

## 1- mavzu: KIRISH. GAMETOGENEZ VA JINSIY HUJAYRALARNING TUZILISHI.

*Tayanch tushunchalar:* jinsiy ko'payish, meyoz, homila, individual taraqqiyot bosqichlari, epigenez, preformatsiya, gametogenez, spermatozoid, ovogenez, tuxum hujayra xillari.

### *Mashg'ulot rejasi:*

1. Gistologiya va embriologiya predmeti va tarixi.
2. Gametogenez jarayoni.
3. Spermatozoidning tuzilishi.
4. Tuxum hujayrasini tuzilishi.

Embriologiya fani organizmlarning ko'payishi haqidagi fandir. Ammo bu nom shu fanning mazmunini tula ta'riflay olmaydi. Embriologiya fani tuxum hujayralarining otalanishidan tortib, tuxum qo'yuvchilarda homilaning tuxum qobig'idan chiqquncha, tirik tug'uvchilarda esa homilaning tug'ilguncha bo'lgan davridagi hamma jarayonlarni ta'riflab beradi. Shuningdek, embriologiya fani pushtdan oldingi, ya'ni jinsiy hujayralarning rivojlanishi hamda homila tug'ilganidan keyingi dastlabki davrni ham o'rganadi. Chunki taraqqiyoti mutlaqo tuxum qobig'ida yoki tug'ilguncha tugallanib, so'ngra rivojlanmaydigan birorta organizm yo'q. Sut emizuvchilarda organlarning tuzilishi va funksiyasi voyaga yetgan organizmning a'zolari holatini tug'ilgandan so'ng ma'lum vaqt o'tgandan keyingina egallaydi.

Embriologiya organizmning normal individual taraqqiyoti va patologik holatlarda embrion rivojlanishining buzilish sabablarini va ularning oldini olish yo'llarini o'rganadi. Shuning uchun embriologiya organizmlarning individual taraqqiyoti – ontogenezning bir qismi hisoblanadi. Embriologiya hamma hujayrali organizmlar rivojlanishining umumiy qonuniyatlaridan tortib, alohida tip, sinf va tur vakillari uchun xarakterli bo'lgan xususiy rivojlanish jarayonlarini ham o'rganadi. Shuning uchun ham embriologiya fani individual rivojlanishning keng masalalarini o'rganuvchi umumiy va ayrim gruppada hayvonlar taraqqiyotini tekshiruvchi xususiy embriologiyaga bo'linadi. Xusuciyl embriologiyaning muhim bo'limlaridan biri odam embriologiyasidir.

Embrional taraqqiyotni o'rganish usullari turlichadir. Bular:

1. Oddiy tasviriy embriologiya usuli;
2. Qiyoslash embriologiya usuli;
3. Ekspremental usullar.

Embriologiyaga oid ma'lumotlar eramizdan oldingi 4 arsdan yashagan Aristotelning «Hayvonlarning kelib chiqishi» kitobida keltirilgan. 18 asrning ikkinchi yarmida embriologiyada ikkita nazariya paydo bo'ldi:

1. Preformatsiya nazariyasi: asoschilari Galper, A. Levenjuklar bo'lib, unga asosan yangi organizm jinsiy hujayralarda shakllangan holda kichik o'lchamda mavjud bo'ladi, embrional taraqqiyot vaqtida ular faqat o'sadi.

Keyinchalik bular o'zi ikki guruhga:

1) Ookulislar – tirik jon tayyor holda tuxum hujayrasi ichida bo'lib, spermatozoid uni o'sishi uchun turki bo'ladi deb hisoblashadi (partenogenez jarayonini).

2) Animalkulislar – tirik jon tayyor holda spermatozoid ichida bo'lib, tuxum hujayra o'sishi uchun oziq vazifasini bajaradi deb hisoblashdi (isboti sifatida spermatozodni harakatlanishini ko'rsatadi).

2. Epigenez nazariyasi: asoschilari K.X.Volf, K.Berlar bo'lib, yangi jon gemetalarda tayyor holda bo'lmaydi, ular qo'shilgandan so'ng sekinlik bilan shakllanadi.

Embrional taraqqiyotni o'rganish usullari turlichadir. Oddiy va qadimiy usul bo'lgan tasviriy embriologiya pusht taraqqiyotining qanday o'tganini ta'riflab beradi. Turli xil hayvonlar taraqqiyoti jarayonini qiyoslab o'rganuvchi ta'limot qiyosiy embriologiyadir. A.O.Kovalevskiy, I.I.Mechnikov, E.Gekkel va boshqalarning izlanishlari natijasida qiyosiy embriologiya evolyusion mazmunga ega bo'ldi. Evolyusion nazariyani asoslashda muhim rol o'ynagan evolyusion embriologiya dastlab qiyosiy- tasviriy embriologiyadan kelib chiqdi. Keyinchalik tajriba usuli embriologiyaning asosiy usuli bo'lib qoldi.

K.F.Volf, X.I.Pander va K.M.Ber zamonaviy embriologiyaning asoschilaridan hisoblanadi. Darvinning evolyusion targ'iboti embriologiya masalalariga materialistik yondoshish uchun zamin yaratdi. Rus olimlaridan I.I.Mechnikov (1845–1916) va A.O.Kovalevskiy (1840–1901) Darvinning evolyusion nazariyasi bilan qurollanib embriologiyaga ko'pgina yangiliklar kiritdilar. Ular umurtqasiz va sodda umurtqali hayvonlarni o'rganib, turli sinf hayvonlar embrional takomil davomida o'xshash davrlarni boshdan kechirishlarini (masalan, embrional varaqlarni) ko'rsatib berdilar. Bu bilan hayvonot dunyosining birligi yana bir bor tasdiqlandi. I.I.Mechnikov va A.O.Kovalevskiyning bu tadqiqotlari evolyusion gistologiya va embriologiyaga asos bo'ldi.

Barcha tirik mavjudot o'zlariga xos bo'lgan hayotni yashaganlaridan so'ng o'limga mahkumdirlar. O'lgan organizmlar o'rniga yangi organizmlar vujudga keladi. Har bir jonzotga o'ziga o'xshagan organizmni yaratish, zurriyot qoldirish xususiyati xosdir. Shu tufayligina mavjudotlar olami saqlanib qoladi. Organizmlarning ko'payishi evolyusion tarzda takomillashib boruvchi jarayondir. Jonzotlar turli usulda ko'payadi, ularning barchasini jinssiz va jinsiy ko'payish xiliga bo'lish mumkin.

Jinssiz ko'payish. Jinssiz ko'payish eng sodda, evolyusiya jarayonidagi ilk bor ko'payish usulidir. Bu usul bilan ko'payishda bitta organizm ishtirok etadi. Shu organizm o'z avlodlariga barcha xususiyatlarini deyarli o'zgarmagan holda o'tkazadi. Jinssiz ko'payishning bo'linish, endogoniya, shizogoniya, kurtaklanish, sporogoniya, vegetativ ko'payish xillari farqlanadi.

Ko'payishning bo'linish usuli bir hujayrali jonzotlarga xosdir. Bo'linish usulidagi ko'payish organizmning mitoz yo'li bilan ko'payishidir. Bo'linish natijasida hosil bo'lgan ikki avlod (hujayra) o'rtasida genetik axborot va ichki tuzilmalar tengma-teng taqsimlanadi. Hosila organizm (hujayra) o'sadi va qayta bo'linishga tayyorlanib, so'ng yangi organizmni yaratadi.

Endogoniya – bu organizm (hujayra) ning alohida ichki kurtaklanishi bo‘lib, ona hujayrada ikkita qiz organizm hosil bo‘ladi, ya’ni bir ona hujayra ichida, uning umumiy hujayra qobig‘i ostida ikki qiz hujayra shakllanadi, shunday qilib ona Hujayra fakatgina ikki avlod beradi. Shu yo‘sinda, masalan bir hujayrali parazit – toksoplazmaning ko‘payishi ro‘y beradi.

Shizogoniya. Ayrim bir hujayralilarda, masalan, bezgak plazmodiysining jinssiz ko‘payishi ko‘p marta bo‘linish – shizogoniya usuli bilan kechadi. Hujayra (organizm) shizogoniya bilan ko‘payganda, dastavval uning yadrosi birin-ketin ko‘p marta bo‘linadi, hujayra sitoplazmasi esa bo‘linmaydi – sitokinez ro‘y bermaydi. So‘ngra, ona hujayra ichidagi har bir hosila yadro, bo‘linib ketgan, mayda sitoplazma bilan o‘raladi – bir qancha qiz hujayra (organizmlar) paydo bo‘ladi. Qiz hujayradagi irsiy informatsiya belgilari ona organizmi belgilariga monand ravishda bo‘ladi. Odatda, bu xildagi ko‘payish jinsli ko‘payish bilan almashinib turadi.

Spora hosil qilish (spogoniya). Bu xil ko‘payish ayrim o‘simlik va bir hujayrali mavjudotlarning ko‘payish usuli hisoblanadi.

Masalan, bezgak plazmodiysi va toksoplazma sporogoniya usulida ko‘payadi. Spora – bu ko‘payish jarayonini ta‘minlovchi va tashqi ta’sirdan saqlanish uchun qobiqqa o‘ralib olgan hujayralar to‘plamidir. Jinssiz ko‘payishning bir xili bo‘lgan sporogoniyani ayrim bakteriya (yoki bir hujayrali organizm – masalan, ichak balantidiysi, lyambliya)larning spora hosil qilishdan farqlamoq lozim. Bu xil sporalanish ko‘payish uchun emas, noqulay sharoitdan saqlanishigagina xizmat qiladi.

Kurtaklanish usuli bilan ko‘payishda ona organizmi (hujayra)da yadroning bir qismini tutgan sitoplazmatik do‘mboqcha – kurtak paydo bo‘ladi. Do‘mboqcha o‘sadi va ona qismdan ajraladi. Ayrim bakteriyalar va kipriklilar shu zaylda ko‘payadi.

Vegetativ ko‘payish usulida ko‘p xo‘jayrali organizm tanasining bir qismidagi hujayralar to‘plamidan yangi organizm hosil bo‘ladi. Masalan, gidralar ko‘payishida ona organizmidan hujayralar to‘plamidan iborat kurtak hosil bo‘ladi va so‘ng u ajralib, alohida organizmni yaratadi.

Vegetativ ko‘payish (masalan, gidralarda) jinsiy ko‘payish bilan almashinib turadi. Halkali va kiprikli chuvalchanglar ma’lum qismlarga bo‘linib xar bir qism o‘z navbatida yangi organizm hosil qilishi mumkin.

Organizmlar vegetativ ko‘payishining bir turiga poliembrioniya deyiladi. Bunda yetilayotgan organizm (embrion) bir necha bo‘lakka bo‘linib har qaysi bo‘lakdan alohida organizm rivojlanadi. Poliembrioniya ayrim hasharotlarda («yaydoqchi ari») va sutemizuvchilarda uchraydi. Umuman bir tuxumli egizaklarning hosil bo‘lishini poliembrioniya uchun yaqqol misol qilib ko‘rsatish mumkin.

Jinsiy ko‘payish. Jinsiy ko‘payish natijasida genetik informatsiyaning almashinuvi, hosila individda yangi genetik to‘plamning vujudga kelishi va shunga monand ravishda o‘zgacha (o‘zgargan) biologik xususiyatga ega bo‘lgan ya’ni ota-onaga organizmiga qaraganda chidamli, moslashuvchan yangi avlod yuzaga keladi. Mana shunga ko‘ra ham jinsiy ko‘payish biologik jihatdan afzal va

mukammallashgan organizmlarning ko'payish xili hisoblanadi. Jinsiy ko'payish odatda ikki jinsiy hujayra– gametalarning qo'shilishi bilan ro'y beradi. Jinsiy ko'payishning bunday gametalarning qo'shilishi bilan sodir bo'lishi ham evolyusion tarzda, asta-sekin yuzaga kelgan.

Jinsiy ko'payishning eng kadimiy – ibtidoiy ko'rinishi plazmogamiya xodisasida namoyon bo'ladi. Plazmogamiyada (ayrim amyobalarda sodir bo'luvchi) ikki hujayra qo'shib ikki yadroli tuzilma hosil qiladi. Qisqa muddatdan so'ng hujayra sitoplazmasi qayta ikkiga bo'linadi har bir hosila hujayra avvalgi yadrolardan biriga ega bo'ladi. Har bir amyobaning sitoplazma tarkibi aralashgan, ya'ni ikkita qo'shilgan amyoba, sitoplazmasidan iborat bo'ladi. Mana shu sitoplazma mahsulotining aralashishi bilan hosil bo'lgan individ – amyoba o'zgacha xususiyatga ega bo'ladi.

Jinsiy ko'payishning anchagina murakkablashgan xillarini 2 guruhga ajratish mumkin: kon'yugatsiya, kopulyatsiya.

Konyugatsiya bakteriya, infuzoriylarga xos bo'lgan ko'payish usulidir. Odatda, kiprikli sodda hayvonlar oddiy bo'linish bilan ko'payadi. Bunday ko'payishlardan keyingi jinsiy ko'payish – kon'yugatsiya sodir bo'ladi. Ma'lumki, infuzoriylarda makro va mikronukleolalar mavjud. Kon'yugatsiya boshlanganda ikki hujayra o'ta farqlashadi – hujayralararo tutashtiruvchi tortma hosil bo'ladi. Yadrolarda murakkab jarayonlar ya'ni makronukleusning yo'qolishi, mikronukleusning bo'linishi hamda oxirida undan ikkita yadroning shakllanishi ro'y beradi. Mana shu yadrolarning biri harakatchan, ikkinchisi turg'undir. Harakatchan yadrolar hujayralararo almashadi. Turg'un yadro bilan harakatchan yadro qo'shiladi – sinkarion ro'y beradi va boshqacha sifatga ega bo'lgan yangilangan yadro hosil bo'ladi. Ushbu yadrodagi o'zgarishlar nihoyasida xar bir hujayrada yana makro va mikronukleus shakllanadi. Infuzoriylar bir-biridan ajraladi. Konyugatsiya jarayoni bakteriyalar uchun ham xosdir. Jipslashgan ikki bakteriyaning sitoplazmatik tutashtiruvchi tortmasi orqali asosiy genetik material nukleoidga yopishib joylashgan DNK bir hujayradan ikkinchisiga o'tadi va uning xususiyatini shu DNK ga xos ravishda o'zgartiradi.

Jinsiy ko'payishda erkak va urg'ochi jinsiga mansub, gaploid xromosoma to'plamiga ega bo'lgan hujayralar o'zaro qo'shiladi. Bunday ko'payish – gametogamiya evolyusiya, taraqqiyoti davomida murakkablashib borgan. Gametogamiyaning ikki shakli tafovut etiladi: Kopulyatsiyali va kopulyatsiyasiz gametogamiya.

Jinsiy ko'payishning kopulyatsiya bilan kechadigan xili jinsiy hujayralarning hosiL bo'lishi va ularning qo'shib, yangi sifatli. hujayra – zigotaning hosil bo'lishi bilan ro'y beradi. Evolyusiya taraqqiyoti jarayonida urgochi va erkak jinsiga mansub hujayralararo farqlanish kuchayib boradi.

O'z navbatida kopulyatsiya bilan ro'y beruvchi gametogamiyaning 3 xili: izogamiya, geterogamiya va oogamiya tafovut qilinadi.

Izogamiyada hosil bo'lgan jinsiy hujayra katta-kichikligi va shakliga ko'ra bir-biridan farqlanmaydi. Bu usulda ayrim bir hujayralilar (xlamidomanada va b.) ko'payadi. Ulardan hosil bo'lgan gaploid xromosoma to'plamiga ega bo'lgan

izogameta 2 ta xivchinga ega bo'ladi. Xuddi shunday hujayralarning ko'shilishi natijasida zigota hosil bo'ladi.

Geterogamiya (anizogamiya) bir qator suv o'tlari va xivchinlilarga xosdir. Ularda ikki xil: harakatchanroq, mayda gametalar– mikrogameta va harakati sust, yirikroq – makrogameta hosil bo'ladi. Bu gametalar. xivchinlarga egadir. Shunday qilib ilk bor bir-biridan farqlanuvchi jinsiy hujayralar paydo bo'ladi. Ayrim organizmlarda katta va kichik gametalar hamda ikkita kichik gameta o'zaro, qo'shilishi ham mumkin. Demak, bu organizmda anizogamiya bilan bir qatorda izogamiya ham saqlanib qoladi. Boshqa xivchinlilarda makro va mikrogametagina qo'shiladi va anizogamiya ro'y beradi.

Oogamiya – kopulyatsiya bilan bo'ladigan gametogamiyaning eng yuqori shakli. Bir gameta yirik, harakat tuzilmasiga ega emas, bu urg'ochi gameta, ya'ni tuxum hujayradir. Ikkinchi gameta esa mayda, harakatlantiruvchi xivchinga ega – bu erkak jinsiy hujayrasi – spermatozoiddir. Oogamiyada jinsiy hujayralar maxsus a'zolarida (hayvonlarda urug'don va tuxumdonlarda) hosil bo'ladi.

Ko'pgina o'simliklar va deyarli barcha hayvonlar oogamiya yo'li bilan ko'payadi.

Kopulyatsiyasiz gametogamiya kam uchraydi. Gametogamiyaning jinsiy hujayralar hosil qilib, ammo ularning butunlay qo'shib ketishi ro'y bermasdan ko'payishi ro'y beradigan 3 xili tafovut qilinadi: partenogenez, ginogenez va androgenez.

Partenogenezda yangi avlod urug'lanmagan tuxum hujayrasidan rivojlanadi. Ma'lumki, partenogenez tabiiy va sun'iy bo'lishi mumkin.

O'z navbatida tabiiy partenogenezning muqarrar (obligat), fakultativ va siklik xillari tafovut kilinadi.

Muqarrar partenogenezda hayvonlar (o'simlik biti, sodda qisqichbaqasimonlar, ayrim baliq va sudralib yuruvchilar) qo'ygan tuxumi urug'lanmasdan turib yangi organizm hosil bo'ladi. Bu hosil bo'lgan organizmlarning barchasi urg'ochi bo'ladi. Bunday ko'payish bir-biri bilan uchrashishi qiyin bo'lgan (masalan, Kavkazning qoya kaltakesaklari) mavjudotlarda namoyon bo'ladi. Bu turda ro'y beradigan ushbu obligat partenogenez tur ravnaqi uchun maqsadga muvofiq ko'payish usulidir.

Fakultativ partenogenez ayrim hasharotlar (ari, chumolilar)da namoyon bo'ladi. Ularning urug'lanmagan tuxumidan erkak organizmlar, urug'langan tuxumlaridan urg'ochi organizmlar rivojlanadi.

Siklik partogenezda muqarrar partogenez ko'payish bilan bir qatorda, populyatsiyadagi erkak va urg'ochi organizmlardan jinsiy ko'payish ham sodir bo'ladi. Masalan, ayrim sodda qisqichbaqasimonlar (dafniyalar) asosan, partenogenez bilan ko'payadi. Kuz faslida erkaklari paydo bo'lib jinsiy ko'payish ham ro'y beradi.

Sun'iy partenogenezda tuxum hujayrasini turli ta'sirlar (kislotalar, kuchsiz elektr toki va b.) bilan qitiqlash natijasida shu gametadan yetuk organizm hosil qilishga erishiladi. Ushbu usul bilan ninaterililarda, chuvalchang, shiliqqurt, hasharot va hatto sut emizuvchilarda sun'iy partenogenezga erishilgan. Sun'iy

partenogenez dastavval A. A. Tixomirov (1885 yilda) tomonidan ipak qurtining kapalaklarini yetishtirishda qo'llanilgan.

Ginogenez partenogenezga farq bo'lgan ko'payish usulidir. Bu jinsiy ko'payishda spermatozoid tuxum hujayrasiga kiradi, ammo spermatozoid va tuxum hujayra yadrolari o'zaro qo'shilmaydi. Spermatozoid tuxum hujayrasiga kirib, unga ta'sir etadi «qitiqlaydi», o'zi keyingi jarayonlarda ishtirok etmaydi – yo'q bo'lib ketadi. Tuxum hujayralardan yangi organizm hosil bo'ladi. Ginogenez ayrim baliqlarda uchraydi. Spermatozoidga tuxum yadrosi bilan ko'shila olmaydigan darajada birorta ta'sir o'tkazib, so'ng tuxum hujayrasini urug'lantirish bilan, sun'iy usulda ginogenez paydo qilish ham mumkin.

Androgenez usulida ko'payish ginogenezga o'xshasada, ammo tuxum hujayrasiga kirgan spermatozoid yadrosi tuxum hujayra yadrosi bilan qo'shilmaydi, tuxum hujayraning yadrosi yo'qolib, spermatozoid yadrosi saqlanib qoladi.

Ko'payishning androgenez usuli A.Astaurov (1937 yilda) tomonidan kashf etilgan. U ipak kurti tuxum hujayrasining yadrosini harorat ta'sirida nobud qilib, uni sun'iy urug'lantirgan. Natijada hujayraning sitoplazmasi ona hujayraniki, yadrosi esa ota hujayraniki bo'lib qolgan. Shu zigotadan erkak organizm rivojlangan. Androgenez genetikada belgilarning ota yoki onaga bog'liqligini hamda sitoplazmaning belgilari yuzaga chiqishdagi rolini aniqlashda muhim usul hisoblanadi.

To'laqonli jinsiy ko'payish – bu erkak va urg'ochi jinsiy hujayralari hosil bo'lib, tuxum hujayrasiga spermatozoid, kirib, ikkala gameta yadrosining qo'shilishi bilan boshlanadi.

Organizmlarning jinsiy ko'payishida dastlab somatik hujayralar jinsiy hujayralar – spermatozoidning tuxum hujayrasini hosil qiladi va ular qo'shilishi natijasida zigota hosil bo'ladi, zigotaning bo'linishi natijasida organizmning paydo bo'ladi. Hujayraning meyoza bo'linishi natijasida ota-onaga xromosomalarining gaploid naboriga ega jinsiy hujayralar paydo bo'ladi. Bular xromosomalarining soni ikki xissaga kamaygan holda bo'ladi va ular qo'shilishi natijasida diploid naborli organizm paydo bo'ladi.<sup>1</sup>

**Spermatogenez.** Erkaklar jinsiy hujayrasi – spermatozoidlar urug'donning egri-bugri kanalchalarida paydo bo'ladi. Spermatogenez deb nom atuvchi bunday jarayon balog'at yoshiga yetganlarda boshlanadi. Urug'donda spermatozoidlarning ishlab chiqarilishi jinsiy aktivlik so'nguncha davom eta beradi va egri-bugri nay devorida spermatogenezning turli davriga mansub bo'lgan jinsiy hujayralar ma'lum bir tartibda joylashadi. Spermatogenez jarayoni 4 davrga bo'lib o'rganiladi: 1) ko'payish; 2) o'sish; 3) yetilish; 4) shakllanish.

*Ko'payish* davrida spermatogoniy hujayralari son jihatidan ortib boradi. Spermatogoniy hujayralarining o'lchamlari juda kichik. Ular spermatogen epiteliyning tashqi – periferik qavatini tashkil qiladi va bevosita bazal membrana ustida yotadi. Bazal membranada yotgan hujayralar qavatini bo'linadi, natijada, hujayralar soni ko'payadi va bu holat sig'ishmagan hujayralar yuqori qavatga

---

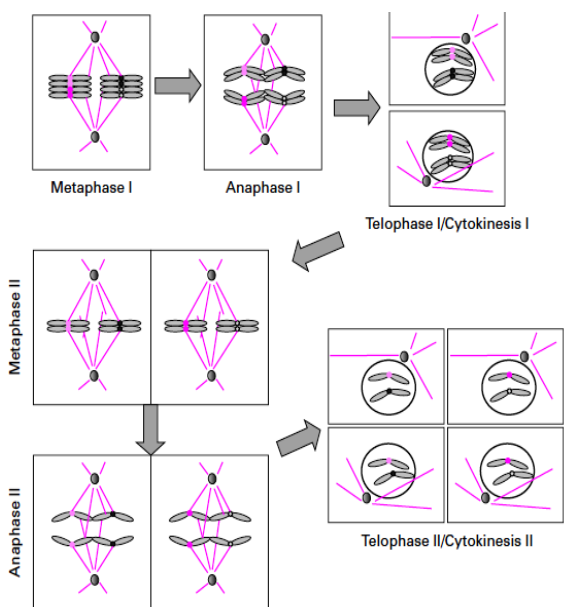
<sup>1</sup> CELL BIOLOGY second edition 401

ko'tarilishiga olib keladi. Bu hujayralar endi mitotik bo'linish qobiliyatini yo'qotadi va spermatogenezning keyingi o'sish davriga o'tadi.

*O'sish* davriga o'tgan hujayralarning o'lchamlari osha boshlaydi. Bu davr yirik birinchi tartibli spermatotsitlar hosil bo'lishi bilan xarakterlanadi. Bu hujayralar egri-bugri nay devorida spermatogen epiteliydan keyingi ikkinchi qavatni egallaydi.

*Yetilish* davrining boshlanishi bilan birinchi tartibli spermatotsit ikkinchi tartibli spermatotsit (prespermatidlar)ga bo'linadi. Yetilish davrining o'ziga xos xususiyatlaridan biri shundaki, hosil bo'lgan prespermatidlar interkinez davrining o'tamasdan qayta ikkiga bo'linadi. Bunday bo'linishi redaksion bo'linish yoki meyoza deb ataladi.

Meyoz bu hujayraning kema-ket ikkimarta bo'linish jarayoni bo'lib (meyoza I va II), profaza, metofaza, anafaza va telofaza bosqislaridan iborat. Meyoz bo'linishning ketma – ketligi 19.3- rasmda o'z ifodasini topgan. Rasmda bir juft otadan o'tgan xromasoma och yashil va ikkinchi juft onadan o'tgan xromasoma to'q yashil bilan ifodalangan birinchi gomologik xromasomalar, shu bilan birga bir juft otadan o'tgan xromasoma och kulrang va ikkinchi juft onadan o'tgan xromasoma to'q kulrang bilan ifodalangan ikkinchi gomologik xromasomalar keltirilgan. Mitoz qisqa muddatli jarayon bo'lsa meyoza uzoq bir necha hafta yoki bir necha oy hatto yillab davom etadigan jarayondir. Meyozning ko'p vaqti meyoza I da profaza I oladi. Profaza I mitozning profazasidan gomologik xromosomalarining birlashishi, ota va ona xromasoma qismlarining almashinishi bilan farq qiladi. Yadroning erishi va ota va ona xromosomalarining bir chiziq bo'lab joylashishi bilan metafaza I boshlanadi. Anafaza I da juft gomolog xromosomalarining ajralishi ruy beradi. Metozdan farq qilib xromatidalar ajralmasdan butunligicha qutublarga yo'naladi. Telofaza I da ikkita yadro va hujayraning paydo bo'lishi bilan meyoza II boshlanadi. Profaza II qisqa va tez o'tadi. Metafaza II va anafaza II da xromatidalar ikkiga ajraladi va gaploid naborli jinsiy hujayralar (spermatozoid va tuxum hujara) hosil bo'ladi.



1- rasm. Meyoza davrlari. Ikki juft xromasoma ko'rsatilgan; ikkita ota xromasomalari (och-yashil va och-kulrang) va ikkita ona xromasomalari (to'q-yashil va to'q-kulrang).<sup>2</sup>

Xromosomalar sonining kamayishi (reduksiyasi) spermatogenezning yetilish davrida ro'y beradi. Reduktsiya hodisasi shu davrda bo'lib o'tadigan bo'linishning ketma-ket – interkinez davrisiz qaytalanishi orqasida hosil bo'ladi.

Reduksion bo'linishga tayyorlanish

spermatogenezning o'sish davrida boshlanadi. Birinchi tartibli spermatotsit yadrolarida o'sish davrida xromosomalar uzun ipchalar sifatida ko'rina boshlaydi, yadro qobig'i va yadrocha saqlanib qoladi. Bu davr leptogen davr deb yuritiladi. Leptogen xromosomalarda buralganlik kamroq bo'lib, ular ingichka va uzunroqdir. Shu belgisi bilan bu xromosomalar kariokinezning boshlang'ich fazasi – profazada kuzatiladigan xromosomalardan farqlanib turadi. Leptogen xromosomalarning halqasimon bo'lib egilganligi ko'rinadi. Ularning umumiy soni diploid songa (46) teng. Leptogen bosqichdan so'ng gomologik xromosomalar juftlashib yig'iladi (konyugatsiya) va uzunasiga bo'ylab bir-biriga zichlashadi, ba'zan o'zaro chirmashishi ham mumkin. Buning ahamiyati shundaki, o'zaro kon'yugatsiyalangan (chirmashgan) xromosomalar orasida gen almashinuvi bo'lib turadi. O'zaro chirmashib, buralish natijasida xromosomalar kaltalashadi va yo'g'onlashadi. Bu davr paxiten davr deyiladi. So'ngi davrda kon'yugatlar o'zaro bog'langan holda qisman ajraladi va har bir xromosomalarda bo'ylama yoriq ko'rinadi – bu esa diploten davrdir. Xromosomalarning spiralsimon buralishi davom etadi. Bunda bir-biriga chirmashgan, har biri 2 ga ajralgan juft xromosomalar turlicha shakldagi qisqa tanacha – tetradalarga aylanishini kuzatish mumkin. 23 dona tetrada hosil bo'ladi, chunki har bir tetrada ikkita o'zaro kon'yugatsiyalashgan xromosomadan iborat. Har bir tetrada tarkibidagi xromosoma uzunasiga ikkiga bo'linganligi uchun bir tetradada to'rtta alohida xromosoma bo'ladi. Shu tetrada tutgan xujayra 2 tartibdagi spermatotsitdir.

O'sish davrining oxiri tetrada paydo bo'lishi bilan tugallanadi, so'ngra yetilish davri boshlanadi. Yetilishda birinchi bo'linish metafazasi ketib, o'zaro chirmashgan xromosomalar o'zlarining yoriqlari bilan ekvatorial plastinka bo'ylab yotadi. Anafazaga kelib tetrada yoriqlaridan ajralib hosil bo'lgan diadalar deb nomlanuvchi xromosomalar turli qutbga qarab suriladi va 2 tartibli spermatotsitlar hosil bo'ladi. Demak, bitta ikkinchi tartibli spermatotsit tetradaning yarmini, ya'ni diadani oladi. Ikkinchi tartibli spermatotsitdagi diadalarining soni birinchi tartibli spermatotsit yadrosidagi tetrada soniga (23 ga) teng. Yetilish davridagi interkinez davri bo'lmaganligi uchun xromosomalar keyingi bo'linish uchun soni oshmagan holatda o'tadi. Diada xromosomolari ekvatorial plastinka bo'ylab o'zlarining o'simtali bilan joylashib oladi. Ikkinchi tartibli spermatotsit diadallari bo'linib monadallarni hosil qiladi va bu monadalar qutbga qarab ajraladi. Ikkinchi tartibli spermatotsit bo'linishidan spermatidlar hosil bo'ladi. Ularning yadrosidagi monadalar soni ikkinchi tartibli spermatotsit yadrosidagi diadalar soniga teng, ya'ni gaploid bo'ladi.

Xulosa qilib aytganda, mitozdan meyoza farqi xromosomalarning kon'yugatsiyasi yuz berishi va yetilish davrining birinchi bo'linishi va ikkinchi bo'linishi orasida interkinez davrining yo'qligidir. Bu esa spermatidlarda xromosomalar sonining ikki marta kamayishiga sababchi bo'ladi.

Demak, yetilish davrining oxirida boshlang'ich 1 ta spermatogen epiteliydan gaploid xromosoma tutgan 4 ta spermatid hosil bo'ladi. Spermatidlar boshqa bo'linmaydi va oxirgi shakllanish davriga o'tadi.

*Shakllanish* yoki spermogenez. Spermatidlar uncha yirik bo'lmagan yadroli yumaloq hujayralardir. Yadro atrofida plastinkasimon kompleksning zichlashgan

zonasi, sentrosoma va mayda mitoxondriyalar joylashadi. Spermatidlarning qayta tuzilish jarayoni plastinkasimon kompleks zonasida yadro yuzasiga tegib turgan zichlashgan granula paydo bo'lishidan boshlanadi. Bu akroblastdir. Keyinchalik akroblastning o'lchamlari kattalashib, g'ilof sifatida yadroni qoplaydi, akroblastning o'rtasida esa zichlashgan tanacha – akrosoma differensiallashadi.

Shakllanayotgan spermatid o'z akrosomasi bilan, odatda, tayanch Sertoli hujayrasining apikal yuzasiga qarab turadi. Bunda spermatidning qarama-qarshi chetiga, urug' kapali ichiga qaragan tomonga ikki sentrioladan iborat sentrosoma suriladi. Sentrosomaning sentrodesmozi yadro yuzasiga perpendikulyar holda joylashadi. Bundan keyingi o'zgarishlar natijasida proksimal sentriola yadro qobig'iga tegib yotadi, distal joylashgani esa ikkiga bo'linadi. Distal sentriolaning old qismidan xivchin shakllanadi, so'ngra u spermatozoid dumining o'q ipiga aylanadi. Distal sentriolaning orqa yarmisi aylana hosil qiladi. Bu halqacha xivichi bo'ylab surilib, spermatozoidning o'rta qismidagi orqa chegarasini hosil qiladi.

Spermatidning taraqqiyot jarayonida uning yadrosi asta-sekin zichlashadi va xromatin gomogen zich massa ko'rinishini oladi. Dum qismining o'sishi bilan spermatidning sitoplazmasi yadro atrofidan sirg'alib, shakllanayotgan spermatozoidning o'rta qismiga suriladi. Mitoxondriyalar xivchinchaning proksimal qismi yonida joylashadi. Spermatid sitoplazmasi, spermatozoidga aylanayotganda, kuchli ravishda reduksiyaga uchraydi.

Spermatogen epiteliy buzuvchi ta'sirlariga o'ta sezgir hisoblanadi. Turli intoksikatsiyalarda, avitaminozlarda, ochlikda, ayniqsa, radiatsiya nuri ta'sirida spermatogenez jarayonni susayishi, hatto to'xtab, spermatogen epiteliysi atrofiyaga uchrashi mumkin.

**Ovogenez.** Ovogenez jarayoni spermatogenez bilan bir xil bo'lsa ham o'ziga xos ba'zi xususiyatlarga ham ega. Birinchidan, ko'payish davri faqat embrionning tuxumdonida bo'lib, qiz bola tug'ilishi bilan ovogoniyning paydo bo'lishi to'xtaydi. Ikkinchidan, o'sish davri ikki fazadan iborat. Birinchi fazada (kichik o'sish fazasida) 1-tartibli ovotsit o'lchamlarining sekin kattalashuvi kuzatiladi (ovotsitlar bunday holatda ko'p yillab yotadi). Ikkinchi faza (katta o'sish fazasi) sariqlik kiritmalarining sintezi bilan bog'liq. Katta o'sish fazasiga, odatda, bolog'at yoshiga yetgan davrda bir vaqtda bir yoki bir necha 1-tartibli ovotsit o'tadi. Katta o'sish ikki haftagacha davom etadi va 1-tartibli ovotsitning yetilish davriga o'tish bilan tugaydi. Uchinchidan, ovogenez spermatogenezdan yana shu bilan farqlanadiki, bitta birinchi tartibli ovotsitdan 1 donagina urug'lanishga moyil ovotsit va 3 ta reduksion tanacha hosil bo'ladi. To'rtinchidan, ovogenezda tuxum hujayrasining yetilish davri tuxumdondan tashqarida (bachadon naylarida) kechadi. Beshinchidan, ovogenezda shakllanish davri bo'lmaydi.

Jinsiy hujayralarning yetilish davri yetilgan folikullarning yorilib (ovulyatsiyaga uchrab) uning ichidan birinchi tartibli ovotsitning chiqishi bilan boshlanadi. Bu jarayon bachadon naylarida kechadi. Shunday qilib, ovogenez yetilgan organizmda ikki davrdan iborat bo'lar ekan, bulardan birinchisi – o'sish davri bo'lib, u tuxumdonda; ikkinchisi – yetilish davri – tuxumdondan tashqarida (bachadon naylarida) kechadi.

Ovogoniylar o'sish davri boshlanishdanoq birinchi tartibli ovotsitga aylanadi, shuning bilan birga ovogoniy joylashgan primordial follikul o'suvchi follikullarga aylanadi. O'sishning dastlabki kunlarida follikulyar epiteliy hujayralari tezda ko'payib, ko'p qavatli epiteliyga aylanadi va follikulning donador qavatini hosil qiladi. O'sish davridagi ovotsit atrofida zich yaltiroq parda shakllanadi. Follikul o'lchamining kattalashishi uni o'rab turuvchi biriktiruvchi to'qimali qobiqning paydo bo'lishiga asos bo'ladi.

Follikulning donador qavati bilan biriktiruvchi to'qimali qobiq orasida follikul epiteliysining bazal membranasi – Slavyanskiy membranasi bo'ladi. Qeyinchalik, ko'p sonli qon kapillyarlari o'sib kirgan follikul qobig'i ikki qavatga differensiallashadi. Qobiqning ichki qavati siyrak tolali biriktiruvchi to'qimadan iborat bo'lib, unda ko'pgina kapillyarlar joylashadi. Bu kapillyarlarning atrofida ko'p sonli bezli interstitsial hujayralar yig'iladi. Qobiqning tashqi qavati zich tolali biriktiruvchi to'qimadan iborat.

Follikulning boshlang'ich o'sishi ancha-muncha mustaqil bo'lib, yuqorida bayon etilganidek, qiz bolaning tuxumdonida u bolag'at yoshiga yetguncha bo'lishi mumkin. Ammo follikulning keyingi taraqqiyoti gipofizning follikulni stimullovchi gormon ta'sirida ro'y beradi. Hujayralari mitoz bo'linish bilan intensiv ko'payayotgan va qalinlashgan donador qavat hujayralari follikulyar suyuqlikni sekresiya qila boshlaydi. Sekret avvaliga hujayralar orasida to'plana boshlaydi, so'ngra ular qo'shiladi. Natijada follikulyar suyuqlik bilan to'lgan bo'shliq paydo bo'ladi, Bu bo'shliqning o'lchamlari tezda kattalashadi va 1 tartibli ovotsit nurli toj ko'rinishiga ega bo'lgan bir kanat follikulyar hujayralar bilan birgalikda follikulning qatori qutbiga surilib qoladi. Bunday o'sishning maksimumiga erishgan follikullar yetilgan follikullar (Graaf pufakchasi) nomini oladi. Donador qavatning ovotsit joylashgan qismi tuxum tutib turuvchi tepacha nomini oladi. Graaf pufakchasining diametri 40 mm gacha yetadi.

Bevosita ovotsitni qurshab turgan nurli toj hujayralari uzun o'simtalariga ega. Bu o'simtalar yaltiroq pardadan o'tib ovotsitniig sitolemmasiga yetib boradi. Follikul epiteliysining tuxum hujayrasi trofikasida ahamiyati katta.

Ovulyatsiya murakkab jarayon bo'lib, bunda gipofizning lyuteinlovchi muhim roli bo'ladi. Ovulyatsiyada follikul qobig'i ichki qavatining kapillyariga qon kelishining kuchayishi va follikul suyuqligining ko'payishi natijasida ichki bosimning ortishi follikul qobig'ining yorilishiga sabab bo'lsa kerak.

Ovulyatsiya natijasida yorilgan pufakchanning bor mahsuloti qorin bo'shlig'iga quyiladi. Bu yerda birinchi tartibli ovotsit va uni o'rab turgan nurli toj bachadon voronkasining ovotsit shokilalari orqali nay ichiga o'tadi.

Odanda har bir ovulyatsiyada, odatda, bitta follikul yetiladi va yoriladi. Ba'zi sut emizuvchilarda esa bir vaqtning o'zida 10 – 12 follikullar o'sib, ovulyatsiyaga uchraydi.

Ovogenezning yetilish davrida reduksion (meyoz) bo'linish ketib, birinchi bo'linishdan yirik ikkinchi tartibli ovotsit va abortiv (reduksion) tanacha hosil bo'ladi. Ikkinchi tartibli ovotsit tezda ikkinchi marta bo'linib, yetilgan tuxum hujayra va ikkilamchi reduksion tanachani hosil qiladi. Birlamchi reduksion tanacha ham ba'zida ikkiga bo'linadi. Yetilish davrida ketma-ket ikki marta

bo‘linish natijasida xromosomalar sonining ikki marta kamayishi yuz berib, har bir birinchi tartibli ovotsitdan bir dona yirik, urug‘lanishga tayyor bo‘lgan, gaploid xromosoma tutgan tuxum hujayra va uchta abortiv (reduksion) tanacha hosil bo‘ladi.

Shunday qilib, spermatozoid va tuxum hujayrasining hosil bo‘lish jarayoni bir xil bo‘lsada bir biridan farq qiladigan tomonlari bor. Bular: erkak organizmda spermatidlardan bir xil kattalikdagi spermatozoid hosil bo‘lsa, urg‘ochi organizmda jarayon asimmetrik, bitta yirik ootsit va uchta mayda yo‘naltiruvchi tana deb ataladigan hujayra hosil bo‘ladi.<sup>3</sup>

### **Jinsiy hujayralar (gametalar)**

Jinsiy hujayralarning yoki gametalarning 2 xil turi tafovut etiladi – erkaklar va ayollar jinsiy hujayralari. Ular bir-birlaridan ham morfologik, ham fiziologik xususiyatlari bilan farq qiladi.

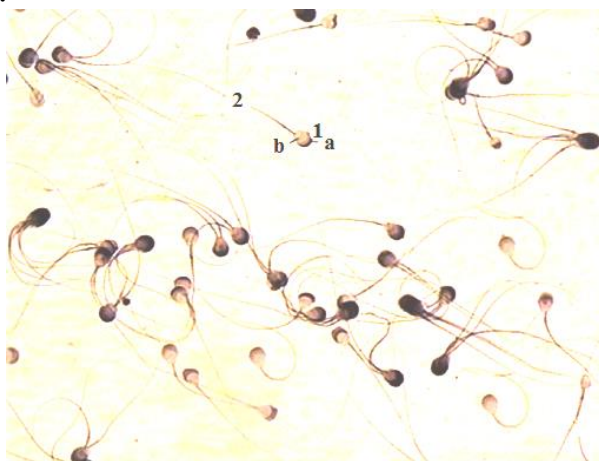
Spermatozoid. Spermatozoidning boshchasi, bo‘yni, tana qismi va dumchasi tafovut qilinadi. Spermatozoidning boshchasi uncha katta bo‘lmagan zich yadro va sitoplazmaning yupqa qavatidan tashkil topgan. Boshchani oldingi yarmida g‘ilofcha (akroblast) joylashib, uning ichida bevosita boshchani oldingi uchida akrosoma (yunon. asron – ustki, soma – tanacha) zich tanacha shaklida yotadi (35-rasm). Akrosoma urug‘lanish uchun zarur tuzilma bo‘lib, u o‘zida ko‘p miqdorda tuxum hujayra qobig‘ini yemiradigan gialuronidaza fermentini saqlaydi. Spermatozoidning bo‘yin qismida, yadroning orqa qutbi sohasida proksimal sentriola joylashib, u silindrsimon shaklga ega. Urug‘lanish vaqtida proksimal sentriola tuxum hujayraga o‘tadi va urug‘langan tuxum hujayraning yoki zigotaning bo‘linishida ishtirok etadi. Yadrodan birmuncha uzoqda bo‘lgan distal sentriola ikki bo‘lakdan iborat. Uning tayoqchasimon ko‘rinishga ega bo‘lgan birinchi yarmi bo‘yin chegarasini hosil qiladi va undan spermatozoidning tanasi orqali dumchasiga o‘tuvchi o‘q ip boshlanadi. Distal sentriolaning halqasimon shaklga ega bo‘lgan ikkinchi bo‘lagi esa tana oxirida joylashadi. Shunday qilib, spermatozoidning tanasi distal sentriolaning tayoqchasimon va halqasimon bo‘laklari orasida joylashgan tuzilmalardan iborat. Bu yerda o‘q ip atrofida spiral holatda mitoxondriyalar joylashadi. Spermatozoidning tana qismida oksidlanish fermentlarining yuqori aktivligi aniqlangan. Bu qismda glikogen, fosfatlar, shuningdek, ko‘p miqdorda ATF saqlanadi. ATFning bo‘lishi va mitoxondriyalarning ko‘pligi tana qismining spermatozoidni energiya bilan ta‘minlab turishidan dalolat beradi.

Spermatozoidning dumchasi asos va oxirgi bo‘laklarga bo‘linadi. Dumchani asosi faqatgina o‘q ipidan va uni o‘rab turuvchi adenozintrnfosfataza (ATF-aza) fermentini tutuvchi sitoplazmadan iborat. Bu ferment mitoxondriyalarda sintezlangan ATF ni parchalaydi va shu yo‘l bilan energiya ajralishi ta‘minlaydi. Sitoplazmada o‘q ip atrofida spiralsimon ko‘rinishda nozik iplar joylashib, ularni kortikal spiral deb nomlashadi. O‘q ip kiprikchalarning o‘q ipiga o‘xshash bo‘lib, klassik tuzilishga ega. U gomogen

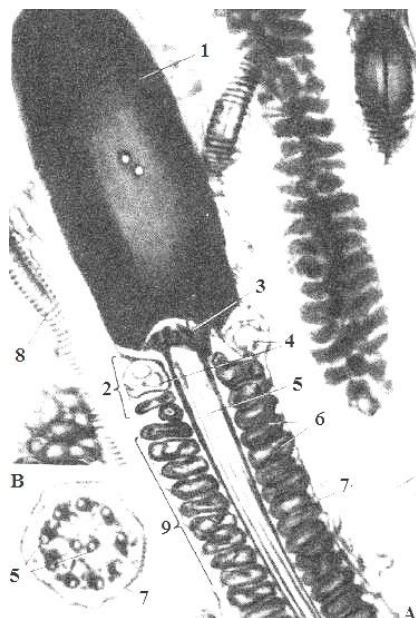
---

<sup>3</sup> CELL BIOLOGY second edition 403

matriksda joylashgan, 10 juft mikro- naychadan iborat bo'lgan tutamdir. Bunda 9 juft mikronaychalar o'q ipning periferiyasida yotsa, 1 jufti markazda joylashadi. Dumchaning oxirgi bo'limi asta-sekin to'g'ri joylanishini yo'qo tib boruvchi juda ingichka o'q ipchadan tashkil topgan. Oxirgi bo'limning o'q ipi tashqi tomondan faqatgina plazmalemma bilan o'ralgan. Urug'lanish jarayonida spermatozoidlar 3 asosiy vazifani bajaradi: 1) bo'lg'usi organizmga otalik genlarini uzatadi; 2) o'zining maxsus harakat apparati yordamida tuxum hujayra bilan to'qnashishni ta'minlaydi va tarkibidagi gialuronidaza fermenti yordamida tuxum hujayraga spermatozoidning boshchasi va bo'yin qismining kirishini yengillashtiradi; 3) tuxum hujayraga urug'langan tuxum hujayraning bo'linishi uchun zarur bo'lgan sentrosomani olib kiradi.



Erkak jinsiy hujayralari – spermatozoidlar. Sperma suyuqlig'ining surtmasi. 1–boshcha; a- akrosoma; b- yadro; 2–dum qismi.



Spermatozoid tuzilishi. Elektron mikrsfotograma. 1– yadro; 2–bo'yin qismi; 3– proksimal sentiola; 4– distal sentiola; 5– o'q ip -aksonema; 6– mitoxondriyalar; 7–hujayra qobig'i; 8–dumchaning oxirgi bo'lagi; 9–dumchaning asosiy bo'lagi;

Turli hayvonlarning spermatozoidlari bir-biridan kattaligi va asosan boshchasining tuzilishi bilan farq qiladi. Odam spermatozoidining uzunligi 60 mkm ga teng.

Spermatozoidning siljishi uning dum harakati bilan bajariladi. Odam spermatozoidi minutiga 1–2 mm tezlik bilan harakat qiladi. Bachadon bo'yindan to tuxum yo'lining oxirigacha bo'lgan oraliqni spermatozoid taxminan 3 soat mobaynida bosib o'tadi. Spermatozoid yashashga o'ta chidamliligi bilan ajralib turadi. Urug'donda va uning ortig'ida ular oylab tirik saqlanadi, murdada esa ular o'zining harakatchanligini 2–3 kungacha saqlab qoladi. Tanadan tashqarida, ya'ni termostatda urug'lantirishga qobiliyatli holatda bir haftadan ortiq saqlash mumkin.

Ularning uzoq muddat yashashi muhitning rNiga, temperaturaga, urug' suyuqlig'idagi spermatozoidlarning konsentratsiyasiga va boshqa shu kabi faktorlarga bog'liq.

Tuxum hujayra. Tuxum hujayra hamma hujayralar uchun umumiy belgilardan tashqari, bir qator o'ziga xos xususiyatlarga ega. Bularga quyidagilar kiradi.

1. Yangi organizmning taraqqiyoti uchun zarur bo'lgan oziqa moddalarning ko'p yoki kam miqdorda bo'lishi.

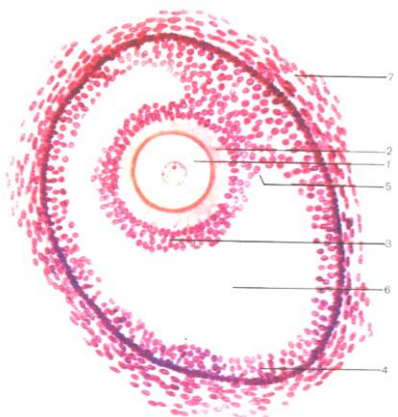
2. Sitoplazma (tuxum hujayrada ooplazma) ning periferik qismida yuzaki yoki kortikal (cortex – po'st) qavatni va tuxum hujayrani qoplab turuvchi va uni tashqi muhit zararli ta'sirotlaridan himoya qiluvchi o'ziga xos qobiqlarning bo'lishi.

3. Hujayraning qutbli tuzilganligi, ya'ni har xil tuzilishdagi qutblarning mavjudligi.

Tuxum hujayra ko'pincha dumaloq shaklga ega. Uning kattaligi sitoplazmadagi oziqa modda – sariqlikning miqdoriga bog'liq. Hujayraning yadrosi anchagina katta bo'lib, ekssentrik joylashadi va markazida katta yadrocha tutadi. Yetilgan tuxum hujayrada elektron mikroskop ostida kuchsiz rivojlangan sitoplazmatik to'r, erkin ribosomalar, sitoplazmada teng tarqalgan mitoxondriyalar borligi aniqlangan.

Tuxum hujayra takomilining ilk bosqichlarida Golji kompleksi yadro atrofida joylashadi. Tuxum hujayra yetilgan sari plastinkasimon kompleks sitoplazmaning chekka qismiga suriladi. Sitoplazmaning shu qismida kislotali glikozaminoglikanlarga boy bo'lgan donachalar joylashib, ular po'stloq (kortikal) qavatni hosil qiladi. Tuxum hujayra urug'langandan so'ng kortikal granulalar urug'lanish qobig'ini hosil qilishga sarf bo'lishi natijasida po'stloq qavat yo'qoladi.

Turli hayvon tuxum hujayralari sitoplazmasida sariqlik bo'lib, uning miqdori turlicha. Ularning joylashishi va miqdori embrional rivojlanish yo'llarini belgilaydi. Sariqlik sitoplazmadagi har xil oziqa moddalardan tashkil topgan kiritmalardir. Tarkibiga ko'ra sariqlik – uglevodli, yog'li va oqsilli bo'lishi mumkin. Oqsilli sariqlik ayniqsa katta ahamiyatga ega, chunki uning miqdoriga qarab tuxum hujayralar klassifikatsiyalanadi. Sariqlik ayrim hollarda tuxumda ko'p miqdorda to'planuvchi oqsil donachalaridan yoki plastinkalaridan tashkil topadi.



Sut emizuvchilarning tuxum hujayrasi – graaf pufakchasi. 1– yadro; 2– yaltiroq qavot; 3– follikulyar hujayralardan hosil bo'lgan «nurli toj»; 4– donador qavatdagi follekulyar hujayralar; 5– tuxumni tutib turuvchi burtiq; 6–suyuqlik bilan to'lgan bo'shliq; 7– biriktiruvchi to'qimali qobiq.

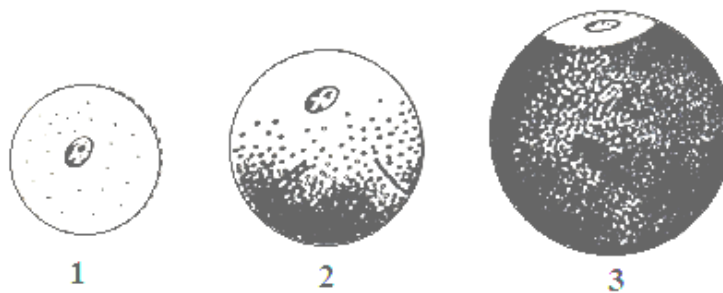
Ovotsit tashqi tarafdin hujayra qobig'i bilan o'ralgan bo'lib, u ko'p miqdorda mikrovorsinkalar hosil qiladi. Sut emizuvchilarda tuxum hujayraning

o'sishi tuxumdongda, yetilishi esa bachadon naylarida kechadi. Tuxumdongdagi ovogoniy hujayralarining o'sish davrida ularni o'rab turgan hujayralar ko'payib ko'p qavatli bo'lib qoladi. Bu hujayralar follikulyar suyuqlikni sekresiya qilishi natijasida follikulyar hujayralar orasida bo'shliq hosil bo'ladi.

Bu bo'shliqning kengayishi davomida tuxum hujayra bir qavat follikulyar hujayralar (nurli toj) bilan o'ralgan holatda qoladi. Hujayralar yassi yoki kubsimon shaklga ega bo'lib, ularning uzun o'simalari tuxum hujayra mikrovorsinkalarining orasiga kirib, ozuqa moddalarning tuxum hujayraga o'tishiga sharoit yaratadi. Tuxum hujayra qobig'i va follikulyar hujayralar oralig'ida, shu hujayraning mahsuloti bo'lgan glikozaminoglikanga boy yaltiroq qavat joylashadi. Suv hayvonlarida uni dirildoq qobiq deb ham yuritiladi.

Tuxum hujayralar oziq moddasining miqdori va joylashishi bo'yicha klassifikatsiyasi. Tuxum hujayralarning klassifikatsiyasi ooplazma tarkibidagi sariqlik miqdoriga asoslangan. Sariqlik miqdori esa homilaning hayot sharoitiga bog'liq. Tuxum hujayraning o'lchamlari oziq moddasining miqdoriga bog'liq, shuning uchun ham turli hayvonlarda tuxum hujayralarning kattaligi turlichadir. Masalan, tarkibida kam oziqa modda tutuvchi sut emizuvchilarning tuxum hujayrasi diametri 100–150 mkm ga teng. Tovuq tuxum hujayrasi esa 3,5 sm gacha boradi. Sariqlikning sitoplazmada tarqalishiga qarab tuxum hujayralarda 2 ta qutb farq kiladi. Sof sitoplazma bilan yadrodan tashkil topgan yuqori yoki animal qutb va oziqa kiritmalarini saqlovchi nastki yoki vegetativ qutb. Qutblarga ajralish sariqlikka boy bo'lgan tuxum hujayralarda, ayniqsa yaxshi ko'rinadi.

Tuxum hujayralarini sariqlik moddasining miqdoriga qarab va sariqlik moddasining joylashishiga qarab klassifikatsiya qilish mumkin. Sariqlik moddasining miqdoriga qarab: a) sariqlik moddasini kam saqlovchi oligolesital (oligos – kam, lekythos– sariqlik) tuxum hujayralar; b) sariqlik moddasi o'rtacha miqdordagi tuxum hujayralar – mezolesital (meros – o'rtacha) hujayralar; v) sariqlik miqdori ko'p – polilesital (poly – ko'p) tuxum hujayralarga bo'linadi. Oligolesital hujayralar birlamchi va ikkilamchi turlarga bo'linadi. Birlamchi turlarga lansetnikning tuxum hujayrasi misol bo'la oladi. Ikkilamchi turga sut emizuvchilarning tuxum hujayrasi misol bo'lib, bu tuxum hujayralar filogenetik taraqqiyot davomida politsesital tuxum hujayralar o'rnida hosil bo'lgan. Embrion rivojlanishining ona qorniga o'tishi ko'p sariqlik moddasi bo'lishiga hojat qoldirmaydi. Sariqlik moddasining tarqalishiga (joylashishiga) qarab: a) izolesital (isos – bir xil), ya'ni sariqlik moddasi kam va taxminan bir xil tarqalgan tuxum hujayralar; b) o'rta telolesital (telos – chet, oxiri), ya'ni sariqlik moddasi miqdori o'rtacha, boshqa qismlarida ham bor, lekin ko'proq tuxum hujayranipg vegetativ qutbida joylashgan v) keskin telolesital – sariqlik moddasi ko'p va asosan vegetativ qutbda joylashgan tuxum hujayralar tafovut qilinadi. Bu hujayralarda animal qutb tor bo'lib, u o'zida sariqlik tutmaydigan sitoplazma va yadrodan iborat. Bunday tuxum hujayralar qushlar (tuxum hujayralarning bu qutbi pushti hosil qilishda ishtirok etadi va uni pusht gardishi deb ataladi) va reptiliylarga xosdir.



Tuxum hujayra turlari (sxema).

1–lansetnik izolitsital tuxum hujayrasi; 2–amfibiylarning oʻrta telolesital tuxum hujayrasi; 3–qushlarning keskin telotsital tuxum hujayrasi.

## 2 – mavzu: URUGʻLANISH VA MAYDALANISH.

**Tayanch tushunchalar:** urugʻlanish, urugʻlanish fazalari, zigota, egatchalar, maydalanish xillari, blastula, blastula xillari.

### **Mashgʻulot rejasi:**

1. Urugʻlanish xillari.
2. Urugʻlanishning fazalari.
3. Maydalanish mexanizmi.
4. Maydalanish xillari.

### **Urugʻlanish**

Hayvonlarda va odamlarda embrional taraqqiyotni 4 davrga boʻlib oʻrganiladi:

1. Urugʻlanish davri– zigotaning hosil boʻlishi bilan tugaydi.
2. Maydalanish davri – blastula yoki homila pufagining hosil boʻlishi bilan tugaydi.
3. Gastrulyatsiya davri.
4. Organogenez va gistogenez. Toʻqima va organlarni, shuningdek, homila qobiqlari yoki muvaqqat organlarning hosil boʻlishi.

Koʻpgina biologik omillarning birgalikdagi taʼsiri erkak va urgʻochi jinsiy hujayralarning qoʻshilishini taʼminlaydi. Har ikkala organizmda jinsiy hujayralarning hosil boʻlishi bir vaqtda roʻy berishi lozim. Ayrim organizmlarda kopulyatsiyaning oʻzi tuxum hujayrasining tuxumdondan chiqishi (ovulyatsiya) ni taʼminlab beradi. Tashqi urugʻlanish jarayonida koʻpgina suv jonzotlarining urgʻochilari tuxumlarini suvga qoʻysa, erkagi millionlab spermatozoidlarni shu suvga sochadi. Salamandralarning erkaklari esa spermatozoidlarning toʻpini suv havzasi tubiga qoʻyadi, urgʻochisi esa ana shu toʻplamni kloakasi bilan qabul qilib oladi. Ichki urugʻlanuvchilar (sutemizuvchilar) da oʻta koʻp spermatozoidlar urgʻochi organizm jinsiy yoʻliga toʻkiladi. Spermatozoidlar sonining bunday koʻp boʻlishi, ularning saqlanishi uchun muhit yaratishga, yaʼni tushgan joyidagi kislotali sharoitni ishqoriy darajaga keltirishga, hamda oʻzga organizmdagi immun

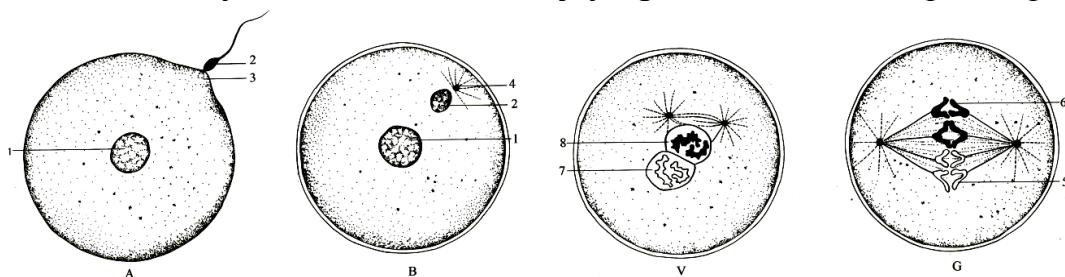
ta'sirining bo'lmashligini ta'minlaydi. Bundan tashqari shu spermatozoidlardan har jihatdan mukammal bo'lganlari tuxum hujayrasiga yetib boradi. Spermatozoidlar urg'ochi jinsiy yo'lining ma'lum darajadagi suyuqligiga qarshi (reotaksis) va tuxum hujayra joylashgan tuxum yo'li tomon, tuxum hujayrasining taxassus moddasini sezgan holda (ximotaksis) 2–4 mm/min. tezlikda harakat qiladi. Spermatozoidning siljishi faqat o'zining harakati tufayligina bo'lmashdan, bachadon va tuxum yo'llari mushaklarining qisqarishi hisobiga ham ro'y beradi.

Spermatozoid ayol jinsiy yo'lida 1–2 kunga qadar urug'lantirish xususiyatini saqlab qoladi. Spermatozoidlarning hayotiyligi ular joylashgan muhitga bog'liq. Muzlatilgan sharoitda spermatozoidning barcha xususiyatini saqlab kolish mumkin. Shu usulda, naslchilikda, sun'iy urug'lantirish maksadida, spermatozoidlar tashiladi. Muzlatish yo'li bilan spermatozoidlarning tiriklikdagi xossalarini saqlab qolish, kriobiologiya usulini qo'llash odam spermatozoidlarini uzoq muddatga asrash va kelajakda undan amaliy tibbiyot sohasida foydalanish imkonini yaratadi. Sutemizuvchilarda urug'lanish bachadon nayining yuqori (1/3) qismida ro'y beradi.

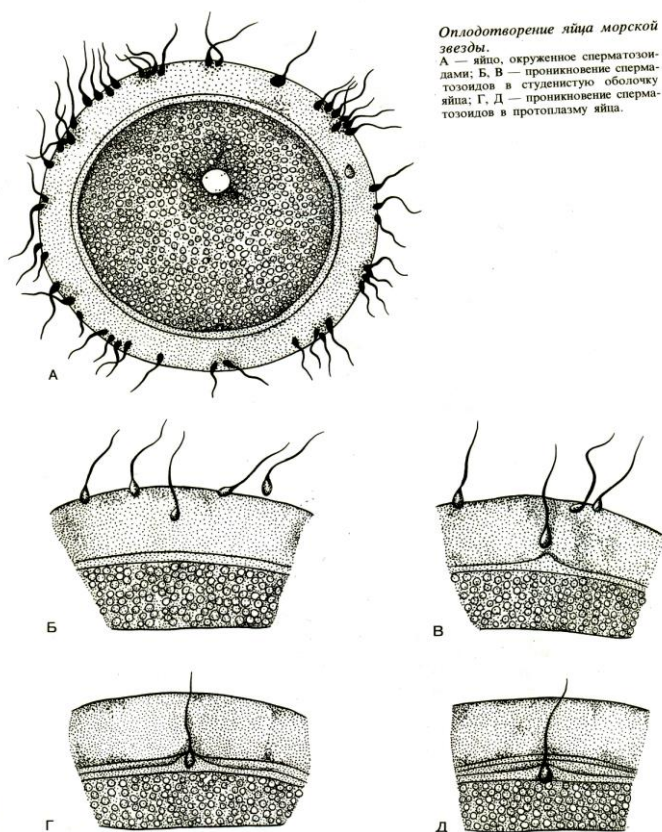
Tuxum hujayraning bitta spermatozoid bilan urug'lanishiga monospermiya, ko'p spermatozoidlar bilan urug'lanishiga polispermiya deyiladi.

Polispermiya telolesital tuxum hujayrali hayvonlarda uchraydi. Lekin polispermiya ro'y bergan taqdirda ham tuxum hujayra bilan faqat bitta spermatozoid qo'shiladi, qolganlari esa telolesital tuxumning vegetativ qutbiga o'tib, sariqlikning qayta so'rilishida (rezorbsiyada) va sariqlik endotermasining hosil bo'lishida ishtirok etadigan merotsit hujayralarga aylanadi.

Urug'lanish jarayonida 2 ta faza farq qilinadi: 1) urug'lanishning tashqi fazasi; 2) urug'lanishning ichki fazasi. Urug'lanishning tashqi fazasi spermatozoidlarning tuxum hujayraga intilishi va tuxum hujayrada qabul qiluvchi do'mboqchalarning hosil bo'lishi bilan ifodalanadi. Effektiv (chaqqon) spermatozoidlarning bittasi bu do'mboqchaga yetib borib, unga yopishib oladi. Spermatozoid tuxum hujayraga tekkan zahoti spermatozoid boshchasining akrosomasidagi gialuronidaza fermenti ta'sirida follikulyar hujayralar orasidagi va tuxum hujayra qobig'idagi glikozaminoglikan erib ketadi. Spermatozoid boshchasi, bo'yni va tanasi tuxum hujayraga kirib, dumi tashqarida qoladi.



Urug'lanishning ketma-ket bosqichlarining sxematik tasviri. A – spermatozoidning tuxum hujayrasiga yaqinlashishi; B – spermatozodning bosh va bo'yin qismini kirishi; V – yadrolarning qo'shilishi; G - maydalanishni boshlanishi: 1–tuxum hujayra yadrosi; 2– spermatozoid yadrosi; 3– qo'shilish burtiqchasi; 4–sentrionalar (hujayra markazi); 5–tuxum hujayra xromosomalari; 6- spermatozoid xromosomalari; 7 – ayol pronukleusi; 8 - erkak pronukleusi.



Spermatozoid tuxum hujayraga kimgach, kortikal granulalar boshqa spermatozoidlarning kirishiga to'sqinlik qiluvchi urug'lanish qobig'ini hosil qiladi. Polispermiyada esa sariqlik pardasi bilan tuxum hujayra qobig'i orasida sariqlik bo'shlig'i hosil bo'lib, bu yerda sariqlik membranasidan o'tgan spermatozoidlarning bir qismi halok bo'ladi. Shu davrdan boshlab urug'lanishning ichki fazasi boshlanadi va quyidagicha ta'riflanadi: hujayraning yadrosidan iborat bo'lgan spermatozoidning boshchasi sitoplazmaga kirganidan so'ng shishadi va tuxum hujayraning yadrosiga nisbatan 180° ga buriladi. Natijada, sperma-

tozoidning sentrosomadan iborat bo'lgan bo'yni oldinda bo'lib qoladi va tuxum hujayrasining yadrosi tomon harakatlanadi.

Urug'lanish jarayonda spermatozoid o'zidan ancha katta bo'lgan tuxum hujayra bilan qo'shiladi. Pronukleus deb ataladigan spermatozoid va tuxum hujayra yadralari somatik hujayralarniki kabi xromasomalarning diploid naborini tiklash maqsadida bir biriga qarab harakatlanadi va o'zaro qo'shiladi. So'ng ko'p hujayrali organizmni hosil qilish uchun diploid hujayra ko'p marta mitoz usulida bo'linadi.<sup>4</sup>

Sentrosoma atrofida axromatin to'ri hosil bo'ladi. Tuxum hujayraniig yadrosi ham shishadi va spermatozoidning yadrosi tomon harakatlanadi, ikki yadro birlashib, zigota deb ataluvchi urug'langan tuxum hujayra hosil bo'ladi. Shunday qilib, urug'lanish jarayonida spermatozoid tuxum hujayraga ota organizmining irsiy belgilarini saqlovchi yadrodan tashqari sentrosoma va mitoxondiyalarni ham olib kiradi. Shundan so'ng embrional taraqqiyotning ikkinchi bosqichi — maydalanish boshlanadi.

## Maydalanish

Maydalanish oddiy hujayra bo'linishidan shu bilan farq qiladiki, bu jarayonda hujayralar faqatgina bo'linadi, lekin o'smaydi. Buning natijasida ularning umumiy hajmi zigota hajmidan katta bo'lmay, ko'p hujayralardan tashkil

<sup>4</sup> Stephen R. Bolsover, Jeremy S. Hyams, Elizabeth A. Shephard, Hugh A. White, Claudia G. Wiedemann, CELL BIOLOGY second edition, printed in the United States of America 2004. 405-408 betlap

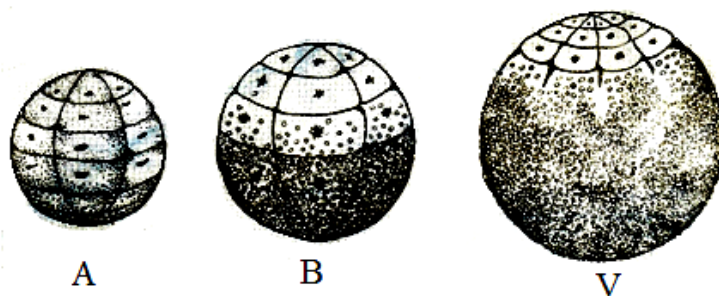
topgan maydalanigan shar hosil bo'ladi. Maydalanayotgan bu hujayralar blastomerlar deb ataladi (yunon. blastos – kurtak, meros – bo'lak). Maydalanish maydalanish egatlari hosil bo'lishi bilan boshlanadi. Maydalanish egatining 4 turi tafovut qilinadi:

- 1) meridional egat – zigotaning meridional chizig'idan o'tadi;
- 2) ekvatorial egat zigotaning ekvator chizig'idan o'tadi;
- 3) longitudinal egat – zigotaning ekvatoriga parallel o'tadi;
- 4) tangensial egat – tangensial yo'nalishda o'tadi.

Zigotaning maydalanish jarayoni tuxum hujayraning sitoplazmasidagi oziqa miqdoriga bog'liq, negaki, oziqa moddaning ko'pligi maydalanishni qiyinlashtiradi yoki unga qarshilik ko'rsatadi. Shunga ko'ra umurtqali hayvonlarda tuxum hujayra maydalanishning 2 turi farqlanadi.

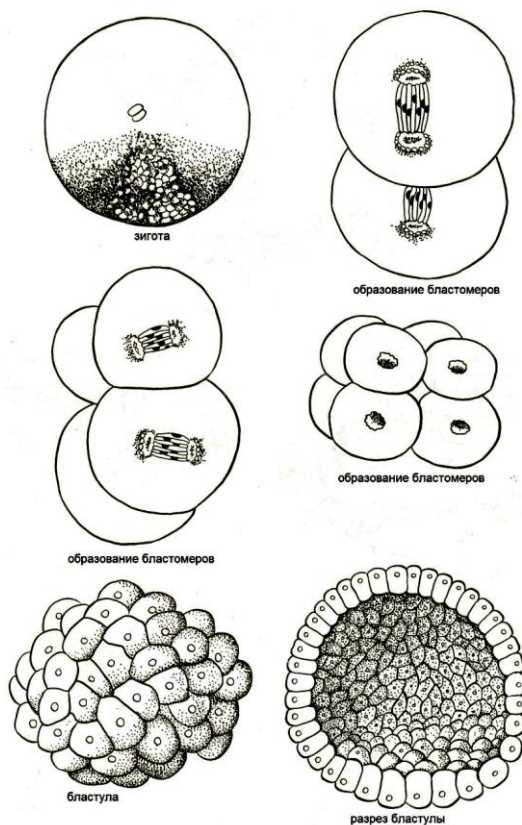
1. Goloblastik yoki to'liq maydalanish. Bunda tuxumning hammasi maydalanadi va maydalanish egati ham animal, ham vegetativ qutblardan o'tadi. Goloblastik maydalanish o'z navbatida 2 turga bo'linadi: a) to'liq tekis maydalanish. Bunday maydalanish natijasida hosil bo'layotgan blastomerlarning hammasi taxminan bir xil kattalikka ega bo'ladi. Bunday maydalanish lansetnikning izolesital tuxumiga xosdir; b) to'liq notekis maydalanishda tuxum hujayraning hammasi maydalanadi.

Lekin vegetativ qutbda sariqlik moddasi ko'p bo'lganligi sababli bu qutbdagi maydalanish animal qutbning maydalanishidan orqada qoladi. Animal qutb blastomerlari tezroq bo'linganligi sababli sariqlikka boy bo'lgan vegetativ qutb blastomerlaridan maydaroq bo'ladi. Bunday maydalanish amfibiylardagi mezolesital tuxumlarga xosdir.



Maydalanish turlari. A—to'liq maydalanish; B—to'liq notekis maydalanish; V—qisman maydalanish.

Bundan tashqari, goloblastik maydalanish sinxron va asinxron bo'lishi mumkin. Sinxron maydalanish natijasida hosil bo'lgan blastomerlar sonining o'sishi to'g'ri geometrik progressiya usulida boradi (2, 4, 8, 32, 64, 128). Bunday maydalanish lansetniklarda kuzatiladi. Asinxron maydalanishda esa blastomerlar sonining to'g'ri geometrik progressiya bo'yicha borishi buziladi. Masalan, 3, 5, 6, 10 sonli blastomerlar hosil bo'ladi. To'liq asinxron maydalanish sut emizuvchilar va odamning izolesital tuxum hujayralarida kuzatiladi.



2. Meroblastik yoki qisman maydalanish. Bu usulda tuxum hujayraning pusht gardishidan iborat animal qutbigina maydalanishda ishtirok etib, buni diskoidal maydalanish ham deyiladi. Tuxum hujayraning oziq moddadan iborat bo'lgan vegetativ qutbi esa maydalanmaydi.

Bu yo'l bilan baliqlar, qushlar va reptiliylarning polilesital tuxumlari maydalanadi.

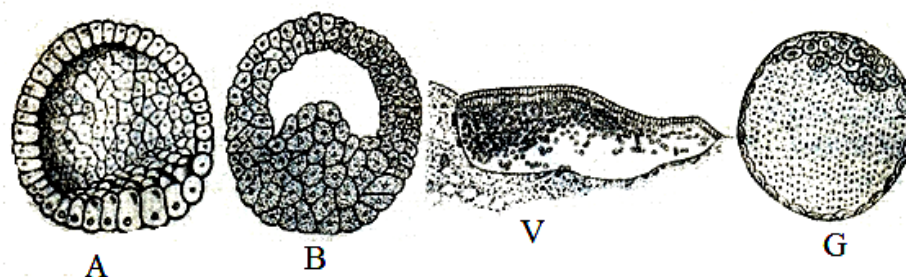
Maydalanish homila pufagi yoki blastulaning hosil bo'lishi bilan tugaydi. Lansetnikda va amfibiylarda kuzatiladigan tipik blastulalarda blastoderma deb ataluvchi devori va bo'shliq – blastotsel farqlanadi (41-rasm, a). Bundan tashqari, blastulaning tomi, tubi va qirg'oq zonalari farqlanadi. Lansetniklarda maydalanish

faqat uch xil egatlar (meridional, ekvatorial, longitudinal egatlar) orqali o'tgani uchun blastoderma bir qavatli bo'ladi. Amfibiylarda maydalanish jarayonida yana tangensial egat ham o'tganligi uchun blastoderma ko'pqavatli bo'ladi (41-rasm, b). Notekis maydalanish natijasida blastulaning tomi va qirg'oq zonalari mayda, tubi esa blastotselga bo'rtib chiquvchi sariqlikka boy bo'lgan (davom etuvchi) yirik blastomerlardan iborat.

Lansetnik va amfibiylarda belgilash (markirovka) usuli bilan blastula davridayoq pusht varaqlari va orgailarning kurtaklari borligi aniqlangan. Blastulaning tomi bo'lajak ektoderma kurtagidir. Blastula tubi bo'lajak endoterma, qirg'oq zonalari esa bo'lajak xorda va mezodermaning kurtagidir. Baliqlar, qushlar va reptiliylarda meroblastik maydalaniish natijasida faqat tomi va qirg'oq zonalari farq qilinadigai blastomerlardan iborat diskoblastula hosil bo'ladi (41-rasm, v). Blastulaning tubini esa maydalanmagan sariqlik tashkil etadi. Blastula bo'shlig'i – blastotsel kichik. Bu yerda sariqlik bilan bog'liq bo'lmagan markaziy blastomerlar va sariqlikda yotuvchi qirg'oq blastomerlari farqlanadi. Qirg'oq blastomerlarining bir qismi sariqlik entodermasini hosil qilishda, qolganlari esa orgiqcha spermatozoidlar kabi merotsitlarga aylanib sariqlikning rezorbsiyasida ishtirok etadi.

Sut emizuvchilarda va odamda maydalanishning boshidayoq bir xil bo'lmagan oqish va qoramtir blastomerlar hosil bo'ladi. Maydalanish natijasida blastotsel hosil bo'lmay, balki zich blastula yoki steroblastula shakllanadi. Unda trofoblast deb nomlanuvchi bir qavat bo'lib joylashgan periferik oqish blastomerlar va embrioblast deb nomlanuvchi markaziy qoramtir blastomerlar farqlanadi.

Trofoblastlar pushtni oziqlantirishda, embrioblastlar esa pusht rivojlanishida ishtirok etadi.



Blastula turlari. A–lansetnikning bir qavatli blastulasi; B–amfibiylarning ko‘p qavatli blastulasi; V – skatsing disk shaklidagi blastulasi; G – sut emizuvchilarning zich blastulasi–sterroblastula.

Sterroblastula bosqichida pusht bachadonga o‘tib, uniig shilliq qavatiga yopishadi (implantatsiya). Bachadonning shilliq qavatidan sterroblastulaga suyuqlik kiradi va hujayra elementlarini ikki tomonga suradi. Natijada sterroblastula homila pufagiga aylanadi. Uning devori bir qavat trofoblast hujayralaridan tuzilgan bo‘lib, ichida, qutblardan birida, embrioblast– homila tuguni joylashadi. Blastulaning hosil bo‘lishi bilan homila taraqqiyotining ikkinchi davri tugallanadi va 3-davr – gastrulyatsiya boshlanadi.

Barcha tirik mavjudot o‘zlariga xos bo‘lgan hayotni yashaganlaridan so‘ng o‘limga mahkumdirlar. O‘lgan organizmlar o‘rniga yangi organizmlar vujudga keladi. Har bir jonzotga o‘ziga o‘xshagan organizmni yaratish, zurriyot qoldirish xususiyati xosdir. Shu tufayligina mavjudotlar olami saqlanib qoladi. Organizmlarning ko‘payishi evolyusion tarzda takomillashib boruvchi jarayondir. Jonzotlar turli usulda ko‘payadi, ularning barchasini jinssiz va jinsiy ko‘payish xiliga bo‘lish mumkin.

Jinssiz ko‘payish. Jinssiz ko‘payish eng sodda, evolyusiya jarayonidagi ilk bor ko‘payish usulidir. Bu usul bilan ko‘payishda bitta organizm ishtirok etadi. Shu organizm o‘z avlodlariga barcha xususiyatlarini deyarli o‘zgarmagan holda o‘tkazadi. Jinssiz ko‘payishning bo‘linish, endogoniya, shizogoniya, kurtaklanish, sporogoniya, vegetativ ko‘payish xillari farqlanadi.

Ko‘payishning bo‘linish usuli bir hujayrali jonzotlarga xosdir. Bo‘linish usulidagi ko‘payish organizmning mitoz yo‘li bilan ko‘payishidir. Bo‘linish natijasida hosil bo‘lgan ikki avlod (hujayra) o‘rtasida genetik axborot va ichki tuzilmalar tengma-teng taqsimlanadi. Hosila organizm (hujayra) o‘sadi va qayta bo‘linishga tayyorlanib, so‘ng yangi organizmni yaratadi.

Endogoniya – bu organizm (hujayra) ning alohida ichki kurtaklanishi bo‘lib, ona hujayrada ikkita qiz organizm hosil bo‘ladi, ya’ni bir ona hujayra ichida, uning umumiy hujayra qobig‘i ostida ikki qiz hujayra shakllanadi, shunday qilib ona Hujayra fakatgina ikki avlod beradi. Shu yo‘sinda, masalan bir hujayrali parazit – toksoplazmaning ko‘payishi ro‘y beradi.

Shizogoniya. Ayrim bir hujayralilarda, masalan, bezgak plazmodiysining jinssiz ko‘payishi ko‘p marta bo‘linish – shizogoniya usuli bilan kechadi. Hujayra (organizm) shizogoniya bilan ko‘payganda, dastavval uning yadrosi birin-ketin

ko'p marta bo'linadi, hujayra sitoplazmasi esa bo'linmaydi – sitokinez ro'y bermaydi. So'ngra, ona hujayra ichidagi har bir hosila yadro, bo'linib ketgan, mayda sitoplazma bilan o'raladi – bir qancha qiz hujayra (organizmlar) paydo bo'ladi. Qiz hujayradagi irsiy informatsiya belgilari ona organizmi belgilariga monand ravishda bo'ladi. Odatda, bu xildagi ko'payish jinsli ko'payish bilan almashinib turadi.

Spora hosil qilish (spogoniya). Bu xil ko'payish ayrim o'simlik va bir hujayrali mavjudotlarning ko'payish usuli hisoblanadi.

Masalan, bezgak plazmodiysi va toksoplazma sporogoniya usulida ko'payadi. Spora – bu ko'payish jarayonini ta'minlovchi va tashqi ta'sirdan saqlanish uchun qobiqqa o'ralib olgan hujayralar to'plamidir. Jinssiz ko'payishning bir xili bo'lgan sporogoniyani ayrim bakteriya (yoki bir hujayrali organizm – masalan, ichak balantidiysi, lyambliya)larning spora hosil qilishdan farqlamoq lozim. Bu xil sporalanish ko'payish uchun emas, noqulay sharoitdan saqlanishgagina xizmat qiladi.

Kurtaklanish usuli bilan ko'payishda ona organizmi (hujayra)da yadroning bir qismini tutgan sitoplazmatik do'mboqcha – kurtak paydo bo'ladi. Do'mboqcha o'sadi va ona qismdan ajraladi. Ayrim bakteriyalar va kipriklilar shu zaylda ko'payadi.

Vegetativ ko'payish usulida ko'p xo'jayrali organizm tanasining bir qismidagi hujayralar to'plamidan yangi organizm hosil bo'ladi. Masalan, gidralar ko'payishida ona organizmidan hujayralar to'plamidan iborat kurtak hosil bo'ladi va so'ng u ajralib, alohida organizmni yaratadi.

Vegetativ ko'payish (masalan, gidralarda) jinsiy ko'payish bilan almashinib turadi. Halkali va kiprikli chuvalchanglar ma'lum qismlarga bo'linib xar bir qism o'z navbatida yangi organizm hosil qilishi mumkin.

Organizmlar vegetativ ko'payishining bir turiga poliembrioniya deyiladi. Bunda yetilayotgan organizm (embrion) bir necha bo'lakka bo'linib har qaysi bo'lakdan alohida organizm rivojlanadi. Poliembrioniya ayrim hasharotlarda («yaydoqchi ari») va sutemizuvchilarda uchraydi. Umuman bir tuxumli egizaklarning hosil bo'lishini poliembrioniya uchun yaqqol misol qilib ko'rsatish mumkin.

Jinsiy ko'payish. Jinsiy ko'payish natijasida genetik informatsiyaning almashinuvi, hosila individda yangi genetik to'plamning vujudga kelishi va shunga monand ravishda o'zgacha (o'zgargan) biologik xususiyatga ega bo'lgan ya'ni ota-onaga organizmiga qaraganda chidamli, moslashuvchan yangi avlod yuzaga keladi. Mana shunga ko'ra ham jinsiy ko'payish biologik jihatdan afzal va mukammallashgan organizmlarning ko'payish xili hisoblanadi. Jinsiy ko'payish odatda ikki jinsiy hujayra– gametalarning qo'shilishi bilan ro'y beradi. Jinsiy ko'payishning bunday gametalarning qo'shilishi bilan sodir bo'lishi ham evolyusion tarzda, asta-sekin yuzaga kelgan.

Jinsiy ko'payishning eng kadimiy – ibtidoiy ko'rinishi plazmogamiya xodisasida namoyon bo'ladi. Plazmogamiyada (ayrim amyobalarda sodir bo'luvchi) ikki hujayra qo'shib ikki yadroli tuzilma hosil qiladi. Qisqa muddatdan so'ng hujayra sitoplazmasi qayta ikkiga bo'linadi har bir hosila hujayra

avvalgi yadrolardan biriga ega bo'ladi. Har bir amyobaning sitoplazma tarkibi aralashgan, ya'ni ikkita qo'shilgan amyoba, sitoplazmasidan iborat bo'ladi. Mana shu sitoplazma mahsulotining aralashishi bilan hosil bo'lgan individ – amyoba o'zgacha xususiyatga ega bo'ladi.

Jinsiy ko'payishning anchagina murakkablashgan xillarini 2 guruhga ajratish mumkin: kon'yugatsiya, kopulyatsiya.

Konyugatsiya bakteriya, infuzoriylarga xos bo'lgan ko'payish usulidir. Odatda, kiprikli sodda hayvonlar oddiy bo'linish bilan ko'payadi. Bunday ko'payishlardan keyingi jinsiy ko'payish – kon'yugatsiya sodir bo'ladi. Ma'lumki, infuzoriylarda makro va mikronukleolalar mavjud. Kon'yugatsiya boshlanganda ikki hujayra o'ta farqlashadi – hujayralararo tutashtiruvchi tortma hosil bo'ladi. Yadrolarda murakkab jarayonlar ya'ni makronukleusning yo'qolishi, mikronukleusning bo'linishi hamda oxirida undan ikkita yadroning shakllanishi ro'y beradi. Mana shu yadrolarning biri harakatchan, ikkinchisi turg'undir. Harakatchan yadrolar hujayralararo almashadi. Turg'un yadro bilan harakatchan yadro qo'shiladi – sinkarion ro'y beradi va boshqacha sifatga ega bo'lgan yangilangan yadro hosil bo'ladi. Ushbu yadrodagi o'zgarishlar nihoyasida xar bir hujayrada yana makro va mikronukleus shakllanadi. Infuzoriylar bir-biridan ajraladi. Konyugatsiya jarayoni bakteriyalar uchun ham xosdir. Jipslashgan ikki bakteriyaning sitoplazmatik tutashtiruvchi tortmasi orqali asosiy genetik material nukleoidga yopishib joylashgan DNK bir hujayradan ikkinchisiga o'tadi va uning xususiyatini shu DNK ga xos ravishda o'zgartiradi.

Jinsiy ko'payishda erkak va urg'ochi jinsiga mansub, gaploid xromosoma to'plamiga ega bo'lgan hujayralar o'zaro qo'shiladi. Bunday ko'payish – gametogamiya evolyusiya, taraqqiyoti davomida murakkablashib borgan. Gametogamiyaning ikki shakli tafovut etiladi: Kopulyatsiyali va kopulyatsiyasiz gametogamiya.

Jinsiy ko'payishning kopulyatsiya bilan kechadigan xili jinsiy hujayralarning hosil bo'lishi va ularning qo'shib, yangi sifatli hujayra – zigotaning hosil bo'lishi bilan ro'y beradi. Evolyusiya taraqqiyoti jarayonida urg'ochi va erkak jinsiga mansub hujayralararo farqlanish kuchayib boradi.

O'z navbatida kopulyatsiya bilan ro'y beruvchi gametogamiyaning 3 xili: izogamiya, geterogamiya va oogamiya tafovut qilinadi.

Izogamiyada hosil bo'lgan jinsiy hujayra katta-kichikligi va shakliga ko'ra bir-biridan farqlanmaydi. Bu usulda ayrim bir hujayralilar (xlamidomanada va b.) ko'payadi. Ulardan hosil bo'lgan gaploid xromosoma to'plamiga ega bo'lgan izogameta 2 ta xivchinga ega bo'ladi. Xuddi shunday hujayralarning ko'shilishi natijasida zigota hosil bo'ladi.

Geterogamiya (anizogamiya) bir qator suv o'tlari va xivchinlilarga xosdir. Ularda ikki xil: harakatchanroq, mayda gametalar– mikrogameta va harakati sust, yirikroq – makrogameta hosil bo'ladi. Bu gametalar xivchinlarga egadir. Shunday qilib ilk bor bir-biridan farqlanuvchi jinsiy hujayralar paydo bo'ladi. Ayrim organizmlarda katta va kichik gametalar hamda ikkita kichik gameta o'zaro, qo'shilishi ham mumkin. Demak, bu organizmda anizogamiya bilan bir qatorda

izogamiya ham saqlanib qoladi. Boshqa xivchinlilarda makro va mikrogametagina qo'shiladi va anizogamiya ro'y beradi.

Oogamiya – kopulyatsiya bilan bo'ladigan gametogamiyaning eng yuqori shakli. Bir gameta yirik, harakat tuzilmasiga ega emas, bu urg'ochi gameta, ya'ni tuxum hujayradir. Ikkinchi gameta esa mayda, harakatlantiruvchi xivchinga ega – bu erkak jinsiy hujayrasi – spermatozoiddir. Oogamiyada jinsiy hujayralar maxsus a'zolarida (hayvonlarda urug'don va tuxumdonlarda) hosil bo'ladi.

Ko'pgina o'simliklar va deyarli barcha hayvonlar oogamiya yo'li bilan ko'payadi.

Kopulyatsiyasiz gametogamiya kam uchraydi. Gametogamiyaning jinsiy hujayralar hosil qilib, ammo ularning butunlay qo'shib ketishi ro'y bermasdan ko'payishi ro'y beradigan 3 xili tafovut qilinadi: partenogenez, ginogenez va androgenez.

Partenogenezda yangi avlod urug'lanmagan tuxum hujayrasidan rivojlanadi. Ma'lumki, partenogenez tabiiy va sun'iy bo'lishi mumkin.

O'z navbatida tabiiy partenogenezning muqarrar (obligat), fakultativ va siklik xillari tafovut kilinadi.

Muqarrar partenogenezda hayvonlar (o'simlik biti, sodda qisqichbaqasimonlar, ayrim baliq va sudralib yuruvchilar) qo'yan tuxumi urug'lanmasdan turib yangi organizm hosil bo'ladi. Bu hosil bo'lgan organizmlarning barchasi urg'ochi bo'ladi. Bunday ko'payish bir-biri bilan uchrashishi qiyin bo'lgan (masalan, Kavkazning qoya kaltakesaklari) mavjudotlarda namoyon bo'ladi. Bu turda ro'y beradigan ushbu obligat partenogenez tur ravnaqi uchun maqsadga muvofiq ko'payish usulidir.

Fakultativ partenogenez ayrim hasharotlar (ari, chumolilar)da namoyon bo'ladi. Ularning urug'lanmagan tuxumidan erkak organizmlar, urug'langan tuxumlaridan urg'ochi organizmlar rivojlanadi.

Siklik partogenezda muqarrar partogenez ko'payish bilan bir qatorda, populyatsiyadagi erkak va urg'ochi organizmlardan jinsiy ko'payish ham sodir bo'ladi. Masalan, ayrim sodda qisqichbaqasimonlar (dafniyalar) asosan, partenogenez bilan ko'payadi. Kuz faslida erkaklari paydo bo'lib jinsiy ko'payish ham ro'y beradi.

Sun'iy partenogenezda tuxum hujayrasini turli ta'sirlar (kislota, kuchsiz elektr toki va b.) bilan qitiqlash natijasida shu gametadan yetuk organizm hosil qilishga erishiladi. Ushbu usul bilan ninaterililarda, chuvalchang, shiliqqurt, hasharot va hatto sut emizuvchilarda sun'iy partenogenezga erishilgan. Sun'iy partenogenez dastavval A. A. Tixomirov (1885 yilda) tomonidan ipak qurtining kapalaklarini yetishtirishda qo'llanilgan.

Ginogenez partenogenezga farq bo'lgan ko'payish usulidir. Bu jinsiy ko'payishda spermatozoid tuxum hujayrasiga kiradi, ammo spermatozoid va tuxum hujayra yadrolari o'zaro qo'shilmaydi. Spermatozoid tuxum hujayrasiga kirib, unga ta'sir etadi «qitiqlaydi», o'zi keyingi jarayonlarda ishtirok etmaydi – yo'q bo'lib ketadi. Tuxum hujayralardan yangi organizm hosil bo'ladi. Ginogenez ayrim baliqlarda uchraydi. Spermatozoidga tuxum yadrosi bilan ko'shila

olmaydigan darajada birorta ta'sir o'tkazib, so'ng tuxum hujayrasini urug'lantirish bilan, sun'iy usulda ginogenez paydo qilish ham mumkin.

Androgenez usulida ko'payish ginogenezga o'xshasada, ammo tuxum hujayrasiga kirgan spermatozoid yadrosi tuxum hujayra yadrosi bilan qo'shilmaydi, tuxum hujayraning yadrosi yo'qolib, spermatozoid yadrosi saqlanib qoladi.

Ko'payishning androgenez usuli A.Astaurov (1937 yilda) tomonidan kashf etilgan. U ipak kurti tuxum hujayrasining yadrosini harorat ta'sirida nobud qilib, uni sun'iy urug'lantirgan. Natijada hujayraning sitoplazmasi ona hujayraniki, yadrosi esa ota hujayraniki bo'lib qolgan. Shu zigotadan erkak organizm rivojlangan. Androgenez genetikada belgilarning ota yoki onaga bog'liqligini hamda sitoplazmaning belgilari yuzaga chiqishdagi rolini aniqlashda muhim usul hisoblanadi.

To'laqonli jinsiy ko'payish – bu erkak va urg'ochi jinsiy hujayralari hosil bo'lib, tuxum hujayrasiga spermatozoid, kirib, ikkala gameta yadrosining qo'shilishi bilan boshlanadi.

### **3 – mavzu: GASRULYATSIYA, O'Q ORGANLARI VA PROVEZOR ORGANLARINING HOSIL BO'LISHI.**

***Tayanch tushunchalar:*** *gastrulyatsiya, gastrulyatsiya turlari, nerv nayi, xorda, embrional varaqalar, provezor organlar, Provezor organ xillari va vazifalari, yo'ldosh xillari.*

#### ***Mashg'ulot rejasi:***

1. Gastrulyatsiya turlari.
2. Lansetnikda gastrulyatsiya jarayoni.
3. O'q organlarining hosil bo'lish jarayoni.
4. Provezor organlar.

#### **Gastrulyatsiya va o'q organlarning hosil bo'lishi**

Gastrulyatsiya jarayoni hujayralarning mitoz bo'linishining tezlashi natijasida sodir bo'ladi. Bunda hujayralar  $G_1$ , S, va  $G_2$  deb nomlanuvchi davrlardan iborat interfazani boshidan kechiradi. So'ng mitoz bo'linadi. Mitoz profaza prometafaza, metafaza, anafaza telofaza va sitokinezdan iborat bo'ladi.<sup>5</sup>

3. Mitoz vklyuchaet Konechnym rezultatom mitoza dve diploidnye kletki, xromosomnaya dopolnenie takoy je, kak i u isxodnoy kletki do togo, kak proshel S fazu.

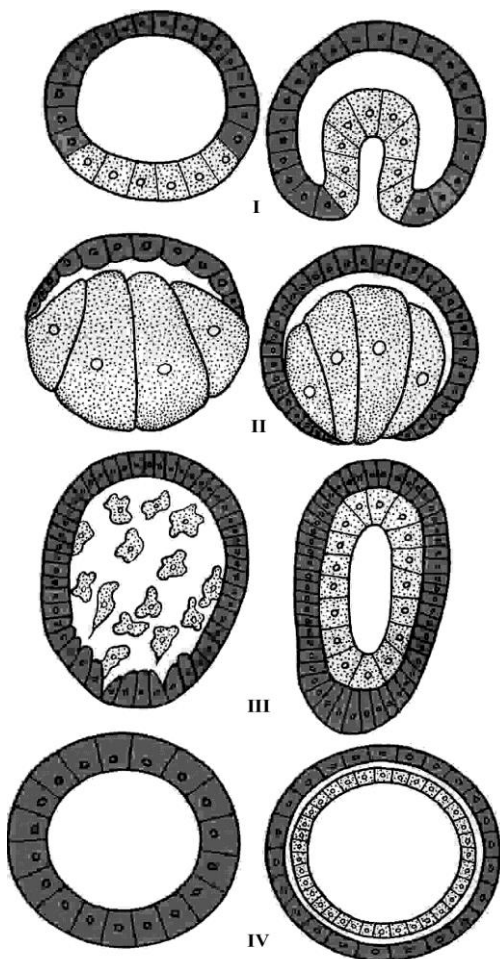
Gastrulyatsiya mobaynida homila varaqlari va o'q organlarining boshlang'ich kurtagi hosil bo'ladi. Gastrulyatsiya umurtqali hayvonlarda tuxum hujayralardagi oziqa moddasining miqdoriga qarab turlicha kechadi.

---

<sup>5</sup> Stephen R. Bolsover, Jeremy S. Hyams, Elizabeth A. Shephard, Hugh A. White, Claudia G. Wiedemann, CELL BIOLOGY second edition, printed in the United States of America 2004. 420 bet

Gastrulyatsiyaning 4 turi farqlanadi (42-rasm): 1) invaginatsiya; 2) immigratsiya; 3) epiboliya; 4) delyaminatsiya.

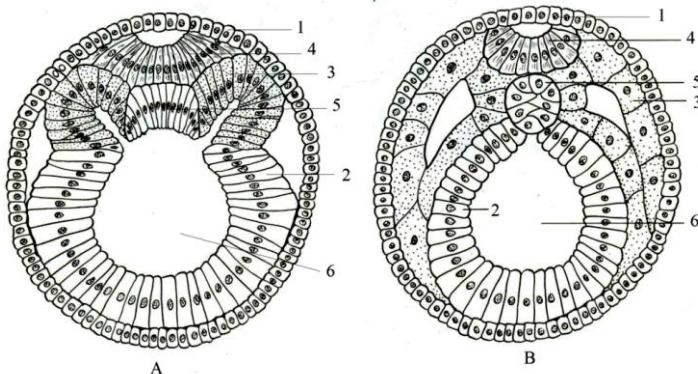
Invaginatsiya (lat in– ichkariga, vagina– qin)da blastula devorining bir qismi blastula ichiga botib kiradi. Migratsiyada blastula devorini hosil qilgan blastomerlarning bir qismi blastula ichiga (immigratsiya) yoki tashqarisiga (emigratsiya) ko‘chib ikkinchi qavatni hosil qiladi. Epiboliya (yunon. epibole qoplash) – blastula devorining sekin bo‘linayotgan qism hujayralarining tez bo‘linayotgan qism hujayralari bilan qoplanishi. Delyaminatsiya (lat. de– ajralish, lamina– plastinka) blastula devorini hosil qilgan blastomerlarning tangensial bo‘linishi natijasida blastula devorining ikki qavatli bo‘lib qolishi. Xordali hayvonlar rivojlanishida gastrulyatsiyaning bir yo‘la bir necha turini kuzatish mumkin, lekin shulardan ma‘lum bir turi asosiy o‘rin tutadi. Lansetniklarda gastrulyatsiya invaginatsiya turi bo‘yicha kechadi. Blastulaning tubi ichkariga botib kirib ustki devorigacha borib yetadi.



Gastrulyatsiya turlari: A–invaginatsiya; B–epiboliya; V–migratsiya; G–delyaminatsiya

Natijada blastotsel torayib, tashqi parda – ektoderma, ichki varaq – entodermadan iborat ikki qavat devorli qadah hosil bo‘ladi. Qadahning bo‘shlig‘i birlamchi ichak yoki gastrotsel deyiladi. Bo‘shliqqa kirish yeri birlamchi og‘iz yoki blastopora deb nomlanadi. Birlamchi og‘iz 4 ta lab bilan chegaralangan: homilaning orqa tomoniga to‘g‘ri keluvchi dorsal lab, old tomoniga to‘g‘ri keluvchi ventral lab va ular orasidagi 2 yon lablar. Lab hujayralarini blastula qirg‘oq zonasining mayda hujayralari hosil qiladi. Homila bo‘yiga o‘sadi va blastopora lablari bir-biriga yaqinlashadi. Tashqi varaq hisobiga dorsal labdan boshlanuvchi hujayralar tortmasi hosil bo‘lib, bu tortmani nerv plastinkasi deb yuritiladi. Keyinchalik undan nerv naychasi hosil bo‘ladi. Uning ostida, lekin ichki varaq hisobiga hujayralar tortmasi hosil bo‘lib, uni hordal plastinka deb ataladi. Undan hayvonning o‘q skeleti hosil bo‘ladi. Ikkala kurtakning hosil bo‘lishida blastoporaning dorsal lab materialida ishtirok etadi. Ikki devorli homila hosil bo‘lgach, o‘q organlarining hosil bo‘lishi boshlanadi. Nerv plastinkasi homilaning bo‘yi bo‘yicha nerv ariqchasi holida tashqi varaqdan ajralib chiqadi. Tashqi varaqning uchlari bir-biriga qarab o‘sadi va birlashadi. Shunday qilib, tashqi varaq – ektoderma shakllanadi. Nerv ariqchasi chetlari buralib, ektoderma ostida yotuvchi nerv naychasi hosil bo‘ladi. Shy yo‘l bilan ichki varaq hisobiga

xordal plastinkadan xordal trubka, undan esa xordal tortma hosil bo‘ladi (43- rasm, a b). Shu vaqtning o‘zida ichki varaq tarkibidagi qirg‘oq zonasining hujayralari xordal tortma atrofida ichki va tashqi varaq orasiga o‘tib kiruvchi ikkita cho‘ntak hosil qiladi. Bu cho‘ntaklar gastrotseldan ajralib, gastrula bo‘yi bo‘yicha joylashuvchi mezodermani hosil qiladi. Mezoderma xaltacha shaklida o‘tib, unda parietal va visseral varaqlarni farq qilish mumkin. Mezoderma tortmalarining barcha qismi bir xil bo‘lmay, dorzal qismi segmentlarga – somitlarga ajralgan. Ular segment oyoqchalariga davom etadi. Ventral qismi segmentlarga ajralmaydi. Bu qism splanxnotom deb yuritiladi. Xorda va mezoderma birlamchi ichki varaqdan ajralgandan so‘ng ichki homila varag‘i – endoderma shakllanadi.



43 – rasm. A, B- o‘q organlarini hosil bo‘lishi. Lansetnik embrioni ko‘ndalang kesmasi . 1- ektoderma; 2- ichak entodermasi; 3- mezoderma; 4- nerv plastinkasi va nerv nayi; 5- xordal plastinka va xorda; endoderma; 6- oxirgi ichak bo‘shlig‘i.

Amfibiylarda gastrulyatsiya invaginatsiya va epiboliya turida o‘tadi. Amfibiylar blastulasining tubi sariqlikka boy bo‘lib, ularning maydalanishi juda sekin ro‘y beradi. Gastrulyatsiya jarayoni qirg‘oq zona sohasida boshlanadi. Bu yerda o‘roqsimon egat hosil bo‘ladi. O‘roqsimon egat chuqurlashishi natijasida gastrotsel bo‘shlig‘i, blastopora, dorsal va yon lablar hosil bo‘ladi. Ventral lab esa hali vujudga kelmagan bo‘ladi. Uning o‘rnida esa sariqlikka boy blastomerlar joylashadi. Invaginatsiya bilan bir vaqtning o‘zida blastula vegetativ qutbining yirik hujayralarini animal qutbning tez ko‘payayotgan mayda hujayralari bosib ketib, epiboliya ham boshlanadi. Invaginatsiya va epiboliya natijasida ektoderma va entoderma, shuningdek ventral lab hosil bo‘ladi. Dorsal lab sohasida bo‘linayotgan mayda hujayralar gastrula ichiga o‘tib kirib, mezodermani hosil qiladi. Mezoderma hosil bo‘lgach ilk ichki qavat hisobiga entoderma va xorda, keyinroq esa ektodermadan nerv naychasi rivojlanadi. Nerv naychasining hosil bo‘lishi va mezodermaning somitlarga bo‘linishi lansetnikdagi kabi sodir bo‘ladi.

Baliqlarda gastrulyatsiya invaginatsiya va delyaminatsiya yo‘li bilan kechadi. Maydalangan pusht gardishi sariqlikda birmuncha cho‘ziladi; uning ustidan ko‘tariladi va orqa qirg‘og‘ida burila boshlaydi. Buning natijasida qirg‘oq kertigi hosil bo‘ladi. Bu kertik uzunlashadi, chuqurlashadi, natijada, homila gardishi ikki qavat bo‘lib qoladi. Tashqi qavati ektodermani, ichki qavati esa entodermani tashkil qiladi. Birlamchi ichak bo‘shlig‘idan gastrotsel hosil bo‘ladi va u lansetniklarning, amfibiylarning birlamchi ichagidan tubining bo‘lmasligi bilan farq qiladi. Ularda tub bo‘lib parchalanmagan sariqlik hisoblanadi. Bu yerda ham lablar bilan chegaralangan blastopor bo‘lib, lansetnik, amfibriylarnikidan orqa labning bo‘lmasligi bilan farqlanadi, orqa lab o‘rnida esa sariqlik bo‘ladi. Invaginatsiya va qirg‘oq kertigining hosil bo‘lishi bilan bir vaqtda delyaminatsiya

ham ro'y beradi, ya'ni sariqlik ustida yotuvchi qirg'oq blastomerlarining ajralishi natijasida ham entoderma hosil bo'ladi. Shunday qilib, baliqlarda 2 ta entoderma farqlanali. Biri–invaginatsiya yo'li bilan hosil bo'lgan gastral entoderma va ikkinchisi delyaminatsiya natijasida hosil bo'lgan sariqlik entodermasi. Bir vaqtning o'zida lablar sohasidasida mayda hujayra materialining ajralishi hisobiga xordomezodermal kurtak hosil bo'ladi va ular gastrulyatsiyaning boshlanishidayoq ekto-va entodermaning orasiga suqilib kirib, alohida o'sa boshlaydi. Ektodermaning tarkibida oldingi labdan nerv plastinkasi o'sadi.

Qushlarda gastrulyatsiya delyaminatsiya bo'yicha kechadi. Maydalangan homila gardishi 2 varaqqa ajraladi. Entoderma ostida uncha katta bo'lmagan gastrotsel deb yuritiluvchi tirqish hosil bo'ladi, uning tubi sariqlik hisoblanadi. Qushlar tuxumini bosib yotmaguncha pusht gardishida o'zgarishlar bo'lmaydi. Pusht gardishining markazida bo'linayotgan mayda hujayralar pusht qalqonchasi deb ataluvchi to'plam hosil qiladi. Uning atrofidagi blastomerlar sariqlik ustidan birmuncha ko'tarilib oqish maydonni (area pellucida) hosil qiladi. Uning orqasida esa koramtir maydonni (area opaca) hosil qiluvchi sariqlikka zich yopishib yotgan blastomerlar yotadi. Unda qon tomirlar rivojlanadi. Pusht qalqonchasining orqa chekkasida bo'linayotgan mayda hujayrali materialning konsentratsiyalanishi natijasida birlamchi tasma hosil bo'ladi. Uning oldingi uchi qalinlashib birlamchi (Genzen) tugunni hosil qiladi. Mana shu tugundan old tomonga xordal o'simta o'sib chiqadi. Birlamchi tasma sohasida mayda hujayrali material zo'r berib bo'linishda davom etadi va ekto hamda entodermaning orasiga o'sib kiruvchi mezodermani beradi. Shunday qilib, qushlarda invaginatsiya bo'lmasligi sababli blastopora hosil bo'lmaydi. Uning analogi birlamchi tasma hisoblanadi, chunki u yerda birlamchi kurtak va o'q organlarining kompleksi hosil bo'ladi.

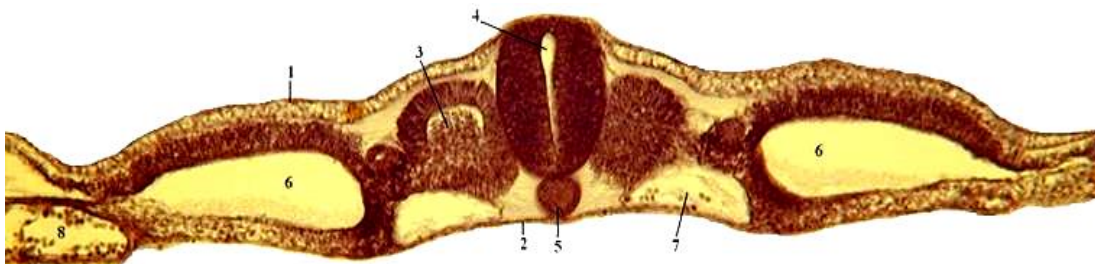
Sut emizuvchilarda gastrulyatsiya – delyaminatsiya va immigraniya turida boradi. Trofoblast tagida joylashgan embrional tuguncha birmuncha yoziladi va 2 varaqqa ajraladi. Ektoderma ustida joylashgan trofoblast hujayralari erib ketadi, buning natijasida ektodermaning chetlari trofoblast bilan ko'shib ketadi. Embrional tugunchaning markazida birlamchi tasmali pusht qalqoichasi (Genzen tuguni) va xordali o'simta hosil bo'ladi. Birlamchi tasma sohasida mayda hujayra materiali ichkariga o'sib kirib ekto-va entoderma orasida taqsimlanadi va mezodermani hosil qiladi. Shuning bilan bir vaqtda embrional tugundan hujayra elementlari migratsiyaga uchrab, ekto- va entodermaning orasiga o'sib kiradi. U ham trofoblastning ichki yuzasini o'rab o'sa boshlaydi va pushtdan tashqari mezodermani beradi.

Homila varaqlari va o'q organlarining kurtaklari hosil bo'lishi bilan gastrulyatsiya davri tugaydi va embrional taraqqiyotning to'rtinchi davri – gistogenez va organogenez boshlanadi.

To'qima va organlarning taraqqiyoti hamma umurtqali hayvonlarda bir xilda o'tadi. Ektodermadan nerv plastinkasi ajraladi, u avval buqilib nerv tarnovchasini, keyinchalik tutashib, nerv nayini hosil qiladi, ustini esa ektoderma qoplab oladi (44-rasm).

Xordal plastinka nerv naychasining tagida xordani hosil qiladi. Mezoderma segmentlarga (dermatom, sklerotom, miotom), segment oyoqchalari (nefrotom) splanxnotomlarga differensiyalanadi.

Splanxnotomlar entodermaga tutashuvchi visseral va ektodermaga tutashuvchi parietal varaqlarga ajraladi. Ularning orasida ikkilamchi bo'shliq – selom hosil bo'ladi. Entoderma tutashib bitib ketadi va doimiy ichak shakllanadi. Embrional taraqqiyot davomida turli to'qima va organlarning hosil bo'lishi shu a'zolar ta'rifida keltiriladi.



44-rasm. Tovuq embrionida o'q organlarning hosil bo'lishi. 1 – ektoderma; 2 – entoderma; 3 – mezoderma; 4 – nerv nayi; 5 – xorda; 6 – selom; 7 – aorta.

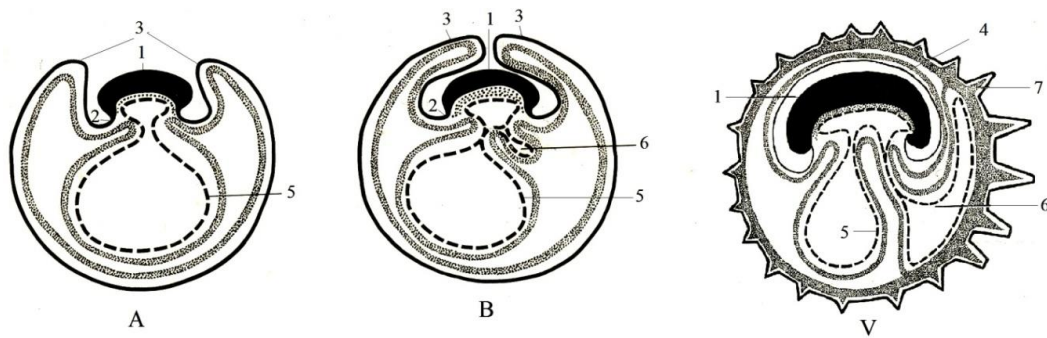
Homila varaqlari hosil bo'lishining ilk davrlaridayoq mezenxima yoki embrional biriktiruvchi to'qima shakllanadi. Mezenxima asosan mezodermadan ko'chib chiqqan o'simtali hujayralar bo'lib, ular guruh-guruh bo'lib homila varaqlari orasida joylashadi. Qisman mezenxima boshqa varaqlardan ko'chgan hujayralardan, xususan, ektodermadan rivojlanadi. Mezenximadan qon va limfa, qon yaratuvchi a'zolar, biriktiruvchi to'qima, qon tomirlar va silliq mushak to'qimasi rivojlanadi.

### **Provizor organlarning hosil bo'lishi**

Xordali hayvonlar tuzilishining murakkablashishi bilan homila rivojlanishini ta'minlovchi provizor (muvaqqat) organlar hosil bo'ladi. Ular definitiv a'zolaridan farqli ravishda homila mustaqil hayot kechirguncha yoki tug'ilguncha bo'lib, so'ngra yo'qolib ketadi.

Provizor organlarga quyidagilar kiradi: 1) sariqlik xaltasi; 2) amnion; 3) seroz parda; 4) allantios; 5) xorion; 6) yo'ldosh; 7) kindik kanalchasi;

Provizor organlar baliqlarda dastlab sariqlik xaltasi ko'rinishida hosil bo'la boshlaydi. Ma'lumki, gastrulyatsiyaning ilk bosqichlaridayoq pusht va sariqlik entodermasi hosil bo'ladi. Sariqlik entodermasining erkin qirg'oqlari o'sib sariqlikni o'rab oladi. Xordo-mezodermal kurtak hosil bo'lgach, ekto- va entoderma oralig'iga mezodermaning parietal va visseral varag'i ham o'sib kiradi. Shunday qilib, sariqlik qopining devori ektodermadan, mezodermaning parietal hamda visseral varag'idan va entodermadan tashkil topgan. Rivojlanish davomida xrmila sariqlikdan ko'tariladi va faqat tana burmasi orqali sariqlik xaltasi bilan bog'lanadi. Sariqlik xalta bo'shlig'ining oziq moddasi sariqlik bilan to'lgap bo'lib, u sariqlik poyachasi orqali homila ichagiga tushadi.



45-rasm. Sut emizuvchilarda muvaqqat (provizor) organlarning rivojlanish sxemasi. A, B, V – uch ketma-ket bosqich: 1- embrion tanasi; 2–tana burmalari; 3– amnion burmalari; 4– amnion qobiq; 5– sariqlik xaltacha; 6–allantois; 7– xorion.

Shunday qilib, sariqlik xaltasi oziqlantirish vazifasini oʻtaydi. Sariqlikning hammasi homilaning oziqlanishiga sarf boʻlgandan keyin sariqlik xaltasi quriydi va tushib ketadi, uning oʻrnida esa teri va ichak kindigi qoladi. Sut emizuvchilarda sariqlik xaltasi embrioblastdan amnion bilan bir vaqtda hosil boʻladi, lekin unda oziqa modda sariqlik boʻlmaganligi sababli unchalik rivojlanmaydi. Lekin u muhim vazifani oʻtaydi, chunki uning devorida, yaʼni mezodermaniig visseral varagʻida dastlabki qon orolchalari hosil boʻla boshlaydi.

**Amnion va seroz parda.** U qushlarda, reptiliy va sut emizuvchilarda boʻladi. Tana burmasi va sariqlik xaltasi shakllanishi bilan homilaning ust tomoniga oʻsuvchi ektoderma va mezodermaning parietal varagʻidan hosil boʻlgan ikkinchi burma – amnion burma yuzaga keladi. Amion burma hamma tarafdin homilani oʻrab oladi va bir-biri bilan birlashib ketib, bevosita homilani oʻraydigan amnion va seroz pardani hosil qiladi. (45-rasm). Amnion oʻsish davomida suyuqlik bilan toʻladi. Uning boʻshligʻida homila taraqqiy etadi. Sut emizuvchilarda ham uning taraqqiyoti aynan shu yoʻl bilan sodir boʻladi. Amnionning devori homilaning teri yopqichiga oʻtuvchi ektoderma va mezodermaniig parietal varagʻidan tashkil topadi. Amnionning vazifasi homila taraqqiyoti uchun suyuq suv muhitni hosil qilish, shuningdek uni har xil tashqi taʼsirlardan himoya qilish bilan belgilanadi. Seroz parda reptiliy va qushlarda muvaqqat nafas olish organi vazifasini bajaradi.

**Allantois yoki siydik qopi.** Qushlarda, reptiliy va sut emizuvchilarda boʻladi. Sariqlik xaltasi va amnionning taraqqiyoti bilan bir vaqtda ichak devoridan siydik qopi yoki allantoisdan iborat oʻsiq paydo boʻladi va u homiladan tashqariga qarab oʻsadi. Qushlarda u sezilarli oʻsib, seroz pardaga zich tutashadi va 3 xil vazifani (oziqlantirish, nafas, ajratish vazifasini) bajaradi.

Allantoisning devori seroz parda bilan birga oqsil atrofida vorsinkalar bilan qoplanadi va ular oqsilning rezorbsiyasida (soʻrilishida) ishtirok etadi.

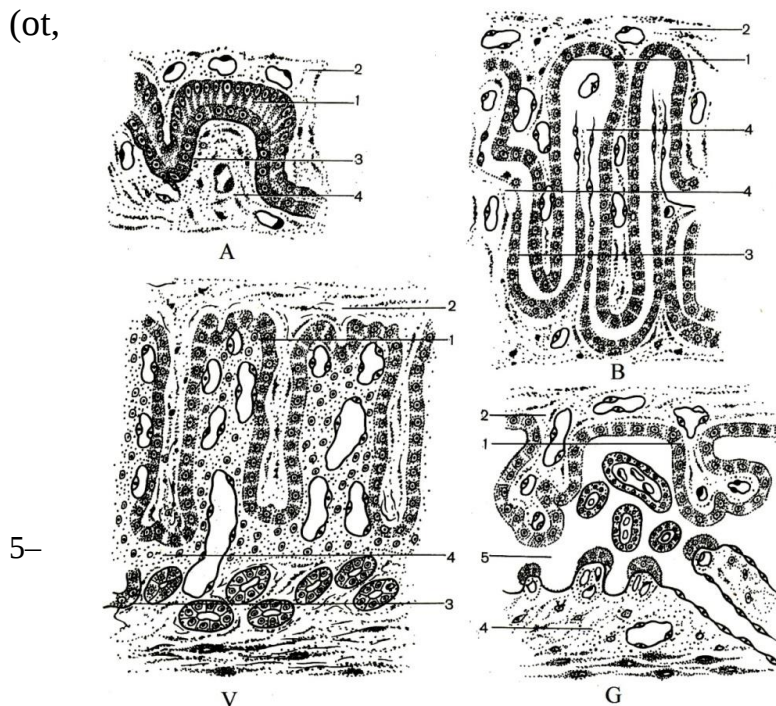
Havo kamerasi atrofida allantois devori va seroz pardaga qon tomirlar oʻsib kiradi va homilaning nafas olishini taʼminlaydi. Allantois boʻshligʻini toʻldirib turuvchi suyuqlikda siydikning turli xil tuzlarining boʻlishi uning ajratish vazifasi normal bajarilayotganligidan dalolat beradi.

Sut emizuvchilarda allantois xoriongacha oʻsib borib tortma holida qoladi. Uning devori boʻylab homiladan ona organizmiga qon tomirlar oʻtadi, yaʼni u mexanik vazifani oʻtaydi.

Xorion yoki vorsinkali qobiq faqatgina sut emizuvchilarda rivojlanadi. Uning devori trofoblastdan, homiladan tashqari mezenximadan tashkil topgan bo'lib, vorsinkalar bilan qoplangan. Dastlab vorsinkalar faqat trofoblast hujayralaridan tashkil topgan bo'ladi. Bular birlamchi vorsinkalar bo'lib, xorionni hamma tarafdin qoplaydi. Keyinchalik homiladan tashqari mezenxima tomirlar bilan birgalikda birlamchi vorsinkalar orasiga suqilib kiradi va ular ikkilamchi vorsinkalarga aylanadi. Ikkilamchi vorsinkalar xorionni hamma yuzasida emas, balki bachadon devorining shilliqpardasi xorionga tegib turgan yeridagina hosil bo'ladi va xorionning bu qismi vorsinkali xorion (chorion frondosum) deb yuritiladi. Xorionning boshqa hamma yuzalaridagi vorsinkalar yo'qoladi va xorionning bu yerlari silliq xorion – chorion laeve deb ataladi. Vorsinkali xorion yo'ldoshi hosil bo'lishida ishtirok etadi. Bundan tashqari, yo'ldoshning hosil bo'lishida bachadonning shilliq pardasi ham ishtirok etadi. Ona organizmining vorsinkali xorion epiteliysi bilan bevosita tutashuvchi to'qimasining xarakteriga qarab sut emizuvchilarda 4 xil yo'ldosh farq qilinadi.

1. Epitelioxorial (46-rasm, a). Bunda homilaning xorion epiteliysi bevosita bachadon shilliq parda epiteliysi bilan aloqada bo'lsa ham bachadon shilliq qavatining epiteliysi hamma yerda butunligini saqlab qoladi. Xorionning vorsinkalari bachadon kriptalarining ichiga kiradi va tug'ilish paytida barmoqlar qo'lqopdan chiqqani kabi ajralib chiqadi. Bunday yo'ldoshning vorsinkalari bachadon bezlari epiteliysining sekret mahsulotlarini aktiv ravishda qayta ishlaydi (bachadon suti). Bularni diffuz yo'ldoshlar deb ham yuritiladi va ular ayrim tuyokli sut emizuvchilarda cho'chqalarda) uchraydi.

(ot,



46- rasm. Yo'ldosh turlari (sxema). A– epitelioxorial yo'ldosh (cho'chqa, ot); B– desmoxorial yo'ldosh (kovush qaytaruvchilarda); V– endotelioxorial yo'ldosh (yirtqichlarda); G – gemoxorial yo'ldosh (maymun va odamda). 1– trofoblast; 2–embrional biriktiruvchi to'qima; 3–bachadon epiteliysi; 4– bachadon shilliq qavatining biriktiruvchi to'qimasi; 5– qon lakunalari.

2. Desmoxorial yo'ldosh (46-rasm, b). Bu yo'ldosh xorionining

vorsinkalari birmuncha masofada bachadon shilliq parda epiteliysini yemiradi va xorial epiteliy bachadon biriktiruvchi to'qimasi bilan bevosita birikadi. Biriktiruvchi to'qimaning to'qima suyuqlig'idan xorionning vorsinkalari oziqa moddalarni so'rib, moddalarni keyinchalik homilaning qon tomir sistemasiga o'tipshni ta'minlaydi. Bunday yo'ldosh kovish qaytaruvchi hayvonlarda uchraydi.

3. Endotelnoxorial yo‘ldosh (46-rasm, v). Bu yo‘ldoshning ona organizmi bilan aloqasi juda yaqin. Xorionning vorsinkalari bachadon biriktiruvchi to‘qimasini ham yemirib, bachadon qon tomirlar devorini qoplab turgan endoteliyga yetib boradi. Ular ona qonidan oziqa moddalarni qon tomirlar endoteliysi orqali oladi. Bunday yo‘ldosh yirtqich hayvonlarda bo‘ladi.

4. Gemoxorial yo‘ldosh (46-rasm, g). Bu tur yo‘ldoshlar murakkab tuzilgan va u primatlarda va odamda uchraydi. Bu yerda xorion bachadon shilliq parda biriktiruvchi to‘qimasinigina yemirib qolmasdan qon tomir devorlarini ham yemiradi va yemirilgan qismlar o‘rniga qon quyiladi, keyinchalik esa bo‘shliqlar (lakunalar) hosil bo‘ladi. Yo‘ldoshning bu turida homila o‘zining taraqqiyoti uchun zarur bo‘lgan moddalarni bevosita ona qonidan oladi.

Turli umurtkali hayvonlarda provizor organlar (a‘zolarining) tuzilishini o‘rganish ularning evolyusiya davomida murakkablashishini ko‘rsatadi. Agar baliqlarda provizor a‘zolar faqatgina sariqlik xaltachasidan iborat bo‘lsa (asosan trofik funksiyani bajarsa), sudralib yuruvchilarda va qushlarda nafas olish va chiqaruv funksiyalaripi bajaruvchi boshqa tuzilmalar ham hosil bo‘ladi. Sut emizuvchilarda yangi a‘zo – xorion hosil bo‘lib, u orqali homila ona organizmi bilan aloqa o‘rnatadi. Umuman sut emizuvchilarda provizor a‘zolar homila rivojlanishining ilk davrida hosil bo‘ladi. Bu esa sut emizuvchilarning rivojlanish davrida ko‘p miqdorda oziqa modda va kislorod iste’mol qilishiga bog‘liq.

### **Embriogeneza hujayraning differensirlanishi va qaltis davrlar**

Individ rivojlanish biologiyasining muhim vazifalaridan biri – bu dastlabki umumiy hujayradan qanday qilib bir-biridan ko‘p jihatdan, aksariyat holatlarda, tubdan farq qiluvchi hujayralar hosil bo‘lish sir-asrorlarini va differensirlanish jarayonining umumiy qonuniyatlarini o‘rganish hisoblanadi.

Kelib chiqishiga ko‘ra umumiy bo‘lgan hujayralarda embriogeneza ro‘y bergan murakkab jarayonlar nihoyasida ular tuzilishi, har tomonlama faoliyatlari bo‘yicha turg‘un farqlarga ega bo‘ladi. Shu jarayonga hujayraning differensirlanishi deyiladi. Differensirlanish rivojlanishning barcha bosqichlarida ro‘y beradi. Embriion oldi bosqichida, tuxum hujayrasining o‘zidayoq blastomerlar rivojining yo‘nalishini aniqlovchi o‘zgarishlar kechadi.

Organizmnı tashkil etgan turli-tuman hujayralarning manbai yagona hujayra – urug‘langan tuxum hujayra – zigotadir. Shu yo‘sında bu yagona hujayraning ko‘p marta bo‘linishi va shuningdek asta-sekin hujayralarning bir-biridan farq qiluvchi belgilariga ega bo‘lishi sodir bo‘ladi. Zigota o‘z tabiatiga ko‘ra kelgusida organizmning har xil sifatidagi hujayralarini (ulardan tashkil topgan to‘qima va a‘zolari) bera oladigan xususiyatga ega bo‘lgan hujayra bo‘lganligidan ham u totipotent hujayra hisoblanadi. Zigotaning bunday xususiyati bir necha bor bo‘linishdan so‘ng susayadi va endi kelajakdagi bo‘linish boshqacha sifatidagi hujayra hosil bo‘lishini taqozo etadi. Bu holat shu bo‘linayotgan hujayradagi ro‘y bergan farqlanish (differensirlanish)ning natijasi hisoblanadi. Bunday hujayralar avvalgi o‘z xususiyatlariga ega bo‘lmay qoladi. Mana shu hujayralarning

bo‘linishidan hosil bo‘lgan hujayralar ham differensirlanishda davom etib avvalgi xususiyatini yo‘qotadi va yangi sifatga ega bo‘lgan hujayralar to‘plamini hosil qiladi. Bularning bo‘linishi natijasida hosil bo‘lgan hujayralarning bo‘linishi o‘zi kabi sifatga ega bo‘lgan har bir a‘zo, to‘qimaga oid taxassuslashgan tana hujayralarini hosil qilish xususiyatiga ega bo‘lib qoladi.

Gastrulyatsiya, a‘zolar hosil bo‘lishi va rivojlanishi mobaynida hujayralarning morfologik, biokimyoviy va fiziologik differensirlanishi ro‘y beradi. Shu murakkab jarayon natijasida organizmda har xil tipdagi (umurtqalilarda yuztacha) differensirlashgan hujayralar hosil bo‘ladi. Tuban xayvonlarda differensirlashgan hujayralar tipi uncha ko‘p bo‘lmaydi. Evolyusiya jarayonida hujayra tiplari ko‘payadi va ular orasidagi farqlanish kuchayadi. Bu hol turlar progressiv murakkablanishining ko‘rsatkichi hamdir. Differensirlanish jarayoni tiriklikning molekula – genetik va hujayra-to‘qima darajasida sodir bo‘ladi.

Molekular biologiya hujayralar orasidagi farqlanish oqsillar (strukturaviy oqsillar, fermentlar) to‘plamining son va sifat jihatidan o‘zgarishi oqibatida ro‘y berishini ko‘rsatadi. Bu murakkab jarayon hujayraning ayrim genlarini o‘z faolligicha saqlab qolishi va genlar bir qismining esa butunlay o‘z faoliyatini yo‘qotishi bilan ifodalanadi. Faoliyatini go‘xtatgan genlar zichlashgan xromatinga aylanib qoladi. Demak, dastavval barcha genlar deyarli bir xil faoliyatga ega bo‘lgan. Keyinchalik turli xil a‘zo va to‘qimalarning somatik hujayralarini tashkil etuvchi hujayralar differensirlanishi va taxassuslanib borishi jarayonida ular genetik mahsulotning har bir joylari faolligining so‘nishi hamda faollashib borgan genlarning xar xilligi bilan ifodalanganligi natijasida bir-biridan farq qiluvchi hujayralarning ro‘yobga chiqishi bilan ta‘minlanadi.

Hujayralar differensirlanishi borasida xar xil tipga mansub hujayralarning paydo bo‘lib borishi bir hujayrada sintezlangan oqsillarning boshqasidagi oqsillardan farqlanib borishi bilan ifodalanadi. Shuning bilan birga, barcha hujayralarga xos bo‘lgan (umumiy) oqsillar mavjud bo‘lib, ular hujayra faoliyatini (modda almashinuvini) ta‘minlab beruvchi fermentlardan iboratdir. Demak, differensirlanuvchi hujayralarda o‘ziga xoslikni hamda umumiy sifat belgilariga egaligini ta‘minlovchi genlar mavjud. Shunga ko‘ra metabolitik jarayonni ta‘minlovchi genlar anchagina turg‘un bo‘lib, ular turli ta‘sirlarga berilmaydi, differensirlanish oqibatida hujayralararo tafovutni belgilovchi, oqsil sintezini ta‘minlovchi genlar hujayra taraqqiyoti jarayonidagi ta‘sirlarga beriluvchan hisoblanadi va shuning oqibatida o‘z xususiyatiga ko‘ra farqlanuvchi (differensirlashgan) hujayralar hosil bo‘ladi.

Hujayraning differensirlanishi davomida hosil bo‘ladigan ayrim oqsillar ta‘siri uning genining faoliyatini susaytirib borishi va natijada shu rivojlanayotgan hujayraning o‘sishi (ko‘payish) jarayoni susayishi mumkin. Demak, hujayra jadal bo‘linishdan qoladi va u yetilayotgan organizm faoliyatiga moslashgan xolda o‘z faoliyatini bajarish xususiyatiga ega bo‘ladi. Yuqorida bayon etilgan jarayonlar differensirlanayotgan hujayraning o‘sishini boshqaruvchi ichki mexanizm hisoblanadi. Hujayra ko‘payishi ichki mexanizmining buzilishi yomon sifatli o‘smalarning hosil bo‘lishiga olib keladi. Hujayra xususiyatining o‘zgarib qolishi

differentiatsionirovaniye va faoliyati jihatidan taxassuslanish jarayonini ta'minlovchi oqsil sintezlanishining susayishi va aksincha, hujayra o'sishiga sabab bo'luvchi oqsilni sintezlovchi gen ta'sir xususiyatining ortib borishi bilan ro'y beradi. Bu hol esa differentiatsionirovchi hujayralarda genlar faolligining o'zgarishi, ya'ni turli hujayralardagi genlar funksiyasining differentiatsionirovlashishi oqibati hisoblanadi.

Hujayra differentiatsionirovlashida genlar o'zgarishini strukturaviy o'zgarish bilangina izohlash kamlik qiladi. Hujayra differentiatsionirovlashida davomida uning genetik potentsiyasi qanday ekanligi aniqlanadi. Ayrim organizmlar (masalan, differentiatsionirovchi o'simlik hujayrasi) tana somatik hujayrasi jinsiy hujayra kabi yetuk organizm hosil qiladi. Bu holat shu hujayraning totipotentsligidir. Hayvonlarda totipotentslik blastula bosqichidan keyingi, ayrim turlari uchun esa undan ham oldingi bosqichdagi hujayralarga xos emas.

Birinchi bo'lib G. Shpeman blastomer hujayralari potentsiyasini aniqlovchi tajribani o'tkazadi. U tritonning urug'langan tuxum hujayrasini ip bilan bo'g'ib, ikki qismga ajratadi. Bunda bo'g'ilgan tuxum hujayrasining yadrosi bir tomonda qolib, zigotaning ikkinchi yarmida yadro bo'lmagan. Zigotaning yadroli yarmida maydalanish ro'y bergan va bu maydalanish davom etgan. G. Shpeman maydalanayotgan tomon 16 blastomer bosqichiga yetganda, bo'g'ib turgan ipni bo'shatgan va eng farq joylashgan blastomerning yadrosini, bo'g'ilishi natijasida yadrosiz qolgan zigotaning ikkinchi yarmiga o'tkazgan. Shunda yangi yadro kiritilgan tomonda ham maydalanish boshlanib ketgan va natijada bo'g'ib qo'yilgan zigotaning xar ikkala tomonidan ham odatdagiday embrion rivojlanishi davom etgan. Demak, maydalanishning 16 blastomerli bosqichidagi har bir hujayraning yadrosida bir xil irsiy xususiyatiga ega genlar bo'lgan. Shu genlar murtakning rivojlanishini bir xil ta'minlagan. Bu hol 16 blastomer bosqichidagi hujayralardagi gen informatsiyasi xuddi zigotaniki kabi, ya'ni totopotent bo'lganligidan darak beradi.

Endi shunday savol tug'iladi: yadrolar potentsiyasi rivojlanishning so'nggi bosqichlarida susayib qoladimi yoki yo'qmi? Bu savolga turli taraqqiyot darajasidagi hujayralar yadrosini ko'chirib o'tkazish (mikroxirurgiya usulini qo'llash) orqali javob beriladi. Bunda somatik hujayralar yadrosi tuxum hujayra yadrosiga almashtirilgan. J.Gerdon amfibiya, hasharot va baliqlarning tuxum hujayrasining yadrosi o'rniga ularning somatik hujayrasi yadrosini kiritib qator tajribalar o'tkazgan. Shunday qilib, yadrosi almashtirilgan tuxum hujayralarining ayrimlarida rivojlanish davom etib, organizm yetishgan. Demak, ayrim xollardagina somatik hujayra o'z totipotentsligini saqlab qolar ekan, tuxum hujayrasining sitoplazmasi tutgan moddalarning ham ta'siri bo'lib, u o'tkazilgan yadroning sintetik faolligiga ta'sir etadi. Odatda DNK replikatsiyasi va bo'linish ro'y bermaydigan bosh miya (baqaning) hujayrasi yadrosini yadrosizlantirilgan tuxum hujayrasiga kiritilganda, tuxum hujayrasi sitoplazmasining ta'sirida yadroda DNK sintezi boshlangan – tuxum hujayrasining sitoplazmasi yadro faoliyatini belgilagan.

Shunday qilib, tuban xayvonlar (hasharot, amfibiya, baliq) ning tuxum hujayralarining yadrosi olinib, o'rniga embriogeneznining ilk (blastula) bosqichidagi hujayra yadrosi kiritilsa, odatdagiday yetishgan organizmdan farq kilmaydigan

organizm rivojlangan. Bu hol blastula hujayra yadrosi gastrulaga qadar jinsiy hujayra tutgan genetik informatsiyaga ega ekanligini ko'rsatadi. Tuxum hujayrasining yadrosi o'rniga embrion rivojining keyingi bosqichidagi hujayralar yadrosi kiritilsa, rivojlanish davom etmay qolishligi kuzatildi.

Anchagina differensirlashgan hujayra yadrosining tuxum hujayrasiga kiritilganda rivojlanishning davom etmay qolishini shu kiritilgan yadroda xromosoma o'zgarishining ro'y berishi va DNK replikatsiyasining to'g'ri bormasligi bilan izohlanadi.

Hujayraning bo'linishi o'z navbatida differensiallanish jarayonini o'z ichiga oladi. Bo'linishning ayrim bosqichlari va hujayra differensiallanishi o'rtasida o'zaro bog'lanish bor. Differensiallanish-ning dastlabki bosqichida hujayraning tez bo'linishi va differensiallanish jarayoni bo'linish oralig'ida, aksariyat hollarda,  $G_1$  bosqichda ro'y beradi. Hujayrada taxassuslanishning boshlanishi bilan bo'linish susayadi, bo'linish orasi cho'ziladi ( $G_1$  uzayadi) hamda differensirlanish jarayoni kuchayadi. Hujayra differensirlanishining nihoyasida bo'linish to'xtaydi va hujayra  $G_1$  yoki  $G_0$  holatda bo'ladida, hujayraning taxassuslashishi nihoyasiga yetadi.

Bir xil irsiy xususiyatga ega bo'lgan hujayra avlodlarining qatori ilmiy adabiyotda klonlar deb ataladi. To'qima va a'zolari shakllantiruvchi hujayralar populyatsiyasi – klonlar bo'lib, ular yagona o'zakning boshlangich hujayralaridan hosil bo'ladi. Masalan: gonotsitlar hosil qilgan jinsiy hujayralar va o'zak hujayradan hosil bo'lgan kon hujayralari klonlarga misol bo'ladi. Birlamchi jinsiy hujayra tuxum hujayra yoki spermatozoid hosil qiladi. Bu holat irsiy jihatdan belgilangan bo'lib, shunda ham embriogeneza bu birlamchi jinsiy hujayradan qaysi hujayra hosil bo'lishiga, ya'ni genetik informatsiyaning yuzaga kelishida atrofdagi somatik hujayralar ta'siri va turli o'zaro (kontakt va distant) ta'sirlar o'z ifodasini topadi. Bunga epigenetik darajadagi ta'sir deyiladi. Epigenetik ta'sirni izohlovchi M.M.Zavadskiy tajribasi diqqatga sazovordir. Ma'lumki, tovuqda chap tuxumdon yetilgan, o'ng tuxumdoni esa rudimentar holatda bo'ladi. M.M.Zavadskiy tovuqning yagona, funksional jihatdan yetilgan chap tuxumdonini olib tashlaydi. Shunda tovuqning o'ng rudimentar tuxumdoni kompensator ravishda o'sib rivojlanadi. Ammo rudimentar tuxumdon urug'donga aylanib, natijada xromosomalariga ko'ra «urg'ochi» bo'lgan goniylardan spermatozoidlar hosil bo'ladi. Bunday tajriba o'tkazilgan tovuqda xo'rozga xos bo'lgan ikkilamchi jinsiy belgilar ham namoyon bo'ladi. Bunday o'zgarishga sabab tuxumdonning rivojlanish davrida embriogeneza murtakning gormonal holati, uning shu organizm voyaga yetgan davridagidan tubdan farq qilishi va rudimentar a'zoga atrof to'qimalarining o'zgacha epigenetik ta'siri natijasidir.

Embrion taraqqiyotida uning ayrim qismlaridan hosil bo'luvchi a'zolarining shakllanishida turli miqdorda va turli irsiy xususiyatli hujayralar to'dasi (ko'pgina klonlar) qatnashadi. Masalan, jigar shakllanishida 20 klon ishtirok etadi.

Embrion rivojining boshlanishida yuzaga kelgan hujayralarning qanday to'qima va a'zo hosil qilishini bir qadar rivojlantirishda mozaik organizmlar yetishtirish anchagina qo'l keladi. Aniqlab qo'yilgan, tamg'alangan (oldindan nishonlangan) hujayralar to'dasining embrion rivojidagi taqdirini kuzatish bu masalani yana ham oydinlashtirish imkonini yaratadi.

Laboratoriya usulida har xil genotipli hayvon (sichqon) embrionini qo'shish orqali aralash xususiyatli – mozaik organizm olingan. Bunday usul – zamonaviy embriologiyaning yutuqlaridan hisoblanadi. Mozaik organizm olish uchun pusht rivojlanishining ilk davrida – 8 ta hujayrali bosqichda shu hujayralar bir-biridan ajratilib, boshqa genotipli shunday hujayra bilan qo'shilgan va qayta bachadonga «joylashtirilgan». Bu tarzda dunyoga kelgan organizm fenotiplari aralash xususiyatga ega bo'ladi. Masalan, oq sichqonning murtagi qora sichqon bilan aralashtirilganda targ'illigi bir tekis bo'lgan avlod vujudga kelgan.

Murtak hujayralariaro ta'sir rivojlanishning barcha bosqichida o'z ifodasini topadi. Hujayralararo ta'sir asosan 2 xil: kontakt hujayra-larning tegib turgan yuzalari bo'yicha bir-biriga ta'siri va distant ta'sir – to'qimaga yengil singuvchi va qonda aylanib yuruvchi fiziologik faol birikmalar orqali ta'sirdan iborat.

Totipotent xususiyatga ega bo'lgan blastomer hujayrasini yoki uning atrof hujayralaridan ayrimlarini nobud qilib ko'rilsa sog'lom organizm hosil bo'lmaydi, chunki nobud qilingan hujayralarning salbiy tasiri o'zini ko'rsatadi.

Kontakt ta'sir natijasida embrional varaq hujayralarining ma'lum darajada siljishi, bo'linishning susayishi va boshqa jarayonlar ro'y beradi. Hujayralararo kontakt ta'sir natijasi hujayra differentsirlanish va maxsus genlar faolligini oshirishda – induksiyada yaqqol ifodalanadi. Bu holni birlamchi embrional induksiyada, ya'ni embrional varak xordomezoderma qismining nerv nayiga ta'sir etishida ko'rish mumkin.

Odatda, embrionning orqa tomonidagi ektodermadan nerv sistemasining rivojlanishi ro'y beradi. Gastrulyatsiyaning ilk bosqichida blastoporning orqa ektodermaga yondashgan yuqori labi olib tashlansa nerv nayi hosil bo'lmaydi. Aksincha, bu lab gastrula ektodermasining boshqa joyiga ko'chirib o'tkazilsa, shu joydagi hujayralarda nerv nayi shakllanadi. Bu tarzda murtakning biror tuzilmani shakllantirishda ishtirok etuvchi qismlarining paydo bo'lishi va ularning ta'siri natijasida rivojlanishning ketma-ket bosqichlarining ro'y berishi ko'rsatiladi.

G.Shpeman fikricha blastoporning yuqori labi ektoderma qavati hujayralariga ta'sir etib, ulardan nerv nayi hosil bo'lishini ta'minlaydi. Shuning uchun bu soha shakllanuvchi markaz, ta'sir qilib shakllantiruvchi esa induktor nomini oladi. Bosqichma-bosqich boshqa shakllanuvchi markazlar ham paydo bo'ladi. G. Shpeman rivojlanayotgan murtak qismlarining o'zaro ta'sirini, ko'zning a'zosifatida shakllanishida yaqqol ko'rsatib berdi. Embriion taraqqiyotida oraliq miya hosilasi bo'lgan ko'z pufagi teri epidermisi tomon o'sadi va shu pufak ta'sirida epidermisdan ko'z gavharini hosil qiluvchi botiqlik paydo bo'ladi. Agar ko'z pufagi embrionning bir tomonidan olib tashlansa, shu tomonda ko'z gavhari shakllanmaydi. Ko'z pufagi embrion tanasining boshqa qismiga o'tkazilganda, shu yerdagi epidermisdan pufak ta'sirida ko'z gavhari hosil bo'lgan. Ko'z gavhari o'z navbatida ko'z kosachasining shakllanishiga ta'sir etadi. Shunday qilib, a'zo yoki uning bir qismining rivojlanishi boshqasining shakllanishini ta'minlaydi.

Faqatgina kontakt ta'sirlanish rivojlanayotgan organizm to'qima va a'zolarining shakllanib borish jarayonini ta'minlay olmaydi. Shuning uchun bunda hujayra va to'qimalararo distant ta'sirlanish mexanizmi o'z ifodasini topadi. Bu

maxsus omillar – neyro mediatorlar, nerv oxirlarini o‘stiruvchi omil va gormonlar ta’sirida ro‘y beradi.

Gormonlar taxassuslashgan hujayralarda ishlab chiqariladigan birikma bo‘lib, hujayraning proliferatsiyasi (ko‘payishi), differentsiallashtirishi va faoliyatlariga turlicha ta’sir ko‘rsatadi. Gormonlar embrion hayotining keyingi bosqichlarida hamda organizmning butun hayoti davomida o‘z ta’sirini ko‘rsatadi. Gormonlar kimyoviy tabiatiga ko‘ra oqsil peptidli va steroid xillarga bo‘linadi. Bulardan tashqari aminokislotalardan iborat gormonlar ham bo‘ladi.

Oqsil peptidli gormonlarga insulin (oshkozon osti bezi endokrin qismida ishlanadi va qonda qandning miqdorini boshqaradi), timozin (timus – bo‘qoq bezining mahsuloti bo‘lib, limfotsitlar proliferatsiyasini boshqaradi), gipofizning mahsulotlari – o‘shish gormoni (samotropin), sut beziga ta’sir etuvchi prolaktin, qalqonsimon bez faoliyatini boshqaruvchi tireotropin, buyrak usti bezining faoliyatiga ta’sir etuvchi adrenokortikotropin hamda gipofiz orqa qismida yig‘iluvchi, ikkilamchi siydik hosil bo‘lishida muhim ahamiyatli vazoprissin va bachadon mushaklarining qisqarishini ta’minlovchi oksitotsin gormonlari kiradi. Bulardan tashqari gipotalamus sohada gipofizga ta’sir etuvchi relizing – gormonlar ishlab chiqariladi.

Steroid gormonlarga erkak jinsiy gormoni (testosteron), ayol jinsiy gormonlari (estrogen, progesteron) va buyrak usti bezining mahsulotlari – gedrokortikozon, aldosteron kiradi.

Gormonlarning ixtisoslashgan tarzda ta’sir etishi, xar bir gormonning fakatgina o‘zi uchun maxsus «nishon to‘qimasi» borligi bilan ifodalanadi. Har bir gormonning bir necha «nishoni» va bir hujayra turli gormonlar uchun ham «nishon» bo‘lishi mumkin. «Nishon» hujayra yuzasida gormonni qabul qiluvchi, maxsus oqsildan iborat retseptor bo‘ladi. Mana shu retseptor gormon bilan birikishi natijasida gormon-retseptor kompleksi hosil bo‘ladi va hujayrada gormon effekti yuzaga keladi. Bu jarayonning molekula mexanizmi murakkabdir.

Oqsil peptidli gormonlar hujayra ichidagi ferment tizimiga ta’sir etib hujayra holatini o‘zgartiradi. Buni fikran quyidagicha ifodalash mumkin. Hujayra retseptoriga birikkan gormon membrana ichki yuzasidagi siklik adenozinmonofosfor kislotasi (s-AMF)ni katalizlovchi adenolatsikloza fermenti faolligiga ta’sir etadi. Buning natijasida hujayrada s-AMF konsentratsiyasi ortadi, s-AMF esa ko‘pgina fermentlarga ta’sir etadi va natijada hujayra o‘z faoliyatini o‘zgartiradi. Hujayradagi fosfodiesteraza fermenti s-AMF ni parchalab AMF ga o‘tkazadi. Demak, hujayra faoliyatining o‘zgarishi gormon ta’sirida katalizlanuvchi adelatsiklaza orqali ortib boruvchi s-AMF hamda uni buzuvchi fosfodiesteraza fermenti ta’siri bilan ifodalanadi.

Steroid gormonlarining ta’siri oqsil-peptidli gormonlarining hujayraga ta’sir etish mexanizmidan farq qiladi. Steroid gormonlarining retseptorlari hujayra membranasida joylashgan bo‘lmaydi. Shuning uchun ham steroid gormonlar hujayraga kirib ta’sir ko‘rsatadi. Hujayraga kirgan gormon retseptor bilan ko‘shilib gormon-retseptor birikmasini hosil qiladi va yadroga kirish xususiyatiga ega bo‘ladi. Gormon-retseptor birikmasi esa xromosomaning ayrim lokusiga birikib (ta’sir etib) shu joyning transkripsiya faolligini kuchaytiradi. Shu tariqa steroid

gormonlar hujayradagi RNK lar sintezini kuchaytiradi. Gormon, gen faolligining induktori sifatida ko'pgina genlar guruhining initsiatsiyasini yuzaga chiqaradi.

Ona organizmidagi va taraqqiy etayotgan organizmda shakllanayotgan endokrin sistemasi ishlab chiqaradigan gormonlar embrion taraqqiyotida turli jarayonlarga, ya'ni nuklein kislotalar va oqsil biosintezi, proliferatsiya, differensirlanish, hujayraning taxassuslanishi, gistogenez, organogenez, jumladan, tanosil a'zolarining rivojlanishi kabilarga ta'sir etadi.

Tuban hayvonlar rivojlanishidagi metamorfoza jarayonlari turli gormonlar ta'sirida ro'y beradi. Embriogenez mobaynida to'qimalarning farqlanishi va a'zolarining hosil bo'lishi gormon va turli boshqa biologik jihatdan faol bo'lgan oqsillarning vujudga kelishini taqozo etadi. Mana shu moddalar esa rivojlanayotgan organizmning shakllanishi – morfogenezining yo'nalishini belgilab beradi. Bu jarayon tanosil a'zolarining shakllanishida yaqqol namoyon bo'ladi.

Sut emizuvchilarda erkak tanosil a'zolari naylarining shakllanishigina jinsiy gormon bilan belgilanadi. Jinsiy gormon ta'siri bo'lmaganda Myuller naylaridan tuxum yo'li rivojlanadi. Volf nayi va mezonefros degeneratsiyaga uchraydi.

Erkak tanosil a'zosi naylarining rivojlanishida embrion gormonlari (testosteron va Sertoli hujayrasining mahsuli) ahamiyatga ega bo'ladi. Testosteron ta'sirida taraqqiyotning ilk bosqichida ikkala jins uchun umumiy hisoblangan Myuller nayidan Volf nayining ajralishi va undan urug' olib chiquvchi nayning hamda tashqi jinsiy a'zolarining rivojlanishi ro'y beradi. Sertoli hujayrasining mahsuloti Myuller nayining degeneratsiyalanishini ta'minlaydi.

Ayol jinsiy a'zosi shakllanishining gormon ta'sirida bo'lmasligini sutemizuvchilarga xos bo'lgan embrion rivojlanishidagi moslashish deb taxmin qilinadi. Erkak jinsiy a'zosining shakllanishi erkak jinsiy gormonlari ta'siri bilan boshqariladi. Shunday bo'lmaganda shakllanayotgan plasentada hosil bo'layotgan ayol jinsiy gormonlari rivojlanayotgan erkak jinsiy a'zolarining taraqqiyotiga ta'sir etib, jins shakllanishida boshqacha yo'nalish bilan borgan bo'lar edi.

Organizm rivojlanishidagi qaltis davrlar. Embriogenez jarayoni ontogenezning bir bosqichi sifatida atrof-muhit bilan uzviy bog'langandir. Har bir organizmning odatdagiday rivojlanishi uchun har jihatdan mo'tadil shart-sharoitlar bo'lishi taqozo qilinadi. Sharoit omillaridan birortasining o'zgarishi organizmning rivojlanishiga o'z ta'sirini ko'rsatadi.

Embriogenez jarayonida rivojlanayotgan murtakning sharoitga bo'lgan munosabati o'zgaribgina qolmay, balki rivojlanishning ayrim bosqichlarida tashqi omillar ta'siriga o'ta sezuvchanlik namoyon bo'ladi. Bu holat organizm rivojlanishining qaltis davrlarida yaqqol ifodalanadi.

Individum rivojlanishidagi qaltis davrlar – bu odatdagi rivojlanishni buzishga molik bo'lgan har xil omillar ta'sirida rivojlanayotgan murtak sezuvchanligining kuchli namoyon bo'lish davrlaridir. Shu davrlarda tashqi omillar ta'siriga homilaning chidamliligi juda sust bo'ladi.

Butun rivojlanish davomida murtak kimyoviy, fizikaviy ta'sirlarga bir xilda sezuvchan bo'lmaydi.

Rivojlanayotgan murtakni tajriba yo'li bilan kuzatish qaltis davrdagi jadal morfologik shakllanish, bir rivojlanish bosqichidan boshqasiga o'tish hamda murtakning rivojlanish sharoitining o'zgarish hollari bilan bog'liqligini ko'rsatdi.

Odamning embrional rivojlanishida uchta qaltis davr mavjudligi aniqlangan. Bular implantatsiya, yo'ldoshning shakllanishi va tug'ilish jarayonidan iborat davrlardir. Implantatsiya urug'lanishdan keyingi 6–7 kunni o'z ichiga oladi. Implantatsiya jarayonining va implantatsiya sharoitining qandayligi murtakning keyingi rivojlanishini (yoki nobud bo'lishini) belgilab beradi. Yo'ldoshning hosil bo'lishi rivojlanishning ikkinchi haftasi oxiridan ro'y beradi. Bunda murtak oziqlanishining o'zgacha sharoitga o'tishi amalga oshadi. Shu jarayonning mukammalligi embriogenezni ta'minlovchi asosiy omil hisoblanadi. Yetilgan homilaning tug'ilishi murakkab fiziologik jarayon bo'lib, e'tiborni talab etuvchi muhim qaltis davr hisoblanadi.

Qaltis davrlarni chuqur o'rganish homilador ayolni ayrim ziyon yetkazuvchi omillar ta'siridan, ayniqsa homiladorlikning ilk bosqichida asrashni taqozo etadi. Vaholanki, shu bosqichdagi homilaning rivojlanish sharoiti uning keyingi taraqqiyot jarayonini belgilab beradi. Ma'lumki, murtakning rivojlanib borishi bilan xar xil genlar o'z faoliyatini namoyon eta boshlaydi. Bu xol shu qaltis davrlarga mos ravishda ro'y beradi. Shuning uchun ham xar bir qaltis davrga bo'lgan to'rtli ziyon yetkazuvchi ta'sirlar natijasi mutatsiya natijasida yuzaga kelgan (o'zgargan) belgilarni eslatadi.

#### 4- mavzu. TO'QIMALAR KLASSIFIKASIYASI. BIR QAVATLI EPITELIY TO'QIMALARI

**Tayanch iboralar:** *epiteliy, tayanch-trofik, mushak, muskul, nerv, differentsiallanish, regeneratsiya, bazal membrana, bazal va apikal qutblar, mezoteliy, mikrovorsinkal, jiyak*

##### **Mashg'ulot rejasi:**

1. Gistologiya predmeti va qismlari.
2. To'qimalar klassifikatsiyasi va regeneratsiyasi.
3. Epiteliy to'qimasi va klassifikatsiyasi.
4. Bir qavatli epiteliy to'qimalari

Evolyusion taraqqiyot davomida tirik organizmlarning turli shakllari vujudga kelgan. Hayvon organizmining takomili, ularning evolyusiyasi yangi vazifalar va shu vazifalarni bajarish uchun hosil bo'lgan tuzilmalar rivojiga bog'liq.

To'qimalar evolyusiyasini o'rganuvchi fanga evolyusion gistologiya deyiladi. Evolyusion gistologiyaga Rossiyada I.I.Mechnikov asos solgan. Uning g'oyalarini A.A. Zavarzin va N.G.Xlopin ilgari surdi, rivojlantirdi. Masalan, A.A.Zavarzin to'qimalar klassifikatsiyasiga hayot jarayonining asosiy tomonlarini

ochib beruvchi funksional prinsiplarni asos qilib oldi. U to'qimalarni himoya funksiyasini o'tovchi chegara to'qimaga, modda almashinuvi va tayanch-mexanik vazifani bajaruvchi ichki muhit to'qimasiga, qisqarishni ta'minlovchi muskul to'qimasiga va impuls o'tkazuvchi nerv to'qimasiga bo'ldi.

Odatda, to'qimalarning takomili ularning organizmda bajaradigan vazifasi bilan belgilanadi. Turli hayvonlarda to'qimalar ba'zi belgilari bilan ajralib tursada, juda ham ko'p mavjudotlarda muayyan to'qima turlarini ajratish mumkin. Binobarin, to'qima evolyusiyasi butun organizm evolyusiyasining xususiy ko'rinishidir.

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

Tarixiy taraqqiyot natijasida 4 xil to'qima vujudga kelgan.

1. Epiteliy to'qimasi. 2. Ichki muhit to'qimasi. 3. Muskul to'qimasi. 4. Nerv to'qimasi.

Bulardan epiteliy va biriktiruvchi to'qima eng qadimiy hisoblanadi. Rivojlanishining so'nggi bosqichlarida hayvonlar tuzilishining murakkablashishi bilan birga muskul va nerv to'qimalari takomillashadi. Muskul to'qimasi harakat funksiyasini bajarishda ishtirok etsa, nerv to'qimasi hamma to'qimalarni o'zaro bog'lab turadi. To'qimalarning hosil bo'lish jarayoni gistogenez deb yuritiladi.

Bu jarayon davomida har bir kurtakning hujayralari va hujayra shakliga ega bo'lmagan strukturalari turli tomonga differensiallashadi, hamda bir to'qimaga xos bo'lgan maxsus tuzilmalarni va xususiyatlarni o'zida mujassamlashtiradi. To'qimalar differensiallashishida 4 davr tafovut etiladi. 1) ootipik; 2) blastomer; 3) kurtak; 4) to'qima differensiallanish davrlari.

Ootipik differensiallanish davrida bo'lg'usi kurtaklar prezumtiv (lat. *presumptio* – ehtimol) – ehtimoliy qismlar holida tuxum hujayra sitoplazmasida yoki zigotada o'z ifodasini topadi. Masalan, amfibiylarda bo'lg'usi xordomezoderma tuxum hujayra sitoplazmasining kulrang o'roqchasi qismida joylashadi.

Blastomer differensiallanishda bo'lg'usi to'qima kurtaklari maydalanayotgan blastula hujayralarining shu to'qima rivojlanishini belgilaydigan blastomerlari differensiallanishi sifatida ko'rinadi. Ko'pchilik hayvonlarda maydalanishning ilk davridayoq bir-biridan farq qiladigan blastomerlar hosil bo'ladi. Blastula davrida blastula tubi, tomi va qirg'oq qismlari blastomerlari bir-biridan farqlanadi.

Kurtak differensiallanishida bir xil bo'lgan birlamchi homila varaqlarida alohida tuzilishga ega bo'lgan chegaralangan qismlar hosil bo'ladi. Chunonchi, ektodermadan nerv sistemasi kurtagi bo'lgach nerv naychasining ajralib chiqishi bunga misol bo'la oladi.

To'qima differensiallanish davrida to'qima kurtaklari to'qimaga aylanadi. Kurtakning to'qimaga aylanishi – gistogenez davrida har bir kurtakning hujayra va hujayra bo'lmagan tuzilmalari turli yo'nalishda ixtisoslashib, har bir to'qima uchun xos bo'lgan tuzilmalarni, fiziologik va ximiyaviy xususiyatlarni hosil qiladi. To'qima takomilining determinatsiyasi (lat. *determinare* – belgilash) asosan

avloddan-avlodga o'tuvchi irsiy belgilar bilan bog'liqdir. Irsiy omillar organizm takomilining umumiy yo'nalishini belgilaydi. Bu esa homila o'sish davrida turli ta'sirlar natijasida (ichki va tashqi) yangi xususiyatlar hosil bo'lishini inkor etmaydi.

Davom etayotgan differentsiallashtirish va o'sish davrida hujayralararo ta'sirlar orqali organizmning integratsiyasi (lat. integer – butun) vujudga keladi. Integratsiya iborasi organizm alohida qismlarining bir butunga birlashishini ko'zda tutadi. Hamma a'zolar asosan 4 xil to'qimadan: epiteliy, biriktiruvchi, muskul va nerv to'qimalaridan tashkil topgan. Parenximatoz a'zolarining asosi – biriktiruvchi to'qimadan, parenximiya (asosiy ishni bajaruvchi qismi) esa epitelidən tashkil topgan. A'zo tarkibiga kirgan to'qimalarning faoliyati shu a'zoning umumiy yoki asosiy funksiyasini bajarishga qaratilgan.

To'qimalarning fiziologik va reparativ regeneratsiyasi. To'qima va organlarda o'layotgan hujayralar hamda hujayra shakliga ega bo'lmagan tuzilmalar doim, butun hayot davomida qaytadan tiklanib turadi. Bu jarayon fiziologik regeneratsiya deb atalib, turli to'qimalarda turlicha kechadi. Mitoz bo'linish xususiyatiga ega bo'lgan, differentsiallashtirgan hujayralarga boy to'qimalarda fiziologik regeneratsiya juda aniq ko'rinadi. Masalan, teri va ichak epitelisida, qon shaklli elementlari hosil bo'lishida, biriktiruvchi to'qima hujayralarida, muskul to'qimasida fiziologik regeneratsiya ancha tez boradi. Nerv to'qimasida fiziologik regeneratsiya bo'linish-bo'linmasligi to'liq aniqlanmagan. So'nggi yillardagi ma'lumotga ko'ra nerv to'qimasida fiziologik regeneratsiya jarayoni kechsada, lekin muskul to'qimasidagiga nisbatan sustroq kechadi. To'qimalarning shikastlangandan so'ng qaytadan tiklanishi reparativ regeneratsiya deyiladi. Reparativ regeneratsiya hamma to'qimalarga xos jarayondir. Reparativ regeneratsiya bir necha yo'l bilan boradi.

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

2. *Hujayra proliferatsiyasi*. Bu xil yo'l bilan boradigan regeneratsiyada organning shikastlangan joyi hujayralar bo'linishi hisobiga qayta tiklanadi. Masalan, me'da- ichak yo'li epitelisi bunga misol bo'la oladi.

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

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

*To'qimalarning o'zgaruvchanligi*. Har bir to'qima o'ziga xos tuzilishga, xususiyatlarga ega va shu bilan boshqa to'qimalardan farq qiladi. To'qimalarning o'z xususiyatlarini saqlab turishi determinatsiya deb yuritiladi. Modda almashinishlarining o'zgarishi to'qimalarining maxsus funksiyalarining va morfo-funksional xususiyatlarining o'zgarishiga yoki patologik o'zgaruvchanlikka olib

keladi. Bu jarayonda to'qima o'zining maxsus xususiyatlarini yo'qotadi va shu to'qimaga xos bo'lmagan tuzilmalar hosil bo'ladi. To'qimalardagi bunday o'zgarishlar metaplaziya deyiladi. Metaplaziya turli patologik holatlarda va eksperimentlar ta'sirida paydo bo'lishi mumkin.

### **Epiteliy to'qimasining umumiy xarakteristikasi va klassifikatsiyasi**

Epiteliy to'qimasi chegaralovchi to'qima bo'lib, tana yuzasini, hazm qilish nayining, nafas va siydik chiqarish yo'llarining ichki yuzasini qoplab turadi. Jigar, me'da osti bezi va shuningdek organizmdagi boshqa ko'pgina bezlarning tarkibiga kiradi. Seroz pardalar ham epiteliy bilan qoplangan. Epiteliy to'qimasi himoya, sekretor, so'rish va ekskretor funksiyalarni bajarishga moslashgan. U ichak bo'shlig'ida fermentlar ta'sirida parchalangan oqsil, uglevod, yog'lar monomerlar holida hamda suv va mineral tuzlar ximus tarkibidan ichak epitelial hujayralari orqali qon yoki limfaga so'riladi. Modda almashinish natijasida hosil bo'lgan qoldiq mahsulotlar ham epiteliy hujayralari orqali organizmdan tashqariga chiqariladi (ekskretsiya). Ekskretsiya asosan o'pkada (karbonat angidrid va qisman suv ajraladi), buyrakda (mochevina, siydik kislota ajraladi), terida (ter bilan suv va 5–10% мочеvina ajraladi) kechadi.

Epiteliy to'qimasi chegara to'qima bo'lganligi uchun u o'zining ostida joylashgan to'qimalarni turli ta'sirlardan (kimyoviy, mexanik) himoya qiladi. Jarohatlanmagan teri epiteliysi turli zararli moddalarni va mikroblarni o'tkazmaydi. Epiteliy to'qimasi sekret ishlab chiqarish qobiliyatiga ham ega. Me'da shilliq qavatini qoplovchi epiteliy to'qimasining mahsuloti me'dani mexanik va kimyoviy ta'sirlardan saqlasa, me'da-ichak nayi bo'ylab joylashgan epiteliy hujayralari esa oziq moddalarning parchalanishida va so'rilishida muhim o'rin tutadi.

Epiteliy to'qimasi homila taraqqiyotida har uchala homila varaqlaridan (ekto-, ento- va mezodermadan) hosil bo'ladi. Ilk bor hosil bo'lgan epiteliy hujayralari homilaning rivojlanishi uchun sharoit yaratib beradi. U orqali homila va ona organizmi o'rtasida modda almashinishi ta'minlanadi.

Epiteliy to'qimasining kelib chiqishi va bajaradigan funksiyalarining har xil bo'lishiga qaramasdan, boshqa to'qimalardan farq qiladigan umumiy belgilari ham mavjud.

1. Epiteliy to'qimasi zich joylashgan plast holidagi hujayralar to'plamidan iborat, hujayralararo modda deyarli bo'lmaydi.
2. Epiteliy to'qimasi doimo bazal membranada yotadi.
3. Epiteliy hujayralari bazal membranada joylashganligi uchun ular qutbli differensiallash xususiyatiga ega. Epiteliy hujayralarining apikal va bazal qismlari tafovut etilib, bu qismlar tuzilishi va funksiyasi bilan bir-biridan farq qiladi.
4. Epiteliy to'qimasida qon tomirlar bo'lmaydi, hujayralar bazal membrana orqali biriktiruvchi to'qimadan diffuz yo'l bilan oziqlanadi.
5. Epiteliy to'qimasi yuqori darajada qayta tiklanish xususiyatiga ega.

Epiteliy kelib chiqishi, tuzilishi va funksiyasi jihatidan bir necha marta klassifikatsiya qilingan, shulardan keng tarqalganlari morfofunktsional va filogenetik klassifikatsiyalardir.

Filogenetik klassifikatsiya bo'yicha epiteliy to'qimasi 5 ga bo'linadi: 1) teri epiteliysi; 2) ichak epiteliysi; 3) buyrak epiteliysi; 4) selomik epiteliy; 5) endimoglyal epiteliy.

Terining epiteliy to'qimasi ko'p qavatli bo'lib, himoya funksiyasini bajaradi. Ichakning epiteliy to'qimasi bir qavatli bo'lib, himoya va so'rish funksiyasini o'taydi. Buyrakning epiteliy to'qimasi bir qavatli bo'lib, modda almashinuvida hosil bo'lgan organizm uchun kerak bo'lmagan oxirgi mahsulotlarning chiqarilishida ishtirok etadi. Selomik epiteliyal to'qima seroz bo'shliqlarni qoplashdan tashqari, jinsiy hujayralarning hosil bo'lishida ham qatnashadi. Endimoglyal epiteliyal to'qima nerv naychasidan injoylanib, sezgi organlari tarkibiga kiradi, miya qorinchalarini va orqa miya kanalining devorini qoplaydi.

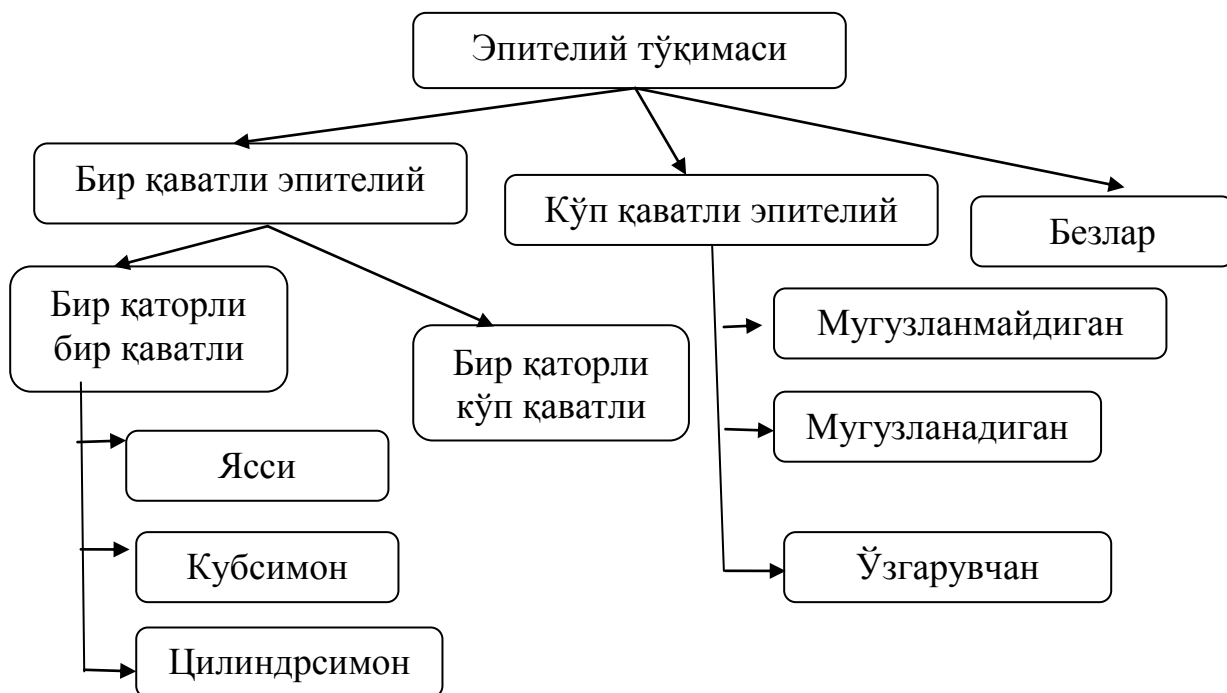
Morfofunktsional klassifikatsiya bo'yicha epiteliyning quyidagi turlari farqlanadi:

Epiteliy doimo bazal membranada joylashadi. Bazal membrana yoki bazal plastinka epiteliy va biriktiruvchi to'qima orasida joylashuvchi parda bo'lib, qalinligi 80–100 nmga teng. U karbonsuvdan, oqsil, glikozaminoglikan va kollagen tolalardan tashkil topgan.

Epiteliy to'qimasi hujayralarining bazal membrana bilan munosabatiga karab bir va ko'p qavatli bo'ladi. Bir qavatli epiteliy hujayralarining barchasi bazal plastinka bilan bevosita bog'langan. Ko'p qavatli epiteliyda esa bazal plastinkaga faqat pastki qavat hujayralari tegib turadi. Bir qavatli epiteliy o'z navbatida bir qatorli va ko'p qatorli bo'ladi. Bir qatorli epiteliyda hamma hujayralar bir xil balandlikka ega bo'lib, ularning yadrolari bir tekislikda joylashadi. Ko'p qatorli epiteliyda hamma hujayralar bazal membranaga tegib tursa ham, ular bir xil kattakichiklikda emas va yadrolari turli tekislikda yotadi. Ko'p qavatli yassi epiteliy muguzlanuvchi va muguzlanmaydigan bo'ladi. Yuqori qavat hujayralari muguz tanachalarga aylanuvchi ko'p qavatli epiteliy muguzlanuvchi epiteliy deb ataladi. Muguzlanish jarayoni kechmaydigan, ya'ni muguz tangachalar hosil bo'lmaydigan ko'p qavatli epiteliy muguzlanmaydigan epiteliy deb ataladi. Ko'p qavatli epiteliyning maxsus turi o'zgaruvchan epiteliydir. Bu epiteliy ba'zi a'zolarining (m: siydik qopchasi) devorining cho'zilgan yoki cho'zilmaganligiga qarab o'z ko'rinishini o'zgartirib turadi va shuning uchun ham o'zgaruvchan epiteliy deb ataladi.

Epiteliy to'qimasining hujayralari turli xil shaklda bo'ladi. Masalan, yassi, kubsimon, silindrsimon va maxsus tuzilmalari bilan boshqa to'qimalarning hujayralaridan farqlanib turadi. Hujayralarning differensiallanishi natijasida maxsus tuzilmalar paydo bo'ladi. Epiteliy to'qimasining maxsus tuzilmalariga: hilpillovchi kiprikchalar, ichak enterotsit hujayralarining mikrovorsinkalari va xivchinlar kiradi. Bu maxsus tuzilmalarning tuzilishi va funksiyasini har bir epiteliy o'rganish davomida ko'riladi.

Epiteliy to'qimasi hujayralariniig sitoplazmasida xususiy organoid tonofibrillalar uchraydi. Hujayralarning yon yuzasida desmosomalar va ularning birlashtiruvchi plastinkasiga tegib yotuvchi tonofibrillalar joylashadi.



Epiteliy hujayralarining tuzilishi. Epiteliy hujayralarining sitoplazmasida shakli va qaysi organda joylashganligidan qat'i nazar umumiy va maxsus organoidlar bo'ladi. Hujayra yadrosining shakli hujayraning shakliga bog'liq bo'lib, ko'pincha, dumaloq, oval va yassi bo'ladi.

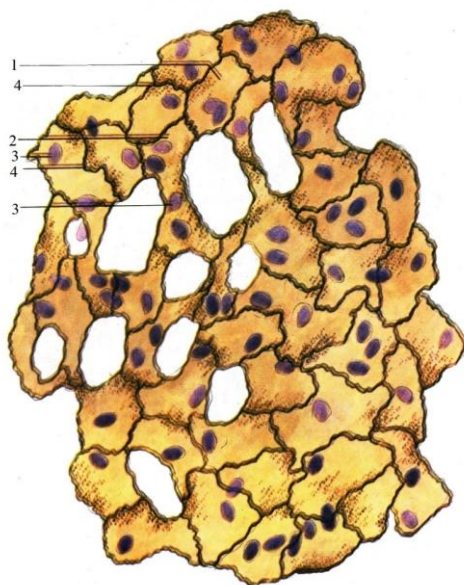
Mitoxondriylar kalta tayoqcha shaklida bo'lib hujayra yadrosi atrofida joylashadi. Oqsil sintezida ishtirok etadigan hujayralarda donador endoplazmatik to'r yaxshi rivojlangan bo'lib, ko'pincha hujayraning bazal qismida va yadro atrofida joylashadi. Sekreksiya jarayonida qatnashadigan hujayralarda Golji kompleksi kuchli rivojlangan bo'lib, hujayra yadrosining ustida yotadi. Epiteliy hujayralari bazal membranada joylashganligi sababli, ularda ikkita qutb tafovut qilinadi; bazal va apikal qutblar. Bu ikkala qutblar tuzilish jihatidan bir-biridan farq qiladi. Apikal qismi turli maxsus tuzilmalar (mikrovorsinkalar, kiprikchalar) bo'lganligi va turli sekretor kiritmalarning mavjudligi bilan bazal qismdan farqlanib turadi.

Epiteliy to'qimasining hujayralari o'zaro desmasomalar, interdigitatsiya va sementlovchi modda yordamida bog'lanadi.

### **Bir qavatli epiteliy**

Bir qavatli bir qatorli epiteliy. Bu epiteliy tuzilishini ta'riflanganda ko'pincha «bir qatorli» termini tushirib qoldiriladi va faqat «bir qavatli epiteliy» deb yuritiladi. Hujayralarning shakliga qarab bir qavatli yassi, kubsimon, silindrsimon yoki prizmatik epiteliylar tafovut qilinadi.

Bir qavatli yassi epiteliy – mezoteliy (47-rasm). Mezoteliy tananing ikkilamchi bo'shlig'i yoki selom bo'shlig'ini hosil qiluvchi mezodermaning hosilasidir. Mezoteliy seroz pardalar – plevra va qorin pardasining pariyental va visseral varaqlarini, yurak oldi xaltachasi devorlarini qoplab turadi. Mezoteliy hujayralari (masalan, charvining yaxlit preparati) ust tomondan qaraganda notekis chegarali va turli. shaklda ekanligi yaqqol ko'rinadi. Bu hujayralarning ikki yoki uchta yassilashgan yadrolari bo'lib, ular joylashgan joy bir oz bo'rtib turadi. Elektron mikroskopik tekshirishlar natijasida yassi epiteliy hujayralarining qorin bo'shlig'iga qaragan erkin yuzasida mikrovorsinkalar borligi aniqlandi. Mikrovorsinkalar mezoteliy yuzasini ancha kengaytiradi. Hujayralar bir-biri bilan desmosomalar yordamida bog'lanadi.



47- rasm. Bir qavatli yassi epiteliy. 1– mezoteliy hujayrasi; 2– mezoteliy hujayrasi sitoplazmasi; 3–mezoteliy hujayra yadrosi; 4– mezoteliy hujayralarining chegarasi.

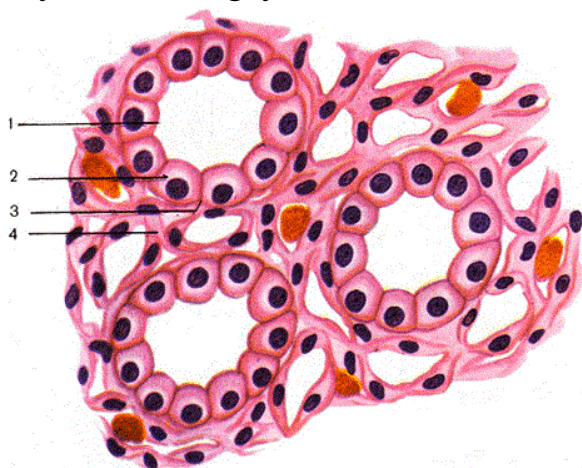
ham

mikroblarni, melanin kiritmalarini qamrab oladi. Shuning uchun ham epiteliy to'qimasi biriktiruvchi to'qima va tana bo'shliqlari o'rtasidagi «seroz-gemolimfatik to'siq»ni hosil qilishda ishtirok etadi.

Mezoteliy yuksak fiziologik qayta tiklanish qobiliyatiga ega. Mezoteliy hujayralarining o'ziga xos xususiyati ulardagi dekompleksatsiya jarayonidir. Bu jarayon davomida hujayralarda desmosomalar yemiriladi, hujayralar qisqarib yumaloqlashadi va bazal membrana bilan aloqasi uziladi. Natijada hujayralar tana bo'shlig'iga ajraladi. Fiziologik holatlarda hujayralarning 4–6 foizi bo'shliq (peritoneal) suyuqlig'ida muallaq holatda uchraydi. Ajralib tushgan hujayralar o'rnini qo'shni hujayralar so'rilib to'ldiradi. Ularning atrofida esa boshqa hujayralarning bo'linishini ko'rish mumkin. Mezoteliyning shikastlangandan keyingi qayta tiklanishi turli xil umurtqalilarda turlicha bo'ladi. Masalan, sut emizuvchi hayvonlarda mezoteliyning shikastlanishi seroz pardalarni yallig'lanishiga olib keladi. Bu paytda hujayralar shishib, ular orasidagi bog'lanish bo'shashadi va hujayralar degenerativ o'zgarishlarga uchrab ajralib tushadi. Shikastlangan joyning yonida hujayralarning mitoz bo'linishi ko'rinadi va pirovardida ko'p yadroli hujayralar paydo bo'ladi. Hujayralarning shikastlangan joyga sekin-asta so'rilishi natijasida ajralib tushgan hujayralar o'zni to'lib boradi.

Patologik holatlarda esa ajralib tushgan hujayralar oʻrnida teshikchalar hosil boʻladi va ular stomatalar deb ataladi.

Bir qavatli kubsimon epiteliy. Buyrak kanalchalarida, bezlarning chiqaruv naylarida, kichik bronxlarda uchraydi (48- rasm). Kubsimon hujayralarning yadrosi dumaloq shaklda boʻlib, uning markaziy qismida joylashadi. Bronxiolani qoplab turuvchi kubsimon hujayralarning apikal qismida kiprikchalar koʻrinadi. Buyrak kanalchalarining devorida joylashgan hujayralarning apikal qismida esa jiyak boʻlib, u barmoqsimon oʻsimtalardan – mikrovorsinkalardan tuzilgan, ular soʻrilish yuzasini kengaytiradi.



48-rasm. Bir qavatli kubsimoi epiteliy. 1–siydik yigʻuv naychasining koʻndalang kesmasi; 2– kubsimon epiteliy hujayralari; 3–yadro; 4–biriktiruvchi toʻqima.

oʻt

meʼda osti bezining chiqaruv naylarini, buyrak kanalchalarini, bachadon va bachadon nayini qoplaydi.

Bir qavatli silindrsimon epiteliy bir-biriga zich joylashgan baland prizmatik shakldagi hujayralardan tashkil topgan (49-rasm). Meʼdaning yuza qavatida joylashgan hujayralar shilliq sekret ishlaydigan hujayralar qatoriga kiradi. Ichak epiteliysida ayrim hujayralar shilliq sekret ishlaydi. Ular sekret bilan toʻlgan vaqtda apikal qismi kengayadi, bazal qismi esa ingichka boʻlib qoladi va natijada qadah shaklini oladi. Bunday hujayralar qadahsimon hujayralar deb ataladi. Meʼdadagi prizmatik va ichakdagi qadahsimon hujayralar ishlab chiqargan shilliq moddasida kislotali va neytral glikozaminoglikanlar aniqlangan. Ular hujayralarni kimyoviy va mexanik taʼsirlardan saqlaydi.



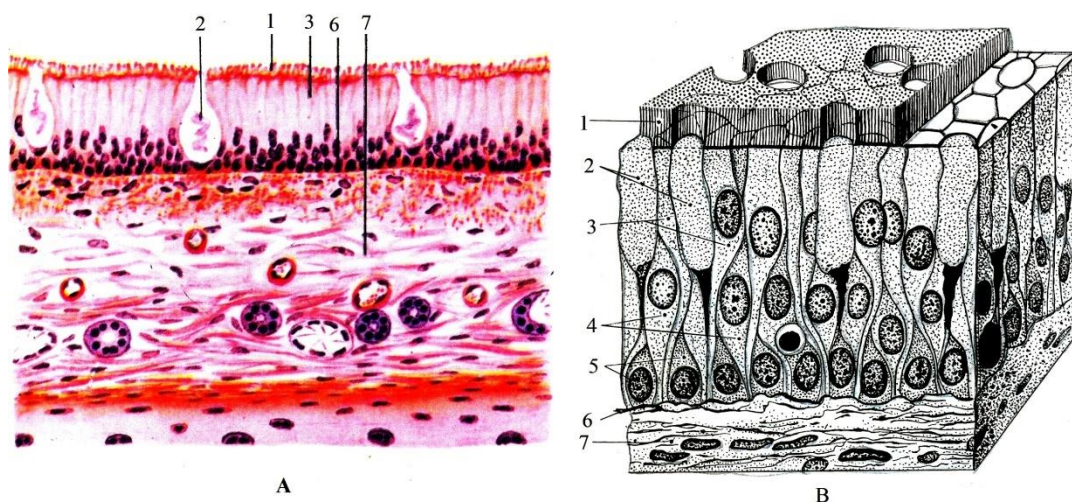
49-rasm. Bir qavatli silindrsimon epiteliy. 1–silindrsimon hujayralar; 2–yadro; 3–biriktiruvchi toʻqima.

Ichak epiteliysida soʻrish jarayonida ishtirok etadigan hujayralar mavjud. Oddiy mikroskop orqali kuzatilganda prizmatik hujayralarning apikal yuzasi (ingichka va yoʻgʻon ichak, oʻt pufagi) jiyak bilan qoplanganligini koʻrish mumkin.

Shuning uchun ham bunday epiteliy bir qavatli silindrsimon jiyakli epiteliy deb yuritiladi. Elektron mikroskop yordamida mikrovorsinkalardan tashkil topganligi

aniqlangan. Mikrovorsinkalar hisobiga epiteliy hujayrasining soʻruvchi yuzasi bir necha marta oshadi. Gistoximiyaviy reaksiyalar prizmatik epiteliy hujayrasi jiyaqlari glikozaminglikanlar va ishqoriy fosfatazalarga boyligini koʻrsatadi.

Bir qavatli koʻp qatorli epiteliy. Bu epiteliy nafas yoʻllarining devorini va jinsiy sistemaning ayrim qismlarini qoplaydi. Bu epiteliyda har bir hujayra bazal membranada yotadi, hujayralarning shakli turlicha va shu sababli yadrolari har xil tekislikda yotadi (50-rasm). Kekirdak epiteliysida kiprikli silindrsimon, qadahsimon, yirik va kichik qoʻshimcha hujayralar hamda endokrin hujayralar tafovut qilinadi. Qoʻshimcha hujayralar oʻzining keng yuzasi bilan bazal membranaga tegib turadi. Kiprikli hujayralar bazal membranaga oʻzining ingichka qismi bilan tegib turadi, keng yuzasi esa kekirdak teshigiga qaragan boʻladi.



50- rasm. Bir qavatli koʻp qatorli kiprikli epiteliy (A) va uning tuzilish sxemasi (B). 1– hilpillovchi kiprikchalar; 2– qadahsimon hujayralar; 3– kiprikli hoʻjayralar; 4, 5 – katta va kichik qoʻshimcha hujayralar; 6– bazal membrana; 7 –biriktiruvchi toʻqima

Kiprikli hujayralarning apikal yuzasida kiprikchalar boʻlib, har bir hujayrada 250 atrofida uchraydi. Kiprikchalarning harakatlanishi shilliq sekretning siljishiga taʼsir qiladi. Shilliq sekret bilan tashqaridan kirgan chang zarralari ham chiqariladi. Elektron mikroskopda kiprikchalar 2 ta markaziy va 9 juft periferik mikronaychalardan iboratligi aniqlangan.

## 5- mavzu. KOʻP QAVATLI VA BEZLI EPITELEY

**Tayanch iboralar:** bazal qavat, tika-naksimn hujayralar qavati, donador, yaltiroq va muguz qavat, oraliq va yopqich qavat, sekretor, chiqaruv nay, merokrin, apokrin va golokrin bezlar.

### Mashgʻulot rejasi:

1. Muguzlanmaydigan koʻp qavatli etiteliy.
2. Muguzlanadigan koʻp qavatli epiteliy.

3. O'zgaruvchan epiteliy
4. Bez xillari va tuzilishi.

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

Ko'p qavatli yassi muguzlanmaydigan epiteliy. Bu epiteliy og'iz bo'shlig'ining ichki yuzasini, qizilo'ngachning shilliq kavatini va ko'z muguz pardasini qoplaydi (51-rasm). U quyidagicha tuzilishga ega. Bazal membrana ustida silindrsimon shakldagi bazal qavat hujayralari yotadi. Uning ustida bir necha qavat joylashgan ko'p qirrali hujayralarni ko'ramiz. Bu

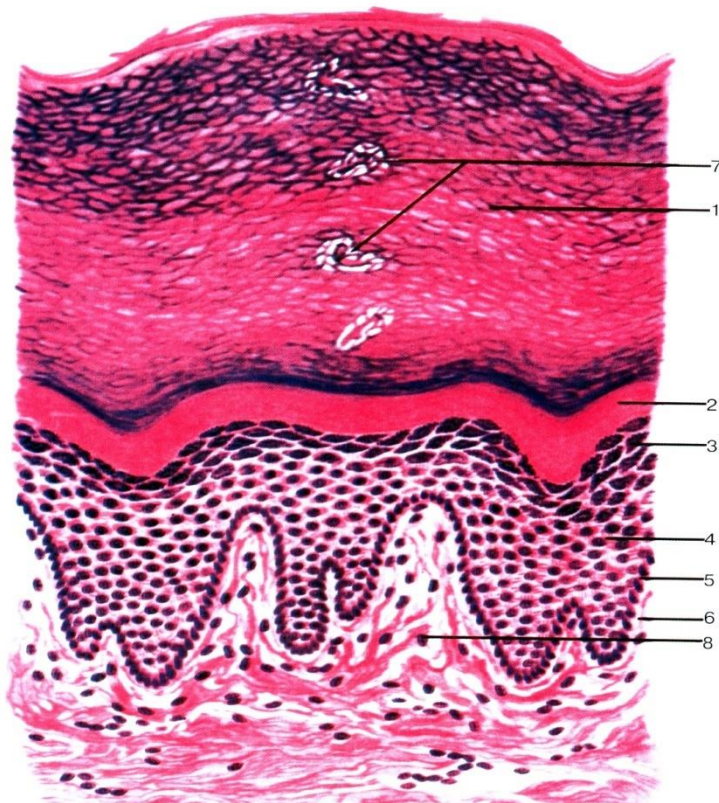


51- rasm. Ko'p qavatli yassi muguzlanmaydighn epiteliy. 1– yassi hujayralar qavati; 2 – tikanaksimon hujayralar qavati; 3– bazal hujayralar qavati; 4–bazal membrana; 5– biriktiruvchi to'qima.

qavat tikanaksimon hujayralar qavati deb yuritiladi. Tikanaksimon hujayralar orasida hujayralararo ko'prikchalar mavjud. Elektron mikroskop orqali tekshirilganda bu ko'prikchalar sitoplazmatik o'simtalaridan tashkil topganligi aniqlangan. Bu o'simtalar bir-biriga zich tegib turadi va bu yerda desmosomalar uchraydi. Desmosomalar hujayralarni o'simtalar orqali o'zaro bog'lab turadi. Bazal va tikanaksimon hujayralarning sitoplazmasida maxsus organoidlar– tonofibrillalar joylashgan

Tonofibrillalar ingichka (5–6 nm) tonofilamentlardan tashkil topgan bo'lib, oqsil tabiatiga ega. U bazal hujayralarda epiteliy yuzasiga perpendikulyar, yuqori qavat hujayralarida hujayra yuzasiga parallel yotadi va ularda tayanch funksiyasini bajaradi. Epiteliyning eng yuza qavatida yassilashgan hujayralar joylashgan. Bu hujayralar o'zining hayot siklini tugatib muguzlanmay tushib ketadi, shuning uchun ham bu muguzlanmaydigan epiteliy deyiladi.

Ko'p qavatli yassi muguzlanuvchi epiteliy. Bu epiteliy terining epidermis qavatini tashkil qiladi. U bir necha qavat joylashgan hujayralardan tuzilgan. Morfofunktsional xususiyatlariga qarab 5 ta qavat tafovut qilinadi: bazal qavat, tikanaksimon hujayralar qavati, donador, yaltiroq va muguz qavatlar (52-rasm).



52-rasm. Ko'p qavatli yassi muguzlanuvchi epiteliy.

1- muguz qavat; 2–yaltiroq qavat; 3 – donador hujayralar qavati; 4 – tikanaksimon hujayralar qavati; 5– bazal qavat; 6 – bazal membrana; 7 – ter bezining chiqaruv yo'li; 8– biriktiruvchi to'qima.

Bazal va tikanaksimon hujayralar qavati ko'p qavatli yassi muguzlanmaydigan epiteliydagi birinchi va ikkinchi qavatlarning tuzilishiga o'xshaydi. Donador qavat

sitoplazmasi keratogialin donachalarini tutuvchi yassi hujayralardan tashkil topgan. Keratogialin fibrillyar oqsil bo'lib, u keyinchalik keratinga aylansa kerak.

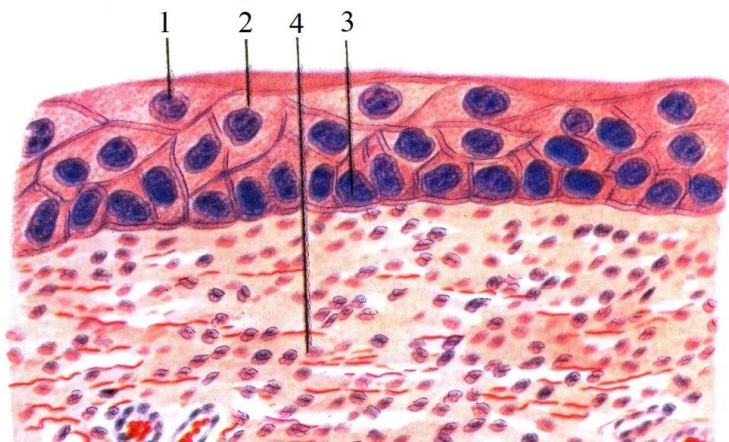
Yaltiroq qavat asosan kaft va tovon terisida uchraydi. Bu qavat yadro tutmagan, sitoplazmasi oqsil modda – eleidin bilan to'lgan 3–4 qavat yassi hujayralardan iborat. Eleidin yaxshi bo'yalmaydi, lekin kuchli nur sindirish xususiyatiga ega. Shuning uchun hujayralar chegarasi aniq bilinmaydi va bu qavat preparatda rangsiz yaltiroq tasma holida ko'rinadi. Yaltiroq qavat hujayralari muguz tangachalar hosil bo'lishidagi bir holatdir.

Muguz qavat yassi muguz tangachalardan iborat. Ularning tarkibida havo pufakchalari va muguz modda-keratin bo'ladi. Hujayralarning muguz tangachalariga aylanishi ularning nobud bo'lishi bilan boradi. Yadro va sitoplazma organoidlari parchalanadi, yaltiroq qavat bor joyda eleidindan, boshqa qismlarda esa tonofibrilla materialidan keratin hosil bo'ladi. Yassi muguz tangachalar doimo tushib, uning o'rniga pastki qavatdagi hujayralar siljib keladi. Buning hisobiga epiteliy doimo tiklanib turadi. Bazal va tikanaksimon hujayralar bo'linib, ko'payib differensiallashadi hamda muguzlanish jarayoniga uchraydi va tushib ketadi, uning o'rnini boshqa hujayralar to'ldiradi. Bu jarayon fiziologik regeneratsiya deyiladi.

*O'zgaruvchan epiteliy.* O'zgaruvchan epiteliy siydik yo'llarining, buyrak kosachasi va jomi, siydik pufagining ichki yuzasini qoplab turadi (53-rasm). A'zolarining siydik bilan to'lgan va to'lmaganligiga qarab epiteliy qavati o'z shaklini o'zgartirib turadi. O'zgaruvchan epiteliyda 3 qavatni farq qilish mumkin: bazal, oraliq va yopqich qavatlar. Bazal qavat mitoz yo'li bilan ko'payadigan mayda hujayralardan iborat. Bular kambial, differensiyalashmagan, sitoplazmasi bazofil bo'yaladigan hujayralardir. Hujayra shakli turlicha bo'lib, chegarasi aniq ko'rinmaydi. Oraliq, qavat hujayralari bir yoki bir necha qavat hujayralardan iborat

bo'lib, noto'g'ri yoki noksimon shaklga ega. Yopqich kavat noksimon shakldagi ko'p yadroli yirik hujayralardan tashkil topgan.

A'zo siydikka to'lib, devori taranglashganda epiteliy yupqalashadi, organ qisqarganda esa epiteliy hujayralarining bir- birining ustiga chiqishi natijasida u qalinlashadi va ko'p qavatli ko'rinishga ega bo'lib qoladi. Yuqoriga ko'tarilgan hujayralar bazal membrana bilan aloqani saqlab qoladi. A'zo devori qayta taranglashganda epiteliy hujayralari o'z joyiga tushadi va yassilanadi.



53- rasm. Siydik pufagi devoriining cho'zilmagan holatdagi o'zgaruvchan epiteliysi. 1– yopqich qavat; 2–oraliq qavat; 3 – bazal qavat; 4- biriktiruvchi to'qima.

Epiteliy to'qimasining regeneratsiyasi. Epiteliy to'qimasi qoplovchi to'qima

bo'lganligi uchun turli tashqi ta'sirlarga uchraydi. Shu sababli epiteliy hujayralari juda tez halok bo'ladi. Sog'lom odamda og'iz bo'shlig'i epiteliysida 5 minut davomida 500 ming, ichakda esa bir sutkada 3 milliard epiteliy hujayralari tushib ketadi. Hujayralarning juda tez va ko'plab o'lishi mitoz yo'li bilan bo'linadigan kam differensiallangan hujayralar hisobiga tiklanadi.

Bir qavatli epiteliyda ayrim hujayralar bo'linish qobiliyatiga ega, ko'p qavatli epiteliyda esa bazal qavat hujayralari va qisman tikanaksimon hujayralar bo'linadi. Bunday yuqori bo'linish qobiliyati epiteliy shikastlanganda hamda patologik holatlarda qayta tiklanishning asosi bo'lib xizmat qiladi.

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

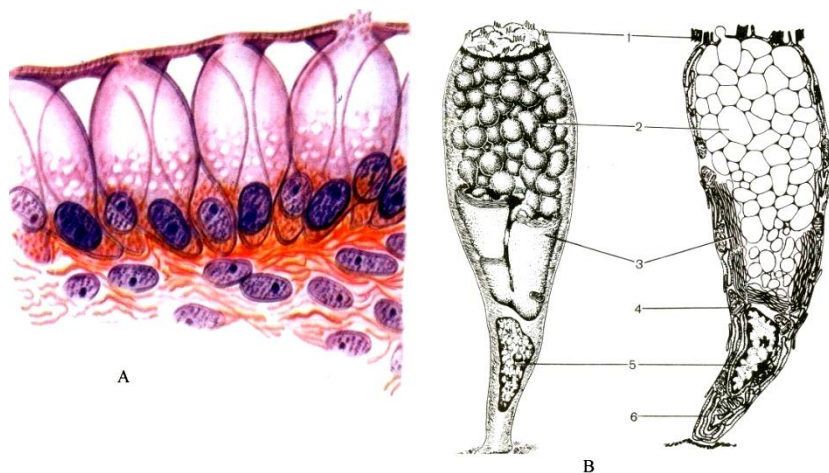
## Bezlar

Epiteliy to'qimasi bir qismining asosiy vazifasi sekret ishlab chiqarishdir. Sekret ishlaydigan hujayralar yig'ilib, bezlarni (glandulae) hosil qiladi. Bezlarning ko'pchiligi epiteliy hosilasidir. Faqatgina epifiz, gipofizning orqa bo'lagi va buyrak usti bezining mag'iz qismigina nerv to'qimasidan rivojlanadi.

Agar bezlar o'z mahsulotini tashqi muhitga chiqarsa, bunday bezlar ekzokrin bezlar deyiladi. Bunga misol qilib teri bezlari yoki hazm sistemasining o'z mahsulotini me'da-ichakka chiqaruvchi bezlarni keltirish mumkin. Ikkinchi guruh bezlar o'z mahsulotini organizm ichki muhitiga (qon yoki limfaga) chiqaradi.

Shuning uchun bu bezlarni endokrin bezlar deyiladi. Endokrin bezlarga gipofiz, qalqonsimon bez, qalqonsimon bez oldi bezi, me'da osti bezining endokrin qismi, buyrak usti bezi, epifiz, jinsiy bezlar kiradi.

Bezlar ko'p hujayrali va bir hujayrali bo'lishi mumkin. Bezlarning asosiy ko'ichiligi ko'p hujayrali bezlardir. Bir hujayrali ekzokrin bezlarga qadahsimon hujayralar kiradi. Bir hujayrali endokrin bezlar esa turli a'zolarida joylashgan. Me'da-ichak sistemasidagi endokrin hujayralar juda ko'p uchraydi. Bir hujayrali bezlar turli shaklda bo'lishi mumkin. Ular epitelial tasma ichida joylashsa, endoepitelial bezlar deb yuritiladi (55-rasm). Agar ular epiteliydan tashqarida, ya'ni biriktiruvchi to'qimada joylashsa, ularni ekzoepitelial bezlar deyiladi.



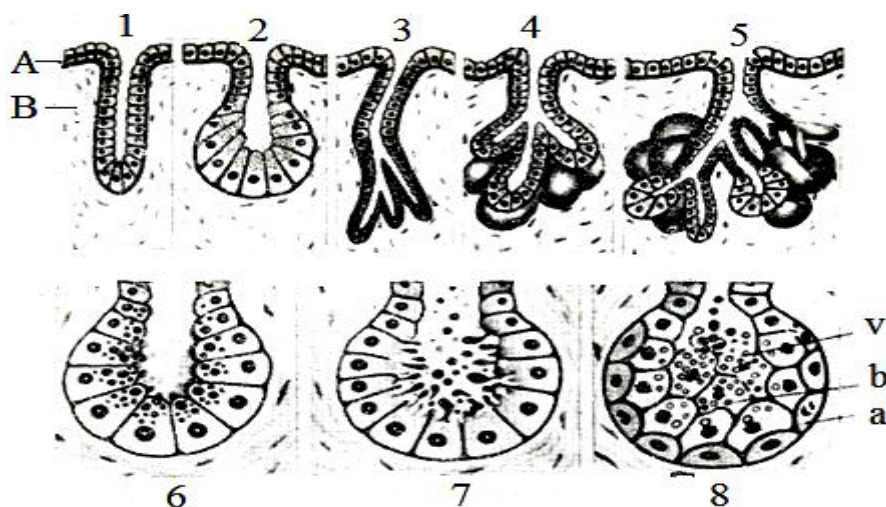
55 – rasm. Yo‘g‘on ichak devoridagi qadahsimon bez hujayralari (A) va uning ultramikroskopik tuzilish sxemasi (B). 1– hujayra mikrovorsinkalari; 2– sekret donachalari; 3– Golji kompleksi; 4– mitoxondriyalar; 5– yadro; 6– donodor endoplazmatik to‘r.

Ko'p hujayrali bezlar, bezlarning asosiy qismini tashkil; qilib, ular biriktiruvchi to'qimada joylashadi. Ko'p hujayrali ekzokrin bezlarda ikki qism: 1) sekretor yoki oxirgi bo'lim va 2) chiqaruv naylari farq qilinadi.

Sekretor bo'limda shu bez uchun xarakterli bo'lgan sekretor mahsulot ishlanadi. Oxirgi bo'lim hujayralari ko'pincha bazal membranada bir qavat bo'lib joylashadi. Faqatgina yog' bezlarga oxirgi bo'limlarida bir necha qavat bo'lib joylashgan hujayralarni ko'rish mumkin. Ba'zi bir bezlarning oxirgi bo'limida, sekretor hujayralardan tashqari qisqarish funksiyasini bajaruvchi mioepitelial hujayralar ham joylashadi.

Oxirgi bo'limda ishlangan mahsulotlar chiqaruv yo'llari orqali tashqi muhitga chiqariladi. Chiqaruv yo'llari hujayralari sekret maxsulotni suv va turli mineral tuzlar, oqsil moddalar bilan boyitishi yoki chiqaruv yo'li orqali o'tayotgan mahsulot suvini va ba'zi moddalarni so'rishi mumkin. Ko'p hujayrali; bezlarning chiqaruv yo'llari tarmoqlangan yoki tarmoqlanmagan bo'ladi. Tarmoqlanmagan chiqaruv yo'llarini tutuvchi bezlar oddiy bezlar, tarmoqlangan chiqaruv yo'llarini tutuvchi bezlar murakkab bezlar deb yuritiladi. Oxirgi bo'limlar ham tarmoqlangan yoki tarmoqlanmagan bo'lishi mumkin. Agar chiqaruv nayi hamda oxirgi bo'lim tarmoqlanmay, har qaysi chiqaruv nayi birgina oxirgi bo'lim bilan tugasa, bunday bezlarni oddiy tarmoqlanmagan bezlar deyiladi. Agarda bir chiqaruv yo'liga bir necha oxirgi bo'lim o'z sekretini quysa, bunday bezlar oddiy tarmoqlangan bezlar deyiladi. Agar chiqaruv yo'llar tarmoqlangan va har bir chiqaruv yo'li bir necha oxirgi bo'lim bilan tugasa, bunday bezlarni murakkab tarmoqlangan bezlar deb

ataladi. Oxirgi bo'lim shakliga qarab naysimon, alveolyar, naysimon- alveolyar bezlar farq qilinadi (56-rasm).



56- rasm. Ekzokrin bezlarning tuzilishi va sekret ishlash turlari (sxema). A–epiteliy, B– biriktiruvchi to‘qima, 1–oddiy tarmoqlanmagan naysimon bez; 2–oddiy tarmoqlanmagan alveolyar bez; 3–oddiy tarmoqlangan naysimon bez; 4–oddiy tarmoqlangan alveolar bez; 5– murakkab alveolyar-naysimon bez; 6–merokrin bez oxiri; 7–apokrin bez oxiri; 8–golokrin bez oxiri; a–o‘sovchi qavat hujayralari; b–sekret yig‘ayotgan hujayra; v–parchalanayotgan hujayra.

Sekretni hujayradan tashqariga chiqarish turiga qarab bezlar merokrin, apokrin va golokrin bezlarga bo‘linadi. Merokrin bezlarda hujayra ichida hosil bo‘lgan mahsulot sekretor hujayra tanasining (qobig‘i bilan) butunligi saqlanib qolgan diffuz holda hujayradan chiqariladi. Merokrin bezlarga ter va so‘lak bezlari misol bo‘la oladi. Apokrin bezlar sekretor hujayralarining apikal qismi sekret chiqarish davrida buzilishi bilan xarakterlanadi va hujayralarning apikal qismi bez mahsuloti bilan qo‘shilib ketadi.

Apokrin bezlarga sut va apokrin yo‘l bilan sekretiya qiluvchi ba’zi ter bezlar kiradi. Golokrin bezlarda sekret ishlash vaqtida sekretor hujayralar butunlay parchalanadi. Nobud bo‘lgan hujayralar bez mahsulotini tashkil qiladi. Odamda bu bezlarga faqatgina yog‘ bezdari misol bo‘la oladi. Nobud bo‘lgan hujayralar o‘rnini bezning periferik qismida joylashgan kam differensiallashgan hujayralar to‘ldirib turadi (56-rasm).

Ekzokrin bezlarda ishlanayotgan sekret shilliq, oqsil, aralash shilliq-oqsil yoki moy tabiatli bo‘lishi mumkin. Oqsil ishlovchi bezlarda donador endoplazmatik to‘r kuchli rivojlangan bo‘ladi va u hujayrani bazal va markaziy o‘rta qismlarini to‘ldirib turishi mumkin. Sekret ishlovchi hujayralar orasida hujayra oraliq kanalchalarini ko‘rish mumkin. Bunga misol qilib, so‘lak bezi oxirgi bo‘limidagi hujayralararo kanalchalarni keltirish mumkin. Ba’zan sekretor hujayralarda hujayra ichi kanalchalari ham farq qilinadi. Bunday kanalchalar me‘da fundal bezlarida joylashgan pariyetal hujayralarda bo‘ladi.

Bez hujayralarida hosil bo‘lgan sekret vaqti-vaqti bilan tashqariga chiqariladi, shuning uchun bez hujayralari sekretiya jarayonining ma’lum davrlarida o‘ziga xos tuzilishga ega bo‘ladi. Bez hujayralarining sekret ishlash jarayoni bilan bog‘liq bo‘lgan o‘zgarishiga sekretor sikl deb yuritiladi. Uni

quyidagi 5 fazaga bo'lish mumkin: 1) hujayrada sekret ishlash uchun kerak bo'lgan moddalarning to'planishi; 2) hujayra ichidagi strukturalar ishtirokida sekretniig sintezlanishi; 3) sekretor moddaning yetilishi; 4) yetilgan sekretor moddaning to'planishi; 5) sekretor moddaning ajralib chiqishi.

Birinchi fazada qon va limfada hujayraning bazal plazmatik qobig'i orqali sekret ishlash uchun kerakli bo'lgan turli noorganik tuzlar, suv, aminokislotalar, monosaxaridlar, yog' kislotalari va boshqa moddalar uning sitoplazmasiga kiradi. So'ngra ulardan bez hujayralarining endoplazmatik to'rida organik birikmalar hosil bo'lib, ular Golji kompleks sohasida yetiladi va shakllanadi. Golji kompleksining sekret donachalar saqlovchi qismlari ajralib, apikal qismi sohasida to'planadi va bez oxirgi bo'limlari bo'shlig'iga ajraladi. Turli bez hujayralarida sekretor sikl ayrim fazalarining davom etish davri har xil bo'ladi<sup>6</sup>.

## 6- mavzu. QON VA LIMFA. SIYRAK TOLALI BIRIK-TIRUVCHI TO'QIMA.

**Tayanch iboralar:** *mezenxima, qon, limfa va to'qima suyuqligi, plazmadan, gomeostaz, zardob, globulinlar, fibrin tolalari, eritrotsitlar, leykotsitlar , qon plastinkalari, limfotsitlar, immunitet, monotsitlar , fibroblastlar , fibroblast, makrofaglar, plazmotsitlar, yog' hujayralari, adipotsitlar*

### **Mashg'ulot rejasi:**

1. Qon va uning tarkibiy tuzilishi
2. Asl biriktiruvchi to'qima xillari.
3. Siyrak tolali biriktiruvchi to'qima

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

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

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

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

---

<sup>6</sup> Bobrysheva I. V. Kashchenko S. A., **Histology Cytology Embryology**, State establishment, «Lugansk state medical university», "Knowledge", 2011. 98-111 бетлар

Qonning vazifalari: 1) transportlik va trofik vazifasi – oʻpkadan kislorodni toʻqima va organlarga yetkazib, ulardan karbonat angidridni olib ketadi; ichak va meʼdada soʻrilgan va organizm uchun muhim boʻlgan har xil oziq moddalarni toʻqimalarga yetkazib beradi; 2) himoya vazifasi – asosan oq qon tanachalari tomonidan bajariladi va organizmga tushgan mikroblar, zaharli, begona zarrachalarni fagotsitoz qilish (yutish va yemirish) dan iborat boʻladi. Qon tarkibida maxsus oqsil moddalar – antitelolar bor boʻlib, ular oʻz navbatida organizmga tushgan begona oqsillar, mikroblarga (antigenlarga) javoban ishlab chiqariladi. Antitelolarning asosiy roli koʻrsatib oʻtilgan antigenlarni zararsizlantirish (neytrallash) hisoblanadi; 3) Gomeostatik (gomeostaz – organizm ichki muhitining doimiyligini taʼminlash demakdir) vazifasi – qon orqali har xil organ va sistemalarning fiziologik faoliyatini bajarishda ishtirok etuvchi gormonlar va turli xil moddalar tashiladi. Oʻz ximiyaviy tarkibining muayyanligi tufayli qon organizmda fizik-kimyoviy koʻrsatkichlarning doimiyligini, chunonchi, tana haroratining, osmotik bosimning va organizmda kislota-asos tengligining doimiyligini taʼminlab turadi.

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

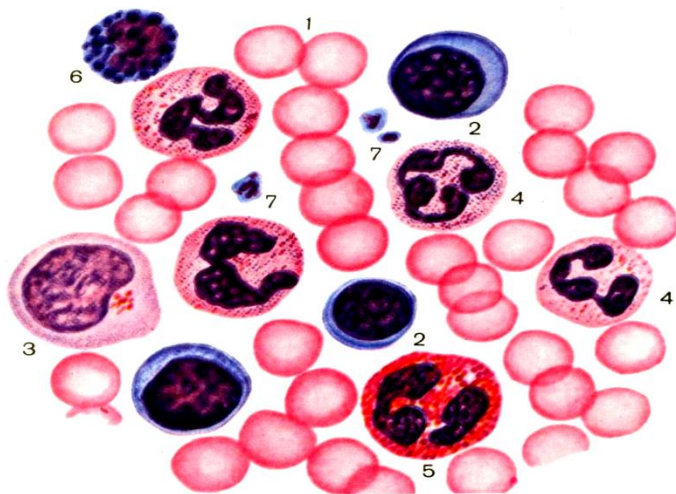
Oqsillar miqdori va ularning foizi nisbati fiziologik sharoitlarda doimiy boʻlib, turli patologik holatlarda oʻzgarishi mumkin. Qon plazmasida globulinlarning bir necha turlari uchraydi (alfa, beta va gamma-globulinlar).

Gamma-globulinlar fraksiyasi qon zardobida antitelolar tutuvchi asosiy oqsillar hisoblanadi. Fibrinogen esa maʼlum sharoitda fibrin tolalariga aylanish xususiyatiga ega boʻlib, qon ivishida muhim ahamiyatga ega. Fibrinogensiz plazma qon zardobi deb ataladi. Plazmada mineral moddalardan temir, kaliy, kalsiy, fosfor, mis va boshqalar boʻlib, ular koʻpchilik hollarda organik moddalarning tarkibiga kiradi. Bundan tashqari, plazma tarkibida modda almashinuv maxsulotlari – mochevina, kreatinin, yogʻ va karbonsuvlar boʻladi. Plazmaning muhiti (pH) neytral boʻlib, fiziologik sharoitlarda 7,37–7,45 ga teng. Uning doimiyligi bufer sistemalar tufayli saqlanadi.

*Qonning shaklli elementlari.* Qon shaklli elementlari qatoriga qizil qon tanachalari – eritrotsitlar, oq qon tanachalari – leykotsitlar va qon plasinkalari – trombotsitlar kiradi (57-rasm).

*Eritrotsitlar.* Odamda va boshqa sut emizuvchi hayvonlarda eritrotsitlar yuqori darajada differenssiyallashgan elementlar boʻlib, ularda yadro va hujayra organoidlari boʻlmaydi. Tuban umurtqalilar va qushlarda eritrotsitlar zichlashgan yadro va mikronaychalar saqlaydi.

Eritrotsitlar eng koʻp sonli qon hujayralari hisoblanadi. Sogʻlom erkaklarda ularning soni  $1 \text{ mm}^2$  qon da 4,0–5,5 mln, ayollarda esa 4,0–5,0 mln ga tengdir. Voyaga yetgan odamda oʻrtacha 25 trillionga yaqin eritrotsitlar



57-rasm. Odam qonining bo'yalgan surtmasi.

1- eritrotsitlar; 2- limfotsitlar; 3- monotsit; 4- neytrofil; 5- eozinofil; 6- bazafil; 7- trombotsitlar.

bo'ladi. Eritrotsitlar soni yoshga va fiziologik holatlarga qarab o'zgarishi mumkin. Masalan, chaqaloqlarda va 60 yoshdan oshgan kishilarda

eritrotsitlar soni 6–6,5 mln ga yetishi mumkin. Siyraklashgan atmosferada, kuchli jismoniy mehnat paytida ham eritrotsitlarning soni ortishi mumkin. Eritrotsitlar sonining turg'un ko'payib ketishi politsitemiya deyiladi va qon sistemasi kasalliklarida uchraydi. Eritrotsitlar sonining kamayib ketishi eritrotsitopeniya deb atalib, bu turli xil kamqonlik (anemiya)larning xarakterli belgisi hisoblanadi. Qonda eritrotsitlar ikki tomonlama botiq disk shakliga ega bo'lib, qonning surtma preparatlarida yumaloq doira shaklini oladi. Rastrlovchi elektron mikroskop ostida ko'rilganda disk shaklidagi eritrotsitlar (diskotsitlar) eng ko'p (80%) uchraydi. Ulardan tashqari, sharsimon (sferotsitlar), gumbazsimon (stomatotsitlar) va tikanaksimon o'siqli (exinotsitlar) eritrotsitlar ham oz miqdorda uchrashi mumkin.

Eritrotsitlar shakli muhim diagnostik ahamiyatga ega. Qonda noto'g'ri shaklli – urchuqsimon, noksimon, eritrotsitlarning paydo bo'lishi poykilotsitoz (yunon. poykilos – har xil) deb atalib, ba'zi bir patologik hollarda uchraydi. Eritrotsitlarning o'rtacha diametri soglom odamlarda 7,2 mkm (7,1–8,0 mkm) bo'lib, bunday eritrotsitlar normotsitlar, 6 mkm dan kichiklari mikrotsitlar, 9 mkm dan yiriklari esa makrotsitlar deb yuritiladi. Qon eritrotsitlarining doimiy kattaligi o'zgarib, ularning normadagidan katta yoki kichik bo'lishiga anizotsitoz deyiladi.

Eritrotsitlarning o'rtacha hajmi taxminan  $88 \text{ mkm}^3$  ga, yuzasi esa  $125 \text{ mkm}^2$  ga teng. Tirik eritrotsitlar sarg'ish-yashil rangga ega bo'lib, eritrotsitlarning qalin qatlami qon uchun xarakterli bo'lgan qizil rangni beradi. Yangi tayyorlangan qon surtmalarida eritrotsitlar o'zlarining yon yuzalari bilan yopishib «tanga ustunchalari» deb nomlangan tuzilmalarni hosil qilishi mumkin. Romanovski usuli bilan bo'yalganda eritrotsitlar kislotali bo'yoqlar (masalan, eozin) bilan, ya'ni oksifil bo'yaladi. Eritrotsitlarning taxminan 2–3 foizi esa ham kislotali, ham ishqoriy bo'yoqlar bilan bo'yalish xususiyatiga ega. Agar eritrotsitlarni hali tirik vaqtida (supravital) brilliantkrezil ko'k yoki azur – 1bo'yog'i bilan bo'yasak, ularning ma'lum bir qismida havorang bo'yalgan va ipchalar bilan tutashgan donachalarni ko'ramiz. Bu tuzilmalar donador-to'r modda nomini olib, o'zida shu tuzilmalarni tutadigan eritrotsitlar esa gemoretikulotsitlar deyiladi. Gemoretikulotsitlar miqdori sog'lom odamda 1–6% bo'lib, ularning miqdori turli kamqonlik kasalliklarida ko'payadi. Elektron mikroskop ostida

gemoretikulotsitlarda endoplazmatik to'ra, ribosomalar va mitoxondriyalarning qoldiqlari saqlanib qolganligi aniqlangan. Demak, gemoretikulotsitlar hali oxirigacha yetilmagan yosh eritrotsitlardir.

Eritrotsitlar osmotik bosim o'zgarishiga juda sezgir. Gipotonik eritmalarda ular shishib yoriladi, bu hodisa eritrotsitlarning gemolizi (haema – qon, lysis – erish) deyiladi. Gipertonik eritmalarda esa eritrotsitlar bujmayadi. Gemoliz jarayoni eritrotsitlardan gemoglobinning chiqib ketishiga olib keladi. Gemolizga uchragan eritrotsitlar qobig'i elektron mikroskop ostida o'rganish juda qulay. Eritrotsitlar qobig'i tipik uch qavatli biologik membranadan iborat bo'lib, uning tashqi yuzasida fosfolipidlar, oligosaxaridlar va proteinlar joylashadi. Ichki yuzada esa aktiv glikolitik fermentlar, ATF- azalar va glikoproteinlar mujassamlashgandir. Eritrotsitlar qobig'i yoki plazmolemmasi yarim o'tkazuvchi membrana bo'lib, qon va to'qimalar orasida aktiv modda almashinuvini ta'minlaydi.

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

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

Ximiyaviy tuzilishi bo'yicha gemoglobin molekulasida temir elementi bo'lgan aktiv prostetik gruppaga gemdan (4%) va oqsil gruppaga globindan (96%)) tarkib topgan. Gem odam gemoglobinning barcha turlari uchun bir xil bo'lib, globin esa turli xilda bo'lishi mumkin. Gemoglobinning 15 dan ortiq turi mavjud. Eritrotsitlar kislorodni to'qimalarga va hosil bo'lgan karbonat angidridni to'qimalardan o'pkaga tashib beruvchi asosiy elementlardir. Eritrotsitlar to'qimaning nafas olish jarayonida ishtirok etishdan tashqari, o'zlariga har xil moddalarni, aminokislotalarni va toksinlarni biriktirish (adsorbsiya) xususiyatiga ega. Eritrotsitlarning yashash muddati o'rtacha 90– 120 kun. Eritrotsitlar qariy boshlashi bilan ularning tarkibidagi fermentlar aktivligi pasayadi. Bir kunda sog'lom odamda o'rta hisobda 250 million eritrotsit yemiriladi. Bu jarayon asosan taloq, jigar va suyak ko'migida amalga oshadi. Yemirilgan eritrotsitlar makrofaglar tomonidan fagotsitoz qilinadi, ularning tarkibidagi gemoglobin oqsilga va temir saqlovchi qismga parchalanadi.

Eritrotsitlar yemirilishidan hosil bo'lgan temir saqlovchi gemosiderin yoki ferritin moddalari yangi taraqqiy etayotgan eritrotsit hujayralar sitoplazmasiga tushib, qaytadan gemoglobin sintezi uchun ishlatiladi.

*Leykotsitlar.* Bu termin yunoncha leukos so'zidan kelib chiqqan bo'lib, oqish demakdir. Leykotsitlar yoki oq qon tanachalari tuzilishi va vazifalari turlicha bo'lgan hujayralar gruppasini tashkil etadi. Barcha leykotsitlar o'z sitoplazmasidagi maxsus donachalarga qarab ikki katta gruppaga ajratiladi: 1) donador leykotsitlar yoki granulotsitlar, 2) donasiz leykotsitlar yoki agranulotsitlar. Granulotsitlar ularning donachalari qaysi bo'yoqlar bilan bo'yalishiga qarab neytrofillarga (ham kislotali, ham ishqoriy bo'yoqlarni qabul qiluvchi donachalari bor leykotsitlar), eozinofillarga (faqat kislotali bo'yoqlar bilan bo'yaluvchi

donachalarga ega leykotsitlar) va bazofillarga (faqat ishqoriy bo'yoqlar bilan bo'yaluvchi donachalarga ega leykotsitlar) bo'linadi. Agranulotsitlar esa kelib chiqishi, tuzilishi va funksional belgilariga qarab ikki gruppaga – limfotsitlarga va monotsitlarga bo'linadi.

Fiziologik sharoitlarda sog'lom odamda leykotsitlarning soni  $1 \text{ mm}^3$  qonda 3800–9000 ga teng. Leykotsitlar sonining ko'payib ketishi leykotsitoz deb atalib, organizmda turli xil yallig'lanish jarayonlari ro'y berganda kuzatiladi. Bundan tashqari, jismoniy mehnat jarayonida, homiladorlik vaqtida va ovqatdan so'ng ham leykotsitlar sonining oshib ketishi yuz berib, bu holat fiziologik leykotsitoz deyiladi.

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

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

*Granulotsitlar.* Barcha granulotsitlarning umumiy tuzilishi bir-biriga o'xshaydi (maxsus donachalari bundan mustasno). Ular yumaloq bo'lib, yadrosi bir necha alohida bo'laklarga (segmentlarga) bo'lingan. Xromatin zichlashgan bo'lib, asosan yadroning chekka qismida joylashadi. Elektron mikroskop ostida granulotsitlar hujayra qobig'ining ko'p sonli psevdopodiyalari hisobiga noto'g'ri shaklda ekanligi ko'rinadi. Hujayra organoidlari kam sonli: sitoplazma bo'ylab bir tekisda tarqoq joylashgan mayda mitoxondriyalar va endoplazmatik to'r pufakchalari ko'rinadi. Sitoplazmaning asosiy qismini esa bir-biridan fark qiluvchi maxsus donachalar egallab yotadi.

*Neytrofillar.* Ular yumaloq shaklga ega bo'lib, diametri qonda 7–9 mkm, qon surtmalarida esa yapaloklashib 10–13 mkm gacha yetadi. Neytrofillar leykotsitlar ichida eng ko'p sonli bo'lib, ular umumiy miqdorinpg 65–70 foizini tashkil etadi.

Romanovski usuli bilan bo'yalganda neytrofillar sitoplazmasi och oksifil bo'lib, unda ko'p sonli ko'kish-pushti rangli mayda donachalar ko'rinadi. Elektron mikroskop ostida neytrofillarnipg donachalari asosiy ikki xildan– birlamchi (azurofil) va ikkilamchi (maxsus) donachalardan iborat ekanligi aniqlangan. Birlamchi donachalar yirikroq (0,4–0,8 mkm diametr) va katta elektron zichlikka ega. Ikkilamchi donachalar elektron zichligi kamroq va o'lchamlari ham nisbatan kichikroqdir (0,2–0,5 mkm). Shuni ta'kidlab o'tish kerakki, neytrofil hujayralarining suyak ko'migidagi taraqqiyoti davomida birlamchi donachalarning

soni kamayib boradi va ular yetuk neytrofillarda umumiy donachalar sonining faqatgina 10–15% ga yaqin qismini tashkil etadi.

Elektron mikroskopik, sitoximik va bioximik usullar yordamida mazkur donachalar bir- biridan o'z ximiyaviy tarkibi bilan tubdan farq qilishi aniqlangan. Birlamchi donachalar o'z tarkibida bir gator gidrolitik fermentlar, jumladan, kislotali fosfataza, v-glyukuronidaza, arilsulfataza, proteaza va miyeloperoksidaza saqlaydi. Ikkilamchi donachalarning tarkibi boshqacharoq bo'lib, ularda asosan ishkoriy fosfataza bo'ladi, kislotali fosfataza va miyeloperoksidaza esa uchramaydi. Ularga xos bo'lib laktoferrin, kationli oqsillar, lizotsim va boshqa mikroblarga qarshi xizmat qiluvchi moddalar hisoblanadi. Neytrofillar tashqi tomondan qalinligi 10 nm va ko'p sonli yolg'on oyoqlari (pseudopodiyalar) tufayli notekis bo'lgan hujayra qobig'i bilan o'ralgandir. Ko'p sonli pseudopodiyalarning bo'lishi neytrofillarning aktiv harakat qilish qobiliyatiga ega ekanidan dalolat beradi.

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

Neytrofillarning bir qismi (2–4%) egilgan tayoqcha yoki «S» shaklida yadro tutadi va tayoqcha yadroli neytrofillar deb ataladi. Yosh neytrofillar yoki metamiyelotsitlar deb ataluvchi neytrofillar loviyasimon yoki taqasimon, xromatini tarqoq yadroga ega. Bu neytrofillar fiziologik sharoitlarda periferik qonda ham uchrab, ularning miqdori 0,5% dan oshmaydi. Tayoqcha yadroli va yosh neytrofillar sonining ko'payib ketishi muhim diagnostik ahamiyatga ega, Ayollarning yetuk neytrofillarida maxsus xromatin tanachalari yoki Barr tanachalari uchraydi. Ular yadro qobig'i ostida baraban tayoqchasi yoki uzilayotgan tomchi shaklida bo'ladi. Barr tanachalari XX xromosomaga ega bo'lgan kishilarda, ya'ni faqat ayollar neytrofillaridagina bo'lib, erkaklarda bitta X-xromosoma bo'lganligi sababli uchramaydi. Barr tanachalari yoki jinsiy xromatinning bo'lishi sud-medsina tajribasida muhim ahamiyatga ega. Neytrofillar aktiv harakat qilish qobiliyatiga ega bo'lib, organizmning yallig'lanish jarayoni va to'qimalar yemirilishi sodir bo'layotgan joylariga yetib boradi. Bu yerda neytrofillar yot zarrachalar, mikroblar va yemirilgan hujayra bo'laklarini fagotsitoz qiladi. Shu xususiyati tufayli neytrofillarni mikrofaqarlar ham deb ataladi. Neytrofillarning muhim xususiyatlaridan biri ularning bazal membranadan va hujayra elementlari orasidan o'tib, biriktiruvchi to'qimaning asosiy moddasi tomon siljish qobiliyatidir. Yuqorida ko'rsatib o'tilganidek, neytrofillar o'z sitoplazmasida qator gidrolitik fermentlarni saqlaydi. Bulardan tashqari, neytrofillarda 5 ga yaqin bakteritsid (mikroorganizmni yemiruvchi) oqsil moddalar, jumladan, fagotsitin, opsonin va boshqalar topilgan. Neytrofillarda glikogen va bir qator aminokislotalarning bo'lishi ularning modda almashinuv jarayonlarida aktiv ishtirok etishidan dalolat beradi. Bulardan tashqari, neytrofillarda maxsus moddalar–keylonlar bo'lib, ular granulotsitlarning proliferatsiya va differensialanish jarayonlarini boshqarishda ishtirok etadi.

Neytrofillarning yashash muddati o'rta hisobda 10,2 sutkaga teng bo'lib, shundan 4 sutkasi suyak ko'migida o'tadi. Neytrofillar periferik qonda oz muddat (8–24 soat) bo'ladi. To'qimaga tushgach, ular qaytib tomirlarga o'tmaydi, to'qimalarda o'z vazifalarini ado etgach, yemiriladi. Neytrofillar miqdorining ko'payib ketishi – neytrofilyoz turli xil yallig'lanish reaksiyalarida kuzatiladi. Bunday hollarda ko'pincha tayoqcha yadroli va yosh neytrofillar foiz miqdorining ko'payishi, ya'ni leykotsitar formulaning chapga siljishi qayd etiladi.

*Eozinofillar.* Ular neytrofillarga nisbatan birmuncha yirikroq bo'lib, diametri qonda 10–11 mkm, qon surtmasida esa 12–15 mkm ga teng.

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

Elektron mikroskop ostida eozinofillar o'zlarining hujayra organoidlari tuzilishi bo'yicha neytrofillardan deyarli farq qilmaydi. Ular sitoplazmasidagi maxsus eozinofil donadorligi esa o'ziga xos ultramikroskopik tuzilishga ega.

Odanda va kalamush eozinofillarida birinchi tur donachalar oval yoki cho'zinchoq shaklga ega bo'lib, har xil elektron zichlikka ega bo'lgan qismlardan iborat. Donachalarning markazida yoki markazdan sal chetroqda katta elektron zichlikka ega bo'lgan prizma, trapetsiya yoki to'g'ri burchak shaklidagi kristalloid tuzilma joylashgan bo'lib, qolgan qismi esa elektron zichligi kamroq donador materialdan iborat.

Ikkinchi tur donachalar maydaroq (0,1–0,5 mkm) bo'lib, gomogen yoki donador tuzilishga ega. Ularda kristalloid uchramaydi. Bu donachalar oz miqdorda bo'lib, o'zida kislotali fosfataza va arilsulfataza fermentlarini saqlaydi. Ularga birinchi tur donachalar hosil bo'lishidagi dastlabki bosqich deb qaraladi.

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

Eozinofil leykotsitlar aktiv harakat qilish va birmuncha fagotsitoz qobiliyatiga ega. Biroq eozinofil leykotsitlarning fagotsitoz qilish qobiliyati juda past bo'lib, neytrofillar- fagotsitoz aktivligining faqat yarmini tashkil etadi.

Eozinofillarning allergik reaksiyalarda ishtirok etishi hozirgi paytda to'la tasdiqlangan.

Turli allergik holatlarda eozinofillarning soni bilan gistamin moddasi almashinuvi orasida o'zaro bog'lanish bo'lib, eozinofillar gistaminni aktiv ravishda yutadi va gistaminaza fermenti yordamida parchalaydi. Arilsulfataza va asosiy oqsillar ham allergik reaksiyalarda hosil bo'ladigan moddalar (mediatorlarni)ni neytrallashtirishda aktiv ishtirok etadilar. Peroksidaza, asosiy va kation oqsillar organizmga tushgan turli xil parazitlarga va ularning lichinkalariga sitotoksik ta'sir ko'rsatadi.

Eozinofillar sonining oshib ketishi eozinofiliya deb atalib, turli xil allergik holatlarda, jumladan, bronxial astmada, zardob kasalligida, parazitlar kasalliklari va boshqalarda uchraydi. Eozinofillar takomili va ularning qonga tushishi gumoral boshqaruv mexanizmlari ta'siri ostida bo'ladi. Buyrak usti bezi po'st moddasining gormonlari (glikokortikoid-lar) va gipofiz gormonlarining (AKTG) miqdori oshgan paytda eozinofillar sonining kamayib ketishi kuzatiladi (eozinopeniya). Shu sababdan eozinofillar miqdori ko'rsatilgan gormonlar yordamida boshqarib turiladi deb hisoblanadi. Eozinofillarning yashash muddati 10–12 sutkaga teng bo'lib, shundan 4 sutkasi suyak ko'migida o'tadi. Ular qonda qisqa vaqt (4–12 soat) bo'lib, keyin to'qimalarga chiqadi va o'z asosiy vazifalarini bajaradi.

*Bazofillar.* Ular neytrofil va eozinofillarga nisbatan maydaroq bo'lib, o'rtacha diametrlari qonda 7–8 mkm, qon surtmalarida esa 10–12 mkm ga teng. Bazofillar, leykotsitlar ichida eng kam sonli hujayralar bo'lib, fiziologik sharoitlarda ular leykotsitlar umumiy miqdorining 0,5–1 % ini tashkil etadi. Bazofil leykotsitlar yadrosi ko'pincha 2 segmentdan iborat bo'lib, hujayra organoidlarining tuzilishi jihatidan neytrofil va eozinofillardan deyarli farq qilmaydi. Bazofillar sitoplazmasidagi maxsus donachalarning tuzilishi va bo'yalishi ularni boshqa donador leykotsitlardan ajratishga imkon beradi. Bazofil donachalari Romanovski usuli bilan bo'yalganda o'zlariga ishqoriy bo'yoqlarni yaxshi qabul qilib, har xil, ya'ni pushti binafshadan tortib qora ranggacha bo'yaladi. Bazofil donachalarining bu xususiyati, ya'ni bo'yoq rangiga xos bo'lmagan tusni olishi metaxromaziya deb nomlanadi va donachalar tarkibidagi maxsus glikozaminoglikan – geparin bilan bog'liq.

Elektron mikroskop ostida ko'rilganda bazofil donachalarining bir xil tuzilishga ega emasligi aniqlangan. Donachalar ancha yirik (diametrlari 0,4–1,2 mkm) bo'lib, yumaloq yoki oval shaklga egadir. Ularning mag'zida bir-biriga parallel yo'nalgan ko'p sonli tuzilmalar ko'rinadi. Donachalarning ximiyaviy tarkibi ancha murakkab bo'lib, ularda geparin, gistamin va serotonin (5-oksitriptamin) borligi aniqlangan. Bazofillar tarkibida qondagi barcha gistaminning yarmi mujassamlashgandir. Ular gepariga ham boy. Bazofillar tarkibida glikogen, kislotali fosfataza va peroksidaza ham uchraydi. Bularidan tashqari, donachalarda gistidindekarboksilaza fermenti bo'lib, u gistidindan gistamin sintezlanishini ta'minlaydi. Shunday qilib, ximiyaviy tarkibi bo'yicha bazofil leykotsitlar biriktiruvchi to'qimaning semiz hujayralari yoki to'qima bazsfillariga juda ham yaqin turadi. O'z tarkibida ko'p miqdorda geparin va gistamin saqlovchi bu hujayralar allergik reaksiyalarda va immunitet jarayonlarida faol ishtirok etadi.

Ular organizmda allergenlarning maxsus IgE antitelolar bilan hosil qilgan kompleksiga javoban o'z donachalarini chiqaradi (degranulyatsiya). Natijada, ajralib chiqqan gistamin va boshqa biologik aktiv mediatorlar to'qimalar ichki muhitining o'zgarishiga va allergiya paydo bo'lishiga olib keladi. Bazofillarning hayotiy sikli 10–12 sutkadan iborat bo'lib, eozinofillardan deyarli farq qilmaydi.

*Agranulotsitlar.* Agranulotsitlar yoki donasiz leykotsitlar o'z sitoplazmalarida maxsus donachalar saqlamaydigan oq qon tanachalaridir. Ammo «agranulotsitlar» termini ko'p jihatdan shartli bo'lib, hujayralarning tuzilishini to'la ifodalamaydi. Tuzilishi va funksiyasi jihatidan agranulotsitlar limfotsitlarga va monotsitlarga bo'linadi.

*Limfotsitlar.* Ular voyaga yetgan organizmda leykotsitlar umumiy sonining 20–35% ini tashkil qiladi. Organizmda o'rta hisobda 1,5 kg atrofida limfotsitlar bo'lib, shundan faqatgina 5 g ga yaqinigina periferik qonda, 70 g suyak ko'migida, qolganlari esa to'qima va organlarda taqsimlangan bo'ladi. Limfotsitlar yirik (diametri 10–15 mkm), o'rta (diametri 7–9 mkm) va mayda limfotsitlarga (diametri 4,5–6 mkm) ajratiladi. Normal sharoitlarda qonda faqat 10% ga yaqii yirik limfotsitlar bo'lib, qolgan 90% ini esa o'rta va mayda limfotsitlar tashkil qiladi. Limfotsitlarning umumiy tuzilish prinsipi juda oddiy, ular ko'pincha markazda joylashgan yirik yumaloq va loviyasimon shaklga ega bo'lgan yadro saqlaydi.

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

Elektron mikroskop yordamida mayda va o'rta limfotsitlar sitoplazmasida ko'p sonli erkin ribosomalarni va bir necha mitoxondriyalarni ko'rish mumkin. Endoplazmatik to'r va Golji kompleksi sust taraqqiy etgan bo'ladi. Ba'zida yadroning botiq zonasida hujayra markazi va mayda pufakchalar uchraydi. Rastrlovchi elektron mikroskop ostida limfotsitlarning yuzasida turli miqdorda va kattalikda bo'lgan mikrovorsinkalar ko'rinadi. Yirik limfotsitlar sitoplazmasi nisbatan ko'proq va tekis taqsimlangan mitoxondriyalar bo'lishi, ba'zi bir hollarda esa elektron zich donachalar saqlashi bilan xarakterlanadi. Shuni qayd etib o'tish kerakki, limfotsitlar garchand donasiz leykotsitlar qatoriga kirsada, ularning ma'lum bir miqdorida sitoplazmada zich donachalar va parallel yo'nalgan naychalar sistemasi topilgan. Bu limfotsitlar asosan yirik bo'lib, «yirik donador limfotsitlar» nomi bilan yuritiladi. Ular umumiy limfotsitlarning taxminan 10–15% ini tashkil etib, yot hujayralar yoki mikroorganizmlarni halok etishda asosiy rol ni o'taydi. Sitoximiyaviy va bioximiyaviy usullar bilan limfotsitlar tarkibida ko'p miqdorda nukleoproteidlar, katepsinlar, glikogen, gistidin, fermentlardan nukleazalar, amilaza, kislotali fosfataza, sitoxromoksidaza va boshqalar bo'ladi. Limfotsitlar immunitet jarayonida eng faol ishtirok etadigan hujayralardir.

Immunologik va funksional nuqtai nazardan limfotsitlarning ikki turi – T- va V-limfotsitlar sistemasi farqlanadi. T-limfotsitlar buqoq bezida (Thymus) rivojlanadi. Ularning nomi ham shu organning bosh harfidan kelib chiqadi. Timusga kelgan o'zak hujayralar shu a'zoda hosil bo'luvchi moddalar ta'sirida T-limfotsitlarga aylanadi. T-limfotsitlar qon orqali periferik organlarga (taloq, limfa tuguni, murtaklar va boshqalar) boradi va shu a'zolarining ma'lum qismida (T-zonasida) joylashadi. Taloqda T-zona periarterial qismda, limfa tugunida esa parakortikal qismda joylashadi. Hozirgi vaqtda T-limfotsitlarning anchagina turi farqlanadi. V-limfotsitlar haqidagi ta'limot birinchi marta qushlarda topilgan Fabritsiy xaltasi (Bursa Fabricius) bilan bog'liq bo'lib, shu tufayli V-limfotsitlar deb yuritiladi. Ammo qushlarda mavjud bu a'zo odamda yo'q, demak, uning o'rnini bosuvchi a'zolar bo'lishi kerak. Ko'p yillik muhokamalar odam organizmida bu haltaning (bursaning) o'rnini qizil suyak ko'migini bosishini ko'rsatdi.

Demak, odamda T-sistemaning asosiy a'zosi bo'lib timus xizmat qilsa, V-sistemaning asosiy a'zosi qizil suyak ko'migidir. Unda hosil bo'lgan V-limfotsitlar taloq, limfa va boshqa limfoid tuzilmalarga borib, u yerda ma'lum bir qismlarda yetuk V-limfotsitlarga shakllanadi. Bu qismlar V-limfotsitlar zonasi yoki V-zona deb nomlanadi. V-limfotsitlar organizm biror antigen bilan uchrashganda ko'paya boshlaydi. Dastlab V-blastlar hosil bo'lib (yirik, yosh hujayra), ulardan esa antitelolar sintez qiladigan plazmatik hujayralar hosil bo'ladi. T-limfotsitlar hujayraviiy immunitet reaksiyalarida ishtirok etsa, V-limfotsitlar gumoral immunitet reaksiyalarini ta'minlaydi.

Limfotsitlarning ma'lum sharoitlarda turli moddalar – stimulyatorlar (masalan, fitogemagglutinin – FGA, bakterial antigenlar) ta'sirida kam differensiallangan blast hujayralarga aylanishi ularning muhim xususiyatlaridan biridir. Blast hujayralar bo'linish va differensiallanish qobiliyatiga ega bo'lib, natijada, ular hisobiga aktivlashgan limfotsitlar (immunotsitlar) kloni hosil bo'ladi.

Limfotsitlarning yashash muddati turlicha bo'lib, ular orasida qisqa muddat (hafta va oylab) yashovchi V-limfotsitlar 10– 20% ni tashkil etadi. Uzoq muddat (bir necha yilgacha) yashovchi limfotsitlar ko'proq (80% gacha) bo'lib, asosan, T-limfotsitlardan iboratdir. Limfotsitlar miqdorining absolyut ko'payib ketishi (limfotsitoz) turli kasalliklarda kuzatilishi mumkin. Yangi tug'ilgan chaqaloqlarda limfotsitlar 50–60% ni tashkil etadi.

Limfotsitlar sonining kamayib ketishi (limfopeniya) nur kasalligida va turli xil intoksikatsiyalarda uchraydi.

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

Sitoplazma Romanovski usuli bilan qisman ko'k, qisman binafsha rangga bo'yalib, bu sitoplazmaga xarakterli ko'kish-binafsha tus beradi. Monotsitlar sitoplazmasida nafis maxsus azurofil donadorlik, ba'zan esa yirikroq bazofil bo'yaluvchi donadorlik ham uchraydi. Elektron mikroskopda monotsitlar sitoplazmasining limfotsitlarga nisbatan hujayra organoidlariga ancha boy ekanligi ko'zga tashlanadi (61-rasm).

Mitoxondriyalar ko'p sonli bo'lib, endoplazmatik to'r va Golji komplekslari yaxshi taraqqiy etgan. Hujayra qobig'i ostida juda ko'p pinotsitoz pufakchalar joylashib, ba'zan ularda fagotsitoz qilingan zarrachalar uchraydi. Bundan tashqari, sust elektron zichlikka ega bo'lgan, kattaligi 0,1–0,5 mkm keladigan donachalar ham bo'lib, ular yorug'lik mikroskopiida ko'rinadigan azurofil donachalariga mos keladi. Bir hujayra sitoplazmasida 150 ga yaqin donacha bo'lishi mumkin. Donachalar tarkibida kislotali fosfataza, peroksidaza va arilsulfataza fermentlari bo'lib, ular donachalarning o'ziga xos lizosomalar ekanligidan dalolat beradi. Monotsitlar aktiv harakat qilish qobiliyatiga ega bo'lib, ularning asosiy vazifalaridan biri fagotsitozdir. Ular qonda 2–3 sutka davomida aylanib, so'ngra to'qimalarga o'tadi. To'qimalar va organlarda monotsitlar mikromuhit ta'siri ostida makrofagotsitlarga aylanadi. Barcha makrofaglarni monotsitlarning avlodi deb hisoblash mumkin. Shu tufayli monotsitlar mononuklear fagotsitlar sistemasining asosiy hujayralaridir.

*Qon plastinkalari – trombotsitlar.* Qon plastinkalari eritrotsitlar va leykotsitlar bilan bir qatorda qonning uchinchi xil shaklli elementlarini tashkil etadi. Leykotsitlar va eritrotsitlardan farqli ravishda qon plastinkalari haqiqiy hujayralar bo'lmay, suyak ko'migidagi gigant megakariotsit hujayralari sitoplazmasining mayda (kattaligi 2–3 mkm) parchalari hisoblanadi. Shu tufayli trombosit termini odam qon plastinkalariga nisbatan unchalik to'g'ri emas. O'zida yadro saqlovchi va haqiqiy hujayralar bo'lgan trombotsitlar faqat tuban umurtqalilarda (masalan, baqa qonida) kuzatiladi va Reklengauzen hujayralari deb ataladi. Normal sharoitda qon plastinkalarining miqdori odamda 1 mm<sup>3</sup> qonda 200000 dan 300000 gacha bo'ladi. Qon plastinkalari odatda yumaloq va oval shaklga ega bo'lib, ularda periferik, strukturaga ega bo'lmagan zona – gialomer va markaziy, donador zona – granulomer tafovut etiladi.

Elektron mikroskop ostida qon plastinkalarining ko'p sonli bo'rtmalar – psevdopodiyalarga egaligi ko'rinadi. Ularning soni va kattaligi plastinkalarning funksional holatiga bog'liq bo'ladi. Donador zona yoki granulomerda har xil kattalikka ega bo'lgan (30 nm dan 0,2 mkm gacha) donachalar ko'rinadi. Donachalarning asosiy qismini alfa-donachalar tashkil etadi. Ularning markaziy qismida yuqori elektron zichlikka ega bo'lgan mag'zi bo'lib, ularda fosfatazalar va mukopolisaxarid-lar borligi aniqlangan. Alfa-donachalardan tashqari granulomerda o'ta yuqori zichlikka ega donachalar ham mavjuddir. Bu donachalar o'zida serotonin (5-gidroksitriptamin) saqlaydi. Yuqorida qayd etilgan donachalardan tashqari, qon plastinkalarining granulomer zonasida mitoxondriyalar, vezikulalar va mikronaychalar ham joylashadi. Ularning orasida to'da-to'da bo'lib yotgan glikogen zarrachalarini yoki «glikogen paketlarini» uchratish mumkin.

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

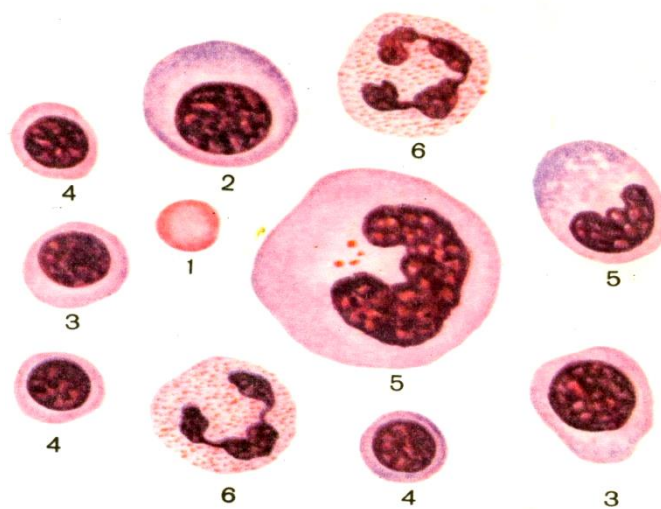
Qon plastinkalari muhim biologik vazifalarni o'tab, bu vazifalardan eng avvalo ularning qon ivishidagi rolini qayd qilib o'tish kerak. Ularda trombokinaza, tromboplastin va hokazo (12 ga yaqin) faktorlar bo'lib, bu faktorlar qon ivish jarayonida aktiv ishtirok etadi. Trombotsitlarda 50 ga yaqin fermentlar borligi aniqlangan.

*Limfa.* Umurtqali hayvonlar organizmida qon tomirlar sistemasidan tashqari limfatik tomirlar mavjud. Bu nozik tomirlar ichidan sarg'imtir rangda oqsil tabiatiga ega bo'lgan va o'z tarkibida shaklli elementlarni saqlagan suyuqlik-limfa oqadi. Limfa– limfoplazmadan va shaklli elementlardan iborat. Ximiyaviy tuzilishi jihatidan limfoplazma qon plazmasiga yaqin, ammo limfoplazma tarkibida oqsillar ancha kam. Oqsil fraksiyalaridan albumin limfoplazmada globulindan birmuncha ko'pdir. Oqsillardan tashqari limfoplazmada fermentlar, neytral yog'lar, oddiy karbon suv, erigan mineral tuzlar va mikroelementlar bo'ladi.

Shaklli elementlari asosan limfotsitlar (95–98%), monotsitlardan tashkil topgan. Bundan tashqari, leykotsitlarning boshqa turlari, bir oz miqdorda eritrotsitlar ham uchraydi (64-rasm).

Limfa to'qima va organlarning limfatik kapillyarlarida hujayra oraliq suyuqlik hisobiga hosil bo'ladi va limfatik tomirlar orqali limfa tuguniga quyiladi. U yerdan limfa tomirlariga o'tib va nihoyat venaga quyiladi. Shuning uchun 3 xil limfa suyuqligini tafovut qilish mumkin.

1. Periferik limfa (limfa tugunigacha).
2. Oraliq limfa (limfa tugunidan o'tgandan, so'ng).
3. Markaziy limfa (ko'krak qafasida joylashgan yirik limfatik tomirdagi limfa).



64 – rasm. Limfa surtmasi. 1- eritrotsit, 2- katta limfotsit, 3- o'rtacha limfotsit, 4- kichik limfotsit, 5- monotsit, 6- neytrofil.

Limfa tarkibi organizm holatiga qarab o'zgarib turadi. Periferik limfa tomirlar bir uchi berk naychani eslatadi. Uning ichidagi limfa suyuqligi limfoplazmadan tashkil topgan bo'lib, qon shaklli elementlari ko'rinmaydi. Limfa suyuqligi limfa tugunlaridan o'tish jarayonida limfotsitlarga boyiydi. Markaziy limfa tomirlaridagi limfa suyuqligi qon shaklli elementlarini ko'p tutadi<sup>7</sup>.

### **Biriktiruvchi to'qima**

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

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

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

*Siyrak tolali shakllanmagan biriktiruvchi to'qima.* Siyrak tolali shakllanmagan biriktiruvchi to'qima hujayra elementlari va oraliq moddadan tashkil topgan bo'lib, unda biriktiruvchi to'qimaning barcha turlariga xos hujayralarni uchratish mumkin. Hujayra oraliq moddasida siyrak, turli yo'nalishda yotuvchi tolalar joylashadi. (65-rasm). Hujayralararo modda ko'p bo'lgani uchun biriktiruvchi to'qimaning funksiyasi oraliq moddaning fizik-ximiyaviy xossalariga bog'liq.

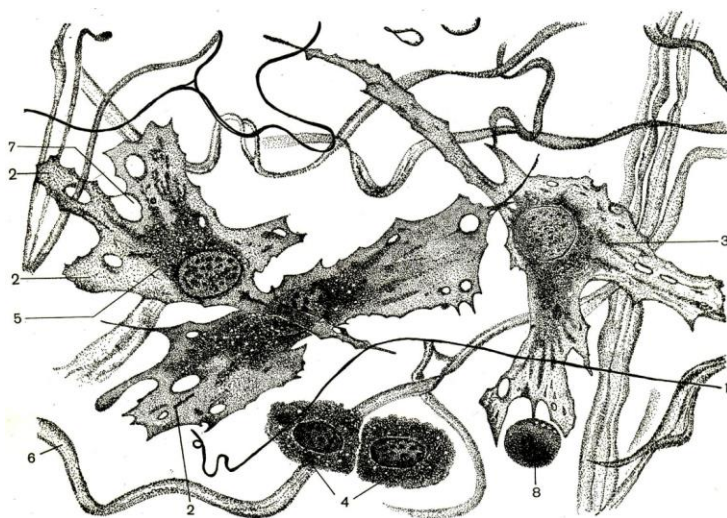
Siyrak tolali biriktiruvchi to'kima kuchli regeneratsiya qobiliyati, yuqori plastik va adaptatsion imkoniyati bilan xarakterlidir.

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

---

<sup>7</sup> Bobrysheva I. V. Kashchenko S. A., **Histology Cytology Embryology**, State establishment, «Lugansk state medical university», «Knowledge», 2011. 116-144 бетлар

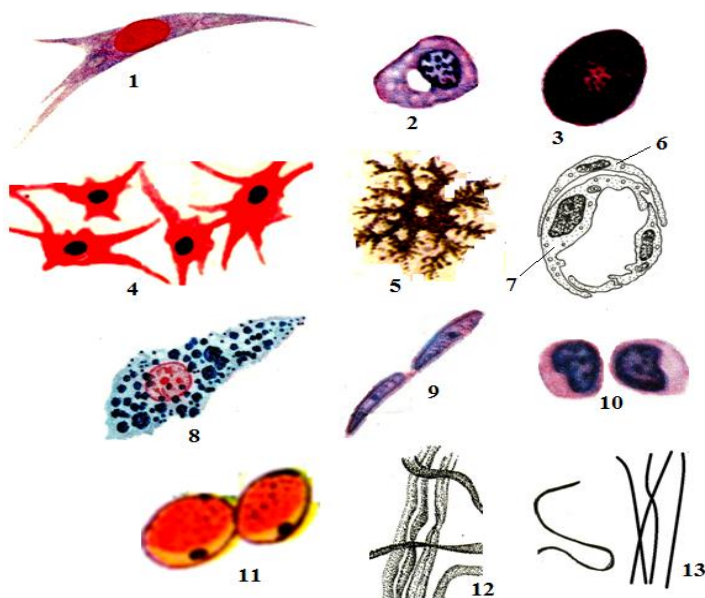
(homeostazni) belgilaydi. Barcha funksiyalar hujayralar va hujayralararo modda vositasida bajariladi.



65- rasm. Siyrak tolali shakllashagan biriktiruvchi to'qima (sxema). 1– elastik tola; 2– fibroblastning ektoplazmasi; 3– fibroblast; 4 – gistotsit; 5 – fibroblastning endoplazmasi; 6 – kollogen tola; 7 – ektoplazmadagi vakuol; 8 - limfotsit.

(kollagenozlarni) va turli jarayonlarga bo'lgan javobini (immunologik reaksiya, yallig'lanish, regeneratsiya) tushunishga yordam beradi.

*Biriktiruvchi to'qimaning hujayra elementlari.* Siyrak biriktiruvchi to'qima hujayra elementlari quyidagi hujayralardan: fibroblast, makrofag, plazmatik (plazmotsit), to'qima bazofili (semiz hujayra), peritsit, retikulyar, adipotsit (lipotsit yoki yog' hujayra), pigment, endoteliy va adventitsial hujayralardan iborat. Bulardan tashqari, biriktiruvchi to'qimada qon orqali o'tgan qon shaklli elementlari (leykotsitlar) ham uchraydi (66- rasm).



66- rasm. Biriktiruvchi to'qimalarning ayrim hujayralari. 1– fibroblast; 2–plazmatik hujayra; 2– hujayra bazofili; 4–retikulyar hujayralar; 5–pigment hujayra; 6 – peritsit; 7–endoteliy hujayralari; 8–makrofag; 9–kam differensiallashgan hujayra; 10– limfotsitlar; 11–yog' hujayralar; 12–kollagen tolalar; 13– elastik tolalar.

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

Fibroblastlar (lat. fibra– tola, yunon. blastos– kurtak) biriktiruvchi to'qimaning asosiy hujayra elementlaridan

Fibroblast yadrosi yirik, cho‘zinchoq shaklda bo‘lib, o‘zida asosan mayda eukromatin tutadi. Kam differensiallashgan fibroblastlar yadrosida bir yoki bir nechta yadrocha uchraydi. Hujayra differensiallanishi davomida yadrochalar yo‘qolib boradi. Hujayra sitoplazmasining submikroskopik tuzilishi ham differensiallanish darajasiga bog‘liqdir. Kam differensiallashgan fibroblastlarda hujayra organoidlari hali unchalik taraqqiy etmagandir. Differensiallanish davomida fibroblastlar sintez qobiliyatiga ega bo‘lgan aktiv hujayralarga aylanadi. Sito plazmada juda yaxshi rivojlangan endoplazmatik to‘r, Golji kompleksi, mitoxondriyalarni, lizosomalarni ko‘rish mumkin.

Gistoximiyaviy analiz hujayra sitoplazmasida mukopolisaxaridlar kompleksi, glikogen, ribonukleoproteid va fermentlar borligini ko‘rsatdi

Fibroblastlar sitoplazmasida, asosan, soxta oyoqlarda (pseudopodiyalarda) diametri 6–7 nm mikrofibrillalar yoki qisqaruvchi ipchalar joylashadi. Hujayra sitoplazmasida mikronaychalar ham bo‘lib, ularning diametri 20–25 nm ga teng. Mikronaychalar hujayra yuzasining turg‘unligini belgilaydi. Fibroblastlar oddiy sharoitda harakatsiz bo‘lib, faqat muayyan sharoitlardagina harakat qila oladi. Hujayra sitoplazmasi pufakchalarga boy, ular asosan hujayra qobig‘i invaginatsiyasi hisobiga hosil bo‘ladi va pinotsitoz vazifasini bajarishi mumkin. Fibroblast sitoplazmasida lipid donachalar, multivezikulyar tanachalar va hatto miyelin tuzilmalar ham uchray turadi. Biriktiruvchi to‘qimada turli darajada yetilgan fibroblast hujayralari uchrayishi mumkin. Ular kam differensiallashgan yosh fibroblastlar, yetuk fibroblastlar va fibrotsitlarni o‘z ichiga oladi. YOSH fibroblastlar mitoz yo‘li bilan ko‘payish qobiliyatiga ega bo‘lib, ularda oqsil sintezi sust darajada bo‘ladi. Funktsional jihatdan eng aktiv hujayralar bo‘lib, yetuk fibroblastlar hisoblanadi. Ular biriktiruvchi to‘qimaning hujayra oraliq moddasini ishlab chiqaruvchi asosiy hujayralardir. Bu hujayralar sitoplazmasida fibrillar oqsillar (kollagen, elastin), sulfatlangan va sulfatlanmagan glikozaminoglikanlar, proteoglikanlar sintezlanadi va hujayra oraliq muhitiga chiqariladi. Biriktiruvchi to‘qimada tolalar va asosiy modda hosil bo‘lishi, jarohatlarning, yaralarning bitishi va chandiq hosil bo‘lishi, to‘qimaga tushgan yot tanachalar atrofida kapsula hosil bo‘lishi – bularning hammasi yetuk fibroblastlar faoliyatining natijasidir. *Fibrotsitlar* – fibroblastlarning definitiv shakli bo‘lib, bu hujayralarda organoidlar keskin kamaygan bo‘ladi. Shu tufayli fibrotsitlarda yuqorida qayd etilgan moddalarning sintezi deyarli to‘xtaydi.

Ba‘zi bir sharoitlarda (masalan, homiladorlik paytida bachadonda) fibroblastlar sillik muskul hujayralariga o‘xshash bo‘lgan miofibroblastlarga aylanishi mumkin. Miofibroblastlar sillik muskul hujayralaridan juda yaxshi taraqqiy etgan endoplazmatik to‘r tutishi bilan farqlanadi. Va, nixoyat, ma’lum bir sharoitlarda biriktiruvchi to‘qimada fibroblast hujayralari ham paydo bo‘lishi mumkin. Bu hujayralar gidrolitik fermentlarga boy bo‘lib, ular keragidan ortiq hosil bo‘lgan hujayra oraliq moddaning yemirilishi va so‘rilib ketishida ishtirok etadilar.

Fibroblast hujayralari embrionda mezenxima hujayralaridan, voyaga yetgan organizmda esa o‘zak hujayralardan hosil bo‘ladi. Dastavval fibroblastlarning boshlang‘ich hujayralari differensiallashib, ulardan yosh fibroblastlar, so‘ngra esa

yetuk fibroblastlar hosil bo'ladi. Yetuk fibroblastlar ko'payish va sintez qilish qobiliyatini yo'qotgandan so'ng fibrotsitlarga (definitiv shaklga) aylanadilar. Fibroblastlarning boshlang'ich hujayralari ikki xil bo'lishi mumkin deb hisoblanadi. Ularning birinchi xilidan qisqa muddat (bir necha hafta) yashovchi va himoya – trofik to'qimalarda uchrovchi fibroblastlar, ikkinchisidan esa uzoq (bir necha oylar) yashovchi va tayanch to'qimalarda joylashuvchi fibroblastlar takomillanadi. Makrofaglar biriktiruvchi to'qimaning fibroblastlardan keyingi ko'p uchraydigan hujayralari hisoblanib, biriktiruvchi to'qima hujayralarining taxminan 10–20% ini tashkil qiladi. Bu hujayralarning ikki turi farq qilinadi: siyrak biriktiruvchi to'qimada joylashgan erkin makrofaglar va o'troq makrofaglar. O'troq (fiksatsiyalangan) makrofaglar jigar, taloq, suyak ko'migi, limfa tugunlari, markaziy nerv sistemasi (mikrogliya) va yo'ldoshda uchraydi. Makrofaglar yumaloq va ovalsimon shaklga ega bo'lib, elektron mikroskop ostida qaralganda sitoplazma qobig'i o'simtalarini ham ko'rish mumkin. Hujayra yadrosi xromatinga boy, uning sitoplazmasida organoidlardan tashqari ko'p miqdorda kiritma va vakuolalar bo'ladi. Sitoplazmadagi kiritma va vakuolalar makrofaglarning biriktiruvchi to'qimaning modda almashinuvida aktiv ishtirok etishidan darak beradi. Elektron mikroskop ostida bu hujayralarda donalar endoplazmatik to'r, Golji kompleksi elementlari, mitoxondriya va lizosomalarni ko'rish mumkin. Tinch holatda makrofaglar harakat qilmay, infeksiya tushganda o'lchamlari kattalashadi va ular amyobasimon harakat qila boshlaydi. Makrofaglar kuchli fagotsitoz qilish qobiliyatiga ega bo'lib, organizmni turli bakteriya va mikroblardan, har xil yot jinslardan hamda to'qimada hosil bo'lgan degenerativ elementlardan tozalashda katta rol o'ynaydi. Shuning uchun ham ularni biriktiruvchi to'qimaning «sanitarlari» deb atash mumkin. Makrofaglarning o'ziga xos xususiyatlaridan biri ular sitoplazmasining turli xil lizosomalarga boyligidir. Makrofaglarda oqsil sintez qilish jarayoni yuqori bo'lib, u lizosomalarda to'planadigan har xil fermentlar hosil bo'lishida ishlatiladi. Qon yaratuvchi a'zolarining makrofag hujayralari, jigar yulduzsimon hujayralari, nerv to'qimasining fagotsitoz qilish qobiliyatiga ega bo'lgan gliya elementlari (mikrogliya), o'pka to'qimasidagi «chang» hujayralari organizmda diffuz tarqalgan. himoya vazifasini o'tovchi hujayralar majmuasini hosil qilib, ularni «mononuklear fagotsitlar sistemasi» deb yuritiladi. Makrofaglar organizmning immunologik javobida muhim o'ri egallab, immunokompetent hujayralarga antigen to'g'risida ma'lumot yetkazib beradi. Bundan tashqari, makrofaglar turli xil biologik aktiv moddalar ishlab chiqarish qobiliyatiga ham ega. Butungi kunda makrofaglar ishlab chiqaradigan 40 dan ortiq moddalar aniqlangan. Ularga turli monokinlar, prostaglandinlar, siklik nukleotidlar, interferon, lizotsim, turli fermentlar (proteazalar, kislotali gidrolazalar, glyukuronidazalar) va boshqalar misol bo'la oladi. Makrofaglarning limfotsitlar hayotiy faoliyatini, ularda bo'ladigan proliferatsiya va differensiatsiya jarayonlarini boshqarishdagi roli ham kattadir. T- va V-limfotsitlarga ijobiy ta'sir ko'rsatuvchi moddalar mediatorlar yoki monokinlar nomi bilan yuritilib, ulardan eng muhimi interleykin -I hisoblanadi.

Makrofaglar T- va V-limfotsitlarning proliferatsiya va differensiallanishini susaytiruvchi interferon va prostaglandinlar kabi moddalar ham ishlab chiqaradi. Nixoyat, makrofaglar hujayraviiy immunitet jarayonlarida ham faol ishtirok etadi. Ular o'zlaridai yot va o'sma hujayralarni halok qiluvchi sitotoksinlar ishlab chiqaradi. Makrofaglar hujayraviiy immunitetning asosiy hujayralari bo'lmish T-killerlarning faoliyatini boshqarishda ham qatnashadi.

Makrofaglar turli xil to'qimalar va organlarda joylashishiga qarab o'ziga xos xususiyatlarga ega bo'lishi mumkin. Masalan, suyak to'qimasidagi makrofaglar (osteoklastlar) boshqa to'qimalardagi makrofag hujayralariga nisbatan bir necha bor yirikroq, gidrolitik fermentlarga boy va 2 yoki undan ortiq yadroga egadir. Bundan tashqari, makrofaglarning joylashishi va bajaradigan vazifasi ularning plazmolemmasida joylashgan maxsus antigenlar va retseptorlarga ham bog'liq. Makrofaglarning aktiv fagotsitoz qilishi asosan ularning yuzasida joylashgan G's va Sz retseptorlar bilan bog'liqdir. Bu retseptorlar makrofaglarga yot zarrachalarni tanib olish va fagotsitoz qilish imkon iyatini yaratadilar.

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

Oxirgi yillarda makrofaglarga juda yaqin bo'lgan, ammo ulardan farq qiluvchi hujayralar topildi. Bu hujayralar uzun, barmoqsimon o'siqlari borligi tufayli «interdigitirlovchi» (inter-oraliq, digitis-barmoq) retikulyar hujayralar (IDH) nomini olgan. Ular ayrisimon bezda (timusda), limfatik tugunlar, taloq va immun sistemaning boshqa periferik organlarining timusga aloqador zonalarida (T-zonada) joylashadi. Bundan tashqari, IDH terida ham uchrab, Langergans hujayralari nomi bilan yuritiladi. ID hujayralarning takomili aynan makrofaglarnikiga o'xshashdir. Bu ikkala hujayra qizil suyak ko'migidagi o'zak hujayralardan takomil topadi. O'zak hujayralardar dastavval monoblastlar hosil bo'ladi. Ular o'z navbatida promonotsit, keyin esa monotsit hujayralarga aylanadi. Qonda aylanadigan monotsitlar to'qimalarga tushib makrofaglarga yoki ID hujayralarga aylanishi mumkin. Demak, IDH va makrofaglar bir manbaning mahsulotlaridir. Shu bilan birga ID hujayralar makrofaglardan tuzilishi va faoliyati bilan farqlanadi. Ularning o'zaro umumiyligi quyidagicha:

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

– ikkala tip hujayralar ham plazmolemmalarida 1a-retseptorlar tutadi, ya'ni ular limfotsitlarga antigen to'g'risidagi ma'lumotni yetkazish qobiliyatiga egadir.

Makrofaglar va ID hujayralarning asosiy farqlari quyi- dagilardan iborat:

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

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

Xulosa qilib aytganda, ID hujayralar ham mononuklear fagotsitlar sistemasining teng huquqli a'zolari bo'lib, makrofaglar singari monotsitlardan taraqqiy etadi. Ular asosan T-zonalarda va timusda uchraydi, immun organlarda limfotsitlar uchun mikromuhit yaratib beruvchi asosiy hujayralardan biri hisoblanadi.

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

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

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

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

Plazmatik hujayralarning bir necha turlari farqlanadi: plazmoblastlar, proplazmotsitlar va yetuk plazmatik hujayralar. Plazmoblast hujayrasida RNK to'planadi va bu hujayra intensiv oqsil sintez qiladi. Antitelolarning hosil bo'lishi plazmoblastlarning yetilgan plazmatik hujayraga aylanishi bilan bog'liq. Bunda bir necha ketma-ket hujayra bo'linib, bir plazmoblastdan o'nlab yetilgan plazmatik hujayralar hosil bo'ladi. Immunologik aktiv klon antigen kiritilgandan 1–2 kundan

so'ng plazmoblastlarning bo'linishidan hosil bo'ladi. Plazmoblastlar tez bo'linuvchi hujayralardir. Ular proplazmotsitlar bosqichiga o'tib, ko'p miqdorda immunoglobulin hosil qiladi. Shu bilan ularda ko'payish qobiliyati saqlanib qoladi. So'ngra proplazmotsitlar yetilgan, ko'payish qobiliyatini yo'qotgan hujayralarga aylanadi. Hujayra bo'linishidan boshlab, ya'ni klon hosil bo'lishidan to yetilgan plazmatik hujayralar hosil bo'lguncha 3 sutka o'tadi. Antitelo hosil bo'lishining to'xtashi antitelo hosil qiluvchi hujayralar populyatsiyasining so'nishi bilan bog'liq. Antigen to'qimaga tushganda unda plazmatik qatorning hamma hujayralari, ko'proq yetilgan plazmatik hujayralar bo'ladi. Lekin immunologik reaksiya boshlanishida avval antitelo hosil qiluvchi plazmoblastlar, undan so'ng yetilgan hujayralar ko'payadi. Immunologik reaksiyaga tayyorlik boshlang'ich hujayraga bog'liq bo'lib, yetilgan hujayralarga bog'liq emas. Bir plazmatik hujayra faqat bir immunologik spetsifik antitelo hosil qiladi.

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

To'qima bazofillarining donachalarida saqlanadigan geparin va gistamin to'qimalar muhiti doimiyligini (homeostazni) ta'minlashda muhim rol o'ynaydi. Geparin donachalar mahsulotining qariyb 30% ini tashkil etib, sulfatlangan kislotali glikozaminoglikanlarga kiradi. U qon ivishiga to'sqinlik qiladi, hujayralararo moddaning o'tkazuvchanligini pasaytiradi va yallig'lanish jarayonini susaytiradi. Gistamin esa kuchli aktiv modda bo'lib, kapillyarlar devorining o'tkazuvchanligini oshiradi va qon tomirlarni kengaytiradi. Shu xususiyatlari tufayli to'qima bazofillaridan ajralib chiqadigan gistamin turli xil allergiya reaksiyalarida ishtirok etadigan asosiy moddalardai biri bo'lib hisoblanadi. Gistamindan tashqari, allergiya reaksiyalarida to'qima bazofillari ajratib chiqaradigan moddalar, jumladan, allergiyaning sekin ta'sir ko'rsatuvchi moddasi, trombotsitlarni aktivlovchi modda, neytrofil va eozinofillarning xemotaksisini kuchaytiruvchi modda va boshqalar ishtirok etadi.

Bu moddalarning hujayradan tashqariga chiqishi degranulyatsiya deb atalib, u turli usul bilan amalga oshishi mumkin. Degranulyatsiya jarayonida to'qima bazofillarining hujayra qobig'ida joylashgan maxsus retseptorlari muhim o'rin tutadi. Bu retseptorlar organizmga tushgan yot antigenlarning antitelolar bilan hosil qilgan maxsus «antigen+antitelo» kompleksini o'ziga biriktirib olib, natijada,

hujayradan yuqorida qayd qilingan moddalarning ajralib chiqishiga olib keladi. Hozirgi paytda allergiya kasalliklarida immunoglobulinlarning maxsus YE sinfi (Ig YE) muhim rol o'ynashi tasdiqlangan. Allergiya reaksiyalariga moyil bo'lgan organizmda antigenlarga yoki allergenlarga qarshi ko'p miqdorda Ig YE ishlab chiqariladi. «Allergen+Ig YE» kompleksi esa to'qima bazofillarining retseptorlari bilan bog'lanib, hujayralar degranulyatsiyasiga sabab bo'ladi. Demak, bu holatlarda Ig YE himoya vazifasini o'tash o'rniga to'qimalarda muhit doimiyligini buzilishga olib keladi.

To'qima bazofillariga tuzilishi va ximiyaviy tarkibi jihatidan qondagi bazofil leykotsitlar juda yaqin turadi. Ammo «bazofil leykotsitlarning qizil suyak ko'migidagi o'zak hujayralardan kelib chiqishi tasdiqlangan bo'lsa, to'qima bazofillarining kelib chiqish manbai hozirgacha aniq ko'rsatilmagan. To'qima va qon bazofillarining tuzilish va faoliyat jihatidan o'xshashligi, bu ikkala hujayralarning son jihatidan bir-birini to'ldirib turishi to'qima bazofillari ham o'zak hujayralardan kelib chiqadi degan taxminga dalil bo'la oladi. To'qima bazofillarida mitoz bo'linishining juda kam uchrashi ham bu fikrning qo'shimcha isbotidir.

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

Elektron mikroskopda endoplazmatik to'r va Golji kompleksining juda sust rivojlanganligini ko'rish mumkin. Yog' tarkibi turlicha bo'lib, iqlim sharoitiga va ovqatlanish turiga bog'liq.

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

Pigment hujayralar siyrak biriktiruvchi to'qimaning ma'lum joylarida, ko'zning qon tomirli va rangdor pardalarida, terida, sut bezi so'rg'ichi, anus (chiqaruv) teshigi atrofida ko'proq uchraydi. Pigment hujayralar noto'g'ri shakldagi kalta o'simtali hujayralar bo'lib, sitoplazmasida mayda-mayda pigment donachalarini tutadi. Bu pigment melanin deb atalib, mikroskopda to'q jigarrang bo'lib ko'rinadi. O'zida pigment saqlovchi hujayralar melanoforotsitlar, pigment sintez qilish xususiyatiga ega bo'lgan hujayralar esa melanoblastotsit yoki

melanotsitlar deb ataladi. Melanin pigmenti melanoblastotsit hujayralarining sitoplazmasida tirozin aminokislotasining oksidlanish mahsulotlarini polimerizatsiyasi natijasida hosil bo'ladi. Tirozin esa melanoblastotsit mitoxondriyalari tarkibida bo'luvchi tirozinaza fermenti ta'sirida hosil bo'ladi.

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

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

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

Qon yaratuvchi a'zolarida (timus bundan mustasno) retikulyar hujayralar bo'lajak qon hujayralari (eritrotsitlar, granulotsitlar va V-limfotsitlar) uchun maxsus mikromuhit yaratishda ishtirok etadi. Ular suyak ko'migida, taloqda va limfa tugunlarida V-limfotsitlar joylashadigan zonalarda uchrab, «follikulyar dendritik hujayralar» (FDH) nomi bilan yuritiladi. FDH dan tashqari, bu a'zolarida fibroblastlarga o'xshab ketadigan va kam differensiallashgan retikulyar hujayralar uchraydi. Xulosa qilib aytganda, retikulyar hujayralar mezenxima mahsuloti bo'lib, qon va immunokompetent hujayralari uchun mikromuhit tashkil etuvchi hujayralardan biridir.

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

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

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

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

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

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

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

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

Peritsitlarning o'ziga xos xususiyatlaridan biri ularning hamma tarafdan bazal membrana bilan o'ralgan holda joylashishidir. Bazal membrana peritsitga yaqin yerda ikkiga bo'linib, hujayrani qamrab oladi. Peritsitlar ovalsimon yoki noto'g'ri shaklga ega bo'lishi mumkin. Ba'zan peritsitlar tuzilishi jihatdan limfotsitlarga juda o'xshab ketadi. Bu hujayralarda ba'zan nerv oxirlarining tugallanishi peritsitlar qon kapillyarlari teshigining kattaligini boshqarib turadi, degan fikrga olib keladi. Keyingi yillarda peritsitlarga ma'lum bir sharoitda biriktiruvchi to'qimaning boshqa hujayralariga (fibroblastlarga) aylanadigan o'ziga xos hujayralar sifatida qaralmoqda.

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

*Siyrak biriktiruvchi to'qimaning hujayralararo moddasi.* Siyrak biriktiruvchi to'qimaning hujayralararo moddasi amorf (asosiy) moddadan va uch turli tolalardan iborat. Kollagen va elastik tola tolalarning asosiy qismini tashkil etib, unda retikulyar tolalar kam uchraydi.

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

*Asosiy modda.* Asosiy, amorf yoki sement modda gomogen massa bo'lib, kolloiddan iborat. Amorf modda biriktiruvchi to'qima takomilining ilk bosqichlarida hosil bo'lib, avvaliga tolalar ko'proq bo'ladi, keyinchalik amorf modda differensiallashib, biriktiruvchi to'qimaning bir turida, masalan, terida kam, tog'ayda esa ko'proq glikozaminoglikanlar (mukopolisaxaridlar) tutadi.

Normal sharoitda asosiy modda gel konsistensiyasiga ega. Uning tarkibiga biriktiruvchi to'qima hujayralarida sintezlanuvchi moddalar (sulfatlangan glikozaminoglikanlar – xondiotinsulfat, geparinsulfat, keratinsulfat, gialuron kislotasi; fermentlar, immun tanachalar) va qon tomir orqali keluvchi moddalar (albumin, globulin, vitaminlar, gormonlar, ionlar, suv, fermentlar, immun tanachalar va metabolitlar) kiradi. Bu komponentlarning miqdori fiziologik va patologik holatlarda o'zgarib turadi. Glikozaminoglikanlar, xususan, gialuron kislotasi, xondriatin sulfat va geparin sulfat asosan oqsillar bilan kompleks holatda bo'ladi. Amorf moddaning miqdori biriktiruvchi to'qimaning turli qismlarida turlicha. Qontomir kapillyarlari atrofida, yog' hujayralari to'plangan joylarda yoki retikulyar hujayra ko'p bo'lgan qismlarda amorf modda kam bo'ladi. Lekin biriktiruvchi to'qimaning epiteliy bilan chegaradosh qismlarida amorf modda ko'p. Bu yerda amorf modda kollagen va retikulyar tolalar bilan birga chegara membranasini (bazal plastinkani) hosil qiladi.

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

*Siyrak biriktiruvchi to'qima tolalari.* Kollagen tolalar (fibrae collagenosae). Kollagen (yunon. kolla – yelim, genos – yaratmoq, vujudga keltirmoq, yelim hosil qiluvchi demakdir) faqatgina asl biriktiruvchi to'qimada bo'lmay, balki suyakda – ossein tog'ayda –xondrin tolalar nomi bilan mavjud. Kollagen tolalar siyrak biriktiruvchi to'qimada turli yo'nalishda yotuvchi to'g'ri yoki egri-bugri tortmalar holida joylashadi. Kollagen tolalar tarkibida fibrillyar oqsil – kollagen bo'lib, u fibroblast hujayralarida polipeptid zanjirlar (prokollagen) shaklida hosil bo'la boshlaydi.

Har bir zanjir uch turli aminokislotadan iborat bo'lib, ulardan birinchisi xohlagan aminokislota, ikkinchisi prolin yoki lizin, uchinchi esa glitsindir. Bu aminokislotalar zanjirda ko'p marta xuddi shu tartibda qaytariladi. Prolin va lizin darhol gidroksiprolin yoki gidroksilizingacha oksidlanadi. Hujayra ichida 3 ta kalta polipeptid zanjirlar bir-biriga o'raladi va tripletlar hosil qiladi. Har bir triplet molekulasi uch polipeptid zanjirdan iborat bo'lib, uni 1,4 nm, uzunligi 280–300 nm ga teng. Bu tripletlar tropokollagen deb nomlanadi. Uning molekulyar og'irligi 360000 ga teng.

Tropokollagen oqsili hujayra tashqarisiga sekretiya qilinadi. Tropokollagen tolalari bir-biriga ulanib, protofibrillarni hosil qiladi. So'ngra ATF ishtirokida polimer zanjirlar vodorod bog'lar yordamida yonma-yon ulanib «birlamchi fibrillalarni» (75 nm ga teng) hosil qiladi. Ularda ko'ndalang chiziqlarni ko'rish mumkin. Ko'ndalang chiziq polimerizatsiya qilish davrida hosil bo'lib, tropokollagen molekulalarining orasida qoladigan bo'shliqqa bog'liq.

Birlamchi fibrillalar birlashib, eni 5–15 mkm, uzunligi turlicha bo'lgan kollagen fibrillalarni hosil qiladi. Shunday qilib, kollagen tolalar birlamchi fibrillalardan, ular esa protofibrillalardan, protofibrillalar esa tropokollagenlardan iborat.

Hozirgi vaktda kollagenning 12 tipi mavjud. Bu tiplar har xil a'zolarida bo'lgan kollagenning ximiyaviy tarkibi, joylashishi va xususiyatlariga ko'ra tafovut qilinadi:

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

II tip – gialin va tolali tog'aylarda joylashadi.

III tip – homila terisining dermasida, retikulyar to'qimada va yirik qon tomirlar devorunda uchraydi.

IV tip – bazal membranalarda va ko'z gavharini o'rovchi kapsulada joylashadi. Qolgan V–XII tipdagi kollagenlarning xususiyatlari hali aniq emas.

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

*Elastik tolalar.* Elastik tolalarning hosil bo'lishi kollagen tolalarning hosil bo'lishiga o'xshaydi.

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

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

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

**Retikulyar tolalar.** Biriktiruvchi to‘qimaning ba’zi turlarida, qon yaratuvchi a‘zolar stromasida, jigarda, qon tomirlar (asosan kapillyarlar), muskul va nerv tolalari atrofida kollagen va elastik tolalardan tashqari retikulyar yoki retikulin tolalar ham uchraydi. Bu tolalar III tipdagi kollagenga kirib, kumush tuzlari bilan impregnatsiya qilinganda aniq ko‘ringani uchun ba‘zan argirofil (yunon. argyros – kumush) tolalar deb ham yuritiladi. Retikulyar tola (rete – to‘r) deb nomlanishi ularning to‘r hosil qilishini bildiradi.

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

## 7- mavzu. MAXSUS XUSUSIYATGA EGA VA ZICH TOLALI BIRIKTIRUVCHI TO‘QIMALAR.

**Tayanch iboralar:** *yog‘ to‘qimasi, pigment to‘qimasi , retikulyar to‘qimani, fastsiyalar, aponevrozlar, diafragmaning pay markazlari, ba’zi organlarning kapsulasi, tog‘ay ustki pardasi, sklera, tuxumdon va urug‘donlar pardalari.*

### **Mashg‘ulot rejasi:**

1. Maxsus xususiyatlarga ega biriktiruvchi to‘qimalar.
2. Shakllanmagan zich tolali biriktiruvchi to‘qima.
3. Pay va fibroz membranalarning tuzilishi.
4. Elastik biriktiruvchi to‘qima.

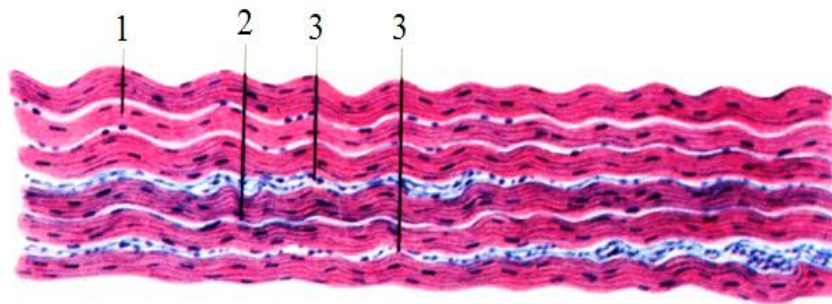
Siyrak va zich tolali biriktiruvchi to‘qimalar orasida keskin chegara o‘tkazish mushkul, chunki organizmda biriktiruvchi to‘qimaning hujayralar va hujayralararo modda nisbati asta- sekin o‘zgaradi. Tolalarning joylanish tartibi bo‘yicha zich tolali biriktiruvchi to‘qimaning shakllangan va shakllanmagan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

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

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

**Paylar.** Paylar pishiq tortmalar bo‘lib, muskullar shu paylar orqali suyakka birlashadi. Paylar bir-biriga parallel yotuvchi yo‘g‘on kollagen tolalardan tashkil topgan. Kollagen tolalar orasida elastik to‘r yotadi (71-rasm). Ularning orasida asosiy modda joylashadi. Biriktiruvchi to‘qima hujayralaridan esa tolalar orasida yotuvchi fibrotsitlarga bo‘ladi. Fibrotsitlar to‘rtburchak, uchburchak yoki trapetsiya shakliga ega bo‘lib, yon tomondan tayoqcha shaklini eslatadi. Bu hujayralarni pay hujayralari deb ham nomlanadi.

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



71- rasm. Zich tolali shakllangan biriktiruvchi to‘qima. Payning bo‘ylama kesimi. 1 – kollagen tolalar; 2 – fibrotsitlar; 3 - endotenoniy.

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

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

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

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

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

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

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

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

Retikulyar to‘qimani ichak shilliq qavatida, buyrakda va boshqa organlarda ham uchratish mumkin. Uning asosiy vazifalaridan biri qon shaklli elementlari ishlanib chiqishida maxsus mikromuhit hosil qilishdir. Bu to‘qima hosil qilgan qovuzloqlarda rivojlanayotgan qon shaklli elementlarining turli hujayralarini uchratish mumkin. Retikulyar to‘qimaning ba’zi hujayralari to‘rdan ajrab, erkii retikulyar hujayralarni hosil kiladi. Taloq va limfa tugunining retikulyar to‘qimasidan qon yoki limfa doimo o‘tib turadi. Shuning uchun bu a’zolarining retikulyar hujayralari yot antigen bilan to‘qnashadi va shu antigen to‘g‘risida limfotsitlarga ma’lumot yetkazib beradi.

*Yog‘ to‘qimasi.* Yog‘ hujayralari biriktiruvchi to‘qimaning ma’lum qismlarida to‘planib, yog‘ to‘qimasini hosil qiladi. Ikki xil yog‘ to‘qimasi tafovut qilinadi: oq va qo‘ng‘ir.

*Oq yog‘ to‘qimasi* hujayralari yuqorida tasvirlangan tuzilishga ega bo‘lib, u yog‘ to‘qimasining asosiy qismini tashkil etadi. Qo‘ng‘ir yog‘ to‘qimasi odamda ilk yoshlik davrida (kuraklar atrofida va tananing yon taraflarida) uchraydi. Qo‘ng‘ir yog‘ to‘qimasi hujayralari sitoplazmasida mayda yog‘ tomchilari orasida donador endoplazmatik to‘r, Golji kompleksi, ko‘p miqdorda mitoxondriya va glikogen kiritmalari joylashadi. Yog‘ hujayralaridagi ditoxromlar yog‘ to‘qimasiga qo‘ng‘ir tus beradi. Yog‘ hujayralaridagi yog‘ to‘plamlari energetik manba hisoblanadi. 100 g yog‘ yonganda energiyadan tashqari 107,1 g suv ajraladi. Shunday qilib, suv yetishmaganda yog‘ suv manbai bo‘lib ham xizmat qiladi.

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

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

*Shilliq to'qima.* Bu to'qima faqatgina embrionlarda uchraydi. Uning hujayralari asosan fibroblastlar bo'lib, asosiy moddada juda ko'p miqdorda gialuron kislotasi uchraydi. Bu kislota amorf yoki asosiy moddaga dirildoq yoki shilliksimon xususiyat beradi. Homiladorlikning ikkinchi yarmidan boshlab asosiy moddada kollagen tolalarining miqdori oshadi va shillik to'qima siyrak tolali biriktiruvchi to'qima shaklini ola boshlaydi.

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

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

Ichki muhit tuzilmalari bo'lgan qon va biriktiruvchi to'qima hujayralari kelib chiqishi, tuzilishi va faoliyati bo'yicha bir- biri bilan uzviy bog'liqdir. Sog'lom organizmda ular orasidagi munosabat yaqqol ko'zga tashlanmaydi. Ba'zi kasalliklarda (masalan, yallig'lanish jarayonida), bu hujayralarning birgalikda faoliyat qilishini aniq ko'rish mumkin. *Yallig'lanish* – bu to'qimalarda turli shikastlovchi ta'sirlarga javoban vujudga keladigan himoya jarayonidir. Bu jarayon bir-biridan keskin chegaralanmagan bir necha bosqichlardan iborat bo'lib, uning har bir bosqichida qon va biriktiruvchi to'qimaning ma'lum bir hujayralari asosiy o'rin tutadi. To'qima jarohatlanganda yoki unga yot zarrachalar (masalan, mikroblar) tushganda dastavval shu joydagi qon kapillyarlarining kengayishi va devorining o'tkazuvchanligi oshishi kuzatiladi. Natijada, yallig'lanish maydonida to'qima suyuqligining miqdori keskin oshadi va shish hosil bo'ladi. Yallig'lanish maydonidagi parchalanish mahsulotlari bu yerga neytrofil leykotsitlarni jalb qiladi (xemotaksis). Qon kapillyarlari devori orqali chiqqan neytrofil leykotsitlar yallig'lanish maydoni atrofida to'planadi va leykotsitar valni hosil qiladi. Neytrofil leykotsitlar yot zarrachalarni fagotsitoz qiladi va shu bilan birga o'zlari ham ko'p miqdorda yemiriladi. Keyingi bosqichda yallig'lanish maydoni atrofiga ko'p

miqdorda monotsitlar va limfotsitlar to'planadi. Monotsitlar makrofaglariga aylanib, yot zarrachalarni fagotsitoz qiladi. Yallig'lanish maydoni yot zarrachalardan va yemirilgan hujayra koldiqlaridan tozalangandan so'ng bu yerda qayta tiklanish (regeneratsiya) bosqichi amalga oshadi. Bu bosqichda yallig'lanish maydonida ko'p miqdorda fibroblastlarning hosil bo'lishi kuzatiladi. Ular kollagen tolalarini ishlab chiqarib, jarohatlangan joyning qayta tiklanishini ta'minlaydi. Shunday qilib, yallig'lanish jarayonida shartli ravishda ketma-ket keladigan uch bosqichni qayd qilish mumkin: a) leykotsitlar; b) makrofaglar; v) fibroblastlar bosqichlari. Bu jarayonda aytib o'tilgan hujayralardan tashqari to'qima bazofillari, eozinofil va bazofil leykotsitlar ham ishtirok etadi.

Ichki muhit tuzilmalarining, ya'ni qon va biriktiruvchi to'qima hujayralarining o'zaro munosabatini rangli sxemada keltirilgan. Bu sxema professorlar Q.R.To'xtayev, A.I.Yo'ldoshevlar olib borgan ko'p yillik tadqiqotlar asosida tuzilgan bo'lib, ikki asosiy qismdan iborat. Uning birinchi qismida qon hujayralarining taraqqiyoti keltirilgan. Bu yerda qonning o'zak hujayralaridan to yetuk qon shaklli elementlari hosil bo'lgunga qadar kechadigan jarayonda bo'ladigan morfologik o'zgarishlar, o'z ifodasini topgan. Sxemaning ikkinchi qismi esa to'qimalarga o'tgan qon hujayralarining biriktiruvchi to'qima va epiteliy to'qimasi hujayralari bilan o'zaro munosabatini aks ettiradi. Yot zarrachalar, masalan, mikroblar, ichki muhitga jarohatlangan teri yoki shilliq pardalar epiteliysi orqali kiradi. Ularga javoban kapillyarlar va post kapillyar venulalar devori orqali leykotsitlar chiqadi. Ular bazal membranadan o'tib, epiteliy orasiga kirishi va bu yerda yot zarrachalar bilan uchrashishi mumkin. Epiteliy jarohatlanganda yot zarrachalar shilliq qavatning xususiy pardasiga kirishi mumkin. Bu holda qon va biriktiruvchi to'qima hujayralarining himoya vazifasi bevosita shu yerda amalga oshadi.

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

## 8- mavzu. TOG'AY VA SUYAK TO'QIMASI.

**Tayanch iboralar:** xondrotsit va xondroblast, izogen grupp, gialin, elastik va tolali tog'ay, osteokollagen tolala, apatitgidrooksid, osteotsitlar, osteoblastlar, osteoklastlar, retikulofibroz, periost, endosteum, gavers sistemasi

### **Mashg'ulot rejasi:**

1. Tog'ay to'qimasining tuzilishi
2. Tog'ay to'qimasining xillari
3. Suyak to'qimasining tuzilishi va funksiyasi
4. Suyak to'qimasining xillari.

**Tog'ay to'qimasi.** Tog'ay to'qimasi biriktiruvchi to'qimaning bir turi bo'lib, tog'ay hujayralaridan va hujayralararo moddadan tashkil topgan. Uning

tarkibida 70–80% suv, 10–15% organik moddalar va 4– 7% mineral tuzlar bor. Organik moddalar asosan oqsil, lipid, glikozaminoglikan va proteoglikanlardan iborat. Oqsillar ichida fibrillar oqsillar (kollagen, elastin) va nrofibrillar oqsillarni farq qilish mumkin. Togʻay toʻqimasidagi glikozaminoglikan va proteoglikanlar asosan hujayra oraliq moddasining asosiy moddasida boʻladi. Ular togʻay toʻqimasining fizik- kimyoviy xossalarini (zichligini yoki turgorini) belgilaydi.

*Togʻay toʻqimasining hujayra elementlari.* Togʻay toʻqimasida 2 xil asosiy togʻay hujayralari: xondrotsitlar va xondroblastlar farq qilinadi. Xondrotsitlar oval yoki yumaloq boʻlib, hujayra yuzasida mikrovorsinkalar tutadi. Hujayralar hujayralararo moddadagi maxsus boʻshliqlarda yakka-yakka yoki toʻp-toʻp boʻlib joylashadi. Toʻp-toʻp boʻlib joylashgan hujayralar umumiy boʻshliqda yotib bir dona boshlangʻich hujayraning boʻlinishi natijasida hosil boʻladi. Bu toʻp hujayralar izogen gruppaga deb nomlanadi. Har bir hujayrada bitta yoki ikkita yadrocha tutuvchi yumaloq yadro boʻladi. Hujayraning sitoplazmasi bir oz bazofil boʻlib, tor halqa shaklida yadro atrofida oʻraydi. Hujayra organoidlari koʻp emas. Rivojlanayotgan togʻay hujayralar sitoplazmasida koʻp miqdorda mitoxondriyalar, Golji kompleksi va endoplazmatik tur joylashadi. Togʻay hujayralarini gistoximik usullar bilan oʻrganilganda unda glikogen, lipidlar mavjudligini hamda bir qator fermentlarning yuksak aktivligi aniqlangan. Togʻay hujayralarining ikkinchi turi xondroblastlardir. Ular togʻay usti pardasining ostida, togʻay toʻqimasining periferiyasida joylashgan boʻlib, yassilashgan shaklga ega va yakka-yakka boʻlib hujayralararo moddada yotadi.

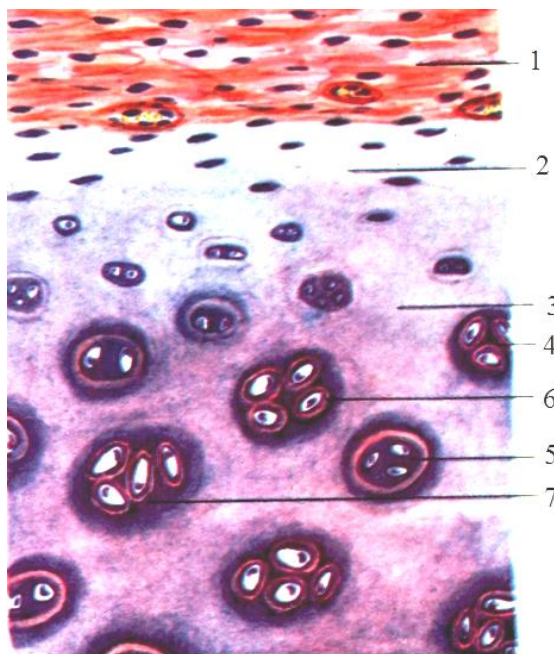
Xondroblastlar xondrotsitlarga nisbatan kengroq sitoplazmaga ega boʻlib, ribonuklein kislotaga boy boʻlganligi sababli sitoplazmasi bazofil boʻyaladi. Elektron mikroskop ostida xondroblast hujayralarida endoplazmatik toʻrning parallel membranalari koʻrinadi. Bu holat hujayraning yuqori sintetik faoliyatidan darak beradi. Sitoplazmada glikogen va mukopolisaxaridlarning katta toʻplamlari aniqlanadi. Baʼzan endoplazmatik toʻr membranalari hujayra qobigʻiga yaqinlashadi. Hujayraning bunday tuzilishi sekret ishlovchi hujayralarga xosdir. Xondroblastlar takomillashish natijasida xondrotsitlarga aylanadi.

Togʻay ustida qon tomir kapillyarlariga boy boʻlgan biriktiruvchi toʻqima yotadi. Qon tomirlar va nerv oxirlari atrofida uzun fibroblast tipidagi hujayralar va kollagen tolalarning tutamlari joylashadi. Bu tuzilma togʻay usti pardasi–perixondr (yunon. peri – oldi, chondros – togʻay) deb nomlanadi. Togʻay toʻqimasining oziqlanishi, regeneratsiyasi va baʼzi bir gistoximik xususiyatlari togʻay usti pardasiga bogʻliq. Togʻay usti pardasida qon tomirlari joylashgan siyrak tolali biriktiruvchi toʻqimadan iborat tashqi qavat, oʻzida xondroblastlar va ularning boshlangʻich hujayralari boʻlgan prexondroblastlar tutuvchi ichki qavat ajratiladi. Togʻay usti pardasining bevosita ostida duksimon shaklga ega yosh xondrotsitlar joylashadi. Perixondr togʻay toʻqimasining oʻsishida va regeneratsiyasida muhim oʻrin tutadi. Bundan tashqari, togʻayning hujayralararo moddasida qon tomirlar yoʻqligi uchun moddalar diffuziya yoʻli bilan togʻay usti pardalaridagi qon tomirlardan boradi. Togʻay usti pardasi yoʻq joyda (boʻgʻim togʻaylarida) oziq moddalar sinovial suyuqlikdan diffuziya yoʻli bilan kiradi. Togʻay hujayralararo moddasi kolloid boʻlgani uchun suv va tuz oʻtishi osondir. Togʻay oziqlanishining

yomonlashuvi tog‘ay hujayralararo moddasida, ayniqsa, gialin tog‘ayida  $\text{Sa}^{+2}$  tuzlarining o‘tirishiga olib keladi.

**Hujayralararo modda.** Hujayralararo modda – tolalar va asosiy moddadan tashkil topgan. Gialin tog‘ayda II tip kollagen (xondrin) tolalar bo‘lsa, elastik tog‘ayda kollagen tolalar bilan bir qatorda elastik tolalar ham juda ko‘p. Xondrin tolalarning tuzilishi asl biriktiruvchi to‘qimaning kollagen tolalarini eslatadi. Kollagen tolalarning nur sindirish qobiliyati asosiy moddanikiga taxminan teng bo‘lgani uchun ular oddiy yorug‘lik mikroskopi ostida ko‘rinmaydi. Hujayralararo moddaning bo‘shliq devorlariga yaqin qismlari atrofidagi hujayralararo moddadan nurni kuchli sindirish qobiliyati bilan farq qiladi. Bu qavat tog‘ay hujayralariga kapsula bo‘lib xizmat kiladi. Hujayralararo modda oqsillarga, lipidlarga, glikozaminoglikan va proteoglikanlarga boydir. Glikozaminoglikanlar asosan sulfatlangan bo‘lib, o‘z ichiga xondroitinsulfatlarni, keratin sulfatni va gialuron kislotasini oladi. Sulfatlangan glikozaminoglikanlar nofibrillyar oqsillar bilan birikib proteoglikanlarni hosil qiladi. Asosan hujayralararo moddasining tuzilishiga qarab, tog‘ayning uch turi: 1) gialin (shishasimon); 2) elastik (to‘rsimon); 3) tolali (kollagen tolali) turlari farqlanadi.

**Gialin tog‘ay to‘qimaci.** Gialin tog‘ay ko‘p uchraydigan tog‘ay turidir. Embrion skeletining ko‘p qismi voyaga yetgan organizmda esa qovurg‘alarning to‘sh suyagiga tutashish joyi, bo‘g‘imlar yuzasi va havo o‘tkazuvchi yo‘llar devori gialin tog‘aydan tuzilgandir. U ko‘kintir rangi bilan farqlanadi.



Tog‘ay tashqi tomondan biriktiruvchi to‘qimaning yupqa qavati – perixoidr bilan qoplangan (72-rasm).

72-rasm. Gialin tog‘ay. Qovurg‘a tog‘ayidan tayyorlangan. 1 – tog‘ay ustki pardasi; 2 – yosh tog‘ay hujayralarjoylashgan zona; 3 – asosiy modda; 4 – xondrotsit; 5 – izogen guruppa kapsulasi; 6 – izogen guruppa; 6 – izogen guruppa kapsulasi atrofidagi asosiys moddaning bazal qavati.

Tog‘ayning yuqori qavatidagi xondrotsit hujayralari xondroblast hujayralaridan ko‘p farq qilmaydi, chuqurroq qavatida esa tog‘ay hujayralari

asta-sekin kattalashadi. Xondrotsitning yuzasi tekis bo‘lmay elektron mikroskopda ko‘rinuvchi mikrovarsinkalari bor. Bu hujayralar yadrosi yumaloq bo‘lib, xromatini kamdir. Sitoplazmasida konsentrik sisternalar shaklida endoplazmatik to‘r joylashganligi ko‘rinadi.

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

Hujayralararo moddaning holatiga ko'ra tog'ay hujayrasining shakllari turlicha bo'lishi mumkin. Yosh tog'aydagi hujayralararo modda suvga va proteoglikanlarga boy, bu yerda tog'ay hujayralari shakli yumaloq. Qari tog'aylarda hujayralararo modda zichlashgan bo'lib, hujayralari odatda disk shaklini oladi. Yakka yoki izogen gruppalar atrofida yotgan hujayralararo modda turlicha bo'yaladi, chunki uning tarkibida oqsillar va proteoglikanlar miqdori turlicha bo'ladi. Hujayralararo moddaning hujayralar atrofida bevosita joylashgan, ko'p miqdorda glikozaminoglikan va proteoglikanlar saqlovchi zonasi keskin bazofil bo'yaladi. Bazofil bo'yaluvchi moddalar izogen gruppalarni har tomondan bir tekisda o'ragani uchun ular sharsimon tanachalarni hosil qiladi. Yirik va qari tog'ayda bazofil tanachalar atrofida halqa singari oksifil zona shakllanadi, chunki yosh ulg'ayib borgan sari togay hujayralarining soni va amorf moddada glikozaminoglikanlar miqdori kamayadi. Pirovardida hujayralararo modda bazofiliyasining susayishi va unda kalsiy tuzlari o'tirishi (ohaklanish) kuzatiladi.

Hamma gialin tog'aylar ham bir xil tuzilishga ega emas, masalan, bo'g'imlar yuzasidagi tog'ay perixondrga ega bo'lmaydi. Bo'g'im tog'aylarida uch zona ajratiladi. Tashqi zona mayda, yassilashgan, kam differensiallangan xondrotsitlardan, o'rta zona yirik, yumaloq hujayralardan, ichki zona esa kalsiy tuzlari o'tirgan tog'ay moddasidan iborat.

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

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

Shunday qilib, tolali togayni gialin togayning pay yoki bog'lamga o'tadigan oraliq shakli deb ifodalasa ham bo'ladi. Tog'ay to'qimasining taraqqiyoti va regeneratsiyasi. Tog'ay to'qimasi embrion davrida mezenximadan rivojlanadi. Bo'lajak tog'ay to'qimasi hosil bo'ladigan joylarda mezenxima hujayralari ko'payib, o'simtalarini yo'qotadi va bir-biriga zich yotadi. Mezenximaning bu qismi xondrogen yoki skletogen kurtak deyiladi.

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

Hujayralararo moddada yangi kollagen tolalarning shakllanishi amorf moddaning o'zgarishlari bilan bog'liq. Tog'ay hujayralarining keyingi differensiallanishi amorf moddada glikozaminoglikanlarning (asosan, xondroitinsulfatlarning) siitezlanishiga olib keladi. Xondroitinsulfatlar nofibrillyar oqsillar bilan birikib, proteoglikanlarni hosil qiladi. Proteoglikanlar amorf modda va kollagen tolalarga shimiladi, natijada, kollagen tolalar oddiy mikroskop ostida ko'rinmaydigan bo'lib qoladi.

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

Skletogen kurtakni o'rab turgan mezenxima hujayralari ham ko'payishda davom etadi va hujayralararo modda hosil qiladi. Natijada, skletogen kurtak bu hujayralar hisobiga ham kengayadi. Tog'ayning bu usulda o'sishini appozitsion. (latincha appositi – tashqi tarafdin) o'sish deyiladi. Tog'ay kurtakni qoplab turgan mezenxima hujayralari zichlashadi va tog'ay usti pardasini hosil kiladn. Tog'ay o'sishining oxirgi bosqichida to'qimannng o'sishi va uning oziq bilan ta'minoti orasida tafovut ro'y beradi. Tog'ay markazidagi xujayralar ko'payishdan to'xtaydi. Proteoglikanlar esa oksifil bo'yaluvchi oddiy oqsil – albuminga aylanadi. Qari kishilarda va kasallarda tog'ay hujayra oraliq moddasiga kalsiy tuzlari o'tirishi natijasida asbestli distrofiya hosil bo'ladi. Ba'zi hollarda (kuchli rivojlangan distrofiyada) tog'ay ichiga qon tomirlar o'sib kirib, tog'ay to'qimasining suyak to'qimasga aylannshi kuzatiladi.

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

**Suyak to'qimasi.** Suyak to'qimasi faqat umurtqali hayvonlarda uchraydi va juda mustahkam tuzilma sanaladi. Suyak to'qimasi ham har qanday to'qima kabi moddalar almashinuvi jarayonida organizmning boshqa qismlari bilan o'zaro aloqada bo'ladi. Ularning faoliyati nerv sistemasi va gormonlar orqali boshqarib turiladi. Suyak to'qimasi tayanch funksiyasini bajarishga moslashgan bo'lsa ham organizmning mineral tuzlar almashinuvida ishtiroki bor.

Mineral tuzlarning asosiy qismi suyak to'qimasida yig'ilgan bo'lib, organizm uchun kerakli bo'lganda qonga chiqipsh mumkin. Suyak to'qimasi anorganik (taxminan 70%) va organik moddalarning (30%) yig'indisidan iborat bo'lib, har bir modda suyakka ma'lum xususiyat berib turadi. Organik moddalar

suyakka plastiklik, egiluvchanlik xususiyatlarini bersa, anorganik moddalar unga qattiqlik va mo'rtlik xususiyatlarini beradi.

Suyak to'qimasidagi anorganik moddalar asosan kalsiy fosfat, kalsiy karbonat va magniy tuzlaridan iborat bo'lib, qondagi kalsiy va fosforning miqdori shular orqali normallashtirib turiladi, ya'ni kerakli paytda ular suyakdan qonga o'tib turadi. Mineral tuzlarning almashinishi ayniqsa homiladorlik paytida, laktatsiya davrida yaqqol ko'rinadi. Mineral tuzlar yetishmasa rivojlanayotgan yosh bolalar suyaklarida jiddiy patologik o'zgarishlar ro'y berishi mumkin.

Suyak to'qima qattiq to'qima bo'lishiga qaramay, doimo yangilanib turadi, bunda suyakning bir qismi so'rilib, muntazam kayta qurilib turadi. Suyak to'qimasi tayanch, mineral almashinuvidan tashqari yana qator funksiyalarni bajaradi. Ma'lumki, suyaklar ichida qizil suyak ko'migi joylashib, u yerda qon shaklli elementlari hosil bo'ladi, demak, bu nozik tuzilmalar mustahkam suyak bilan qoplanib, himoya qilib turiladi. Bundan tashqari, suyak to'qimasi ichki organlar uchun himoya vositasini o'taydi, eng muhimi muskullar uchun murakkab richaglar sistemasini hosil qiladi.

*Suyak to'qimasining tuzilishi.* Suyak to'qimasi ham hujayralardan va hujayralararo moddadan tashkil topgan. Shuni qayd qilib o'tish kerakki, hujayralararo modda suyak to'qimasida minerallashtirilgan yoki mineral tuzlar bilan to'yingan bo'lib, tolalardan va qattiq asosiy yoki amorf moddadan tashkil topgan. Uch xil suyak hujayralari farq qilinadi: osteotsitlar, osteoblastlar va osteoklastlar.

*Osteotsitlar* (osteon – suyak, cytus – hujayra) o'simtali hujayralar bo'lib, o'simalari mayda o'simalarga tarmoqlangan bo'ladi. Bu hujayralar o'z shakliga mos keladigan bo'shliqlarda joylashib, o'simalari bilan o'zaro bog'langan.

Bu hujayra markazida to'q bo'yalgan yadro joylashib, sitoplazma och bazofil rangga ega. Osteotsitlar suyak to'qimasining asosiy hujayralaridan hisoblanib, sitoplazmasida oz miqdorda mitoxondriyalar, kuchsiz rivojlangan Golji kompleksi bo'ladi. Hujayra markazi osteotsitlardan topilmagan, shu tufayli bu hujayralar bo'linish qobiliyatiga ega emas deb hisoblanadi.

Hujayraning mayda o'simalari keyinchalik qisqarishi yoki yo'q bo'lib ketishi mumkin, lekin ular joylashgan kanalchalar sistemasi saqlanib, ular orqali suyak to'qimasida modda almashinuv jarayoni yuz beradi. Shunday qilib, osteotsitlar yetuk suyakning asosiy hujayralarini tashkil qiladi.

Osteoblastlar yoki osteoblastotsitlar (osteon – suyak; blastos – kurtak) suyak usti pardasida, suyakning yangidan hosil bo'layotgan qismlarida uchrab, kubsimon, piramidasimon yoki ko'p qirrali shaklda bo'lib, yumaloq yoki ovalsimon yadroga ega. Yadroda bir yoki bir necha yadrocha bo'ladi. Hujayra sitoplazmasida ancha yaxshi taraqqiy etgan endoplazmatik to'r, mitoxondriyalar, Golji kompleksi va kup miqdorda RNK ni ko'rish mumkin. Bundan tashqari, sitoplazmada hujayralararo moddaning hosil bo'lishi uchun nihoyatda kerak bo'lgan ishqoriy fosfataza fermenti mavjud. Osteoblastlar suyak hosil qiluvchi yosh hujayralardir. Bu hujayralar doimo oqsil sintez qilib hujayralararo moddaga ajratib turadi, hujayralararo modda hosil bo'lishi tugagandan so'ng ular aktiv bo'lmagan suyak hujayralariga – osteotsitlarga aylanadi. Osteoklastlar, osteoklastotsitlar (yunon. osteon – suyak, clasio – parchalanish, yemirilish) –bu

hujayralar ohaklangan togʻay va suyak toʻqimalarining yemirilishida aktiv ishtirok etadi. Ular makrofaglarining maxsus bir turi boʻlib, embrionda mezenxima hujayralaridan, soʻngra esa monotsitlardan hosil boʻladi. Hujayralarning eng yirigi 100 mkm ga yetishi mumkin. Shakli esa notoʻgʻri yumaloq boʻlib, juda koʻp yadroga ega. Elektron mikroskop ostida osteoklastlar sitoplazmasi bir necha zonadan iborat ekanligi koʻrinadi. Ularning suyakning yemirilayotgan yuzasiga bevosita tegib turgan qismi burmalar va soʻrgʻichsimon oʻsiqlar hosil qilib, burmador hoshiyali yuzani tashkil etadi. Bu yuzani qoplab turuvchi va shu bilan osteoklastni suyak toʻqimasiga germetik yopishtiruvchi ikkinchi zonada organoidlar deyarli boʻlmaydi. Bu oqish zona boʻlib, unda faqat aktin saqlovchi mikrofilamentlar uchraydi.

Oqish zona aniq bir chegarasiz keyingi, vezikulyar zonaga oʻtadi. Bu zonada mayda pufakchalar va vakuolalar mavjuddir. Hujayra sitoplazmasining burmador yuzasiga qarama-qarshi joylashgan qismi bazal yuzani tashkil etadi. Bu yuza boshqalardan farq qilib, organoidlarga boy boʻladi. Unda koʻp sonli mitoxondriyalarni, yaxshi rivojlangan donador endoplazmatik toʻr va Golji kompleksini, lizosomalarni, hujayra markazini, koʻp miqdorda ribosoma va polisomalarni koʻrish mumkin. Shuning uchun bazal yuzani hujayraning energiya markazi va sekretiya jarayonida ishtirok etuvchi asosiy qismi deb hisoblash mumkin.

Osteoklastlarning suyak toʻqimasi bilan uchrashgan yerida oʻyiqlar hosil boʻladi. Osteoklastlarning suyak toʻqimasini yemirish va fagotsitoz qilish mexanizmi toʻla oʻrganilmagan. Bu jarayonda osteoklastlar ajratib chiqaradigan  $\text{SO}_2$  muhim rol oʻynaydi, deb hisoblanadi.  $\text{SO}_2$  karbongidraza fermenti taʼsirida  $\text{N}_2\text{SO}_3$  kislotasini hosil kiladi. Bu kislota suyak toʻqimasidagi organik moddalarning yemirilishiga va suyakda kalsiy tuzlarning erishiga olib keladi. Suyak toʻqimasining parchalanishida  $\text{N}_2\text{SO}_3$  va limon kislotasining asosiy rolini osteoklastlar burmador hoshiyali yuzasida pH past (kislotali) boʻlishi ham tasdiqlaydi. Parchalanish natijasida hosil boʻlgan moddalarni osteoklastlar fagotsitoz qiladi, natijada devori tekis boʻlmagan keng kanallar hosil boʻladi.

*Suyak toʻqimasining hujayralararo moddasi.* U ohaklashgan boʻlib, ikki qismdan: tolalardan va asosiy moddalardan iborat. Tolalar esa organik moddalardan tashkil topgan boʻlib, ular ossein yoki osteokollagen tolalar deb ataladi. Bu tolalar oʻz xossalariga koʻra I tip kollagen tolalar boʻlib, elektron mikroskopda koʻndalang-targʻil tuzilishga ega. Ossein tolalari tartibsiz yoki maʼlum tartibli yoʻialishda joylashadi.

Asosiy modda suyak toʻqimasida asosan mineral tuzlardan tashkil topgan boʻlib, qisman xondroitin-sulfat kislotasi ham uchraydi. Suyak toʻqimasining asosiy moddasi apatitgidrooksid kristallari sifatida namoyon boʻlib, suyakning asosi boʻlgan ossein tolalariga nisbatan tartibli joylashgan. Mineral tuzlar ignasimon zarrachalar boʻlib, qalinligi 1,5–7,5 nm gacha, uzunligi 150 nm gacha keladigan toʻgʻri chizikli shaklga ega. Yosh oʻzgarishi bilan ularning kattaligi ham oʻzgarib boradi. Yosh suyak toʻqimasida gidrooksid kristallari hosil boʻladi, ular assein fibrilla tolalari ichida va ularning atrofida joylashadi. Tuzilishi boʻyicha ikki

xil suyak to'qimasi tafovut etiladi: retikulofibroz (dag'al tolali) suyak to'qimasi va ingichka tolali yoki plastinkasimon suyak to'qimasi.

*Retikulofibroz (dag'al tolali) suyak to'qimasi.* Bunday suyak to'qimasi asosan homilada, yangi tugilgan chaqaloqlarda uchraydi. Kattalarda esa faqat tog'aylarning suyakka birikkan joyida, kalla suyaklarining choklarida uchraydi. Bu suyakni dag'al tolali deyilishiga sabab shuki, suyak to'qimasining ossein tolalari juda dagal va turli yo'nalishda betartib joylashgan bo'ladi. Tolalar bir-biri bilan kesishib yoki burchak hosil qilib yoki murakkab to'r hosil qilib joylashadi. Bu tolalar orasi asosiy modda bilan to'yingan bo'ladi. Suyak to'qimasining asosiy moddasida uzunchoq-ovalsimon shakldagi suyak bo'shliqlari yoki lakunlar joylashib, bular uzun, bir-biri bilan anastomozlar hosil qiluvchi kanalchalarga davom etadi. Ana shu bo'shliqlarda shakli shu bo'shlikning shakliga mos keladigan osteotsit xujayralar joylashadi. Shuni qayd etib o'tish kerakki, homilada hosil bo'lgan dag'al tolali suyak o'sishi va keyingi taraqqiyoti natijasida sekin-asta plastinkasimon suyakka aylanadi.

*Plastinkasimon suyak to'qimasi.* Voyaga yetgan organizmda barcha suyaklar–yassi, naysimon suyaklarning asosiy qismi plastinkasimon suyakdan tashkil topgan bo'ladi. Bu suyakning asosini suyak plastinkalari tashkil etib, plastinkalar ingichka, bir-biriga parallel holda joylashgan kollagen tolalardan va osteotsit hujayralardan iborat. Har bir plastinkada kollagen tolalar qo'shni plastinkadagi kollagen tolalarga nisbatan perpendikulyar joylashadi. Plastinkalarda tolalarning bunday yo'nalishi suyak to'qimasini mustahkam qiladi.

Suyak plastinkalarining joylanishiga karab ikki xil suyak moddasi farq qilinadi: kompakt va g'ovak suyak. Kompakt suyakda plastinkalar bir-biriga jips birlashib parallel joylashsa, g'ovak suyakda plastinkalar har xil yo'nalishda, bir-biriga nisbatan turli xil burchak hosil qilib joylashadi va ularning orasida kichik-kichik bo'shliqlar hosil bo'ladi.

Nishonlangan radioaktiv fosfor bilan o'tkazilgan tajribalar shuni ko'rsatadiki g'ovak suyak o'zida harakatchan fosfor tutib, u osonlik bilan qonga o'tishi mumkin. Kompakt suyak esa g'ovakka qaraganda uch marta kamroq harakatchan fosfor tutadi. Shunday qilib, mineral tuzlar almashinuvida g'ovak suyak asosiy rol o'ynaydi. Kompakt suyak bir-biriga juda ham jips birlashgan suyak plastinkalaridan iborat bo'lib, uning tuzilishini o'rganish uchun naysimon suyakning tuzilishi bilan tanishib chikish kerak.

*Naysimon suyakning gistologik tuzilishi.* Ma'lumki, naysimon suyakda anatomik jihatdan diafiz va epifiz qismlari tafovut etiladi. Diafiz qismi naysimon shaklda bo'lib, devori kompakt qismdan tashkil topgan. Kompakt moddasi esa bir-biriga juda ham zich birlashib ketgan suyak plastinkalaridan tashkil topgan. Epifizlar esa tashqi tomonidan yupqa kompakt suyak bilan qoplangan bo'lib, ichki tomoni g'ovak moddadan tashkil topgan. Suyak tashqi tomonidan yupqa biriktiruvchi to'qima parda ya'ni suyak usti yupqa pardasi (periost) bilan o'ralgan. Suyak ichki kanali esa juda yupqa parda (endost) bilan suyak ko'migidan ajralib turadi. Naysimon suyakning kompakt moddadan tuzilgan diafizida quyidagi qavatlar tashqi umumiy suyak plastinkalar sistemasi, osteonlar (Gavers) sistemasi va ichki umumiy suyak plastinkalari sistemalari tafovut etiladi. Tashqi suyak

plastinkalar sistemasining qalinligi 4–12 mkm bo‘lib, bir-biriga parallel yo‘nalgan bir nechta plastinkalar yig‘indisidan iborat. Shunisi xarakterliki, bu plastinkalar suyakni tashqi tomonidan butunlay o‘rab turadi, lekin plastinkalarning oxiri bir-biri bilan tutashmay, ustma- ust joylashib tugaydi. Bu qavatda teshib o‘tuvchi kanallar joylashib, ular orqali suyak usti pardasidan suyak ichiga qarab qon tomirlar o‘tadi. Bu kanallar oziqlantiruvchi kanallar bo‘lib, o‘z devoriga ega bo‘lmaydi va Folkman kanallari deb ataladi. Bundan tashkari, suyak usti pardasidan har xil burchak hosil qilib, suyakka tomom kollagen tolalar teshib utuvchi tolalar deb atalib, osteonlar qavatiga yetib kelishi mumkin.

Suyak devorining o‘rta qavatini osteonlar hosil qilib, ular kompakt suyakning struktura birligi hisoblanadi. Osteonlar ham plastinkalardan iborat bo‘lib, ular konsentrik halqalar sifatida qon tomirlarni o‘rab joylashadi. Osteon markazida qon tomirlar joylashib, devori esa qalinligi 5–20 mkm bo‘lgan, bir-birini ichiga kirgan silindrlar sistemasidan tuzilgan. Osteon halqalarini hosil qilgan plastinkalarning ossein tolalari o‘z yo‘nalishiga ega bo‘lgani uchun suyakning bo‘ylama va ko‘ndalang kesmalarida plastinkalarni aniq ajratish mumkin. Osteonlar bir-biriga zich tegib yotmaydi, balki ular orasida konsentrik halqa hosil qilmaydigan suyak plastinkalari joylashadi. Bu plastinkalar oraliq yoki interstitsial plastinkalar deb nomlanadi.

Naysimon suyakning markazida endost bilan qoplangan suyak ko‘migi kanali joylashib, u bilan osteon sistemi oraliq‘ida ichki umumiy suyak plastinkalari joylashadi. Bu plastinkalar sistemi kompakt suyak moddasi suyak ko‘migi kanali bilan bevosita chegaralangan joylardagina yaxshi rivojlangan bo‘ladi. Kompakt modda g‘ovak moddaga o‘tadigan joylarda esa ichki plastinkalar g‘ovak modda plastinkalariga davom etib ketadi.

Naysimon suyaklarda osteonlar suyakning uzun o‘qiga parallel joylashib, ular o‘zaro anastomozlar orqali tutashadi. Bu anastomozlar tashqi umumiy plastinkalarga kiruvchi kanallar singari qon tomir saqlagani uchun oziqlantiruvchi kanallar deb nomlanadi. Osteon kanallaridagi qon tomirlar o‘zaro bog‘lanibgina qolmay, ular suyak ko‘migi va suyak usti pardasining qon tomirlari bilan ham birlashgandir. Suyak usti pardasida oziqlantiruvchi qon tomirlar va nerv tolalari ham joylashgan. Bu yerda miyelinli va miyelinsiz nerv tolalarining chigallari mavjud. Nerv tolalarining bir qismi qon tomirlar bilan tashqi umumiy plastinkalar orqali osteon kanaliga, u yerdan esa suyak ko‘migiga yetib boradi. Nerv tolalarining bir qismi esa suyak usti pardasida erkin va kapsulaga o‘ralgan nerv oxirlarini hosil qiladi.

*Suyak usti pardasi (periost) va endost.* Suyak tashqi tomondan suyak usti pardasi (periosteum) bilan o‘ralgan. Unda ikki qavat ichki hujayrali va tashqi tolali qavatlar farqlanadi. Ichki qismi nozik tolali biriktiruvchi to‘qimadan tashkil topgan bo‘lib, unda mayda qon tomirlar, osteoblast va osteoklast hujayralari joylashadi. Tashqi qavat asosan tolali biriktiruvchi to‘qimadan iborat. Endost (endosteum)— juda nozik parda bo‘lib, suyakni ichki tomondan qoplaydi. U osteoblast va

osteoklast hujayralarini ushlovchi biriktiruvchi to'qimadan tuzilgan bo'lib, uning kollagen tolalari suyak ko'migining stroma tuzilmalariga o'tib ketadi<sup>8</sup>.

Suyak to'qimasining taraqqiyoti, o'sishi va regeneratsiyasi. Suyak to'qimasining taraqqiyoti osteogistogenez deb atalib, u embrional va postembrional osteogistogenezlarga bo'linadi. Embrional (homila davridagi) osteogistogenez ikki usulda amalga oshadi:

1) To'g'ridan-to'g'ri mezenximadan suyak hosil bo'lishi (to'g'ri yoki bevosita osteogistogenez).

2) Mezenximadan hosil bo'lgan tog'ay modeli o'rnida suyak takomili (noto'g'ri yoki vositali osteogistogenez).

Postembrional osteogistogenez homila tug'ilgandan keyingi davrni o'z ichiga olib, asosan, suyak o'sishi va regeneratsiyasi bilan bog'liq.

*Suyak to'qimasining mezenximadan rivojlanishi.* Bu usul asosan yassi suyaklar, jumladan, kalla suyaklari uchun xosdir. Bo'lajak suyak o'rnida mezenxima hujayralari ko'paya boshlaydi va osteogen orolchalar hosil bo'ladi. Hujayralar orasida kollagen tolalar hosil bo'ladi va bu tolalar hujayralarni bir-biridan uzoqlashtiradi. Bunday hujayralarni preosteoblastlar deb hisoblash mumkin. Ular kollagen tolalardan tashqari glikozaminoglikanlar ham hosil qiladi. Natijada, hujayra oraliq moddasi oksifil bo'ladi. Preosteoblastlar osteoblast hujayralariga aylanib, yana ko'proq hujayralararo modda ishlab chiqara boshlaydi. Bu davrni osteoid davr deb ham yuritiladi. Shu davrga kelib osteoblast hujayralari hujayralararo modda bilan o'ralib, ko'payish qobiliyatini yo'qotadi va osteotsit hujayralariga aylanadi. Ammo chekka joylashgan hujayralar yangi osteoblastlarga aylanishini davom ettiradi. Hosil bo'lgan hujayralararo modda (osseomukoid) asosan glikozaminoglikanlardan va kollagendan tuzilgan. Mineral tuzlar bu yerda yo'q, chunki osseomukoid kalsiy tuzlarining kollagen tolalariga o'tishiga yo'l qo'ymaydi.

Taraqqiyotining keyingi bosqichida (mineralizatsiya yoki kalsifikatsiya davrida) to'qimada ko'p miqdorda ishqoriy fosfataza fermenti to'planadi. U organik fosfatlarni, asosan, glitserofosfatni karbonsuv va fosfat kislotagacha parchalaydi va mineral tuzlarning cho'kishiga yo'l ochadi. Shu bilan birga hujayralararo moddada depolimerizatsiya, ya'ni osseomukoid moddasining parchalanishi va erib ketishi kuzatiladi. Shu vaktdan boshlab- hujayralararo moddaning organik qismi faqat kollagendan tashkil topadi. Fosfat kislota kalsiy tuzlari bilan birikib kalsiy fosfat tuzlarini hosil qiladi. Dastlab hosil bo'lgan suyak to'qimasi noaniq tuzilishga ega bo'ladi va ko'p miqdorda dag'al kollagen tolalar va tartibsiz joylashgan gidroksiapatit kristallaridan iborat bo'ladi. Shunday yo'l bilan dastlabki dag'al tolali suyak to'qimasi hosil bo'ladi. Bu asta-sekin plastinkasimon suyak to'qimasiga aylanadi.

Mezenxima hujayralaridan hosil bo'lgan osteoklast hujayralari hujayralararo moddani yemira boshlaydi va dag'al tolali suyak to'qimasiga qon tomirlar o'sib kiradi. Yangi suyak plastinkalari qon tomirlar atrofida hosil bo'la boshlaydi.

---

<sup>8</sup> Bobrysheva I. V. Kashchenko S. A., **Histology Cytology Embryology**, State establishment, «Lugansk state medical university», "Knowledge", 2011. 180-184 бетлар

Ossein tolalar tartibli joylashib, ular ustida yangi osteoblast hujayralari hosil bo'ladi va yangi suyak plastinkasi rivojlanadi. Shu yo'l bilan suyak osteonlari hosil bo'ladi. Tashqi general plastinkalar qavati esa, suyak usti pardasi osteoblast hujayralari hisobiga hosil bo'ladi. Natijada, suyak eniga o'sa boshlaydi. Suyak usti pardasi va endost atrofdagi biriktiruvchi to'qimadan shakllanadi. Keyinchalik embrional davrda hosil bo'lgan suyak qaytadan tuziladi. Birlamchi osteonlar yemirilib, yangi osteonlar hosil bo'ladi. Eski osteonlar o'rniga yakgilari hosil bo'lishi butun umr davom etadi.

Tog'ay modeli o'rnida suyak hosil bo'lishi. Embrion taraqqiyotining ikkinchi oyida bo'lg'usi suyak o'rnida mezenximadan tog'ay modeli hosil bo'ladi. Bu model gialin tog'aydan iborat bo'lib, qon tomirlar bo'lmaydi va ma'lum davrgacha rivojlanadi, keyinchalik u degeneratsiyaga uchrab, tog'ayni diafiz qismida suyak to'qimasi hosil bo'la boshlaydi. Suyak to'qimasining paydo bo'lishi tog'ay usti pardasida (perixondrda) tipik osteoblastlar hosil bo'lishi bilan boshlanadi. Osteoblastlar hosil bo'lishidan boshlab perixondr suyak usti pardasi – periostga aylana boshlaydi.

Osteoblastlar tog'ay modeli atrofida suyak to'qimasini hosil qila boshlaydi. Natijada, suyakning tog'ay modeli diafiz qismida perixondral suyak o'rami (manjeti) bilan o'raladi. Ular g'ovak tuzilishga ega bo'lib, dag'al tolali (retikulofibro) suyaklardan tashkil topadi. Tog'ay modeli atrofida suyak hosil bo'lishiga perixondral suyaklanish deyiladi. Suyak manjetining hosil bo'lishi bilan bu yerda tog'ayning oziqlanishi buziladi va tog'ayning diafiz qismi markazida distrofik o'zgarishlar sodir bo'la boshlaydi. Tog'ay hujayralari gipertrofiyaga, yadrolari piknozga uchraydi. Hujayralararo moddada kalsiy tuzlari yig'ila boshlaydi. Shu yo'l bilan ohaklangan tog'ay paydo bo'ladi. Tog'ayning ohaklanishi diafiz qismidan epifizgacha qarab boradi. Aynish vaqtda tog'ay usti pardasi o'rnida hosil bo'lgan suyak usti pardasidagi qon tomirlar ularni qoplab turgan mezenxima hujayralari bilan birga suyak manjetkasidagi teshikchalar orqali ohaklanayotgan tog'ay zonasiga kirib boradi. Qon tomir bilan kirgan hujayralarning ba'zilar ko'p yadroli osteoklast hujayralariga aylanib, ohaklanayotgan tog'ayni yemira boshlaydi. Tog'ayning yemirilishi diafiz markazidan boshlanib epifizlarga qarab suriladi. Ammo tog'ay to'qimasi diafizda butunlay parchalanmaydi va tog'ay yemirilishi natijasida hosil bo'lgan bo'shliqlar atrofida tog'ay to'sinlari saqlanib qoladi. Shu to'sinlar atrofida kam differensiallashgan hujayralardan osteoblastlar hosil bo'ladi.

Yangidan hosil bo'lgan osteoblastlar ohaklangan tog'ay to'sinlari ustida suyak to'qimasini hosil qiladi. Suyak to'qimasining tog'ay ichida hosil bo'lishiga endoxondral yoki enxondral suyaklanish deyiladi. Endoxondral suyaklanish natijasida dag'al tolali suyak hosil bo'ladi. U perixondral ko'payayotgan suyakdan shu bilan farq qiladiki, uning tarkibida ohaklangan hujayralararo tog'ay moddasining koldiqlari saqlanib kolgan bo'ladi. Ammo bu suyak uzoq turmaydi. Mezenxima (kam differensiallashgan) hujayralaridan takomil etgan osteoklast hujayralari hosil bo'lgan suyakni yemira boshlaydi.

Enxondral suyak to'qimasining parchalanishi natijasida kalta bo'shliqlar va chuqurchalar paydo bo'ladi va ular birlashib, suyak ko'migi uchun bo'shliq hosil

qiladi. Qon tomirlar atrofiga parchalanayotgan dag'al tolali suyak o'rnida osteoblast hujayralar konsentrik plastinkalar hosil qila boshlaydi. Ular ma'lum tartibda joylashgan parallel kollagen tolalardan tuzilgan, ulardan osteonlar hosil bo'ladi. Periost tarafdan esa tashqi umumiy plastinkalar taraqqiyoti davom etadi.

Shunday qilib, tog'ay o'rnida suyak hosil bo'lish jarayonida ma'lum bosqichlar ko'riladi. Dastlab dag'al tolali suyak to'qimasidan iborat perixondral suyak manjetkasi hosil bo'ladi. So'ngra tog'ay modelida bir qator o'zgarishlar (distrofiya, xondroliz) yuz berib, tog'ay ichida endoxondral suyaklanish ham sodir bo'ladi. Nihoyat, dag'al tolali suyak to'qimasining parchalanishi va uni nozik tolali kompakt plastinkasimon suyak to'qimasi bilan almashinishi sodir bo'ladi.

Suyakning epifiz va diafiz qismlari orasida tog'aydan iborat metafizar yoki epifizar plastinkasi joylashadi. Uning diafizga yaqin qismida tog'ay hujayralari shishgan, hujayralararo modda esa ohaklangan bo'ladi. Chunki uning ostidagi hujayralar parchalanib, u yerda endoxondral suyaklanish davom etadi. Tog'ay to'qima bilan endoxondral suyak orasidagi chegara qism suyaklanish yoki ossifikatsiya chizig'i deb ataladi. Epifizar plastinkaning qolgan qismlarida tog'ay hujayralari bo'linishda va yangi hujayralararo modda hosil qilishda davom etadi, natijada epifizar plastinka hujayralari bir-birining ustida joylashib, tanga ustunchalarini eslatuvchi to'qima hosil qiladi. Xuddi ana shu zona tog'ayining o'sishi hisobiga suyak uzunasiga o'sadi. Epifizar plastinkaning uzunasiga o'sishi embrional taraqqiyot davridan boshlanib, 17–23 yoshgacha davom etadi, so'ngra esa suyakning o'sishi to'xtaydi.

Epifiz tog'ayining suyakka aylanishi diafizga nisbatan ancha kech sodir bo'ladi. Inson tug'ilganda diafiz perixondral va endoxondral suyaklanish natijasida hosil bo'lgan dag'al tolali suyakdan iborat bo'lsa, epifiz hali tog'ay ko'rinishga ega bo'ladi. Yangi tug'ilgan chaqaloq naysimon suyagining epifizida suyaklanish nuqtasi hosil bo'lib, u yerdagi tog'ayda xuddi diafizdagi singari bir qator degenerativ o'zgarishlar sodir bo'ladi. So'ngra, diafizdagi singari, epifiz ichiga qon tomirlar va mezenxima hujayralari o'sib kirib, u yerda endoxondral suyaklanish ketadi. Keyinchalik endoxondral suyaklanishda hosil bo'lgan dag'al tolali to'qimasi o'rniga plastinkasimon suyak rivojlanadi. Suyakning diafiz qismidan farqli ravishda epifizda plastinkasimon suyakning g'ovak turi hosil bo'ladi. U suyak to'sinchalaridan iborat bo'lib, osteonlar hosil qilmaydi. Epifiz suyaklanishi natijasida epifizar plastinka chegaralari aniq bo'lib qoladi.

*Suyak to'qimasining regeneratsiyasi.* Suyak to'qimasining regeneratsiyasi suyak usti pardasi hisobiga bo'ladi. Agar suyak butunligi buzilsa, suyak singan yerga qo'shni qismlarning suyak usti pardasi hujayralari intiladi. Natijada, ikki tomonning suyak usti pardasi birlashadi. Suyak usti pardasida juda ko'p qon tomirlar va osteoblastlar paydo bo'ladi. Shu yerda nozik suyak plastinkalari hosil bo'la boshlaydi. 10–12 kundan so'ng suyak plastinkasi suyakning singan qismini mufta shaklida o'rab oladi va buni suyak qadog'i deyiladi. Dastlab suyak qadog'i osteon tuzilishga ega bo'lmaydi, lekin keyinchalik uning o'rta qismi shunday tuzilishga ega bo'lishi mumkin. Suyak to'qimasining regeneratsiyasi organizmda yetarli miqdorda kalsiy, fosfor tuzlari va turli mikroelementlar bo'lishini talab

qiladi. Oʻzida turli xil mikroelementlar kompleksini saqlovchi biologik aktiv birikmalar (masalan, mumiyo) suyak jarohati bitishini tezlashtiradi.

Baʼzi patologik holatlarda suyak toʻqimasi sogʻ organizmlarda uchramaydigan yerlarda ham (buyrak, oʻpka, qalqonsimon bez, koʻz pardalari, qon tomir devorlarida) hosil boʻlishi mumkin. Bunday suyaklanish holati ektopik yoki skeletdan tashqarida suyaklanish deyiladi.

*Suyak oʻsishiga taʼsir koʻrsatuvchi omillar.* Suyakning normal oʻsishi va rivojlanishi tashqi va ichki omillarga bogʻliq. Shunday omillardan biri ovqat rejimidir. Kalsiy va fosforning qonda yetishmasligi suyak toʻqimasining qattiqligi va plastikligining oʻzgarishlariga olib keladi. Suyak toʻqimasining va suyaklarning tuzilishi va oʻsishiga vitaminlar (S, D, A), endokrin bezlar ishlab chiqargan gormonlar katta taʼsir koʻrsatadi. Vitamin D yetishmasligi (raxit kasalligi) suyakda kalsiy tuzlari kamayishiga va suyak toʻqimasining yumshoqlanishiga olib keladi. Vitamin S yetishmasa suyaklarning oʻsishi sustlashadi va toʻxtaydi. Endokrin bezlardan qalqonsimon old bezi gormoni (paratirin) suyaklarning oʻsishi va tuzilishiga kuchli taʼsir koʻrsatadi. Bu gormon koʻpayganda suyaklardan kalsiy yuvilib ketib, ularning plastikligi buziladi (fibroz ostit kasalligi). Qalqonsimon bez gormoni tireokalsitonin esa paratiringa qarama-qarshi taʼsir koʻrsatadi. Shuningdek, suyak toʻqimasining tuzilishi, oʻsishi gipofiz, epifiz va jinsiy bezlar garmonlarining taʼsiriga ham bogʻliq.

Suyak toʻqimasida butun umr davomida yemirilish va qayta hosil boʻlish jarayonlari sodir boʻlib turadi. Eskirgan osteonlar osteoklastlar tomonidan yemiriladi va soʻriladi (resorptia – soʻrilish). Ular oʻrniga osteoblast hujayralari yordamida yangi osteonlar hosil boʻladi. Suyak toʻqimasining qayta qurilib turishiga koʻp omillar, jumladan, toʻqimaga koʻrsatiladigan jismoniy bosimning oʻzgarishi, toʻqimaning maʼlum bir qismlarida manfiy va musbat zaryadlangan zonalarining boʻlishi va boshqalar taʼsir koʻrsatadi.

*Suyaklarning oʻzaro birlashuvi.* Suyaklararo bogʻlanish harakatsiz (sindesmozlar, simfizlar, sinxondrozlar va sinostozlar) va erkin harakatli boʻgʻimlar shaklida boʻlishi mumkin.

*Sindesmozlar* – suyaklarning oʻzaro zich tolali biriktiruvchi toʻqima orqali birlashuvidir. Bunda pishiq kollagen tolalar qoʻshni suyaklar toʻqimasiga teshib kiradi va u bilan tutashib ketadi. Sindesmozlarga kalla suyaklarining bogʻlanishi misol boʻladi.

*Sinxondrozlar* – suyakning togʻay toʻqimasi yordamida birlashuvidir. Bunda asosan tolali togʻay ishtirok etadi (umurtqalararo disklar). Har bir disk tashqi tolali fibroz halqa va yumshoqroq boʻlgan pulpoz markazdan iborat. Pulpoz markaz yosh bolalarda asosan gomogen moddadan iborat. 7–8 yoshda unda kollagen tolalar va togʻay hujayralar paydo boʻladi. Tolalar miqdori bola ulgʻaygan sari oshib boradi va 20–23 yoshga kelib pulpoz markaz tolali togʻay tusini oladi. Simfizlar – suyaklarning togʻay va biriktiruvchi toʻqima orqali birlashuvi, qov suyaklarining birlashuvi bunga misol boʻla oladi. Bunda, ikki qov suyagi oʻzaro mustahkam zich tolali biriktiruvchi toʻqima yordamida birlashadi. Togʻay toʻqimasi esa faqatgina ikkala qov suyagining yuzasida joylashadi. Chanoq suyaklaridagi bu simfiz

birlashuv ayol ko'zi yorish vaqtida cho'zilib, homilaning tug'ilishiga imkon yaratib beradi.

*Sinostozlar* – ikki suyakning bir-biri bilan o'ta mustahkam birlashuvi bo'lib, bunga chanoq suyaklarining tutashuvi misoldir.

Ajralgan (erkin harakatli) birlashuvlar yoki bo'g'imlarda suyaklarning bir-biriga tegib turuvchi yuzalari tog'ay bilan qoplangan. Ular orasida ba'zan oraliq tog'ay meniski bo'lishi mumkin. Bo'g'imlar kapsula bilan o'ralgan. Bo'g'imlar orasida sinovial suyuqliq bo'lib, u harakatning erkin kechishini ta'minlaydi.

Suyaklar yuzasini qoplovchi tog'ay bo'g'im tog'ayi deb ataladi. Bo'g'im tog'ayida mayda, yassilashgan xondrotsitlar joylashadi. Ularning ostida tipik xondrotsitlar izogen gruppalar hosil qiladi. Tog'ay to'qimasiniig suyak bilan chegarasida ohaklangan tog'ayni va yangi hosil bo'layotgan suyak to'qimasini ko'rish mumkin.

Bo'g'im kapsulasi tashqi fibroz qavat va ichki sinovial pardadan iborat. Tashqi qavat zich tolali biriktiruvchi to'qimadan tuzilgan. Ichki pardada esa bo'g'im bo'shlig'iga qaragan qoplovchi qavat, uping ostida esa kollagen-elastik tolalar qavatlari farqlanadi. Ichki qoplovchi qavat sinoviotsit hujayralaridan tashkil topadi. Bu hujayralar bir turda bo'lmay, ular orasida sinovial fibroblastlar, makrofaglar va kam differensiallashgan hujayralarni ko'rish mumkin.

## 9- mavzu. MUSKUL TO`QIMASI.

***Tayanch iboralar:*** miofibrillalar, miozindan, aktin, neksuslar, simplastik tuzilmalar, sarkolemma, anizotrop va izotrop disklar, sarkomer, perimizi, epimizi, fassiya, yuldosh hujayralar, atipik va sekretor kardiomiotsitlar, oraliq plastinkalar

### **Mashg'ulot rejasi:**

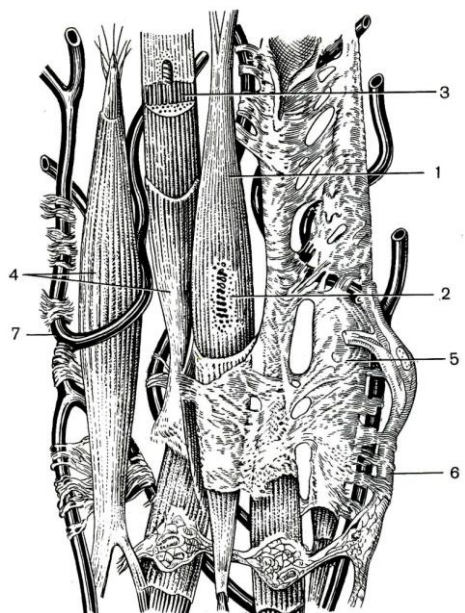
1. Silliqlik muskul to'qimasi.
2. Ko'ndalang targ'il muskul to'qimasi
3. Muskullar qisqarish mexanizmi
4. Yurak muskullari

Muskul to'qimasi odam va hayvon organizmining harakatga kelishini ta'minlaydi. Muskullarning tuzilishi ularning bajarayotgan funksiyasiga moslashgan, ya'ni ularning shakli cho'ziq, uchlari tayanch tuzilmalarga tutashgandir.

Tuzilishi va bajarayotgan funksiyasiga ko'ra silliq, ko'ndalang-targ'il (skelet), yurak mushagi va ba'zi a'zolarida uchrovchi maxsus muskul to'qimasi farq qilinadi. Maxsus muskul to'qimasi kelib chiqishi, tuzilishi va vazifasiga ko'ra turlichadir. Ko'ndalang-targ'il yurak mushagi hamda maxsus muskul to'qima – mioepitelial hujayralar (ter, sut va so'lak bezlarida uchrovchi hujayralar), ko'zning

siliar va qorachig' muskullari xususiy gistologiyaning tegishli boblarida keltirilgan.

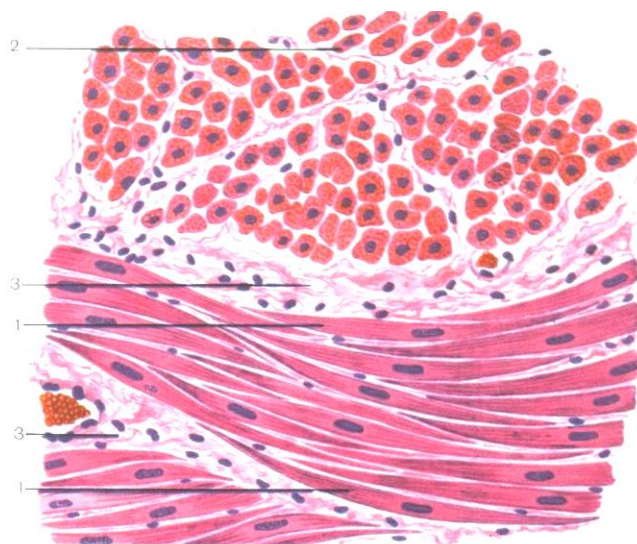
*Silliq muskul to'qimasi.* Silliq muskul to'qimasi hujayra tuzilishiga ega. Silliq muskul ko'pgina ichki organlar – me'da-ichak yo'li, tanosil organlari, tomirlar devorining shakllanishida qatnashadi. Silliq muskul tuzilishi hamda funksiyasi bo'yicha ko'ndalang-targ'il muskuldan qancha farq qiladi. Silliq muskullar vegetativ nerv sistemasi tomonidan innervatsiya qilinadi va shu sababli kishi ixtiyoriga bo'ysunmaydi. Yuqorida qayd qilinganidek, silliq muskul to'qimasi hujayra tuzilishiga ega bo'lib, cho'ziq, duksimon va tarmoqlangan bo'ladi. Hujayraning o'lchamlari turlicha bo'ladi, ya'ni uzunligi 50–250 mkm, yadro sathining maksimal diametri 5–20 mkm. To'qimada bir-biriga yondoshib yotgan hujayralar qatlamlar hosil qiladi (79-rasm). Ular bir-biriga nisbatan shunday joylashadiki, bir hujayraning markaziy qismiga boshqa hujayranyig o'tkir uch qismi yopishadi. Silliq muskul hujayralari sirtidan sarkolemma bilan qoplangan, unda qalinligi taxminan 7,5 nm ga teng plazmatik membrana va tashqi bazal membrana farq qilinadi.



79-rasm. Silliq muskul to'qimasining tuzilishi (sxema). 1– silliq muskul hujayrasi; 2 –hujayra yadrosi; 3– sarkolemmadagi miofibrillalar; silliq muskul hujayra; 4 – sarkolemma; 5 – endomiziy; 6 – nerv; 7 – qon tomir.

Yonma-yon yotgan hujayralarning plazmatik membranalari ba'zi joylarda juda yaqinlashib tutashish nuktalarini hosil qiladi. Membranalarning bunday yaqinlashish joylari silliq muskul hujayralarining biridan ikkinchisiga qo'zg'alish o'tpshiga xizmat qiladi, degan taxminlar bor. Hujayra sitoplazmasida yadro, umumiy organoidlar va miofibrillalar joylashadi. Yadro va organoidlar hujayraning trofik apparatini tashkil etadi.

Silliq muskul hujayrasining yadrosi uning markazida joylashib, cho'ziq oval yoki tayoqchasimon shaklga ega (79, 80- rasmlar). Yadroning shakli qisqarish paytida o'zgaradi. Unda ko'p hollarda ikkita yoki undan ko'proq yadrocha bo'ladi. Yadro yonida sust rivojlangan plastinkasimon kompleks joylashadi. Shu yerda hujayra markazi ham yotadi. Muskul hujayrasida endoplazmatik to'r sust rivojlangan. Mitoxondriyalar kichik, shakli cho'ziq, oz miqdorda bo'lib, sitoplazmada tarqoq joylashadi. Ammo yadro yonida ularning soni ko'proq bo'lishi mumkin. Mitoxondriyalarning kristallari ko'ndalang-targ'il muskullardagiga nisbatan kam.



80- rasm. Silliqlik muskul. Me'da devori shilliqlik qavatining muskul plastinkasidan olingan silliqlik muskul hujayrasi. Elektron mikrofotogramma. x8.500. 1– yadro; 2 – sitoplazma; 3 – hujayra atrofidagi kollagen tolalar.

Miofibrillalar muskul hujayrasining qisqaruvchi aparatini tashkil etishi sababli ular eng muxim ahamiyatga ega. Miofibrillalar skelet mushagiga

xos bo'lgan ko'ndalang- targ'illikka ega emas va oddiy mikroskopda bir jinsli ipchalar shaklida ko'rinadi. Elektron mikroskop bilan silliqlik muskul hujayralari o'rganilganda hujayraning butun uzunligi bo'yicha yotuvchi uzluksiz miofibrillalar aniqlangan emas. Hujayra sitoplazmasida bo'ylama joylashgan submikroskopik protofibrillalar mavjud bo'lib, ular tutamlar hosil qilmaydi. Protofibrillalar yoki mikrofilamentlarning ikki turi farqlanadi: aktin va miozin. Miozin protofibrillalar diametri 17 nm ga teng bo'lib, yo'g'on protofibrillalardir. Aktin mikrofilamentlar nozik bo'lib qalinligi 7 nm ga teng. Ikkala filamentlar ham muskul bo'shashgan holatda burchak hosil qilib yoki hujayra bo'yi bo'yicha joylashgan bo'lib muskul qisqarganda o'z joylashishini o'zgartiradi. Silliqlik muskul hujayralarida ko'ndalang- targ'illik kuzatilmaydi, chunki filamentlar o'zaro tartibli joylashmagan. Ular sarkomerlar hosil qilmaydi, plastinkalar ham topilmagan. Silliqlik muskul hujayralarida ham tropomiozin, troponin va a aktinii oqsillari topilgan.

Aktin oqsillarining sitolemmaga birlashgan qismida yoki aktin protofibrillaning o'rta qismida zich tanachalar uchraydi. Zich tanachalar oddiy mikroskopda to'q dog' shakliga ega. Muskul qisqarish jarayonida xuddi ko'ndalang- targ'il muskuldagi singari aktin va miozinning o'zaro sirpanishi yuzaga keladi. Tortilish kuchi zich tanachalar orqali sarkolemmaga (sitolemmaga) o'tadi, natijada, silliqlik muskul hujayra qisqaradi.

Silliqlik muskul hujayra sitoplazmasida kalsiy ionini saqlovchi mayda pufakchalar bo'lib, ular ko'ndalang- targ'il muskuldagi sarqoplazmatik retikulumni eslatadi. Lekin sarkoplazmatik retikulumning o'zi silliqlik muskulda kuchsiz rivojlangan. Bu pufakchalarga hujayra plazmatik membranasining botishidan hosil bo'lgan tuzilmalar tegib yetadi. Bu tuzilmalar ko'ndalang- targ'il muskulning T-sistemasini eslatadi. Ular impuls tarqalishida va kalsiy ionining sitoplazmaga chiqishida muhim o'rin tutadi.

Har bir muskul hujayra yuqorida qayd etilganidek, bazal membrana bilan qoplangan. Muskul hujayralarining bir-biriga tegib yotgan qismlarida tirqishli tutashish – neksuslar uchrab ular silliqlik muskul hujayralarining ma'lum guruhlariga barobar qisqarishini ta'minlaydi. Bazal membranaga biriktiruvchi to'qima tolalari kirib to'r hosil qiladi. Muskul hujayralarining gruppalariga yoki muayyan qavatlari

biriktiruvchi to'qima qatlamlari bilan o'raladi. Ana shu biriktiruvchi to'qima sarkolemma bilan birga silliq muskul to'qimasining tayanch apparatini hosil qiladi.

Silliq muskul to'qimasi yaxshi taraqqiy etgan qon tomirlar sistemasiga ega. Qon tomirlar to'qima ichida kapillyarlarga tarmoqlanib, muskul hujayralari tutamlari orasidagi biriktiruvchi to'qima qatlamlarida kapillyarlar to'rini hosil qiladi.

*Silliq muskul to'qimasining taraqqiyoti va regeneratsiyasi.* Silliq muskul to'qimasi mezenximadan rivojlanadi. Hosil bo'layotgan muskul hujayralari dastlab o'simalarga ega bo'lib, uning yordamida o'zaro bog'lanadi va shu tufayli mezenxima tuzilishini eslatadi. Ularda miofibrillalar paydo bo'lishi differensiallanish boshlanganligining belgisi bo'lib xizmat qiladi. Keyinchalik silliq muskul hujayralari o'simalarini yo'qotib, duksimon shaklni oladi va bir-biriga zich yopishib yotadi. Ularda fibrillalarning soni ortib, hujayraning uzun yo'nalishi bo'ylab tartibli ravishda joylasha boradi.

Silliq muskul anchagina yaxshi ifodalangan regeneratsiya qobiliyatiga ega. Muskul hujayralarining mitoz yo'li bilan bo'linish qobiliyatiga ega ekanligi haqida ma'lumotlar bor.

Silliq muskul hujayralarining gipertrofiyasi va ko'payishini qon tomirlarning o'sishi va tiklanishi jarayonlarida ko'rish mumkin. Tajribada yirik arteriya bog'lab qo'yilgan hollarda qon aylanish kam joylardagi mayda tomirlarning kengayishi kuzatiladi. Bunda ularning devorida yangidan hosil bo'lgan muskulning qalin qatlamlari paydo bo'ladi. Silliq muskul hujayralarining gipertrofiyasi va giperplaziyasi bachadonda homiladorlik davrida yuz beradi.

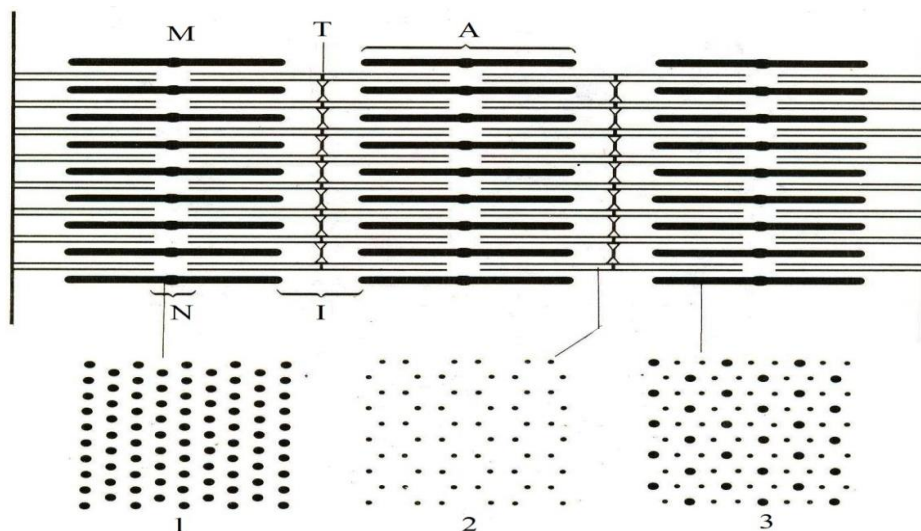
*Ko'ndalang-targ'il muskul to'qimasi.* Ko'ndalang-targ'il muskul to'qimasi skelet muskullarini, ovqat hazm qilish traktining ba'zi a'zolari (til, tanglay, qizilo'ngach bir qismi) muskullarini, ko'z muskullarini, mimika va nafas olish muskullarini hosil qiladi. Yurak mushagi ko'ndalang-targ'il muskul to'qimasining maxsus turi bo'lib, u haqda quyida maxsus fikrlar bayoni bor.

*Ko'ndalang-targ'il muskul tolalarining tuzilishi.* Ko'ndalang-targ'il muskul to'qimasi tolalardan iborat bo'lib, ularning uzunligi bir necha santimetrgacha (12,5 sm), diametri 100 mkm gacha yetishi mumkin. Shu sababli ko'ndalang-targ'il muskul tolalari simplastik tuzilmalar deb ataladi. Ular uzun silindrik tuzilmalar bo'lib, sirtidan yaxshi ifodalangan parda – sarkolemma bilan qoplangan. Muskul tolalarining yadrolari oval shaklli, xromatini kam, pereferiyada, sarkolemma ostida joylashadi. Muskul tolalari mitoxondriyalarga boy bo'lib, ular miofibrillalar orasida tizilib yotadi. Shuni qayd qilish lozimki, muskulning harakat aktivligi ancha yuqori bo'lsa (qisqarish tezligi qancha katta bo'lsa), muskul tolasida sarkosomalar (mitoxondriyalar) shunchalik ko'p bo'ladi. Muskul tolalari sarkosomalarning kristallari kuchli rivojlangan bo'lib, sarkosomalarning uzun o'qiga nisbatan perpendikulyar yo'nalgan. Donador endoplazmatik to'r sust rivojlangan, yadro atrofiga joylashadi. Sust rivojlangan plastinkasimon kompleks ham shu yerda yotadi.

Ko'ndalang-targ'il muskulda sillik kanalchalar sistemasi mavjud bo'lib, uning muskul tolalarining maxsus strukturasi deb hisoblash mumkin. Kanalchalar sistemasi tolaning uzun o'qi bo'ylab miofibrillalar oralig'ida joylashdi va T chiziq

qarshisida yoki A va I disklar chegarasida kengaymalar hosil qilib tugaydi. Bu sistema sarkoplazmatik retikulum (to‘r) deb nomlanadi. Bundan tashqari, A va I disklar chegarasida (sut emizuvchilarda) sarkolemmanning plazmatik membranası tola ichiga botib kirib T sistema naychalarini hosil qiladi. Bu naychalar tolaning uzun o‘qiga ko‘ndalang yo‘nalgan. T sistema kanalchalari A va I disk chegarasida atrofidagi simmetrik joylashgan sarkoplazmatik to‘r naycha kengaymalari bilan triadalar hosil qiladi. Sarkoplazmatik to‘r qisqarishining yuzaga chiqishida ishtirok etadi.

Miofibrillalar tolaning qisqarishini ta‘minlovchi tuzilmalardir. Bu ipsimon tuzilmalarning qalinligi 2 mikron keladi. Ko‘ndalang-targ‘il muskulning miofibrillalari silliq muskuldaı farq qilib, ko‘ndalangiga taram-taram bo‘lib bo‘yaladi. Bu ularning nozik tuzilish xususiyatlariga bog‘lik. Miofibrillalarda A va I disklar farq qilinadi. A disklar har xil bo‘yoqlar bilan yaxshi bo‘yaladi. I disklar esa uncha yaxshi bo‘yalmaydi. Anizotrop-A disklar ikki xil nur sindirish (anizotropiya) xususiyatiga ega va ularning nomi ham ana shu xususiyatga asoslangan. I disklar anizotropiya xususiyatiga ega emas va shu sababli ularni izotrop disklar deyiladi. Muskul tolasi fibrillalarning bir xil diskleri bir sathda yonma-yon yotib, butun muskul tolasining ko‘ndalang-targ‘illik manzarasini yuzaga keltiradi. Elektron mikroskop fibrillalarning nozik tuzilishi tafsilotlarini aniqlashga imkon berdi. A diskning o‘rtasida I zona bo‘lib, uning markazidan esa M chiziq o‘tgan). I diskning o‘rtasida T chiziqchasi yotadi. U ba‘zi bir adabiyotlarda eski nom bilan T chiziq (telofragma) deb ataladi. Har ikki T chiziqchasi orasida yotgan miofibrilla bo‘lakchasiga sarkomer yoki inokoma deyiladi. Sarkomer tarkibiga A disk va A diskning har ikkala tomonidagi I diskning T chiziqqacha bo‘lgan qismi (har bir I diskning yarmi) kiradi (81-rasm).



81- rasm. Yo‘g‘on va ingichka protofibrillalarning miofibrillada joylashish sxemasi. I-I disk. T–telofragma; N –N zona; M – M chiziq; I - I zona; 1– yo‘g‘on protofibrilla; 2 – ingichka protofibrilla; 3 - yo‘g‘on va ingichka protofibrillalarning joylashishi.

Elektron mikroskop miofibrillalar yanada ingichkaroq ipchalar–miofilamentlardan (protofibrillalardan) tuzilganligini ko‘rsatadi. Ikki xil

protofibrillalar (miozin va aktin) farq qilinadi. Yo'g'on (miozin) protofibrillalar A diskda, ingichka (aktin) protofibrillalar esa I diskda va qisman (N zona chegarasiga qadar) A diskda joylashadi. Shunday qilib, I diskda faqat ingichka protofibrillalar, A diskda esa I zona chegarasiga qadar ingichka va yo'g'on protofibrillalar joylashadi. Ingichka protofibrillalarning bir uchi T – chiziqda yopishadi. Ikkinchi uchi protofibrillalarning orasida erkin holda tugaydi.

Shunday qilib, muskul tolasining struktura birligi sarkomer bo'lib T chizig'i esa tayanch tuzilma vazifasini o'taydi. Muskul tolasining ko'ndalang kesimida ingichka va yo'g'on protofibrillalarning geksogonal sistema shaklida o'zaro tartibli joylashuvini kuzatish mumkin. Chunonchi, tutashish zonasida ingichka va yo'g'on ipchalar shunday joylashadiki, har bir yo'g'on protofibrilla: atrofida 6 ta ingichka protofibrilla va har bir ingichka protofibrilla atrofida 3 ta yo'g'on protofibrilla yotadi. Elektron mikroskopda juda kattalashtirib ko'rilganda tutashish zonasida ingichka va yo'g'on protofibrillalar ingichka ko'ndalang ko'prikchalar – o'simtalar yordamida o'zaro bog'langanligi ko'rinadi.

Miofibrillalarning ultrastrukturasiga asoslanib, muskul qisqarish mexanizmi, haqida turli nazariyalar ishlab chiqilgan. Xaksli taklif etgan ikki xil protofibrillalarning sirpanish nazariyasi eng keng tarqalgan. Bu nazariyaning asosiy qoidalaridan biri qisqarish jarayonida protofibrillalarning uzunligi o'zgarmaydi, deb hisoblanadi. Yo'g'on protofibrillalar miozin oqsilidan iborat. Ingichka protofibrillalar esa aktindan tuzilgan. Tutash zonasida yo'g'on protofibrillalardan chiqqan mayda o'simtalar ingichka protofibrillalarga yopishadi. Bu o'simtalar ingichka protofibrillalarga mustahkam bog'lanmay, har bir kisqarishda yopishish o'rnini ko'p marta o'zgartiradi va shu bilan protofibrillalarni tortadi. Natijada ingichka protofibrillalar yo'g'on protofibrillalar bo'ylab sirpanib, sarkomerning qisqarishiga olib keladi. Bunda miofibrillalarning ko'ndalang- targ'il manzarasi biroz o'zgaradi: A diskning uzunligi o'zgarmaydi, I disk esa qisqaradi va kuchli qisqarish holatlarida butunlay yo'qoladi. Ingichka protofibrillalar yo'g'on protofibrillalar bo'ylab sirpanib M chiziqqa yaqinlashadi va hatto M chiziqdan o'tib, bir-birining ustiga chikishi mumkin, yo'g'on protofibrillalar esa T chiziqqacha tarqaladi.

Qisqarish davrida aktin va miozin qo'shib aktomiozin sistemasini hosil qiladi, muskul yozilganda esa qaytadan aktin va miozinga bo'linadi. Muskul tolasida qisqarishida sarkoplazmatik retikulum, T kanalchalar va mitoxondriyalarning roli kattadir.

Qisqarish uchun shart bo'lgan  $Sa^{++}$  sarkoplazmatik retikulumda saqlanadi. Mitoxondriyalar esa qisqarish jarayonida sarf bo'ladigan ATF ni ishlab chiqaradi. Mualliflarning fikricha, T sistema orqali nerv impulsi keladi. Bu sistema muskul tola ustiga ochilgani uchun kerakli moddalar (oziq moddalar) ham shu kanalchalar orqali sarkoplazmaga yetib kelsa kerak. Muskul tolalari qisqarganda tana qismlari harakatlanadi. Muskul tolalari qisqarish kuchining uzatilishi muskul to'qimasining tayanch strukturalari tomonidan amalga oshiriladi. Sarkolemma shunday strukturalar jumlasidan bo'lib, unga paylarning kollagen tolalari yopishadi.

Ko'ndalang-targ'il muskulning organ sifatida tuzilishi. Muskulning organ sifatida shakllanishida biriktiruvchi to'qima ham ishtirok etadi. U muskulni parda

shaklida o'raydi va qon tomirlar bilan birgalikda muskulning ichiga ham o'sib kiradi. Muskulni sirtidan o'rab turuvchi biriktiruvchi to'qima parda epimiziy yoki fassiya deb ataladi. Muskul ichidagi biriktiruvchi to'qima qatlamlari muskul tolalarini alohida tutamlarga bo'lib, ichki perimiziy deb ataladi.

Biriktiruvchi to'qima tolalari ham bir muskul tolasini nafis to'r shaklida o'raydi. Bu nozik tur endomiziy nomini olgan. Ichki perimiziy tarkibida yo'naluvchi qon tomirlar tarmoqlanib, har bir muskul tolasini o'rovchi kapillyarlar to'rini hosil qiladi. Muskul tolalariga nayning kollagen tolalari tutashadi Bu yerda muskul tolalarining uchlari barmoqsimon o'simtalar hosil qiladi va ular orasiga kollagen tolalar o'sib kiradi.

Muskul to'qimasida shu to'qima uchun xos bo'lgan mioglobin pigmenti joylashadi. Mioglobin ikki qismdan – gem (temir) va oqsil komponenti globindan iborat. Mioglobin muskul fiziologiyasida katta rol o'ynaydi. Uning asosiy vazifasi o'zida kislorod saqlash xususiyatidir. Muskul qisqargan paytda kislorodning muskul to'qimasiga kirishi qiyinlashadi, lekin ko'p miqdorda sarf qilinadi. Bu holda mioglobin o'zida ushlagan kislorodni sarflaydi. Sarkoplazmada mioglobin qancha ko'p bo'lsa, muskul kislorodga shuncha boy bo'ladi.

Ayrim sutemizuvchi hayvonlar mushagida juda ko'p miqdorda g'amlangan kislorod bo'ladi. Masalan, tyulenlarda 47% kislorod mioglobin bilan bog'langan holda bo'ladi, faqat 38% i qonda bo'ladi. Mioglobin muskulka qizil rang berib turadi. Rangiga qarab qizil va oq muskullar tafovut qilinadi. Qizil muskullar oq muskulka nisbatan sekin qisqaradi, lekin ayrim hollarda oq muskul (masalan, tovuqning ko'rak mushagi) qizilga nisbatan sekinroq qisqarishi mumkin. Bundan tashqari, har bir qizil muskul tolasida oz miqdorda oq tolalar ham uchrab turadi. Qizil muskul tolalarida oksidlanish jarayonlari juda yuqori rivojlangan bo'lib, oq muskul tolalarida esa, modda almashinuv jarayoni ko'proq anaerob glikoliz shaklida boradi.

*Ko'ndalang-targ'il muskul to'qimasining taraqqiyoti va regeneratsiyasi.* Skelet muskullari mioblast hujayralarining zich to'plamlari bo'lgan miotomlardan rivojlanadi. Mioblastlar ko'payib, atrofdagi mezenximaga ko'cha boshlaydi va bo'lg'usi muskul gruppalarining kurtaklari joylashadigan yerlarda to'plana boradi. Mioblastlar yadrolarining jadal bo'linishi natijasida yirik, ko'p yadroli tuzilmalar – miosimplastlarga aylanadi. Keyinchalik ularda miofibrillalar paydo bo'lib, miosimplastning periferiyasida joylashadi.

Simplastlarning markazida sarkoplazma va qator tizilgan yadrolar yotadi. Taraqqiyotning bu davrida ularni muskul naychalari deb yuritiladi. Keyinchalik miofibrillalarning soni ko'payadi, yadrolar periferiyaga suriladi va shu yo'sinda ko'ndalang- targ'il muskul tolalari shakllanadi.

Ko'ndalang-targ'il muskul to'qimasi jarohatlangandan keyin qulay sharoitlarda tiklanish qobiliyatiga ega bo'ladi. Reperativ tiklanish vaqtida muskul tolalarida ko'p miqdorda differensiallashmagan mioblastlar hosil buladi. Ba'zi mualliflarning fikricha, mioblastlar jarohatlangan muskulning yadro va sitoplazma saqlaydigan bir bo'lagidir. Muskul to'qimasida sarkolemmaning bazal qavati va asl plazmolemmasi orasida yo'ldosh hujayralarning topilishi mioblastlar yo'ldosh hujayralaridan hosil bo'ladi, degan fikrga olib keldi. Xuddi normal gistogeneza

bo'lgani kabi, mioblastlardan muskul tolalari taraqqiy etadi. Qayta tiklanishda ham taraqqiyotning uch fazasi kuzatilishi mumkin: 1) mioblastlar fazasi, 2) muskul iaychalari fazasi, 3) muskul tolalarining shakllanish fazasi. Qulay sharoitlar bo'lmagan hollarda muskul to'qimasining regeneratsiyasi to'lik nihoyasiga yetmaydi va shikastlanishda hosil bo'lgan nuqson biriktiruvchi to'qima chandig'i bilan almashinadi. Postnatal o'sish davrida muskul tolalari uzunlashadi va yo'g'onlashadi. Ularning kattaligi shu muskullar bajarayotgan ishga bog'liq. Tug'ilishning birinchi yillaridan so'ng muskul to'qimasining o'sishi faqatgina tolalarning yo'g'onlashishi (gipertrofiya) bilan bog'liq bo'lib, muskul tolalarining ko'payishi – giperplaziya (yunon. plazis – hosil bo'lishi) bilan bog'liq emas.

*Yurakning ko'ndalang-targ'il muskul to'qimasi.* Ko'ndalang-targ'il muskul to'qimasi yurak miokard qavatida joylashadi. Bu muskul to'qima skelet ko'ndalang-targ'il muskuldan farqli ravishda ko'ndalang-targ'il muskul tolalaridan emas, balki yurak muskul hujayralaridan – miotsitlardan tashkil topgan. Bu hujayralar faqat yurakda uchragani uchun kardiomiotsitlar deb yuritiladi. Hozirgi vaqtda 3 xil kardiomiotsitlarni farq qilish mumkin. Qisqaruvchi-tipik, impuls o'tkazuvchi atipik va sekretor. Qisqaruvchi kardiomiotsitlar uzunligi 50–120 mkm, kengligi 15–20 mkm, silindr shaklidagi hujayralardir. Ular oraliq plastinkalar orqali o'zaro birlashib zanjirsimon (tizmasimon) tuzilmalar hosil qiladi. Kardiamiotsit markazida bir yoki ikki oval yoki cho'zinchoq shakldagi yadro joylashadi. Miofibrillalar yadro atrofida joylashib, ular orasida mitoxondriyalar ko'p. Silliqliq endoplazmatik to'r va T-sistema yaxshi rivojlangan. Donador endoplazmatik to'r kuchsiz rivojlangan.

Kardiomiotsitlar sarkolemma bilan qoplangan bo'lib, sarkolemma o'z navbatida plazmatik membrana va bazal membrana bilan o'ralgan. Bazal membrana oraliq plastinkalar sohasida bo'lmay, kardiomiotsitlarni faqat yon tarafdin o'rab turadi. Oraliq plastinkalar ikki hujayraning plazmatik membranalari orasida joylashib, elektron mikroskop ostida zinapoyasimon joylashganini ko'ramiz. Oraliq plastinkalar sohasida kardiomiotsitlar desmosomalar, tirqishli birikish (neksus), interdigitatsiyalar orqali birlashgan. Oraliq plastinkalarga miofibrillalarning aktin protofibrillalari kelib tugaydi. Miofibrillalar tuzilishi xuddi skelet ko'ndalang-targ'il muskul to'qimasini eslatadi.

Yurakdagi qo'zg'alishni o'tkazuvchi muskul to'qimasi (Purkinje tolalari yoki atipik kardiomiotsitlar) ham muskul hujayralari – kardiomiotsitlardan tuzilgan bo'lib, ular qisqaruvchi kardiomiotsitlardan yirikroq (uzunligi 100 mkm, kengligi 50 mkm), qo'zg'alishni peysmekler hujayralaridan qisqaruvchi muskul tolalariga o'tkazadi.

Peysmekler (ritm boshqaruvchi) hujayralar atipik muskulning alohida turi bo'lib, u vegetativ nerv sistemasining tolalari bilan innervatsiya qilingan. Gistologik preparatlarda atipik hujayralar kuchsiz bo'yaladi. Chunki bu hujayralarda miogloblin va va miofibrillalar kamroq, sarqoplazma esa ko'proqdir. Miofibrillalar doimo bir-biriga parallel yotmaydi, natijada bu hujayralarda ko'ndalang-targ'illik kuchsizroq rivojlangan. Kardiomiotsitlarda mitoxondriyalar (sarkosomalar), ribosomalar ancha kam, T- sistema esa juda kuchsiz rivojlangan.

Sarkosomalarning kam bulishi moddalarni aerob parchalaiishi sust ketishini ko'rsatuvchi dalilidir.

So'nggi vaqtlarda yurakning bo'lmacha kardiomiotsitlarida maxsus glikoproteid tutuvchi sekretor granular borligi aniqlandi. Shu bilan birga bu hujayralar qon bosimi va ionlar munosabatini boshqaruvchi natriy uretik faktor sekreti qilib, bu hujayralar ma'lum endokrin funksiyaga ega ekailigini ko'rsatadi.

*Yurak muskul to'qimasining taraqqiyoti va regeneratsiyasi.* Yurak muskul to'qimasi segmentlanmagan mezodermadan, aniqrog'i, splanxnotomning visseral varag'idan rivojlanadi. Bu varaqdan mioepikardial plastinka hosil bo'lib, uning hujayralaridan miokard va epikard hosil bo'ladi. Mioepikardial plastinkaning mezenxima hujayralari mioblast hujayralarga differensiallashib kardiomiotsit hujayralarni hosil qiladi va so'ngra plastinkalar orqali birlashadi<sup>9</sup>.

Yurak ko'ndalang-targ'il muskul to'qimasining regeneratsiyasi yoshga qarab o'zgaradi. Go'daklarda kardiomiotsit hujayralar bo'linish qobiliyatiga ega bo'lsa, balog'atga yetgan organizmda va qari odamlarda yo'ldosh (satellit) hujayralar bo'lmagani uchun va kardiomiotsit hujayralar bo'linish qobiliyatini yo'qotganni uchun nobud bo'lgan kardiomiotsit hujayralar qayta tiklanmaydi va nobud bo'lgan kardiomiotsitlar o'rnida (miokard infarktida) biriktiruvchi to'qimali chandiq hosil bo'ladi.

## 10- mavzu. NERV TO'QIMASI.

***Tayanch iboralar:*** *tigroid modda, dendrit, neyrit, unipolyar, psevdounipolyar, bipolyar, multipolyar, neyrosekretor, astrogliya, ependimogliya, oligodendrogliya, multipotensial gliya, miyelinsiz nerv tolalari, miyelinli nerv tolalari.*

### **Mashg'ulot rejasi:**

1. Nerv to'qimasining tarkibi va funksiyasi.
2. Neyron tuzilishi va xilla ri.
3. Neyroglia hujayralari va vazifalari.
4. Nerv tolalari.

Nerv to'qimasi yuqori darajada ixtisoslashgan to'qima bo'lib, to'qimalar va organizmning barcha a'zolarini o'zaro aloqada bo'lishini hamda organizmni tashqi muhit bilan bog'lanishini ta'minlaydi. Nerv to'qimasining asosiy vazifasi ta'sirotni qabul qilish, saqlash va qayta ishlash, organizmning turli sistemalarining faoliyatini uyg'unlashtirish, koordinatsiyalash kabilardan iborat. To'qimaning bu vazifasi tirik organizmlarning tarixiy taraqqiyoti jarayonida vujudga kelgan.

---

<sup>9</sup> Bobrysheva I. V. Kashchenko S. A., **Histology Cytology Embryology**, State establishment, «Lugansk state medical university», "Knowledge", 2011. 193-204 бетлар.

Nerv to'qimasi markaziy va periferik nerv sistemasini hosil qilib, bir-biridan bajaradigan vazifasiga qarab keskin farq qiluvchi ikki xil hujayralardan tashkil topgan. Birinchi turi neytronlar yoki neyrotsitlar bo'lib, nerv hujayra iborasi xuddi shu hujayraga tegishlidir. Neytronlar nerv impulsini hosil qiladi va uning tarqalishini ta'minlaydi. Nerv to'qimasining ikkinchi xil hujayralari –neyroglia yoki gliotsitlar kelib chiqishi bo'yicha neyronlar bilan bog'liq bo'lsa ham, bir qator yordamchi vazifalarni bajaradi.

*Nerv to'qimasining taraqqiyoti.* Nerv to'qimasi tashqi embrional varaq – ektodermadan rivojlanadi. Embriinning dorzal devorida ektodermadan nerv plastinkasi shakllanadi. So'ngra u egilib, nerv tarnovchasini hosil qiladi. Nerv tarnovchasining chetlari buralib, bir-biriga yaqinlashadi va so'ngra birikib, nerv nayini hosil qiladi. Shu vaqtning o'zida ektoderma chetlari ham o'zaro birikib, nerv nayidan ajraladi. Nerv nayining teri ektodermasidan ajralishi davomida nerv tarnovchasining ko'tarilgan chetidagi hujayralar to'dasi ajraladi va ular nerv nayining ikki yon tomonida ganglioz plastinka yoki nerv qirrasini hosil qiladi. Nerv nayidan keyinchalik bosh va orqa miya hamda nerv sistemasining periferik qismlari rivojlanadi, ganglioz plastinkadan esa sezuvchi nerv tugunlari va vegetativ nerv sistemasi shakllanadi. Taraqqiyotning ilk bosqichlarida nerv nayining devori bir qavat silindrsimon hujayralardan iborat bo'ladi. Bu hujayralar tez mitotik bo'linishi natijasida nerv nayi yo'g'onlashadi va ko'p kavatli (soxta ko'p qavatli) bo'lib qoladi. Bu davrda nerv nayi bir hujayra turidan – medulloblastlardan (medulla – miya, blastos – kurtak) iborat bo'lib, keyinchalik ikki turga differensiallashadi: 1) neyroblastlar–dumaloq shakldagi birlamchi nerv hujayralari bo'lib, ulardan neyronlar rivojlanadi; 2) spongioblastlar (glioblastlar) birlamchi neyrogliyal hujayralar bo'lib, ulardan har xil neyroglia hujayralari rivojlanadi.

Hujayralar ko'payishi va nerv naycha devorida surilishi natijasida nerv nayida quyidagi uch qavat tafovut qilinadi:

1) ichki – ependima qavat; 2) o'rta – yopqich (mantiya) qavat; 3) tashqi – qirg'oq vuali (parda) qavat.

Ichki ependima qavatida juda ko'p mitoz bo'linish ro'y beradi va rivojlanishning ilk bosqichlarida bu qavat glioblastlar va neyroblastlarni hosil qilsa, so'ngra faqat neyroglia uchun manba bo'lib qoladi. Asta-sekin ichki ependima hujayralari prizmatik shaklni olib, bosh miya qorinchalari va orqa miya kanalining ependima hujayralariga aylanadi. O'rta qavat neyroblastlar va ulardan shakllanuvchi neyronlar hamda birlamchi neyrogliyal asosni hosil qiluvchi hujayralardan iborat. Shu qavat hisobiga orqa miyaning kulrang moddasi hosil bo'ladi. Tashqi qavat–qirg'oq vuali (pardasi) neyroblast hujayralarini tutmaydi, bu qavatga ependima hamda o'rta qavat hujayralarining o'simtalari o'tib, orqa miya o'tkazuvchi yo'llarining shakllanishida ishtirok etadi.

Neyronlar va neyrogliyal hujayralarning ixtisoslanishi nerv sistemasining turli qismlarida barobar bo'lmaydi. Yumaloq shaklga ega bo'lgan o'simtasiz neyroblastlar differensiallashib, cho'ziq noksimon shaklni oladi va ularning o'tkirlashgan uchidan tugmachasimon bo'rtma shaklida nerv o'simtasi o'sib chiqadi. Bundam kelgusida neyrit rivojlanadi. Keyinroq esa hujayraning kalta o'siqlari–dendritlar hosil bo'ladn.

Neyroblastlar differensirovkasining ilk belgisi – ularning sitoplazmasida ingichka neyrofilamentlar va mikronaychalardan tarkib topgan neyrofibrillalar hosil bo‘lishidir. Yadro va sitoplazmaning submikroskopik tuzilishi ham o‘zgaradi: neyroblast sitoplazmasida erkin ribosomalarning miqdori kamayadi, endoplazmatik to‘r kanalchalari va Golji kompleksi paydo bo‘ladi va takomillashdi. Yadroda turli elektron zichlikdagi donalar va iplar hosil bo‘ladi. Natijada, neyroblastlar yetuk neyronlarga aylanadi.

Neyroblastlardan hosil bo‘luvchi neyronlar bo‘linish qobiliyatiga ega emas. Shu tufayli ularda fiziologik regeneratsiya jarayoni hujayra sitoplazmasidagi organoidlar va oqsillarning uzluksiz almashinuvi bilangina chegaralanadi.

Glioblastlar esa yuqori darajada bo‘linish qobiliyatiga ega, bu xususiyatlari ular yetuk gliotsitlarga aylanganda ham ancha- muncha saqlanib qoladi. Glioblastlardan faqat makrogliya hujayralari (ependimonitlar, astrotsitlar va oligodendrotsitlar) takomillashadi.

Mikrogliya hujayralari (yoki glial makrofaglar) esa barcha makrofaglar singari, homila davrida dastavval mezenximadan, tugilgandan so‘ng esa qon monotsitlaridan hosil bo‘ladi.

*Neyronlarning tuzilishi.* Neyron (neyrotsit) nerv hujayrasi bo‘lib, tanadan, o‘simtalari va nerv oxirlaridan tashkil topgan. Nerv hujayrasining shakli va kattaligi nerv sistemasining turli qismlarida turlichadir. Ularning kattaligi 4–6 mkm dan (miyachaning donador qavati) 100–130 mkm gacha (bosh miya po‘stloq qismining yirik Bets hujayralari) bo‘lishi mumkin. Nerv hujayralarining shakli ularning o‘simtalari soniga bog‘liq. Bir o‘simtali nerv hujayralariniig shakli odatda dumaloq yoki kolbasimon, ikki o‘simtali nerv hujayralari – duksimon, ko‘p o‘simtali nerv hujayrzlari esa noto‘g‘ri yulduzsimon shaklda bo‘ladi. Nerv hujayralarining o‘ziga xos xususiyati ularda o‘simtalar bo‘lishidir.

Nerv hujayrasining yadrosi ko‘pincha markazda joylashib, xromatini kam bo‘lgani uchun och bo‘yaladi. Yadro, yadrocha va yadro teshiklari kompleksi juda o‘zgaruvchan (labil) tuzilmalar bo‘lib, turli ta’sirlar va patologik holatlarda o‘zgaradi. Nerv hujayrasining sitoplazmasida umumiy organoidlar va shuningdek faqat nerv hujayralariga mansub bo‘lgan maxsus tuzilmalar– xromatofil substansiya yoki tigroid modda va neyrofibrillalarning borligini ko‘rish mumkin.

Tigroid yoki xromatofil modda birinchi marta Nissl tomonidan 1889 yilda aniqlangan. Yorug‘lik mikroskopi ostida u chegaralari aniq ko‘ri olmaydigan tuzilmalar bo‘lib, nerv hujayrasining sitoplazmasi va dendritlarida joylashadi. Neytritlarda esa bu modda bo‘lmaydi. Uning tuzilishi, shakli va joylashishi barcha hujayralarda bir xil emas. Masalan, orqa miyaning motor hujayralarida xromatofil modda yirik noto‘g‘ri shaklda va yadroning atrofida zichroq, sitoplazmaning chetki qismlarida esa odatda maydaroq va siyrakroq joylashadi. Spinal gangliyning sezuvchi hujayralarida u changsimon donachalar holatida, vegetativ nerv sistemasining ko‘pgina tugunlarida esa mayda donachalar shaklida bo‘ladi.

Xromatofil modda elektron mikroskop ostida sitoplazmaning erkin ribosomalar va donador endoplazmatik tur ko‘p joylashgan sohasiga to‘g‘ri keladi. Agar RNK oqsil sintezida faol ishtirok etishini nazarga olsak, xromatofil modda neyronlarning maxsus vazifasi uchun zarur bo‘lgan oqsillarni aktiv sintez qiladi,

deb hisoblash mumkin. Shunday qilib, xromatofil modda ribosomalar va donador endoplazmatik to'ring yorug'lik mikroskopida ko'rinishidir.

Xromatofil moddaning miqdori va tuzilishi hamma vaqt hujayraning funksional holati bilan uzviy bog'liq bo'lib, doimo bir xil bo'lmaydi. Xaddan ortiq zo'rliqqa (stress holatida), davomli nerv qo'zg'alishida yoki ba'zi bir shikastlanishlarda (nerv o'simtalarining kesilishida), kislorodning yetishmasligi, zaharlanish kabilarda bu modda avval dendritlarda, so'ngra yadro atrofida erib ketadi va yo'qoladi. Xromatofil moddaniig erib ketishiga xromatoliz (tigroliz) deyiladi. Neytronlar normal holatga o'tganda xromatofil moddalarning qayta tiklanishi ro'y beradi.

Nerv hujayrasining sitoplazmasida ko'p sonli mitoxondriyalar bo'lib, ular aksonning chiqish joyida, retseptorlar va neyronlararo sinapslar sohasida ko'proq joylashgan. Yadroga yaqin sohada kuchli rivojlangan Golji kompleksi elementlari aniqlanadi. U ayniqsa miya po'stlog'ining harakatlantiruvchi hujayralarida, orqa miya oldingi shoxlari va spinal gangliy hujayralarida kuchli rivojlangan.

Nerv hujayralarining sitoplazmasida ikki xil pigment kiritmalari uchraydi. Melanin turli kattalikdagi donalar sifatida faqatgina qora moddaning neyronlarida va sayyor nervning dorzal yadrosida uchraydi. Lipofussin lipoidlar saqllovchi modda bo'lib, mayda donalar sifatida hamma nerv hujayralarida uchraydi. Yosh ulg'ayishi bilan bu pigmentning miqdori oshadi.

Nerv xujayrasining o'simtalarini tuzilishi va funksiyasi jihatidan bir-biridan farq qiluvchi dendrit va neyrit (akson)ga bo'linadi. Ta'sirotlarni kabul qiluvchi va nerv impulsini hujayra tanasiga yetkazuvchi o'simtalar dendritlar (yunopcha dendron – daraxt) deb nomlanadi. Dendrit buyicha impuls hujayra tanasi tomon intiladi. Ular unchalik uzun emas va neytron tanasi yaqinida daraxtga o'xshab shoxlanib tutallanadi. Dendritlar miqdori turli neyronlarda turlichadir. Ko'pchilik dendritlar maxsus tuzilishga ega bo'lgan sezuvchi nerv oxirlari (retseptorlar) bilan tutaydi. Ikkinchi xil o'simtalar–neyrit yoki akson (yunoncha axis – o'q) nerv hujayrasi tanasidan ancha uzoq masofagacha davom etadi. O'simtalar uzunligi bir necha mikrondan 1 –1,5 m gacha bo'lishi mumkin. Neyritlar nerv hujayrasidan chiqqandan so'ng yon shoxchalar – kollateral hosil qilishi mumkin. Neyritlar nerv impulsini nerv hujayrasi tanasidan boshqa nerv hujayrasiga yoki ishchn organlarga (muskul, bezlarga) o'tkazadi va ularda effektor nerv oxirlari hosil qilib tutallanadi.

Dendritlar butun uzunligi bo'yicha bir xil yo'g'onlikka ega bo'lgan, ba'zi joylarida burtib chiqqan dumboqchalar hosil qiladi. Elektron mikroskop ostida dumboqchalarda parallel joylashgan sitomembranalar ko'rinish, ular dumboqcha yuzasiga perpendikulyar holatda turadi. Ular hujayra tanasining va dendritlar yuzasining 40% ini egallaydi. Dumboqchalarda boshqa xujayraning o'simtalarini kelib tugaydi va neyronlararo kontaktlar hosil qiladi.

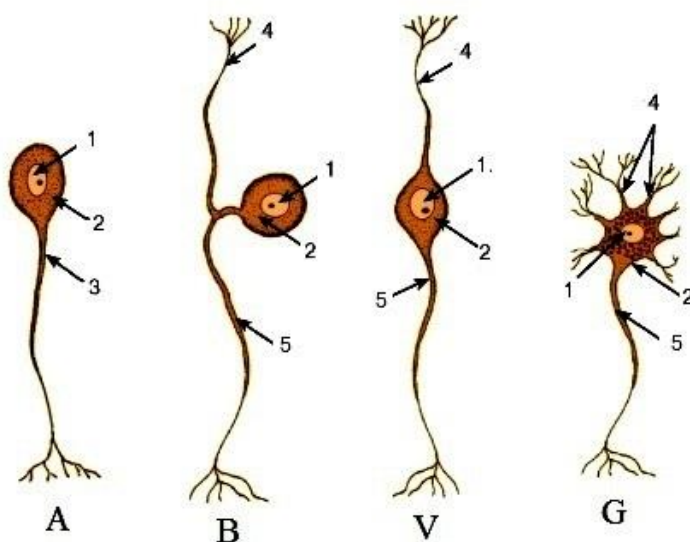
Aksonlar butun uzunligi bo'yicha dumboqchalar hosil qilmaydi, lekin oxiri konussimon kengayib akson «tepaligi» bilan tugaydi. Akson tepaligi tigroid moddadan xoli bo'lib, shu tufayli uni dendritdan ajratish qiyin emas. Bu sohada elektron mikroskop ostida ko'pgina neyrofilamentlarni va mikronaychalarni ko'rish mumkin.

Neyrotsitlar sitoplazmasida yuqori darajada sintetik jarayonlar sodir bo‘lib, sintezlangan moddalarning (asosan, oqsillarning) hujayra o‘siqlariga transport qilinishi ham kuzatiladi. Bu jarayon sekin (1 sutkada 1–3 mm) yoki juda tez (soatiga 5–10 mm) kechishi mumkin. Shu bilan birga teskari yoki retrograd transport ham mavjud. Bunda bir qator moddalar o‘siqlardan sitoplazmaga qaytadi. Moddalar transportida endoplazmatik to‘r, pufakchalar, donachalar va mikronaychalar ishtirok etadi.

O‘simtalar soniga qarab: 1) unipolyar–bitta o‘simtali; 2) bipolyar –ikki o‘simtali; 3) multipolyar– uch va undan ortiq o‘simtali nerv hujayralari farqlanadi (84 - rasm). Bundan tashqari, psevdounipolyar nerv hujayralari ham mavjud. Haqiqiy unipolyar neyronlar odamda uchramaydi. Faqatgina kam differensiallangan hujayra – neyroblast upipolyar bo‘lib, noksimon shaklga ega va undan bitta o‘simta– neyrit chiqadi. Psevdounipolyar hujayralardan ham bir o‘simta chiqib, nerv hujayrasining tanasidan chiqqandan so‘ng «T» shaklida ikkiga bo‘linadi: bulardan biri markaziy nerv sistemasiga impuls olib ketuvchi neyrit va ikkinchisi periferiya tomon yo‘nalib, u yerda sezuvchi nerv oxirinn hosil qilib tugallanuvchi dendritdir (bu hujayralar spinal gangliylarda joylashadi).

Bipolyar nerv hujayralaridan 2 o‘simta chiqib, ulardan biri neyrit, ikkinchisi dendritdir. Odam organizmida ular uncha tarqalmagan bo‘lib, ko‘zning to‘r pardasida uchraydi.

Multipolyar nerv hujayralari – odam va hayvon organizmida eng keng tarqalgan nerv hujayralari turlaridan bo‘lib, ularda uch va undan ortiq o‘simtalar bor. Bu o‘simtalarning faqat bittasi neyrit bo‘lib, qolganlari dendritdir.



84- rasm. Nerv hujayralari turlari (sxema). A – unipolyar neyron; B – psevdounipolyar neyron; V– bipolyar neyron; G– multipolyar neyron: 1 – yadro; 2- sitoplazma; 3 – umumiy o‘simta; 4- dendrit; 5 – akson.

Neyronlarning sitoplazmasi va o‘simtalarida neyrofibrillalar bo‘lib, ular ingichka iplar shaklida aniqlanadi. Neyrofibrillyar apparat juda uyg‘un bo‘lib, hujayraning turli holatiga qarab tez o‘zgarishi mumkin. Elektron mikroskop ostida olingan dalillar neyrofibrillalarning diametri 6–10 nm keladigan neyroipchalar (neyrofilamentlar) tutamidan va diametri 25 nm bo‘lgan mikronaychalardan (neyrotubulalardan) iborat ekanligini ko‘rsatadi. Bu tuzilmalar yadro atrofida (perikarionda) to‘r shaklida, dendrit va aksonda o‘zaro parallel joylashadi.

Sekretor neyronlar (neuronum secretorum). Barcha neyronlar ma'lum bir biologik aktiv moddalarni (masalan, mediatorlarni) sintezlash va chiqarish xususiyatiga ega. Shu bilan birga faqatgina sintezlash va sekretiya qilishga ixtisoslashgan neyronlar mavjud bo'lib, ularni sekretor neyronlar yoki neyrosekretor hujayralar deb nomlanadi. Bu hujayralar neyronning fiziologik belgilari bilan birga bez hujayralarining belgilarini ham mujassamlashtirgandir. Neyrosekret tigroid modda bilan bog'liq holda sintezlanadi. Neyrosekret Golji sistemasida donalar ko'rinishida shakllanadi, bundan tashqari, polisaxaridlar bilan to'yinishi ham mumkin. Yetilgan sekretor mahsulotlar aksonlar bo'ylab suriladi va o'simalarning oxiridan qonga yoki miya suyuqlig'iga ajraladi. Umurtqali hayvonlarda neyrosekretor hujayralar bosh miyaning preoptik yadrosi hamda gipotalamik sohaning yadrolarida uchraydi. Bu neyrosekretor hujayralar neyrogipofiz va adenogipofiz bilan birga umumiy sistemani tashkil qiladi. Ajraladigan sekretor mahsulot gormonlar bo'lib, organizm faoliyatini boshqarishda aktiv ishtirok etadi.

*NeyrogliY.* Neyrogliya (yunon. glia – yelim, nerv yelimi) yordamchi to'qima bo'lib, o'zining tuzilishi va faoliyati bo'yicha turlicha bo'lgan ko'pgina hujayralardan iborat.

*Neyrogliya* – tayanch (markaziy hamda periferik nerv sistemasining stromasini tashkil qiladi), chegaralovchi (chegaralovchi glial pardalar hosil qilib nerv elementlarini atrofdagi biriktiruvchi to'qimadan ajratib turadi), trofik (nerv hujayralaridagi modda almashinishida ishtirok etadi), himoya (multipotensial va mikroglia hujayralari) va sekretor vazifani o'taydi.

Neyrogliya nerv oxirlarining tuzilishida ishtirok etib, nerv impulsi hosil bo'lishda va uni o'tkazishda hamda nerv tolalarining degeneratsiyasi va regeneratsiyasida ishtirok etadi. Hamma neyrogliya elementlari ikki genetik turga – makroglia va mikroglia bo'linadi<sup>10</sup>.

*MakrogliaY.* Makroglia hujayralari ektodermadan rivojlanadi. Uning hujayralarini kumush bilan ishlangan preparatlarda ko'rish mumkin. Makroglia o'z navbatida astroglia, ependimoglia, oligodendroglia va multipotensial gliyaga bo'linadi.

*AstrogliaY.* Astrotsitar glia markaziy nerv sistemasining (MNS) tayanch apparatini hosil qiladi. U mayda ko'p o'simali kichik hujayralardan iborat bo'lib, nurli yulduz ko'rinishiga zga. Bunday tipdagi neyrogliya hujayralari astrotsitlar nomini oladi.

O'simalariing tuzilishiga qarab 2 xil astrotsitlar farqlanadi: 1) protoilazmatik yoki qisqa o'simali astrotsitlar. 2) tolali yoki uzun o'simali astrotsitlar.

Protoplazmatik astrotsitlar MNS asosini hosil qiladi va asosan kulrang moddada, ya'ni neyronlar sohasida joylashadi. Bu hujayralarning tanasi ko'p qirrali bo'lib, undan kalta ko'p tarmoklanuvchi va «oyoqchalar» hosil qilib tugallanuvchi o'simalar chiqadi. Hujayra kattaligi 15–20 mkm bo'lib, yadrosi

---

<sup>10</sup> Bobrysheva I. V. Kashchenko S. A., **Histology Cytology Embryology**, State establishment, «Lugansk state medical university», "Knowledge", 2011. 218-224 бетлар.

nisbatan katta, xromatini kamdir. Sitoplazmasida ko'p miqdorda glikogen, mitoxondriyalar hamda sust rivojlangan donador endoplazmatik to'r topilgan.

Tolali astrotsitlar asosan MNS oq moddasida, ya'ni nerv tolalari sohasida joylashgan. Ularning hujayra tanasi nisbatan kichik bo'lib, shakli cho'zinchoqdir. Kattaligi 10–20 mkm bo'lib, sitoplazmaning ko'p qismini yadro egallagan. Hujayra tanasidan 20–40 tagacha ingichka kam shoxlanuvchi o'simtalar chiqib, glial tolalarga aylanadi va miyaning tayanch apparatini tashkil qiladi. Astrotsitlarning o'simtalarini ko'pincha mayda qon tomirlar devorlarida tugmachasimon kengaymalar (perivaskulyar oyoqchalar) hosil qilib tugallanadi.

*EpendimogliY.* U asosan ependimotsit hujayralaridan tashkil topgan.

Yetuk ependimotsitlar epiteliy kabi silindrsimon shaklda bo'lib, opqa miya kanalini va bosh miya qorinchalarining devorini qoplab turadi. Bosh miya qorinchalarining qon tomirlari chigallarini qoplovchi ependimotsitlar kubsimon shaklga ega.

Ependimotsitlar sitoplazmasida mitoxondriyalar, yog'lar, pigmentlar va boshqa tuzilmalarni uchratish mumkin. Ependimotsitlar chegaralovchi, tayanch vazifalarni bajaradi hamda serebrospinal suyuqlikni hosil qilishda ishtirok etadi. Ayrim hujayralar esa sekretor funksiyani o'taydi. Ependimotsitlarning nerv nayining ichiga qaragan yuzasida embrional davrda kiprikchalar bo'ladi, ular postembrional davrda yo'q bo'lib ketadi va MNS ning faqatgina ayrim qismlaridagina saqlanib qolishi mumkin. Bu hujayralarning bazal qismidan esa birgina uzun o'simta chiqadi. Bu o'simta tarmoqlangan va tarmoqlaimagan bo'lishi mumkin. Tarmoqlangan o'simtalar miyaning oq va kulrang moddasida joylashgan neyronlar va boshqa gliya hujayralari o'simtlariga tegib yotadi. Gliotsitlarning o'simtalarini ko'pincha shoxsimon tarmoqlangan bo'lib, ular nerv nayining hamma qavatlaridan o'tib, tashqi chegaralovchi membranani hosil qilishda ishtirok etadi.

*OligodendroglY.* U neyrogliyaning eng ko'p sonli hujayralari bo'lgan oligodendrotsitlarni o'z ichiga oladi.

Oligodendrotsitlar mayda hujayralar bo'lib, shakli turlichadir. Ularda dumaloq kichik yadro bo'lib, u yupqa donador sitoplazma bilan o'ralgan. Bu hujayralarning o'simtalarini kam va sust tarmoqlangan. Oligodendrotsitlar miyaning oq va kulrang moddasida keng tarqalgan bo'lib, MNS va periferik nerv tugunlarining hujayralarini o'rab turadi. Ular miyelinli va miyelinsiz nerv tolalarining pardalari hosil bo'lishida hamda nerv oxirlarining shakllanishida ishtirok etadi. Bunda ular neyrolemmotsitlar (Shvann hujayralari yoki lemmotsitlar) deb ataladi. Ular trofik funksiyani bajaradi, nerv hujayralarining modda almashinuvi jarayonida ishtirok etib, nerv tolalarining degeneratsiyasi va regeneratsiyasida ahamiyati katta. Oligodendrotsitlar aktiv oqsil va boshqa moddalarni sintez qilish qobiliyatiga ega. Bu hujayrada donador endoplazmatik to'r va Golji kompleksi kuchli rivojlangan. Oligodendrotsitlar tuzilishi bo'yicha neyronlarga yaqin turib, ulardan neyrofibrillalari yo'qligi bilan farqlanadi.

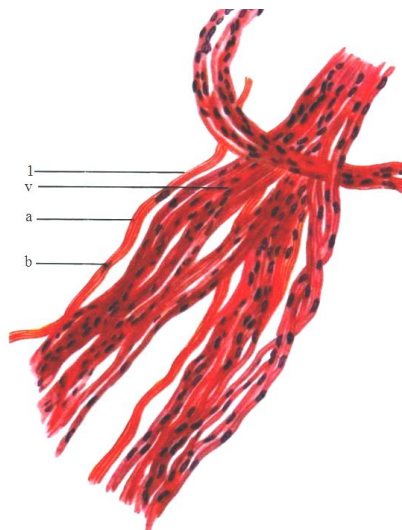
*Multipotensial gliY.* Makrogliyaning multipotensial gliya deb nomlanuvchi turi asosan kam differensiallangan hujayralardan iborat bo'lib, ular tuzilishiga ko'ra glioblastlarni eslatadi. Shy bilan birga ularni mikroglia hujayralari bilan ham adashtirish mumkin, chunki mikroglia kabi mayda hujayralar bo'lib, kichik

o'simtalarga ega. Biroq kelib chiqishi va funksiyasi jihatidan bu hujayralar mikroglıyadan tubdan farq qiladi. Multipotensial gliya hujayralari bo'linish va differensiallanish qobiliyatiga ega. Bu hujayralar boshqa tipdagi makroglıya hujayralariga – astrotsitlarga, endimotsitlarga, oligodendrotsitlarga aylanishi mumkin. Bu jarayonda multipotensial gliya hujayralari sitoplazmasida astrotsitlar, oligodendrotsitlar va endimotsitlarga xos o'zgarishlar ro'y beradi. Demak, multipotensial gliya hujayralari makroglıya uchun ko'payuv va almashinuv manbai bo'lib hisoblanadi. Ularni makroglıyaning o'ziga xos o'zak hujayralari deyish ham mumkin.

*MikroglıY.* Ular mayda yadrolari yaxshi bo'yaladigan hujayralardir. Hujayralar tanasida uncha katta bo'lmagan noto'g'ri shaklda o'simtalar chiqadi. Shu o'simtalar yordamida amyobasimon harakatlanishi mumkin.

Amyobasimon harakatlanish davrida hujayraning shakli o'zgaradi, o'simtalar hujayra tanasiga tortilib o'ziga xos donali shar shaklini oladi. Mikroglıya halok bo'layotgan neyron, nerv tolasi va bakteriyalarni fagotsitoz qilish qobiliyatiga ega. Mikroglıya hujayralari kelib chiqishi va faoliyati bo'yicha makroglıyadan tubdan farq qiladi. Hozirgi vaqtda mikroglıya hujayralari barcha makrofaglar kabi, mononuklear fagotsitlar sistemasiga kiritiladi. Ular, xuddi makrofaglar singari, homilada mezenximadan, so'ngra esa qondagi monotsitlardan rivojlanishi mumkin deb hisoblanadi.

*Nerv tolalari.* Nerv tolalari deb glial parda bilan o'ralgan nerv hujayralarining o'simtalari (neyrit va dendritlarga) aytiladi. Nerv tolalari pardalarining tuzilishiga ko'ra ikki gruppaga bo'linadi: 1) miyelinsiz nerv tolalari; 2) miyelinli nerv tolalari. Miyelinli va miyelinsiz nerv tolalarining markazida o'q silindr joylashgan bo'lib, u nerv hujayrasining o'simtasidir. O'q silindr oligodendrotsitlar hisobiga hosil bo'lgan pardalar bilan o'ralgan. Bu hujayralar Shvann hujayralari yoki neyrolemmotsitlar deyiladi. Miyelinsiz nerv tolalari asosan vegetativ nerv sistemasining nerv stvollarini hosil qiladi. Miyelinsiz nerv tolasi neyrolemmotsit bilan o'ralgan o'q silindridan iborat. Bunda Shvann hujayrasining qobig'i o'q silindrni g'ilo'f singari o'rab turadi. Lemmotsitlarning pardalari juda yupqa bo'lganligi sababli yorug'lik mikroskopida hujayra chegaralari ko'rinmaydi (86-rasm).



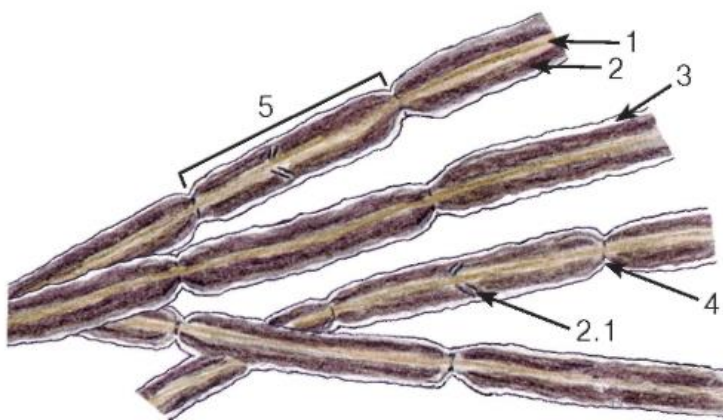
86 – rasm. Miyelinsiz nerv tolasi. 1- nerv tolasi; a – nervrolemma; b – Shvann hujayrasi; v – o'q silindr.

Neyrolemmotsitlar sitoplazmasi nozik lenta sifatida ko'rinib, uning ma'lum yerlarida yadrolar joylashgan. Yadro cho'zinchoq yoki tayoqcha shaklida bo'lib, o'q silindrining uzunasi bo'ylab joylashgan. Tashqi tomondan neyrolemmotsit bazal membrana bilan qoplangan. Bir neyrolemmotsit tanasidan bir necha (3–5, ba'zan 10–20) o'q silindr o'tgan bo'lishi mumkin. Bunday bir necha o'q silindrga ega bo'lgan nerv tolasini «kabel tipidagi»

tolalar deyiladi.

Elektron mikroskop ostida tekshirishlar shuni ko'rsatdiki, o'q silindr taraqqiyoti davomida neyrolemmotsit ichiga botib kiradi va uning devoridan chuqurcha hosil qiladi. Chuqurchaning devorlari o'q silindrni hamma tomonidan o'rab oladi va uning yon devorlari birlashib ikki membranali tuzilma – mezaksonni hosil qiladi.

Miyelinli nerv tolalari uzun ipsimon tuzilishga ega bo'lib, bu tolalar miyelinsiz tolalarga qaraganda ancha yo'g'on va ularning diametri 1 –20 mkm gacha yetadi. Miyelinli nerv tolasida 2 qismni – ichki – ancha yo'g'on qismni va tashqi – yupqaroq – neyrolemmotsitlarning yupqa sitoplazmasidan iborat qismini farq qilish mumkin (88-rasm). Tolalarga osmiy kislotasi bilan ta'sir qilganda uning miyelin qismi qora yoki to'q jigar rangga bo'yaladi, chunki uning tarkibida lipid va oqsil moddalar bor. Pardaning miyelinli qismi ma'lum bir masofada (500–600 mkm dan 2–3 mm gacha) uziladi. Bularni Ranvye bo'g'iq-lari yoki tugun bo'g'iq-lari deb atalib, ular qo'shni neyrolemmotsitlar (Shvann hujayralari) chegarasida joylashadi. Bo'g'iq-lar orasidagi miyelin qavatda oz yoki ko'p miqdorda qiya joylashgan chiziqlar – Shmidt – Lanterman kertiklari bor. Bu kertiklar miyelin qavatdagi oqsil va lipidlarning o'zaro ma'lum bir tartibda joylashishi tufayli hosil bo'ladi. Ikkala tugun bo'g'iq-lari orasidagi nerv tolasida tugunlararo segmentni tashkil etadi. O'z taraqqiyot davrida bo'lg'usi miyelinli nerv tolasining o'q silindri, miyelinsiz nerv tolasiga kabi, Shvann hujayralari tizimchasiga botib kiradi.



88 – rasm. rasm. 1 - akson; 2 – miyelin qavat; 2.1 - Shmidt – Lanterman kertiklari; 3 - neyrolemma; 4 – Ranvye bug'iq-lari; 5 - tugunlararo segment

Neyrolemmotsit hosil qilgan chuqurchaning yon devorlari ancha ko'tarilgan bo'lib, o'q silindrni belbog' kabi o'rab turadi. Asta-sekin neyrolemmotsitning chetki uchlari o'zaro yaqinlashadi va birikadi, natijada, ikki membranali struktura – mezaksonni hosil qiladi. So'ngra mezakson uzunlashadi va konsentrik holatida o'q silindr atrofida o'raladi. Shuning natijasida neyrolemmotsit sitoplazmasi torayadi va o'q silindr atrofida zich zona – miyelin qavatini hosil bo'ladi.

Elektron mikroskop miyelin qavatining mezaksonning konsentrik takrorlanishidan iborat ekanligini ko'rsatadi. Miyelin parda mezaksonning ustma-ust qatlamlaridan iborat bo'lib, bunda och va to'q bo'yaluvchi qavatlarni ko'rish

mumkin. Och bo'yaluvchi qavat lipid molekulalaridan, to'q bo'yaluvchi qavat esa oqsil molekulalaridan tuzilgan.

Shunday qilib, miyelinli nerv tolasi quyidagi qismlardan tuzilganligini elektron mikroskop ostida qayd qilishimiz mumkin. Miyelinli tola markazida nerv hujayrasining o'simtasi – o'q silindr joylashadi. Uni chegaralab turuvchi plazmolemma yoki aksolemma esa mezaksonning bir necha qavatidan iborat miyelin qobig'iga tegib yotadi. Miyelin tashqi tarafdin neyrolemmotsitning yadro saqllovchi yupqa sitoplazmasi bilan o'ralgan. Sitoplazma neyrolemmotsitning tashqi plazmolemmasi vositasida uni o'rab turuvchi bazal plastinkadan ajralib turadi. Bazal plastinka atrofida kollagen tolalarni va ba'zan fibroblast hujayralarni uchratish mumkin.

Nerv tolasi bo'ylab impulsning tarqalishida ularning hujayra qobig'i yoki plazmolemmasi asosiy o'rin tutadi. Ma'lumki, hamma hujayralar singari nerv hujayrasi ham polyarizatsiyalangan holatda bo'ladi. Neyronning polyarizatsiya holati asosan natriy va kaliy ionlari miqdoriga bog'liq bo'lib, odatda, hujayra ichida hujayra tashqarisidagiga qaraganda natriy ionlari taxminan 8–10 marta kam, kaliy ionlari esa 40–50 baravar ko'pdir. Neyron plazmolemmasi ionlarni tanlab o'tkazish qobiliyatiga ega bo'lib, tinch holatda kaliy tashqariga, natriy esa ichkariga kirishga moyil bo'ladi. Kaliy ionlarining tashqariga chiqishi natriy ionlarining ichkariga kirishiga qaraganda tezroq bo'ladi. Natijada, hujayra ichida manfiy anionlar ko'proq yigilib, o'q silindr ichining manfiyligini belgilaydi. Potensial ma'lum birlikka yetgach, neyron ichidagi manfiy potensial kaliyning tashqariga chiqishiga qarshilik ko'rsatadi. Shunday qilib, hujayraning tinch holatidagi potentsiali yuzaga keladi.

Turli ta'sirlar natijasida nerv impulsining hosil bo'lishi nerv hujayrasi membranasining natriyni o'ta tez o'tkazuvchanligiga bog'liq. Ta'sir natijasida plazmolemma orqali natriy ionlari neyronlarga o'tib, uning manfiyligini kamaytiradi, ya'ni nerv o'simtasining bir qismida depolyarizatsiyani yuzaga keltiradi. Bu holat, o'z navbatida, o'q silindrining qo'shni qism membranasini o'tkazuvchanligini o'zgartiradi, so'ngra depolyarizatsiyaga olib keladi va xokazo. Depolyarizatsiyaga uchragan qismi esa bir necha millisekund ichida o'zini avvalgi holatiga qaytadi.

Bayon etilgan mulohazalar miyelinsiz nerv tolalaridan nerv impulsi sekin o'tishini (1–2 m/s) aniq tushuntirib beradi. Miyelinli nerv tolasida miyelin izolyator (ajratgich) rolikini o'ynaydi, chunki uning lipoproteid qavatlari ionlarning o'tishiga to'sqinlik qiladi. Miyelin qavat bo'lgani uchun nerv qo'zg'alishi butun tola bo'ylab bormay, Ranvye bo'g'ig'ylari sohasida bo'ladi, xolos. Natijada, depolyarizatsiyaga uchragan qismlar ma'lum masofada bo'lib (ko'iincha, 2–2,5 mm), nerv impulsining tez o'tishini (5–120 m/s) belgilaydi. Nerv impulsining bunday o'tishini Ranvye sohalari bo'ylab sakrab (saltator) o'tkazish deb tushuntirish ham mumkin.

*Nerv tolalarining degeneratsiyasi va regeneratsiyasi.* Ma'lumki, neyronlar bo'linish va almashinish qobiliyatini yo'qotgan hujayralardir. Ammo ularning o'simtalari va ulardan hosil bo'lgan nerv tolalari jarohatlanganda tiklanish (regeneratsiya) xususiyatiga ega bo'ladi. Nerv tolalarining degeneratsiya va

regeneratsiya jarayonlari eksperimental sharoitda, masalan, nerv tolasi kesilganda yaqqol ko'rinadi. Nerv tolasining jarohatdan yuqori, neyron tanasiga yaqin qismi markaziy, nerv tolasining pastga qaragan qismi periferik qism deyiladi. Nerv tolasini kesish uning markaziy, periferik qismlarida, nerv hujayrasi tanasida, neyrogliya va atrofdagi biriktiruvchi to'qimada javob reaksiyasini qo'zg'atadi. Natijada, chandiq to'qima rivojlanadi. Chandiq to'qima neyrogliya elementlaridan hamda biriktiruvchi to'qimadan iborat. Shu chandiq orqali kelgusida regeneratsiya qiluvchi nerv tolalari o'sib o'tadi. Nerv hujayrasi tanasida bir qator o'zgarishlar sodir bo'ladi. Uning hajmi kattalashadi, yadro hujayra tanasining chekka qismiga siljiydi. Xromatofil modda o'zgarib xromatolizga uchraydi, keyinroq tamoman yo'q bo'lib ketadi. Kesilgandan so'ng zudlik bilan nervning ham periferik, ham markaziy qismlarida o'zgarishlar ro'y beradi

Markaziy qism retrograd – yuqoriga ko'tariluvchi degeneratsiyaga uchraydi (boshqacha qilib aytganda, jarohat bo'lgan joydan neyron tanasiga tomon yo'nalgan), periferik qism esa pastga tushuvchi (Uoller) degeneratsiyasiga uchraydi. Periferik qism o'q silindr kesilgandan keyingi dastlabki ikki kun davomida juda- tez shishadi va varikoz bo'rtmalar hosil qiladi. 3–5 sutka davomida o'q silindr alohida-alohida joylashgan qismlarga – fragmentlarga bo'linadi. Shu bilan bir vaqtda elektron mikroskop ostida ko'rilganda miyelin qavat membranalari yemirilgan bo'ladi. Miyelin tomchilari va o'q silindr fragmentlari so'rilish (rezorbsiya) jarayoniga yuz tutadi va bunda glial elementlar, asosan, multipotensial gliya, astrotsitlar hamda biriktiruvchi to'qima makrofaglari ishtirok etadi. Glial elementlar tez bo'linib bir qator bo'lib joylashadi va natijada Byungner lentallari va tizmalari hosil bo'ladi. Byungner lentallari chandiq to'qima ichiga ham periferik, ham markaziy qismlardan o'sib kiradi.

Ayni vaqtda markaziy bo'lakning o'q silindrlarida regenerativ jarayonlar ham sodir bo'ladi. Uning oxirlarida kolbasimon bo'rtmalar (o'sish kolbalari) hosil bo'lib, ular periferik tomon o'sa boshlaydi va glial chandiqdan o'sib o'tib, periferik bo'lakning Byungner lentallari tomon yo'naladi. Keyinchalik miyelin hosil bo'ladi va tola o'zining normal shaklini tiklaydi. Shuni aytib o'tish kerakki, nerv tolasida asosan glial chandiq bor bo'lib, periferik hamda markaziy qismlar orasidagi masofa kichik bo'lgandagina qayta tiklanadi.

Nerv hujayrasi o'simtalarining boshqa neyronlar yoki nerv, bo'lmagan tuzilmalar bilan hosil qilgan maxsus birikmalariga sinapslar deb ataladi. Ikki nerv hujayralarining o'zaro birikishi organizmdagi sinapslarning asosiy qismini tashkil qilib, ularni neyronlararo sinapslar deb ataladi. Agar nerv hujayrasi o'simtali nerv bo'lmagan tuzilmalarda (retseptor hujayralarda, muskul tolalarida, bezlarda va boshqa bir qator to'qimalarda) tugasa, bu sinapslar neyroeffektor va neyroretseptor sinapslar yoki nerv oxirlari deb yuritiladi.

## FOYDALANILGAN ADABIYOTLAR

1. Афанасев Й.И., Юрина Н.А., Котовский Е.Ф. и др.; Под ред. Й.И.Афанасева, Н.А.Юриной., **Гистология**: Учебник – 5-е изд., перераб. и доп. - М.: Медицина, 2002 г.
2. Александровская А.Т. **Цитология, Гистология и эмбриология**. Учебник. М. 1993.
3. Zufarov K.A. **Gistologiya**. T. «Ibn-Sino» 1991y.
4. Ibragimov SH.I., Shodiyev N.SH., Daminov A.. **Sitologiya, Gistologiya va embriologiya**. Mehnat. –Toshkent, 1998 y.
5. Qodirov E.Q. Gistologiya T. «O‘qituvchi» 1994 y.
6. P.X.Xoliqov, N.SH.Sharofiddinxo‘jayev va boshqalar, **Biologiya**, tibbiyot OO‘YU talabalari uchun darslik, T. «Ibn-Sino» 1996 y.
7. Tuychiyev C., Toshmanov N., **Gistologiya, Embriologiya, Sitologiya**. Yangi asr avlodi. – Toshkent, 2005 y.
8. Bobrysheva I. V. Kashchenko S. A., **Histology Cytology Embryology**, State establishment, «Lugansk state medical university» , “Knowledge”, 2011 y.
9. Stephen R. Bolsover, Jeremy S. Hyams, Elizabeth A. Shephard, Hugh A. White, Claudia G. Wiedemann **Cell Biology**, A Short Course, Second edition, Printed in the United States of America- 2014 y.
10. Gorky M., **Cytology and general embryology**, Donetsk National medical university, 2011y.