შეესაბამება.

პროლიფერაციული ფაზის ბოლოს ჯირკვლები ზომაში მატულობს. გლანდულოციტების ბაზალურ ნაწილში გლიკოგენი გროვდება. პროლიფერაციული ფაზა ოვულაციიდან დაახლოებით 24 სთ-ში სეკრეციული ფაზით იცვლება.

სეკრეციული ფაზა საკვერცხეში ლუთეინურ ფაზას ემთხვევა და მის მიმდინარეობაზე პროგესტერონი ახდენს გავლენას.

პროგესტერონის გავლენით ენდომეტრიუმის სისქე 4 მმ-მდე (ან უფრო მეტადაც) იზრდება. ამ ცვლილებას ენდომეტრიუმის ჯირკვლების ჰიპერტროფია და სტრომის შეშუპება განაპირობებს. ჯირკვლები ინტენსიურ სეკრეციას ახორციელებს. ჯირკვლოვანი უჯრედები ზომაში მატულობს. სეკრეციული გრანულები თანდათან მთელ ციტოპლაზმას იკავებს. ჯირკვლების სეკრეტი სქელია და წებოვანი. იგი დიდი რაოდენობით გლიკოგენს შეიცავს. ენდომეტრიუმის ჯირკვლები ზომაში მატულობს და იხვევა (სურ. 23-9). მათ ირგვლივ, ფაშარ შემაერთებელ ქსოვილში შეშუპება ვითარდება. სტრომის უჯრედები ზომაში მატულობს და ***დეციდურ უჯრედებად*** გარდაიქმნება. მათი ციტოპლაზმა დიდი რაოდენობით რიბოსომებს, მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადის არხებს და გლიკოგენის ჩანართებს შეიცავს. დეციდური უჯრედები ეპითელური ფირფიტის ქვეშ და სპირალური არტერიების ირგვლივ ჯგუფების სახით მდებარეობს.

სპირალური არტერიების სიგრძე მნიშვნელოვნად იზრდება და ისინი ენდომეტრიუმის საკუთარი ფირფიტის ზედაპირულ შრეს აღწევენ.

სეკრეციული ფაზისათვის დამახასიათებელი ცვლილებების განვითარების შემდეგ ენდომეტრიუმში სამი – ***კომპაქტური, ღრუბლისებრი და ბაზალური შრე*** განირჩევა. კომპაქტური შრე, ეიწრო ზოლის სახით უშუალოდ ეპითელური ფირფიტის ქვეშ მდებარეობს. მასში საშვილოსნოს ჯირკვლების ყე-

ლის უბნებია მოთავსებული. კომპაქტურ შრეს მოსდევს სქელი ღრუბლისებრი შრე, რომელშიც საშვილოსნოს ჯირკვლების დახვეული ნაწილები მდებარეობს. საკუთარი ფირფიტის შემაერთებელი ქსოვილი შეშუპებულია. კომპაქტური და ღრუბლისებრი შრე ერთად ენდომეტრიუმის ფუნქციურ შრეს ქმნის. ბაზალური შრე ყველაზე ღრმად მდებარეობს. მასში საშვილოსნოს ჯირკვლების ფუძეებია მოთავსებული. აღნიშნული შრე ციკლურ ცვლილებებში ნაკლებად მონაწილეობს.

ოვულაციიდან 13 – 14 დღის შემდეგ, პროგესტერონის რაოდენობის შემცირებასთან ერთად, ენდომეტრიუმში იშემიური ცვლილებები იწყება. მენსტრუალური ციკლის ამ მონაკვეთს ***მენსტრუალური ფაზა*** ეწოდება. სპირალური არტერიები იკუმშება, რაც მათი სანათურის ალაგ-ალაგ დახშობას განაპირობებს. ენდომეტრიუმის ფუნქციური შრის კვება ირღვევა, რასაც საბოლოოდ ფუნქციური შრის ნეკროზი მოჰყვება. ფუნქციური შრე იჭმუხნება, ლეიკოციტებით ივსება და ნელ-ნელა ჩამოფცქვნას იწყებს. გარკვეული დროის შემდეგ სპირალური არტერიები დუნდება. ეპითელური ფირფიტის მახლობლად მათი კედლის მთლიანობა ირღვევა და სისხლდენა იწყება. საბოლოოდ, ენდომეტრიუმის ფუნქციური შრე მთლიანად იფცქვნება.

ენდომეტრიუმის ბაზალური შრე სწორი არტერიების მეშვეობით სისხლს შეუფერხებლად ღებულობს. მთელი მენსტრუალური ფაზის განმავლობაში იგი ინტაქტური რჩება. მასში მდებარე ჯირკლოვანი უჯრედები მრავლდება და სისხლდენის დამთავრების შემდეგ ენდომეტრიუმის ეპითელური ფირფიტის მთლიანობას სწრაფად აღადგენს.

კავშირი კლინიკასთან

ენდომეტრიოზი – საშვილოსნოს ლულაში, პერიტონეუმის ღრუში ან მენჯის სხვა უბანში ენდომეტრიუმის ქსოვილის არსებობაა. აღნიშნული მდგომარეობა ხასიათდება უსიამოვნო ტკივილით, დისმენორეული მოვლენებით და, შესაძლოა, უშვილობის განვითარებით. ენდომეტრიოზის ზუსტი მიზეზი ცნობილი არ არის, თუმცა არსებობს ენდომეტრიოზის განვითარების რამდენიმე თეორია:

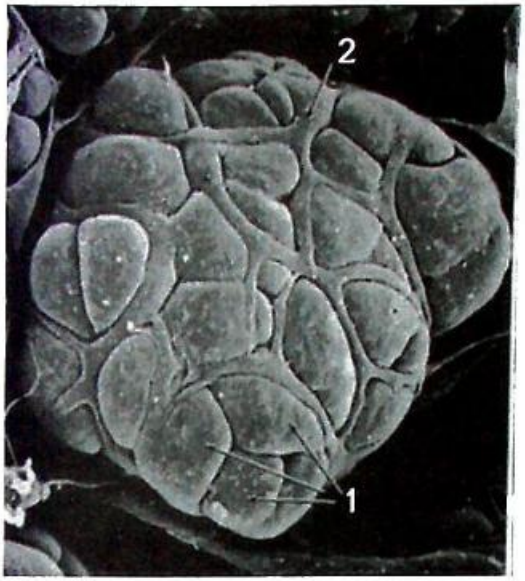
რეგურგიტაციული თეორიის თანახმად მენსტრუაციის დროს საშვილოსნოს ჩამოფცქვნილი ეპითელიუმი ხვდება საშვილოსნოს ლულაში და, შემდგომ, ლულის გავლით პერიტონეუმის ღრუში.

მეტაპლაზიური თეორიის თანახმად პერიტონეუმის ეპითელური უჯრედები ენდომეტრიუმის უჯრედებად დიფერენცირდება.

ვასკულური (ლიმფური) დისემინაციის თეორიის მიხედვით მენსტრუაციის დროს ჩამოფცქვნილი უჯრედები ხვდება სისხლძარღვებსა ან ლიმფურ ძარღვებში და მათი მეშვეობით სხვადასხვა უბანში ვრცელდება.

საშვილოსნოს გარეთ მოხვედრილი ენდომეტრიუმის ქსოვილი ისეთივე ციკლურ ცვლილებებს განიცდის როგორც საშვილოსნოს ენდომეტრიუმი. ამ ქსოვილიდან სისხლდენა შესაბამის უბნებში შეხორცების განვითარებას და მწვავე ტკივილს განაპირობებს. მკურნალობის გარეშე დაავადება უშვილობის მიზეზი ხდება.

საშვილოსნოს ყელი. საშვილოსნოს ყელის ლორწოვანი გარსი ეპითელური ფირფიტისა და საკუთარი ფირფიტისაგან შედგება. ეპითელური ფირფიტა საკუთარ ფირფიტაში ჩაიდრიკება და დიდი ზომის დატოტვილ ჯირკვლებს წარმოქმნის. ეპითელური ფირფიტა იქმნება ცილინდრული ჯირკვლოვანი უჯრედებით, რომლებიც ლორწოს გამოიმუშავებენ. საკუთარი ფირფიტის შემაერთებელი ქსოვილი დიდი რაოდენობით უჯრედებს შეიცავს. სპირალური არტერიების არსებობა დამახასიათებელი არ არის. ყელის ნაწილი, რომელიც საშოშია გამოდრეკილი, მრავალშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმით არის დაფარული. მიომეტრიუმი მცირე რაოდენობით გლუვკუნთოვანი ბოჭკოების უსწორმასწორო კონებს შეიცავს. მათ შორის დიდი



სურ. 23-10. სარძევე ჯირკვლის აცინუსის სკანოგრამა. ჩანს ჯირკვლოვანი (1) და მიოეპითელური (2) უჯრედები (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

რაოდენობით მკვრივი შემაერთებელი ქსოვილი მდებარეობს.

საშო. საშო ფიბროზულ–კუნთოვანი ორგანოა. ჩვეულებრივ იგი ჩაფუშულ მდგომარეობაშია და მისი წინა და უკანა კედელი ერთმანეთს ეხება. მისი კედლის შემადგენლობაში სამი – ***ლორწოვანი, კუნთოვანი და ადვენტიციური გარსი*** განირჩევა. ლორწოვანი გარსი სიგრძივ ნაოჭებს ქმნის. იგი იქმნება სქელი მრავალშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმით, რომლის ქვეშ საკუთარი ფირფიტის მკვრივი შემაერთებელი ქსოვილი მდებარეობს. კანის მსგავსად, ეპითელური ფირფიტის ბაზალურ და შუამდებარე შრეში დიდი რაოდენობით ლანგერჰანსის უჯრედებია. საკუთარი ფირფიტა პოლიმორფულბირთვიან ლეიკოციტებს, ლიმფოციტებს და, იშვიათად, ლიმფურ ფოლიკულებს შეიცავს.

საშოს კუნთოვანი გარსი გლუვკუნთოვანი ბოჭკოების რამდენიმე შრეს შეიცავს. შიგნითა შრე თხელია და მასში კუნთოვანი ბოჭკოები ირგვლივ არის განლაგებული. სქელი გარეთა შრე შეიცავს სიგრძივ მიმართულ კუნთოვან ბოჭკოებს, რომლებიც საშვილოსნოს მიომეტრიუმის სიგრძივ შრეში გრძელდება. გარედან საშო მკვრივი შემაერთებელი ქსოვილით არის დაფარული.

სარძევე ჯირკვლები

სარძევე ჯირკვლები სახეცვლილი საოფლე ჯირკვლებია. სარძევე ჯირკვალი 15-25 წილაკისაგან შედგება. თითოეული მათგანი ინდივიდუალური ჯირკვალია, რომლის სადინარი სარძევე ჯირკვლის დერილში იხსნება. წილაკები ერთმანეთისაგან მკვრივი შემაერთებელი ქსოვილით და ცხიმოვანი ქსოვილით არის გამოყოფილი. წილაკის შიგნით შემაერთებელი ქსოვილი და ცხიმოვანი უჯრედები მრავალ წილაკს წარმოქმნის. წილაკშიგა შემაერთებელი ქსოვილი ფაშარია და დიდი რაოდენობით უჯრედებს შეიცავს. მასში მდებარე წილაკშიგა სადინრები იკრიბება და ქმნის წილაკშორის სადინრებს, რომლებიც, თავის მხრივ, წილაკის სადინარში ერთიანდება. თითოეული წილიდან გამოდის ერთი ***სარძევე სადინარი***, რომელიც შედის დერილში და მის მწვერვალთან ***სარძევე სინუსში*** ბოლოვდება.

სარძევე ჯირკვლის პარენქიმა რთული ალვეოლური ჯირკვლებით იქმნება. სარძევე ჯირკვლის ჰისტოლოგიური სურათი სქესის, ასაკის და ფიზიოლოგიური სტატუსის მიხედვით მერყეობს. მოსვენებულ მდგომარეობაში წილაკშიგა სადინრები ერთშრიანი კუბური ეპითელიუმით ან ორშრიანი ეპითელიუმით არის ამოფენილი. მთავარი სადინ-

რები დვრილთან ახლოს მრავალშრიანი ეპითელიუმით არის ამოფენილი. ალვეოლები მცირე ზომის ეპითელური უჯრედებით იქმნება. ეპითელურ უჯრედებსა და ბაზალურ მემბრანას შორის მიოეპითელური უჯრედები მდებარეობს (სურ. 23-10). მიოეპითელურ უჯრედებს გრძელი დატოტვილი მორჩები აქვს, რომლებიც ალვეოლებსა და სადინრებს გარედან გადაფარავს.

ორსულობის პერიოდში წილაკშიგა სადინრების უჯრედები მრავლდება, იტოტება და ახალ ტერმინალურ ბოლოებს – აცინუსებს წარმოქმნის. ჯირკვლოვანი უჯრედების რაოდენობის მატებასთან ერთად, წილაკშორისი შემაერთებელი ქსოვილისა და ცხიმოვანი უჯრედების რაოდენობა მცირდება. წილაკშიგა შემაერთებელ ქსოვილში ლიმფოციტების, პლაზმური უჯრედებისა და მარცვლოვანი ლეიკოციტების რაოდენობა მატულობს. ორსულობის მეორე ნახევარში, ალვეოლები ფართოვდება და ჯირკვლოვანი უჯრედები მცირე რაოდენობით სეკრეტის გამოყოფას იწყებს. მშობიარობისთანავე, სარძევე ჯირკვალი ცხიმით, ნახშირწყლებითა და ცილებით მდიდარი რძის აქტიურ სეკრეციას იწყებს. ალვეოლების ნაწილში სანათურის ძლიერი გაგანიერება აღინიშნება. ამასთან დაკავშირებით მათი უჯრედების სიმაღლე მნიშვნელოვნად კლებულობს. დანარჩენი ალვეოლები მოსვენებულ მდგომარეობაშია და მათი კედელი ცილინდრული უჯრედებით იქმნება. ცალკეული ალვეოლური უჯრედები სეკრეციული ციკლის სხვადასხვა ფაზაში იმყოფება. ჯირკვლოვანი უჯრედები სეკრეციას ნაწილობრივ მეროკრინული, ნაწილობრივ კი აპოკრინული გზით ახორციელებს.

ლაქტაციის დამთავრების შემდეგ ჯირკვალი რეგრესიულ ცვლილებებს განიცდის. აცინუსებისა და სადინრების სანათურში დარჩენილი რძე სწრაფად აბსორბირდება. ალვეოლები ზომაში მცირდება, უჯრედების ნაწილი კი დეგენერაციას განიცდის. შემაერთებელი ქსოვილისა და ცხიმის რაოდენობა კვლავ მატულობს. აქვე უნდა აღინიშნოს, რომ პირვანდელ მდგომარეობას ჯირკვალი არასოდეს არ უბრუნდება.

მენოპაუზის შემდეგ სარძევე ჯირკვალი ინვოლუციას განიცდის. სეკრეციულ ეპითელიმში ატროფიული ცვლილებები იწყება. შემაერთებელი ქსოვილის სიმკვრივე იზრდება. შემაერთქსოვილოვანი უჯრედების რაოდენობა მცირდება, რაც შემაერთებელ ქსოვილს მეტად ჰომოგენურს ხდის.

სარძევე ჯირკვლის ფუნქციურ აქტივობაზე ესტროგენები, პროგესტერონი, პროლაქტინი და თირკმელზედა ჯირკვლის ქერქოვანი ნივთიერების ჰორმონები ახდენს გავლენას.

გრძნობათა ორგანოები

გარე სამყაროსგან ინფორმაციის მიღება ცენტრალური ნერვული სისტემის მგრძნობიარე დაბოლოებებით ხორციელდება. მათ ***რეცეპტორები*** ეწოდებათ. ეს სტრუქტურები სხვადასხვა სახის გაღიზიანებას (ტემპერატურა, წნევა, სინათლე, ბგერა და ა.შ.) გარდაქმნის სიგნალებად, რომლებსაც მგრძნობიარე ნერვებში მოქმედების პოტენციალის წარმოქმნა შეუძლია.

არჩევენ შემდეგი სახის რეცეპტორებს:

- სომატური
- ვისცერული
- პროპრიოცეპტორები
- ქემორეცეპტორები
- ფოტორეცეპტორები
- აუდიორეცეპტორები

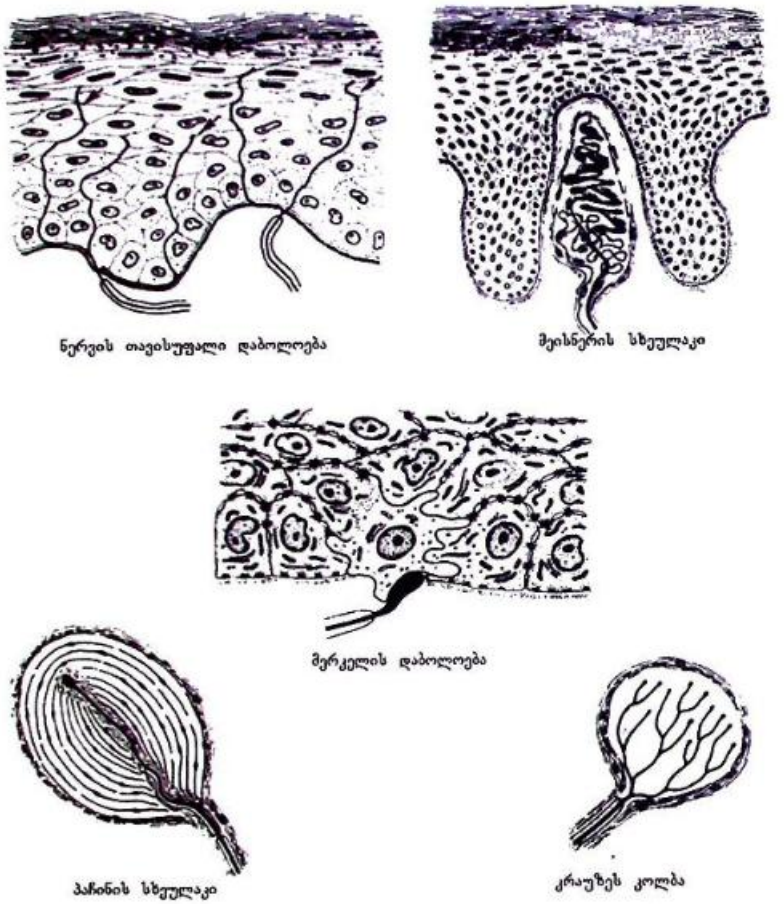
სომატური და ვისცერული რეცეპტორები აგებულების მიხედვით ***თავისუფალ და არათავისუფალ (კაფსულიან)*** რეცეპტორებად იყოფა, რაც რეცეპტორული დაბოლოების ირგვლივ შემაერთებელქსოვილოვანი კაფსულის არსებობასა ან არარსებობასთან არის დაკავშირებული (სურ. 24-1). შეხებისა და წნევის აღქმას ორივე სახის რეცეპტორი ახორციელებს. მათი რაოდენობა განსაკუთრებით დიდია თითის კანის დერმაში, თუმცა, კანის გარდა, მეზენტერიუმსა და პერიტონეუმშიც გვხვდება. მათ შორის ყველაზე კარგად შესწავლილი ***პაჩინის სხეულაკებია,*** რომლებშიც ნერვის დაბოლოება ფიბრობლასტებისა და კოლაგენური ბოჭკოების 20-დან 70-მდე შრით არის დაფარული. პაჩინის სხეულაკები ძალიან ჰგავს ხახვის განაკვეთს (სურ. 24-1.).

თმის ფოლიკულებში მთელ სიგრძეზე თავისუფალი უმიელინო ნერვული ბოჭკოების ირგვლივი და სიგრძივი ბოჭკოები მდებარეობს. თმის გაჭაღარავება შეხების შეგრძნების დაკარგვას იწვევს.

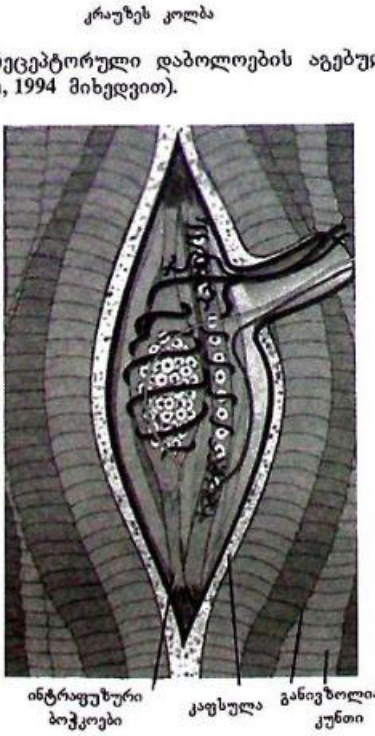
სითბოს, სიცივისა და ტკივილის შეგრძნებას, ძირითადად, თავისუფალი ნერვული დაბოლოებები აღიქვამს. ეს დაბოლოებები დერმაში იტოტება და შედის ბაზალურ მემბრანაში, საიდანაც ეპიდერმისის ღრმა ფენებს აღწევს.

პროპრიოცეპტული სისტემა ორგანიზმის მდებარეობის გარკვევაში მონაწილეობს. ადამიანის ჩონჩხის კუნთებში ყველგან არის მოთავსებული კაფსულიანი რეცეპტორები, რომლებსაც ***კუნთოვანი თითისტარები*** ეწოდება (სურ. 24-2). ამ სტრუქტურებს გარედან შემაერთქსოვილოვანი კაფსულა აკრავს. კაფსულის შიგნით, სითხის შემცველ სივრცეში მცირე რაოდენობით გრძელი, სქელი კუნთოვანი ბოჭკო და რამდენიმე მოკლე და უფრო თხელი ბოჭკოები მდებარეობს. ამ ბოჭკოებს ***ინტრაფუზური ბოჭკოები*** ეწოდება. კუნთოვანი თითისტარას მგრძნობიარე ნერვული დაბოლოებები მათი სიგრძის ცვლილებას აღიქვამს და ამ ინფორმაციას ზურგის ტვინს გადასცემს.

მყესებში, კუნთოვანი ბოჭკოების ჩართვის ადგილას, შემაერთებელი ქსოვილი ქმნის კარგად გამოხატულ კაფსულას, რომელიც კოლაგენური ბოჭკოების ფართო კონებს აკრავს გარს. ეს კონები, თავის მხრივ, დაკავშირებულია კოლაგენურ ბოჭკოებთან, რომ-



სურ. 24-1. ზოგიერთი თავისუფალი და კაფსულიანი რეცეპტორული დაბოლოების აგებულების სქემა (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).



სურ. 24-2. კუნთოვანი თითისტარას აგებულების სქემა. (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით).



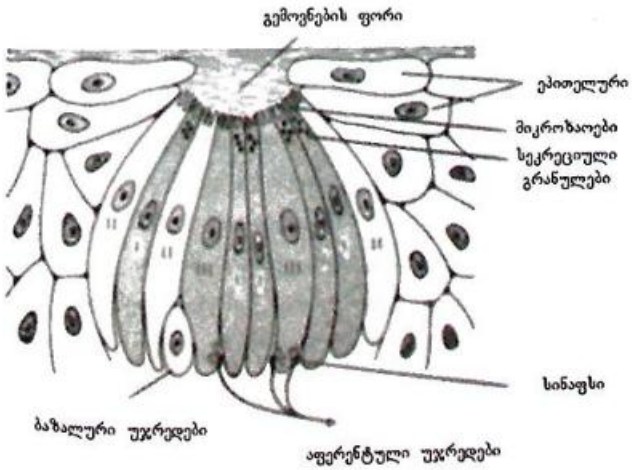
სურ. 24-3. ფოთლისებრი დვრილის გემოვნების კვირტების ჰისტოლოგიური პრეპარატი (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

ლებიც მყეს-კუნთოვანი შეერთების ჩამოყალიბებაში მონაწილეობს. მგრძნობიარე ნერვის დაბოლოებები შემაერთქსოვილოვან კაფსულაში აღწევს და მყესის გაჭიმვის ხარისხს აღიქვამს. ამ დაბოლოებებს ***მყესის გოლჯის ორგანოები*** ეწოდება.

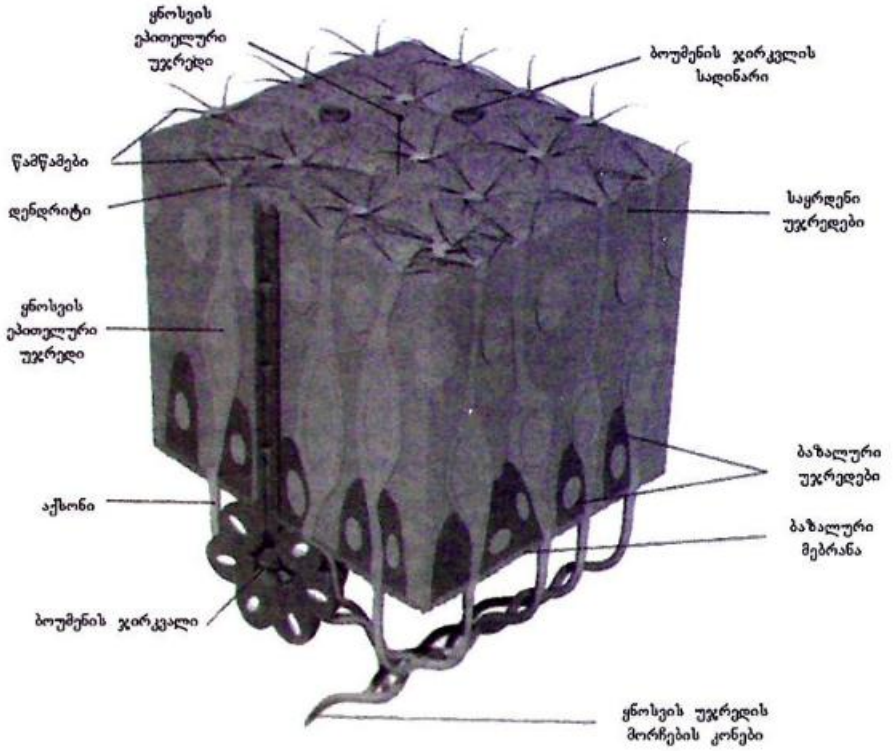
გემოვნებისა და ყნოსვის რეცეპტორები ***ქიმორეცეპტორების*** სისტემას ეკუთვნის. გემოვნების აღქმა ხდება გემოვნების კვირტებში, რომლებიც, ძირითადად, ენაზე მდებარეობს. ამ ორგანოში მათი რაოდენობა 10000 აღწევს. მცირე რაოდენობით ისინი რბილი სასისა და ხორხსარქველის ხახის ზედაპირზეც გვხვდება.

ენის გემოვნების კვირტები შემოზღუდული და სოკოსებრი დვრილების მრავალშრიან ბრტყელ ეპითელიუმში მდებარეობს (სურ. 24-3). გემოვნების კვირტებში ელექტრონული მიკროსკოპით სულ მცირე 4 ტიპის უჯრედი განირჩევა (სურ. 24-4). I და II ტიპის უჯრედები მაღალი უჯრედებია, მათი აპიკალური ზედაპირები მიკროხაოებს შეიცავს. მათი ფუნქცია უცნობია. III ტიპის უჯრედები მაღალი უჯრედებია. მათ ციტოპლაზმაში ძალიან დიდი რაოდენობით ბუშტუკებია. ამ უჯრედების უშუალო სიახლოვეში მგრძნობიარე ნერვის დენდრიტები იმყოფება, რაც გვაფიქრებინებს, რომ გემოვნების შეგრძნებაში სწორედ ეს უჯრედები მონაწილეობს. I და II ტიპის უჯრედები III ტიპის უჯრედებს ფუნქციის შესრულებაში ეხმარება. IV ტიპის უჯრედები ნაკლებად დიფერენცირებული ბაზალური უჯრედებია. შესაძლებელია, ისინი გემოვნების კვირტების დიფერენცირებული უჯრედების წინამორბედებს წარმოადგენენ.

ყნოსვის ქიმორეცეპტორები მდებარეობს



სურ. 24-4. გემოვნების კვირტის აგებულების სქემა. ნაჩვენებია ოთხი ტიპის უჯრედი. მგრძნობიარე (III ტიპის) უჯრედების ზედაპირზე აფერენტული ნერვული ბოჭკოები ბოლოვდება (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით).



სურ. 24-5. ყნოსვის ეპითელიუმის ორგანიზაციის სქემა (Alan Stevens, James S. Lowe Human Histology, second edition, Mosby, 1999 მიხედვით).

ყნოსვის ეპითელიუმში, რომელიც ცხვირის ღრუს სახურავის ლორწოვანი გარსის სპეციალურ არეს წარმოადგენს (სურ. 24-5).

ადამიანში ყნოსვის ეპითელიუმის შემცველი უბნის არის ზომა დაახლოებით 10სმ², სისქე – კი 100 მკმ-ია. ყნოსვის ეპითელიუმი მრავალრიგიანი ცილინდრული ეპითელიუმია, რომლის შემადგენლობაში სამი ტიპის – ***საყრდენი, ბაზალური და ყნოსვის*** – უჯრედები განირჩევა. ***საყრდენ უჯრედებს*** ფართო, ცილინდრული ფორმის აპიკალური ნაწილი და ვიწრო ბაზალური ნაწილი აქვს. აპიკალურ ზედაპირზე დიდი რაოდენობით მიკროხაოებია, რომლებიც ეპითელიუმის მფარავ ლორწოვან-სეროზული სეკრეტით არის გარშემორტყმული. ეს უჯრედები ყნოსვის უჯრედებს მჭიდროდ უკავშირდება. ამ უჯრედების ციტოპლაზმა ყვითელ პიგმენტს შეიცავს, რაც ამ არის დამახასიათებელ შეფერვას განაპირობებს. ***ბაზალური უჯრედები*** მცირე ზომის, სფერული ან კონუსის ფორმის უჯრედებია, რომლებიც ეპითელური საფარველის ფუძეში ერთ შრეს ქმნის. ბაზალურ და საყრდენ უჯრედებს შორის ***ყნოსვის უჯრედები*** მდებარეობს. ეს ბიპოლარული ნეირონებია. მათი ბირთვები საყრდენი უჯრედების ბირთვებზე დაბლა მდებარეობს. აპიკალური ნაწილებიდან წარიზიდება რამდენიმე უმოძრაო გრძელი მორჩი, რომლებიც სუნის ნაწილაკებთან შეხებას მოქმედების პოტენციალის წარმოქმნით პასუხობს. ამავე დროს ეს მორჩები მნიშვნელოვნად ზრდის შეხების ზედაპირს. ამ უჯრედების აფერენტული მორჩები მცირე ზომის კონებად ერთი-

ანდება და ცენტრალური ნერვული სისტემისაკენ მიემართება.

მხედველობის ორგანო

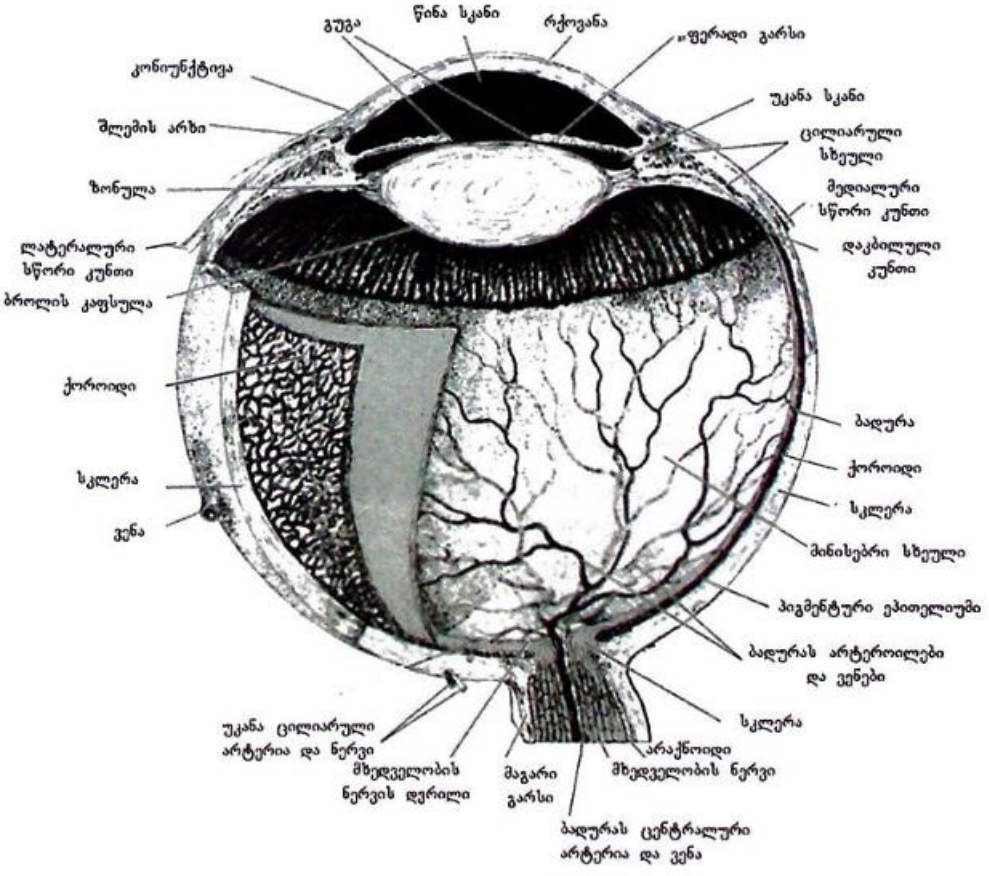
თვალი რთული და მაღალორგანიზებული ორგანოა, რომელიც ფოტოგაღიზიანებას აღიქვამს. თვალი თვალბუდეში მდებარეობს. იგი სამი – ***გარეთა, შუა და შიგნითა*** – კონცენტრული გარსისაგან შედგება (სურ. 24-6). გარეთა გარსს ***სკლერა*** და ***რქოვანა*** ქმნის. მათ ერთად **ფიბროზულ გარსს** უწოდებენ.

რქოვანა გარეთა გარსის წინა 1/6-ს ქმნის. მიკროსკოპულად მასში 5 შრე განირჩევა (სურ. 24-7), კერძოდ:

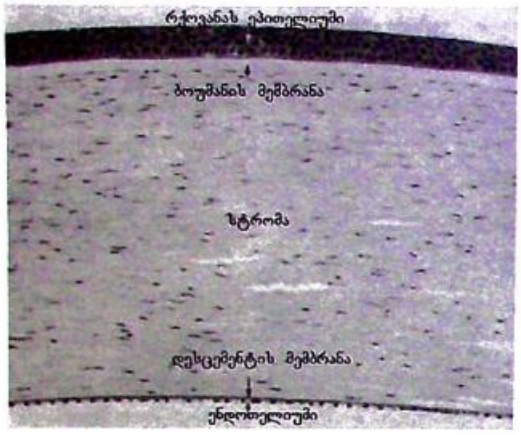
➢ ***ეპითელური ფირფიტა***. რქოვანას ეპითელიუმი მრავალშრიანი ბრტყელი გაურქოვანებელია. მის განახლებას დაახლოებით 7 დღე სჭირდება. წინიდან რქოვანა დაფარულია ცრემლის აპკით, რომელიც ლიპიდებისა და გლიკოპროტეინების 7 მკმ სისქის დამცავი შრეა.

➢ ***ბოუმანის მემბრანა*** რქოვანას ეპითელიუმის ქვეშ მდებარეობს. იგი დიდი რაოდენობით კოლაგენურ ბოჭკოებსა და მცირე რაოდენობით ძირითად ნივთიერებას შეიცავს. უჯრედების არსებობა მისთვის დამახასიათებელი არ არის. ბოუმანის მემბრანა რქოვანა გარსის საყრდენს წარმოადგენს.

➢ ***სტრომა*** შედგება კოლაგენური ბოჭკოე-



სურ. 24-6. თვალის აგებულების სქემა (**L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998** მიხედვით)



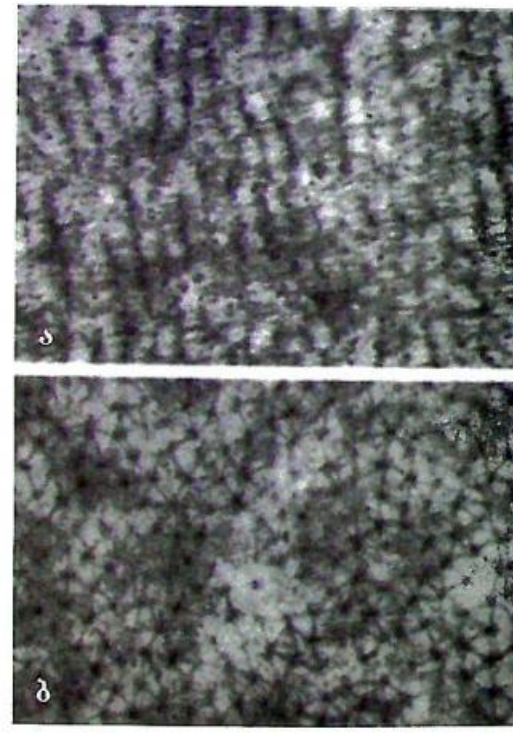
სურ. 24-7. ადამიანის რქოვანას ჰისტოლოგიური პრეპარატი (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

ბის დიდი რაოდენობით პარალელურად განლაგებული კონებისაგან, რომლებიც თითქმის მართი კუთხით კვეთს ერთმანეთს. თითოეულ კონაში ბოჭკოები ერთმანეთის პარალელურია. ბოჭკოები და ფიბრობლასტები ქონდროიტინ სულფატით მდიდარ ძირითად ნივთიერებაში მდებარეობს. სტრომა ავასკულურია.

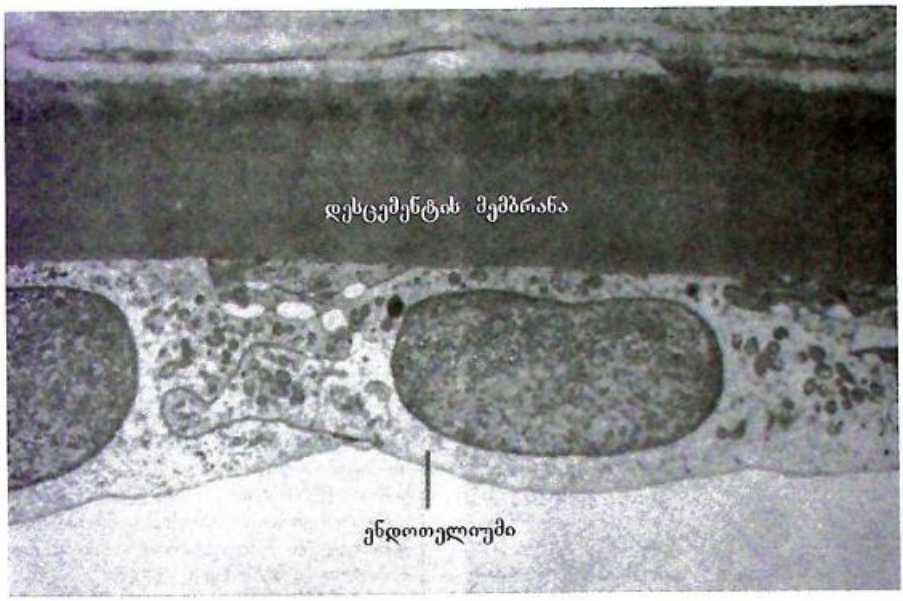
➢ ***დესცემენტის მემბრანა*** სქელი (5-10 მკმ) ჰომოგენური ფირფიტაა, რომელიც ნაზი კოლაგენური ბოჭკოების სამგანზომილებიანი ბადით იქმნება (სურ. 24-8).

➢ ***რქოვანას ენდოთელიუმი*** ერთშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმია. ამ უჯრედებს ცილების მასინთეზებელი უჯრედებისათვის დამახასიათებელი აღნაგობა აქვს. საყარაუდოა, რომ ეს უჯრედები დესცემენტის მემბრანის კომპონენტების წარმოქმნაში მონაწილეობს (სურ. 24-9).

ფიბროზული გარსის უკანა 5/6-ს სკლერა ქმნის. ადამიანში ეს დაახლოებით 2მმ დიამეტრის სფერული ფორმის სეგმენტია. სკლერა იქმნება მკვრივი ბოჭკოვანი შემაერთებელი ქსოვილით, რომელშიც დიდი რაოდენობით კოლაგენური ბოჭკოები, მცირე რაოდენობით ძირითადი ნივთიერება და ფიბრობლასტებია. სკლერის გარეთა ზედაპირი – ***ეპისკლერა*** – შეიცავს თხელი კოლაგენური ბოჭკოების ფაშარ ბადეს, რომელიც მკვრივშემაერთქსოვილოვან შრეს – ***ტენონის კაფსულას*** უკავშირდება. ტენონის კაფსულა სკლერასა და რქოვანას შორის არსებული სივრცეა, რომლის მეშვეობითაც თვალის კაკალს როტაციული მოძრაობის შესაძლებლობა აქვს. სკლერას უკნიდან



სურ. 24–8. დესცემენტის მემბრანის ელექტრონოგრამა. ა-სიგრძივი კვეთა, ბ-ირიბი კვეთა, გ. ირიბი კვეთა (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).



სურ. 24-9. ადამიანის რქოვანას ენდოთელიუმისა და ქვეშმდებარე დესცემენტის მემბრანის ელექტრონოგრამა (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

ესაზღვრება ***სუპრაქოროიდული ფირფიტა***, რომელიც ფაშარი შემაერთებელი ქსოვილით იქმნება. მასში დიდი რაოდენობით მელანოციტები, ფიბრობლასტები და ელასტიური ბოჭკოებია.

შუა ანუ სისხლძარღვოვანი (ვასკულური) გარსი ქოროიდით, ცილიარული სხეულითა და ფერადი გარსით იქმნება.

ქოროიდი სისხლძარღვებით მდიდარი გარსია. სისხლძარღვები ფიბრობლასტებით, მაკროფაგებით, ლიმფოციტებით, პოხიერი და პლაზმური უჯრედებით, კოლაგენური და ელასტიური ბოჭკოებით მდიდარ ფაშარ შემაერთებელ ქსოვილში მდებარეობს. ძალიან დიდი რაოდენობით არის მელანოციტებიც, რაც ქოროიდს დამახასიათებელ შავ შეფერილობას აძლევს. ქოროიდის შიგნითა შრე ბევრად უფრო დიდი რაოდენობით წერილ კაპილარებს შეიცავს და მას ქორიოკაპილარულ შრეს უწოდებენ. ამ შრეს ბადურას კვებისათვის დიდი მნიშვნელობა აქვს და მისი დაზიანება ბადურა გარსის სერიოზულ დაზიანებას იწვევს.

აღნიშნულ შრესა და ბადურა გარსს შორის თხელი (3-4მკმ სისქის) ჰიალინური მემბრანაა. მას ***ბრაჩის მემბრანა*** ეწოდება. იგი 5 შრისაგან შედგება. მისი ცენტრალური ნაწილი შედგება ელასტიური ბოჭკოებისაგან შექმნილი ბადისაგან, რომლის ორივე ზედაპირზე კოლაგენური ბოჭკოების შრეა მოთავსებული. თავის მხრივ, კოლაგენური ბოჭკოების ერთი ზედაპირი ქორიოკაპილარული შრის კაპილარების ბაზალური მემბრანით, ხოლო მეორე ზედაპირი – პიგმენტური ეპითელიუმის (იხ. ბადურა) ბაზალური მემბრანით არის დაფარული.

ქოროიდი სკლერას სუპრაქოროიდული ფირფიტით უკავშირდება.

ცილიარული სხეული სკლერის წინა ნაწილის შიგნითა ზედაპირს ეხება. განივკვეთზე მას სამკუთხა ფორმა აქვს. მისი ერთი ზედაპირი ***მინისებურ სხეულს***, მეორე – ***სკლერას***, ხოლო მესამე – ***ბროლსა*** და ***თვალის უკანა საკანს*** ეხება. იგი, ძირითადად, ფაშარი შემაერთებელი ქსოვილით იქმნება, რომელიც დიდი რაოდენობით ელასტიურ ბოჭკოებს, სისხლძარღვებსა და მელანოც-



სურ. 24-10. ცილიარული სხეული, ცილიარული მორჩები და ზონულური ბოჭკოები, რომლებიც ბროლის კაფსულას უმაგრდება (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით).

იტებს შეიცავს.

ცილიარულ სხეულს აქვს წანაზარდები, რომლებსაც ***ცილიარული მორჩები*** ეწოდება. მორჩების საფუძველს შემაერთებელი ქსოვილი ქმნის. მასში დიდი რაოდენობით ფენესტრული კაპილარებია. გარედან მორჩები ერთშრიანი ეპითელიუმით არის დაფარული. ცილიარული სხეულიდან წარიზიდება ოქსიტალანის (ზონულური) ბოჭკოები, რომლებიც ბროლის კაფსულას უკავშირდება და ბროლს თავის ადგილზე აფიქსირებს (სურ. 24-10). თითოეული ცილიარული მორჩის ორივე ზედაპირიდან გამოსული ყველა ზონულური ბოჭკო ბროლის კაფსულას ერთ უბანში უმაგრდება.

ფერადი გარსი ქოროიდის გამოდრეკილობაა, რომელიც ბროლს ნაწილობრივ ფარავს და მხოლოდ მის ცენტრალურ ნაწილში ტოვებს მრგვალ ხერელს. ამ უკანასკნელს **გუგა** ეწოდება. ფერადი გარსის წინა ზედაპირი უსწორმასწორო ფორმისაა და უხეშია. იგი პიგმენტურ უჯრედებსა და ფიბრობლასტებს შეიცავს. ამ შრის ქვემოთ სუსტად ვასკულიზებული შემაერთებელი ქსოვილია, რომელშიც მცირე რაოდენობით ბოჭკოები და დიდი რაოდენობით ფიბრობლასტები და მელანოციტებია განთავსებული. ამ შრეს სისხლძარღვებით მდიდარი ფაშარი შემაერთებელი ქსოვილი მოსდევს. ფერადი გარსის უკანა ზედაპირი გლუვია და დაფარულია ეპითელიუმის ორი შრით, რომლებიც, ამავე დროს, ცილიარულ სხეულსა და მის მორჩებს ფარავს. შიგნითა ეპითელიუმი დიდი რაოდენობით პიგმენტს შეიცავს.

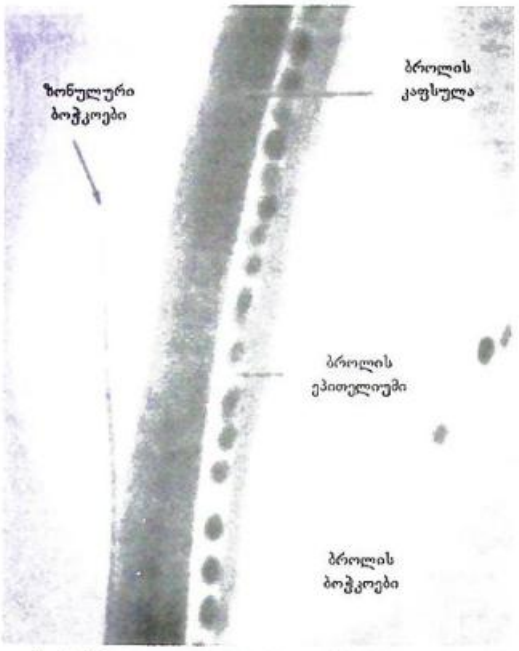
კავშირი კლინიკასთან

გლაუკომა – თვალის შიდა წნევის ქრონიკული მატებით გამოწვეული მდგომარეობაა. წნევის მატება თვალის წინა საკნიდან სითხის დრენაჟის დაქვეითებით ან სრული შეწყვეტით არის განპირობებული. წნევის ხანგრძლივი მატების შემთხვევაში მხედველობის ნერვი ზიანდება, რაც საბოლოოდ სიბრმავეს იწვევს.

ბროლი

ბროლი ორმხრივამოზნექილი ფორმის სტრუქტურაა, რომელიც მაღალი ელასტიურობით ხასიათდება. ეს თვისება ასაკთან ერთად თანდათანობით იკარგება და ბროლი რიგიდული ხდება. ბროლი ბროლის კაფსულის, სუბკაფსულური ეპითელიუმისა და ბროლის ბოჭკოებისაგან შედგება (სურ. 24-11). ბროლი დაფარულია სქელი (10-20 მკმ) ჰომოგენური კაფსულით, რომელსაც ***ბროლის კაფსულა*** ეწოდება. ეს ძალიან სქელი ბაზალური მემბრანაა, რომელიც ძირითადად IV ტიპის კოლაგენითა და გლიკოპროტეინებით იქმნება. ***სუბკაფსულური ეპითელიუმი*** იქმნება ერთშრიანი კუბური უჯრედებით, რომელიც მხოლოდ ბროლის წინა ზედაპირზე მდებარეობს. ***ბროლის ბოჭკოები*** წვრილი, გაბრტყელებული უჯრედული სტრუქტურებია. მათ ციტოპლაზმაში ცილების კომპლექსია, რომელსაც კრისტალინებს უწოდებენ.

ბროლს ამაგრებს რადიალურად მიმართული ბოჭკოების კონები, რომლებიც, ერთის მხრივ, ბროლის კაფსულაში, მეორე მხრივ კი



სურ. 24-11. ადამიანის ბროლის ჰისტოლოგიური პრეპარატი (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

ცილიარულ სხეულში გრძელდება. ეს სისტემა ბროლის აკომოდაციის პროცესს უზრუნველყოფს, რომლის დროსაც ბროლის ამოდრეკილობის ხარისხის ცვლილება ახლოს და შორს მყოფი საგნების ფოკუსირებას უზრუნველყოფს.

ბროლის უკან ***მინისებური სხეული*** მდებარეობს. ეს გამჭვირვალე გელია, რომელიც წყლის (90%), მცირე რაოდენობით კოლაგენისა და ჰიალურონის მჟავას მოლეკულებისაგან შედგება. მინისებური სხეული შეიცავს მცირე რაოდენობით უჯრედებს, რომლებსაც ჰიალოციტებს უწოდებენ.

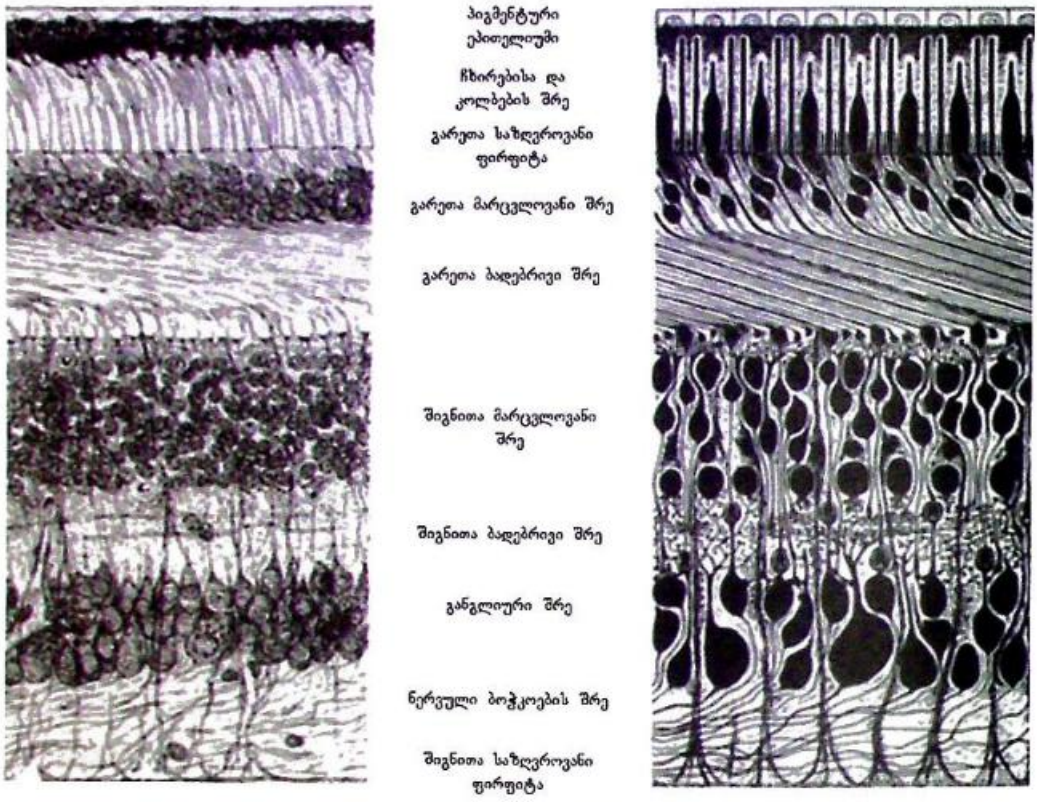
კავშირი კლინიკასთან

კატარაქტა – უმეტეს შემთხვევაში ასაკდამოკიდებული მდგომარეობაა, რომელიც ბროლის შემღერევით არის განპირობებული. ბროლის შემღერევის მიზეზი შეიძლება გახდეს ბროლში პიგმენტის ან სხვა ნივთიერების დაგროვება, ისევე როგორც ულტრაიისფერი გამოსხივების ჭარბი ზემოქმედება. კატარაქტა ნაკლებად ექვემდებარება თერაპიულ მკურნალობას. ქირურგიული ჩარევით შემღერეულ ბროლს ხელოვნური ბროლით ცვლიან.

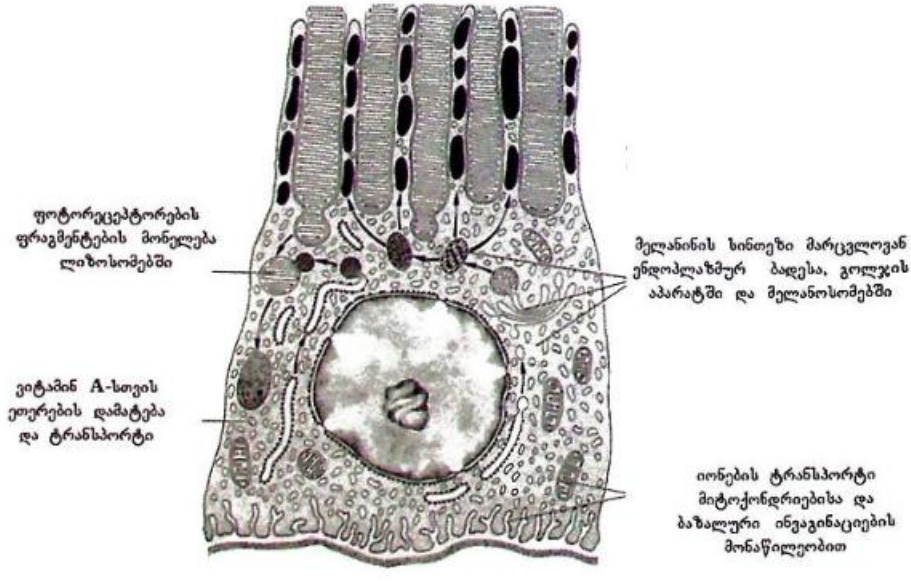
ბადურა გარსი ორი ნაწილისაგან შედგება. უკანა ნაწილი სინათლის მიმართ მგრძნობიარეა. წინა ნაწილი, რომელიც სინათლის შეგრძნებაში არ მონაწილეობს, ცილიარული სხეულის შიგნითა შრესა და ფერადი გარსის უკანა ნაწილს ეხება.

ბადურა გარსის შემადგენლობაში არჩევენ ***გარეთა*** ანუ ***ჩხირებისა და კოლბების*** შრეს (ფოტორეცეპტორების შრე), ***შუამდებარე*** ანუ ***ბიპოლარული ნეირონების შრეს***, რომლის უჯრედებიც ფოტორეცეპტორებს განგლიურ უჯრედებთან აკავშირებს და ***შიგნითა,*** ანუ ***განგლიურ შრეს***, რომელშიც ***განგლიური უჯრედები*** მდებარეობს. ამ უკანასკნელთა აქსონები მხედველობის ნერვს ქმნის. სულ მთლიანად ბადურაში 10 შრე განირჩევა (სურ. 24-12). ესენია: პიგმენტური შრე, ჩხირების და კოლბების შრე, გარეთა საზღვროვანი ფირფიტა, გარეთა მარცვლოვანი შრე, გარეთა ბადებრივი შრე, შიგნითა მარცვლოვანი შრე, შიგნითა ბადებრივი შრე, განგლიური შრე, მხედველობის ნერვის ბოჭკოების შრე და შიგნითა საზღვროვანი ფირფიტა.

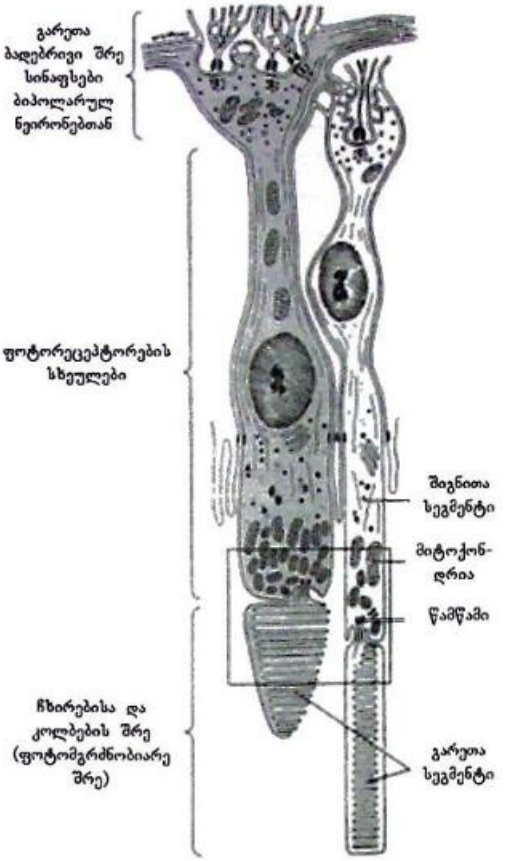
ბადურა გარსი წინიდან ***პიგმენტური ეპითელიუმით*** არის დაფარული. პიგმენტური ეპითელიუმი ცილინდრული ფორმის უჯრედებით იქმნება (სურ. 24-13). უჯრედების ბაზალური ნაწილები ბრაჰის მემბრანას მჭიდროდ ეკვრის. ამ მიდამოში უჯრედის მემბრანა მრავალობით ინვაგინაციას ქმნის, სადაც დიდი რაოდენობით მიტოქონდრიები მდებარეობს. უჯრედების გეერდით ზედაპირებზე ბრმა და შეწებების სარტყლები, დესმოსომები და ნექსუსებია. პიგმენტური ეპითელური უჯრედების ციტოპლაზმა შეიცავს კარგად განვითარებულ გლუვ ენდოპლაზმურ ბადეს, სადაც, როგორც ვარაუდობენ, ვიტამინ A-ს სათანადო გარდაქმნა მიმდინარეობს. აქედან ვიტამინი A ფო-



სურ. 24-12. ადამიანის ბადურას ჰისტოლოგიური შენება (მარცხნივ) და სქემატური გამოსახულება (მარჯვნივ) (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).



სურ. 24-13. პიგმენტური ეპითელური უჯრედის აგებულების სქემა (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით).



სურ. 24-14. ჩხირების (მარჯვნივ) და კოლბების (მარცხნივ) ულტრამიკროსკოპული აგებულების სქემა (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით).

ტორეცეპტორებს გადაეცემა.

უჯრედის აპიკალური ნაწილი მიკროხაოებსა და ცილინდრული ფორმის გამონაზარდებს ქმნის, რომლებიც ჩხირებისა და კოლბების წვერებს გადაფარავს. ციტოპლაზმის აპიკალურ ნაწილში და მიკროხაოებში მელანინის მარცვლებია. ფოტორეცეპტორების სტიმულაციის შემდეგ, მელანინი სინათლის აბსორბციას ახდენს.

ბადურა გარსის ოპტიკური ნაწილი რთული სტრუქტურაა, რომელიც სულ მცირე 15 ტიპის ნეირონს შეიცავს. ეს უჯრედები ერთმანეთთან 38-მდე განსხვაებული ტიპის სინაფსურ კავშირს ქმნის.

ჩხირებისა და კოლბების შრესა და ბიპოლარული ნეირონების შრეს შორის გარეთა ბადებრივი შრეა, სადაც აღნიშნული უჯრედების აქსონები და დენდრიტები სინაფსურ კავშირებს ქმნის. ბიპოლარული ნეირონების აქსონები განგლიური უჯრედების დენდრიტებთან კავშირს ამყარებს და შიგნითა ბადებრივ შრეს ქმნის.

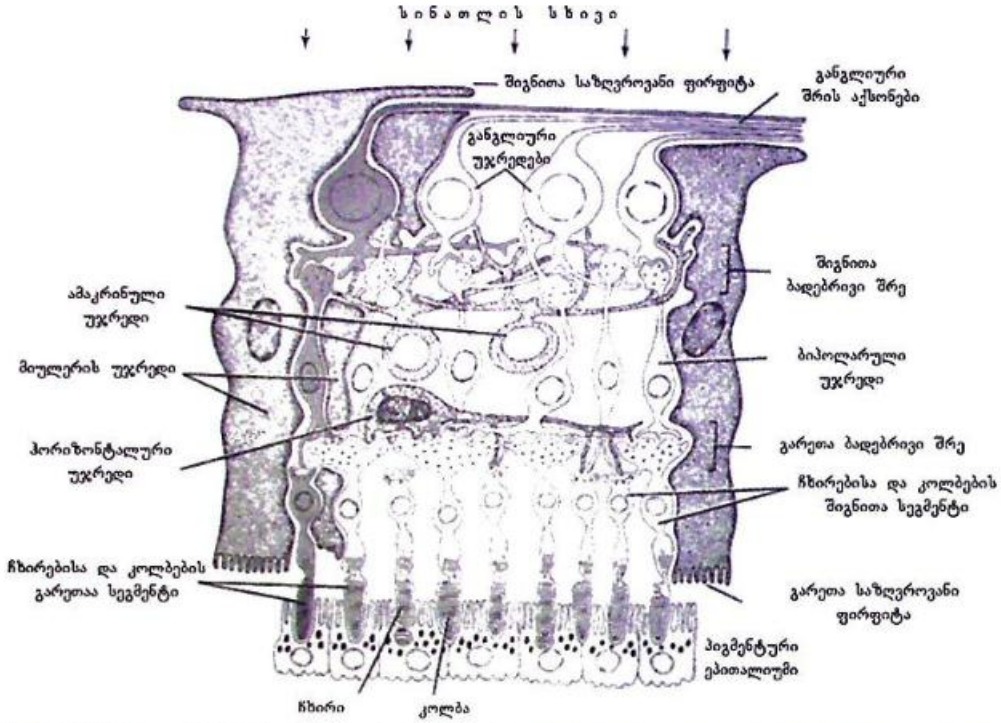
ჩხირებსა და კოლბებს სახელწოდება ფორმის გამო აქვთ შერჩეული (სურ.24-14). ჩხირისებრი უჯრედები წერილი და გრძელია უჯრედებია და ორი სეგმენტისაგან შედგება. შიგნითა სეგმენტი დიდი რაოდენობით გლიკოგენსა და მიტოქონდრიებს შეიცავს, გარეთა სეგმენტში მდებარეობს პიგმენტი ***როდოფსინი***, რომელიც ვიზუალური სტიმულის წარმოქმნაში მონაწილეობს. როდოფსინის შემადგენლობაში ვიტამინ A-ს ალდეჰიდი შედის. ადამიანის ბადურა 120 მილიონამდე ჩხირისებრ უჯრედს შეიცავს. ისინი სინათლის მიმართ უკიდურესად მგრძნობიარეა და სიბნელის ან ღამის მხედველობის პროცესში დიდ როლს ასრულებენ.

კოლბები ასევე წაგრძელებული ფორმის უჯრედებია, თუმცა ფორმით განსხვავდება ჩხირებისაგან. მათ შემადგენლობაში პიგმენტი ***იოდოფსინი*** შედის და მისი მაქსიმალური მგრძნობელობა ხილული სპექტრის წითელ, მწვანე და ლურჯ რეგიონებში ვლინდება.

ბიპოლარული უჯრედების შრეში ორი სახის უჯრედები განირჩევა (სურ. 24-15). ესენია ***დიფუზური ბიპოლარული უჯრედები,*** რომლებიც სინაფსურ კავშირს ორ ან მეტ ფოტორეცეპტორთან ამყარებს და ***მონოსინაფსური ბიპოლარული უჯრედები,*** რომლებიც მხოლოდ ერთი ფოტორეცეპტორის აქსონთან და ერთი განგლიური უჯრედის დენდრიტთან ამყარებს კავშირს.

ზემოთ ჩამოთვლილი უჯრედების გარდა ამ შრეებში დამატებით გეხვდება:

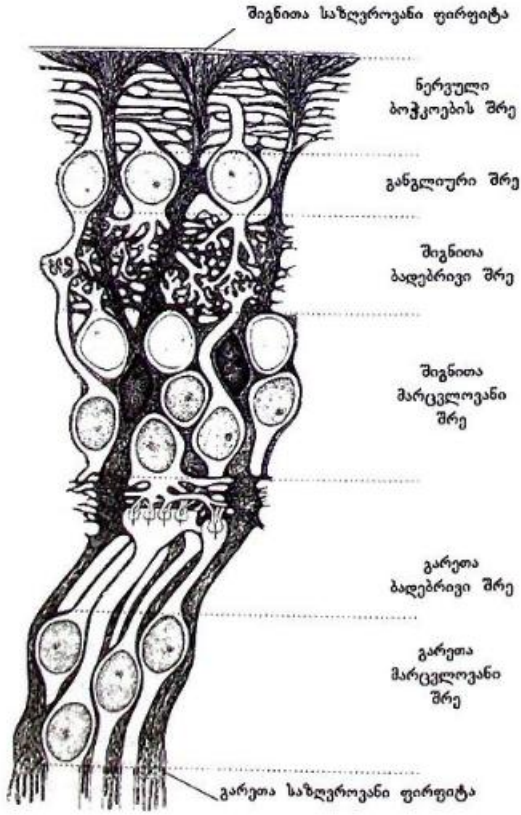
- ***ჰორიზონტული უჯრედები,*** რომ-



სურ. 24-15. ბადურას ნეირონების სამი შრის სქემატური გამოსახულება (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით).

ლებიც კავშირს ამყარებს სხვადასხვა ფოტორეცეპტორებს შორის. მათი ზუსტი დანიშნულება უცნობია, თუმცა შესაძლოა ისინი სტიმულის ინტეგრაციაში მონაწილეობდნენ.

- ***ამაკრინული უჯრედები***, რომლებიც სხვადასხვა სახის ნეირონებია და განგლიურ უჯრედებს აკავშირებს ერთმანეთთან. მათი ფუნქცია ასევე უცნობია.
- ***საყრდენი უჯრედები*** ნეიროგლიური უჯრედებია. მათ შემადგენლობაში ასტროციტებსა და მიკროგლიასთან ერთად დიდი ზომის ***მიულერის უჯრედებიც*** შედის (სურ. 24-16). მიულერის უჯრედები ბადურას მთელ სისქეს – შიგნითა საზღვროვანი ფირფიტიდან გარეთა საზღვროვან ფირფიტამდე – იკავებს. მიულერის უჯრედებისა და ფოტორეცეპტორების ადჰეზია გარეთა საზღვროვანი ფირფიტის ზონაში ხდება. შიგნითა



სურ. 24-16. მიულერის უჯრედის (მუქი უჯრედი) ურთიერთობა ბადურას ნეირონებთან.

საზღვროვანი ფირფიტა მიულერის უჯრედებისა და განგლიური უჯრედების შეწებების ზონას წარმოადგენს. ცნს-ს გლიური უჯრედების მსგავსად, მიულერის უჯრედები ბადურას ნეირონებს იცავს, კვებავს და საყრდენს უქმნის.

განგლიური შრის უჯრედების აქსონები იკრიბება ბადურის სპეციალურ რეგიონში, სადაც ***მხედველობის ნერვს*** ქმნის. ამ უბანში რეცეპტორები არ არის, რის გამოც მას ***ბრმა ხალს*** (სხვაგვარად მხედველობის ნერვის დვრილს ან მხედველობის ნერვის თავს) უწოდებენ. განგლიური უჯრედები ტიპიური ნერვული უჯრედებია. ისინი ბიპოლარული ნეირონების მსგავსად დიფუზური ან მონოსინაფსური ტიპისაა.

თვალის დამხმარე აპარატი

თვალის წინა ზედაპირი რქოვანამდე დაფარულია თხელი, გამჭვირვალე ლორწოვანი მემბრანით, რომელსაც კონიუნქტივა ეწოდება. ეს გარსი შიგნიდან ქუთუთოებსაც ამოფენს. იგი იქმნება მრავალშრიანი ცილინდრული ეპითელიუმით, რომლის შემადგენლობაშიც დიდი რაოდენობით ფიალისებური უჯრედებია. მის ქვეშ ფაშარშემაერთქსოვილოვანი საკუთარი ფირფიტაა.

კამშირი კლინიკასთან

კონიუნქტივიტი – თვალის ლორწოვანი გარსის ანთებაა. დაავადება შეიძლება გამოწვეული იყოს სხვადასხვა ბაქტერიების, ვირუსების, ალერგენებისა და პარაზიტების მოქმედებით. კონიუნქტივიტის ზოგიერთი ფორმა გადამდებია. მკურნალობის გარეშე კონიუნქტივიტი შეიძლება სიბრმავის მიზეზი გახდეს.

ქუთუთოები

ქუთუთო თვალს იცავს. ქუთუთოს კანი რბილია და ელასტიური. მის შემადგენლობაში სამი სახის (მეიბომის, მოლისა და ცეისის) ჯირკვალი შედის. მეიბომის ჯირკლები ქონის ჯირკვლებია. ცეისის ჯირკვლები სახეცვლილი ქონის ჯირკვლებია, რომელთა სადინრები წამწამების ფოლიკულებთან არის დაკავშირებული. მოლის ჯირკვლები საოფლე ჯირკვლებია. ქუთუთოს შიგნითა ზედაპირი კონიუნქტივით არის დაფაარული.

საცრემლე აპარატი

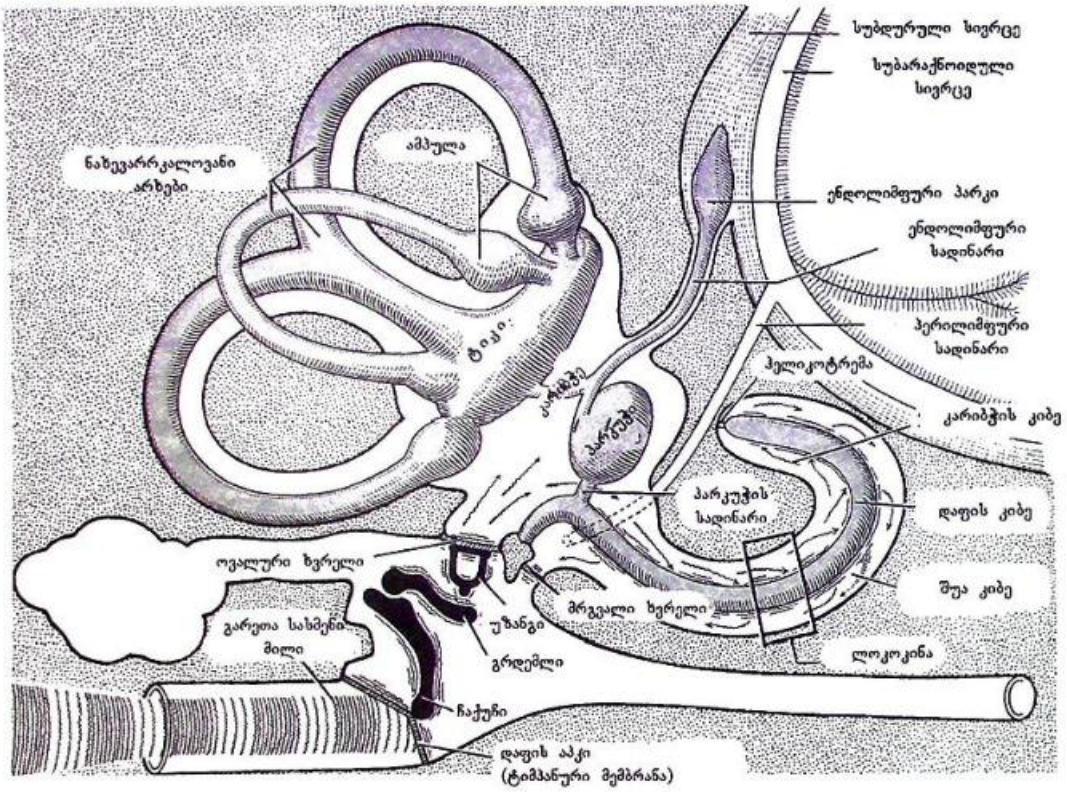
საცრემლე აპარატი საცრემლე ჯირკვლების, სადინრების, საცრემლე პარკის და ცხვირ-ცრემლის სადინრისაგან შედგება.

საცრემლე ჯირკვალში ცრემლის წარმოქმნა ხდება. იგი თვალბუდის ზემო, საფეთქლის ნაწილში მდებარეობს. ეს ალვეოლურ-მილაკოვანი ჯირკვალია, რომლის სეკრეციული ტერმინალური ნაწილი სეროციტებით იქმნება. მათ გარშემო კარგად განვითარებული მიოეპითელური უჯრედებია. ტერმინალური ნაწილებიდან იწყება საცრემლე სადინრები (კანალიკულები), რომლებიც მრავალშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმით არის ამოფენილი. სადინრები ერთმანეთს უერთდება და საცრემლე პარკში შედის. ეს უკანასკნელი ცრემლის გამომტანი გზის გაფართოებული უბანია, რომელიც საცრემლე ფოსოში მდებარეობს. საცრემლე პარკი ცხვირ-ცრემლის სადინარში გრძელდება. ორივე მათგანი მრავალრიგოვანი მოციმციმე ეპითელიუმით არის ამოფენილი. ცრემლი დიდი რაოდენობით ლიზოციმს შეიცავს, რომელიც დამცველობით ფუნქციას ასრულებს.

ყური (კარიბჭე — ლოკოკინას აპარატი)

ამ აპარატის ფუნქცია სმენასა და წონასწორობის დაცვასთან არის დაკავშირებული. ორგანო სამი – ***გარეთა, შუა და შიგნითა*** ნაწილებისაგან შედგება (სურ. 24-17).

გარეთა ყური ყურის ნიჟარისა და გარე-

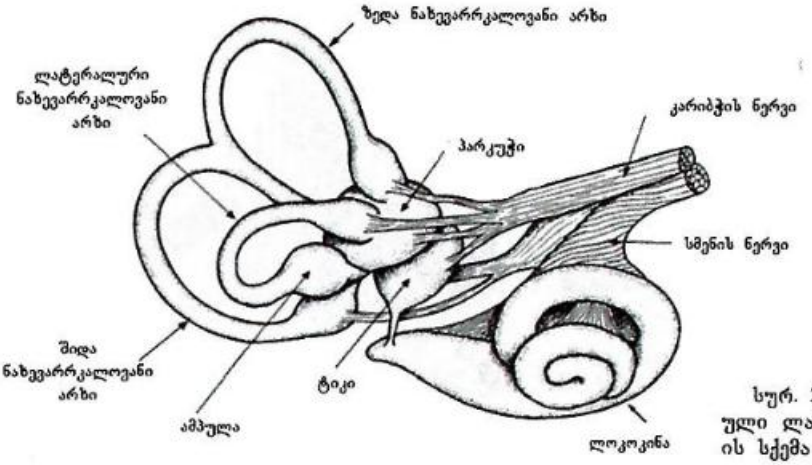


სურ. 24-17. ყურის (კარიბჭე – ლოკოკინას აპარატის) აგებულების სქემა. (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით).

თა სასმენი ხვრელისაგან შედგება. ყურის ნიჟარა ელასტიური ხრტილის უსწორმასწორო ფორმის ფირფიტაა, რომელიც გარედან კანით არის დაფარული.

გარეთა სასმენი ხვრელი ზედაპირიდან საფეთქლის ძვლის სისქეში შედის და ტიმპანურ მემბრანასთან თავდება. ხვრელი მრავალშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმით არის ამოფენილი, რომლის ქვემოთ შემაერთებელ ქსოვილში თმის ფოლიკულები, ქონის ჯირკვლები და სახეცვლილი საოფლე ჯირკვლები მდებარეობს. არხის ბოლოში ოვალური ფორმის მემბრანაა, რომელსაც ***ტიმპანური მემბრანა*** ეწოდება. მისი გარეთა ზედაპირი ეპიდერმისის თხელი შრით არის დაფარული, შიგნით კი – ერთშრიანი კუბური ეპითელიუმით. მათ შორის ფიბრობლასტებით, კოლაგენური და ელასტიური ბოჭკოებით მდიდარი შემაერთებელი ქსოვილია. ტიმპანური მემბრანა ბგერითი ტალღების რხევას შუა ყურის ძვლებს გადასცემს.

შუა ყური ან ***ტიმპანური ღრუ*** უსწორმასწორო ფორმის ღრუა, რომელიც საფეთქლის ძვალში ტიმპანურ მემბრანასა და შიგნითა ყურის ძვლოვან ზედაპირს შორის მდებარეობს. წინიდან იგი ევსტაქის ლულის მეშვეობით ხახას უკავშირდება, უკნიდან კი საფეთქლის ძვლის დერილისებრ მორჩში არსებულ ჰაერშემცველ სივრცეებს. შუა ყური ამოფენილია ერთშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმით, რომლის ქვეშ საკუთარი ფირფიტა მდებარეობს. ეს უკანასკნელი ქვეშმდებარე ძვლის პერიოსტეუმს მჭიდროდ უკავშირდება. სასმენი ხვრელის (ევსტაქის ლულის) მიდამო-



სურ. 24-18. ყურის მემბრანული ლაბირინთის აგებულების სქემა

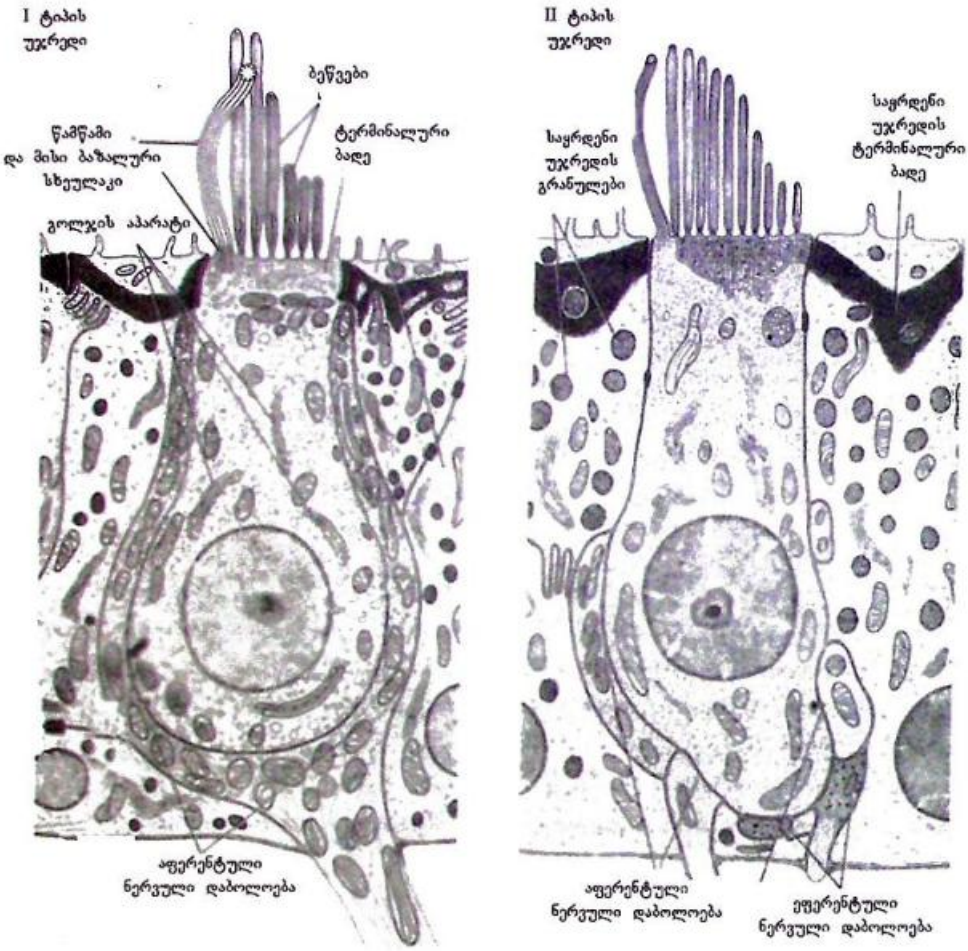
ში ეპითელიუმი თანდათან მრავალრიგიან მოციმციმე ეპითელიუმში გადადის. შუა ყურის მედიალურ ძვლოვან კედელში მემბრანით დაფარული ორი მიდამოა, რომელსაც ***ოვალური და მრგვალი ხვრელი*** ეწოდება. ტიმპანური მემბრანა ოვალურ ხვრელთან სამი ძვლით: ჩაქუჩით, გრდემლითა და უზანგით არის დაკავშირებული. მათი მეშვეობით ტიმპანურ მემბრანაში წარმოქმნილი მექანიკური ვიბრაცია შიგნითა ყურს გადაეცემა.

შიგნითა ყური ორი ლაბირინთისაგან შედგება. ***ძვლოვანი ლაბირინთი*** საფეთქლის ძვლის შიგნით მდებარე რამდენიმე სივრცისაგან შედგება. იგი ***მემბრანულ ლაბირინთს*** უქმნის კედელს. მემბრანული ლაბირინთი ეპითელური ქსოვილით არის ამოფენილი. მასში ორი სპეციალური რეგიონი – ***ტიკი*** და ***პარკუჭი*** მდებარეობს. ტიკიდან სამი ***ნახევარრკალოვანი არხი*** გამოდის, ხოლო პარკუჭიდან ***ლოკოკინას არხი*** იწყება (სურ. 24-18). თოთოეულ ამ უბანში ეპითელიუმი შეიცავს სპეციალურ სენსორულ უჯრედებს, რომლებიც ტიკსა და პარკუჭებში ***სმენის ხალს,*** ნახევარრკალოვან არხებში ***სმენის ქედს***, ხოლო ლოკოკინას არხში – ***კორტის ორგანოს*** ქმნის.

ტიკისა და პარკუჭის კედელი თხელი შემაერთებელი ქსოვილით იქმნება, რომელიც შიგნიდან ერთშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმით არის დაფარული. ტიკისა და პარკუჭის კედელში გაფანტულია მცირე უბნები – ***სმენის ხალები***, სადაც ნეიროეპითელური უჯრედები მდებარეობს. პარკუჭში ხალები ფუძეში, ტიკში კი – ლატერალურ კედლებში, ერთმანეთის პერპენდიკულარულად მდებარეობს. ხალები ყველა უბანში ერთნაირი ჰისტოლოგიური შენებით ხასიათდება.

ხალების შემადგენლობაში ***ორი ტიპის რეცეპტორული უჯრედი, საყრდენი უჯრედები, აფერენტული და ეფერენტული ნერვული დაბოლოებები*** შედის.

რეცეპტორული უჯრედები (ბეწვიანი უჯრედები) 40-80 გრძელ უმოძრაო სტერეოცილიას და ერთ წამწამს (კინოცილიას) შეიცავს. სტერეოცილიები სპეციალიზებული მიკროხაოებია. უჯრედის ზედაპირზე ისინი სიმაღლის მიხედვით მზარდ რიგებს ქმნიან. ყველაზე გრძელი (დაახლოებით 100 მკმ სიგრძის) სტერეოცილიები წამწამის მახლობლად მდებარეობს. წამწამს ტიპიური შენება აქვს, თუმცა მიკრომილაკების ცენტრალური წყვილი მოკლეა და პროქსიმალური სეგმენტის მახ-



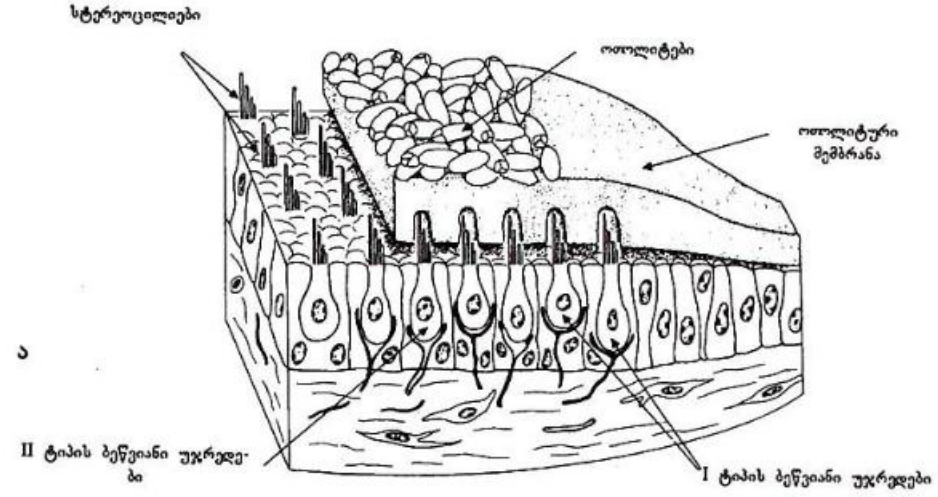
სურ. 24-19. I და II ტიპის ბეწვიანი უჯრედების აგებულების სქემა (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

ლობლად თავდება. კინოცილია, მიუხედავად სახელწოდებისა, უმოძრაოა.

ბეწვიანი უჯრედების ორ ტიპს არჩევენ (სურ. 24–19). პირველი ტიპის უჯრედებთან მოდის ერთი აფერენტული ნერვული დაბოლოება, რომელსაც ფიალისებრი ფორმა აქვს და უჯრედის მთელ ბაზალურ ნაწილს ეკვრის გარს. მეორე ტიპის უჯრედს რამდენიმე აფერენტული ნერვული დაბოლოება აქვს. ორივე ტიპის უჯრედთან მოდის ეფერენტული ნერვული დაბოლოებები, რომლებსაც, როგორც ვარაუდობენ, მაინჰიბირებელი მოქმედება აქვთ.

ბეწვიან უჯრედებს შორის საყრდენი უჯრედები მდებარეობს. ისინი მიკროხაოების მქონე ცილინდრული ფორმის უჯრედებია. ნეიროეპითელიუმი ზემოდან სქელი გლიკოპროტეინული შრით არის დაფარული, რომელსაც, სავარაუდოდ, საყრდენი უჯრედები გამოიმუშავებს. ამ შრეზე ***ოთოლიტებად*** წოდებული კალციუმის კარბონატის კრისტალები მდებარეობს (სურ. 24-20).

ნახევარრკალოვან არხებში მგრძნობიარე რეცეპტორები თითოეული მათგანის გაგანიერებულ ნაწილში – ***ამპულაში*** მდებარეობს. ამპულები ნახევარრკალოვანი არხების ტიკთან შეერთების ადგილის მახლობლად მდებარეობს. თითოეული ამპულის ფუძეში





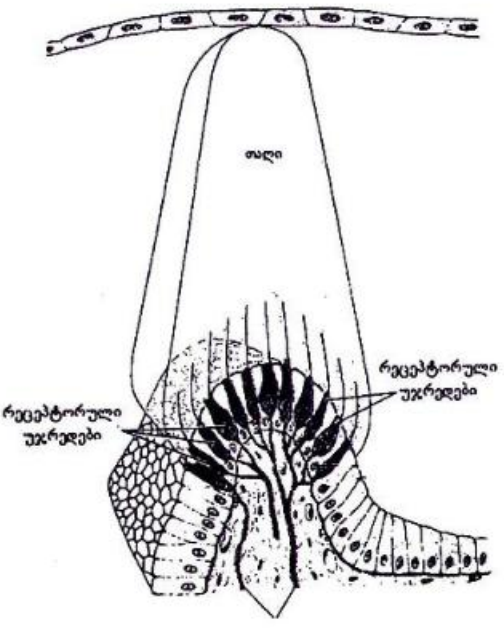
ბ

სურ. 24-20. ა. ტიკის სმენის ხალის სქემატური გამოსახულება. ნაჩვენებია ოთოლიტური მემბრანისა და ბეწვიანი უჯრედების ურთიერთობა (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით). ბ. სმენის ხალის ზედაპირი ოთოლიტებით. სკანოგრამა (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით).

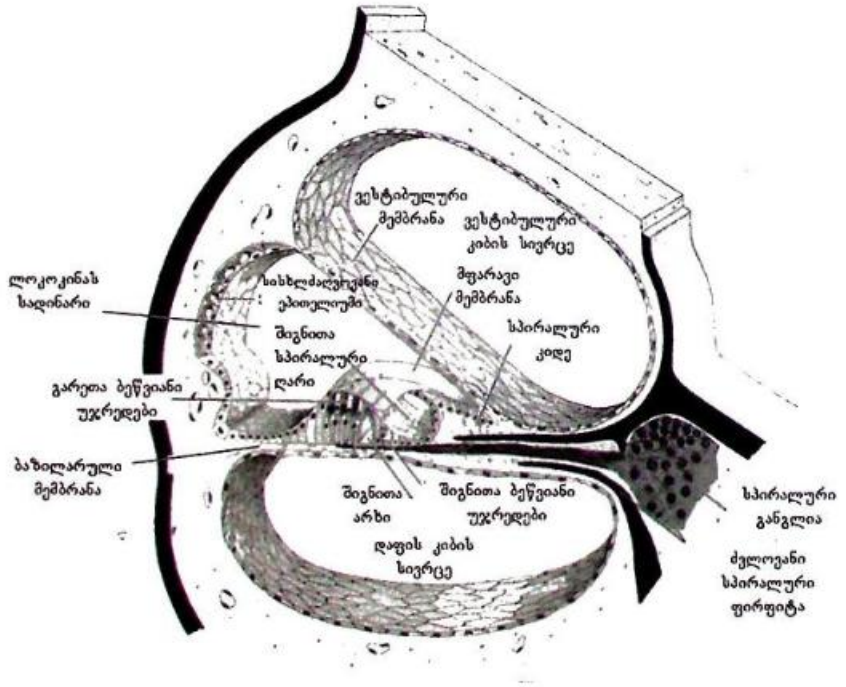
განიეი შემაღლებაა, რომელსაც ***სმენის ქედი*** ეწოდება. სმენის ქედი არხის სიგრძივი ღერძის პარალელურად მდებარეობს. მის შემადგენლობაში ***ბეწვიანი მგრძნობიარე უჯრედები და საყრდენი უჯრედები*** შედის. სმენის ქედის ნეიროეპითელიუმი დაფარულია გლიკოპროტეინული შრით, რომელიც სმენის ხალის ანალოგიურ შრეს სისქით ბევრად აღემატება. ამ შრეს კონუსის ფორმა აქვს და თაღი (კუპულა) ეწოდება. იგი ოთოლიტური მემბრანით დაფარული არ არის (სურ. 24-21).

ენდოლიმფის სადინარი და ენდოლიმფის პარკი ენდოლიმფით არის სავსე. სადინარი ამოფენილია ერთშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმით, რომელიც პარკთან მიახლოვებისას ცილინდრული ეპითელიუმით იცვლება. ცილინდრული უჯრედების ნაწილს აპიკალურ ზედაპირზე მიკროხაოები, ციტოპლაზმაში კი – დიდი რაოდენობით პინოციტოზური ბუშტუკები და ვაკუოლები აქვს. ვარაუდობენ, რომ ეს უჯრედები ენდოლიმფის აბსორბციასა და მასში მოხვედრილი უჯრედული ნარჩენებისა თუ სხვა უცხო ნაწილაკების ენდოციტოზს ახორციელებს.

პარკუჭის გაფართოებულ ნაწილში ***ლო-***



სურ. 24-21. სმენის ქედის აგებულების სქემა (L.C.Junqueira, J.Carneiro, R.O.Kelley, Basic histology, 9-th edition, 1998 მიხედვით).

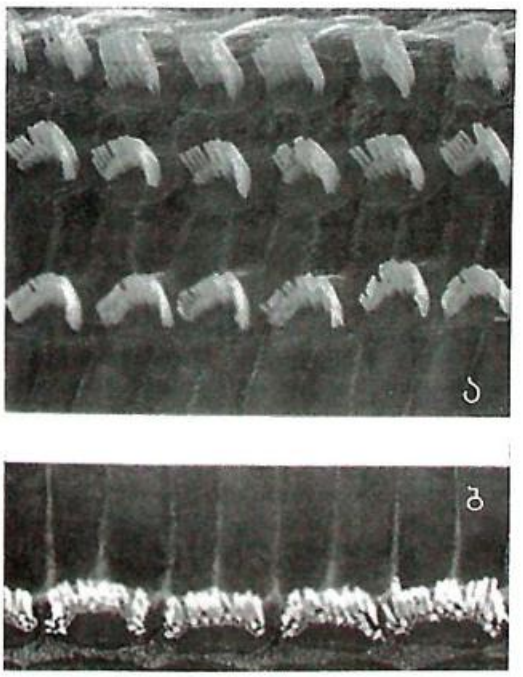


სურ. 24-22. ლოკოკინას აგებულების სქემა (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994. Sivia Collard Keene-ის ნახატი).

კოკინას არხი მდებარეობს. იგი ბგერის მაღალსპეციალიზებულ რეცეპტორს წარმოადგენს.

ლოკოკინას არხი დაახლოებით 35 მმ სიგრძისაა. მას გარს სპეციალური პერილიმფური სივრცე აკრავს. ლოკოკინას არხი სამ სივრცედ იყოფა. ზედა სივრცეს კარიბჭის კიბის (scala vestibuli) სივრცე,შუას – ლოკოკინას სადინარი (scala media), ქვედას კი – დაფის კიბის (scala timpanica) სივრცე ეწოდება (სურ. 24-22).

ლოკოკინას სადინარი ენდოლიმფას შეიცავს და ლოკოკინას მწვერვალში ბოლოვდება. დანარჩენი ორი სივრცე პერილიმფას შეიცავს. მათი დასაწყისი ოვალურ ხვრელთან, დაბოლოება კი – მრგვალ ხვრელთან მდებარეობს. ლოკოკინას მწვერვალში ისინი ერთმანეთს მცირე ხვრელის – ჰელიკოტრემას მეშვეობით უკავშირდებიან.



სურ. 24-23. გარეთა (ა) და შიგნითა (ბ) ბეწვიანი უჯრედების სკანოგრამა. გარეთა უჯრედები 3, შიგნითა უჯრედები კი – ერთ რიგს ქმნის (Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994 მიხედვით).

ლოკოკინას სადინარი ვესტიბულური კიბისაგან ვესტიბულური მემბრანით არის გამოყოფილი. ვესტიბულური (რეისნერის მემბრანა) ბრტყელი ეპითელიუმის ორი შრით იქმნება. ერთი ვესტიბულური კიბის,მეორე კი ლოკოკინას სადინრის კედლის წარმონაქმნია. ლოკოკინას სადინარის ლატერალური კედელი დაფარულია უჩვეულო, სისხლძარღვოვანი ეპითელიუმით (stria vascularis). მის შემადგენლობაში სამი ტიპის – ***კიდურა, შუამდებარე და ბაზალური უჯრედები*** შედის. კიდურა უჯრედები იონებისა და წყლის აქტიურ ტრანსპორტში მონაწილეობს და, როგორც ვარაუდობენ, ენდოლიმფის სპეციფიურ იონურ შედგენილობას განსაზღვრავს.

დაფის კიბის სივრცისაგან ლოკოკინას სადინარს გამოყოფს ***დაფის კედელი ანუ სპირალური მემბრანა.*** დაფის კიბის სივრცის მხრიდან იგი ერთშრიანი ეპითელიუმით არის დაფარული. ეპითელიუმის ქვეშ მდებარეობს ***ბაზილარული მემბრანა***, რომელზეც სმენის სპეციალური რეცეპტორები ე.წ. ***კორტის ორგანოა*** განთავსებული.

ბაზილარული მემბრანა კერატინის მსგავს ფიბრილებს შეიცავს. მასზე ორი ტიპის – ***გარეთა და შიგნითა ბეწვიანი უჯრედები*** და სხვადასხვა ტიპის ***საყრდენი უჯრედები*** მდებარეობს. გარეთა ბეწვიანი უჯრედები 3-5, შიგნითა ბეწვიანი უჯრედები კი – მხოლოდ ერთ რიგს ქმნის (სურ. 24-23).

ორივე ტიპის უჯრედები ცილინდრული ფორმისაა. მათი აპიკალური ზედაპირები შეიცავს სტერეოცილიებს, რომელთა სიმაღლე რიგის დასაწყისიდან ბოლოს მიმართულებით მატულობს. კარიბჭის რეცეპტორული უჯრედებისაგან განსხვავებით, ლოკოკინას ბეწვიანი უჯრედები კინოცილიას არ შეიცავს.

ბეწვიანი უჯრედების ყველაზე მაღალი სტერეოცილიები გლიკოპროტეინებით მდი-

დარ საფარ მემბრანას ეხება. საფარი მემბრანის გლიკოპროტეინებს ***სპირალური კიდის*** უჯრედები გამოიმუშავებს.

როგორც შიგნითა, ისე გარეთა ბეწვიან უჯრედებზე აფერენტული და ეფერენტული ნერვული ბოჭკოები ბოლოვდება. შიგნითა ბეწვიან უჯრედებში აფერენტული დაბოლოებები ჭარბობს. ამ მორფოლოგიური თავისებურების ფიზიოლოგიური მნიშვნელობა გაურკვეველია. კორტის ორგანოს აფერენტული ნეირონების პერიკარიონები სპირალურ განგლიას ქმნის.

საყრდენ უჯრედებს შორის ***შიგნითა და გარეთა სვეტისებრ უჯრედებს, შიგნითა და გარეთა ფალანგის უჯრედებს და ჰენზენის უჯრედებს*** არჩევენ.

ბგერით რხევებს, დაფის აპკის მეშვეობით, სასმენი ძვლები (ჩაქუჩი, გრდემლი და უზანგი) მოძრაობაში მოყავს. ჰაერის მექანიკური მოძრაობა მათი საშუალებით შიგნითა ყურის სითხეებს (ენდო- და პერილიმფას) გადაეცემა. აღნიშნული სითხეების წნევის ცვლილება კარიბჭისა და ბაზილარული მემბრანების გასწვრივ ვრცელდება. ბაზილარული მემბრანის მოძრაობა ბეწვიანი უჯრედების მდგომარეობას ცვლის, რაც მათში მემბრანული პოტენციალის ცვლილებასა და ნეიროტრანსმიტერის გამოყოფას იწვევს. ეს უკანასკნელი სპირალური განგლიის ბიპოლარულ ნეირონებში წარმოქმნის მოქმედების პოტენციალს.

კავშირი კლინიკასთან

მენიერის დაავადება – ენდოლიმფურ სადინარში ჭარბი სითხის დაგროვებით გამოწვეული დაზიანებაა, რომელსაც თან ახლავს სმენის დაკარგვა, თავბრუსხვევა, ყურებში შუილი, გულისრევა და ღებინება. გარკვეული თერაპიული საშუალებები თავბრუსხვევისა და გულისრევის მოვლენების უკუგანვითარებას იწვევს. განსაკუთრებით მძიმე შემთხვევებში შესაძლოა ნახევარრკალოვანი არხების ქირურგიული ამოკვეთა გახდეს აუცილებელი.

Albeda S.M., Buck C.A Integrins and other cell adhesion molecules // FASEB.J, 1990, v.4, p.2868-2880
Babier B.M., Gold D.W. Production, distribution and fate of neutrophils // Williams Hematology, 1995, 5-th edition, p. 773-779.
Bellairs R. The primitive streak. Anat Embryol. 1986, 174, 1 – 7.
Berbenkova V. Ultrastructure of the human APUD cells // Folia Med (Plovdiv) 1997, 39 (2), 78-83.
Berg J.S., Farel P.B. Developmental regulation of sensory neuron number and limb innervation in the mouse // Brain Res. Dev. Brain Res. 2000, 125, 21-30.
Bloom and Fawcett, A Textbook of Histology, 12-th edition, 1994
Bowen I.D., Bowen S.M., Jones A.H. Mitosis and apoptosis // Matters of life and death. London, Chapman and Hall, 1998.
Brenner B.M., Rector F.C. The Kidney // 5-th edition, Philadelphia, W.B. Saunders Co, 1996.
Brodsky F.M., Guagliardy L. The cell biology of antigen processing and presentation // Annu. Rev. Immunolgy, 1991, 9, 707-744.
Bronner-Fraser M. Enviromental influences on neural cell migration. J. Neurobiol., 1993, 24, 233-239.
Butcher E.C., Picker L.J. Lymphocyte homing and homeostasis // Science, 1996, 272, 6-66.
Callewaert B. et al. Ehlers-Danlos syndromes and Marfan syndrome. Best Pract Res Clin Rheumatol. 2008 Mar;22(1):165-89.
Coskun U. Serum P-selectin, soluble vascular cell adhesion molecule-I (s-VCAM-I) and soluble intercellular adhesion molecule-I (s-ICAM-I) levels in bladder carcinoma patients with different stages. Int Immunopharmacol. 2006 Apr;6(4):672-7. Epub 2005 Nov 28
Elgert K. D. Immunology. Understanding the immune system 1996.
Ferr M.A. The structure of human IgA // Biochem. J. 1990, 271, 285-296.
Flesh F. M.,. Gadella B.M Dynamics of the mammalian sperm plasma membrane in the process of fertilization // Rev. on biomembranes, 2000, v. 1469 (3), p. 197-235.
Fujita E. et al., Distribution of RA175/TSLC1/SynCAM, a member of the immunoglobulin superfamily, in the developing nervous system. Brain Res Dev Brain Res. 2005 Feb 8;154(2):199-209. Epub 2004 Dec 28.
Fujita E. et al., Oligo-astheno-teratozoospermia in mice lacking RA175/TSLC1/SynCAM/IGSF4A, a cell adhesion molecule in the immunoglobulin superfamily. Mol Cell Biol. 2006 Jan;26(2):718-26
Gartner L.P., Hiatt H.L. Color textbook of Histology, 3-rd edition, 2007
Goodman C.S. Mechanisms and molecules that control growth cone guidence // Annu. Rev. Neurosci., 1996, 19, 341-348.
Goraca A. New views on the role of Endothelin // Endocrine regulation, 2002, 36, 161-167.
Guyton A.C., Hall J.E.Textbook of Medical Phisiology, 10-th ed., 2000.
Hanani M., Yuang T., Cherkas P., Ledda M., Pannese E. Glial cell plasticity in sensory ganglia induced by nerve damage // Neuroscience, 2002, 114, 279-283.
Helm B., Marsh P., Vercelli D. et al. The mast cell binding site on human immunoglobulin E // Nature, 331, 180-183.
Heritable collagen disorders: from phenotype to genotype. Verh K Acad Geneeskd Belg. 1998;60(5):463-82; discussion 482-4.
Hogg N., Berlin C. Structure and function of adhesion receptors in leukocyte trafficking // Immunol. Today, 1995, 16, 327-330.
Horowitz A., Menice C. B., Laporte R., Morgan K. G. Mechanisms of smooth muscle contraction// Physiol. Rev. 1996, 76: 967
Huo Y., Ley K. Adhesion molecules and atherogenesis. Acta Physiol. Scand. 2001, 173 (1), 35-43.
Huxley H. E. A personal view of muscle and motility mechanisms // Annu. Rev. Physiol. 58. I. 1996
Irving M. Plazzesi G. Motions of myosin heads that drive muscle contraction.// News Physiol. Sci. 12: 249, 1997
Illario M., Amideo V., Casamassima A., Andreucci M., Matola T., Miele C., Rossi G., Vitale M. Integrin-dependent cell growth and survival are mediated by different signals in thyroid cells // J Clin. Endocrinol., 2003, 88 (1), 260-269.
Jacobson A. Somitomeres: mesodermal segments of vertebrate embryos. Development, 1988, 104, 209-215.
Janeway Ch.A., Travers P., Walport M., Capra J.D., Immunobiology. The Immune system in Health and Disease, fourth edition, 1999.
Junqueira L.C., Carneiro J Basic Histology, a text-atlas, 11-th edition, 2003
Kali K., Szebenyl G., Dent E.W. Common mechanisms underlying growth cone guidence and axon branching // J Neurobiol. 2000, 44, 145-158.
Kierszenbaum A. Cell biology an introduction to pathology, 2002

Kisielow P., von Boehmer H. Development and selection of T cells; facts and puzzles // Adv. Immunol., 1995, 58, 87-209.
Kramer B.K., Ittner K.P., Beyer M.E., Hoffmeister H.M., Riegger G. Circulatory and myocardial effects of endothelin // J Mol. Med., 1997, 75, 886-890.
Larsen W.J. Essentials of human embryology Curchill Livingstone, 1998.
Le R., Esquenazi S. Astrocytes mediate cerebral cortical neuronal axon and dendrite growth, in part, by release of fibroblast growth factor // Neurol Res., 2002, 24 (1) 81-92.
Leeson T.S., Leeson C.R., Paparo A.A. Text/Atlas of histology // W.B. Saunders Co, 1988.
Lodish H., Berk H., Zipursky S., Matsudaira P., Baltimore D., Darnell J. Molecular Cell biology // W.H.Freeman and company, 2000.
Luckett W.P. Origin and differentiation of the yolk sac and extraembrionic mezoderm in presomite human and rhesus monkey embryos // Am. J. Anat., 1978, 152, 59-65.
Moore K.L., Persaud T.V.N. The developing human. Clinically oriented embryology // 6-th edition, W.B.Saunders Company, 1998.
McCance K.L., Huether S.E. Pathophysiology. The biologic basis for disease in adults and children, second edition, 1993.
Mckay R.D.G The origins of cellular diversity in mammalian central nervous system // Cell, 1989, 58, 815-822.
Moller G. Accessory molecules in the immune response // Immunol. Rev. 1996, 153.
Mousa S.A. Cell adhesion molecules and matrix proteins. Georgetown. TX: Landes, 1998.
MÖller F., O'Rahilly R. The development of the human brain and the closure of the rostral neuropore at stage 11. Anat. Embryol., 1986, 175, 205-211.
Murakami Y. Involvement of a cell adhesion molecule, TSLC1/IGSF4, in human oncogenesis. Cancer Sci. 2005 Sep;96(9):543-52
Pollack G. H. The cross-bridge theory.// Physiol. Rev. 1983, V. 63 p. 1049.
Perrios M. Nuclear structure and function // San Diego, Academic press. 1998.
Reed E. Pyeritz Ehlers-Danlos Syndrome. The New England Journal of Medicine — March 9, 2000 — Vol. 342, No. 10.
Reth M. The B-cell antigen receptor complex and coreceptors // Immunol. Today, 1995, 16, 310-313.
Rougon G., Hobent O. New insights into the diversity and function of neuronal immunoglobulin superfamily molecules. Annu Rev. Neurosci. 2003, 26, 207-38
Robey E., Fowlkes B.J. Selective events in T cell development // Annu. Rev Immunol. 12, 675-705.
Roitt I., Brostoff J., Male D. Immunology 6-th edition, Mosby, 2006.
Santos G.C., Zucoloto S. Gastrointestinal endocrine cells: brief history and main identification methods under light microscopy // Arq Gastroennterol., 1996 33 (1), 36-49.
Stevens A., Lowe J.S. Human Histology, second edition, Mosby, 1999.
Schoenwolf, Bleyl, Brauer, Francis-West Larsaen· s Human Embryology, 4-th edition, 2009.
Volger H. Human blastogenesis. Formation of the extraembryonic cavities // 1987, 30, 1-10.
Wells D. G, Fallon J.R. The state of the union neuromuscular junction.// Curr. Biol. 6: 1073. 1996.
Wintz KWA: Molecular mechanisms of signalling and membrane transport // Berlin: Springer, 1997.
Wolfe S. L., Molecular and cellular biology, Wadsworth Publishing Company, Belmont, California, 1993.
Yamada D. et al. Disruption of spermatogenic cell adhesion and male infertility in mice lacking TSLC1/IGSF4, an immunoglobulin superfamily cell adhesion molecule. Mol Cell Biol. 2006 May;26(9):3610-24.
Yazaki T et al. Cell adhesion proteins in the nervous system: immunoglobulin superfamily—structure, function and involvement in neurological diseases – No To Hattatsu , 1996, 28 (6) 475-83.

