

ივანე ჯავახიშვილის სახელობის თბილისის სახელმწიფო
უნივერსიტეტი

როზა ბუკია

ხმელეთის ლოკოკინა *Helix lucorum*-ის სტატოცისტის
სტრუქტურული ორგანიზაცია ნორმაში და ცვალებადი
წონადობის პირობებში (უწონადობა და ზეწონადობა)

ზუსტ და საბუნებისმეტყველო მეცნიერებათა ფაკულტეტის
ბიოლოგიის მიმართულება

სადოქტორო დისერტაცია

ხელმძღვანელები:
პროგრამის ხელმძღვანელი,
თსუ ასოცირებული პროფესორი,
ბიოლ. მეცნ. დოქტორი

სულხან ცაგარელი

სამეცნიერო ხელმძღვანელი,
ბიოლ. მეცნ. დოქტორი, პროფესორი

გივი გორგილაძე



თბილისის
უნივერსიტეტის
ბაზოგცფფოგფ
2008

სარჩევი

შესავალი	4
თავი 1. ლიტერატურის მიმოხილვა	
1.1. ცოცხალი ორგანიზმების ორიენტაცია დედამიწის გრავიტაციულ ველში და წონასწორობის ორგანოს ზოგადი დახასიათება	7
1.2. მუცელფეხიანი მოლუსკების (Gastropoda) წონასწორობის ორგანოს – სტატოცისტის აგებულება	8
1.2.1. წინაღაყუჩიანი (Prosobranchia) მოლუსკების სტატოცისტი	9
1.2.2. უკანაღაყუჩიანი (Opisthobranchia) მოლუსკების სტატოცისტი	11
1.2.3. ფილტვიანი (Pulmonata) მოლუსკების სტატოცისტი	15
1.3. წონასწორობის ორგანოს სტრუქტურული ელემენტების თავისებურებები ცვალებადი გრავიტაციის პირობებში:	
1.3.1. უწონადობა	20
1.3.2. ზეწონადობა	23
თავი 2. საკვლევი ობიექტი და კვლევის მეთოდები	
2.1. საკვლევი ობიექტი	25
2.2. ობიექტის პრეპარირება	29
2.3. სინათლის მიკროსკოპია	29
2.4. მასკანირებული ელექტრონული მიკროსკოპია	30
2.5. ტრანსმისიული ელექტრონული მიკროსკოპია	30
2.6. ექსპერიმენტების ჩატარების პირობები	
2.6.1. უწონადობის მდგომარეობა	30
2.6.2. ზეწონადობის მდგომარეობა	35
2.7. საკონტროლო ექსპერიმენტები	35
2.8. ექსპერიმენტული მონაცემების დამუშავება	36
თავი 3. კვლევის შედეგები და მათი განხილვა	
3.1. <i>Helix lucorum</i> -ის სტატოცისტის აღნაგობის შესწავლა ნორმაში	
3.1.1. სტატოცისტის ზოგადი დახასიათება	37
3.1.2. მგრძნობიარე უჯრედები	40
3.1.3. მგრძნობიარე უჯრედების ტოპოგრაფია და მორფოლოგიური მახასიათებლები	47
3.1.4. საყრდენი უჯრედები	59
3.1.5. სტატიკური ნერვი	63
3.1.6. უჯრედშორისი კავშირები	63
3.2. სტატოკონიების შესწავლა ნორმაში	
3.2.1. სტატოკონიების ფორმები	67
3.2.2. სტატოკონიების მორფომეტრული მონაცემები	75
3.2.3. სტატოკონიების აღნაგობა	79
3.2.4. სტატოკონიების ქიმიური შედგენილობა და კრისტალური სტრუქტურა	86
3.2.5. სტატოკონიების რაოდენობა ცხოველის ზრდის პროცესში	86
3.3. სტატოცისტის უჯრედული ელემენტების და სტატოკონიების აღნაგობის თავისებურებანი უწონადობის პირობებში ექსპოზიციის შედეგად. ექსპერიმენტები ორბიტულ სადგურ “მირ”- ზე	

3.3.1. 40- დღიანი ექსპერიმენტი	92
3.3.2. 43- დღიანი ექსპერიმენტი.....	93
3.3.3. 102- დღიანი ექსპერიმენტი	95
3.3.4. 135- დღიანი ექსპერიმენტი	96
3.4. საკონტროლო გამოკვლევები.....	97
3.5. სტატკონიების აღნაგობის თავისებურებანი ზეწონადობის პირობებში ექსპოზიციის შედეგად. ექსპერიმენტები ცენტრიფუგაში	
3.5.1. 30- დღიანი ექსპერიმენტი.....	108
3.5.2. საკონტროლო გამოკვლევები	109
3.6. შედეგების განხილვა	114
დასკვნები	124
გამოყენებული ლიტერატურა	126

შესავალი

თემის აქტუალობა. დედამიწის გრავიტაციულ ველში სივრცის ადეკვატური აღქმისათვის ცხოველთა უმრავლესობას გააჩნია სპეციალიზებული წონასწორობის ორგანო, რომელიც მონაწილეობს ორგანიზმის ისეთი მნიშვნელოვანი ფუნქციების განხორციელებაში, როგორცაა სხეულის მდგომარეობა და ორიენტაცია სივრცეში და თვალის მოძრაობის რეგულაცია (Magnus, 1924; Бериташвили, 1958; Хечинашвили, 1958).

გარკვეულ პირობებში წონასწორობის ორგანოს ნორმალური ფუნქციონირება მნიშვნელოვნად ირღვევა. უჩვეულო ხასიათის და მიმართულების აჩქარების ზეგავლენით, რომელიც იქმნება სახმელეთო, საზღვაო და საჰაერო ტრანსპორტში, ადამიანებში ადგილი აქვს სენსორულ, მოტორულ და ვეგეტატიურ სიმპტომებს (ე.წ. მოძრაობის დაავადება). უწონადობის პირობებშიც დედამიწის გარშემო ორბიტული ფრენის განხორციელებისას ადამიანებში ვლინდება მსგავსი სიმპტომები. მრავალი მეცნიერის აზრით ამ დაავადების უპირველეს მიზეზს წონასწორობის ორგანოს დისფუნქცია წარმოადგენს (Бряннов и др., 1976, 1986; Graybiel, et al., 1975; Горгиладзе и др., 1989; Реше и др., 1997). კოსმოსური საფრენი აპარატის ეკიპაჟის წევრებს დედამიწის სიმძიმის ძალისადმი რეადაპტაციის პერიოდშიც უჩნდებათ მოვლენები, რომლებიც მიეწერება ასევე წონასწორობის ორგანოს დისფუნქციას: სხვადასხვა სახის ილუზიური შეგრძნებები, თავბრუსხვევა, გულისრევა, პირღებინება, გამოსხევის ფიქსაციის მოშლა და თვალის ნისტაგმი (Горгиладзе и др., 1986, 1989, 1991). ამ პრობლემებმა დიდი ბიძგი მისცა წონასწორობის ორგანოს ფუნქციის და აღნაგობის უფრო ღრმად და ფართოდ შესწავლას.

წონასწორობის ორგანო ცხოველის განვითარების დონის მიუხედავად აგებულია ერთი და იგივე პრინციპით. იგი შედგება ორი ძირითადი ნაწილისაგან: „სასინჯი მასა“ – სტატოლიტი ან სტატოკონიები – და მგრძნობიარე უჯრედები (ე.წ. სტატო- ანუ გრავიტაციის რეცეპტორები), რომლებიც აღიქვამენ სასინჯი მასის მდგომარეობას ან გადაადგილებას.

მუცელფეხიანი მოლუსკების წონასწორობის ორგანო – სტატოციისტი წარმოადგენს ხერხემლიანი ცხოველების აკუსტიკურ-ვესტიბულური სისტემის ანალოგს. მკვლევარების განსაკუთრებული ყურადღება იყო მიქცეული მოლუსკების სტატოციისტის კვლევისადმი გარკვეული მიზეზების გამო (ცხოველების ადვილად მისაწვდომობა და რაც მთავარია სტატოციისტის სტრუქტურული ორგანიზაციის შედარებითი სიმარტივე). მოლუსკების სტატოციისტი მიკროსკოპული, წყვილი ბუშტუკისებური წარმონაქმნია. რომელთა შიდა ზედაპირი შედგება წამწამებით (კინოცილიებით) აღჭურვილი მგრძნობიარე უჯრედებისაგან და მათ შორის განლაგებული ხაოებით დაფარული ზედაპირის მქონე საყრდენი უჯრედებისაგან. სტატოციისტის ღრუ ამოვსებულია ენდოლიმფით, სადაც განლაგებულია რამდენიმე ასეული, მცირე ზომის სტატოკონია ან ერთი შედარებით დიდი ზომის სტატოლიტი. მოლუსკების სტატოციისტის მგრძნობიარე უჯრედები რეაგირებენ როგორც სივრცეში სხეულის მდგომარეობის შეცვლაზე, ისე ვიბრაციულ და ბგერით სტიმულებზე. ამ რეაქციების რეალიზება სტატოციისტებში, ისე როგორც ნებისმიერ წონასწორობის ორგანოში, სასინჯი მასის არსებობით არის განპირობებული (Догель, 1938; Geuz, 1968; Dijkgraaf, Hessel, 1969; Винников и др., 1971; Wolff, 1969, 1970, 1973, 1975; Соколов, Ковалев, 1979; Зайцева, 1990, 1992, 1996, 1998, 1999; Горгиладзе, 2002).

ამავე დროს დღეისათვის არსებობს სერიოზული ხარვეზები მოლუსკების

სტატოცისტის სტრუქტურული ორგანიზაციის შესწავლის საქმეში. კერძოდ, იმ სახეობებში, რომლებიც მრავალჯობის გამოიყენება კვლევის ობიექტებად (ფილტვიანი მუცელფეხიანები) და ხასიათდებიან მგრძობიარე უჯრედების მცირერიცხოვნობით, არ არის დაზუსტებული ამ უჯრედების რაოდენობა და ტოპოგრაფია, სტატოკონიების სტრუქტურა, მათი რაოდენობრივი მაჩვენებლები ცხოველის პოსტნატალური ზრდის პროცესში, სტატოკონიების გენეზისი. მეორე მხრივ, სტატოცისტის შედარებითი მარტივი სტრუქტურული ორგანიზაცია ფილტვიან ლოკოკინებში: მგრძობიარე უჯრედების მცირე რაოდენობა და მათი დიდი ზომები, სტატოცისტის და სტატოკონიების ადვილად იზოლირება, აქცევს ამ ცხოველებს ხელსაყრელ სამოდულო ობიექტად წონასწორობის ორგანოს სტრუქტურის და ფუნქციის შესასწავლად.

უნდა აღინიშნოს, რომ გასული საუკუნის 90-იანი წლებიდან მოღუსკები იყო გამოყენებული, როგორც სამოდულო ობიექტები წონასწორობის ორგანოს სტრუქტურის და ფუნქციის შესასწავლად უწონადობის პირობებში ორბიტული ფრენის დროს (Горгиладзе и др., 1997; Горгиладзе, 2001, 2002).

წარმოდგენილი ნაშრომი არის აკადემიკოს ივანე ბერიტაშვილის ხელმძღვანელობით ქართული ფიზიოლოგიის სკოლის მიერ ჩატარებული მრავალწლიანი კვლევის ჩარჩოში. საყოველთაოდ ცნობილია ამ სკოლის წარმატებები წონასწორობის ორგანოს მნიშვნელობის დადგენაში ადამიანის და ცხოველთა სისტემურ რეაქციებში.

სამუშაოს მიზანი და ამოცანები: სამუშაოს მიზანს წარმოადგენს ხმელეთის ფილტვიანი ლოკოკინა *Helix lucorum (var. taur. Kryl)* სტატოცისტის სტრუქტურული ორგანიზაციის დადგენა ნორმაში და მისი თავისებურებანი ცვალებადი წონადობის (უწონადობა და ზეწონადობა) პირობებში.

სამუშაოს მიზნიდან გამომდინარე დასახულია შემდეგი ამოცანები:

1. სტატოცისტის სტრუქტურული ელემენტების – მგრძობიარე და საყრდენი უჯრედების და სტატოკონიების შესწავლა ნორმაში.
2. სტატოცისტის სტრუქტურული ელემენტების – მგრძობიარე და საყრდენი უჯრედების და სტატოკონიების შესწავლა უწონადობის ზემოქმედების პირობებში.
3. სტატოკონიების შესწავლა ზეწონადობის პირობებში.

ნაშრომის მეცნიერული სიახლე.

ხმელეთის ფილტვიანი ლოკოკინა *Helix lucorum*-ის სტატოცისტის სტრუქტურული ორგანიზაციის კვლევის შედეგად პირველად დადგენილია:

- სტატოცისტის მგრძობიარე უჯრედების ზუსტი რაოდენობა. სტატოცისტის შიდა კედლის ამომფენი ეპითელიუმი წარმოადგენს სივრცობრივად მოწესრიგებულ, ცამეტი უჯრედული ანსამბლისაგან შემდგარ კომპლექსს: ერთ მგრძობიარე უჯრედს გარს აკრავს 5–6 სატელიტი საყრდენი უჯრედი. სტატოცისტის ერთი ვარსკვლავისებური ფორმის უჯრედი მდებარეობს მის წინა პოლუსზე, ხოლო დანარჩენი 12 პოლიგონალური ფორმის უჯრედი ქმნის ოთხ-ოთხი უჯრედისაგან შემდგარ სამ სარტყელს სტატოცისტის შიდა ზედაპირზე: წინას, შუა-ეკვატორულს და უკანას. სტატოცისტის წინა პოლუსზე ერთი უჯრედის არსებობა და მსგავსის არქონა საწინააღმდეგო უკანა პოლუსზე ამ წარმონაქმნის სტრუქტურულ პოლარიზაციაზე მიუთითებს.
- მგრძობიარე უჯრედის ციტოპლაზმის ვაკუოლიზაცია: ეკვატორის სარტყლის ლატერარულ უჯრედში მათი ძეწკვისებური, ხოლო მედიალურ უჯრედში

გიგანტური ვაკუოლის განლაგება; დანარჩენ თერთმეტ უჯრედში ვაკუოლების დიფუზური ან არათანაბრი განლაგება; უჯრედშორის სივრცეში არსებული ე.წ. ლაკუნების სისტემა სტატოციტის ღრუში გამავალი არხებით.

- სტატოკონიების სტრუქტურული არაერთგვაროვნება: მარტივი „ერთბირთვიანი“ და რთული „მრავალბირთვიანი“; სტატოკონიების მინერალური შედგენილობა და კრისტალური სტრუქტურა.
- სტატოკონიების ზრდის დინამიკა ცხოველის პოსტნატალური ზრდის პროცესში.
- სტატოციტის ღრუში განლაგებული, მინერალიზაციას მოკლებული სტრუქტურული წარმონაქმნების არსებობა.
- უწონადობის პირობებში ექსპონირებულ ცხოველებში მგრძობიარე უჯრედების სიმაღლის შემცირება და სტატოკონიების მორფოლოგიური პარამეტრების ზრდა.
- ზეწონადობის პირობებში ექსპონირებულ ცხოველებში სტატოკონიების დაშლა და მათი საერთო რაოდენობის შემცირება.

ნაშრომის თეორიული და პრაქტიკული მნიშვნელობა:

სადისერტაციო ნაშრომი მიეკუთვნება ფუნდამენტურ გამოკვლევას. იგი შეიცავს თეორიული მნიშვნელობის ახალ მონაცემებს გრავირეცეპტორული წარმონაქმნების სტრუქტურული ორგანიზაციის შესახებ ხმელეთის ფილტვიანი ლოკოკინას *Helix lucorum*-ის მაგალითზე ნორმაში და ცვალებადი გრავიტაციული ველის პირობებში (უწონადობა და ზეწონადობა).

ნაშრომის პრაქტიკულ მნიშვნელობას წარმოადგენს ექსპერიმენტულად დადგენილი ფაქტი წონასწორობის ორგანოში “სასინჯი მასის” რაოდენობის დამოკიდებულება აბიოტურ ფაქტორთან, როგორცაა გრავიტაციული ველი: “სასინჯი მასის” ზრდა უწონადობის პირობებში და მისი შემცირება ზეწონადობის პირობებში. ეს მეტად მნიშვნელოვან ფაქტს წარმოადგენს კოსმოსურ ბიოლოგიაში, რომელიც გათვალისწინებული უნდა იქნას სპეციალური სამედიცინო საშუალებათა კომპლექსის შემუშავებისას სამომავლო ხანგრძლივი პილოტირებადი კოსმოსური ფრენების უზრუნველსაყოფად. მიღებული შედეგები სასარგებლო იქნება აგრეთვე წონასწორობის ორგანოს დისფუნქციის მიზეზების უფრო ღრმად შესწავლის და მისი ნორმალუზების გზების ძიების სფეროსათვის.

თავი 1. ლიტერატურის მომოხილვა

1.1. ცოცხალი ორგანიზმების ორიენტაცია დედამიწის გრავიტაციულ ველში და წონასწორობის ორგანოს ზოგადი დახასიათება

ცოცხალი ორგანიზმების ევოლუცია დედამიწაზე მიმდინარეობდა სიმძიმის ძალის მუდმივი ზემოქმედების პირობებში ანუ დედამიწის გრავიტაციულ ველში. გრავიტაციული ველისადმი ორიენტაციისათვის ცხოველებს გააჩნიათ სპეციალიზებული მგრძნობიარე წარმონაქმნები, ვინიკოვის ტერმინოლოგიით “გრავიტაციის რეცეპტორი”, რომელიც მათი ორგანიზაციის დონის ამადლების შესაბამისად უფრო სრულყოფილი გახდა და ჩამოყალიბდა წონასწორობის ორგანოდ (Винников и др., 1971).

გრავიტაციის რეცეპტორი აღწერილია ჯერ კიდევ უმარტივესებში. ინფუზორიებში (*Loxodes*, *Holotricha*, *Paraizotrichia*), ორგანელები, ე. წ. მიულერის ბუშტუკები, ანუ მინიატურული “სტატოცისტები”, რომლებიც სავსეა მრგვალი მინერალური კონკრეციებით – სტატოკონიებით, მიჩნეულია მრავალუჯრედიანების სტატოცისტის ანალოგად (Догель, 1929; Догель, Полянский, Хейсин, 1962). პარამეციებში ეს ორგანელი საჭმლის მომნელებელი ვაკუოლით არის წარმოდგენილი და სხეულის მდგომარეობის შეცვლა ხორციელდება სამოდრაო აპარატით - წამწამებით (Koehler, 1922, 1926). ყველა შემთხვევაში უნდა ვიფიქროთ, რომ კონკრეციების გადაადგილება უმარტივესებში აღიქმება უჯრედის პლაზმური მემბრანის მიერ, რაც ციტოპლაზმის საშუალებით გადაეცემა წამწამებს, რომელთა შეკუმშვა არეგულირებს სხეულის წონასწორობას. თუ ჩავთვლით, რომ მსგავსი ორგანელები უმარტივესებში ასრულებენ გრავიტაციის რეცეპტორის როლს, მაშინ შეიძლება ვაღიაროთ, რომ სხეულის წონასწორობის ფუნქციამ სტრუქტურული საფუძველი უკვე ერთუჯრედიან ორგანიზმებში მიიღო.

მრავალუჯრედიანებში გრავიტაციის რეცეპტორი პირველად ნაწლავდრუიანებს და სავარცხლიანებს წარმოექმნათ. ნაწლავდრუიანების გრავიტაციის რეცეპტორი ორი ტიპისაა: ლიტოსტილი და სტატოცისტი. პირველი – ლიტოსტილი – შედგება რეცეპტორული უჯრედებისაგან და დიდი ზომის ლიტოციტებისაგან, რომლებიც შეიცავენ კონკრეციებს – სტატოკონიებს (Догель, 1938). ნაწლავდრუიანების ზოგიერთ წარმომადგენლებში ლიტოსტილი დიდი ზომისაა და გვერდითი ორგანოს როპალიებშია განლაგებული. როპალია თავისი არსით გიგანტურ ლიტოსტილს წარმოადგენს, რომელიც შეიცავს კონკრეციებით სავსე ლიტოციტებს. რეცეპტორულ უჯრედად მოიაზრება ე.წ. კნიდობლასტები ერთი შოლტით და რამდენიმე სტერეოცილიებით აღჭურვილი კნიდოცილიებით. შოლტს ტიპური ფიბრილარული სტრუქტურა ($9 \times 2 + 2$) გააჩნია. სტერეოცილიები კი სახეცვლილი მიკროსოპებია. მეორე ტიპის გრავიტაციის რეცეპტორი – სტატოცისტი, წარმოდგენილია გარდამავალი ფორმებით: პატარა ჩაღრმავებიდან, შემოსაზღვრულ ბუშტუკებამდე და ორი სახის უჯრედებისაგან შედგება: ლიტოციტი და მგრძნობიარე უჯრედები. ლიტოციტი შეიცავს მრგვალ კონკრეციას, რომლის შემადგენლობაში შედის კალციუმის სულფატი და ორგანული ნივთიერებები. მკვლევარები მას “სასინჯ მასად” მიიჩნევენ. სხეულის მდგომარეობის ნებისმიერი ცვლილება გრავიტაციულ ველში იწვევს ლიტოსტილის გადახრას, რაც მგრძნობიარე უჯრედების წამწამებით აღიქმება (Bullock, Horridge, 1965; Slutterback, 1963, 1967).

გაცილებით უფრო პროგრესულად არის აგებული სავარცხლიანების გრავიტაციის რეცეპტორი, იგივე აბორაღური ორგანო. პირველად ამ ცხოველებში გვხვდება მგრძობიარე უჯრედები მოძრავი ტიპური ფიბრილარული სტრუქტურის მქონე შოლტებით, და რაც მთავარია, გააჩნია თავისუფალი სტატოლიტი, რომელიც წარმოიქმნება ამავე უჯრედების ექსკრეციის შედეგად. შოლტები შეწებებულია ერთმანეთთან ბალანსერებად, რომლებზედაც ეწებება კონკრეციები და წარმოიქმნება რთული სტატოლიტი. ასევე პროგრესული მონაპოვარია ბალანსერების გადახრა სტატოლიტების გადაადგილების გავლენით, რაც იწვევს რეცეპტორული უჯრედების აღზნებას, როგორც ვარაუდობენ, სინაპსური გზით (Догель, 1938; Horridge, 1964, 1965). ყოველივე ეს იძლევა საშუალებას დავასკვნათ, რომ სავარცხლიანებში პირველად ხორციელდება ტრანსსინაპსური გადაცემა მგრძობიარე უჯრედებიდან ნერვულ განგლიებში. გრავირეცეპტორების აგებულების ასეთი პრინციპი პრაქტიკულად უცვლელად აღინიშნება ცხოველებში, რომლებიც ევოლუციური განვითარების შემდგომ საფეხურებზე დგანან.

უხერხემლოებში (უმდაბლესი ჭიები, უმაღლესი ჯაგრიანი ჭიები, მოლუსკები და ფესხასხრიანები) პარაზიტების გამოკლებით, გრავიტაციის რეცეპტორი წარმოდგენილია სტატოციისტებით. მათ შორის გამონაკლისს წარმოადგენენ მწერები. ხერხემლიანებში კი წარმოიქმნება ვესტიბულური აპარატი. უხერხემლიანთა სტატოციისტები და ხერხემლიანების ვესტიბულური აპარატი მიუხედავად იმისა, რომ ევოლუციური განვითარების სხვადასხვა საფეხურზე ერთმანეთისაგან დამოუკიდებლად წარმოიქმნა, პრინციპულ მსგავსებას ამჟღავნებენ როგორც სტრუქტურული, ისე ფუნქციური თვალსაზრისით.

სტატოციისტები წარმოადგენენ სითხით ამოვსებულ წყვილ შემოსაზღვრულ ბუშტუკებს, სადაც განლაგებულია სტატოკონიები ან სტატოლიტები. ეს წარმონაქმნები წარმოადგენენ ბიოკრისტალებს და სტატოციისტის უჯრედებში წარმოიქმნებიან, ან (კიბოსნაირები) შეიძლება შემოტანილ იქნან გარედან წვრილი ქვიშის სახით. სტატოკონიის ან სტატოლიტის ნებისმიერი გადაადგილება იწვევს კინოცილიების გადახრას, რომლებითაც ყველა შემთხვევაში დაფარულია სტატოციისტის ამომფენი მგრძობიარე უჯრედების ზედაპირი (Buddenbrock, 1935; Schöne, 1952., Dijkgraaf, 1961; Schöne, Steinbrecht, 1968; Винников и др., 1971).

1.2. მუცელფეხიანი მოლუსკების (Gastropoda) წონასწორობის ორგანოს – სტატოციისტის აგებულება

მუცელფეხიანთა კლასში აგებულების მიხედვით გამოიყოფა სტატოციისტების ორი ტიპი. პირველი- რომელთა კედელი აგებულია რამდენიმე ასეული პატარა ზომის რეცეპტორული უჯრედებისაგან, მეორე – რომელთა კედელი აგებულია მცირე რაოდენობის – 11-დან 15-მდე გიგანტური მგრძობიარე უჯრედებისაგან (Wolff, 1975; Зайцева, 1980, 1990, 1996; Соколов, Ковалев, 1979). მათ შორის პირველი გააჩნიათ წინალაყუჩიანთა (Prosobranchia) ქვეკლასის წარმომადგენლებს, მეორე კი უკანალაყუჩიანების (Opisthobranchia) და ფილტვიანების (Pulmonata) ქვეკლასის წარმომადგენლებს.

1.2.1. წინალაყუჩიანი მოლუსკების (*Prosobranchia*) სტატოცისტი

ლიტერატურის მონაცემების მიხედვით წინალაყუჩიანების სტატოცისტებს გააჩნია ოვალური ბუშტუკის ფორმა და განლაგებული არიან ფეხის კუნთოვან ჩაღრმავებებში, პედალური განგლიის გვერდებზე. სტატოცისტი გარედან დაფარულია ორი სხვადასხვა სიმკვრივის მქონე შემაერთებელქსოვილოვანი გარსით და რამდენიმე ელასტიური ჭიმებით დაკიდულია კუნთოვან ჩაღრმავებებში. ყველაზე მკვრივი და გრძელი ჭიმი გამოდის ღრუს გარეთ და პედალური განგლიებიდან დორსო-კაუდალური მიმართულებით აერთებს მარჯვენა და მარცხენა სტატოცისტებს ერთმანეთთან. სტატოცისტის მგრძნობიარე და საყრდენი უჯრედების განლაგებაზე სტატოცისტის შიდა ზედაპირზე, მათ ფორმებსა და ზომებთან დაკავშირებით მკვლევარები განსხვავებულ მოსაზრებებს გამოთქვამენ.

ადრეული გამოკვლევებით ჩახოტინის მიერ *Heteroopda*-ს (*Pterotrachea*) სტატოცისტის შიდა კედლის დორსალურ ზედაპირზე აღწერილი იყო განსაკუთრებული უბანი, რომლის ცენტრალური ნაწილი შეიცავს დიდი ზომის ცილინდრული ფორმის მგრძნობიარე უჯრედებს, რომელთა გარშემო 3-4 კონცენტრულ წრეებად განლაგებულია შედარებით პატარა ზომის უჯრედები. მკვლევარი სტატოცისტის ამ უბანს მოიხსენიებს როგორც “მაკულას”, დანარჩენ ეპითელს კი “ანტიმაკულად”. ეს უკანასკნელი შეიცავს ბრტყელ ვარსკვლავისებური ფორმის უჯრედებს (Tschachotin, 1908). შემდგომი ელექტრონულ-მიკროსკოპული გამოკვლევებით ბარბერის და თანაავტორების მიერ დეტალურად იქნა შესწავლილი ე.წ. მაკულას მგრძნობიარე უჯრედები. ისინი აღჭურვილი არმოჩნდა 30–60 კინოცილიებით და მათ შორის არათანაბრად განაწილებული, მოკლე მრავალრიცხოვანი მიკროხაოებით. უჯრედების აპიკალურ ზედაპირზე აღწერილია თითისებური გამონაზარდები მულტივეზიკულური სხეულაკებით. ყოველი ასეთი სხეულაკი წარმოადგენს ერთგვარ ცენტრს, რომლის გარშემო ორიენტირებულია კინოცილიების ჯგუფი. მგრძნობიარე უჯრედები კონცენტრირებული აღმოჩნდა “მაკულას”-თან ახლოს. ხოლო მათ გარს აკრავს ე.წ. პერიცენტრალური საყრდენი უჯრედები (Barber, 1968; Barber, Dilly, 1969; Wolff, 1976).

ზაიცევას მიერ წინალაყუჩიანების წარმომადგენლებში (*Littorina littorea*, *Viviparus viviparus*, *Viviparus cornectus*, *Pomacea paludosa* და *Pomacea elegans*) მრავალმხრივ შესწავლილია სტატოცისტების სტრუქტურული ნიშნები. ჩამოთვლილი სახეობებიდან *Viviparus*-ის გვარის მტკნარი წყლის ტბორულას და ამფიბიოტურ მოლუსკებს *P. paludosa* (ამპულარიას) გააჩნიათ 400-480 მკმ დიამეტრის სტატოცისტები, ხოლო ხმელეთის მოლუსკის *P. elegans* (ციკლოსტომა) სტატოცისტის დიამეტრი შეადგენს 180-220 მკმ-ს, ზღვის მოლუსკ *L. littorea*-ს – 110-180 მკმ-ს. *V. viviparus*-ის უმრავლეს ინდივიდებში მარცხენა სტატოცისტი დიდია მარჯვენასთან შედარებით. მკვლევარის აზრით ეს ფაქტი შეიძლება აიხსნას იმით, რომ ტბორულები სუბსტრატზე მოძრაობენ არა სწორხაზობრივად, არამედ რამდენადმე მარჯვნივ გადახრილი. ვერტიკალურ სიბრტყეშიც ცხოველები ყოველთვის ცდილობენ მიიღონ ოდნავ მარჯვნივ გადახრილი მდგომარეობა. მსგავსი მოვლენა აღწერილია ტბორულების მარჯვენა სტატოცისტის დაზიანებისას ან მისი ამოკვეთის შემთხვევაშიც (Geuze, 1968). ზაიცევას მონაცემებით წინალაყუჩიანების სტატოცისტის შიდა ეპითელური კედელი შედგება რამდენიმე ასეული (ზოგიერთ შემთხვევაში რამდენიმე ათასი) პირველადიმგრძნობელობის უჯრედებისაგან და მათ შორის განლაგებული საყრდენი უჯრედებისაგან. მგრძნობიარე უჯრედების დიამეტრი 6-14 მკმ-ია, სიმაღლე - 7-11 მკმ. ისინი განაწილებულია სტატოცისტის მთელ ზედაპირზე; გამონაკლისს წარმოადგენს მხოლოდ უშუალოდ სტატონერვის გამოსვლის ადგილი. მგრძნობიარე უჯრედების აპიკალური ზედაპირი აღჭურვილია

კინოცილიებით, ბაზალური ზედაპირიდან კი გამოდის 3-5 მორჩი. ტბორულას სტატოციტის ვენტრო-როსტრალურ ნაწილში გამოიყოფა განსაკუთრებული ზონა, რომელიც შედგება დიდი ზომის (20-28 მკმ სიმაღლის) ცილინდრული ფორმის უჯრედებისაგან. ამ ზონის დიამეტრი 40-60 მკმ-ია და შეიცავს დაახლოებით 14-18 უჯრედს. ნაჩვენები იქნა, რომ აქ განლაგებული უჯრედების სიმაღლე ორჯერ ჭარბობს სტატოციტის დანარჩენ უბანში განლაგებულ უჯრედების სიმაღლეს. თუმცა უჯრედები ისეა ჩაძირული სტატოციტის შემაერთებელქსოვილოვან გარსში, რომ მათი სენსორული ზედაპირი არ აღემატება დანარჩენი უბნის სიმაღლეს. ცოცხალ პრეპარატზე კი ეს უბანი პატარა ბორცვაკს გავს, რის გამო მკვლევარი ამ წარმონაქმნს *Pterotrachea*-ს ზემოთ აღწერილ “მაკულასთან” აიგივებს. შემდგომი კვლევებში მასკანირებელი ელექტრონული მიკროსკოპის საშუალებით ავტორი სტატოციტის ამ უბნის იდენტიფიცირებას არ აკეთებს. ცხადია ეს იმაზე მიუთითებს, რომ სენსორული ზედაპირის ორგანიზაციით აღნიშნული უბანი არ განსხვავდება სტატოციტის დანარჩენი უბნებისაგან. მგრძობიარე უჯრედების ნაწილობრივი მარკირების შემთხვევაში, კობალტით ან პირმუშხას პეროქსიდაზას ხსნარის შეყვანით დაზიანებულ სტატონერვში მიკროელექტროდების საშუალებით, მკვლევარი აღწერს, რომ ყველა ზემოთ ჩამოთვლილ სახეობებში მგრძობიარე უჯრედები განლაგებულია გარკვეულ ჯგუფებად. ყოველ ასეთ ჯგუფს გააჩნია თავისი საკუთარი უჯრედული მორჩების კონა, რომლებიც მიემართებიან სტატონერვში და გამოცალკეებული არიან ანალოგიური სხვა ჯგუფისაგან საყრდენი უჯრედების განიერი ფენით. ტბორულას სტატოციტებში ერთ ასეთ ჯგუფში განლაგებულია 40-100 უჯრედი. ტბორულას და ამპულარიას სტატოციტის სენსორულ ზედაპირზე 30-40 ასეთი ჯგუფია აღწერილი, რომლებსაც მკვლევარი სტრუქტურულ მოდულებს უწოდებს. ციკლოსტომებსა და ლიტორეას სტატოციტებში 20-28 ჯგუფი - მოდულია აღწერილი. მგრძობიარე უჯრედების ნერვული მორჩების კონები ერთმანეთთან შეერთების გზით ქმნიან სტატონერვის ორ, არათანაბარი დიამეტრის მქონე განშტოებებს. განშტოებაში, რომლის დიამეტრი 30 მკმ-ია, შედის სტატოციტის ვენტრო-როსტრალური და გარე-ლატერალურ ზედაპირზე განლაგებული უჯრედების მორჩები. მეორეში, რომლის დიამეტრი 20 მკმ-ია- დორსო-კაუდალური და შიდა-ლატერალური უჯრედების მორჩები. გარდა ამისა უჯრედების რეცეპტორული ზედაპირის ელექტრონულ-მიკროსკოპული კვლევის შედეგად კინოცილიების რაოდენობის და აპიკალურ ზედაპირზე მათი განლაგების მიხედვით მკვლევარი მგრძობიარე უჯრედებს ორ ჯგუფად ყოფს: ერთი, რომელთა აპიკალურ ზედაპირზე განლაგებულია სულ 15-25 კინოცილია და მეორე- მხოლოდ 3-6 პერიფერიულად განლაგებული კინოცილია.

წინადაყუჩიანების სტატოციტებში, კერძოდ ამპულარიებსა და ტბორულებში ზაიცევას მიერ აღწერილია დიდი და პატარა ზომის სტატოკონიები. დიდი სტატოკონიების სიგრძე 70-85 მკმ-ია, სიგანე 30-40 მკმ, პატარა სტატოკონიების კი 18-25 და 8-12 მკმ შესაბამისად. *L. littorea*-ს და *P. elegans*-ს სტატოციტებში მხოლოდ თითო მომრგვალო ფორმის სტატოლიტია განლაგებული, რომელთა დიამეტრები 50-70 მკმ და 130-150 მკმ-ია შესაბამისად. სტატოლიტები და სტატოკონიები შედგება ორგანული და მინერალური შედგენილობის მქონე რადიალური და კონცენტრული სტრუქტურებისაგან (Зайцева, 1980, 1996, 1998, 1999).

საყურადღებოა ის ფაქტი, რომ სტატოლიტური მასის გადაადგილება სტატოციტის სენსორული ზედაპირის გაყოლებით, რაც იწვევს კინოცილიების გადახრას, ამ უკანასკნელის ბაზალური ფეხის ორიენტაციის შესაბამისად იწვევს მგრძობიარე უჯრედების აღზნებას ან შეკავებას. ეს პროცესი მკვლევარებმა ელექტრონულმიკროსკოპული და ელექტროფიზიოლოგიური გამოკვლევებით

დაადგინეს. ნაჩვენებია, რომ ამჟღავნებში და ტბორულებში მგრძობიარე უჯრედების კინოცილიების ბაზალური ფეხები ორიენტირებულია მხოლოდ სასინჯი მასის სტიმულაციის მიმართულებით, რის გამო ყოველი უჯრედის მაქსიმალური აღზნება და შეკავება ხდება სწორედ ამ მიმართულებით (McClary, 1966; Stahlshmidt, Wolff, 1972; Wolff, 1975; Соколов, Ковалев, 1979). ამის გარდა ნაჩვენებია, რომ წინადაყუჩიანების სტატოცისტებში ერთნაირი პოლარობა გააჩნიათ ერთმანეთის გვერდით განლაგებულ უჯრედების ჯგუფებს. ელექტროფიზიოლოგიური ცდებით დასტურდება აგრეთვე კავშირი ერთნაირად პოლარიზებული უჯრედების ჯგუფებსა და სტატონერვში ერთმანეთისგან იზოლირებულ მგრძობიარე უჯრედების მორჩების კონებს შორის (Stahlshmidt, Wolff, 1972). ცხადია, ასეთ ჯგუფებს მიეკუთვნება ზაიცევის მიერ აღწერილი მოდულები.

ზემოთ განხილული ლიტერატურის შედეგებიდან გამომდინარე ო. ზაიცევას და სხვების თანახმად შეიძლება დავასკვნათ, რომ წინადაყუჩიანი მოლუსკების სტატოცისტებში გამოიყოფა რამდენიმე სხვადასხვანაირად პოლარიზებული სტრუქტურულ-ფუნქციური სენსორული მოდულები, რომლებიც შენარჩუნებულია სტატონერვის მთელ სიგრძეზე და სენსორული სისტემის ცენტრალურ განყოფილებამდე (Зайцева, 1999).

1.2.2. უკანადაყუჩიანი მოლუსკების (*Opisthobranchia*) სტატოცისტი

უკანადაყუჩიანი მოლუსკების სტატოცისტი მრავალი ფორმის გამჭვირვალე ბუშტუკებია, რომლებიც მდებარეობენ პედალურ განგლიაში. არსებული გამოკვლევების საფუძველზე სტატოცისტების დიამეტრი საშუალოდ 200-250 მკმ-ია. მათ გააჩნიათ ბაზალური მემბრანა და შემაერთებელქსოვილოვანი გარსით არიან შემოსაზღვრული. წინადაყუჩიანებისაგან განსხვავებით სტატოცისტის ამომფენი ეპითელური კედელი შედგება დიდი ზომის მგრძობიარე უჯრედებისაგან და შედარებით პატარა ზომის საყრდენი უჯრედებისაგან. სტატოცისტის უჯრედული ელემენტები ფორმით, ზომით და ზოგ შემთხვევაში რაოდენობით განსხვავდებიან სხვადასხვა სახეობებში.

ცირულისის მიერ დეტალურად შესწავლილია უკანადაყუჩიანის წარმომადგენლის *Clione limacina*-ს სტატოცისტის სტრუქტურა. მისი დიამეტრი შეადგენს 130- 150 მკმ-ს და შეფერილია ორანჟისფერი პიგმენტით. სტატოცისტის შიდა ეპითელური კედელში მკვლევარი აღწერს ე.წ. მუქ და ნათელ უჯრედებს, რომლებიც სტატოცისტის სხვადასხვა დონეზე განსაზღვრავენ ეპითელიუმის სხვადასხვა სიმაღლეს: შედარებით დაბალია სტატიკური ნერვის გამოსვლის ადგილას, სადაც განლაგებულია ნათელი უჯრედები; ხოლო მისგან მოშორებით სტატოცისტის კედელი თანდათანობით მაღლდება; აქ განლაგებულია მუქი უჯრედები. უკანასკნელნი მდიდარია ციტოპლაზმაში თანაბრად განაწილებული წვრილი, მუქი, გრანულებით. ოპტიკურად ნათელი უჯრედების ციტოპლაზმაში მკვლევარი აღწერს სტრუქტურებს მოკლებულ უბნებს, რომლებსაც ვაკუოლებად მიიჩნევს. ასეთი უჯრედების რაოდენობა ერთ ანათალზე 3-იდან 4-მდეა. *Clione limacina*-ს სტატოცისტის მგრძობიარე უჯრედები სოკოსებური ფორმისაა, გვერდებიდან გამომავალი სოკოს ფირფიტისებური თხელი (1.5 მკმ) წარმონაქმნების გამო. მკვლევარი თვლის, რომ ამ წარმონაქმნების ხარჯზე იზრდება უჯრედის აპიკალურ ზედაპირის სიგრძე და აღწევს 125 მკმ-ს მაშინ, როდესაც სიგანე 45 მკმ-ია. მგრძობიარე უჯრედების აპიკალური ზედაპირზე განლაგებულია ჭადრაკისებური წყობით გამომავალი, ტიპური ფიბრილარული კომპლექტის (9×2+2) მქონე კინოცილიები, რომლებიც ერთმანეთისაგან 3-4 მკმ-ით არიან დაშორებული.

კინოცილიების ბაზალური სხეულაკის ერთი მხრიდან გამოდის მისი ე.წ. ფეხი და მიემართება უჯრედის აპიკალური ზედაპირის ცენტრისკენ. მეორე მხრიდან კი გამოდის უჯრედის ზედაპირის პარალელურად განლაგებული ე.წ. ფესვები მარაოსებური განლაგების მქონე კონებით. უჯრედების ციტოპლაზმაში აღწერილია გლუვი და გრანულარული ენდოპლაზმური ბადე, მიტოქონდრიები, მათთან ერთად მემბრანებს შორის განლაგებული 0.7-0.8 მკმ დიამეტრის მრგვალი ფორმის ოსმიოფილური გრანულები, ელექტრონულად მკვრივი, ჰომოგენური ნივთიერებით. უჯრედის ბირთვთან ახლოს განლაგებულია გოლჯის აპარატის ცისტერნები. ზოგიერთ უჯრედებში კი აღწერილია გლუვი ენდოპლაზმური ბადის სპირალურად დახვეული მემბრანებისაგან შემდგარი ერთგვარი მიელინისებური სტრუქტურები, რომელთა ცენტრში აღინიშნება ბუშტუკების, გრანულების და მიტოქონდრიების გროვები. მგრძნობიარე უჯრედის ბირთვი წაგრძელებული ან ცილინდრული ფორმისაა. მისი კარიოპლაზმა შეიცავს დიფუზურად განაწილებულ ქრომატინს და ერთ- მრგვალი ფორმის, მაღალი ელექტრონული სიმკვრივის მქონე ბირთვაკს. მგრძნობიარე უჯრედების სხეულის უშუალო გაგრძელებას წარმოადგენს განიერი აქსონი. სტატონერვის განივკვეთში ნახსია 9-11 აქსონი, რომელთა რაოდენობა თავისთავად სტატოციტის მგრძნობიარე უჯრედების რაოდენობაზე მიუთითებს. თუმცა უნდა აღინიშნოს, რომ მკვლევარის მიერ არ არის დაზუსტებული უჯრედების რაოდენობა. ისე როგორც ეს გაკეთებულია ოსუგა და თანაავტორების მიერ **C. limacina**-ს მონათესავე სახეობის *Pleurobranchaea japonica*-ს მაგალითზე: სტატიკური ნერვის ანათალზე ელექტრონულ-მიკროსკოპული კვლევის შედეგად დათვლილია 13 მგრძნობიარე უჯრედის აქსონი (Ohsuga, et al., 2000).

C. limacina-ს სტატოციტის საყრდენი უჯრედები განლაგებულია მგრძნობიარე უჯრედების გვერდებზე და მათ შორის და უშუალოდ ეკვრიან სტატოციტის ბაზალურ მემბრანას. საყრდენი უჯრედების ვიწრო მწვერვალი – ფალანგი, მიჯნავს ერთმანეთისგან მგრძნობიარე უჯრედებს. ფალანგები გაჭიმულია რეცეპტორული უჯრედების აპიკალური ფირფიტის ქვეშ და სუსტი დესმოსომებით უკავშირდება მათ. ფალანგის აპიკალური ზედაპირი მოკლებულია როგორც კინოცილიებს, ისე მიკროხაოებს. საყრდენი უჯრედის ციტოპლაზმაში აღწერილია 0.1-0.8 მკმ დიამეტრის ელექტრონულად მკვრივი გრანულები, რომლებიც ავტორის შეხედულებით შეიცავს სტატოციტის ფერის განმსაზღვრელ ორანჟისფერ პიგმენტს. უჯრედების ბირთვი ლოპოტისებური ან მრგვალი ფორმისაა და განლაგებულია მის ბაზალურ ნაწილში. ბირთვი შეიცავს მაღალი ელექტრონული სიმკვრივის ქრომატინის მასიურ გროვებს. ტიპური ფორმის ბირთვაკი საყრდენი უჯრედის ბირთვში არ არის აღწერილი.

ამავე ნაშრომში აღწერილია სტატოკონიების ფორმირება სტატიკურ ნერვთან ახლოს განლაგებული საყრდენი უჯრედებში. აპიკალურ ზედაპირზე აღწერილია 0.8- 1.3 მკმ დიამეტრის ვაკუოლის მსგავსი სტრუქტურები, რომლებიც გარშემოხვეულია მემბრანებით და შეიცავენ ფაშარ ფანტელისებური ფორმის წარმონაქმნებს. ვაკუოლებზე გარედან განლაგებულია 400-700 Å-ის ბუშტუკები, რომლებშიც აღინიშნება ჰომოგენური, დაბალი ელექტრონული სიმკვრივის ნივთიერებები. მსგავსი ბუშტუკები აღწერილია ვაკუოლების შემომსაზღვრელი მემბრანის შიდა ზედაპირზეც. გარდა ამისა, აღწერილია აგრეთვე ვაკუოლები ელექტრონულად მკვრივი, 4 - 12 მკმ დიამეტრის სტრუქტურებით, რომლებსაც გააჩნიათ სტატოკონიების მსგავსი კონცენტრული ზრდის რგოლები და რადიალური მოსაზულობები, თუმცა გაცილებით უფრო ფაშარი დეფინიტურ სტატოკონიებთან შედარებით. ერთ უჯრედში 1 - 3 ასეთი ვაკუოლია განლაგებული. მკვლევარს მიაჩნია, რომ აღწერილი სტრუქტურები უკვე საყრდენ უჯრედში სტრუქტურირებული

სტატოკონიები. თუმცა იქვე მიუთითებს, რომ სტატოკონიების სტრუქტურირების უფრო ადრეული სტადიები არ არის ნანახი. მიუხედავად ამისა მკვლევარი ასკვნის, რომ *C. limacina*-ს სტატოცისტში საყრდენი უჯრედები, რომლებიც განლაგებულია სტატიკური ნერვის გამოსვლის ადგილას შეიძლება განხილულ იქნას, როგორც სტატოკონიობლასტები (Цирулис, 1974).

უკანალაყუჩიანების სხვა წარმომადგენლების *Aplysia limacina* (Dijkgraaf, Hessels, 1969), *Aplysia californica* (Coggeshall, 1969), *Pleurobranchaea californica* (Wood and von Baumgarten, 1975), *Hermisenda crassicornis* (Alkon, 1980) სტატოცისტის დიამეტრი დაახლოებით 200 მკმ-ია. მათი მგრძობიარე უჯრედები აღწერილია როგორც დისკოსებური ბრტყელი, დიამეტრით 50-60 მკმ. სიმაღლეში განსხვავებული უბნები სტატოცისტის კედლის ეპითელიუმში არ აღინიშნება. ჩამოთვლილ სახეობებში მგრძობიარე უჯრედების რაოდენობა შეადგენს 13-ს. *A. limacina*-ს მგრძობიარე უჯრედები განსაკუთრებულად განლაგებული აღმოჩნდა სტატოცისტის შიდა ზედაპირზე: 13 მგრძობიარე უჯრედიდან 4 -განლაგებულია სტატიკური ნერვის გარშემო ერთ რიგად, შემდეგი ორი რიგი შედგება ასევე 4 - 4 უჯრედისაგან, ერთი უჯრედი კი სტატიკური ნერვის საწინააღმდეგო მხარეს მდებარეობს. სამი რიგის უჯრედები ერთმანეთის მიმართ აგურისებურ წყობას ქმნიან (Dijkgraaf, Hessels, 1969).

ბოლო წლების ნაშრომებში დიდი ადგილი აქვს დათმობილი სტატოცისტის მგრძობიარე უჯრედების იმუნოციტოქიმიური მეთოდებით კვლევას, ამ უჯრედების ნეიროტრანსმიტერული სუბსტრატების გამოვლინებას. სონილას, სონილას და მპიტსოსის მიერ *A. californica* და *P. californica*-ს სტატოცისტებში გამოვლენილია ჰისტამინური იმუნორეაქცია (Sonila et al., 1990; Sonila and Mpitsos, 1991). იაპონელი მკვლევარების მიერ *P. californica*-ს სტატოცისტების მგრძობიარე უჯრედებში ასევე იმუნოციტოქიმიური მეთოდებით გამოვლენილია სამი სხვადასხვა ტრანსმიტერული სუბსტრატი და დემონსტრირებულია მათი ლოკალიზაცია- მოზაიკური რანჟირება, (როგორც მკვლევარები უწოდებენ) სტატოცისტის ზედაპირზე. *P. japonica* -ს სტატოცისტში 13 მგრძობიარე უჯრედიდან ორი ავლენს SCPB იმუნორეაქტიულობას, რომელთაგან ერთი განლაგებულია სტატოცისტის ანტეროდორსალურ და მეორე – ვენტრალურ ზედაპირებზე; სამი უჯრედი ავლენს FMRF-ამიდურ რეაქციას, რომელთაგან ერთი განლაგებულია სტატოცისტის პოსტეროვენტრალურ ზედაპირზე, ორი კი ანტეროდორსალურზე; რვა უჯრედი ჰისტამინური იმუნორეაქციული აღმოჩნდა, რომლებიც სტატოცისტის პოსტეროდორსალურ და პოსტეროვენტრალურ უბნებშია განლაგებული (Ohsuga et al., 2000).

უკანალაყუჩიანების სტატოცისტებში სტატოკონიების გენეზისსა და მათი მინერალიზაციის საკითხებზე ლიტერატურის ფართო სპექტრია წარმოდგენილი. ბიდველმა და თანაავტორებმა პირველებმა აღნიშნეს, რომ *A. californica*-ს ემბრიონულ და ლარვულ სტადიაზე სტატოცისტები შეიცავენ მხოლოდ ერთ, ამორფული სტრუქტურის მქონე სტატოლიტს, რომლიც მუდმივ კონტაქტში იმყოფება სტატოცისტის ცამეტივე მგრძობიარე უჯრედთან, რაც გრძელდება ვიდრე სტატოცისტის დიამეტრი არ მიაღწევს 45 მკმ-ს და ემბრიონის სიგრძე კი 1 მმ-ს. ეს კრიტიკული პერიოდი შეესაბამება ცხოველის პოსტმეტამორფოზული განვითარების მე-60 და 65-ე დღეს. შემდეგ კი იწყება უკვე მრავალი სტატოკონიების წარმოქმნა (Bidwell et al., 1986). ასეთი შედეგები მიღებულია აგრეთვე ვიდერჰოლდის და თანაავტორთა მიერ ამავე სახეობის სტატოცისტის კვლევის დროსაც. პოსტმეტამორფოზულ ცხოველებში, განვითარების მე-60 დღეს, როდესაც ცხოველის სიგრძე უკვე 1 მმ-ია სტატოლიტის დიამეტრი 9-12 მკმ-ია. ემბრიონულ ცხოველებში

სტატოლიტი ბევრად დიდი ზომისაა, ვიდრე სტატოციტის ნებისმიერი უჯრედი. ეს კი მკვლევარს საშუალებას აძლევს დაასკვნას, რომ სტატოლიტი წარმოიქმნება სტატოციტის ღრუში და არა უჯრედებში. ახლადწარმოქმნილი სტატოკონიები კი იმდენად მცირე ზომისაა, რომ შესაძლებელია მათი წარმოქმნა უჯრედში. რა მექანიზმები იწვევენ ერთი სტატოლიტიდან მრავალი სტატოკონიების წარმოქმნას? ამაზე მკვლევარებს გააჩნიათ გარკვეული მოსაზრება. კერძოდ, ერთი სტატოლიტის სტადიაზე მგრძობიარე უჯრედების კინოცილიები ყოველთვის მიმართულია ამ ერთადერთი სტატოლიტისკენ და აჩერებენ მას სტატოციტის ღრუს ცენტრში. სტატოციტის დიამეტრის ზრდის შედეგად სტატოლიტი ვარდება და ეხება მხოლოდ რამდენიმე უჯრედს, აქტიურდება რამდენიმე რეცეპტორი, როგორც ამას ადგილი აქვს მრავალი სტატოკონიების შემთხვევაში (Gallin, Wiederhold, 1977). რამდენიმე უჯრედის სტიმულაციის შედეგად ცერებრალური განვლიდან წამოსული ეფერენტული სიგნალებით, ან სტატოლიტის ვარდნისას გამოწვეული მექანიკური სტიმულაციის შედეგად იზრდება უჯრედშიდა კალციუმის აქტივობა, რაც თავის მხრივ იწვევს სტატოკონიების მინერალიზაციის ინიციაციას (Wiederhold et al., 1990).

in vitro ექსპერიმენტებით *A. californica*-ს სტატოციტში აღწერილია სტატოკონიების მინერალიზაციის მარეგულირებელი მექანიზმები. მკვლევარებმა დაადგინეს, რომ ამ პროცესში მონაწილეობენ ფერმენტები კარბონული ანჰიდრაზა და ურეაზა. კარბონული ანჰიდრაზას აცეტაზოლამიდით ინჰიბირებისას ადგილი აქვს სტატოკონიების წარმოქმნის შემცირებას 16%-ით, სტატოკონიების მოცულობის შემცირებას, ექსპერიმენტის დაწყებიდან 30 წუთის განმავლობაში სტატოციტის pH-ის ზრდას, შემდეგ კი პირიქით - შემცირებას. ურეაზას ინჰიბირება აცეტოჰიდროქსამიდით იწვევდა სტატოკონიების საერთო რაოდენობის შემცირებას 41%-ით, არ მოქმედებდა სტატოკონიების მოცულობაზე, აგრეთვე იწვევდა pH-ის შემცირებას თავიდანვე. ყველა ეს ეფექტი აღმოჩნდა დოზაზე დამოკიდებული (Pedrozo et al., 1996).

ცნობილია, რომ მოლუსკებში კალციფიცირებული ქსოვილის წარმოქმნა და შენარჩუნება რეგულირდება ნაწილობრივად ენდოლიმფაში მუავა - ფუძის ბალანსით (Simkiss, 1969). სტატოციტის pH-ის მოდულირების გზით (რაც ნაჩვენებია ზემოთ აღწერილ ექსპერიმენტში) შესაძლებელია გაიზარდოს კალციუმის კარბონატის წარმოქმნა და დაარეგულიროს სტატოკონიების რაოდენობა და ზომები. აღმოჩნდა, რომ ურეაზა მონაწილეობს ტუტე არეს შენარჩუნებაში, კარბონული ანჰიდრაზა კი მუავიანობისკენ გადახრაში. რადგან 30 წუთის შემდეგ კარბონული ანჰიდრაზას ინჰიბირებით გამოწვეული ეფექტი იხსნება, მკვლევარები ფიქრობენ, რომ ურეაზა თამაშობს დომინანტურ როლს სტატოციტის pH-ის შენარჩუნებაში. მიღებული შედეგები ადასტურებენ კამპბელის ჰიპოთეზას CaCO_3 -ის ფორმირების შესახებ ენდოლიმფაში, რომლის თანახმად, ამიაკი, რომელიც მიიღება ურეაზათი შარდოვანას ჰიდროლიზის შედეგად, მოქმედებს როგორც პროტონული აქცეპტორი, რომელიც იწვევს კარბონატის წარმოქმნას HCO_3^- -ის იონიდან და საბოლოოდ CaCO_3 -ის დეპონირებას (Campbell, Speeg 1969). კარბოქსული ანჰიდრაზა და ურეაზა მონაწილეობენ კალციუმის მინერალიზაციის პროცესში ასევე უმაღლესი ცხოველების ძვლებში და შიდა ყურში (Minkin, Jennings, 1972; Cao, Gay, 1985).

ვიდერჰოლდის და მისი სკოლის მიერ *A. californica*-ს სტატოციტებში სტატოკონიების განაწილების ექსპერიმენტული მონაცემების საფუძველზე კონდრაჩუკის მიერ წარმოდგენილი იქნა სტატოკონიების განაწილების მათემატიკური მოდელი მათი ზრდის პროცესში. სტატოკონიების ზრდა აღწერილია როგორც მისი კრისტალიზაციის პროცესი. ავტორი გვთავაზობს მოსაზრებას, რომ

სტატოკონიების განაწილება იცვლება, რაც ცხოველის ონტოგენეზში სტატოკონიების გენერაციის და მათი ზომების შემდგომი ხაზობრივი ზრდის შედეგია. აღწერილია სტატოკონიების განაწილების შემდეგი ეტაპები: I- რომელსაც განსაზღვრავს ახალი სტატოკონიების გენერაცია და შეესაბამება ცხოველის ნიჟარის დიამეტრის ზრდის პერიოდს 4 მმ-დე. II- რომელიც განისაზღვრება მათი ზომების ზრდის მუდმივი სიჩქარით და შეესაბამება პერიოდს როდესაც ნიჟარის დიამეტრი 6 მმ-ს აღემატება. ინტერვალში, როდესაც ნიჟარის დიამეტრი 4–6 მმ-ია, მიმდინარეობს სტატოკონიების განაწილების ტრანსფორმაცია. მკვლევარის შეხედულებით ეს უკანასკნელი დაკავშირებულია დიდი ზომის სტატოკონიების სელექციურ დაშლასთან და რაც თავისთავად ცვლის სტატოკონიების ხაზობრივი ზრდის პერიოდს (Кондрачук, 2001).

განხილული გამოკვლევების საფუძველზე შეიძლება დავასკვნათ, რომ უკანალაყუჩიანი მოლუსკების სტატოციტის ეპითელური კედლი შედგება თანაბრად განაწილებული გიგანტური მგრძნობიარე უჯრედებისაგან და საყრდენი უჯრედებისაგან. სტატოციტის კედელში არ აღინიშნება “მაკულა” და “ანტიმაკულარული” უბნები. მგრძნობიარე უჯრედების რაოდენობა შესწავლილ სახეობათა უმრავლესობაში შეადგენს 13-ს. სტატოკონიები *A. limacna* და *A. californica*-ს მაგალითზე წარმოქმნება სპეციალიზებულ საყრდენ უჯრედებში ე.წ. სტატოკონიობლასტებში. თუმცა ცხოველის ემბრიონული და ლარვული განვითარების პერიოდში სტატოციტში მოთავსებული ერთადერთი სტატოლიტი, თავისი სიდიდის გამო, შესაძლებელია მხოლოდ ენდოლიმფაში წარმოიქმნას. პოსტმეტამორფოზული განვითარების შემდგომ ეტაპზე კი სტატოლიტიდან სტატოკონიების წარმოქმნა, მათი მცირე ზომების გამო, შესაძლებელია უჯრედებში ხდებოდეს.

1.2.3. ფილტვიანი მოლუსკების (*Pulmonata*) სტატოციტი

ფილტვიანი მუცელფეხიანი მოლუსკების სტატოციტების სტრუქტურული ორგანიზაციის შესახებ დღეისათვის არსებული გამოკვლევები როგორც მტკნარი წყლის, ისე ხმელეთის ფილტვიანების მაგალითზეა წარმოდგენილი (შესაბამისად *Stilommatophora* და *Basommatophora*-ს რიგები). კვლევის მონაცემებიდან გამომდინარე მათი სტატოციტები განლაგებულია ხახისქვედა განგლიონური კომპლექსის პედალური განგლიების ლატერალურ მხარეს და ნაწილობრივ ჩაძირულია მასში. სტატოციტის დიამეტრი ზრდასრული ლოკოინებში შეადგენს საშუალოდ 180-220 მკმ-ს. ამ ნიშნით გამონაკლისს წარმოადგენენ მტკნარი წყლის *Lymnea stagnalis* და *Biomphalaria glabrata*, რომელთა სტატოციტის დიამეტრი 100-110 მკმ-ია.

ფილტვიანი მოლუსკების სტატოციტის პირველი ფართო ჰისტოლოგიური გამოკვლევები ჩატარებულია ჯერ კიდევ მეოცე საუკუნის დასაწყისში ვ. შმიდტის მიერ სახეობებში *Arion empiricorum*, *Lymnea stagnalis*, *Planorbis corneus*-ში და *Helix*-ის გვარის წარმომადგენლებში. აღნიშნული სახეობებიდან ერთადერთი მტკნარი წყლის სახეობა- *L. stagnalis* სტატოციტის ეპითელურ კედელში აღწერილია შემადგენელი უბანი, სადაც განლაგებულია ე.წ. ბუშტუკიანი მგრძნობიარე უჯრედები. უფრო სუსტად ისინი აღწერილია *P. corneus*-ის სტატოციტებშიც; ხოლო *Arion* და *Helix*-ში საერთოდ არ აღინიშნება. ავტორი თვლის, რომ სწორედ ბუშტუკებიანი უჯრედების ვაკუოლებიდან გამოყოფილი ნივთიერებების კრისტალიზაციის გზით სტატოციტის ღრუში წარმოიქმნება სტატოკონიები. სტატოციტის ეპითელური კედლის დანარჩენ უბანში მკვლევარი აღწერს უფრო დაბალ მგრძნობიარე უჯრედებს და ე.წ. სინციტიალურ უჯრედებს (Schmidt, 1912). თუ სტატოციტის

რომელ ზედაპირზეა ლოკალიზებული მაღალი და დაბალი მგრძობიარე უჯრედები არ არის მითითებული. უეჭველია, რომ ამას აქვს პრინციპული მნიშვნელობა. თუ უჯრედის ამ ორ ტიპს სტატოცისტის კედელში სხვადასხვა ადგილმდებარეობა გააჩნია ანუ გამოხატულია ორგანოს მორფოლოგიური პოლარობა, მაშინ ეს ნაჩვენები უნდა იყოს მათი შესაძლო ფუნქციური პოლარობითაც.

ამ მოსაზრების დასამტკიცებლად გოიცის მიერ მიზანმიმართულად იქნა შესწავლილი *L. stagnalis* სტატოცისტის სტრუქტურული ორგანიზაცია. სტატოცისტის კედელში მკვლევარის მიერ ელექტრონულ-მიკროსკოპულ დონეზე აღწერილია უჯრედების სამი ტიპი: მაღალი და დაბალი მგრძობიარე უჯრედები და საყრდენი უჯრედები. მაღალი მგრძობიარე უჯრედების დიამეტრი ტანგენციალური მიმართულებით შეადგენს 30 მკმ, რადიალური მიმართულებით - 40 მკმ. დაბალი უჯრედებისათვის ეს მონაცემები შეადგენს 60 და 15 მკმ-ს შესაბამისად. მაღალი მგრძობიარე უჯრედები ბიპოლარულია. მათი აპიკალური ზედაპირი აღჭურვილია კინოცილიებით და მოკლე მიკროსხაოებით. ბაზალური ზედაპირიდან კი სათავეს იღებს აქსონი. უჯრედის აპიკალურ ზედაპირზე განლაგებულია კინოცილიები, რომელთა სიგრძე შეადგენს 7 მკმ-ს, დიამეტრი- 0.2 მკმ-ს. უჯრედების ციტოპლაზმაში აღწერილია სამი შრე: ექტოპლაზმა, ჰიალოპლაზმა და გრანულარული შრე. ექტოპლაზმა ჰომოგენურია, ძირითადად შედგება გრანულებისაგან და თხელი ბოჭკოვანი სტრუქტურებისაგან. გრანულარული შრე მდიდარია ორგანულებით. ჰიალოპლაზმისათვის დამახასიათებელია ე.წ. "სიცარიელები", რომლებიც მემბრანით არ არის შემოსაზღვრული დანარჩენი ციტოპლაზმისაგან, რის გამო ავტორი არ აიგივებს მათ ვაკუოლებთან განსხვავებით შმიდტისაგან. ჰიალოპლაზმის მუდმივი კომპონენტებია დაბალი ელექტრონული სიმკვრივის, 1 მკმ დიამეტრის და მაღალი ელექტრონული სიმკვრივის, 1-1.5 მკმ დიამეტრის მქონე სუბსტრუქტურები. ჰიალო- და გრანულარული შრეების საზღვარზე აღინიშნება უკანასკნელის ენდოპლაზმური ბადისაგან წარმოქმნილი პარალელურად ორიენტირებული მემბრანული კომპლექსი ე.წ. ხვეულა. დაბალი მგრძობიარე უჯრედები მცირე რაოდენობით შეიცავენ ან მთლიანად მოკლებული არიან ჰიალოპლაზმას. გრანულარული სტრუქტურებთან ერთად დაბალ უჯრედებში ზოგჯერ აღინიშნება 1 მკმ დიამეტრის დაბალი ელექტრონული სიმკვრივის ნივთიერებების შემცველი ბუშტუკები და მულტივეზიკულური სხეულაკები. უჯრედის ცენტრში განლაგებულია ბირთვი, რომლის ზომა აღწევს 12 მკმ-ს.

მკვლევარის მიერ სერიული ანათლების ჩახატვის საფუძველზე შედგენილი იქნა სტატოცისტის ზედა და ქვედა ნახევარსფეროების რუქა, უჯრედების განლაგების დასადგენად. აღმოჩნდა, რომ *L. stagnalis* სტატოცისტებში ადგილი აქვს უჯრედების მორფოლოგიურ პოლარიზაციას სიმაღლის (ტანგენციალური დიამეტრის) და ტოპოგრაფიის მიხედვით. კერძოდ: დაბალი უჯრედები განლაგებულია უმეტესწილად სტატოცისტის დორსო-ლატერო-როსტრალურ ზედაპირზე, მაღალი კი - ვენტრო-მედო-კაუდალურ ზედაპირზე. ორივე ტიპის უჯრედების საერთო რაოდენობა მერყეობს 9-13 ფარგლებში. აქედან 6-8 შეადგენს მაღალ უჯრედებს, ხოლო 1 - 4 კი დაბალს (Geuze, 1968). გოიცის ამ მონაცემებს ეჭვის ქვეშ აყენებენ სხვა მკვლევარები. სოკოლოვი და კოვალევი მასკანირებელი ელექტრონულ-მიკროსკოპული კვლევის შედეგად ამტკიცებენ, რომ *L. stagnalis* სტატოცისტის ეპითელური კედლის ამომფენი მგრძობიარე უჯრედები ზომებით არ განსხვავდებიან ერთმანეთისაგან და მიაჩნიათ, რომ არ არის მკვეთრი სხვაობა მგრძობიარე უჯრედების სიმაღლეში, რის გამოც შესაძლებელი იყოს მათი დაყოფა მაღალ და დაბალ უჯრედებად. აღნიშნულ განსხვავებას კი ხსნიან

უჯრედების ფუნქციური მდგომარეობით მათი ფიქსაციის მომენტში (Соколов, Ковалев, 1979). ამას ასახეობს ზაიცევა მგრძნობიარე უჯრედების ცოცხალ პრეპარატზე შესწავლის შედეგებიდან გამომდინარე. იგი აღნიშნავს, რომ სივრცეში ლოკოკინას სხეულის ნებისმიერი მდგომარეობისას სტატოცისტში ფორმირდება ფუნქციურად პოლარიზებული ზონები, რომლებიც განსხვავდებიან ერთმანეთისაგან მხოლოდ მგრძნობიარე უჯრედების კინოცილიებსა და სტატოკონიებს შორის კონტაქტის არსებობით ან არარსებობით (Зайцева и др., 1978).

გოიცის მიერ ამავე ნაშრომში შესწავლილია აგრეთვე სტატოკონიების ფორმირების დინამიკა სტატოცისტის სტატიკური ნერვის გამოსვლის ადგილას მდებარე საყრდენ უჯრედებში. ამ უჯრედებში სხვადასხვა დონეზე განლაგებულია მემბრანებით ერთმანეთისაგან იზოლირებული სხვადასხვა ზომის სტატოკონიები, რომელთა ზომები იზრდება უჯრედის ბაზალურიდან აპიკალური ზედაპირის მიმართულებით. აპიკალურ ზედაპირზე ვაკუოლები უჯრედის ზედაპირიდან წამოწეულია სტატოცისტის ღრუსკენ, მოცილდება რა ციტოპლაზმური არშია, გადმოდის სტატოცისტის ღრუში. დეფინიტურ სტრუქტურებს სტატოკონიების მსგავსად გააჩნიათ მაღალი ელექტრონული სიმკვრივე და რადიალურად და კონცენტრულად განლაგებული შრეები. სტატოკონიები ძირითადად ოვალური ფორმისაა, აღწერილია მრგვალი და არასწორი ფორმის სტატოკონიებიც. მათი დიამეტრი 0.5-დან 7 მკმ-ია.

მკვლევარი დეტალურად აღწერს სტატოკონიების ფორმირებას *L.stagnalis* რეგენერირებად სტატოცისტშიც. ეს უკანასკნელი მიღებული იყო სტატოცისტის დაზიანებით. რის შედეგად ადგილი აქვს ენდოლიმფის გადმოდვრას სტატოკონიებთან ერთად და სტატოცისტის შეკუმშვას. სხვადასხვა პოსტოპერაციულ ვადებში დაფიქსირებული (6, 12, 24 და 48 საათის შემდეგ) მასალის ფაზურ-კონტრასტული და ელექტრონულმიკროსკოპული გამოკვლევებით ნაჩვენებია, რომ დაზიანებული სტატოცისტის სტატოკონიები პირველივე საათებში ქმნიან აგრეგირებულ კომპაქტურ მასას. 6 საათის გავლის შემდეგ სტატოცისტები ანათლებზე ჯერ არ ჩანს; ხოლო სტატოცისტები, რომელთა იზოლირება მოხდა დაზიანებიდან 12 საათის შემდეგ, წარმოადგენენ ერთგვაროვან უჯრედულ მასას (55 მკმ დიამეტრის), სტატოცისტის ღრუ ძალიან პატარა ან საერთოდ არ გააჩნიათ. ამ ეტაპზე უჯრედები არ არის იდენტიფიცირებული. თუმცა ზოგიერთ შემთხვევაში აპიკალურ ზედაპირზე აღწერილია რამდენიმე, სხვადასხვა ზომის სტატოკონია და ასევე სხვადასხვა ზომის ვაკუოლები ფანტელისებური შიგთავსით. ხშირად ასეთი ვაკუოლები გარს ახვევია სტატოკონიებს. მკვლევარის ვარაუდით როგორც ჩანს, პატარა ვაკუოლები ერწყმიან ერთმანეთს და წარმოქმნიან სტატოკონიებს. სტატოცისტის დაზიანებიდან 24 საათის გავლის შემდეგ უკვე ხდება მისი აღდგენა მთლიანი შემოსახდვრული ბუშტუკის სახით, ეპითელური კედლი შედგება კინოცილიებით აღჭურვილი მგრძნობიარე უჯრედებისაგან და მიკროხაოებით აღჭურვილი საყრდენი უჯრედებისაგან. ამ უკანასკნელში აღწერილია უჯრედული აქტივობის ულტრასტრუქტურული ნიშნებიც, თუმცა სტატოკონიების ინტენსიური წარმოქმნის მაჩვენებლები უკვე არ შეინიშნება. 48 საათის გავლის შემდეგ სტატოცისტი უბრუნდება ნორმალურ მდგომარეობას: გააჩნია მთლიანი ბაზალური მემბრანა და ეპითელიუმი. მიღებული შედეგები მკვლევარს აძლევს საშუალებას დაასკვნას, რომ სტატოცისტების რეგენერაცია სწრაფი პროცესია. იგი იწყება დაზიანებული სტატოცისტების ტრანსფორმაციით და მიდის მისი უჯრედული კომპაქტური მასის წარმოქმნამდე ოპერაციიდან 12 საათის განმავლობაში. სტატოცისტის უჯრედები საბოლოო დიფერენცირებას აღწევენ მისი დაზიანებიდან 48 საათის განმავლობაში.

დღეისათვის იაპონელი მეკვლევეარების მიერ *L. stagnalis* სტატოცისტებში კონფოკალური მიკროსკოპის გამოყენებით გარდა იმისა, რომ დადგენილია ცამეტი მგრძნობიარე უჯრედის არსებობა, იდენტიფიცირებულია ისინი სხვადასხვა სტიმულზე რეაქციების მიხედვით. გამოვლენილია სამი ტიპის ფოტორეცეპტორული მგრძნობიარე უჯრედები და მათი ლოკალიზაცია სტატოცისტის ზედაპირზე. ფოტოსტიმულაციაზე რეაგირების შედეგებიდან გამომდინარე სტატოცისტის ლატერო-კაუდალური უჯრედები პასუხობენ დეპოლარიზაციით; ხოლო მათი პერპენდიკულარული ლატერო-როსტრალური უჯრედები ჰიპერპოლარიზაციით (Sakakibara et al., 2005).

მტკნარი წყლის ფილტვიანების სხვა წარმომადგენლის *Planorbis corneus*-ის სტატოცისტის სტრუქტურული ორგანიზაციის კვლევის შედეგად ვინიკოვის და თანაავტორების მიერ ნახვენებია, რომ სტატოცისტის ეპითელური კედელი შედგება ბრტყელი, გიგანტური ზომის, თასისებური ფორმის უჯრედებისაგან, მრგვალი ან ოვალური ბირთვებით. სტატოცისტის ერთ ანათალზე განლაგებულია არა უმეტეს 3-4 ასეთი უჯრედი. მათი დიამეტრი 50 მკმ-ია, სიმაღლე 5-10 მკმ. მგრძნობიარე უჯრედების აპიკალური ზედაპირი არტურვილია რამდენიმე ათეული კინოცილიებით, რომელთა განიკვეთს ტიპური ფიბრილარული სტრუქტურა გააჩნია. კინოცილიებს შორის ალაგ-ალაგ შეიმჩნევა მსხვილი, მოკლე ციტოპლაზმური მორჩები. უნდა აღინიშნოს, რომ მგრძნობიარე უჯრედების ციტოპლაზმაში აღწერილია დიდი რაოდენობით გლიკოგენის გრანულების არსებობა. 0.1-0.2 მკმ დიამეტრის ბუშტუკები ელექტრონულად მკვრივი ნივთიერებებით, არასწორი, პოლიგონალური ფორმის დიდი ზომის გრანულებით, ზოგჯერ ერწყმიან ერთმანეთს ერთ დიდ გამჭვირვალე ლაკუნად, რომლის შიგთავსი ენდოლიმფაში გადმოდის. ასეთ უჯრედებს მკვლევეარი ბუშტუკისებურ უჯრედებს უწოდებს. თუმცა მათი ლოკალიზაცია სტატოცისტის ეპითელურ ზედაპირზე არ არის მითითებული. ულტრასტრუქტურული გამოკვლევებით მგრძნობიარე უჯრედების ციტოპლაზმაში აღწერილია დამახასიათებელი მიელებისებური სხეულაკების არსებობა. ჰისტოქიმიური გამოკვლევებით კი მგრძნობიარე უჯრედები მდიდარი აღმოჩნდა რნმ-ით და სუქცინადეჰიდროგენაზით. უჯრედის ცენტრში განლაგებული დიდი ზომის ბირთვი მეტნაკლებად ოვალური ფორმისაა, რომლის ერთერთ პოლუსთან განლაგებულია მაღალი ელექტრონული სიმკვრივის მქონე ერთი ბირთვაკი.

ამავე ნაშრომში დეტალურად აღწერილია საყრდენი უჯრედების აგებულება. მათი შევიწროებული აპიკალური ზედაპირი - ფალანგი, როგორც წესი მოთავსებულია ორ მეზობელ მგრძნობიარე უჯრედებს შორის. ფალანგები აღტურვილია მიკროხაოებით, რომლებზედაც შემოხვეულია ციტოპლაზმური მემბრანა. მიკროხაოები შეიცავენ გამჭვირვალე ვაკუოლიზირებულ ციტოპლაზმას. უჯრედების შევიწროებული მწვერვალი გადადის ბაზალურ კონუსისებურად გაფართოებულ სხეულში, რომელიც მჭიდროდ ეკვრის ერთი მხრივ სტატოცისტის კაპსულის შიდა ზედაპირს და მეორე მხრივ ამოფენს მგრძნობიარე უჯრედებს. საყრდენი უჯრედის ციტოპლაზმა ღარიბია ორგანელებით. ჰისტოქიმიური გამოკვლევებით აღინიშნება დიდი რაოდენობით პოლისაქარიდული ბუნების წვრილმარცვლოვანი გრანულარული გროვების არსებობა. უჯრედების ბირთვი ციტოპლაზმის გაფართოებულ ბაზალურ ზედაპირზეა განლაგებული (Винников и др., 1971).

სხვა სახეობის მაგ. *Biomphalaria glabrata*-ს სტატოცისტის ეპითელური კედელი მსგავსად შემოთაღწერილი *P. corneus*-ის წარმოდგენილია თანაბრად განაწილებული დიდი ზომის მგრძნობიარე უჯრედებით და მცირე ზომის საყრდენი უჯრედებით.

მათი სტრუქტურული ორგანიზაცია და სენსორული ზედაპირის აგებულება თითქმის არ განსხვავდება *P.corneus*-ის სტატოცისტის უჯრედული ელემენტების აგებულებისაგან (Gao, Wiederhold, 1997).

ხმელეთის ფილტვიანების სტატოცისტების სტრუქტურულ- ფუნქციური ორგანიზაცია დეტალურად შესწავლილია *Helix*-ის გვარის წარმომადგენლებში: *H. vulgaris* და *H. pomatia* ზაიცევას მიერ. გოლჯის მეთოდით და სუპრავიტალური შეღებვით მეთილენის ლურჯით ამ სახეობების სხვადასხვა ინდივიდების სტატოცისტში ნანახია 10-13 პირველადამგრძობელობის უჯრედი. დაუფიქსირებულ პრეპარატზე აღწერილია მათი მომრგვალო ფორმა, დაფიქსირებულზე კი პოლიგონალური თასისებური. *H. pomatia*-ს მგრძობიარე უჯრედების საშუალო დიამეტრი შეადგენს 60-70 მკმ-ს, სისქე (სიმაღლე) 10-15 მკმ-ს. აღწერილია აგრეთვე ცალკეული წაგრძელებული უჯრედები დიდი დიამეტრით 90 მკმ და პატარა დიამეტრით 30 მკმ სტატოცისტის ეპითელიუმში ლოკალიზაციის მითითების გარეშე. მკვლევარი დეტალურად აღწერს მგრძობიარე უჯრედების ცალკეული სტრუქტურების (მგრძობიარე წამწამები, ციტოპლაზმა, აქსონი) მორფოლოგიურ ნიშნებს. უჯრედის ჩაზნექილი ზედაპირი, რომელიც მიმართულია სტატოცისტის ღრუსკენ, თანაბრად დაფარულია 6.5-8.5 მკმ სიგრძის და 0.24 მკმ დიამეტრის მქონე კინოცილიებით, რომელთა შორის განლაგებულია ცალკეული, 0.6 მკმ სიგრძის მქონე მიკროხაოები, დიამეტრით 0.1 მკმ. უჯრედების სხეულიდან გამოდის ერთი დიდი მორჩი, რომელიც იტოტება სტატოცისტშივე V ან T -ს მსგავსად. ერთი ტოტი მიდის სტატიკურ ნერვში, მეორე კი რჩება სტატოცისტში და შედის კონტაქტში სხვა მგრძობიარე უჯრედის მორჩებთან და სხეულთან ან ცენტრალური ნერვული სისტემიდან მომავალ ეფერენტულ ელემენტებთან. უჯრედული მორჩები სტატოცისტის ურთიერთსაწინააღმდეგო ნახევარსფეროებზე ქმნიან ბოჭკოების კონებს, რომლებიც სტატოცისტის გარეთ, გარკვეულ მანძილზე ერთდებიან ერთ სტატიკურ ნერვად.

კროლის მიერ ნაჩვენებია ფილტვიანი მოლუსკების სტატოცისტის მგრძობიარე უჯრედების იმუნორეაქტიულობა. აღწერილია, რომ სეროტონინური იმუნორეაქტიული ბოჭკოები მაგ. *Achatina fulica*-ს (წარმოადგენს ყველაზე დიდი ზომის ხმელეთის ფილტვიანს) სტატოცისტებში ცერებრალური და პედალური განგლიებიდან ვრცელდება (Croll, 1988).

ხმელეთის ფილტვიანების საყრდენი უჯრედები განლაგებულია მგრძობიარე უჯრედების გარშემო. მათი აპიკალური ზედაპირი, რომელიც გამოდის სტატოცისტის ღრუში დაფარულია მჭიდროდ განლაგებული 0.6 მკმ სიგრძის და 0.17 მკმ დიამეტრის მქონე მიკროხაოებით (Зайцева, 1990, 1992).

სტატოცისტის ღრუში აღწერილია ძირითადად კვერცხის ფორმის ორი სხვადასხვა ზომის სტატოკონიები. მათ შორის დიდები 15-21 მკმ, ხოლო პატარები 4.5 - 6 მკმ დიამეტრის (Зайцева и др., 1980). სხვა მკვლევარების მიერ *H. aspersa* და *H. pomatia*-ზე ჩატარებული ექსპერიმენტების საფუძველზე ნაჩვენებია იქნა, რომ სტატოკონიების ფორმირებასა და მათ მინერალიზაციაში აქტიურ როლს თამაშობს ფერმენტი ურეაზა (Speeg, Campbell, 1969).

სოკოლოვის და კოვალოვის, ზაიცევას და თანაავტორების მიერ სტატოკონიების მოძრაობაზე დაკვირვებისას ნაჩვენებია, რომ ჰორიზონტალური ღერძის მიმართ ცხოველის მოხვევისას, სტატოკონიების მასის გადაადგილება ხდება არა ერთი მიმართულებით სენსორული ეპითელის გასწვრივ, როგორც ამას ადგილი აქვს წინადაყუჩიანებში, არამედ ხდება სტატოკონიების ძირითადი მასის ზედაპირიდან ზოგიერთის ჩამოსრიალება, რაც იწვევს მგრძობიარე უჯრედების სტიმულირებას. ჩანს, რომ სტატოცისტის პასუხი ტრიალის მიმართულებაზე

განპირობებულია არა იმდენად უჯრედების მორფოლოგიური პოლარიზაციით, დამდენადაც სტატოკონიების მიერ მათი სტიმულირებით (Соколов, Ковалев, 1979; Зайцева и др., 1980).

ზემოთგანხილული გამოკვლევების საფუძველზე მტკნარი წყლის და ხმელეთის ფილტვიანი მოლუსკები სტატოციტის სტრუქტურული ორგანიზაციით როგორც სინათლის ისე ელექტრონულმიკროსკოპულ დონეზე, მთელი რიგი ნიშნებით ახლოს დგანან ერთმანეთთან. თუმცა არის ნიშნები რითაც ისინი სცილდებიან ერთმანეთს. მგრძობიარე უჯრედების ზუსტი რაოდენობა დადგენილია მტკნარი წყლის ერთ სახეობაში *L. stagnalis*, ხმელეთის წარმომადგენლებიდან *Arion empiricorum*, *Limax maximus*, *Limax flavus* სტატოციტებში და შეადგენს 13-ს. დანარჩენ სახეობებში მკვლევარები მიუთითებენ მგრძობიარე უჯრედების სხვადასხვა რაოდენობაზე.

ლიტერატურის მონაცემების მიხედვით მუცელფეხიანთა კლასის სამივე ქვეკლასის ცხოველებში სტატოციტების სტრუქტურული ორგანიზაციის კვლევის შედეგებიდან გამომდინარე შეიძლება დავასკვნათ, რომ წინააღმდეგობის მოლუსკების სტატოციტის სენსორულ ეპითელს გააჩნია მოდულარული ორგანიზაცია. ცნობილია აგრეთვე, რომ დანარჩენი ორი ქვეკლასის ლოკოკინებში გიგანტური ნერვული და რეცეპტორული უჯრედების წარმოქმნის ერთერთ ძირითად მიზეზად განიხილება ერთი ტიპის რამდენიმე უჯრედების სინქრონულ მუშაობა (Сахаров, 1974). არსებობს მოსაზრება, რომ წინა ლაყუჩიანების მოდულების ნაცვლად უკანა ლაყუჩიანების და ფილტვიანების სტატოციტებში ევოლუციის პროცესში წარმოიქმნა გიგანტური რეცეპტორული უჯრედები და ყოველი ასეთი უჯრედი ასრულებს ერთი მთლიანი მოდულის ფუნქციას (Зайцева, 1999). ე.ი. მუცელფეხიან მოლუსკების სტატოციტებში შეიძლება გამოიყოს შედარებით მცირე რაოდენობის, ერთმანეთთან სხვადასხვა საშუალებებით დაკავშირებული სტრუქტურულ – ფუნქციური ერთეულები.

სენსორული წარმონაქმნების მოდულარული ორგანიზაცია უნივერსალურია მუცელფეხიანი მოლუსკებისათვის. ასეთი პრინციპით აგებულია აგრეთვე მათი ქემოსენსორული ორგანოების და კანის საფარველის ეპითელიც (Зайцева, 1998).

1. 3. წონასწორობის ორგანოს სტრუქტურული ელემენტების თავისებურებები ცვალებადი გრავიტაციის პირობებში

1. 3. 1. უწონადობა

წონასწორობის ორგანოს სტრუქტურულ-ფუნქციური მდგომარეობა უწონადობის პირობებში შეისწავლებოდა სხვადასხვა ცხოველებში (მოლუსკები, თევზები, ამფიბიები, ფრინველები, ძუძუმწოვრები). მრავალ მკვლევართა მონაცემებით ცხოველებში, რომლებიც ექსპონირებული იყვნენ დედამიწის გარშემო ჩატარებული ორბიტული ფრენის პირობებში, სიმძიმის ძალის არარსებობა იწვევს სივრცით დეზორიენტაციას, მდგომარეობის რეფლექსების გაქრობას, ატაქსიას. ჩამოთვლილი ეფექტები დაკავშირებულია წონასწორობის ორგანოს შეცვლილ ფუნქციონირებასთან უწონადობის პირობებში (Котовская и др., 1979, 1980; Смирнов и др., 1986; Горгиладзе и др., 1986, 1989, 1991).

აკვარიუმის თევზების (*Brachydanio rerio*) განაყოფიერებული ქვირითების 6 დღე-ღამე ორბიტული ფრენის პირობებში ყოფნის შემდეგ ლაბირინთის

ნეიროპეითელის საყრდენი და რეცეპტორული უჯრედების ნორმალური დიფერენცირება აღინიშნებოდა. ამ ცხოველების გასტრულის სტადიაზე მყოფი ჩანასახების რვა დღე-ღამე ორბიტული ფრენის პირობებშიც ლაბირინთის ნეიროპეითელის დიფერენცირება მიმდინარეობდა სტრუქტურული ცვლილების გარეშე (Винников и др., 1976, 1979). ზღვის თევზების *Fundulus heteroclitus* ემბრიონებში (განაყოფიერებიდან 32, 42, 66, 88, 128, 336 საათი) და ახალგაზრდა ცხოველებში რომლებიც 9 და 19.5 დღე-ღამე იმყოფებოდნენ ორბიტული ფრენის პირობებში, სინათლის და ელექტრონულ-მიკროსკოპული გამოკვლევებით ნაჩვენებია, რომ უკვე 32 საათიანი ჩანასახში ვესტიბულური აპარატის განვითარება მიმდინარეობს ისე, როგორც საკონტროლო ცხოველებში: წარმოდგენილია სასმენი ლაქა უტრიკულუსსა და საკულუსში და ქალა-ტვინის VIII ნერვი. ლაგენას ოტოლიტი განვითარებას იწყებს პოსტემბრიონალური განვითარების მე-4 და მე-5 დღეს. სტატოლიტების ზედაპირი, ნეიროპეითელის მგრძნობიარე და საყრდენი უჯრედების ულტრასტრუქტურა არ განსხვავდებოდა საკონტროლო ცხოველების შესაბამისი სტრუქტურებისაგან (Шелд и др., 1979). სხვა მკვლევარების მიერ ამავე ცხოველების იმ ინდივიდებში, რომლებიც გამოიჩეკა 19.5 დღე-ღამე ორბიტული ფრენის დამთავრების შემდეგ, რაოდენობრივი ჰისტოქიმიური ანალიზის მეთოდით ნაჩვენებია, რომ ვესტიბულო-ნათხემის უჯრედებში კრეატინკინაზას აქტივობა სარწმუნოდ მეტი აღმოჩნდა საკონტროლო ცხოველებთან შედარებით (Краснов, 1979). ლიჩაკოვის მიერ ზრდასრული ძვლოვანი თევზების *Lebistes reticulatus* (მამრი) 5 დღე-ღამე კოსმოსური ფრენის შემდეგ ოტოლიტების მასა საკონტროლო მაჩვენებლებთან შედარებით უცვლელი რჩება (Лычаков, 1988). მსგავსი შედეგები იქნა მიღებული მაშინაც, როდესაც საექსპერიმენტო ობიექტად გამოყენებული იყო დეზებიანი ბაყაყი *Xenopus laevis*. ამ ცხოველის შუა ნეირულას და კუდის ნერვის და ადრეული ბლასტულის სტადიაზე მყოფი ჩანასახებში, რომლებიც შესაბამისად რვა და ცხრა დღე-ღამე ვითარდებოდნენ უწონადობის პირობებში, ოტოლიტური ორგანოს ნახევარკალოვანი არხების ნეიროპეითელის ულტრასტრუქტურაში სხვაობა კონტროლთან შედარებით არ აღინიშნებოდა (Винников, 1983). სხვა მკვლევართა მიხედვითაც მგრძნობიარე უჯრედების ულტრასტრუქტურა (კინოცილიების სტრუქტურა, სტერეოცილიების პოლარიზაცია კინოცილიების მიმართ და მიკროხაოების განაწილება უჯრედების აპიკალურ ზედაპირზე) უწონადობაში ექსპონირებულ ჯგუფებში ცვლილებას არ განიცდის საკონტროლოსთან შედარებით. ამავე დროს სერიული ანათლების მორფომეტრული ანალიზით ოტოლიტური მემბრანის მოცულობა უტრიკულუსში 1.3-ჯერ მეტი აღმოჩნდა დედამიწის კონტროლთან შედარებით. ერთდროულად აღინიშნებოდა აგრეთვე მარჯვენა და მარცხენა ოტოლიტური მემბრანებისათვის ნორმაში დამახასიათებელი ასიმეტრიის მაგება (Лычаков, Лаврова, 1985; Лычаков, 1988).

ნობერტის და თანაავტორების მიხედვით კი ამავე ცხოველების ჩანასახოვანი განვითარების 12/13 და 35/36 სტადიაზე შვიდი დღე-ღამე ორბიტული ფრენის შემდეგ სტატოლიტური მემბრანების ფორმის, ზომის, ულტრასტრუქტურის და ელექტრონული სიმკვრივის მიხედვით სხვაობა კონტროლთან შედარებით არ აღინიშნებოდა (Neubert et al., 1986).

იაპონური ტრიტონის (*Cynops pyrrhogaster*) განაყოფიერებული ქვირილების 15 დღე-ღამე უწონადობაში ექსპონირებისას ჩანასახოვანი განვითარების სტადიების თანმიმდევრობა, რომელიც შეფასებული იყო ვიდეოაპარატის საშუალებით, დედამიწის კონტროლის ექვივალენტური აღმოჩნდა. ორბიტაზე გაშვებამდე არც ერთ ჩანასახს არ ჰქონდა განვითარებული ოტოკონიები (ოტოლიტების მიკროფოკუსურ გამოსახულებას ათვალთვლებდნენ კოიკეს მეთოდით (Koike et al.,

1995a, 1995b). ფრენის დასრულებისათვის კი შიდა ყურის ყველა კომპონენტები უკვე ფორმირებული იყო. თუმცა ოტოკონიების განვითარების უფრო ადრეულ სტადიები იქნა აღრიცხული საკონტროლო ცხოველებთან შედარებით. ანათლების სამგანზომილებიანი რეკონსტრუქციის მეთოდით გამოთვლილი იყო სტატოლიტის მოცულობა, რის საფუძველზე ნაფრენ სერიაში ნანახი იქნა სტატოლიტების მოცულობის სხვადასხვა ვარიანტები. აღინიშნებოდა ოტოლიტების ზრდის ტენდენცია, მაგრამ არა სარწმუნო სხვაობით კონტროლთან შედარებით (Wiederhold et al., 1997).

იაპონური მწყერების (*Coturnis coturnis*) ემბრიონებში, რომლებიც 18.5 დღე-ღამე ინკუბირებული იყვნენ კოსმოსური ფრენის პირობებში და დედამიწაზე დაშვების და ფიქსაციის მომენტშიც იმყოფებოდნენ ემბრიონული განვითარების მე-9, მე-12 და 12.5-ე დღე-ღამის სტადიაზე, ვესტიბულური აპარატის ცალკეული სტრუქტურები სრულად იყო განვითარებული. ამასთან ნაფრენი ჯგუფის ემბრიონებში ოტოლიტური ორგანოს მგრძობიარე ეპითელის და ნახევარკალოვანი არხების ამპულების კრისტებში ორივე მხარეს ყველა ფიალისებური ნერვული დაბოლოებები გადიდებული აღმოჩნდა (Лычаков и др., 1989, 1993).

ვინიკოვის და თანაავტორების, ლიჩაკოვის და თანაავტორების მიერ ზრდასრული ვირთაგვების 18.5 დღე-ღამე ორბიტული ფრენის შემდეგ სტრუქტურული ცვლილებები გამოვლინდა უტრიკულუსის რეცეპტორულ უჯრედებში. რაც გამოხატული იყო ბირთვითი მასის და ბირთვის ქრომატინის აგლუტინაციით, I ტიპის რეცეპტორული უჯრედების სხეულის შეჭმუჭვით და ამასთან ამ უჯრედების ფიალისებური დაბოლოებების გადიდებით ასიმეტრიულად, ერთი მიმართულებით (Винников и др., 1980). ლიჩაკოვის და თანაავტორთა მონაცემებით ასიმეტრია მეტად იყო გამოხატული თანამგზავრის დაშვებიდან ადრეულ ვადებში დაფიქსირებულ პრეპარატებზე (Лычаков и др., 1989). სხვა მკვლევართა მიხედვით კი ვირთაგვების უტრიკულუსის ოტოლიტური მემბრანების ზედაპირზე 7 დღე-ღამე ფრენის შემდეგ უტრიკულუსის ოტოლიტურ მემბრანაზე შეინიშნებოდა პატარა ოტოკონიების რაოდენობის ზრდა. ხოლო საკულუსის ოტოლიტურ მემბრანებში კი აღინიშნებოდა ოტოკონიების ზედაპირის ხორკლიანობის შემცირება (Ross et al., 1985).

განხილული ლიტერატურის საფუძველზე შეიძლება დავასკვნათ, რომ უწონადობის პირობებში თევზების, ამფიბიების და ფრინველების ემბრიოგენეზში ლაბირინთის ვესტიბულური აპარატის სტრუქტურირება ნორმის შესაბამისად მიმდინარეობს. რაც იმაზე მიუთითებს, რომ ამ წარმონაქმნების მორფოგენეზი არ არის დამოკიდებული მოდალურ-სპეციფიკურ სტიმულებზე და მიმდინარეობს გენეტიკური პროგრამით. ახალგაზრდა ცხოველების ლაბირინთში უწონადობის ფაქტორი იწვევს ზოგიერთ სტრუქტურულ ცვლილებებს, რაც გამოიხატება სტატოლიტური მემბრანის ზრდაში და მისი ზომების ასიმეტრიაში. ზრდასრულ ინდივიდებში კი სტრუქტურული ცვლილებები მგრძობიარე წარმონაქმნებში ან არ აღინიშნება, ან გამოხატულია უჯრედული ორგანოიდების ცვლილებებით: ეს ეხება სინაპსურ დაბოლოებებს, ასევე სტატოკონიების რაოდენობის და ზომების ზრდას.

1. 3. 2. ზეწონადობა

Aplysia Californica-ს (ზღვის კურდღელი) ემბრიონებში, რომლებიც განიცდიდნენ გაზრდილი გრაფიტაციის ზემოქმედებას ხელოვნურად, ცენტრიფუგაში (2, 3 და 5.7-გ ზე ტრიალი), ყველა შემთხვევაში კონტროლთან შედარებით სარწმუნოდ პატარა ზომის სტატოლიტებია აღწერილი. ამასთან, რაც მეტია რადიალური აჩქარების ძალა, მით ნაკლებია ემბრიონის სტატოლიტის დიამეტრი. პოსტმეტამორფოზულ ცხოველებში, განვითარების იმ სტადიაზე, როდესაც დაწყებულია სტატოკონიების წარმოქმნა, მაღალ გ-ზე მათი ცენტრიფუგირებისას სტატოკონიების რაოდენობა და ზომები შემცირებული აღმოჩნდა საკონტროლო მაჩვენებელთან შედარებით. მსგავს შედეგს ჰქონდა ადგილი აგრეთვე იზოლირებული სტატოციტების კულტურაშიც (Wiederhold et al., 1997). გაზრდილი გრაფიტაციის პირობებში (2 გ) 9-12 დღის ემბრიონებში (აპლიზიას განვითარების ის პერიოდი, როდესაც სტატოციტი შეიცავს მხოლოდ ერთ სტატოლიტს) იზრდება აპლიზიას სხეულის ზომა, სტატოციტის დიამეტრი უცვლელია, სტატოლიტის ზომა კი მცირდება (Pedrozo, Wiederhold, 1994). ამავე ავტორების მიერ აპლიზიას განვითარების *in vivo* და *in vitro* მოდელებში ნაჩვენებია, რომ ჰიპერგრაფიტაცია გავლენას ახდენს კალციუმის კარბონატის მარცვლების წარმოქმნაზე. *in vivo* მოდელებში სტატოლიტის წარმოქმნა ემბრიონულ სტატოციტებში (პერიოდი, როდესაც სტატოლიტი წარმოიშობა შედარებით დაბალი სიჩქარით) შედარებული იქნა სტატოკონიების გრანულების წარმოქმნასთან განვითარების მე-7 სტადიაზე (პერიოდი, როდესაც სტატოკონიები წარმოიშობა დიდი სიჩქარით). აღმოჩნდა, რომ ზეწონადობის პირობებში ადგილი აქვს კალციუმის კარბონატის მარცვლების წარმოქმნის შემცირებას და აგრეთვე მათი ზომების შემცირებასაც. აქედან პირველი - სტატოკონიების რაოდენობის შემცირების მანიშნებელია, მეორე კი სტატოლიტის დიამეტრის და სტატოკონიების მოცულობის შემცირების. მკვლევარები გამოთქვამენ მოსაზრებას, რომ სტატოკონიების წარმოქმნის და მათი ზრდის მარეგულირებელი მექანიზმების ინჰიბირებას ახდენს გრაფიტაციის ძალის ცვლილებები. ნაჩვენებია, რომ გაზრდილი გრაფიტაცია ამცირებს ფერმენტ ურეაზას აქტიურობას, რომელიც მონაწილეობს სტატოკონიების ფორმირებაში და სტატოციტის pH-ის რეგულაციაში (Pedrozo et al., 1996). pH-ის შემცირების შედეგად კი მცირდება კალციუმის კარბონატის დეპონირება. კვლევის შედეგებით ნაჩვენებია აგრეთვე, რომ ზეწონადობის პირობებში განვითარებული ემბრიონების სხეული უფრო დიდი ზომისაა, რის გამო სტატოლიტის დიამეტრის შეფარდება ემბრიონის სხეულთან უფრო ნაკლები აღმოჩნდა ცდის შემთხვევაში, ვიდრე საკონტროლო ცხოველებში. (სტატოციტის დიამეტრზე ჰიპერგრაფიტაცია გავლენას არ ახდენდა). ეს ეფექტი უფრო დიდია მაღალ გ-ზე (3 და 5.7 გ) ტრიალის შემთხვევაში.

ჰოვლანდ და ბოლარინოს მიერ ქათმის ემბრიონების 2 გ-ზე ცენტრიფუგირებისას ნაჩვენებია ოტოკონიების განვითარების შეჩერება, ცვლილებები სხეულის წონაში და უტრიკულუსის ოტოლიტური მასის შემცირება (Howland, Bollarino, 1981). თუმცა ექსპერიმენტის განმეორებისას მკვლევარებმა თავდაპირველად აღნიშნული შედეგები ვერ დაადასტურეს (Bollarino, Howland, 1984). ოტოკონიების განვითარების შენელება ქათმის ემბრიონებში მათი 2 გ-ზე ცენტრიფუგირებისას აღწერილია აგრეთვე სხვა მკვლევარების მიერ (Hara, 1993).

ვირთაგვების ემბრიონების 2 გ-ზე ცენტრიფუგირებისას ადგილი ჰქონდა უტრიკულუსის ზომის შემცირების ტენდენციას (Лычаков и др., 1988). თუმცა ასეთი ცვლილებები არ გამოვლინდა ცენტრიფუგაში 2.5 გ-ზე ტრიალისას ზრდასრული

ვირთაგვების საკულუსის ოტოლიტის, ზაზუნების საკულუსის და უტრიკულუსის ოტოკონიებში (Lim et al., 1974; Sondag et al., 1995).

განხილული გამოკვლევებში მიღებული შედეგებიდან ნათლად ჩანს ზეწონადობის “სიდიდე-დამოკიდებული ეფექტი” სასინჯი მასის რაოდენობაზე და მის ზომებზე. ჩანს აგრეთვე, რომ ემბრიონული განვითარების სტადიაზე მყოფ და ახალგაზრდა ცხოველებს უფრო მეტად აქვთ გამოხატული ადაპტაციის უნარი გაზრდილ გრაფიტაციასთან ზრდასრულ ცხოველებთან შედარებით – რაც ამ ცხოველებში სტატოლიტის ან სტატოკონიების ზომების შემცირებით რეგულირდება.

თავი 2. საკვლევი ობიექტი და კვლევის მეთოდები

2.1. საკვლევი ობიექტი

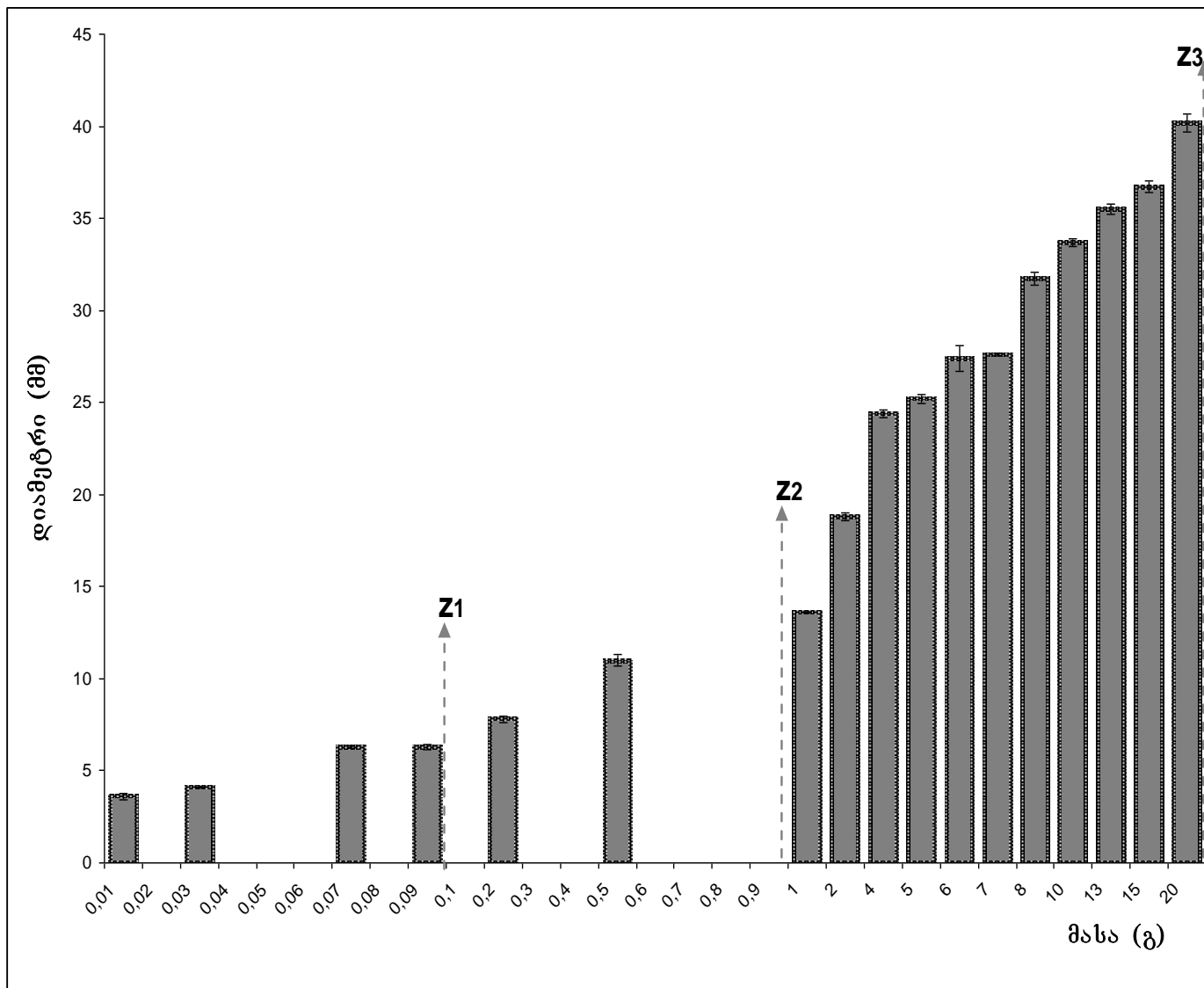
ცდები ჩატარებულია ამიერკავკასიაში და კერძოდ საქართველოში ფართოდ გავრცელებულ ხმელეთის ლოკოკინაზე *Helix lucorum var. taurica Kryn.* (მუცელფეხიანთა კლასი – Gastropoda, ფილტვიანების ქვეკლასი – Pulmonata). *H. lucorum*-ის სხეული მოთავსებულია მომრგვალო კონუსისებრ ნიჟარაში, რომლის ძირითადი ფერი ყომრალი თეთრია და აღჭურვილია სიგრძივი და განივი მუქი ყავისფერი ზოლებით. ნიჟარას გააჩნია ბაგე, ირიბი, ბლაგვი კიდეებით. ლოკოკინა გვხვდება ნოტიო ბალახებსა და მცენარეულ ნარჩენებს შორის, ქალაქის პარკების ბუჩქების ძირში და ხე მცენარეების ქვედა (იშვიათად ზედა) იარუსებზე ბაგით მიკრული. ლოკოკინების ზრდა-განვითარებისათვის გარკვეული მნიშვნელობა აქვს ნიადაგის სტრუქტურას და მის ტიპს. ნორმალური ტენიანი ყომრალი, ფხვიერი და კირიანი ნიადაგები საუკეთესოდ ითვლება ამ სახეობისათვის. ისინი ფიტოფაგი ცხოველებია, იკვებებიან სხვადასხვა სახის ბოსტნეულით და ბადის ნარგავებით, განსაკუთრებით აქტიური არიან გაზაფხულსა და ადრე შემოდგომაზე. დეკემბრის პირველი რიცხვებიდან ცხოველები ზამთრის ძილს ეძლევიან. ამ პერიოდში 5-7 ლოკოკინა ერთად იყრის თავს და თავსდება ნიადაგში 2-3 სმ სიღრმეში ბაგით ზემოდ. ლოკოკინები ნიჟარის პირზე თეთრ ეპიფრაგმას იფარებენ სიცივისგან თავდაცვის მიზნით, რომელიც მანტიის შიგნით თავისუფალ ადგილას მდებარე ჯირკვლიდან გამოიყოფა. ეპიფრაგმა თეთრი ფერის წებოვანი კონსისტენციის სითხიდან წარმოიქმნება. ლოკოკინები მას ერთი ან რამდენიმე ფენად გამოყოფენ. ეპიფრაგმის ფენების რაოდენობა დამოკიდებულია გარემო პირობებზე. პირველი ფენა ნიჟარის ბაგის ჰორიზონტალურია და სხვა ფენებთან შედარებით სქელი და მკვრივია; შემდგომი ფენები უფრო ღრმად არის ნიჟარის შიგნით და ღია მოყვითალო ფერისაა. ბოლო ფენა ყველაზე თხელია და თითქმის ლორწოვანი. ლოკოკინები ზაფხულშიც, დიდი სიცხეების დროს, გამოყოფენ ეპიფრაგმას სხეულის გამოშრობისაგან თავდაცვის მიზნით. ეპიფრაგმას შეუმჩნეველი ფორები აქვს, საიდანაც ცხოველი გარემოდან ჟანგბადს ღებულობს. ზამთრის ძილი მარტის ბოლო რიცხვებამდე გრძელდება. *H. lucorum* ჰერმაფროდიტი ცხოველია. მათი განაყოფიერება შინაგანია. განაყოფიერებიდან 30-40 დღის შემდეგ მაის-ივნისში დებენ 105-120 ქვირითის მსგავს, მოთეთრო მრგვალი ფორმის, წებოვანი ნივთიერებით ერთმანეთთან შეწყებულ კვერცხებს ფხვიერ ნიადაგში, მცენარის ფესვების ქვეშ ან ბუდეში. უკანასკნელ შემთხვევაში ლოკოკინა ნიჟარის წვეროთი ქვემოთ ექცევა და ფეხის საშუალებით თხრის 5-8 სმ ხვრელს, რომელიც სიღრმისკენ გაფართოებულია. კვერცხის დადებიდან 30 დღის შემდეგ იჩეკებიან პატარა ლოკოკინები. ხელსაყრელი ამინდის შემთხვევაში გამრავლება შეიძლება მეორეჯერაც აგვისტო-სექტემბერში. ახალგაზრდა ლოკოკინებს აქვთ ღია მოყვითალო ფერის ნიჟარა, ბრუნთა რიცხვით 2.5. საწყისი ბრუნი (ემბრიონული) თეთრი ფერისაა, შემდეგი კი მოყვითალო. 1.5-2 წლის ლოკოკინები ზრდას ასრულებენ. ზრდასრული ცხოველებისათვის დამახასიათებელია ნიჟარის 5 დეფინიტიური ბრუნი, ბაგის ბლაგვი კიდე და ე.წ. ტუჩი, რომელიც წარმოიქმნება ნიჟარის ბოდის (კოლუმელარული) კიდის გადახნეკვის შედეგად. ზრდასრული ცხოველის ნიჟარის დიამეტრი (სიგანე) გ. ლეჟავას მონაცემებით 37-50 მმ-ია, სიმაღლე კი 36-42 მმ. გ. ჯაველიძის მონაცემებით კი- 41-49 მმ და 40-47 მმ-ს შესაბამისად (ნიჟარის დიამეტრი იზომება ბაგის კიდის მაქსიმალური შემადლებიდან მის მოპირდაპირე მხარემდე). *H. lucorum*-ის სიცოცხლის

ხანგრძლივობა 5–6 წელია (ჯაველიძე, 1949, 1972; ლეჟავა, 1968; Лихарев, Рамельмейер, 1952). გ. ჯაველიძის მონაცემებით ახლგამოჩეილი ლოკოკინები იწონის 60-70 მგ-ს, მათი ნიჟარის დიამეტრი 6-7 მმ-ია, სიმაღლე 4.8-5 მმ (ჯაველიძე გ., 1949). ჩვენს მიერ მოპოვებული მასალის მიხედვით გვხვდება ზრდასრული ლოკოკინები, რომელთა ნიჟარის დიამეტრი შეადგენს 33-34 მმ-ს, მათი მასა არანაკლებ 10 გრამია. ხოლო გვხვდება ახლგამოჩეილი ლოკოკინები, რომელთა მასა შეადგენს 14 - 20 მგ, მათი ნიჟარის დიამეტრი 3.3–4.0 მმ-ია, სიმაღლე კი 2.8-3.7 მმ. ასეთი მასის და ზომის ცხოველები იმყოფებიან ბუდეში გამოჩეიდან 7-8 დღის განმავლობაში. ხოლო 50-60 მგ მასის მქონე ლოკოკინები უკვე ბუდიდან მიწის ზედაპირზე ამოდიან.

ლოკოკინას ნიჟარის მასა მნიშვნელოვნად არის დამოკიდებული მათი საბინადრო ადგილის ნიადაგის შედგენილობაზე. კირის შემცველი ნიადაგიდან აღებული ცხოველის ნიჟარის მასა რამდენჯერმე აღემატება ასეთივე ზომის ფხვიერი ნიადაგიდან აღებული ცხოველის ნიჟარის მასას (Догель, 1938). ამ ფაქტის გათვალისწინებით ცხოველები შეგროვილია ქ. თბილისის ერთსა და იმავე პარკში ("მზიური") ძირითადად აპრილ–მაისში და სექტემბერ –ოქტომბერში. საექსპერიმენტო ცხოველები მოპოვებულია ბუნებაში, ამიტომ მათი პოსტნატალური განვითარების პერიოდის მაჩვენებლად აღებულია ცხოველის მასა და ნიჟარის დიამეტრი. წარმოდგენილ გამოკვლევებში გამოყენებულია 14.0 მგ-დან 20.0 გრამამდე მასის და შესაბამისად 3.3 მმ-დან 42.0 მმ ნიჟარის დიამეტრის მქონე ცხოველები.

ლოკოკინას მასის და ნიჟარის დიამეტრის ურთიერთდამოკიდებულება სწორხაზოვან ხასიათს ატარებს (სურ. 1).

კვლევის სტრუქტურა და მოცულობა მოცემულია ცხრილში (ცხრილი 1).



სურ.1 Helix Lucorum-ის ნიჟარის დიამეტრის დამოკიდებულება ცხოველის მასაზე

მასშტაბი: (0 - Z1) → 0 - 0,01; (Z1 - Z2) → 0,1 - 1,0; (Z2 - Z3) → 1 - 20

კვლევის სტრუქტურა და მოცულობა

№ №	საკვლევი ობიექტი	კვლევის შინაარსი	ცხოველების რაოდენობა	ცხოველების მასა (გ, ზედა ნიშნები) და ნიჟარის დიამეტრი (მმ, ქვედა ნიშნები)
1	Helix lucorum	სტატოცისტის უჯრედული ელემენტების მორფოლოგიური მახასიათებლები, მათი შინაგანი შედგენილობა და ნატიფი აღნაგობა სინათლის, მასკანირებელი და ტრანსმისიული მიკროსკოპის გამოყენებით	40	0.016+0.03 3.6+0.2
2	Helix lucorum	სტატოცისტის მორფომეტრია ცხოველების ზრდის პროცესში	170	0.016 – 20.0 3.8 – 40.2
3	Helix lucorum	ცხოველების მასის და ნიჟარის დიამეტრის დინამიკა მათი ზრდის პროცესში	170	0.016 – 20.0 3.8 – 40.2
4	Helix lucorum	სტატოკონიების რაოდენობის დინამიკა ცხოველების ზრდის პროცესში	170	0.016 – 20.0 3.8 – 40.2
5	Helix lucorum	სტატოკონიების მორფოლოგიური მახასიათებლები (ფორმა, რაოდენობა, ქიმიური შემადგენლობა, კრისტალური აღნაგობა და შინაგანი სტრუქტურა)	60	13.0 35.5
6	Helix lucorum	სტატოცისტის უჯრედული ელემენტების და სტატოკონიების შესწავლა სინათლის, მასკანირებელი და ტრანსმისიული ელექტრონული მიკროსკოპის გამოყენებით ცხოველების უწონადობის პირობებში ექსპონირების შემდეგ ორბიტული ფრენისას სადღურ “მირ“-ზე: 40-დღიანი ექსპერიმენტი, 43-დღიანი ექსპერიმენტი 102-დღიანი ექსპერიმენტი 135-დღიანი ექსპერიმენტი	100 40 20 20 20	0.5 – 13.0 11.0 – 35.5 2.0 – 13.0 18.8 – 35.5 0.5 11.0 13.0 35.5 13.0 35.5
7	Helix lucorum	სტატოკონიების შესწავლა სინათლის, მასკანირებელი და ტრანსმისიული ელექტრონული მიკროსკოპის გამოყენებით ცხოველების ზეწონადობის პირობებში ექსპონირების შემდეგ 30-დღიანი ექსპერიმენტი	80 40 40	2.0 – 13.0 18.8 – 35.5 2.0 18 13.0 35.5

2.2. ობიექტის პრეპარირება

ლოკოკინებს ვათავისუფლებდით ნიჟარისაგან და ენტომოლოგიური ნემსებით ვაფიქსირებდით საპრეპარაციო მაგიდაზე ვენტრალური მხარით ზევით. ფეხის წინა ნაწილს ვჭრიდით სხეულის შუა ხაზის გაყოლებაზე. გაჭრილი ფეხის კიდების გადაწვევის შემდეგ გამოჩნდება ხახისქვედა განგლიური კომპლექსი. საყლაპავის გადაჭრის შემდეგ კი მთლიანად ჩანს ხახის ირგვლივი განგლიური რგოლი. პედალური განგლიის გვერდით ზედაპირებზე ბინოკულური მიკროსკოპის საშუალებით ვპოულობდით სტატოცისტებს, რომლებიც სინათლის არეკლილ სხივში ვლინდებიან თავიანთი ბზინვარებით გარშემო არსებული ქსოვილების ფონზე.

2.3. სინათლის მიკროსკოპია

ზემოთ აღწერილი წესით დამზადებული პრეპარატებიდან ამოჭრილ ხახის ქვედა განგლიურ კომპლექსს ვაფიქსირებდით კარნუას ან ცენკერის საფიქსაციო სითხეში პარაფინიანი ანათლების მისაღებად. ზრდადი სიმაგრის სპირტებში (70° – 100°), სპირტ-ქლოროფორმში (1:1) და ქლოროფორმში დეჰიდრატაციის შემდეგ სხეულის წინა ნაწილის მიმართ როსტრო-კაუდალურად ორიენტირებულ ობიექტებს ვაყალიბებდით პარაფინში. მიკროტომზე ვიდებდით 5–7 მიკრონიან სერიულ ანათლებს ფრონტალურ, საგიტალურ და ჰორიზონტალურ სიბრტყეში. დეპარაფინირების და კლებადი სიმაგრის სპირტებში (100° -დან 70° -დე) გატარების შემდეგ ანათლებს ვღებავდით ჰემატოქსილინით (ჰეიდენჰაინის მეთოდი), ჰემატოქსილინით კრეზილ-ვიოლეტის დამატებით (ი. მეფისაშვილის მოდიფიცირებული მეთოდი) კრეზილ-ვიოლეტით (ნისლის მეთოდი). მასალის ნაწილს ვღებავდით მეთილენის მწვანე – პირონიით (ბრაშეს მეთოდი) (Роскин, 1951; Ромейс, 1954; Пирс, 1962; o Волкова, Едицкий, 1971; и Меписашвили, 1973).

სტატოცისტების მორფომეტრიისათვის ლოკოკინების დამზადებული პრეპარატებიდან იზოლირებულ სტატოცისტებს ვათავსდებდით სასაგნე მინაზე ფიზიოლოგიური ხსნარის წვეთში.

სტატოკონიების მორფოლოგიური მახასიათებლების შესასწავლად ლოკოკინების დამზადებული პრეპარატებიდან იზოლირებულ სტატოცისტებს ვათავსდებდით სასაგნე მინაზე ფიზიოლოგიური ხსნარის წვეთში, სპეციალური საპრეპარაციო ნემსით ვაზიანებდით, რის შედეგადაც სტატოცისტის ღრუდან ადვილად იყრებოდა სტატოკონიები, რომლებსაც შედგების გარეშე ვათვალიერებდით ფაზურ-კონტრასტული მოწყობილობის გამოყენებით.

სტატოცისტის უჯრედული ელემენტების მორფოლოგიური მახასიათებლებს და მათ სივრცით განლაგებას (ტოპოგრაფიას) შევისწავლიდით სტატოცისტის 5-7 მკმ-იან სერიულ ფრონტალურ ანათლებზე.

კვლევა მიმდინარეობდა MICMED-2 (რუსეთი) მარკის სინათლის მიკროსკოპის საშუალებით.

2.4. მასკანირებელი ელექტრონული მიკროსკოპია

ლოკოკინების პრეპარატებიდან ამოჭრილ სტატოცისტებს ვაფიქსირებდით გლუტარალდეჰიდის 2.5%-იან ხსნარში (დამზადებული Na_2HPO_4 და KH_2PO_4 -ის 0.1 M ფოსფატურ ბუფერზე), ობიექტს დამატებით ვაფიქსირებდით ოსმიუმის (OsO_4) 1%-იან ხსნარში (დამზადებული Na_2HPO_4 და KH_2PO_4 -ის 0.2 M ფოსფატურ ბუფერზე,

pH=7.2). ზრდადი სიმაგრის სპირტებში 30°-იდან 100° -მდე და აცეტონში დეჰიდრატაციის შემდეგ ვაშრობდით კრიტიკულ წერტილამდე ამილაცეტატის და ნახშირმჟავას არეში, შემდეგ ვხსნიდით სტატოციტის კედელს და დარჩენილ ნაწილს ვფარავდით ოქროთი კათოდ-იონურ ამაორთქლებელზე. ცდების ნაწილში სტატოციტებიდან ამოღებულ სტატოკონიებს ვათავსებდით დენის გამტარ გრაფიტის ფირფიტაზე და ასევე ვფარავდით ოქროთი. ნაწილში კი სპეციალური მოწყობილობის საშუალებით ვახდენდით სტატოკონიების მექანიკურ დამსხვრევას და ამგვარად მიღებულ ფრაგმენტებს ასევე ვფარავდით ოქროთი. კვლევას ვაწარმოებდით "Cam-Scan"- მარკის (დიდი ბრიტანეთი) მასკანირებელი ელექტრონული მიკროსკოპის გამოყენებით.

სტატოკონიების ქიმიური შედგენილობის შესასწავლად სტატოციტიდან ამოღებული სტატოკონიებს ვათავსებდით ასევე დენის გამტარ გრაფიტის ფირფიტაზე. ქიმიური ელემენტების შედგენილობის კვლევა ხდებოდა მიკროანალიზის «ISIS» სისტემის დახმარებით, რენტგენული გამოსხივების დეტექტორით გაჯერებული მასკანირებელი ელექტრონული მიკროსკოპით. სტატოკონიების კრისტალურ სტრუქტურას შევისწავლიდით რენტგენოფაზური ანალიზის (DPOH-YM1) მეთოდით.

2. 5. ტრანსმისიული ელექტრონული მიკროსკოპია

ლოკოკინების პრეპარატებიდან ამოჭრილ 1 მმ² განგლიუმის ნაჭრებს სტატოციტებითურთ ვაფიქსირებდით გლუტარალდეჰიდის 2.5%-იან ხსნარში, (დამზადებული Na₂HPO₄ და KH₂PO₄-ის 0.1 M ფოსფატურ ბუფერზე). ობიექტებს დამატებით ვაფიქსირებდით ოსმიუმის (OsO₄) 1%-იან ხსნარში (დამზადებული Na₂HPO₄ და KH₂PO₄-ის 0.2 M ფოსფატურ ბუფერზე, pH= 7.2). დეჰიდრატაციის (ზრდადი სიმაგრის სპირტებში 30°-იდან 100° -მდე და აცეტონში) შემდეგ ვაყალიბებდით ფისის და არალდიტის ნარევი. 1-1.5 მიკრონიან ნახევართხელ და 800-1000 A° ულტრათხელ ანათლებს ვამზადებდით ულტრატომზე. პირველი იღებებოდა 1%-იანი ტოლუიდიდით, მეორე - 1%-იანი ურანილაცეტატით და ტყვიის ციტრატით. ულტრათხელ ანათლებს ვიყენებდით ტრანსმისიული ელექტრონულ-მიკროსკოპული კვლევისათვის "TESLA-500BS" მარკის (ჩეხოსლოვაკია) ელექტრონული მიკროსკოპის საშუალებით. ნახევარ თხელ ანათლებს ვიყენებდით სინათლის მიკროსკოპული კვლევისათვის.

2.6. ექსპერიმენტების ჩატარების პირობები

2.6.1. *უწონადობის მდგომარეობა.* უწონადობის მდგომარეობა იქმნებოდა ორბიტული ფრენის დროს საერთაშორისო კოსმოსურ სადგურ "მირ"-ზე. ექსპერიმენტი მზადდებოდა ქ. ბაიკანურის (ყაზახეთის რესპუბლიკა) ტექნიკურ პოზიციაზე (ექსპერიმენტი "გრავირეცეპცია"). საექსპერიმენტო ცხოველები თავსდებოდა სპეციალურად მოწყობილ კონტეინერში "ულიტკა" (სურ. 2. ა, ბ, გ). (70-90 ლოკოკინა). კონტეინერი აღჭურვილი იყო ფილტრების სპეციალური სისტემით ცხოველმყოფელობის პროდუქტების გარემოში გამოყოფის და ცხოველთა შესაძლო კვდომის შედეგად არასასიამოვნო სუნის თავიდან აცილების მიზნით. ორბიტულ სადგურ "მირ"-ზე კონტეინერი გადაჰქონდა სატვირთო კოსმოსურ ხომალდს "პროგრეს" (სურ. 3. ა, ბ) ხომალდის ჰერმეტიკულ ნაკვეთურში კონტეინერი თავსდებოდა სტარტამდე 4 დღე-ღამით ადრე. ორბიტული ფრენის პერიოდში კონტეინერის ადგილმდებარეობაში მიმდინარეობდა მიკროკლიმატური პარამეტრების

ყოველდღიური ტელემეტრული კონტროლი (სურ. 4). ტემპერატურის რეჟიმი შეადგენდა 17 – 22°C, ტენიანობა 45 – 65 %, ჟანგბადის შემცველობა –20 %, ნახშირორჟანგის– 0.3 %, ატმოსფერული წნევა 0.7-1.2-ს.

უწონადობაში ცხოველების ექსპოზიციის ხანგრძლივობა შეადგენდა 40 (5. 07– 14. 08 1997 წ.), 43 (16. 07 – 28. 08 1999 წ.), 102 (15. 05 – 25. 08 1998 წ.) და 135 დღე-ღამეს (5. 10 1997 წ. – 19. 02 1998 წ.). ცხოველების პრეპარირება ხდებოდა დასაშვები აპარატის დედამიწაზე დაშვებიდან 4-5 საათის გავლის შემდეგ (სურ. 5). სტატოცისტის უჯრედული ელემენტების და სტატოკონიების შესწავლა ხდებოდა სინათლის, მასკანირებელი და ტრანსმისიული ელექტრონული მიკროსკოპიის გამოყენებით (იხილეთ გვ. 29, 30).



ა

სურ. 2. ექსპერიმენტ “გრავირეცეპციის” მომზადების თანმიმდევრული სტადიები ქ. ბაიკანურის ტექნიკურ პოლიტექნიკაში. ა – ლოკოკინები თავსდება კონტეინერში “ულიტკა”.



ბ

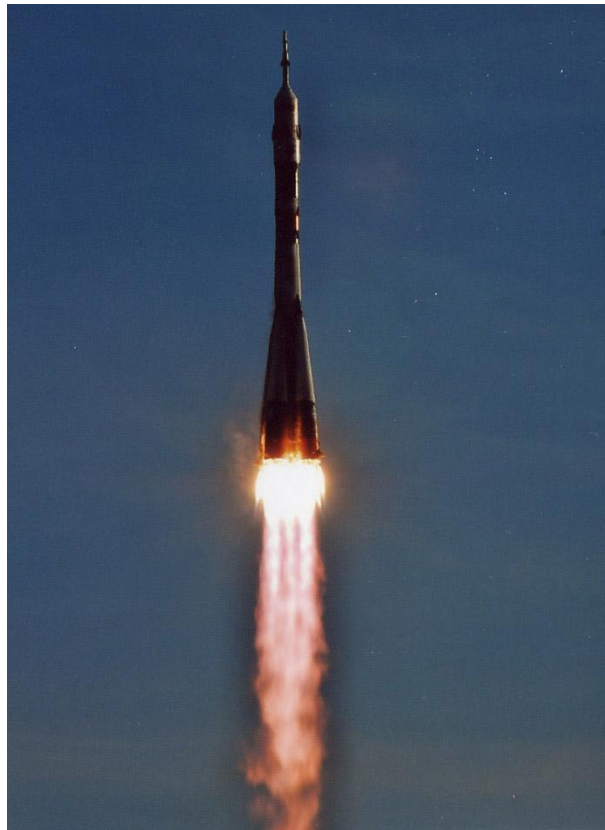


ბ

მე-2 სურ. (გაგრძელება) ბ – ლოკოკინები მოთავსებულია კონტეინერში.
გ – ცხოველებით შევსებული კონტეინერი დახურული სასურავით.

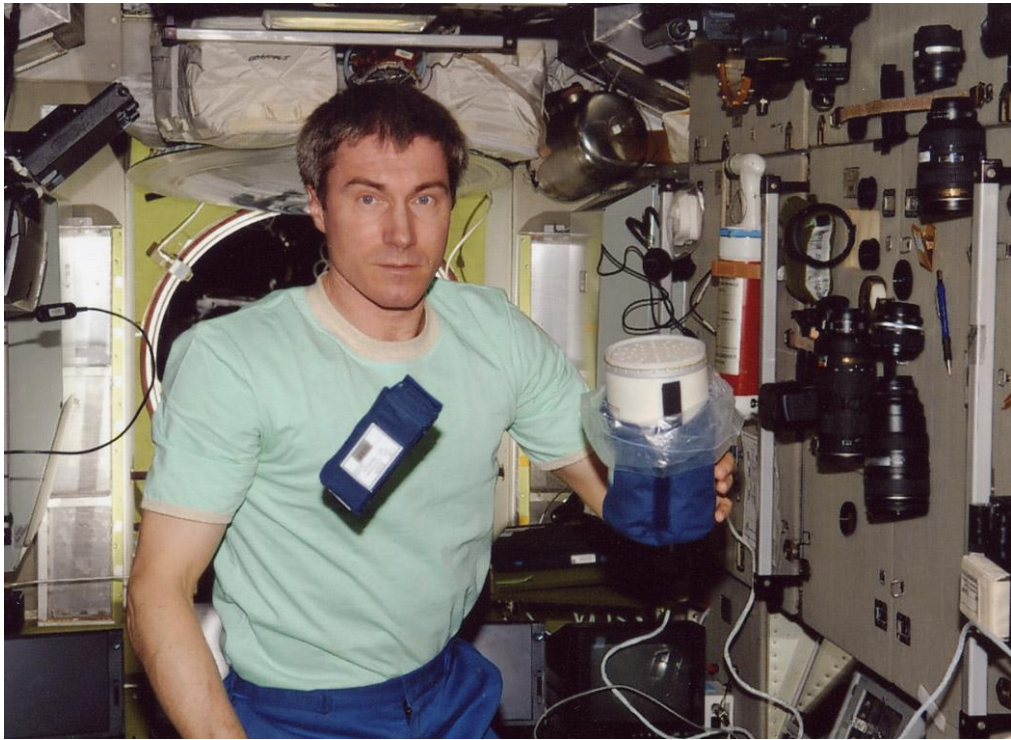


ა



ბ

სურ. 3. ა – სატრანსპორტო სატვირთო ხომალდი “პროგრესი”
სასტარტო მოედანზე, ბ – გაშვების მომენტში (ბაიკანური, ყაზახეთი)



სურ. 4. კოსმონავტები- სერგეი კრიკალოვი (ზედა სურათი) და პაველ ვინოგრადოვი კონტეინერ “ულიტკას” და ტემპერატურის ავტომატური რეგისტრატორის დემონსტრირებისას ორბიტული სადგურის ბორტზე



სურ. 5. დასაშვები აპარატი ყაზახეთის სტეპებში

2.6.2. ზეწონადობის მდგომარეობა. მომატებული სიმძიმის ძალის მდგომარეობის მოდელირება რადიალური აჩქარების საშუალებით ხდებოდა ცენტრიფუგაში БМС-ЭМИБ (СССР). Цენტრიფუგას 6 მეტალურ ჭიქაში, რომლის შიდა დიამეტრი შეადგენს 65 მმ, სიმაღლე 90 მმ, თავსდებოდა ოთხ-ოთხი ლოკოკინა. ცენტრიფუგას ტრიალი წარმოებდა 6გ აჩქარებით, საათის ისრის მიმართულების საწინააღმდეგოდ, შეუსვენებლად 30 დღე-ღამის განმავლობაში (ტრიალის სიხშირე - 159 ბრუნვა/წამში, ცენტრიფუგას მხარი 180 მმ), ტემპერატურა შენობაში შეადგენდა 22–24°-ს. ტრიალის დამთავრებისთანავე ცხოველები ამოგვყავდა ცენტრიფუგადან. ზემოთაღწერილი მეთოდებით ვახდენდით სტატოკონიების იზოლირებას სტატოცისტიდან და მათ შესწავლას სინათლის და მასკანირებელი ელექტრონული მიკროსკოპის საშუალებით (იხილეთ გვ. 29, 30)

2.7. საკონტროლო ექსპერიმენტები

ზეწონადობის და ზეწონადობის პირობებში ჩატარებულ ექსპერიმენტებს თან ახლდა შესაბამისი საკონტროლო ექსპერიმენტები: ვივარიული ანუ ნორმა და ე.წ. სინქრონული. ორბიტული ფრენის სინქრონული ექსპერიმენტისათვის ლოკოკინები თავსდებოდა "საფრენის" ანალოგიურ კონტეინერში. მისი ადგილმდებარეობის ტემპერატურა და ტენიანობა შეესაბამებოდა კოსმოსური ფრენისას დარეგისტრირებულ მონაცემებს. ხდებოდა აგრეთვე კოსმოსური აპარატის აფრენის და დაფრენის დინამიურობის იმიტირებული ზემოქმედება ცხოველებზე. მათი

პრეპარირება და სტატოციტების ამოღება მიმდინარეობდა “ნაფრენი” მასალის ადების პარალელურად.

ცენტრიფუგაში მოდელირებული ზეწონადობის მდგომარეობის ექსპერიმენტებისათვის საკონტროლო ჯგუფის ლოკოკინების ნაწილი თავსდებოდა უშუალოდ ცენტრიფუგის დერძე მთავსებულ ჭიქაში (კონტროლი 1), მეორე კი დახურულ კონტეინერში და არ განიცდიდნენ ტრიალს (კონტროლი 2). ვივარიული კონტროლის ცხოველებს თავისუფლად ეძლეოდათ წყალი და საკვები. სტატოციტის უჯრედული ელემენტების და სტატოკონიების შესწავლა ხდებოდა სინათლის, მასკანირებელი და ტრანსმისიული ელექტრონული მიკროსკოპიის გამოყენებით (იხილეთ გვ. 29, 30).

2.8. ექსპერიმენტული მონაცემების დამუშავება

ოკულარ-მიკრომეტრის საშუალებით ვზომავდით სტატოციტის დიამეტრებს ცოცხალ პრაპარატებზე (ნორმა) და “ნაფრენ” ობიექტებში (ფიქსირებულ პრეპარატებზე); მგრძობიარე უჯრედების სიგრძეს და სიმაღლეს როგორც ნორმაში, ისე “ნაფრენ” ობიექტებში - ანათლებზე; უჯრედის სიგანეს კი ვადგენდით ანათლების სისქის თანმიმდევრული შეჯამებით (მათი რეკონსტრუქციისას), რომლებზედაც შესაძლებელი იყო თითოეული უჯრედის დათვალიერება. მგრძობიარე და საყრდენ უჯრედებში ვზომავდით ბირთვების დიდ და პატარა დიამეტრებს, ასევე მგრძობიარე უჯრედის ციტოპლაზმური ვაკუოლების დიდ და პატარა დიამეტრებს. სტატოკონიების სიგრძე და სიგანეს მზომავდით ნორმაში ცოცხალ პრეპარატზე და სტატოციტის 30%-იან სპირტში ფიქსაციის შემდეგ ცენტრიფუგირებულ ობიექტებში; ხოლო ნაფრენ ობიექტებში მათ დიდ და პატარა დიამეტრებს ანათლებზე.

სტატოკონიების ფართობის დადგენა ანათალზე ხდებოდა ფორმულით $S = 2\pi D_1 D_2 / 2$, სადაც D_1 და D_2 დიდი და პატარა დიამეტრებია შესაბამისი სტრუქტურისათვის. სტატოკონიები მათი მორფომეტრული პარამეტრების მაჩვენებლების მიხედვით პირობითად დაყავით სამ ფრაქციად: პატარა (სიგრძეში 1.5–10 მკმ, სიგანეში 1.1–6 მკმ), საშუალო (სიგრძეში 10.1–20 მკმ, სიგანეში 6.1–12 მკმ) და დიდი (სიგრძეში 20.1–30 მკმ, სიგანეში 12.1–20 მკმ); ასევე ანათალზე გამოთვლილი მათი ფართობის მიხედვითაც: 48–100 მკმ² ფართობის მქონე სტატოკონიები პირობითად მივაკუთვნეთ პატარა ფრაქციას, 100–200 მკმ²-ის მქონე – საშუალოს და 200–500 მკმ² ფართობის მქონე სტატოკონიები კი დიდ ფრაქციას. ცალკეულ ფრაქციას კი ვყოფდით კლასებად (ქვეფრაქციებად).

სტატოციტის სტრუქტურული ელემენტების მორფომეტრული მონაცემების ერთობლიობას ვაჯგუფებდით შუალედურ ვარიაციულ რიგებად. შესასწავლ პარამეტრებს შორის სარწმუნო სხვაობის დასადგენად ვიყენებდით არაპარამეტრულ კრიტერიუმს “U” (უილკინსონ-მანა-უიტნი), “ χ^2 ”- 4 ველიანი ტაბულისათვის და “U” კრიტერიუმებს. ექსპერიმენტის ნაწილში სტატოკონიების რაოდენობა და მორფომეტრული მონაცემები მუშავდებოდა აგრეთვე კომპიუტერულად სტატისტიკური პაკეტის “Statistics V.5.1” საშუალებით.

სინათლისმიკროსკოპული ფოტოსურათების გადაღება ხდებოდა მიკროფოტოდანადგარით MΦ-9, ფოტო ფირზე მიკრატი – 300.

თავი 3. კვლევის შედეგები და მათი განხილვა 3.1. სტატოცისტის აღნაგობა ნორმაში

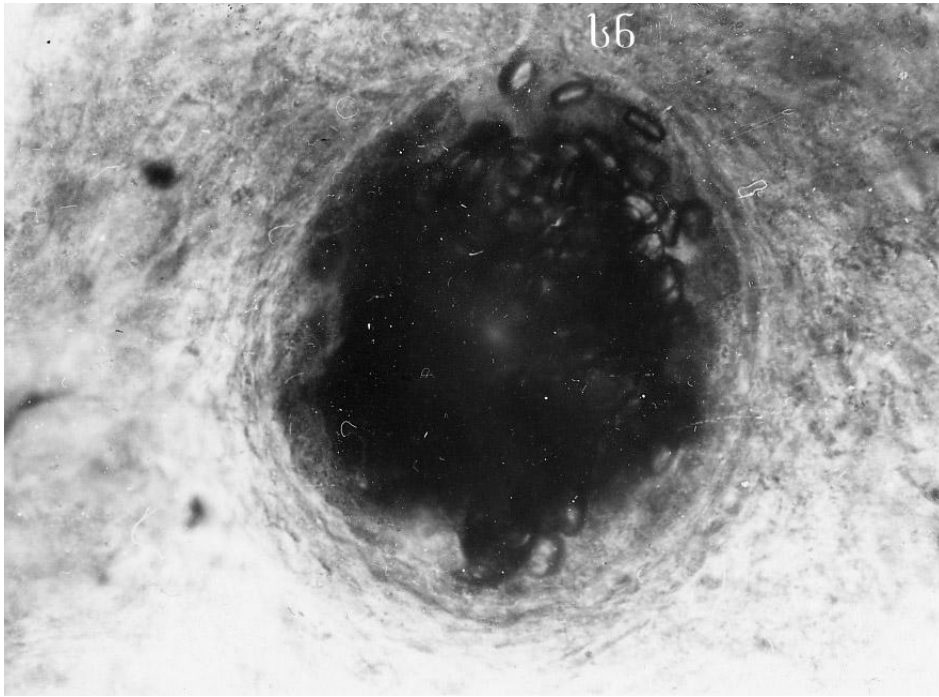
3.1.1. სტატოცისტის ზოგადი დახასიათება

ხმელეთის ლოკოკინა *Helix lucorum*-ის სტატოცისტი მიკროსკოპული ზომის, სფერული ფორმის წყვილი ორგანოა. ისინი განლაგებულია ხახისქვედა განგლიური კომპლექსის პედალური განგლიების დორსო-ლატერალური ზედაპირის ჩაღრმავებებში. სტატოცისტებს გარედან ფარავს პერიგანგლიონური შემაერთებელქსოვილოვანი გარსი, რომელიც გლუვკუნთოვან და კოლაგენურ ბოჭკოებს შეიცავს. მოზარდ ცხოველებში ეს გარსი არ არის განვითარებული და სტატოცისტები შემაერთებელქსოვილოვანი ჭიმებით პედალურ განგლიებზე დამაგრებული. პერიგანგლიონური გარსის შიგნით სტატოცისტს უშუალოდ აკრავს ჰომოგენური შემაერთებელქსოვილოვანი კაფსულა, რომლის სისქე საშუალოდ 7 მკმ-ს შეადგენს.

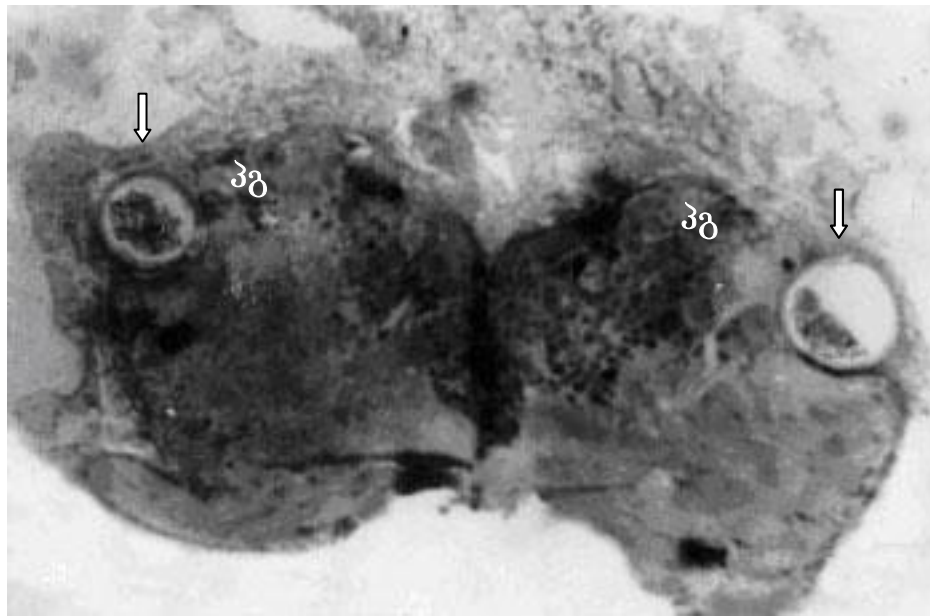
სტატოცისტის ღრუს შიდა კედელი მგრძობიარე (რეცეპტორული) და საყრდენი უჯრედებისაგან შედგება. ისინი სტატოცისტის კაფსულისაგან გამოყოფილია ბაზალური მემბრანით. სტატოცისტის ღრუ ამოვსებულია ბლანტი ენდოლიმფით, რომელშიც განლაგებულია სტატოკონიები. არეკლილ სინათლის სხივში სტატოცისტი გარშემო არსებული ქსოვილებისაგან გამოირჩევა ბზინვარებით, მათში განლაგებული სტატოკონიების გამო. ხოლო სინათლის გამავალ სხივში კი პირიქით, ჩანს შავი ლაქის სახით (სურ. 6. ა, ბ).

ზრდასრული (13 ± 1.0 გ) ლოკოკინას სტატოცისტის გარე კედლის დიამეტრი დაუფიქსირებელ პრეპარატზე მარჯვენა სტატოცისტში 198 ± 0.2 მკმ-ია, მარცხენაში კი 197 ± 0.6 მკმ. ცხოველის მასის ზრდასთან ერთად სტატოცისტის დიამეტრი იზრდება. 0.016 გ მასის ლოკოკინების მარჯვენა და მარცხენა სტატოცისტების დიამეტრები შეადგენს 98 ± 0.8 მკმ-ს. 0.5 გრამიან ცხოველებში ეს მაჩვენებელი 1.7 ჯერ იზრდება და შეადგენს 170.6 ± 1.7 და 168.2 ± 1.9 მკმ-ს მარჯვენა და მარცხენა სტატოცისტებში შესაბამისად. 0.5-დან 2 გ-მდე მასის ცხოველებში სტატოცისტის დიამეტრის ზრდა არ აღინიშნება. ხოლო 2-4 და 4-6 გრამის შუალედებში იზრდება თითოეულ ინტერვალში 10 მკმ-ით ანუ 1.06-ჯერ. 6-იდან 10 გ-მდე მასის ცხოველებში სტატოცისტის დიამეტრის ზომები არ იცვლება. 10-დან 15 გ ფარგლებში კვლავ იზრდება საშუალოდ 10 მკმ-ით (1.06-ჯერ). ყველა შესწავლილი წონითი კატეგორიის ცხოველების მარჯვენა და მარცხენა სტატოცისტების დიამეტრების მაჩვენებლები ერთმანეთისაგან თითქმის არ განსხვავდება (სურ. 7).

ფიქსირებულ პრეპარატზე ზრდასრული ცხოველის სტატოცისტის გარე კედლის დიამეტრი 180 მკმ-ს შეადგენს, ხოლო შიდა კედლის დიამეტრი - 160-165 მკმ-ს. ასეთ შემთხვევაში სტატოცისტის ღრუს მოცულობა 2150400 მკმ³ -ია, ხოლო მისი შიდა ზედაპირის ფართობი - 80384 მკმ².

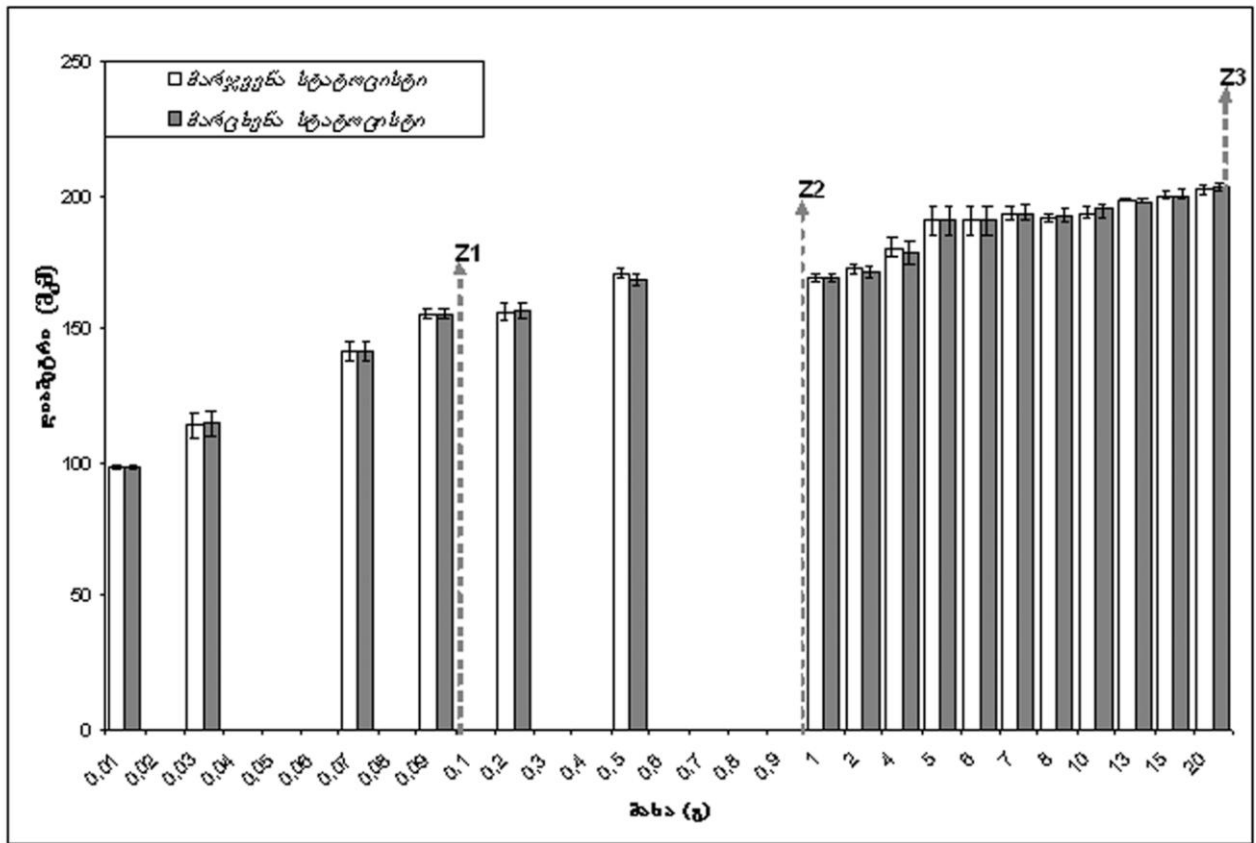


ა



ბ

სურ. 6. ა - პედალური განგლიიდან იზოლირებული სტატოცისტი (სტატოცისტის ღრუში სტატოკონიები ჩანს შავი ლაქის სახით). სნ - სტატიკური ნერვი. ოკ. 7., ობ. 4. ბ - მარჯვენა და მარცხენა სტატოცისტები ხახისქვედა განგლიური კომპლექსის ფრონტალურ ანათაღზე (ნაჩვენებია ისრებით). პგ- პედალური განგლია, სტატოცისტის ღრუში განლაგებულია სტატოკონიები. ნახევართხელი ანათაღი, შედგება ტოლუიდინის ღურჯით. ოკ. 7., ობ. 20.



სურ. 7. Helix lucorum - ის სტატოცისტის დიამეტრი (მკმ) ცხოველს მასის (გ) შესაბამისად (M± m).

M- საშუალო არითმეტიკული, m- სტანდარტული შეცდომა

მასშტაბი (0 - Z1) → 0 - 0,01; (Z1 - Z2) → 0,1 - 1,0 ; (Z2 - Z3) → 1 - 20

3.1.2. მგრძობიარე უჯრედები

სინათლის მიკროსკოპული გამოკვლევების თანახმად სტატოციტის ღრუს შიდა კედლის ამომფენ ეპითელიუმში განლაგებულია საკმაოდ დიდი ზომის მგრძობიარე უჯრედები (სურ. 8). ბაზალური ზედაპირით ისინი მიმართულია სტატოციტის ბაზალური მემბრანისაკენ, ხოლო აპიკალური, კინოცილიებით აღჭურვილი რეცეპტორული ზედაპირით - სტატოციტის ღრუსკენ. მგრძობიარე უჯრედები ბრტყელია და ირეგულარული ფორმისაა. უჯრედის ცენტრალური ნაწილი შედარებით სქელია, პერიფერიებისაკენ კი თანდათანობით თხელდება. მასკანირებულ ელექტრონულ მიკროსკოპში დათვალიერებისას მგრძობიარე უჯრედების აპიკალური ზედაპირის კიდეები უმეტესწილად წახნაგოვანია და ხასიათდება პოლიგონალური აგებულებით (სურ. 9), გარდა ერთი უჯრედისა, რომლის კიდეები ღრმად შეჭრილია და წარმოქმნის მრავალრიცხოვან, პერიფერიისკენ თანდათანობით შეთხელებულ ციტოპლაზმურ მორჩებს. მგრძობიარე უჯრედების ციტოპლაზმაში პირონინით შეღებილ პრეპარატზე შეღების ინტენსივობიდან გამომდინარე რნმ-ს კონცენტრაცია არ არის მაღალი. წვრილი, ვარდისფერი პირონინოფილური მარცვლები დიფუზურად არიან განაწილებული მთელ ციტოპლაზმაში.

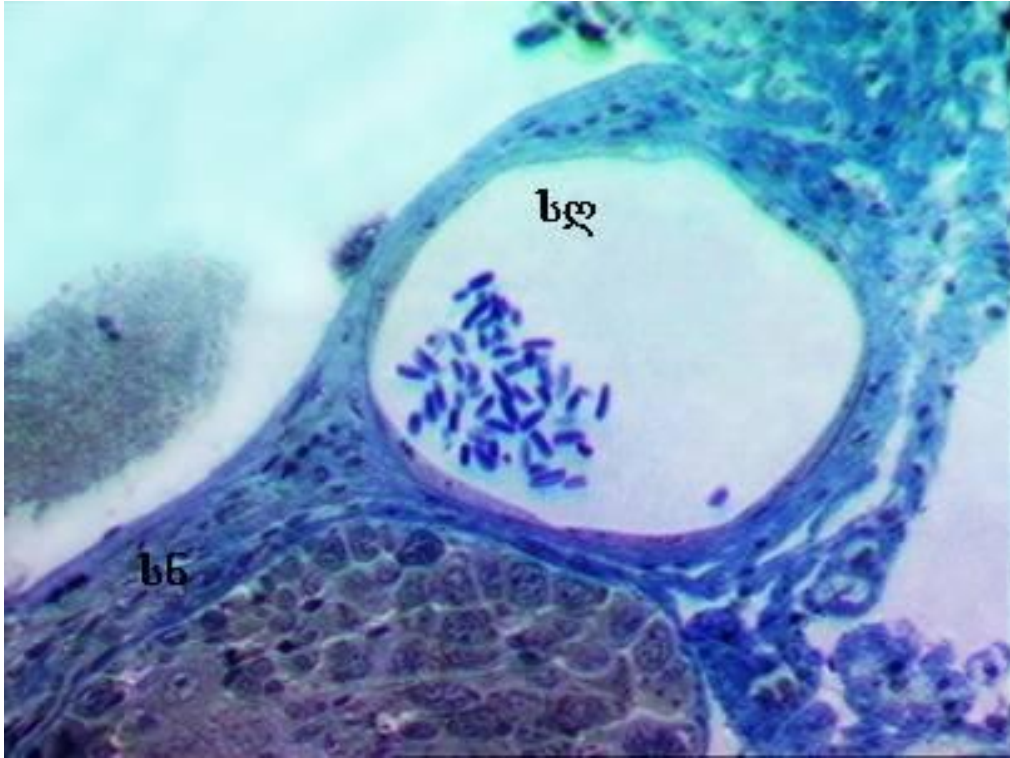
ტრანსმისიული ელექტრონული მიკროსკოპი იძლევა მგრძობიარე უჯრედების სტრუქტურის გაცილებით უფრო სრულ სურათს, ვიდრე სინათლის მიკროსკოპი. მათი ციტოპლაზმა შედგება სამი შრისაგან: 1. ექტოპლაზმა, რომელიც წარმოადგენს ვიწრო, ჰომოგენურ, ელექტრონულად ნაკლებად მკვრივ შრეს. მის პერიფერიებში აღინიშნება წვრილი გრანულები, მიკროფილამენტები და კინოცილიების ფუძის პროფილები. 2. გრანულარული შრე; იგი უფრო განიერია, ვიდრე ექტოპლაზმა და მდიდარია უჯრედული ორგანელებით. აქ დიდი რაოდენობით აღინიშნება პოლიმორფული მიტოქონდრიები სტრუქტურირებული კრისტებით, რომლებიც გარშემოხვეულია კარგად განვითარებული გრანულარული ენდოპლაზმური ბადით. გოლჯის კომპლექსი წარმოდგენილია ერთმანეთზე მჭიდროდ დალაგებული პარალელური ცისტერნებით, რომლის დისტალური ბოლოებიდან გამოიზონრება დაახლოებით 30 ნმ-ის მიკრობუშტუკები მკვრივი შიგთავსით. მიკრობუშტუკები ძირითადად გვხვდება უჯრედული მემბრანის აპიკალურ ზედაპირზე. 3. ჰიალინური შრე; ელექტრონულად ნაკლებად მკვრივია და უკავია ციტოპლაზმის დიდი ნაწილი. აქ წარმოდგენილია გლუვი და გრანულარული ენდოპლაზმური ბადე, სხვადასხვა წვრილმარცვლოვანი სტრუქტურები, მსხვილი ჰომოგენური წვეთები, გამჭვირვალე და მკვრივი გრანულები, მიკროფილამენტები. გრანულარულ და ჰიალინურ შრეების საზღვარზე განლაგებულია მგრძობიარე უჯრედების განსაკუთრებული სპეციფიური ელემენტები - მიელინისებური სხეულაკი - ხვეულა. იგი შედგება ერთმანეთის მიმართ პარალელურად განლაგებული შებრტყელებული ცისტერნების ხვიებისგან. ამ უკანასკნელის რაოდენობა ორგანელაში მერყეობს 8-17 ბრუნის ფრგლებში. ცენტრალურ ნაწილში ხვიები განლაგებულია უფრო მჭიდროდ, ვიდრე პერიფერიაზე, სადაც მათ გააჩნიათ სხვადასხვა ზომის დაშორებები. ხვეულას ცენტრში მოთავსებულია მარცვლოვანი, ვეზიკულური და წვეთისებური, ელექტრონულად მაღალი სიმკვრივის მქონე წარმონაქმნები (სურ. 10. ა, ბ). ერთ უჯრედში რამდენიმე ასეთი ხვეულაა განლაგებული. ისინი ერთმანეთისგან 1-2 მკმ-ით არიან დაცილებული. ხვეულა, როგორც წესი, მიტოქონდრიებით და გლიოგენური გრანულებით არის გარშემოხვეული. ზემოთაღწერილ სურათს ემატება აგრეთვე უჯრედების ციტოპლაზმაში მულტივეზიკულური სხეულაკების

არსებობა (სურ. 20). ისინი ოვალური ამ მომრგვალო წარმონაქმნებია, რომლებიც 20- იდან 50-მდე ვეზიკულებს შეიცავს და ელემენტარული მემბრანებით არიან შემოსაზღვრული. მულტივეზიკულები ხშირად მდებარეობენ უშუალოდ უჯრედული მემბრანის ქვეშ, ზოგი მათგანი შეიძლება შეგვხვდეს გახსნილ მდგომარეობაში. ასეთ შემთხვევაში მათი შიგთავსი სტატოცისტის ღრუში გადადის.

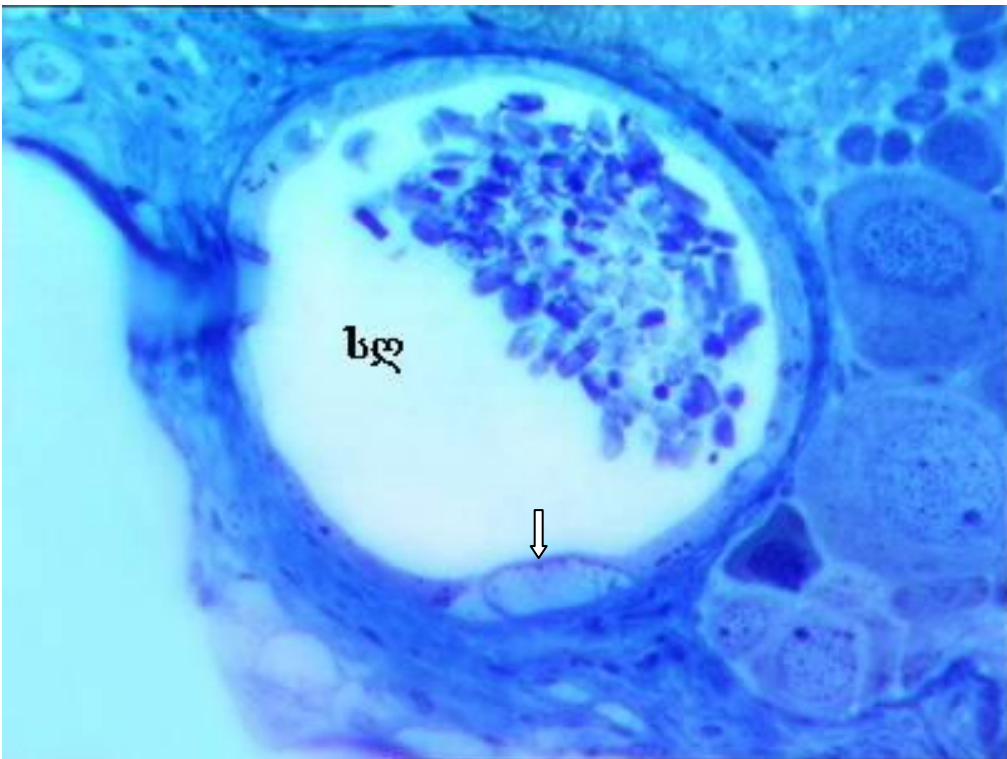
უჯრედის აპიკალური ნაწილი დაფარულია გლიკოკალიქსით, რაც სწორ სახეს აძლევს მის ზედაპირს. აქედან გამომდინარე 500-მდე კინოცილია, რომლებიც კონცენტრულად არიან განლაგებული უჯრედის ცენტრიდან მისი პერიფერიისკენ (სურ. 11 ა). ყოველი კინოცილია იზრდება უჯრედის მემბრანული ამოზნექილობიდან. კინოცილიას პროქსიმალური ნაწილი თავისუფლად გამოდის სტატოცისტის ღრუში, ხოლო დისტალური ნაწილი წარმოდგენს ე.წ. ბაზალურ სხეულაკს. კინოცილიას ბაზალური სხეულაკის ერთი მხრიდან გამოდის ე.წ. ფეხი, ხოლო მოპირდაპირე მხრიდან, ოდნავ ქვევით – ფეხვი. ამ უკანასკნელიდან ციტოპლაზმის სიღრმეში გაჭიმულია 0.01 მკმ სივანის მიკრომილაკები (სურ. 12). კინოცილიების სიგრძე შეადგენს 6-10 მკმ-ს, რაც თვით უჯრედის სიმაღლეს ოდნავ ჩამორჩება, ხოლო დიამეტრი შეადგენს დაახლოებით 0.25 მკმ-ს. კინოცილიებს შორის მანძილი 0.9-2.25 მკმ -ია. თითოეული კინოცილია შედგება 9 წყვილი პერიფერიული და ერთი წყვილი ცენტრალური მიკრომილაკებისაგან. უჯრედის ზედაპირიდან 1-2 მკმ-ის დაშორებით კინოცილიას გააჩნია შევიწროებული უბანი, სახსრისებური სტრუქტურა. კინოცილიებს შორის განლაგებულია 5-7 მიკროხაო, რომელთა სიგრძე 0.65 - 1.0 მკმ-ია, დიამეტრი კი 0.12 - 0.18 მკმ. მიკროხაოები მარტივი აგებულების ექტოპლაზმური გამონახარდებია (სურ. 11 ბ). თუ კინოცილიების წვერი ოდნავ შევიწროებულია, მიკროხაოებში იგი მრგვალია. ხშირად მიკროხაოების ფუძეზე ვლინდება მულტივეზიკულური სხეულაკები, ბუშტუკები და ელექტრონულად მკვრივი გრანულები.

მგრძობიარე უჯრედების ციტოპლაზმის განსაკუთრებული დამახასიათებელი ნიშანი აღმოჩნდა მათში ვაკუოლების შემცველობა. ამავე დროს ვაკუოლების რაოდენობა, მათი ზომები და განაწილება სხვადასხვა უჯრედებში არსებითად განსხვავებულია (სურ. 8, ბ). სტატოცისტის ნახევართხელ ანათლებზე ვაკუოლებში აღინიშნება 0.5-1.0 მკმ დიამეტრის მქონე ოპტიკურად მკვრივი, მრგვალი ფორმის წარმონაქმნები, რომლებიც ძირითადად ვაკუოლების პერიფერიებზეა განლაგებული.

უჯრედის ბირთვი ბრტყელია და როგორც წესი მოთავსებულია ციტოპლაზმის ცენტრალურ ნაწილში მის ბაზალურ ზედაპირთან ახლოს. სინათლის მიკროსკოპში მათი ფორმა მომრგვალო ან ოვალურია არასწორი კონტურებით. მომრგვალო ბირთვების დიამეტრი საშუალოდ 18.8 მკმ-ია, ოვალურების დიდი და პატარა დიამეტრები კი 21 მკმ და 15 მკმ შესაბამისად. ბირთვის სისქე დაახლოებით 5-6 მკმ-ია. კარიოპლაზმა სუსტი ოსმიოფილურობის გამო ნათელია, შეიცავს მრავალ უწვრილეს და აგრეთვე ერთეულ ბელტისებურ ქრომატინს. ბირთვებში 2 ან 3 ექსცენტრულად განლაგებული ბირთვაკია მოთავსებული, რომლებიც ხასიათდებიან მაღალი ოპტიკური სიმკვრივით და მკაფიოდ გამოხატულია კარიოპლაზმაში. ბირთვაკებში რნმ-ს კონცენტრაცია მაღალია პორონინით შეღებვის ინტენსივობის მიხედვით (შეღებილია მუქ წითელად).

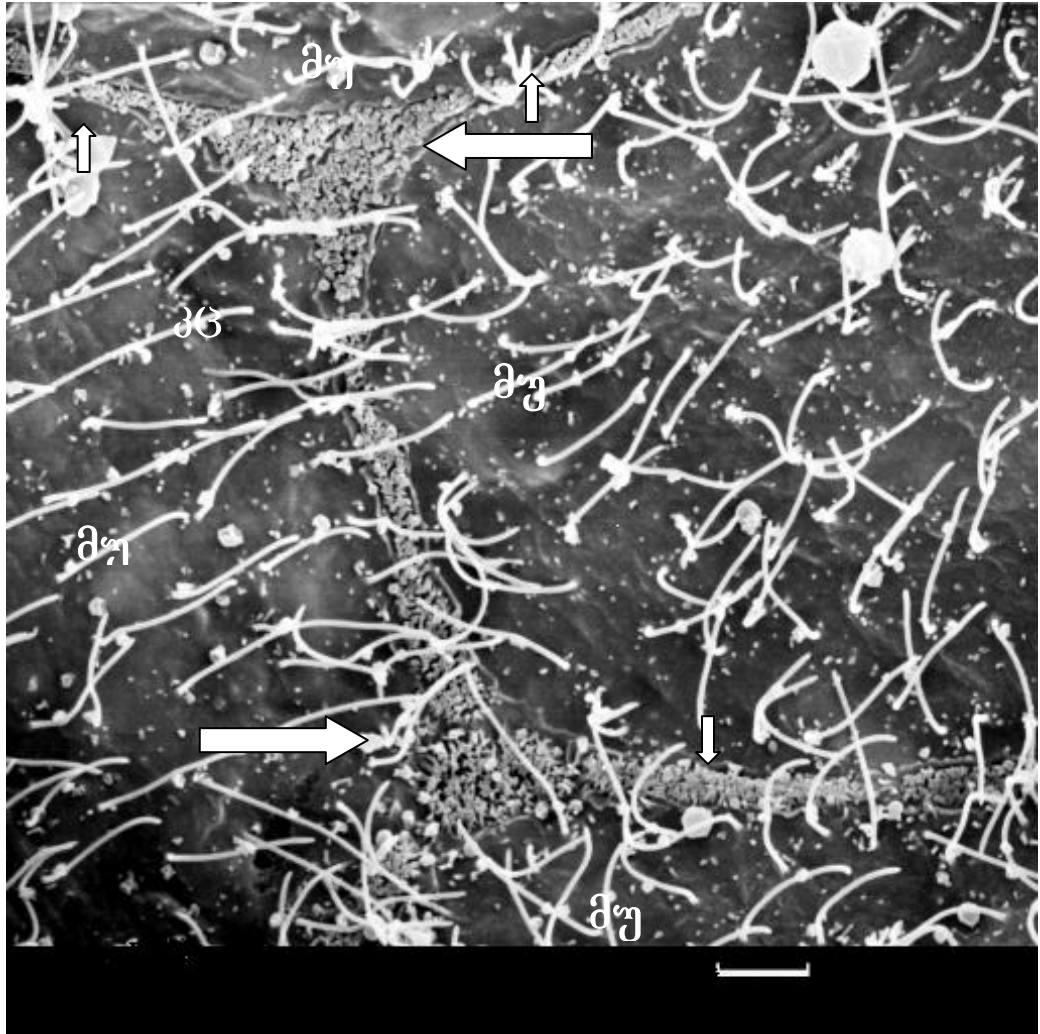


ა



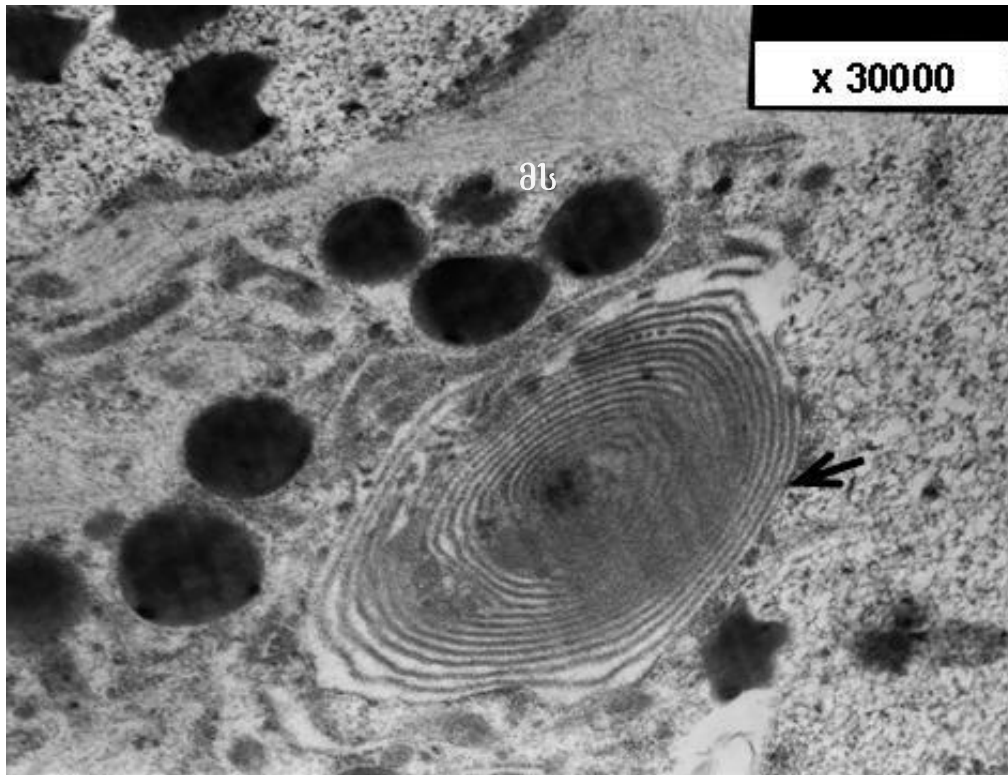
ბ

სურ. 8. ა, ბ – *Helix lukorum*-ის სტატოცისტის ჰორიზონტალური ანათლები, (ჩანს შიდა კედლის ამომფენი მგრძობიარე უჯრედები). სდ – სტატოცისტის ღრუ მათში განლაგებული სტატოკონიებით. სნ – სტატიკური ნერვი, ბ – მგრძობიარე უჯრედი გიგანტური ვაკუოლით (ნაჩვენებია ისრით). ნახევართხელი ანათლები, შედგება ტოლუიდინის ლურჯით. ა- ოკ.7., ობ. 10; ბ - ოკ. 7., ობ. 20.

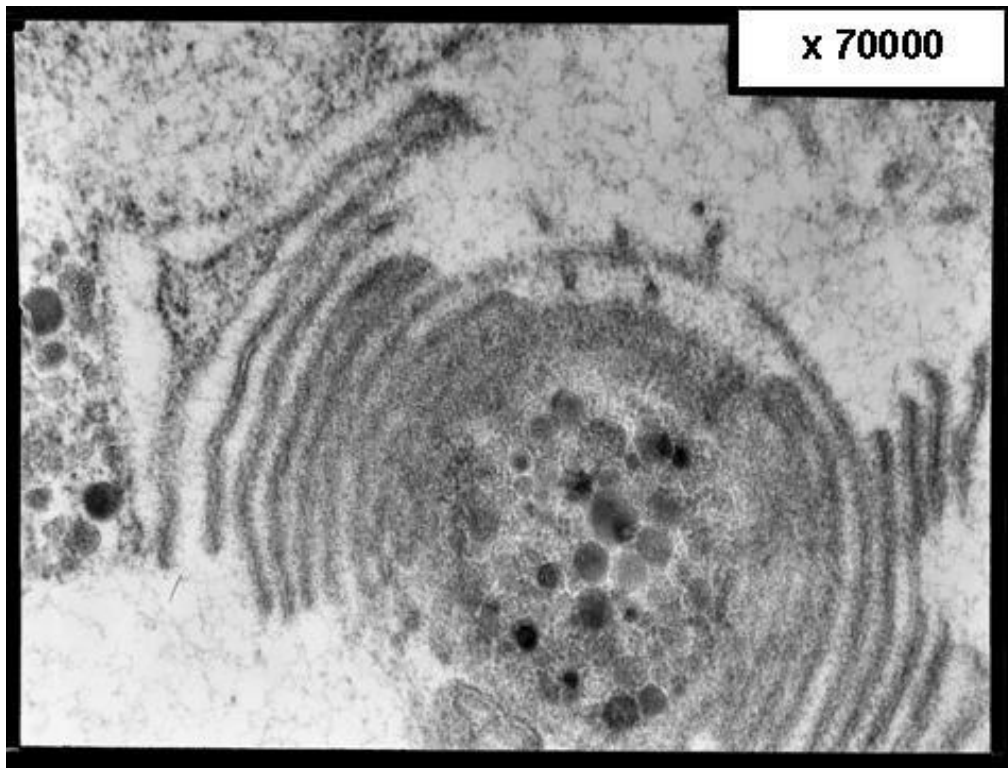


სურ. 9. *Helix lukorum*-ის სტატოცისტის შიდა ზედაპირი.

ჩანს 4 მგრძობიარე უჯრედის ნაწილები (მუ) კინოცილიების დიდი რაოდენობით. დიდი ისრებით ნაჩვენებია ბუსუსებით დაფარული ორი საყრდენი უჯრედის ცენტრალური ნაწილები; პატარა ისრებით- საყრდენი უჯრედების ფალანგები. (კც) - კინოცილიები. მასკანირებული ელექტრონული მიკროსკოპი. მასშტაბი -3 მკმ.

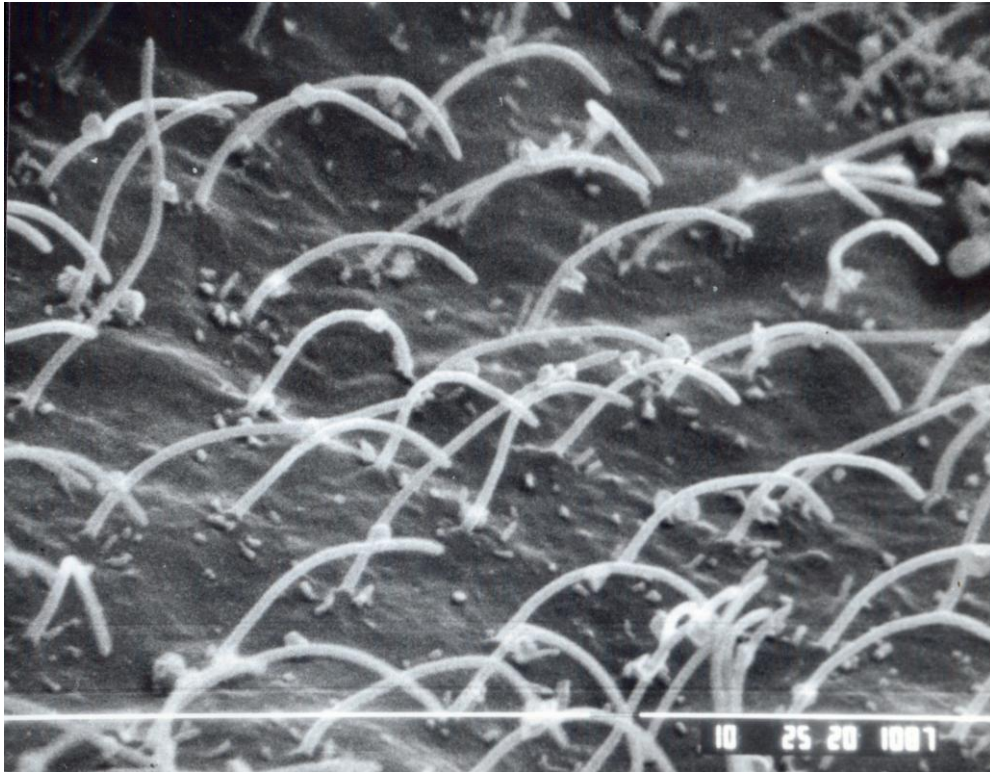


ა

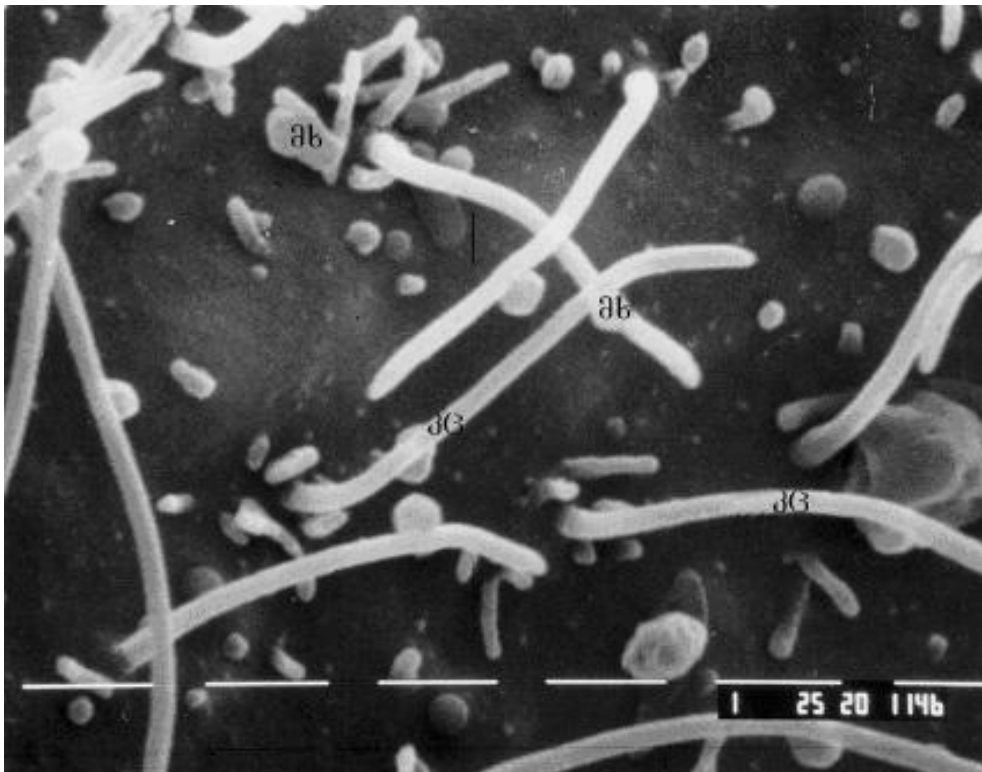


ბ

სურ. 10. ა - მიელინისებური ხეულა (ნაჩვენებია ისრით) და მკვრივი სხეულაკები (მს) *Helix lucorum*-ის სტატოცისტის მგრძნობიარე უჯრედის ციტოპლაზმაში. ბ - ხეულას ცენტრში განლაგებული სხვადასხვა სიმკვრივის მარცვლოვანი, ვეზიკულური და წვეთისებური წარმონაქმნები. ტრანსმისიული ელექტრონული მიკროსკოპი.

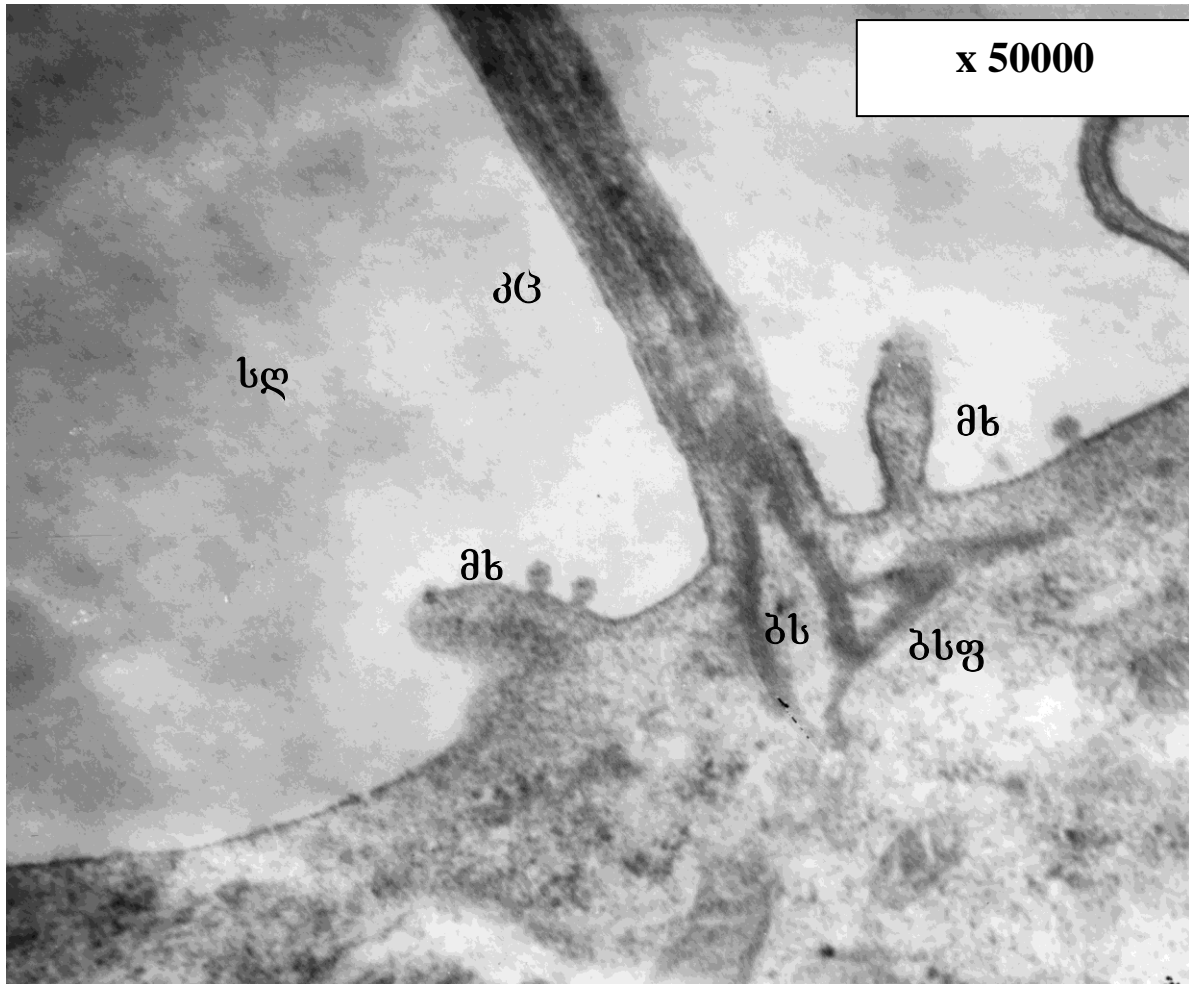


ა



ბ

სურ. 11. ა – კონცენტრულად განლაგებული კინოცილიები *Helix lucorum*-ის სტატოცისტის მგრძობიარე უჯრედის აპიკალურ ზედაპირზე. ბ – მიკროხაოებით (მხ) გარშემოსხვეული კინოცილიები (კვ).
 მასკანირებული ელექტრონული მიკროსკოპი. მასშტაბი ა – 25 მკმ. ბ – 10 მკმ.



სურ. 12. *Helix lucorum*-ის სტატოციტის მგრძობიარე უჯრედის აპიკალური ზედაპირის ფრაგმენტი.
 სდ- სტატოციტის ღრუ; კც- კინოცილია; მხ-მიკროხაო; ბს- ბაზალური სხეული; ბსფ- ბაზალური სხეულის ფეხი.
 ტრანსმისიული ელექტრონული მიკროსკოპი.

3.1.3. მგრძნობიარე უჯრედების ტოპოგრაფია და მორფოლოგიური მახასიათებლები

სტატოცისტის რეკონსტრუქციამ ფრონტალური სერიული ანათლების დახმარებით როგორც ზრდასრულ, ისე ახალგაზრდა ცხოველებში (13 გრამიანი და 2 გრამიანი), საშუალება მოგვცა დაგვედგინა 13 მგრძნობიარე უჯრედის არსებობა მის შიდა ზედაპირზე. თითოეული უჯრედის წარმოსადგენად ისინი დანომრილია სტატოცისტის ფრონტალურ ანათლებზე მათი გამოჩენის შესაბამისად. სტატოცისტის ცამეტი მგრძნობიარე უჯრედის განლაგების სქემა და მათი მორფომეტრული მახვენებლები შესაბამისად ნაჩვენებია სურათზე და ცხრილში (სურ. 13. ცხრილი 2)

სტატოცისტის წინა მხარეს, უშუალოდ პოლუსის არეში, განლაგებულია ერთი უჯრედი. ამ უჯრედის აპიკალური ზედაპირის კიდე ძლიერ შეჭრილია და იქმნება საკმაოდ გრძელი, პერიფერიისკენ თანდათანობით შეთხელებული მრავალი ციტოპლაზმური გამონაზარდი, რის გამო უჯრედს ვარსკვლავისებური ფორმა გააჩნია. 13 გრამიან ცხოველებში ამ უჯრედის სიგრძე საშუალოდ აღწევს 77 მკმ-ს, სიგანე - 55 მკმ-ს, 2 გრამიან ცხოველებში კი 75, 51 მკმ-ს შესაბამისად. სიმაღლე ორივე შემთხვევაში შეადგენს 10 მკმ-ს. ვარსკვლავისებური უჯრედის სიგრძის დაახლოებით 2/3 ნაწილი (საშუალოდ 47 მკმ) ციტოპლაზმური მორჩების ჩათვლით სტატოცისტის ლატერალურ ზედაპირზეა განლაგებული. ხოლო დანარჩენი 1/3 (საშუალოდ 30 მკმ) კი მის მედიალურ ზედაპირზე. მაშინ, როდესაც სიგანეში უჯრედის 2/3 (საშუალოდ 38 მკმ) სტატოცისტის დორსალურ ზედაპირზეა განლაგებული, დანარჩენი 1/3 (საშუალოდ 17 მკმ) კი სტატოცისტის ვენტრალურ ზედაპირზე. ციტოპლაზმური გამონაზარდების სიგრძე 15–25 მკმ-ია. ასე, რომ ამ უჯრედის ცენტრალური ნაწილის სიგრძე და სიგანე შეადგენს შესაბამისად 52 და 39 მკმ-ს. უჯრედის ბირთვი მრგვალი ფორმისაა და განლაგებულია სტატოცისტის დორსალურ ზედაპირზე. ბირთვი შეიცავს ექსცენტრულად განლაგებულ სამ ბირთვაკს. ციტოპლაზმაში დიფუზურად განაწილებულია 2-3 მკმ დიამეტრის მქონე ვაკუოლები. ზოგჯერ მის პერიფერიებში აღინიშნება 2-7 მკმ დიამეტრის მქონე ვაკუოლებიც. ჩვენი კლასიფიკაციის მიხედვით ეს უჯრედი პირობითად წოდებულია (№1) ე.წ. ვარსკვლავისებურ უჯრედად (სურ. 14. ა). სტატოცისტის დანარჩენი 12 უჯრედი ქმნის სამ სარტყელს მის შიდა ზედაპირზე: წინას, შუა (ეკვატორულს) და უკანას. სტატოცისტის წინა სარტყელში განლაგებულია 4 უჯრედი: ორი უჯრედი სტატოცისტის ვენტრალურ ზედაპირზე და ორი მის დორსალურ ზედაპირზე. ვენტრალური ზედაპირის ლატერალური უბანი დაკავებული აქვს №2 უჯრედს, ხოლო მის გვერდით მედიალური უბანი – №3 უჯრედს. 13 გრამიან ცხოველებში მეორე უჯრედის სიგრძე საშუალოდ შეადგენს 81, სიგანე 66 და სიმაღლე – 10 მკმ-ს, მესამე უჯრედის კი 99, 73,2 და 10 მკმ-ს შესაბამისად. 2 გრამიან ცხოველებში მეორე უჯრედის სიგრძეა 81 მკმ, სიგანე 63 და სიმაღლე 10 მკმ. მესამე უჯრედისათვის ეს მახვენებლები შეადგენს 91, 73,3 და 10 მკმ-ს შესაბამისად. მეორე და მესამე უჯრედის ციტოპლაზმა შეიცავს 2-7 მკმ დიამეტრის ვაკუოლებს, რომლებიც არათანაბრად არიან განაწილებული: ციტოპლაზმის ვაკუოლიანი ადგილები ენაცვლებიან ვაკუოლებით ღარიბ ადგილებს. მესამე უჯრედის გვერდით, სტატოცისტის დორსალური ზედაპირის მედიალური უბანი უკავია №4 უჯრედს, ხოლო მის გაგრძელებას წარმოადგენს ლატერალური – №5 უჯრედი (სურ. 14. ბ, გ). 13 გრამიან ცხოველებში მეოთხე უჯრედის სიგრძეა 78 მკმ, სიგანე 66 და სიმაღლე 8 მკმ. მეხუთე უჯრედის კი შესაბამისად 79, 66 და 8 მკმ; 2 გრამიან ცხოველებში მეოთხე უჯრედის

სიგრძეა 76, სიგანე 63, და სიმაღლე 8 მკმ, მეხუთე უჯრედის კი 78, 66, და 8 მკმ შესაბამისად. მეოთხე და მეხუთე უჯრედების ციტოპლაზმაში ვაკუოლების განლაგების თავისებურება იგივეა რაც ვენტრალურ უჯრედებში, იმ განსხვავებით, რომ მათში გარდა პატარა ზომის ვაკუოლებისა აღინიშნება აგრეთვე ვაკუოლები დიდი დიამეტრით 8-15 მკმ. ამ სარტყლის ოთხივე უჯრედს გააჩნია ოვალური ბირთვები 2-2 ბირთვაკით. რომლებიც განლაგებულია ექსცენტრულად.

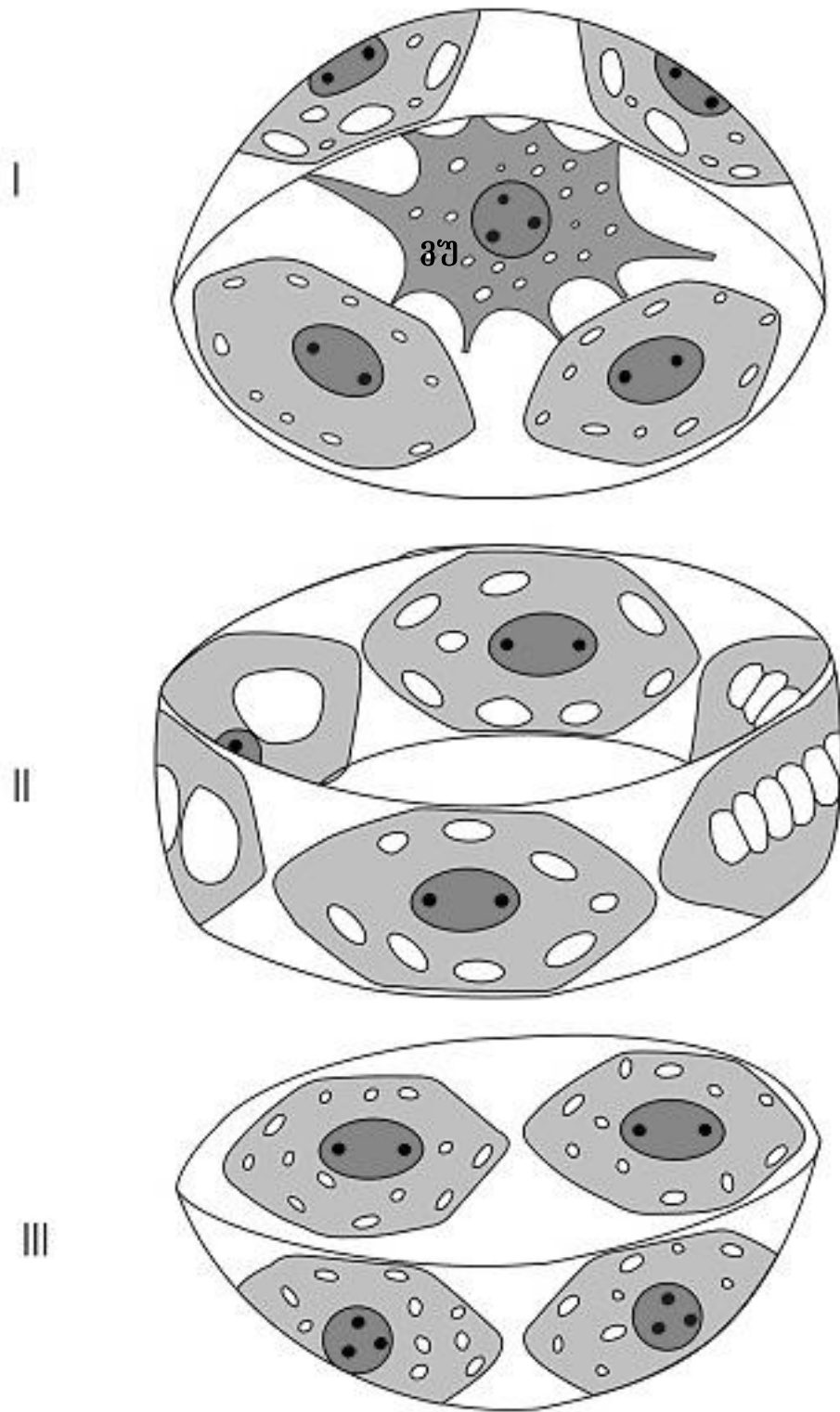
სტატოციტის ეკვატორულ სარტყელში განლაგებულია ასევე ოთხი უჯრედი. ერთი მათგანი მის ვენტრალურ ზედაპირზე (№6), ერთიც დორსალურზე (№9). ამ უჯრედებს შორის ლატერალური უბანი უკავია №8 და მედიალური №7 უჯრედებს. მეექვსე უჯრედი სტატოციტის ყველაზე დიდი ზომის მგრძობიარე უჯრედი. 13 გრამიან ცხოველებში მისი სიგრძე შეადგენს 112, სიგანე 94.5 და სიმაღლე 10 მკმ-ს. მეცხრე უჯრედი, ისევე როგორც მეექვსე, სტატოციტის დიდი ზომის უჯრედი. 13 გრამიან ცხოველებში მისი სიგრძე 108, სიგანე 87 და სიმაღლე 10 მკმ-ია; 2 გრამიან ცხოველებში მეექვსე უჯრედის სიგრძეა 103, სიგანე 85 და სიმაღლე 9 მკმ. მეცხრე უჯრედისათვის ეს მაჩვენებლები შეადგენს 101, 84 და 9 მკმ-ს შესაბამისად. აღსანიშნავია, რომ ეკვატორის უჯრედები ერთმანეთის მიმართ გადანაცვლებულნი აღმოჩნდნენ: მეექვსე უჯრედის სიგრძის უფრო პატარა ნაწილი (36 მკმ) მდებარეობს სტატოციტის ლატერალურ მხარეს, დიდი ნაწილი კი (76 მკმ) მედიალურ მხარეს; მაშინ როდესაც მეცხრე უჯრედის სიგრძის დიდი ნაწილი (64 მკმ) განლაგებულია სტატოციტის ლატერალურ მხარეს, ხოლო პატარა ნაწილი (44 მკმ) - მედიალურ მხარეს. ისე, რომ ეს უჯრედები ერთმანეთის მიმართ სარკისებურად არიან განლაგებული. ეკვატორის სარტყლის დანარჩენი ორი უჯრედიდან (მეშვიდე და მერვე) 13 გრამიან ცხოველებში მეშვიდე უჯრედის სიგრძე შეადგენს 98, სიგანე 81 და სიმაღლე 10 მკმ-ს; მერვე უჯრედისთვისაც ეს მაჩვენებლები იგივეა. 2 გრამიან ცხოველებში მეშვიდე უჯრედის სიგრძე 90 მკმ-ია, სიგანე 75 და სიმაღლე 9 მკმ; მერვე უჯრედისათვის ეს მაჩვენებლები იგივეა. მერვე და მეშვიდე უჯრედები მეექვსე და მეცხრე უჯრედების მსგავსად ერთმანეთის მიმართ გადანაცვლებულნი აღმოჩნდნენ: მერვე უჯრედის სიგრძის უფრო პატარა ნაწილი (45 მკმ) სტატოციტის დორსალურ ზედაპირზეა განლაგებული, ხოლო დანარჩენი 53 მკმ გადადის მის ვენტრალურ ზედაპირზე. მაშინ როდესაც, მეშვიდე უჯრედის სიგრძის მეტი ნაწილი (55 მკმ) სტატოციტის ვენტრალურ ზედაპირზეა განლაგებული, ხოლო დანარჩენი 44 მკმ გადადის სტატოციტის დორსალურ ზედაპირზე. ისე, რომ ეს უჯრედებიც სარკისებურად არიან ერთმანეთის მიმართ განლაგებულნი. ვენტრალური და დორსალური უჯრედების ციტოპლაზმა შეიცავს არათანაბრად განაწილებულ ვაკუოლებს დიდი დიამეტრით 8-15 მკმ. მათ შორის ლატერალურ უჯრედში ამავე ზომის ვაკუოლები უჯრედის თითქმის მთელ სიგრძეზე, ერთმანეთის მიყოლებით ძეწკვისებურად არიან განლაგებული, სიგრძით 62-64 მკმ-დე. მედიალური უჯრედისათვის დამახასიათებელია გაცილებით უფრო დიდი დიამეტრის (16-35 მკმ) მქონე ორი ან სამი ვაკუოლის არსებობა. რიგ შემთხვევაში ისინი შერწყმულია ერთ (64 მკმ-დე დიამეტრის) გიგანტურ ვაკუოლად (სურ. 15. ა, ბ) აქვე უნდა აღინიშნოს, რომ ბოლო ორი უჯრედის ვაკუოლების ზომები საკმაოდ ცვალებადია სხვადასხვა ინდივიდების სტატოციტებში (10-20 მკმ-ს ფარგლებში), თუმცა მათი განლაგების ზემოთ აღწერილი თავისებურება ყველა შემთხვევაში შენარჩუნებულია. უნდა აღინიშნოს, რომ ეკვატორის სარტყლის უჯრედების ციტოპლაზმა მცირე ზომის ვაკუოლებს თითქმის არ შეიცავს. ოთხივე უჯრედის ვაკუოლები ზოგჯერ შეიცავს 1-1.5 მკმ-დე დიამეტრის ოპტიკურად მკვრივ, მრგვალ სტრუქტურებს, რომლებიც ძირითადად ვაკუოლების

პერიფერიებზე არიან განლაგებული. სტატოცისტის ეკვატორული ზონის ოთხივე უჯრედის ბირთვები ოვალური ფორმისაა ორ-ორი ექსცენტრულად განლაგებული ბირთვაკებით.

სტატოცისტის უკანა სარტყელში ასევე განლაგებულია 4 მგრძობიარე უჯრედი. წინა სარტყელის მსგავსად: ორი მის ვენტრალურ ზედაპირზე და ორი დორსალურ ზედაპირზე. ვენტრალური ზედაპირის მედიალური უბანი უკავია №11 უჯრედს, ხოლო მის გვერდით ლატერალური – №10 უჯრედს. 13 გრამიან ცხოველებში მეთე უჯრედის სიგრძე შეადგენს 80, სიგანე 67 და სიმაღლე 10 მკმ-ს, მეთერთმეტე უჯრედის კი 79, 66 და 10 მკმ-ს შესაბამისად. 2 გრამიან ცხოველებში მეთე უჯრედისათვის ეს მაჩვენებლები შეადგენს 78, 66 და 10 მკმ-ს, მეთერთმეტე უჯრედისათვის - 73, 60 და 10 მკმ-ს შესაბამისად. ამ უჯრედების ციტოპლაზმა შეიცავს მრავალ 2-7 მკმ დიამეტრის დიფუზურად განლაგებულ ვაკუოლებს. ზოგიერთ შემთხვევაში მე-10 უჯრედის ციტოპლაზმაში გვხვდება ერთეული 8-15 მკმ დიამეტრის მქონე ვაკუოლებიც. სტატოცისტის უკანა სარტყელის დორსალური ზედაპირის მედიალური უბანი უკავია №12 უჯრედს, ხოლო ამ უკანასკნელის გვერდით ლატერალური უბანი – №13 უჯრედს. 13 გრამიან ცხოველებში მეთორმეტე უჯრედის სიგრძე შეადგენს 75, სიგანე- 60 და სიმაღლე- 10 მკმ-ს, მეცამეტე უჯრედისათვის ეს მაჩვენებლები 76, 60 და 10 მკმ-ია შესაბამისად. 2 გრამიან ცხოველებში მეთორმეტე უჯრედის სიგრძეა 71, სიგანე 63 და სიმაღლე 10 მკმ. მეცამეტე უჯრედისათვის ეს მაჩვენებლები იგივეა. ორივე უჯრედის ციტოპლაზმა მსგავსად ვენტრალური უჯრედებისა შეიცავს მრავალ 2-7 მკმ დიამეტრის დიფუზურად განაწილებულ ვაკუოლებს. უნდა აღინიშნოს, რომ ვენტრალური №10 და №11 უჯრედების ბირთვები ოვალურია და შეიცავს ორ-ორ ექსცენტრულად განლაგებულ ბირთვას. ხოლო დორსალური №12 და №13 უჯრედების ბირთვები მრგვალი ფორმისაა და შეიცავს 3 – 3, ასევე ექსცენტრულად განლაგებულ ბირთვას. სტატოცისტის უკანა პოლუსის გარშემო, განსხვავებით წინა პოლუსისაგან, არ მდებარეობს მგრძობიარე უჯრედი. აქ თანხვდებიან უკანა სარტყელის ოთხივე უჯრედების პერიფერიული ნაწილები და მათი ამომფენი საყრდენი უჯრედის ნაწილები.

სტატოცისტის ყველა მგრძობიარე უჯრედი თავიანთი სიგრძივი ღერძით ორიენტირებულია სხეულის ფრონტალური სიბრტყის პარალელურად ან მცირე კუთხით მისადმი. ამავე დროს სტატოცისტის ერთი სარტყელის უჯრედები აგურისებურად არიან განლაგებული დანარჩენ ორ სარტყელში განლაგებული სხვა უჯრედების მიმართ.

სტატოცისტში თითოეული მგრძობიარე უჯრედისათვის დადგენილი ადგილმდებარეობის და მათი მორფომეტრული პარამეტრების მონაცემების გამოყენებით აგებულია სტატოცისტის კომპიუტერული მოდელი. სტატოცისტის სფეროსებური ფორმიდან გამომდინარე მასში უჯრედის სიგრძის და სიგანის განთავსების მიზნით შიდა ზედაპირი პირობითად დაყვავით მერიდიანებად და პარალელებად (სტატოცისტის შიდა კედლის დიამეტრი შეადგენდა 165 მკმ-ს). ყოველი უჯრედის სიგრძისა და სიგანის განლაგება შესაბამისად სფეროს მერიდიანებსა და პარალელებს შორის გრადუსებში მოცემულია ცხრილში (ცხრილი 3) და სურათებზე (სურ. 16, I, II, III, IV).



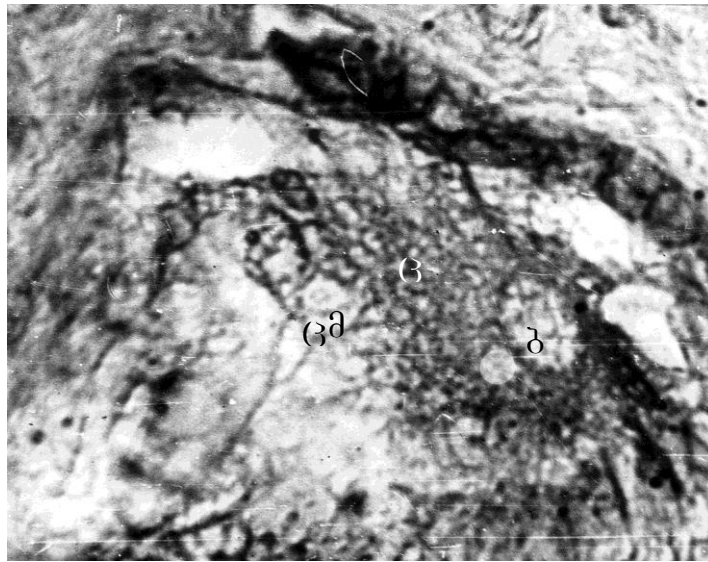
სურ. 13. *Helix Lucorum*-ის მარჯვენა სტატოცისტის მგრძობიარე უჯრედების სქემატური გამოსახულება, შიდა ხედი. I სტატოცისტის წინა სარტყელი, II- შუა ანუ ეკვატორული სარტყელი, III- უკანა სარტყელი. ვუ – ვარსკვლავისებური უჯრედი. მუქი სტრუქტურები უჯრედში ბირთვები ბირთვაკებით, ნათელი – ვაკუოლები.

ცხრილი 2

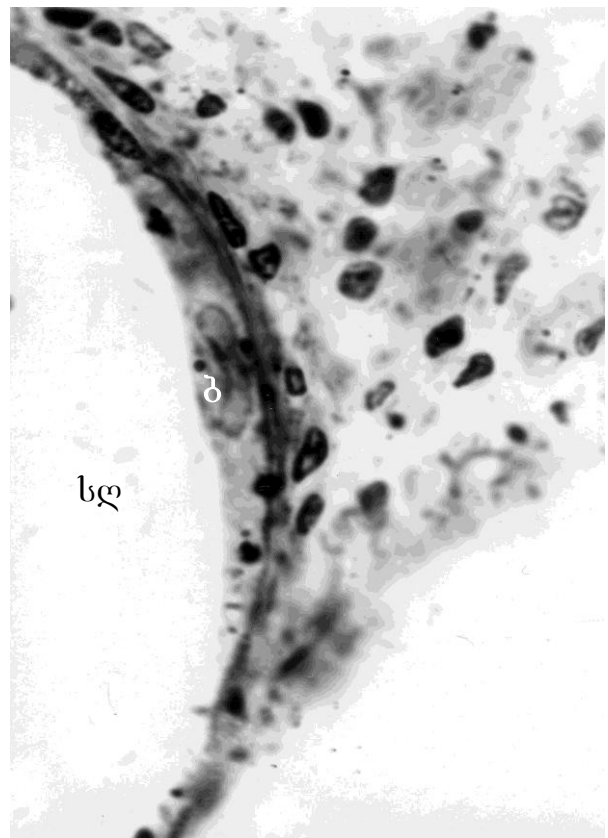
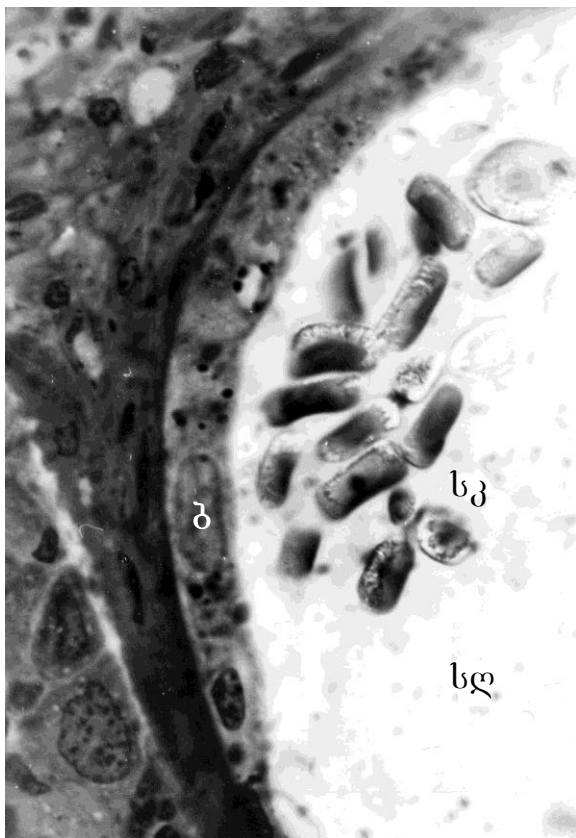
მგრძობიარე უჯრედების ტოპოგრაფია და მორფომეტრული პარამეტრები ($M \pm m$) ზრდასრული (ზედა ნიშნები) და ახალგაზრდა (ქვედა ნიშნები) *H. lucorum*-ის სტატოცისტის შიდა ზედაპირზე

სტატოცი- სტის უბანი	№№ უჯრედ.	უჯრედის განლაგება	უჯრედის ზომები, მკმ		
			სიგრძე	სიგანე	სიმაღლე
წინა პოლუსი	1	პოლუსის გარშემო, დორსო-ვენტრალური	77.0 ± 0.7	55.2 ± 1.6	10.0 ± 0.1
			74.0 ± 0.7	51.0 ± 0.7	10.0 ± 0.1
წინა სარტყელი	2	ვენტრო-ლატერალური	81.0 ± 1.6	66.0 ± 1.20	8.5 ± 0.3
			81.0 ± 1.0	63.0 ± 1.20	8.0 ± 0.2
	3	ვენტრო-მედიალური	99.0 ± 1.1	70,8 ± 2.0	10.4 ± 0.4
			91.0 ± 1.1	73.0 ± 1.4	10.0 ± ±0.3
	4	დორსო-მედიალური	78.0 ± 0.7	66.6 ± 1.6	8.0 ± 0.2
76.0 ± 0.5			63.0 ± 0.4	8.0 ± 0.2	
5	დორსო-ლატერალური	79.0 ± 0.5	66.2 ± 1.6	8.0 ± 0.	
შუა (ეკვატორუ- ლი) სარტყელი	6	ვენტრალური	112.0 ± 1.1	94.5 ± 2.2	10.0 ± 0.3
			101.0 ± 1.2	85.0 ± 1.0	9.0 ± 0.
	7	დორსო ვენტრალური მედიალურ მხარეს	98.0 ± 0,8	80,9 ± 2,2	10,3 ± 0,4
			90,0 ± 0,7	75,0 ± 0,8	9,0 ± 0,2
8	დორსო ვენტრალური ლატერალურ მხარეს	98,0 ± 0.8	80.9 ± 1.6	10.2 ± 0.4	
		90.0 ± 0.7	75.0 ± 0.8	9.0 ± 0.2	
9	დორსალური	108.0 ± 1.4	87.5 ± 2.2	9.0 ± 0.25	
უკანა სარტყელი	10	ვენტრო ლატერალური	80.0 ± 0.9	67.1 ± 2.0	10.0 ± 0.1
			78.0 ± 1.0	66.0 ± 0.5	10.0 ± 0.3
	11	ვენტრო მედიალური	79.0 ± 0.8	66.0 ± 1.0	10.0 ± 0.1
			73.0 ± 1.0	60.0 ± 0.8	10.0 ± 0.3
12	დორსო მედიალური	75.0 ± 0.6	59,9 ± 1,6	10.0 ± 0.	
		71.0 ± 0.3	63.0 ± 0.5	10.0 ± 0.3	
13	დორსო ლატერალური	76.0 ± 1.3	59.9 ± 1.6	10.0 ± 0.2	
		71.0 ± 0.6	63.0 ± 0.5	10.0 ± 0.1	

შენიშვნა: M – საშუალო არითმეტიკული, m – სტარდატული შეცდომა



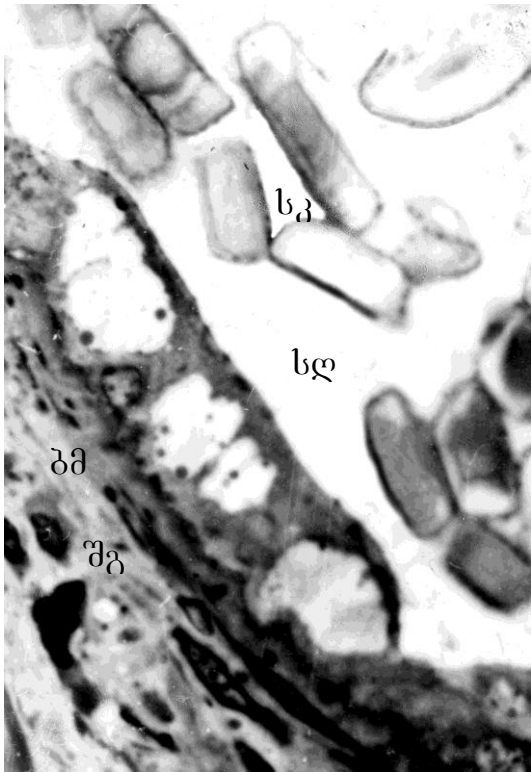
ა



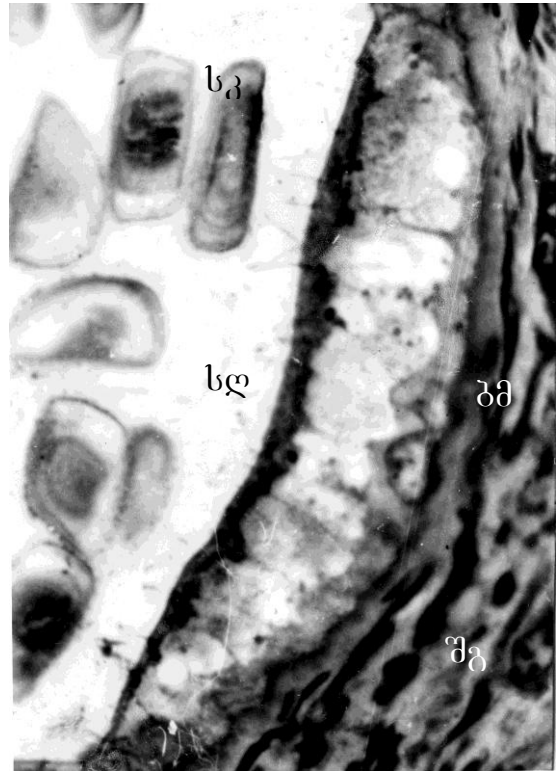
ბ

გ

სურ. 14. *Helix lukorum*-ის სტატოცისტის მგრძნობიარე უჯრედები.
 ა - ვარსკვლავისებური უჯრედი; ბ და გ - სტატოცისტის წინა სარტყელში განლაგებული №4 და №5 უჯრედები. სდ- სტატოცისტის დრუ, სკ - სტატოკონიები, ც - ციტოპლაზმა, ცმ - ციტოპლაზმური მორჩები, ბ - ბირთვი.
 ა - პარაფინიანი ანათალი, შეღებვა კრეზილვოლექით. ოკ. 7., ობ. 90. ბ, გ - ნახევართხელი ანათლები, შეღებვა ტოლუიდილის ლურჯით. ოკ. 7., ობ. 40.



ა



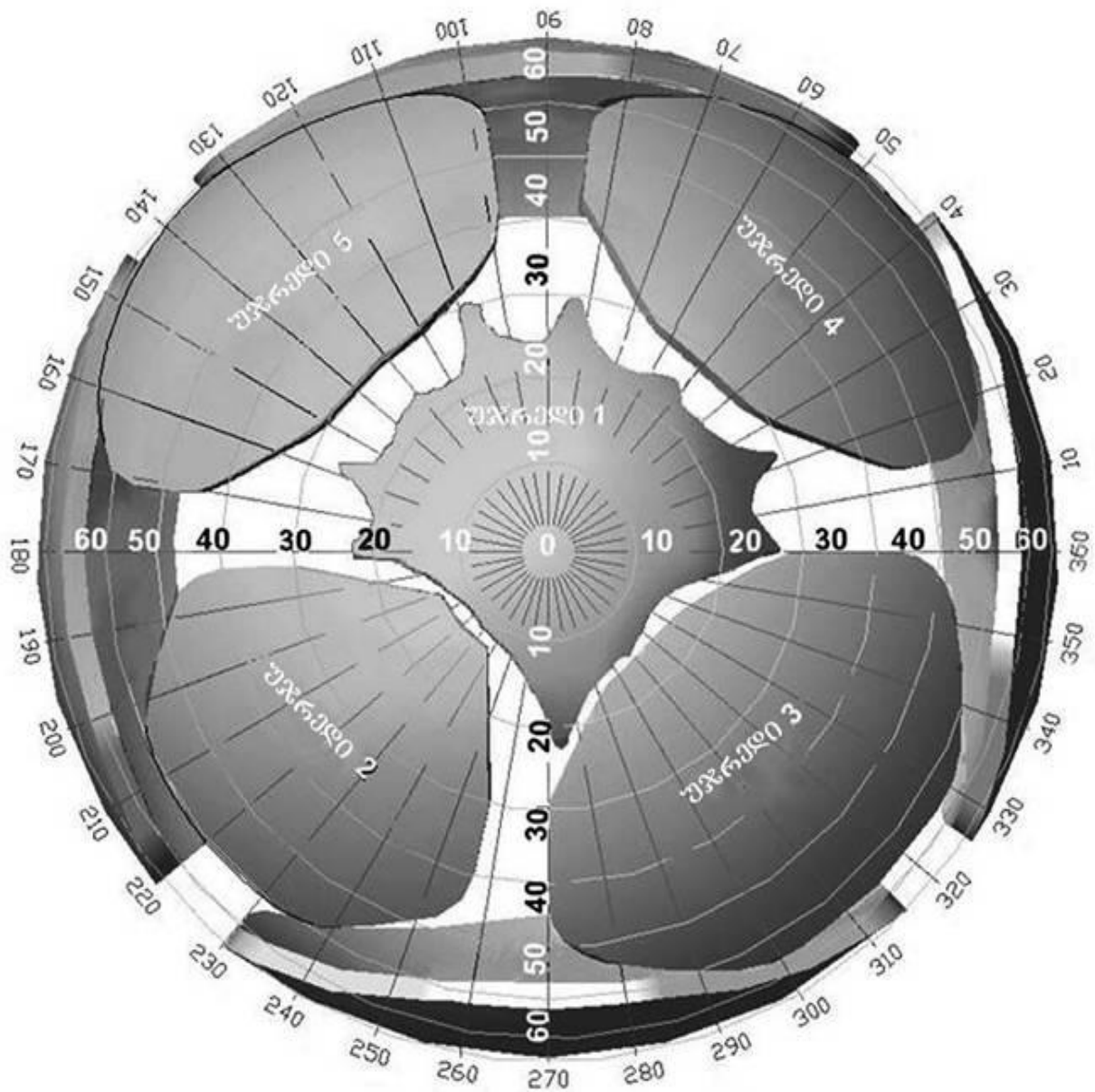
ბ

სურ. 15. *Helix lukorum*-ის სტატოცისტის მგრძობიარე უჯრედები.

ა – ეკვატორულ სარტყელში განლაგებული უჯრედი №7 სამი დიდი ვაკუოლით,
 ბ – უჯრედი №8 ძეწკვისებურად განლაგებული ვაკუოლებით. სდ –
 სტატოცისტის ღრუ, სკ – სტატოკონიები, შგ – შემაერთებელქსოვილოვანი გარსი.
 ბმ – ბაზალური მემბრანა. ნახევართხელი ანათლები, შეღებვა ტოლუიდინის
 ლურჯით. ოკ. 7., ობ. 90.

მგრძნობიარე უჯრედების განლაგება *Helix lucorum*-ის
სტატოციტის შიდა ზედაპირზე

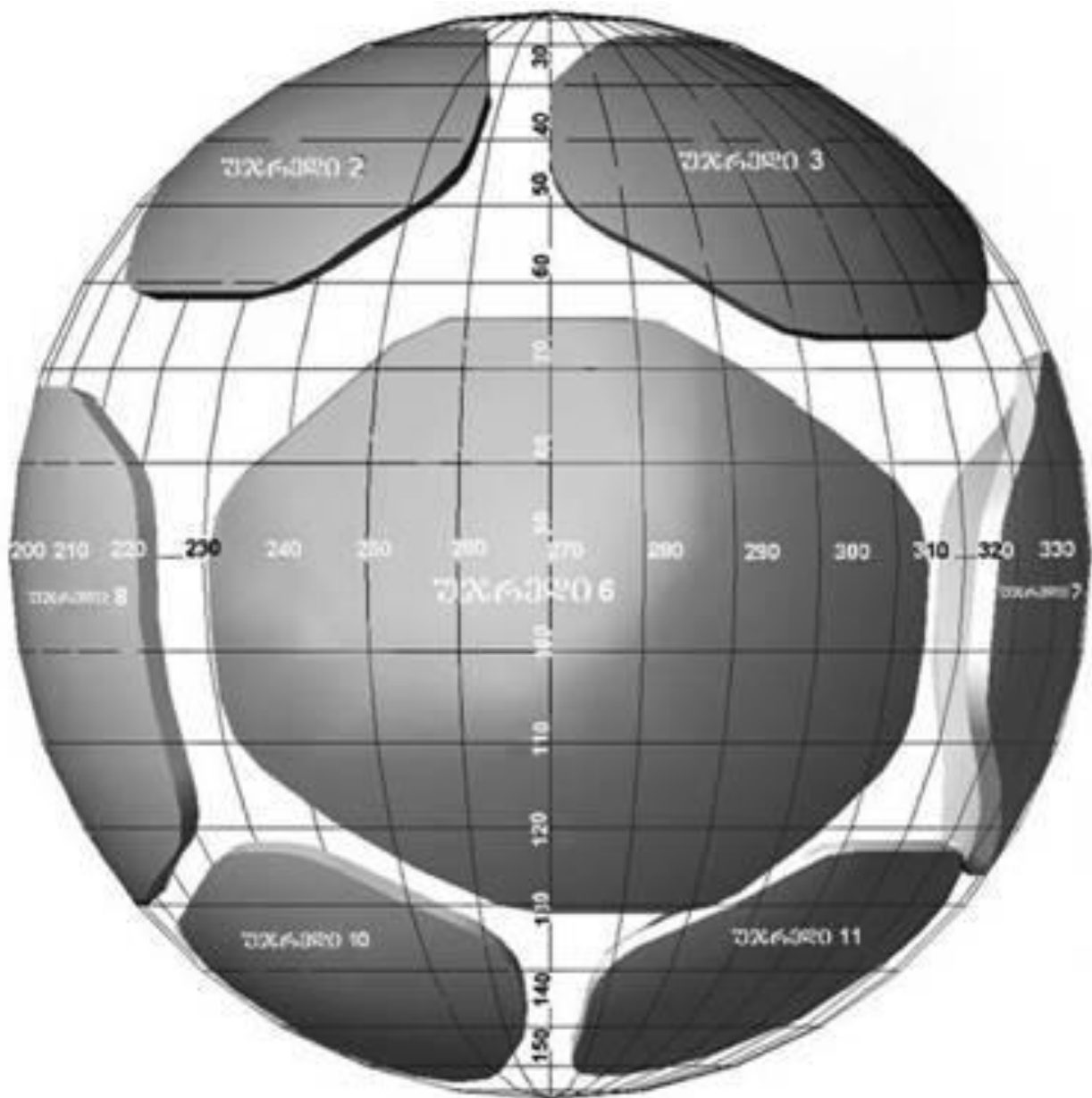
უჯრედის № №	უჯრედების სიგრძის განლაგება მერიდიანებს შორის გრადუსებში	უჯრედების სიგანის განლაგება პარალელებს შორის გრადუსებში
1	0°-45° 0°-30°	0°-27° 0°-12°
2	183°-257°	13°-61°
3	270°-350°	16°-66°
4	13°-84°	29°-76°
5	98°-170°	30°-77°
6	231°-315°	64°-131°
7	326°-360°	68°-126°
8	145°-220°	72°-130°
9	52°-134°	75°-137°
10	190°-265°	123°-166°
11	280°-358°	125°-17°
12	14°-87°	128°-171°
13	101°-171°	131°-178°



I

სურ. 16. *H. lucorum*-ის სტატოცისტის მგრძობიარე უჯრედების ტოპოგრაფია. I – სტატოცისტის ზედხედი. (როსტრალური ზედაპირი)

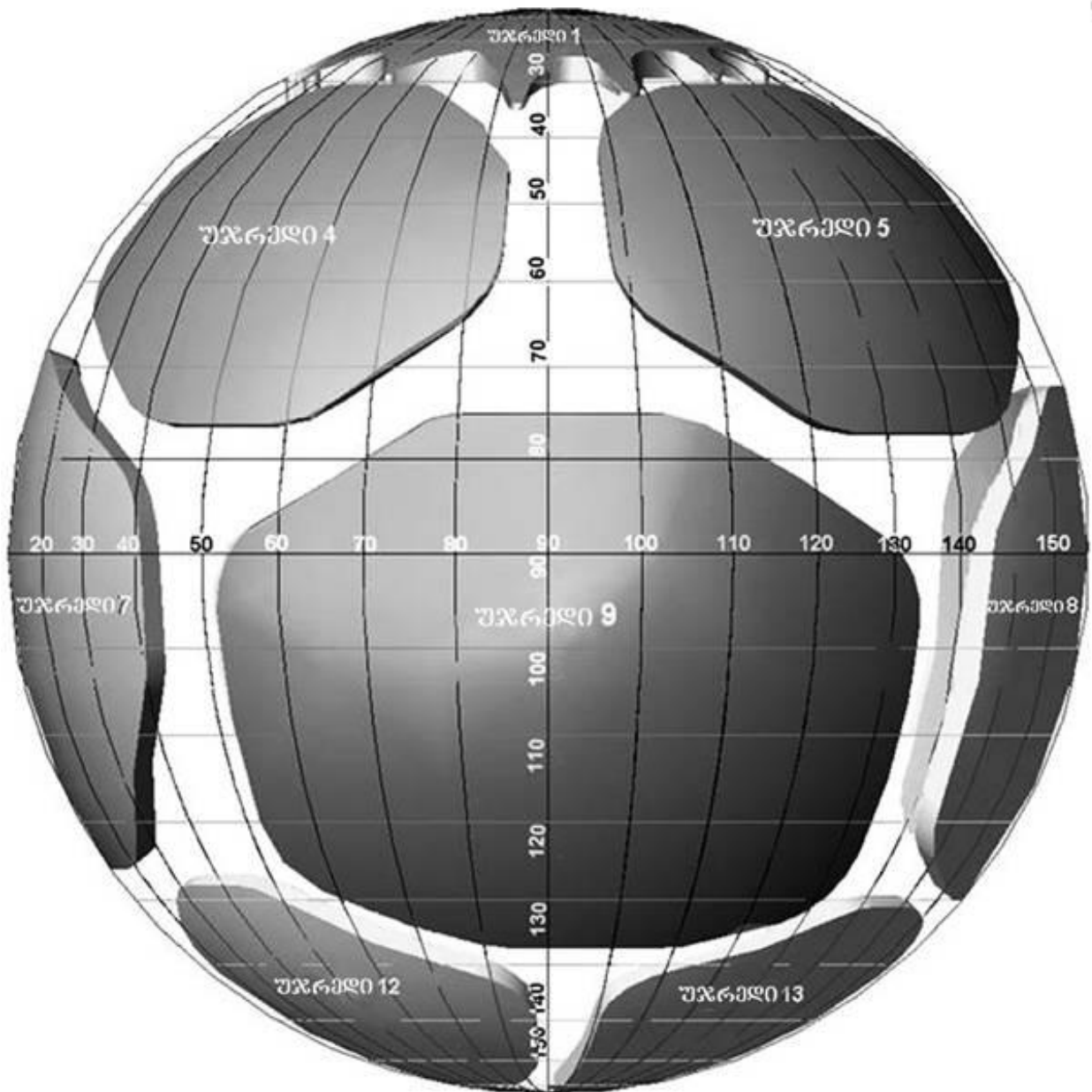
შენიშვნა: ათვლის ნულოვანი წერტილი შეესაბამება ნულოვანი მერიდიანის და ნულოვანი პარალელის გადაკვეთას. ნულოვან მერიდიანად პირობითად მიღებულია გამყოფი ხაზის მონაკვეთი, რომელიც სტატოცისტს ყოფს დორსალურ და ვენტრალურ ნახევრებად. ნულოვან პარალელად მიღებულია წერტილი, რომელიც შეესაბამება წინა პოლუსს. მგრძობიარე უჯრედების განლაგება სიგრძეში განისაზღვრება ნულოვანი მერიდიანიდან 0°-დან 360°-მდე, სიგანეში- ნულოვანი პარალელიდან 0°-დან 180°-მდე.



II

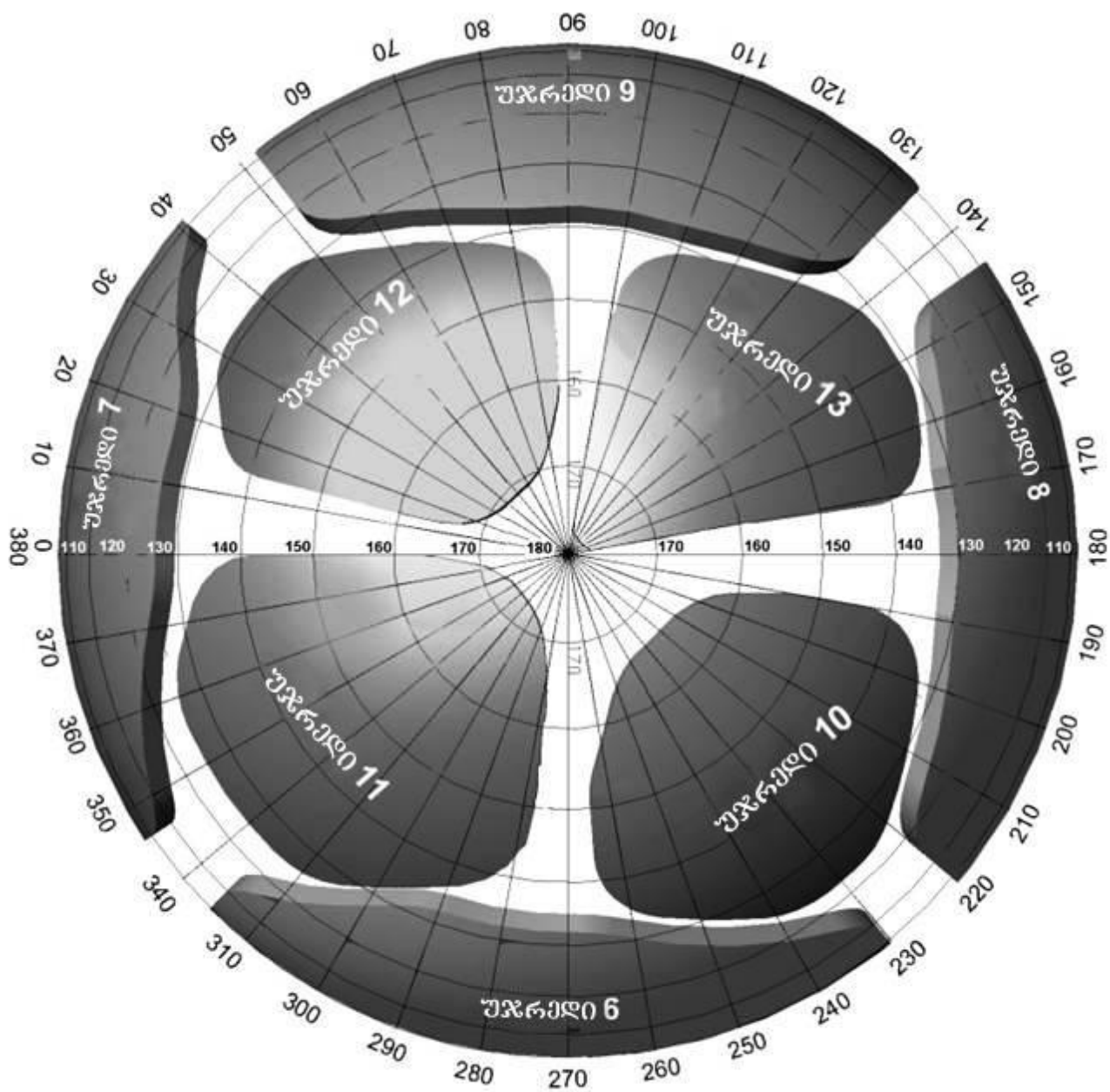
მე- 16 სურათის გაგრძელება.

II – სტატოცისტის ვენტრალური ზედაპირი.



III

მე- 16 სურათის გაგრძელება.
 III – სტატოცისტის დორსალური ზედაპირი.



IV

მე- 16 სურათის გაგრძელება.
 IV – სტატოცისტის უკანა ხედი (კაუდალური ზედაპირი).

საყრდენი უჯრედები

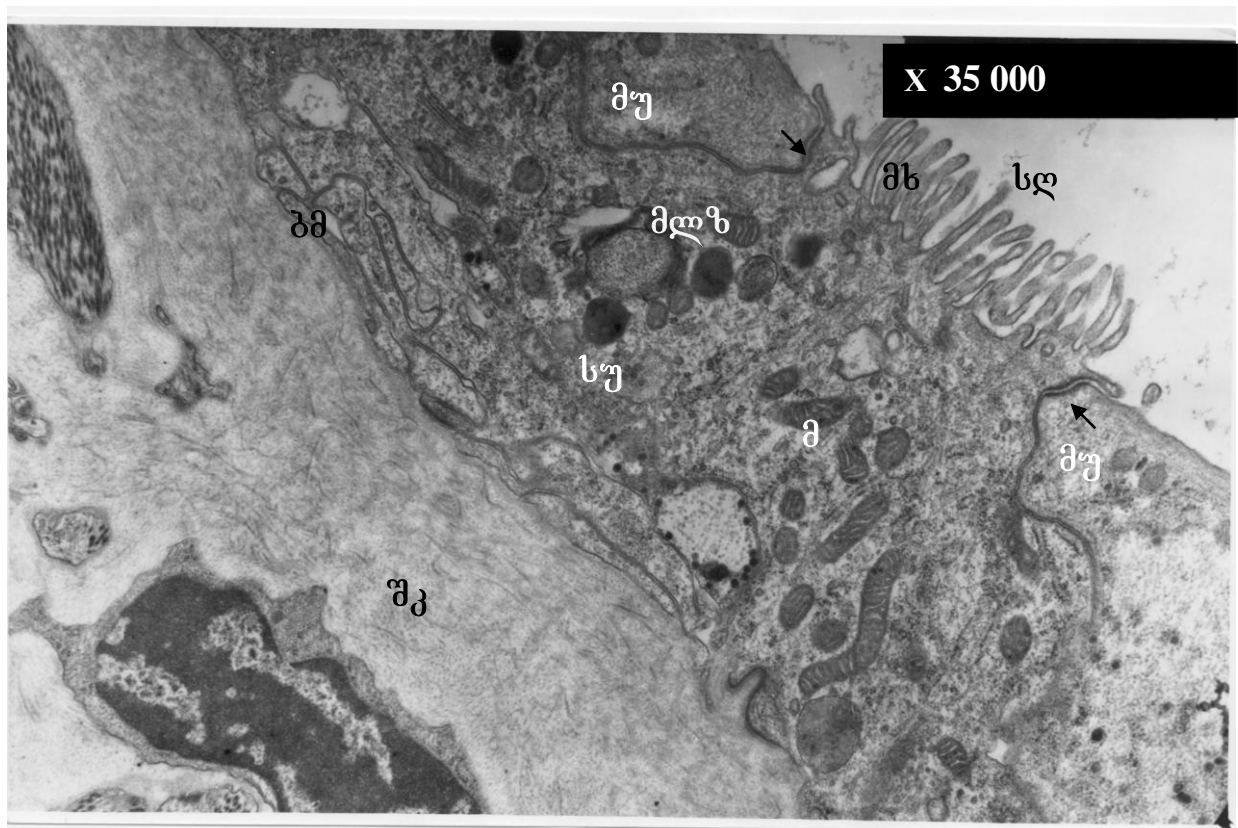
მგრძობიარე უჯრედებისაგან თავისუფალი სტატოციტის შიდა ზედაპირი მთლიანად შევსებულია საყრდენი უჯრედებით. ყოველი მგრძობიარე უჯრედის ირგვლივ განლაგებულია არანაკლებ 6 საყრდენი უჯრედი. ისინი ერთი მხრივ წარმოადგენენ მგრძობიარე უჯრედების საყრდენს, რადგან განლაგებული არიან მგრძობიარე უჯრედებსა და სტატოციტის ბაზალურ მემბრანას შორის, მეორე მხრივ ჩადგმულია მგრძობიარე უჯრედებს შორის (1- იდან 3- მდე), რის გამო უკანასკნელები ერთმანეთთან უშუალო კონტაქტს ვერ ამყარებენ (სურ. 17). საყრდენი უჯრედების ციტოპლაზმა 5 - 7 მიკრონიან ანათლებზე ძნელად შესამჩნევია. ნახევრად თხელ ანათლებზე კი შეინიშნება ნათელი ზოლის სახით.

ტრანსმისიულ ელექტრონულმიკროსკოპული კვლევის შედეგებმა გვიჩვენეს, რომ საყრდენი უჯრედის ციტოპლაზმაში უჯრედის ორგანელებიდან ენდოპლაზმური ბადე და გოლჯის აპარატი სუსტად არის განვითარებული. დიდი რაოდენობით შეიცავს შედარებით პატარა ზომის ციტოპლაზმაში თანაბრად განაწილებულ მიტოქონდრიებს, კარგად გამოხატული კრისტებით. აგრეთვე ლიზოსომებს, მსხვილ მეორად ლიზოსომებს, ვაკუოლებს და მკვრივ სხეულაკებს. ციტოპლაზმის მემბრანის საზღვრის ზონაში გვხვდება პინოციტოზური წარმოშობის ბუშტუკები. ციტოპლაზმის ბაზალური ნაწილი ძლიერ გაბრტყელებულია და გააჩნია ვრცელი კონტაქტი ერთი მხრივ სტატოციტის ბაზალურ მემბრანასთან, მეორე მხრივ მგრძობიარე უჯრედებთან. მათ შორის 0.5-1.0 მკმ სიგანის სივრცეა. უჯრედის ბაზალური ზედაპირიდან ზოგჯერ შეინიშნება მორჩების ზრდის ადგილები. ციტოპლაზმის აპიკალური ნაწილი შედის ახლომდებარე მგრძობიარე უჯრედების საზღვრებს შორის და ქმნის თხელ ფენებს-ფაღანებს. საყრდენი უჯრედის ცენტრალურ ნაწილს უკავია სივრცის ის ნაწილი რომელიც იქმნება სამი მეზობელი მგრძობიარე უჯრედის კუთხეებით (სურ. 9). აქედან გამომდის სამი, დაახლოებით 25 მკმ სიგრძის მორჩი, რომლებიც თანდათანობით თხელდება. მათი ბოლოდან 0.15-0.2 მკმ დაშორებით იწყება სხვა ახალი მორჩი, რომელიც სხვა საყრდენ უჯრედს ეკუთვნის. საყრდენი უჯრედის აპიკალური ზედაპირი რამდენადმე გადმოწეულია მგრძობიარე უჯრედების აპიკალურ ზედაპირზე. მგრძობიარე და საყრდენი უჯრედების მოსაზღვრე კიდეები დაკლანილია. მასკანირებელ ელექტრონულ მიკროსკოპში საყრდენი უჯრედის ციტოპლაზმა ადვილად იდენტიფიცირდება მის ზედაპირზე მიკროხაოების სიუხვის გამო (სურ. 9). მიკროხაოები ექტოპლაზმური გამონაზარდებია, რომლებიც მთლიანად დაფარულია პლაზმური მემბრანით. ხშირად მიკროხაოები იტოტებიან და წარმოქმნიან ანასტომოზებს (სურ. 18). მიკროხაოების გაფართოებულ ფუძეზე ვლინდება ბუშტუკების გროვები ან მემბრანული სტრუქტურები. ზოგიერთ ადგილას მიკროხაოების მემბრანული ზედაპირი გახსნილია და მისი შიგთავსი გადმოდის სტატოციტის ღრუში (სურ. 19). მიკროხაოების სიგრძე 0.6 მკმ-ია, დიამეტრი 0.17-0.19 მკმ. მათი რაოდენობა ერთ საყრდენ უჯრედზე შეადგენს რამდენიმე ათასს. საშუალოდ 10 მკმ² ზედაპირზე 5000 მიკროხაო აღინიშნება. საყრდენი უჯრედების კიდეებზე მიკროხაოების ნაცვლად მოთავსებულია ციტოპლაზმის თითისებური გამონაზარდები (სურ. 20).

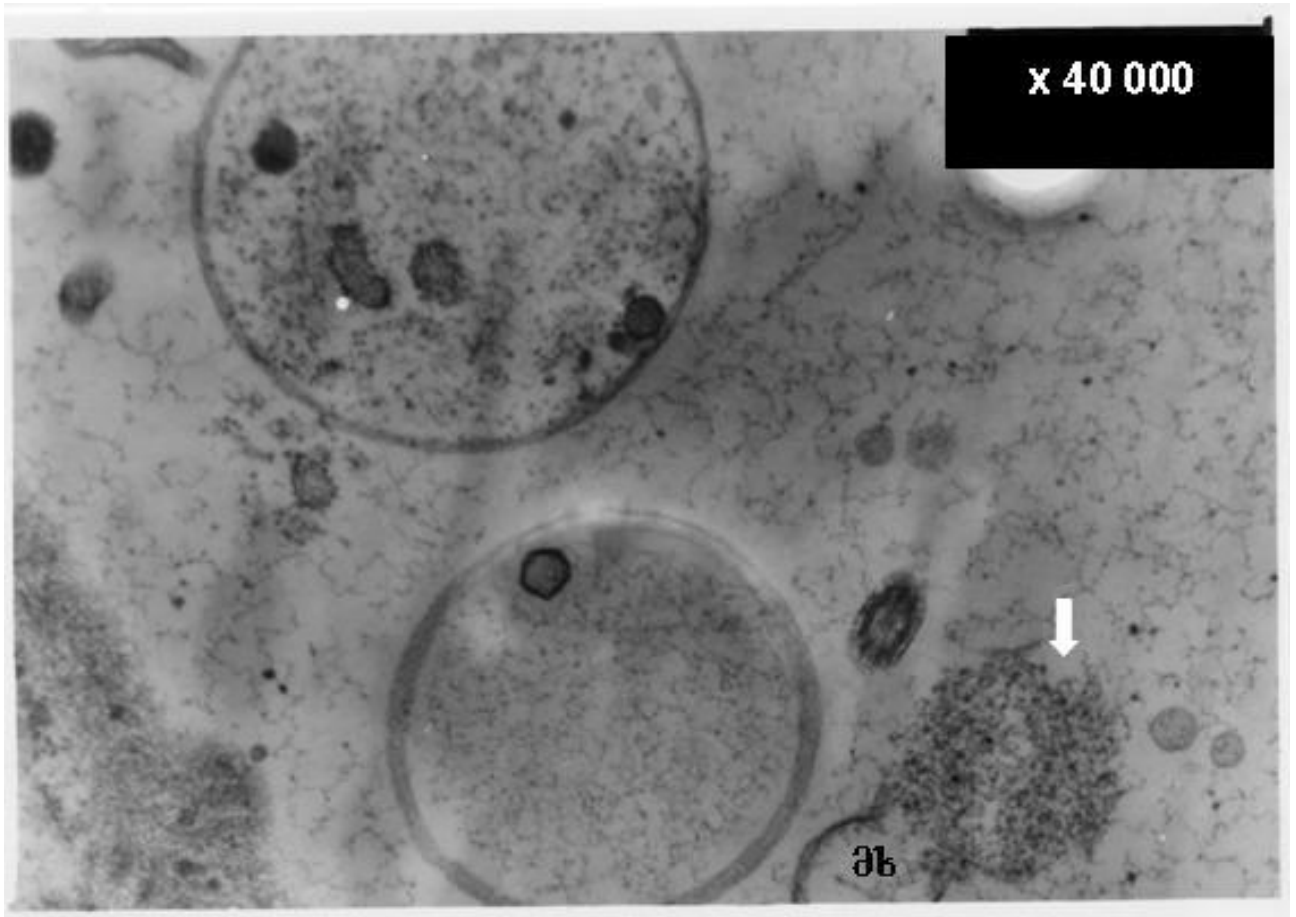
უჯრედის ბირთვი ციტოპლაზმის ბაზალურ ნაწილშია მოთავსებული. იგი ოვალური ან წაგრძელებული ფორმისაა, ხშირად არასწორი კონტურებით. კარიოპლაზმა მდიდარია ქრომატინის მკვრივი ბელტებით, რაც საკმაოდ აძნელებს ბირთვაკის გამოვლინებას (სურ. 17). ბირთვის დიდი და პატარა დიამეტრები შესაბამისად 9.1 - 14.7 მკმ და 4.2 - 7.7 მკმ-ის ფარგლებშია.



სურ. 17. სამი ერთმანეთის მეზობლად განლაგებული საყრდენი უჯრედი *Helix lucorum*-ის სტატოციტის ამომფენ ეპითელიუმში. უჯრედებს შორის საზღვრები ნაჩვენებია ისრებით. სლ – სტატოციტის ღრუ; სუ – საყრდენი უჯრედი; ბ – საყრდენი უჯრედის ბირთვი; ბმ – ბაზალური მემბრანა; შკ – შემაერთებელქსოვილოვანი კაფსულა; ლ – ლაკუნა; მს – მიკროხალები; სტატოციტის ღრუში ჩანს კინოცილების განივი პროფილები. ტრანსმისიული ელექტრონული მიკროსკოპი.



სურ. 18. *Helix lucorum*-ის სტატოცისტის ამომფენი ეპითელიუმის ფრაგმენტი. სდ- სტატოცისტის ღრუ, სუ- საყრდენი უჯრედი, მუ- მგრძობიარე უჯრედი, მს- მიკროხაოები, მ- მიტოქონდრია, ბმ- ბაზალური მემბრანა, შკ - შემაერთებელქსოვილოვანი კაფსულა. მლზ- მეორადი ლიზოსომა. ისრებით ნაჩვენებია საზღვრები საყრდენ და ორ მეზობელ მგრძობიარე უჯრედებს შორის. ტრანსმისიული ელექტრონული მიკროსკოპი.



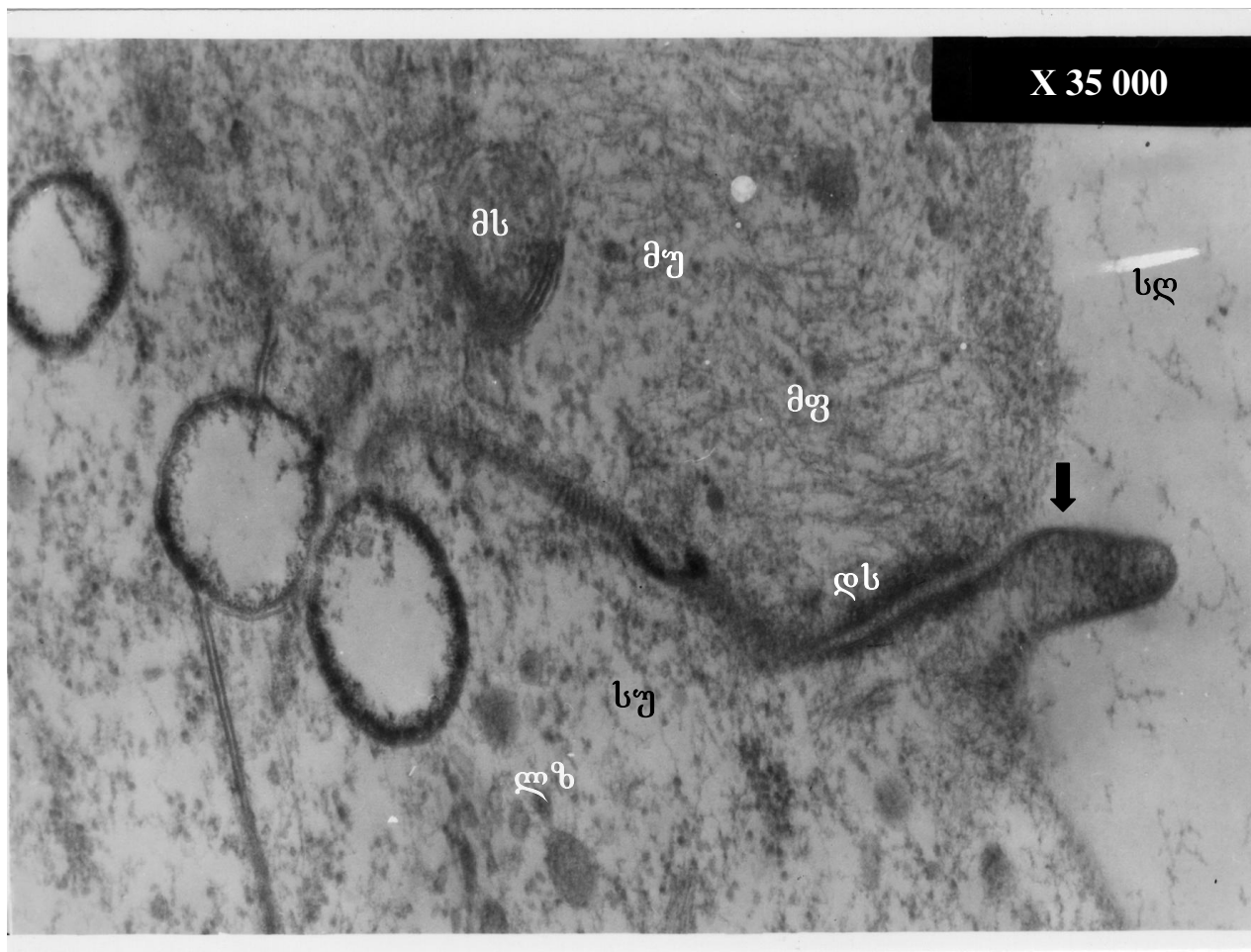
სურ. 19. სფეროსებური სხეულები, მრავალი ძაფისებური სტრუქტურები და კინოცილიების პროფილები *Helix lucorum*-ის სტატოცისტის ღრუში. მარჯვენა ქვედა კუთხეში ისრით ნაჩვენებია მიკროხალს უბანი (მხ), მემბრანა დარღვეულია და შიგთავსი გადადის სტატოცისტის ღრუში. ტრანსმისიული ელექტრონული მიკროსკოპი.

3.1.5. სტატიკური ნერვი

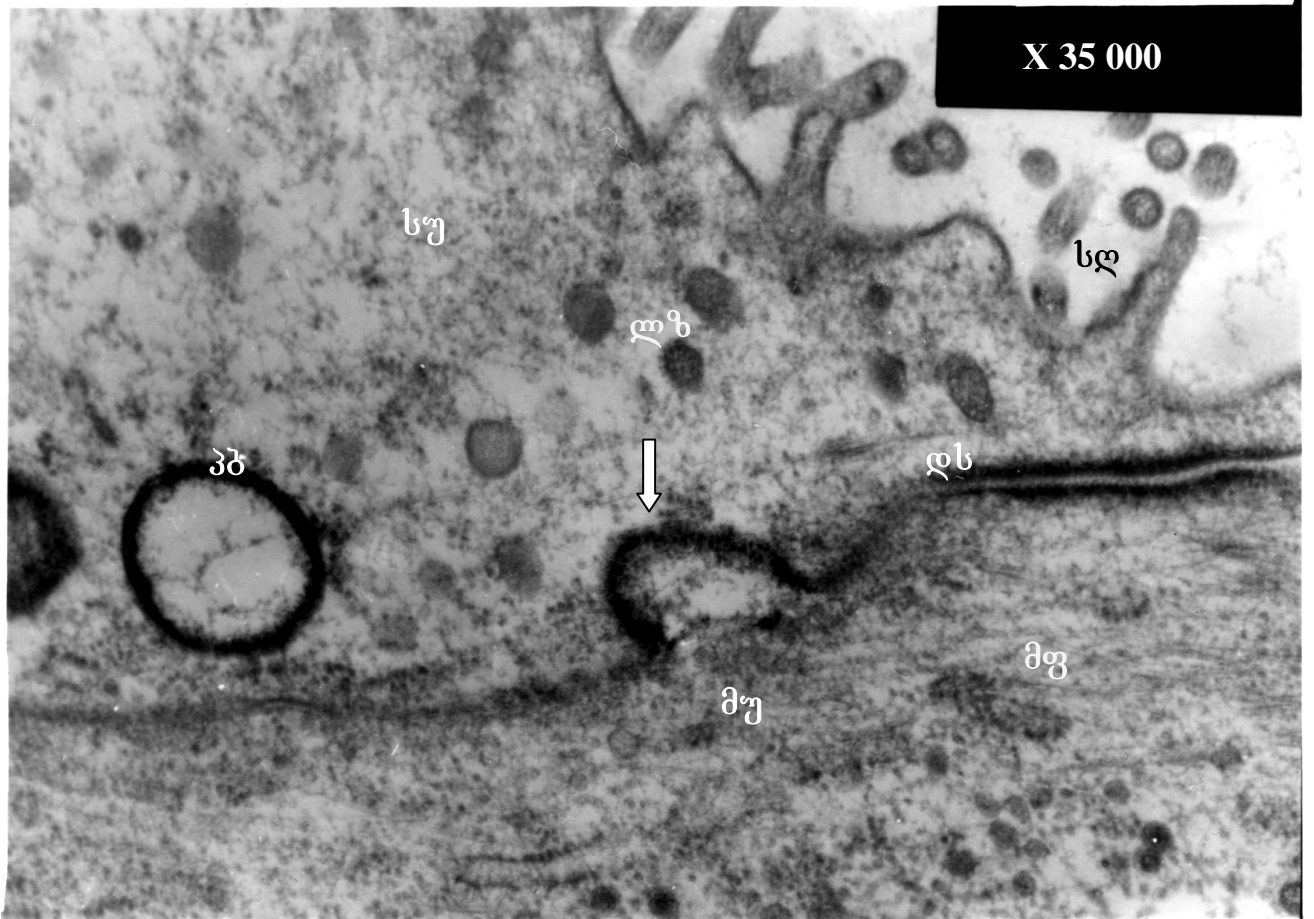
სტატოციტის მგრძობიარე უჯრედების აქსონები მისი ბაზალური მემბრანის შიდა ზედაპირზე გროვდებიან. ეკვატორული ზონის დორსალური და ვენტრალური ზედაპირებიდან გამოდის ნერვული ბოჭკოების ორი კონა, რომლებიც მიაღწევენ სტატოციტის კრანიალურ ზედაპირამდე და შემაერთებელქსოვილოვანი გარსების გავლით, სტატოციტიდან 50-55 მკმ-ს დაშორებით, ერთიანდებიან სტატიკურ ნერვად. სტატიკური ნერვის დიამეტრი შეადგენს საშუალოდ 20 მკმ-ს (სურ. 6. ა; სურ. 8. ა).

3.1.6. უჯრედშორისი კავშირები

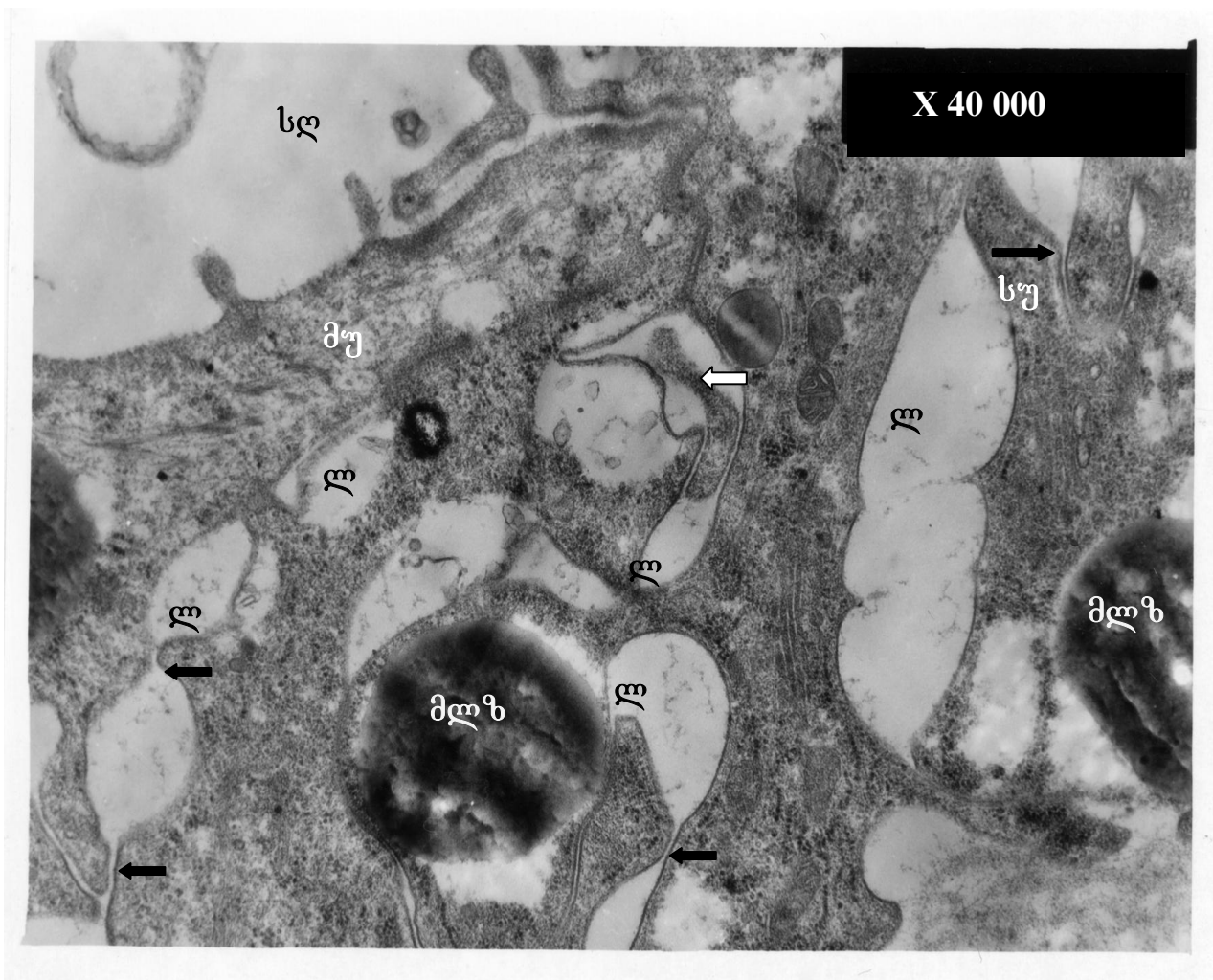
მიმდებარე უჯრედების (მგრძობიარე უჯრედები საყრდენთან ან საყრდენი უჯრედი საყრდენთან) პლაზმური მემბრანები, ასევე ციტოპლაზმის მოსაზღვრე ნაწილები ხასიათდება გარკვეული სტრუქტურული თავისებურებებით. ზოგან ისინი ქმნიან სპეციალურ საკონტაქტო უბნებს, რომლებიც ეპითელური ქსოვილის დესმოსომების ანალოგიურია. ყოველი მემბრანის შიდა შრეს ემიჯნება 2 მკმ სისქის, ელექტრონულად მკვრივი ნივთიერება, სადაც შედის ე.წ. ეპითელური ძაფები. ასეთი დესმოსომები სიგრძით 0.4-1.0 მკმ-ია. ჩვეულებრივად ისინი წარმოიქმნება პლაზმური მემბრანების სწორ მონაკვეთებზე, უჯრედის თავისუფალი ზედაპირიდან ოდნავ მოშორებით (სურ. 18, 20, 21). გვხვდება დესმოსომები, რომლებიც უფრო გრძელია და დაკლაკნილი ფორმისაა. მათი მემბრანათშორის სივრცეში მრავალრიცხოვანი განივი ტიხრებია, რომლებიც აერთებენ მემბრანებს ერთმანეთთან და თავიანთი სტრუქტურით თოკის კიბეს მოგვაგონებენ, რის გამო ისინი ცნობილია ტიხრებიან ანუ ფიჭურ დესმოსომებად. საყრდენ უჯრედებს შორის დესმოსომების ქვემოთ, მეზობელი უჯრედების პლაზმურ მემბრანებს მრავალრიცხოვანი ამოხნექილობების და ჩაზნექილობების გამო, მეტწილად ნაკეცებიანი ფორმა გააჩნიათ და ღრმად იჭრებიან ერთმანეთში. ასეთი კავშირები ცნობილია როგორც ინტერდიგიტაციები და წარმოადგენენ ძირითად კონტაქტებს გარდამავალი ეპითელიუმის საფარ უჯრედებს შორის. სადაც ასრულებენ დამცველობით ფუნქციებს. ელექტრონოგრაფებზე მგრძობიარე და საყრდენ უჯრედებს შორის პლაზმური მემბრანის ჩაზნექილობების ადგილას ზოგჯერ შეინიშნება თუ როგორ ხორციელდება მგრძობიარე უჯრედის შიგნით უჯრედშორისი სივრცის შემადგენლობის მიტაცება და შემჭიდროების შემდეგ მის პინოციტოზურ ბუშტუკად გადაქცევა უკვე საყრდენ უჯრედში (სურ. 20, 21). უჯრედშორისი სივრცე ზოგიერთ ადგილებში ძლიერ ფართოვდება და გადაიქცევა ე. წ. ლაკუნად. ცალკეული ლაკუნას განივკვეთი 15 მკმ-მდეა. ისინი შეიცავენ მემბრანისებურ სტრუქტურებს ან სხვადასხვა ზომის და ფორმის ზომიერი ელექტრონული სიმკვრივის მქონე ჰომოგენურ მასალას. ლაკუნები თხელი არხებით უკავშირდებიან ერთმანეთს და ამის შედეგად წარმოიქმნება დაქსაქსული და რთული კონფიგურაციის, ერთმანეთთან დაკავშირებული სისტემა. ლაკუნები ღრმად იჭრებიან უჯრედის ციტოპლაზმაში და ამავე დროს გააჩნიათ გამოსავალი სტატოციტის ღრუში (სურ. 22).



სურ. 20. *Helix lucorum*-ის სტატოცისტის ამომფენი ეპითელიუმის ფრაგმენტი.
 სდ- სტატოცისტის ღრუ, სუ- საყრდენი უჯრედი, მუ- მგრძობიარე უჯრედი,
 დს- დესმოსომა, მფ- მიკროფილამენტები, ლზ- ლიზოსომები. მფ-
 მულტივეზიკულური სხეული, სამი პინოციტოზური ბუშტუკი საყრდენი
 უჯრედის ციტოპლაზმაში. ისრით ნაჩვენებია საყრდენი უჯრედის
 ციტოპლაზმის თითისებური გამონაზარდი.
 ტრანსმისიული ელექტრონული მიკროსკოპი.



სურ. 21. *Helix lucorum*-ის სტატოცისტის ამომფენი ეპითელიუმის ფრაგმენტი. სდ- სტატოცისტის ღრუ, სუ- საყრდენი უჯრედი, მუ- მგრძნობიარე უჯრედი, ღს- დესმოსომა, პბ- პინოციტოზური ბუშტუკები საყრდენი უჯრედის ციტოპლაზმაში, მფ- მიკროფილამენტები, ლზ- ლიზოსომები. ისრით ნაჩვენებია მგრძნობიარე უჯრედის შიგნით პლაზმური მემბრანის ამოზნექილი უბანი. ტრანსმისიული ელექტრონული მიკროსკოპი.



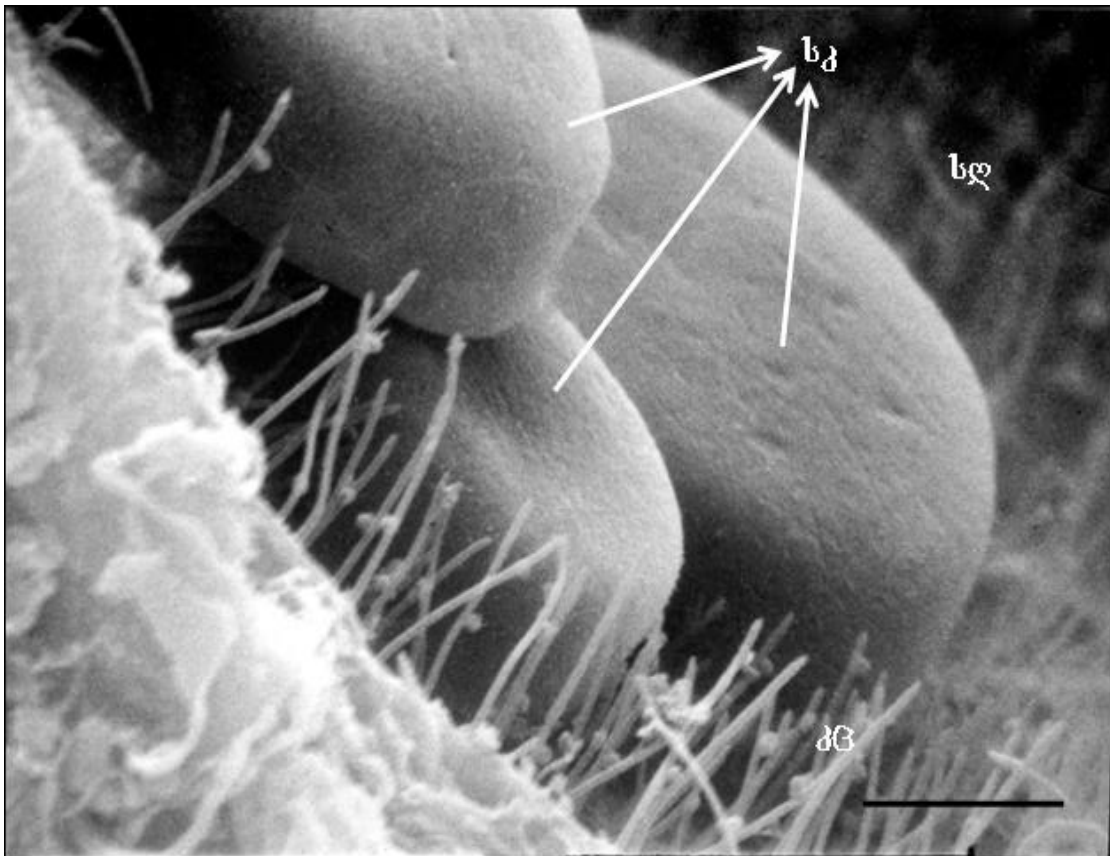
სურ. 22. მრავალრიცხოვანი ლაკუნა (დ) *Helix lucorum*-ის სტატოცისტის ამომფენ ეპითელიუმში, დაკავშირებული ერთმანეთთან ვიწრო არხებით (ნაჩვენებია შავი ისრებით). ერთი ლაკუნა შეიცავს ელექტრონულად მკვრივ ჩანართს (ნაჩვენებია ნათელი ისრით). სდ- სტატოცისტის ღრუ, სუ- საყრდენი უჯრედი, მუ- მგრძობიარე უჯრედი, მლზ- მეორადი ლიზოსომა. ტრანსმისიული ელექტრონული მიკროსკოპი.

3.2. სტატოკონიების შესწავლა ნორმაში

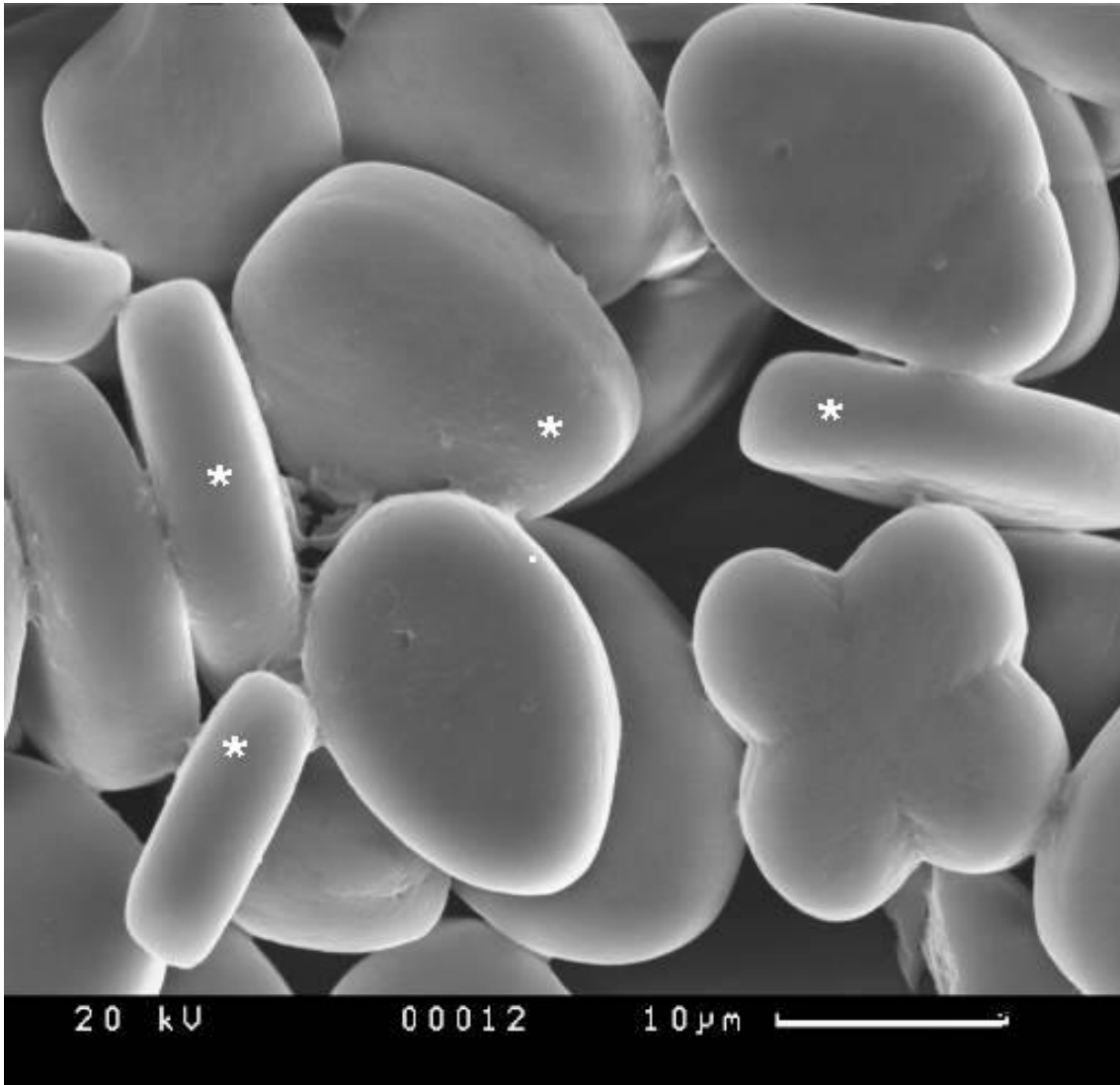
3. 2. 1. სტატოკონიების ფორმები

სტატოციტის ღრუს 2/3 უკავია სტატოკონიებს (სურ. 23) სტატოციტის კედლის დაზიანების შემთხვევაში სტატოკონიები ადვილად გადმოიყრება სტატოციტის ღრუდან.

სტატოკონიების ზედაპირი, როგორც წესი, ბრტყელია, კიდეები კი ოდნავ მომრგვალებულია და მოგვაგონებს აბებს (სურ. 24). სტატოკონიების უმეტესობა, დაახლოებით 70-80% ოვალური ფორმისაა (სურ. 25 – 1,3). გვხვდება აგრეთვე წაგრძელებული (სურ. 25 – 4) მომრგვალო (სურ. 25 – 9), სამკუთხა (სურ. 25 – 8, 10), ოთხკუთხა (სურ. 25 – 61), არასწორი და ზოგჯერ უცნაური ფორმის სტატოკონიები (სურ. 25 – 21-69).

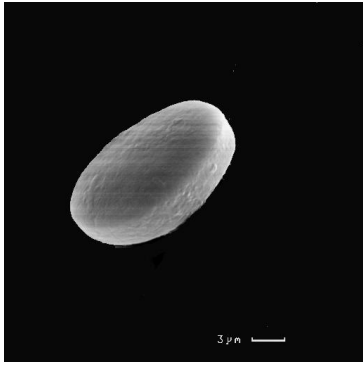


სურ. 23. სტატოციტის ღრუ. ჩანს კინოცილებით დაფარული მგრძობიარე უჯრედის ზედაპირი და სამი სტატოკონია. მასკანირებელი ელექტრონული მიკროსკოპი. მასშტაბი 10 მკმ.

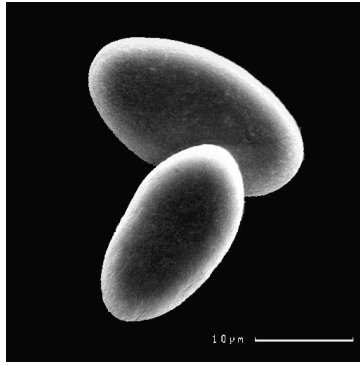


სურ. 24. სხვადასხვა კუთხით განლაგებული ოვალური ფორმის სტატოკონიები (აღნიშნულია ვარსკვლავებით). მასკანირებული ელექტრონული მიკროსკოპი. მასშტაბი 10 მკმ.

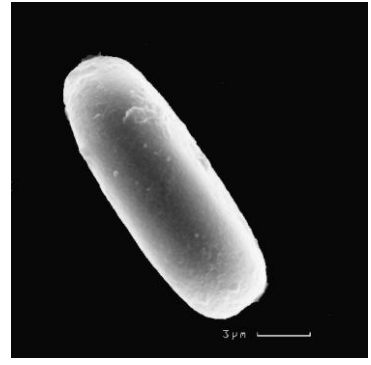
1



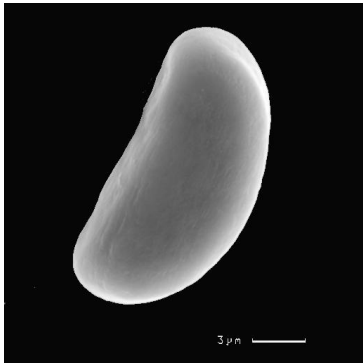
2



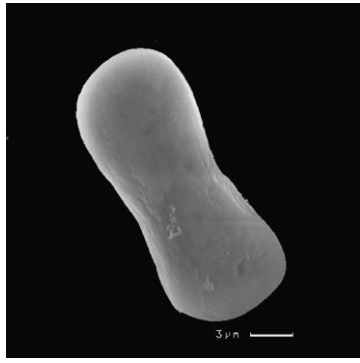
3



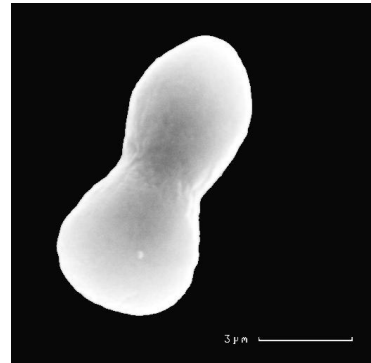
4



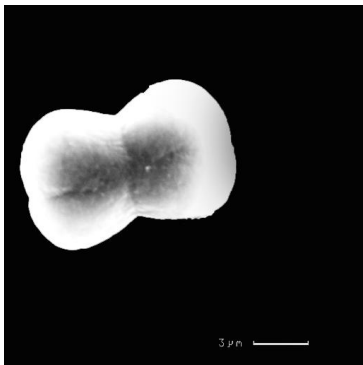
5



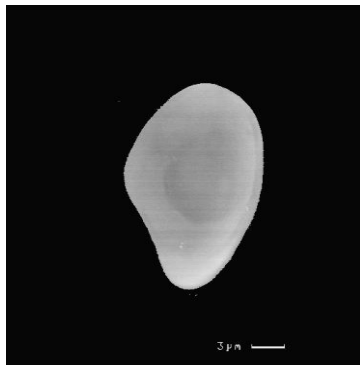
6



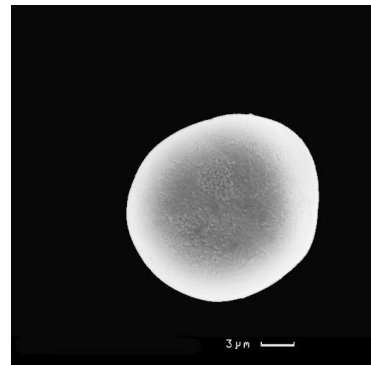
7



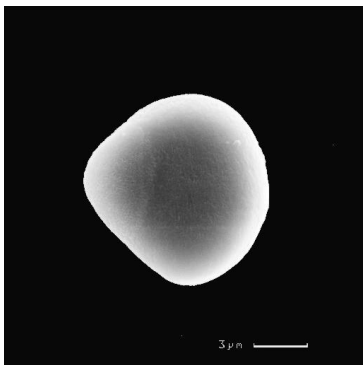
8



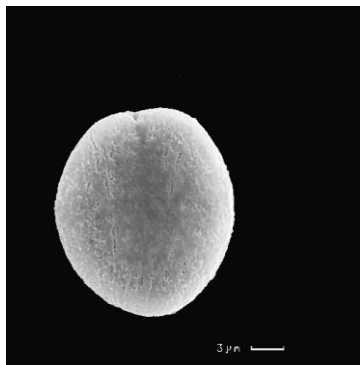
9



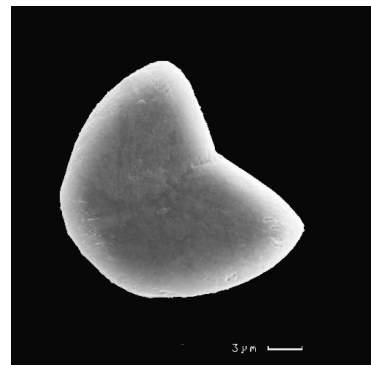
10



11

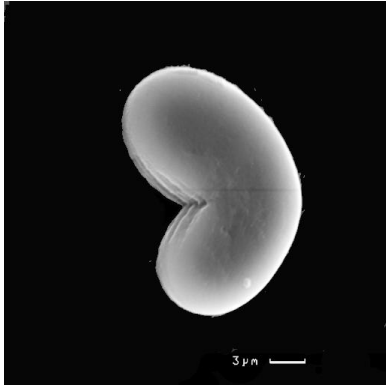


12

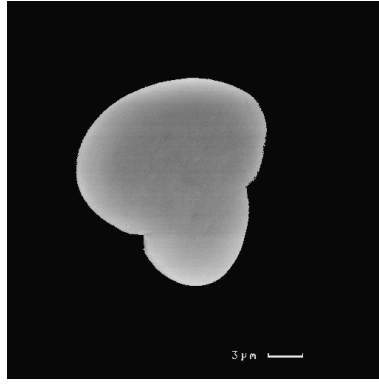


სურ. 25. სხვადასხვა ფორმის სტატოკონიები ზრდასრულ *H. lucorum*-ის სტატოციტში. მასკანირებული ელექტრონული მიკროსკოპი. მასშტაბი 3 მკმ.

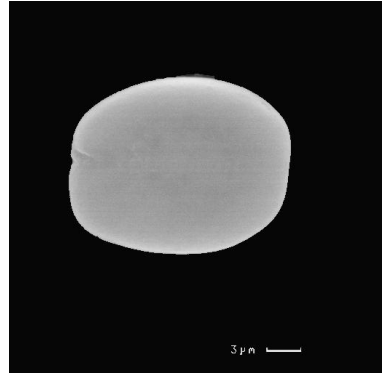
13



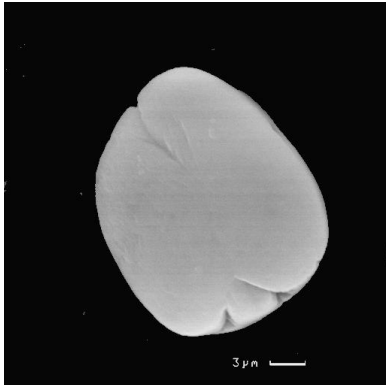
14



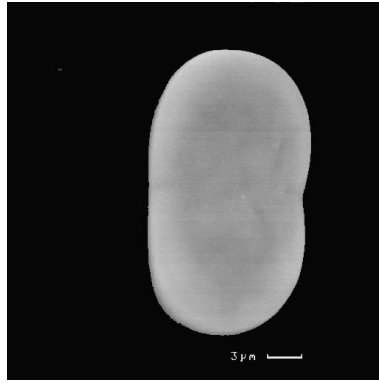
15



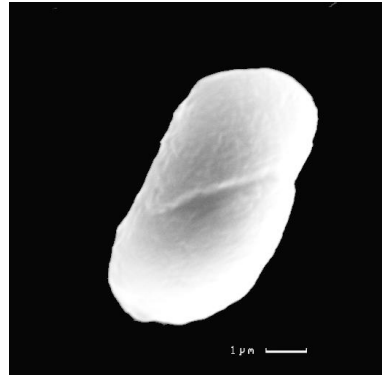
16



17



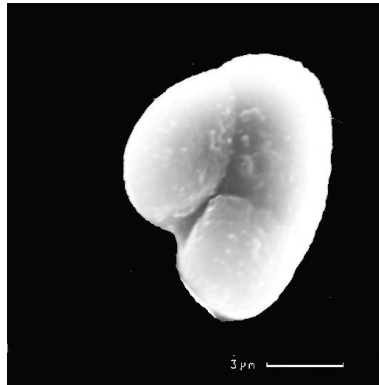
18



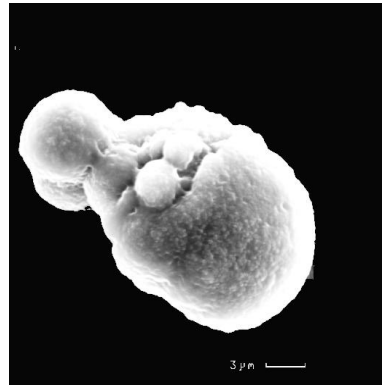
19



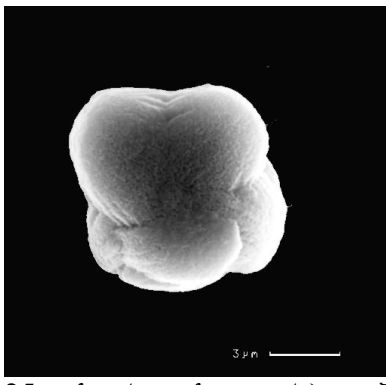
20



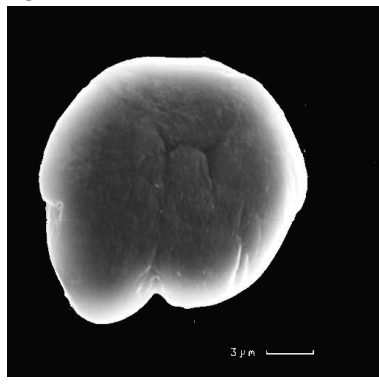
21



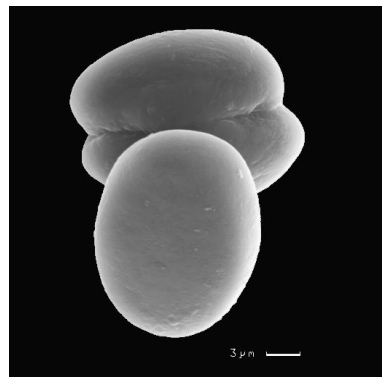
22



23

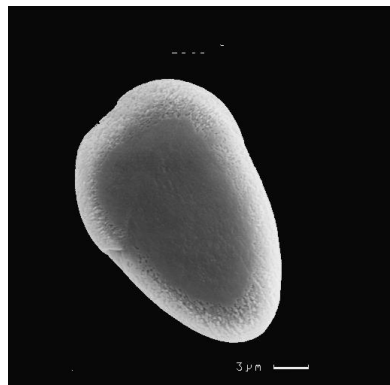


24

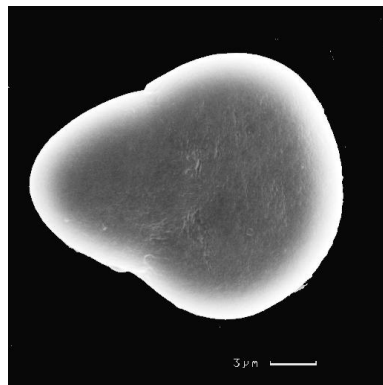


25-ე სურათის გაგრძელება

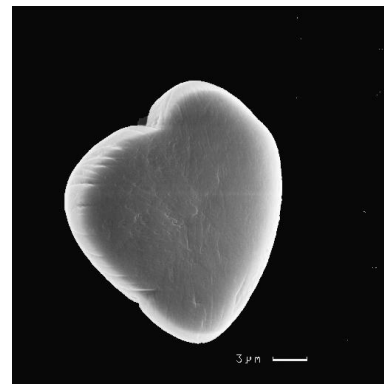
25



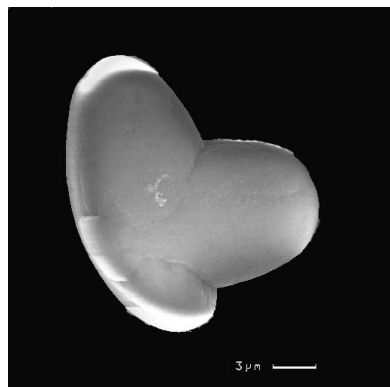
26



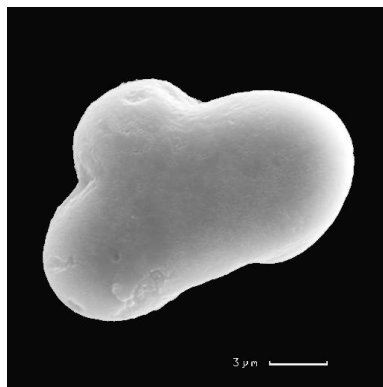
27



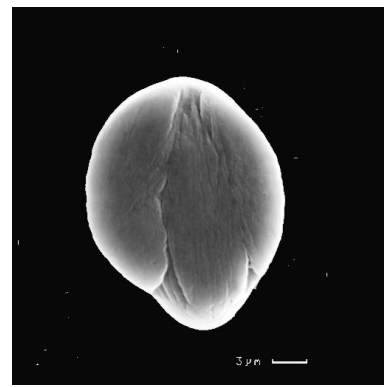
28



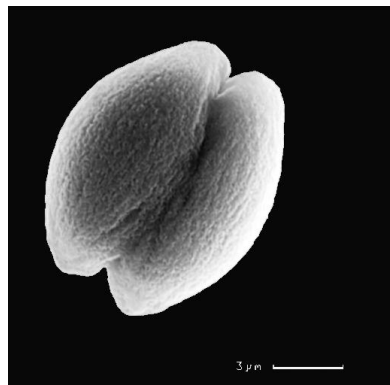
29



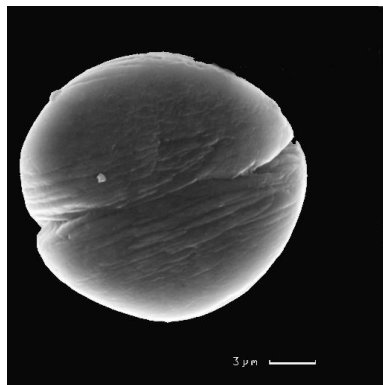
30



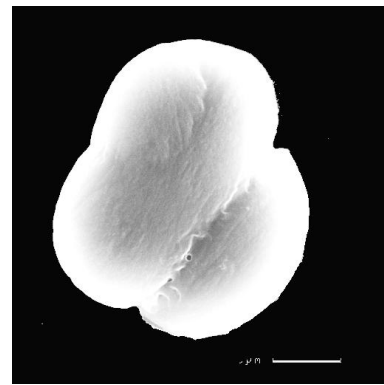
31



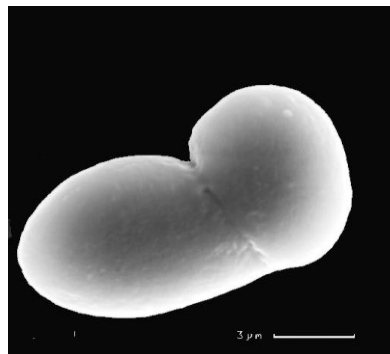
32



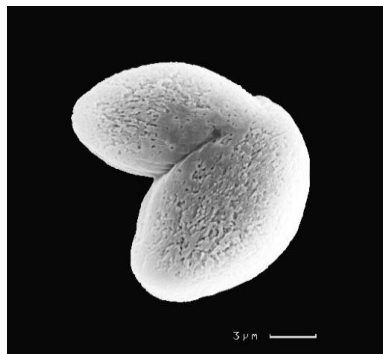
33



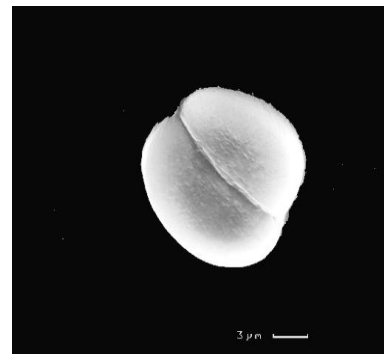
34



35

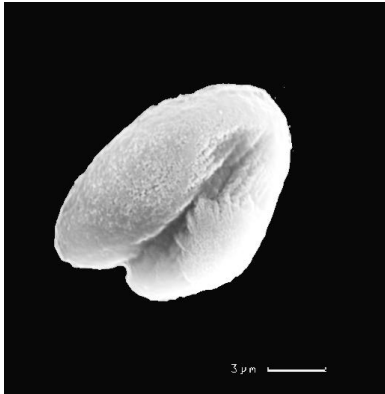


36

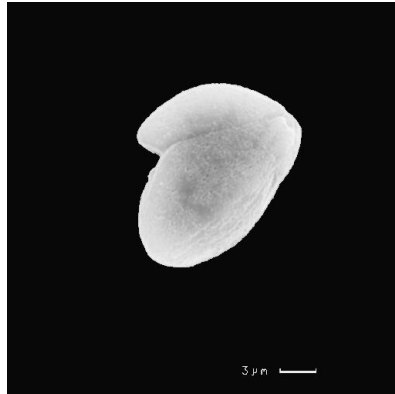


25-ე სურ. გაგრძელება

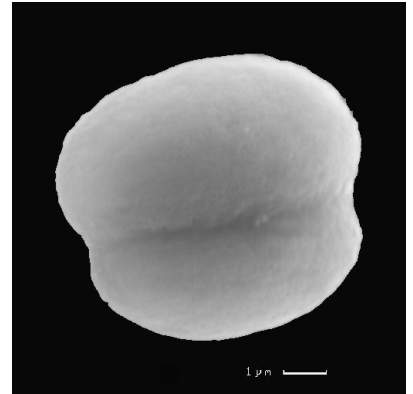
37



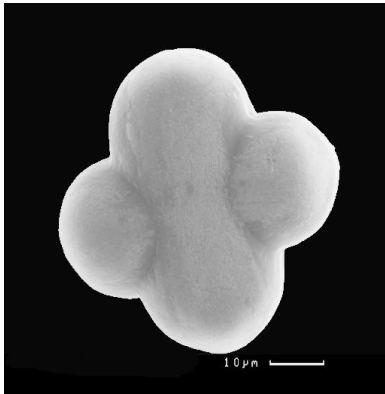
38



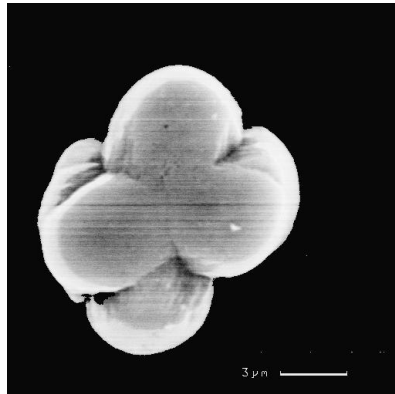
39



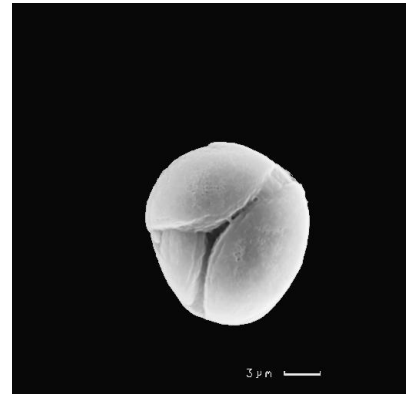
40



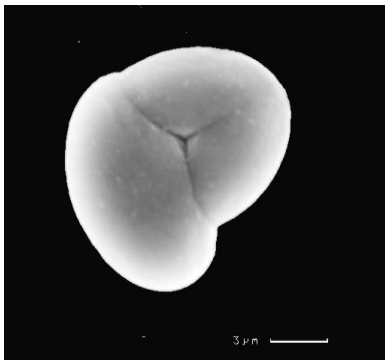
41



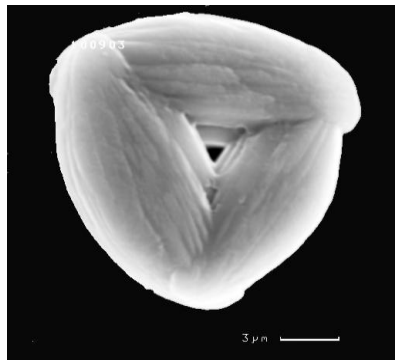
42



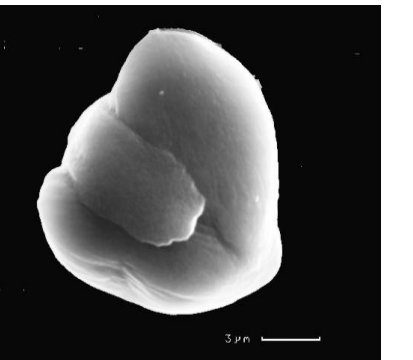
43



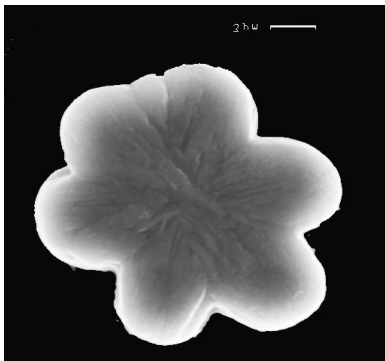
44



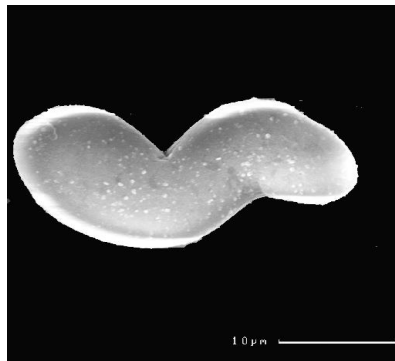
45



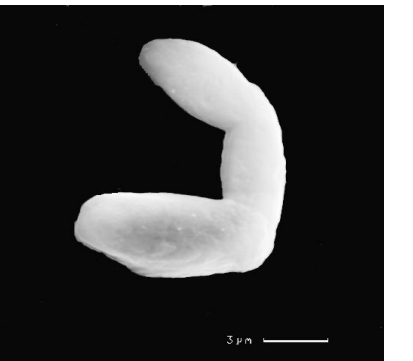
46



47

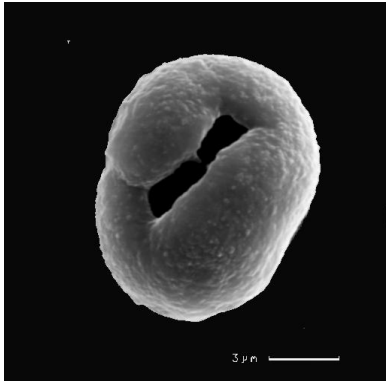


48

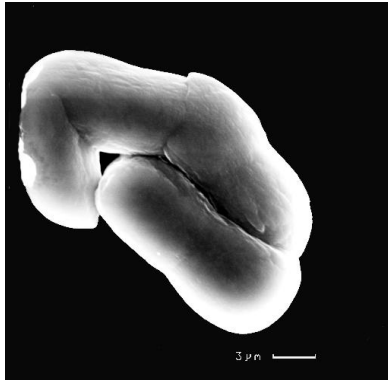


25-ე სურ. გაგრძელება

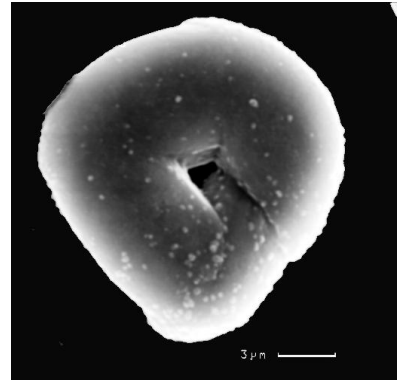
49



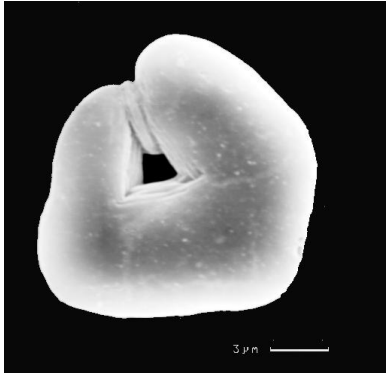
50



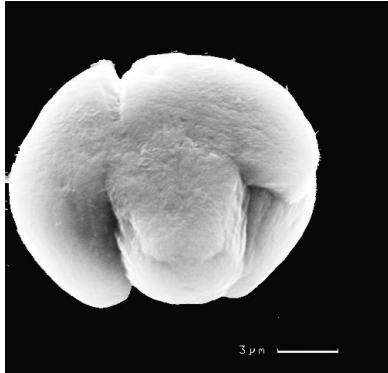
51



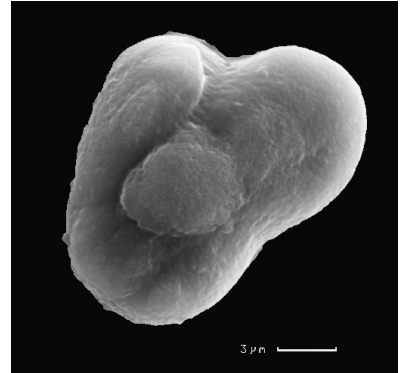
52



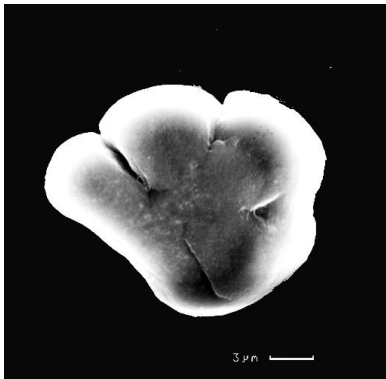
53



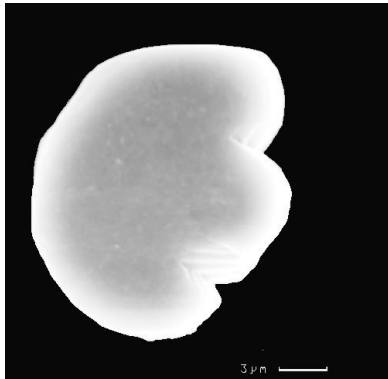
54



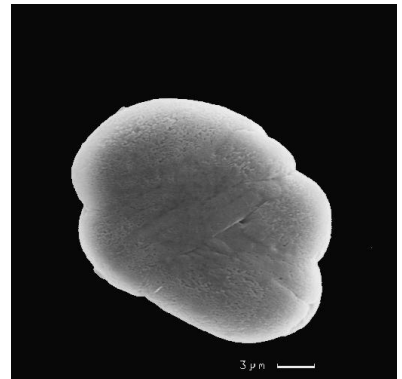
55



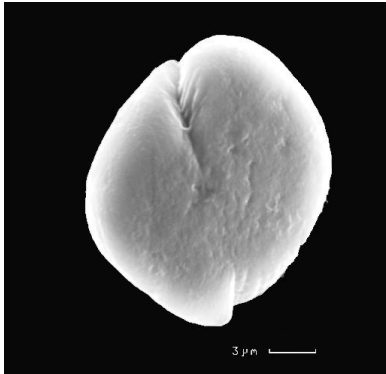
56



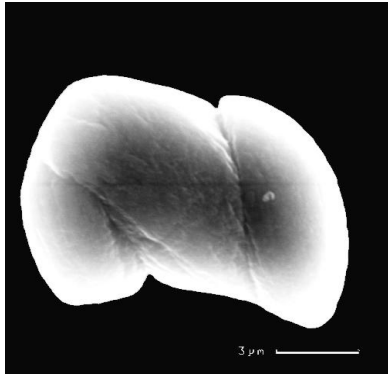
57



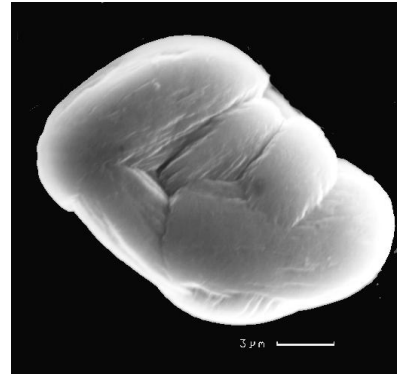
58



59

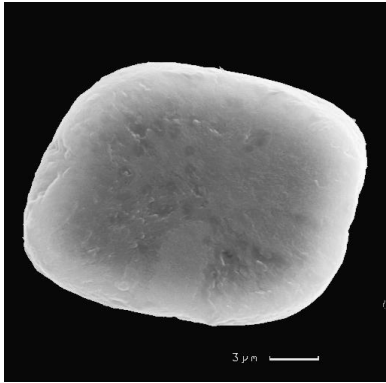


60

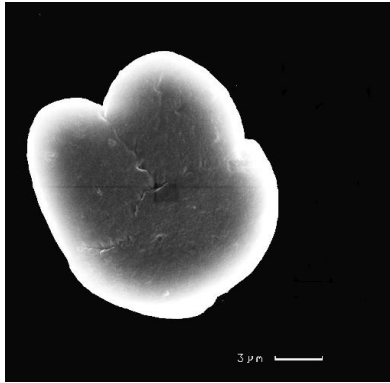


25-ე სურ. გაგრძელება

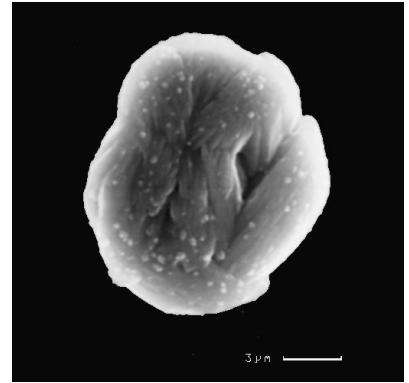
61



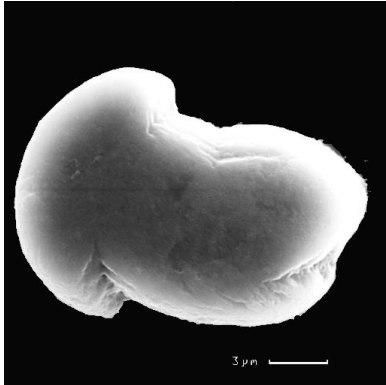
62



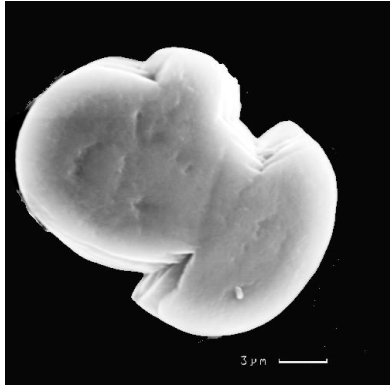
63



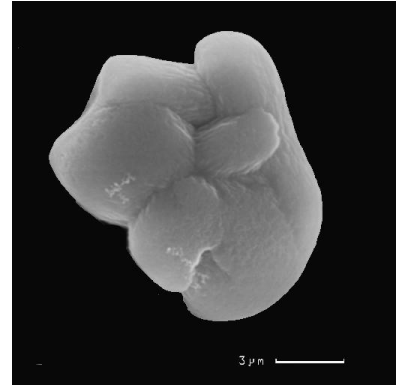
64



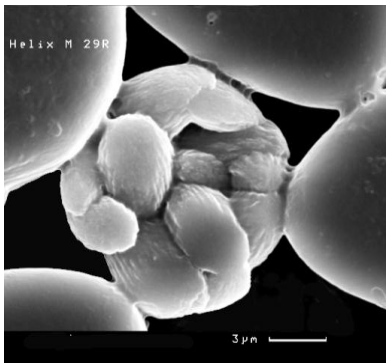
65



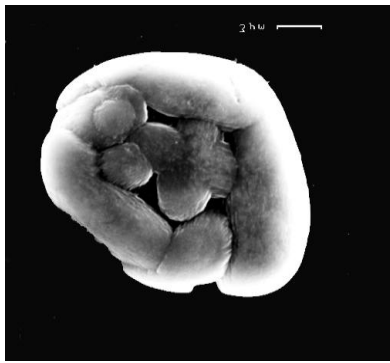
66



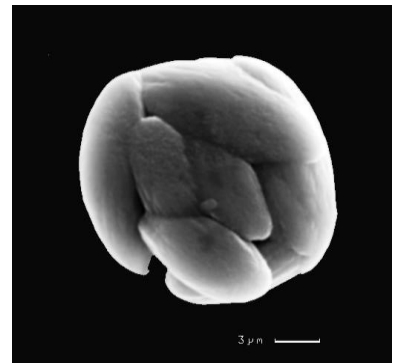
67



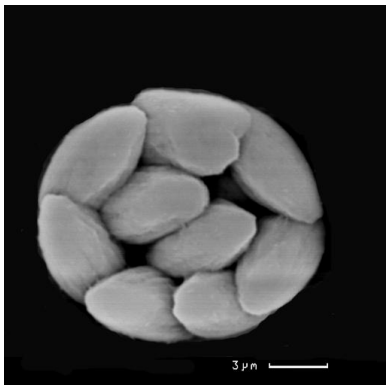
68



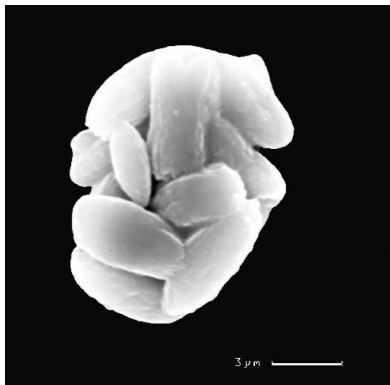
69



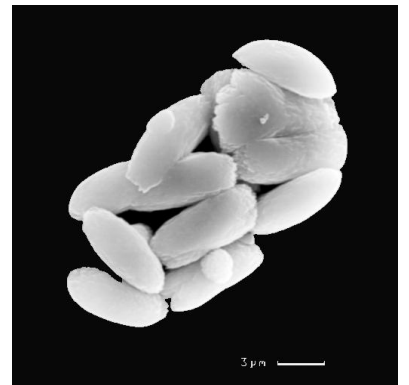
70



71



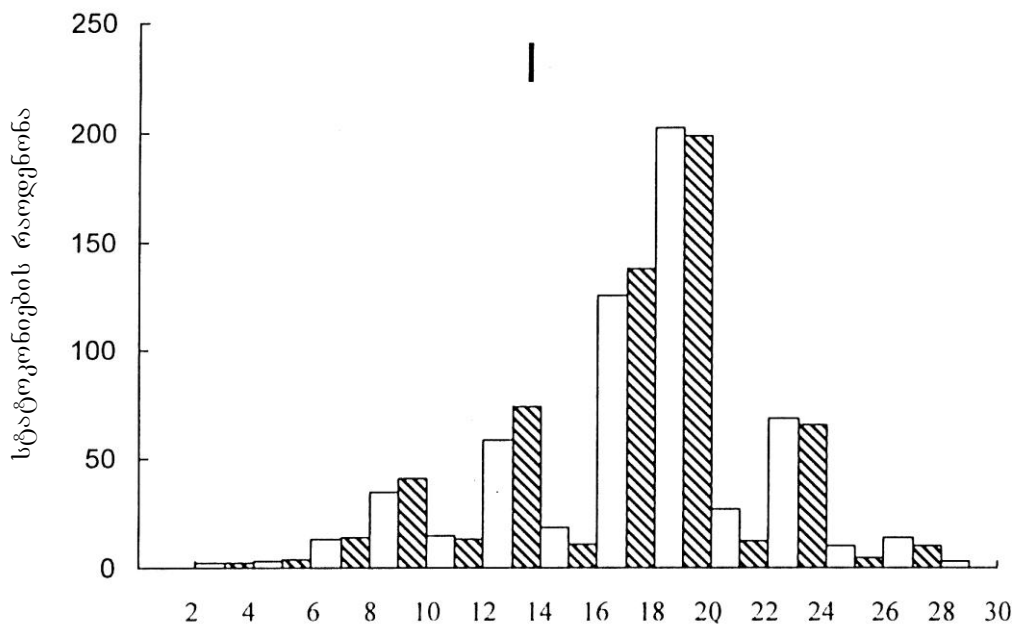
72



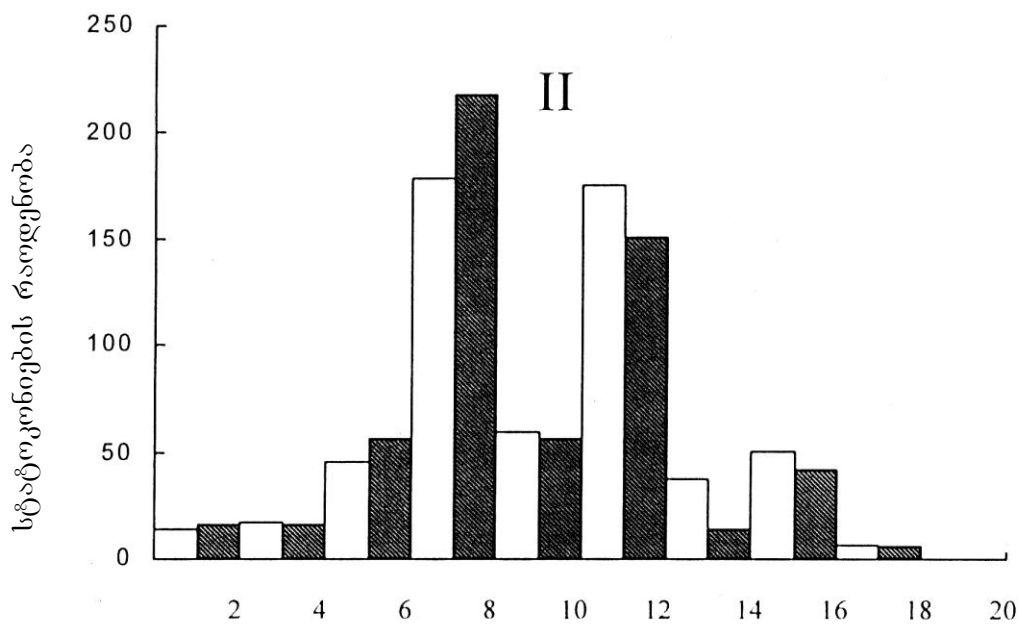
25-ე სურ. გაგრძელება

3. 2. 2. სტატოკონიების მორფომეტრული მონაცემები

სტატოკონიები მორფომეტრული პარამეტრებით განსხვავდებიან ერთმანეთისაგან. მათი სიგრძე 2.5-დან 30 მკმ-ის ფარგლებშია, სიგანე 1.7-დან 22 მკმ-ის, სისქე კი 2-დან 7 მკმ-ის. ჭარბობს საშუალო ზომის სტატოკონიები (სიგრძეში – 10.1მკმ და სიგანეში – 6.1 მკმ), მაშინ როდესაც პატარა და დიდი ზომის სტატოკონიების წილი სიგრძის მიხედვით (1.5-10 მკმ და 20.1-30 მკმ შესაბამისად) მერყეობს 15-20 %-ის, ხოლო სიგანის მიხედვით (1.1-6 მკმ და 12.1-18 მკმ შესაბამისად) 10-15 %-ის ფარგლებში. სტატოციტში სტატოკონიების განაწილების გრაფიკული გამოსახულება სიგრძის და სიგანის მიხედვით ზრდასრულ ცხოველებში ჰისტოგრამის სახით ნორმალურ ხასიათს ატარებს, რადგან ჰისტოგრამის ცენტრში გვხვდება დიდი რაოდენობის საშუალო ზომის სტატოკონიები (სურ. 26. I, II). სხვადასხვა ზომის (ფრაქციის) სტატოკონიების განაწილება ცხოველის მასის და ნიჟარის დიამეტრის ზრდის შესაბამისად განხილულია ქვემოთ. ყველაზე ახალგაზრდა 0.016 და 0.03 გრამიან ცხოველების მარჯვენა და მარცხენა სტატოციტებში გვხვდება მხოლოდ პატარა და საშუალო ფრაქციის სტატოკონიები თითქმის თანაბარი რაოდენობით (საშუალოდ 50-50%). შემდეგი წონითი კატეგორიის ცხოველების (0.07 და 0.09 გრამიანი) სტატოციტებში სტატოკონიების ზომების ზრდის შესაბამისად აღინიშნება დიდი ფრაქციებიც, რომლებიც მთელი რაოდენობის 1.3 – 3.7%-ს და 1.2–3.8 %-ს შეადგენს შესაბამისად მარჯვენა და მარცხენა სტატოციტებში. 0.2 და 0.5 გრამიან ლოკოკინებში პატარა ფრაქციის სტატოკონიების რაოდენობა იკლებს და მარჯვენა სტატოციტებში შეადგენს 22% და 19 %-ს და მარცხენაში 20% და 27 %-ს. ამის ფონზე იზრდება დიდი ფრაქციის სტატოკონიების რაოდენობა და მარჯვენა და მარცხენა სტატოციტებში აღწევს საშუალოდ 2.6 %-ს და 4.6 %-ს შესაბამისად. 1.0 გრამიან ცხოველებში პატარა ფრაქციის სტატოკონიების რაოდენობა 13 – 17 %- მდე იკლებს და შესაბამისად მატულობს დიდი ფრაქციის რაოდენობა ორივე სტატოციტებში 14.0 % -მდე. 2 და 4 გრამიან ცხოველებში პატარა ფრაქციის სტატოკონიები მარჯვენა და მარცხენა სტატოციტებში საშუალოდ 12 – 15 %-ია, ხოლო დიდი ფრაქციები 12- 18 %-ის ფარგლებში, დანარჩენი მოდის საშუალო ფრაქციაზე. უნდა აღინიშნოს, რომ 6 გრამიან ცხოველებში ადგილი აქვს დიდი ფრაქციის სტატოკონიების რაოდენობის კლებას საშუალოდ 4-6%- ით. დანარჩენი წონითი კატეგორიის- 7, 8, 10, 13, 15, 20 გრამი მასის ლოკოკინებში სამივე ფრაქციის სტატოკონიების განაწილება თითქმის ერთნაირია. ყველა შემთხვევაში ჭარბობს საშუალო ფრაქციის რაოდენობა (68-75%), პატარა ფრაქციის წილი შეადგენს საშუალოდ 14-16 %-ს, ასეთივე მაჩვენებლით გვხვდება დიდი ფრაქციების სტატოკონიები (ცხრილი 4). როგორც ცხრილიდან ჩანს, ცხოველების პოსტნატალური ზრდის პერიოდში სტატოკონიების განაწილება სტატოციტებში ნორმის ხასიათს იღებს უკვე 2 - 4 გრამი მასის და შესაბამისად 18.8 და 24.4 მმ ნიჟარის დიამეტრის მქონე ცხოველებში. სტატოკონიების ფართობი 48 მკმ²-დან 500 მკმ²-ს ფარგლებში მერყეობს. სხვადასხვა ფართობის მქონე სტატოკონიების კლასებად განაწილების ჰისტოგრამაზე 2 გრამიანი ცხოველებში ადგილი აქვს მარცხენა მხარის ასიმეტრიას და ორ პიკს საშუალო ფრაქციაში. 13 გრამიანი ცხოველების შემთხვევაშიც აღინიშნება მარცხენა მხარის ასიმეტრია და ორი პიკი საშუალო ფრაქციაში (სურ. 27. I, II). რაც ერთხელ კიდევ ადასტურებს სტატოკონიების განაწილების შესახებ ზემოთ გამოთქმულ მოსაზრებას.



სიგრძე (მკმ)



სიგანე (მკმ)

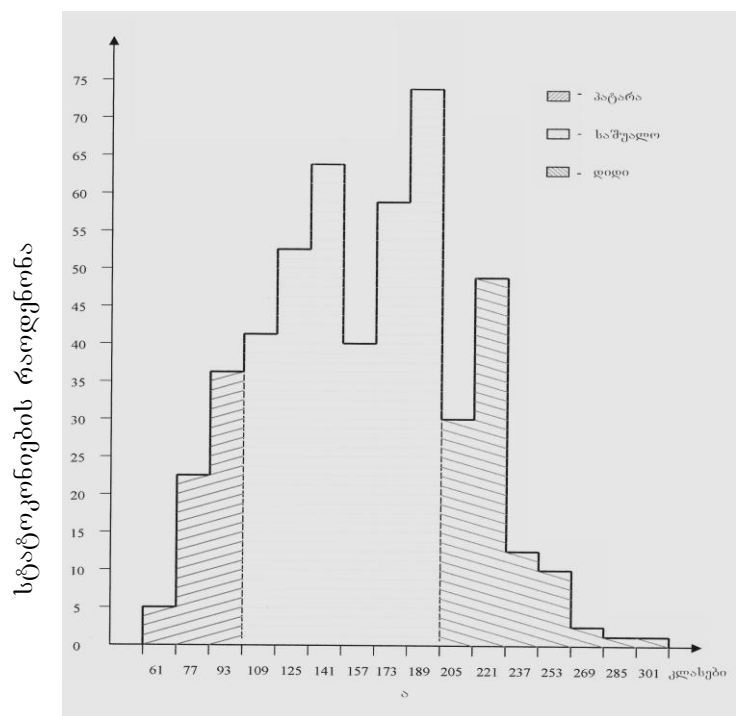
სურ. 26. სტატოკონიების განაწილება 13. 0 გრამიანი ლოკონას მარჯვენა (ღია სვეტები) და მარცხენა (დაშტრიხული სვეტები) სტატოცისტებში I- სიგრძის, II- სიგანის მიხედვით. n=570.

ცხრილი 4

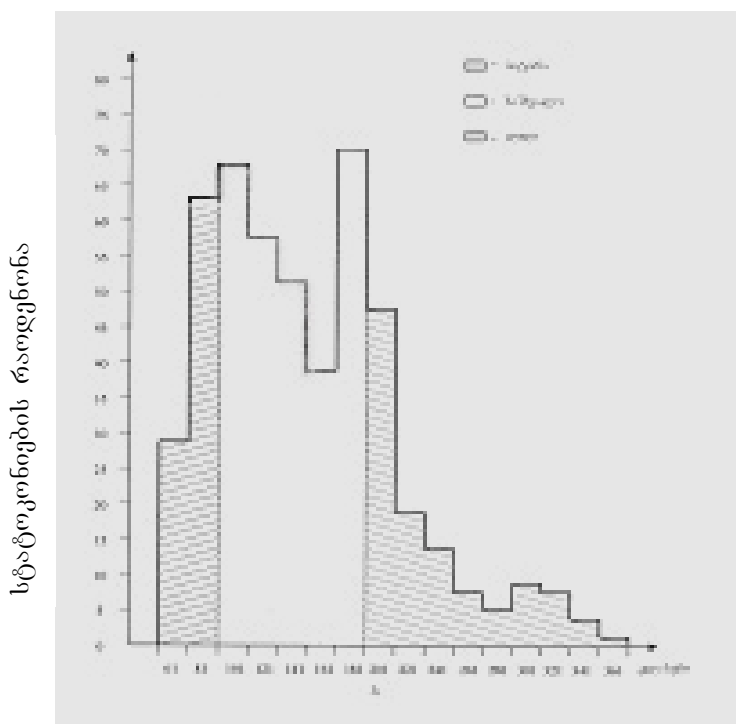
სტატოკონიების განაწილება ფრაქციებად სხვადასხვა მასის და ნიჟარის დიამეტრის მქონე *Helix lucorum*-ის მარჯვენა და მარცხენა სტატოცისტებში ($M \pm m$)

მასა (გ)	ნიჟარის დიამეტრი (მმ)	მარჯვენა სტატოცისტი			მარცხენა სტატოცისტი		
		პატარა ფრაქცია	საშუალო ფრაქცია	დიდი ფრაქცია	პატარა ფრაქცია	საშუალო ფრაქცია	დიდი ფრაქცია
0.016±0.03	3.6±0.18	30±5.0	28±4.9	-	28±1.7	33±5.2	-
0.03±0.001	4.1±0.04	54±2.4	62±7.1	-	58±8.5	57±2.5	0.6±0.5
0.07±0.004	6.3±0.06	47±11.5	108±5.4	6±4.9	31±4.9	119±2.3	6±4.5
0.093±0.001	6.3±0.12	43±9.5	149±11.0	2.5±0.7	40±8.1	155±5.4	2.3±0.7
0.2±0.001	7.8±0.16	57±3.5	194±9.7	12±4.7	74±12.7	188±17.6	7±3.8
0.5±0.002	11.0±0.27	68±8.3	264±15.9	23±5.4	78±8.7	301±26.0	19.8±4.8
1.0±0.01	13.6±0.05	67±7.7	263±18.2	58±12.7	50±14.8	285±14.3	56±19.8
2.0±0.02	18.8±0.16	51±13.9	280±22.7	62±19.6	52±2.6	298±21.5	59±23.3
4.0±0.001	24.4±0.19	83±14.8	366±41.0	80±5.3	85±6.5	365±25.4	72±16.4
6.04±0.04	27.4±0.69	92±17.7	474±23.9	72±31.9	100±11.9	526±22.6	47±15.9
7.03±0.005	27.6±0.09	75±17.8	394±28.6	64±9.4	64±12.4	408±33.2	72±19.3
8.0±0.01	31.7±0.35	89±20.7	403±13.9	73±8.3	79±9.8	410±19.8	81±20.3
10.03±0.04	33.7±0.2	80±3.7	433±6.5	72±17.4	74±3.5	445±34.1	79±3.8
13.0±0.06	35.5±0.26	77±4.1	418±30.9	92±25.1	62±5.5	431±28.9	87±14.5
15.2±0.05	36.7±0.32	95±10.1	488±28.3	93±10.5	99±15.1	474±40.2	111±20.1
20.0±0.1	40.2±0.48	78±9.9	432±8.6	104±24.2	74±11.7	471±25.1	97±19.5

M – საშუალო არითმეტიკული, m – სტანდარტული შეცდომა



I



II

სურ. 27. სტატოკონების ფართობის ფრაქციებად განაწილების ჰისტოგრამა I-2 გრამიან და II-13 გრამიანი *Helix lucorum*-ის სტატოცისტებში (ნორმა). აბსცისათა ღერძზე- სტატოკონების ფართობი (მკმ²). n=500.

3. 2. 3. სტატოკონიების აღნაგობა

სინათლის მიკროსკოპში სტატოკონიები გამჭვირვალეა. სტატოციისტიის შიგნით ასეთ სტატოკონიებს შორის გვხვდება აგრეთვე ერთეული მუქი და ნაწილობრივ ან მთლიანად დაშლილი სტატოკონიებიც. ამასთან ფაზურ-კონტრასტულ მიკროსკოპში ვლინდება მათი შიდა სტრუქტურის არაერთგვაროვნება. ოვალური და რთული ფორმის მქონე სტატოკონიების აღნაგობა არსებითად განსხვავებულია ერთმანეთისაგან. ყოველი ოვალური სტატოკონიის ცენტრში, როგორც წესი, მოთავსებულია ოპტიკურად მკვერივი მომრგვალო, 1-1.5 მკმ დიამეტრის მქონე გული (ბირთვი), რომელიც გარემოცულია ერთმანეთის მომდევნო ოპტიკურად ნათელი (მინერალური შედგენილობის) და მუქი (ორგანული შედგენილობის) კონცენტრული შრეობრივი სტრუქტურებით (სურ. 28). ამასთან ერთად პირველი, როგორც წესი, გაცილებით განიერია მეორეზე. რაც უფრო დიდი ზომისაა სტატოკონია, მით მეტია ასეთი შრეების რაოდენობა. ყველაზე პატარა ზომის სტატოკონიებში (სიგრძე 2.5-3 მკმ, სიგანე 1.5- 2.5 მკმ) აღინიშნება მხოლოდ ერთი ოპტიკურად ნათელი შრე. კონცენტრულად განლაგებული შრეების გარდა სტატოკონიებისათვის დამახასიათებელია რადიალური მოხაზულობებიც, რასაც შესაბამისად განლაგებული ელექტრონულად მკვერივი ნაწილაკები იძლევა. აღწერილი შიდა სტრუქტურის მქონე სტატოკონიებს ჩვენ ვუწოდეთ მარტივი სტატოკონიები (სურ. 28-ის 1-5). არაოვალური ფორმის სტატოკონიები განსხვავდებიან ზემოთაღწერილი სურათისგან. ისინი როგორც წესი, შეიცავენ არა ერთ, არამედ ორ ან მეტ გულს (ბირთვს), მათი რაოდენობა აღწევს თორმეტს და ზოგჯერ მეტსაც. ასეთი სტატოკონიების თავისებურებას წარმოადგენს ის, რომ ყოველი მათგანის გარშემო გამოსატულია 2-3 ან მეტი ნაზარდი შრე, რომლებიც თავისთავად გარედან დამატებით დაფარულია კიდევ საერთო შრეებით (სურ. 28-ის 7, 8, 17, 23). ზოგიერთ სტატოკონიებში ბირთვები მოკლებულია საკუთარ შრიანობას. ასეთ შემთხვევაში ისინი გარემოცულია მხოლოდ საერთო შრეებით (სურ. 28-ის 6, 16). გვხვდება აგრეთვე რამდენიმე მარტივი სტატოკონიებისაგან შემდგარი წარმონაქმნები, რომლებიც შეერთებულია ერთმანეთთან თავიანთი ზედაპირებით, რის გამოც საზღვრები მათ შორის კარგად ვლინდება (სურ. 28-ის 9-14, 19). ზოგჯერ კი მხოლოდ ბირთვებია შეერთებული ერთმანეთთან საერთო შრიანობის გარეშე (სურ. 25-ის 70-72). საპირისპიროდ მარტივისა, ყველა დანარჩენი ფორმის და სტრუქტურის სტატოკონიებს ჩვენ ვუწოდეთ რთული სტატოკონიები.

სტატოციისტებში რთული სტატოკონიების რაოდენობა ცხოველის ზრდის შესაბამისად იზრდება. 0.016 გრამიანი ლოკოკინების მარჯვენა და მარცხენა სტატოციისტებში რთული სტატოკონიები მთელი რაოდენობის დაახლოებით 10.3-11.0 %-ს შეადგენს; 0.07 გრამიან ცხოველებში მათი რაოდენობა მატულობს 12.6 % -მდე; 0.5 გრამიან ლოკოკინებში კი 17.4 და 16.6%-ს აღწევს მარჯვენა და მარცხენა სტატოციისტებში შესაბამისად. 5 და 6 გრამიან ლოკოკინებში რთული სტატოკონიების რაოდენობა მარჯვენა სტატოციისტებში 15.0 %-ია, მარცხენაში კი 20.0 და 15.0 % შესაბამისად. 7-დან 13 გრამი მასის მქონე ცხოველებში ეს მონაცემი 14- 15 %-ია მარჯვენა და მარცხენა სტატოციისტებში შესაბამისად. 15 და 20 გრამიან ცხოველებში რთული სტატოკონიების რაოდენობა კიდევ მატულობს და შეადგენს მარჯვენა და მარცხენა სტატოციისტებში შესაბამისად 30 და 15 %-ს და 21.4 და 21.7 %-ს. რთული სტატოკონიების მაქსიმალური რაოდენობა აღმოჩნდა 15 გრამიან ცხოველებში. ყველა წონითი კატეგორიის ცხოველების როგორც მარჯვენა, ისე მარცხენა სტატოციისტებში ჭარბობს ორგულიანი (ორბირთვიანი) სტატოკონიები. რაც მეტია სტატოკონიებში ბირთვების რაოდენობა მით ნაკლებია

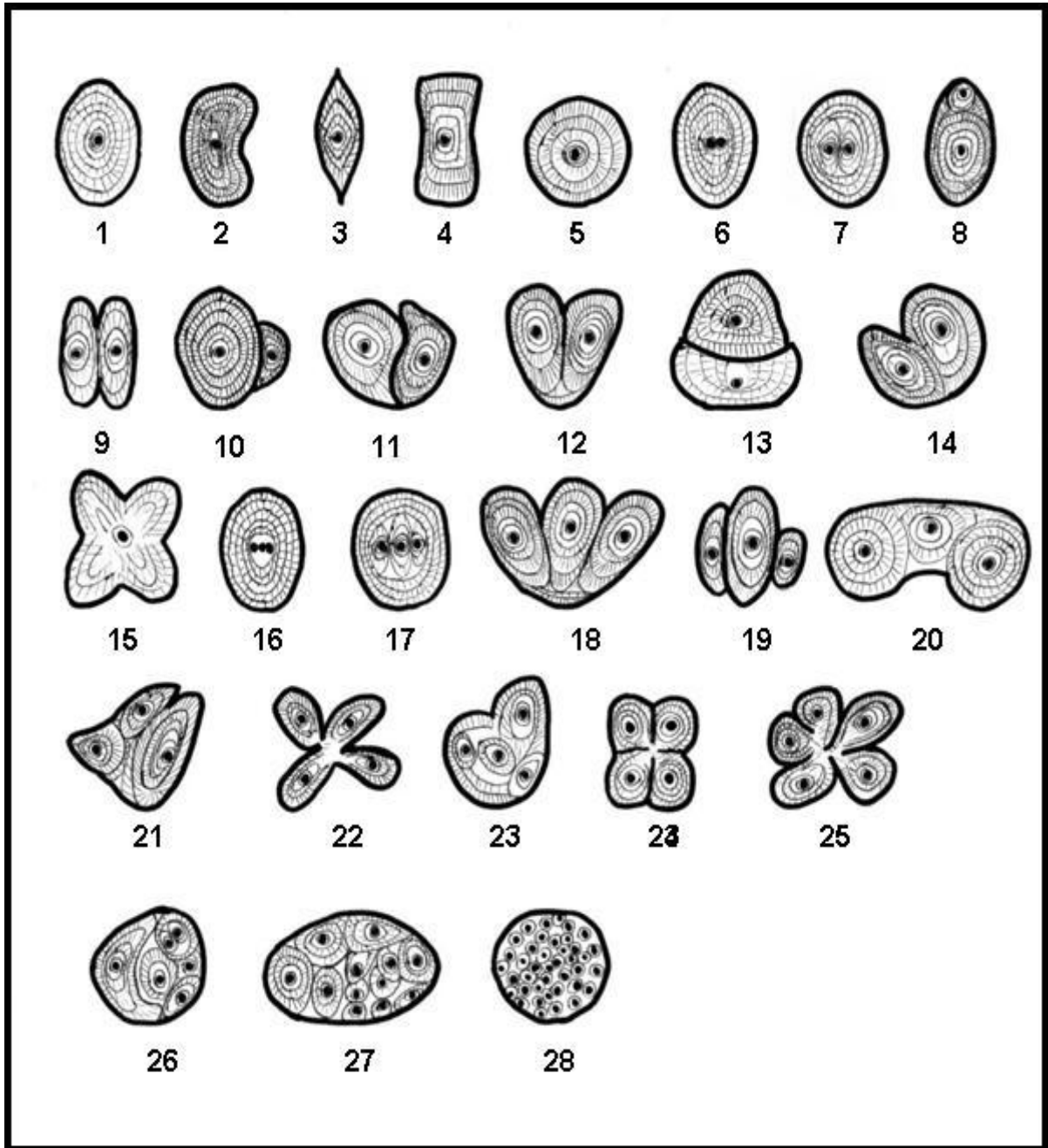
ასეთი სტატოკონიების რაოდენობა (სურ. 29. I, II).

ტრანსმისიულ ელექტრონულ მიკროსკოპში, ისე როგორც სინათლის მიკროსკოპში, სტატოკონიების ცენტრში გამოვლენილია ელექტრონულად მკვრივი გული, რომელიც გარემოცულია მორიგეობით განლაგებული ელექტრონულად ნათელი და მკვრივი კონცენტრული სტრუქტურებით. რის გამო ნათლად ჩანს სტატოკონიებისათვის დამახასიათებელი შრიანობა. ნათელი შრეები საგრძნობლად განიერია მკვრივ შრეებთან შედარებით. ჩანს აგრეთვე, რომ რთული სტატოკონიების გული (ბირთვი) გარემოცულია 2-3 ან მეტი საკუთარი კონცენტრული შრეებით, რომლებიც გარედან დამატებით ასევე რამდენიმე საერთო შრითაა გარემოცული (სურ. 30. ა, ბ).

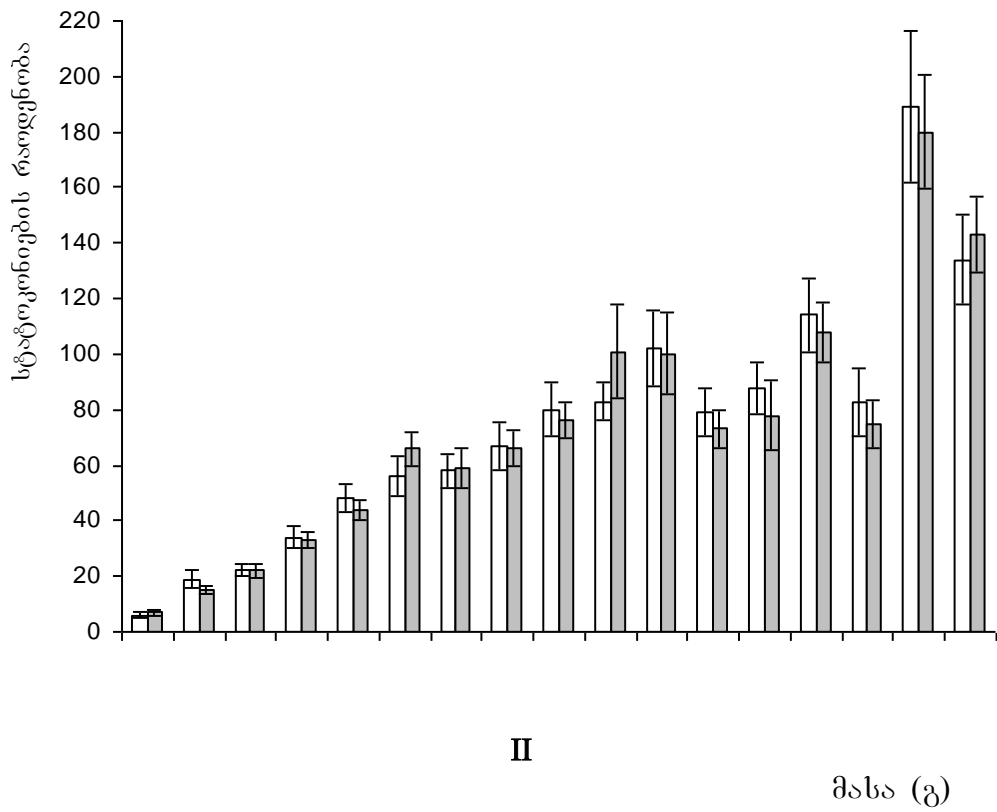
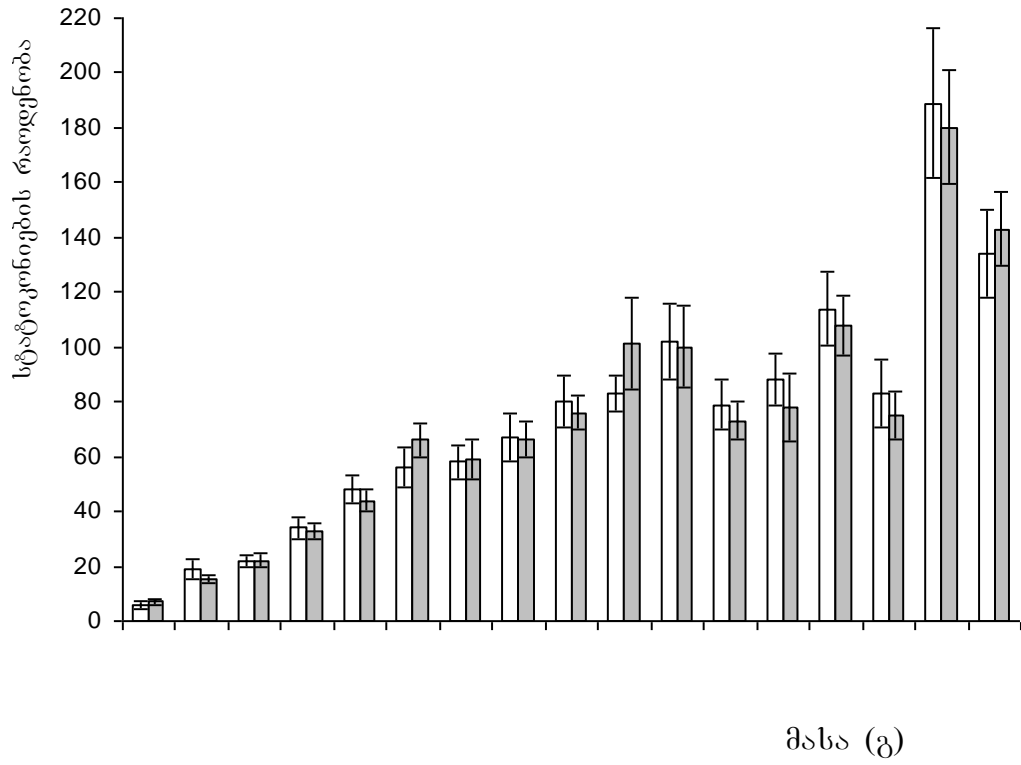
მასკანირებულ ელექტრონულ მიკროსკოპში სტატოკონიების განივ და გასწვრივ კვეთაზეც ნათლად ჩანს მათი ოპტიკურად მკვრივი ცენტრი და მის გარშემო არსებული კონცენტრული და რადიალური შრიანობა (სურ. 31. ა, ბ, გ). სტატოკონიების ზედაპირი კი დაფარულია ელექტრონულად მკვრივი ნემსისებური ნაწილაკებით. ზედაპირზე შეინიშნება აგრეთვე მსუბუქი ხორკლიანობა, ზოგჯერ კი 0.1–0.6 მკმ დიამეტრის ჩაღრმავებები.

განზავებულ მუავათა (მარილმუავა, აზოტმუავა, გოგირდმუავა, ეთილენდიამიდტეტრაჰმარმუავა) ხსნარების ზემოქმედებით სტატოკონიები იხსნება, მაგრამ არა მთლიანად. სტატოკონიების ზედაპირი თავდაპირველად მუქდება და ხორკლიანი ხდება. მუავათა ზემოქმედების ხანგრძლივობის გაზრდის შედეგად სტატოკონიები თხელდება და ვლინდება მისი შიდა შრიანობა სინათლის მიკროსკოპში ფაზურ-კონტრასტული მოწყობილობის გარეშე. ამასთან ერთად სტატოკონიების კიდებებიდან ცენტრისკენ მკრთალი არშია ჩნდება, რომლის განივკვეთი თანდათანობით იზრდება, ბოლოს მკრთალი, გამჭვირვალე თხელი სტრუქტურა რჩება, ასევე მკრთალად გამოხატული შრიანობით. ასეთი სურათის ფონზე შედარებით მუქი, ჰომოგენური ოპტიკურად მკვრივი სტატოკონიის გული შენარჩუნებულია.

ზემოთაღწერილი ფორმისა და აღნაგობის მქონე სტატოკონიების გარდა სტატოციტის ღრუში ხშირად მათგან განსხვავებული სტრუქტურები გვხვდება. ისინი მრგვალია ან ოვალური ფორმის, ოპტიკურად მკვრივი. ეს სტრუქტურები ორ-ორად, ოთხ-ოთხად, ხშირ შემთხვევაში კი გროვებად არიან განლაგებული (10–40 ცალი) (სურ. 32). მრგვალი სტრუქტურების დიამეტრი 1.5 მკმ-ს არ აღემატება. ოვალური ფორმების უმეტესი ნაწილის სიგრძე და სიგანე 2.5 და 1.65 მკმ-ია შესაბამისად. მათ შორის გვხვდება ისეთები რომლებსაც გარშემო ძალიან თხელი ერთი ნათელი შრე გააჩნიათ. აღწერილი სტრუქტურები ძირითადად ახალგაზრდა ცხოველებში აღინიშნება. ასე მაგალითად 0.06 გრამიან ლოკოკინებში მათი რაოდენობა საშუალოდ 310-ია, 0.1 გრამიანებში – 150. 1.0-8.0 გრამიან ცხოველებში კი მათი რაოდენობა საშუალოდ 48-100 ფარგლებშია. მუავათა ზემოქმედებით ისინი არ იხსნება და თავიანთ ოპტიკურ სიმკვრივეს ინარჩუნებენ.

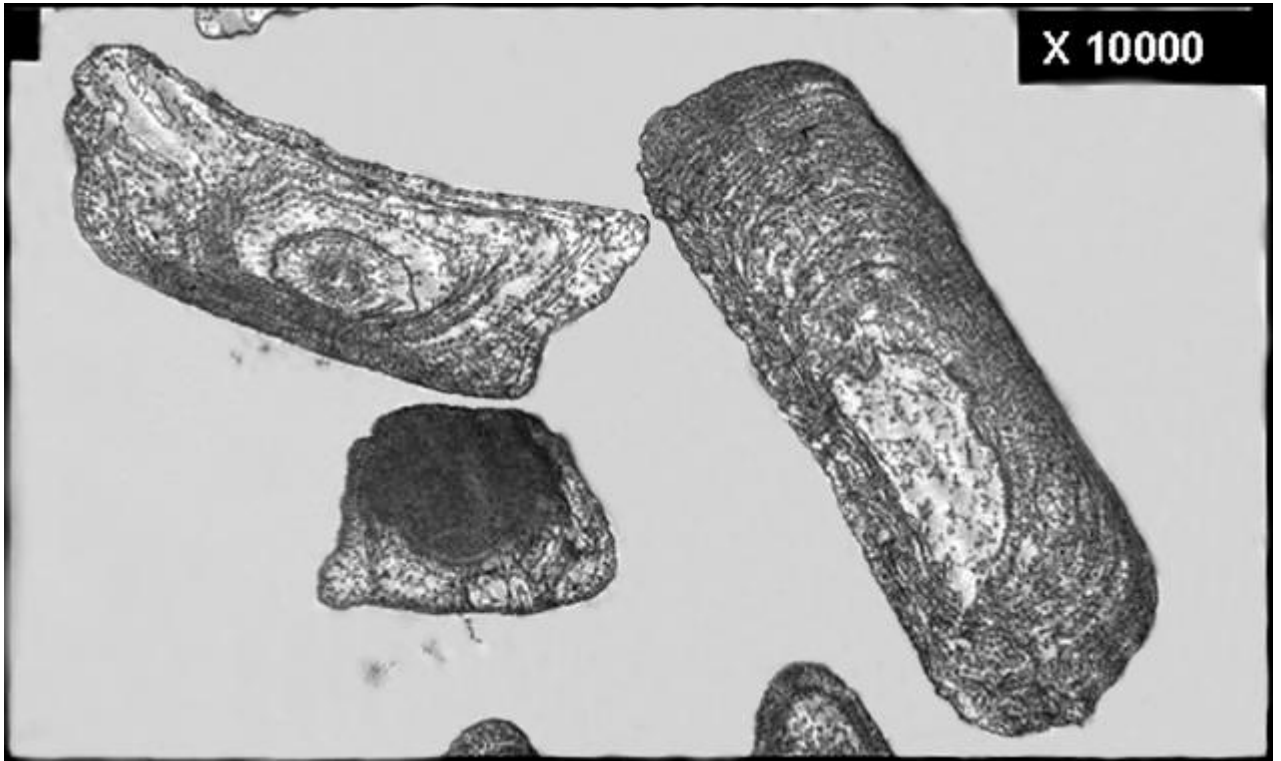


სურ. 28. სტატოკონიების აღნაგობის სქემატური გამოსახულება (ფაზურ-კონტრასტული მიკროსკოპიდან)



სურ. 29. I- რთული სტატოკონიების საერთო რაოდენობა, II- რთული ორბირთვიანი სტატოკონიების რაოდენობა *Helix lucorum* – ის მარჯვენა და მარცხენა სტატოციტებში.

□ მარჯვენა, ■ მარცხენა სტატოციტები

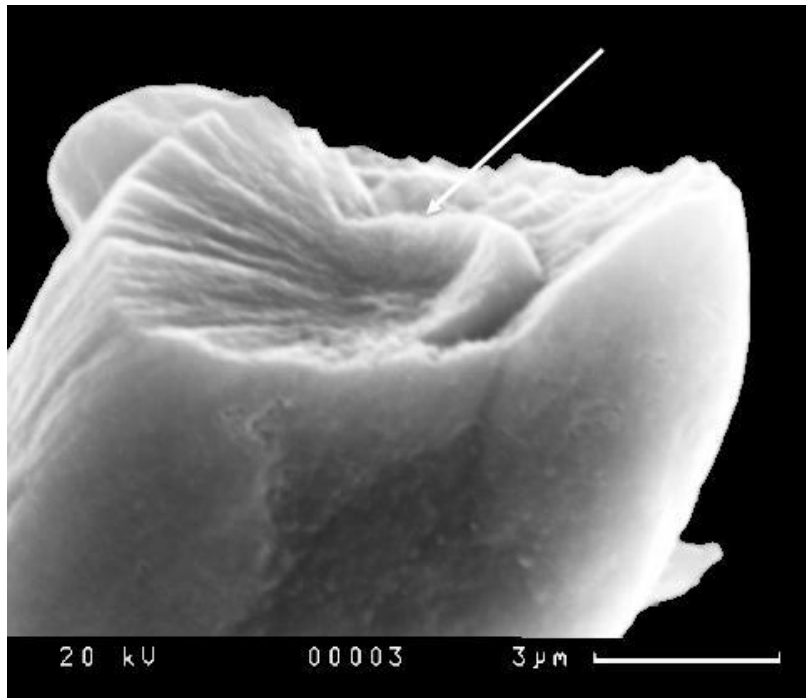


ა

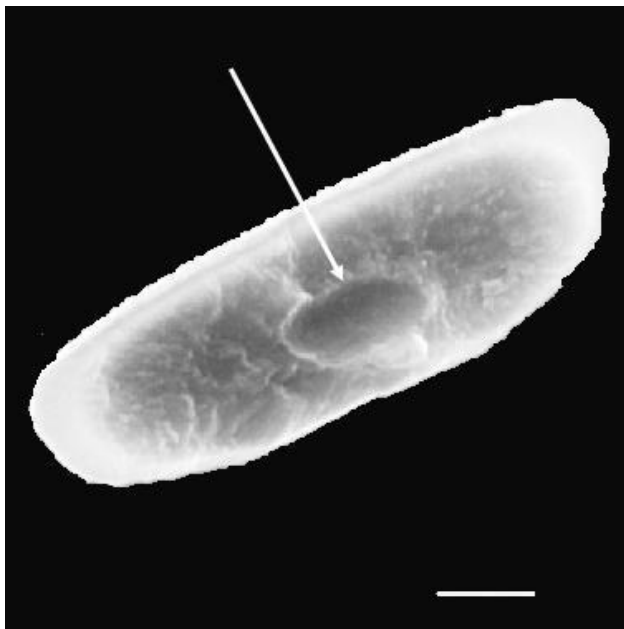


ბ

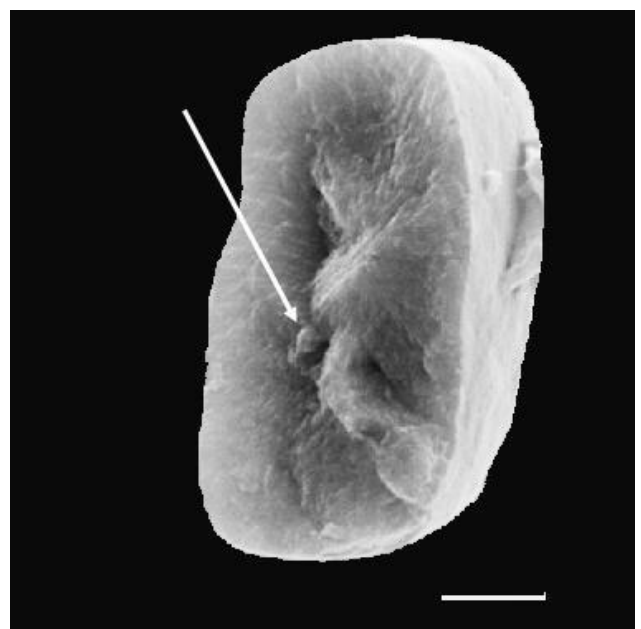
სურ. 30 ა- მარტივი და ბ- რთული სტატოკონიების შიდა სტრუქტურა. ტრანსმისიული ელექტრონული მიკროსკოპი.



ა

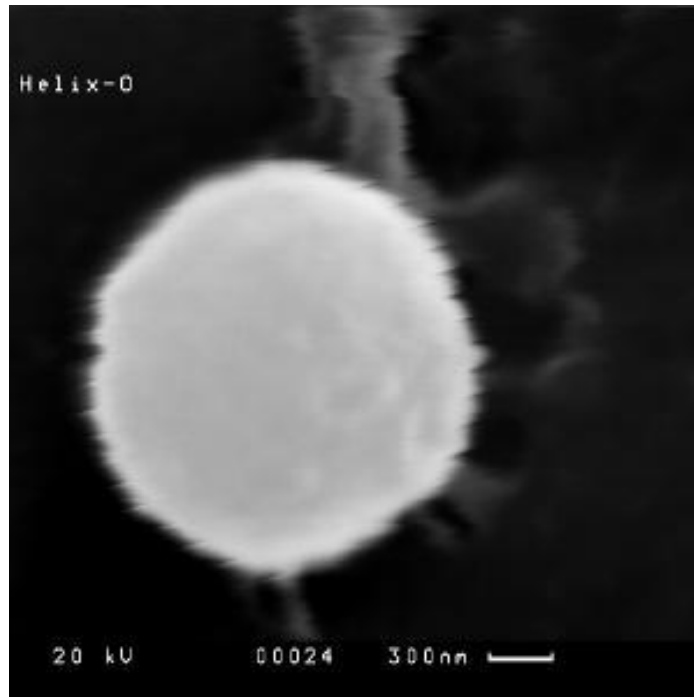


ბ

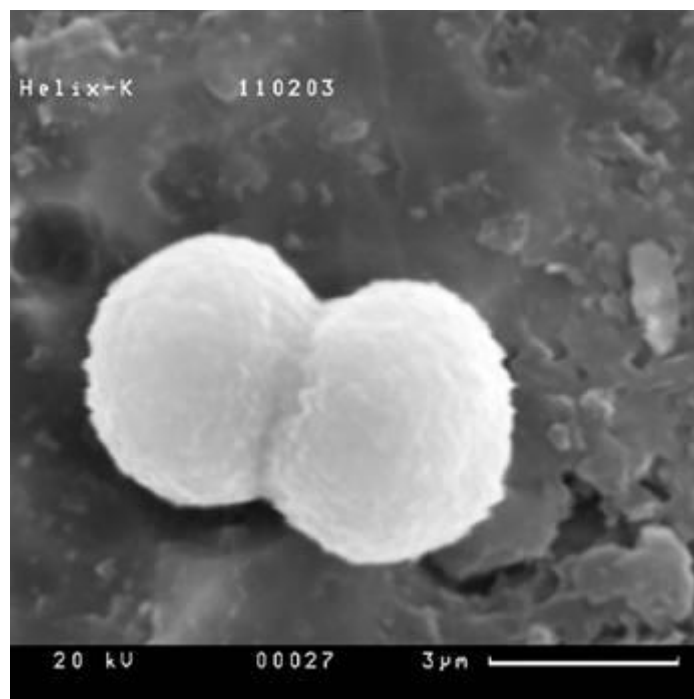


გ

სურ. 31. ა. სტატოკონიის შიდა სტრუქტურა განივ მექანიკურ ნატეხზე. ისრით ნაჩვენებია სტატოკონიის ცენტრალურ ნაწილში განლაგებული კონცენტრული წარმონაქმნის შიშველი უბანი. ბ, გ. სტატოკონიის შიდა სტრუქტურა გასწვრივ მექანიკურ ნატეხზე. ბ – ამოვარდნილი ცენტრალური ნაწილით (ნაჩვენებია ისრით) და გ – შენარჩუნებული ბირთვით (ნაჩვენებია ისრით). მასკანირებული ელექტრონული მიკროსკოპი. მასშტაბი – 3 მკმ.



ა



ბ

სურ. 32. ა – სტატოცისტის ღრუში განლაგებული ოპტიკურად მკვერივი სტრუქტურა, ბ – ერთმანეთთან შეზრდილი სტრუქტურები. მასკანირებელი ელექტრონული მიკროსკოპი. მასშტაბი, ა – 300 ნმ, ბ – 3 მკმ.

3. 2. 4. სტატოკონიების ქიმიური შედგენილობა და კრისტალური სტრუქტურა

მასკანირებელი ელექტრონულმიკროსკოპული კვლევით, «ISIS» სისტემის დახმარებით ჩატარებული მიკროანალიზის შედეგად დადგინდა, რომ სტატოკონიების ძირითადი ქიმიური ელემენტებია Ca, C, და O. სხვა ელემენტებიდან გამოვლენილია Cl, Na, K, S, და Si, რომელთა მასური წილი მერყეობს 0.1- 0.7% -ის ფარგლებში (ცხრილი 5). რენდგენოსპექტრული ანალიზით კრისტალური სტრუქტურა წარმოდგენილია არაგონიტის ფორმით.

ცხრილი 5

H. lucorum-ის სტატოკონიებში ქიმიური ელემენტების შემცველობა წონით პროცენტებში ($M \pm S$), ნორმირებული

გაზომვის მაჩვენებელი	ქიმიური ელემენტები							
	C	O	Na	Si	S	Cl	K	Ca
M	7.41	50.31	0.46	0.21	0.23	0.68	0.44	40.04
s	2.17	4.47	0.13	0.08	0.12	0.18	0.11	5.69

3. 2. 5. სტატოკონიების რაოდენობა ცხოველის ზრდის პროცესში

ჩვენს მიერ ბუნებაში მოპოვებული ყველაზე პატარა 0.016 გრამიანი, ნიჟარის დიამეტრით 3.6 მკმ, ლოკოკონების მარჯვენა სტატოციუსტი შეიცავს 58 ± 4.5 , მარცხენა კი 61 ± 3.7 სტატოკონიას. 1.0 გრამამდე მასის ლოკოკონებში სტატოკონიების რაოდენობა თანდათანობით იზრდება და მარჯვენა სტატოციუსტში შეადგენს 396 ± 12.6 , მარცხენაში კი 402 ± 14.3 . 1-იდან 2 გრამამდე მასის ცხოველებში სტატოკონიების რაოდენობის ზრდა არ გამოვლინდა. 4 და 5 გრამი მასის ცხოველების სტატოციუსტებში სტატოკონიების რაოდენობა იზრდება საშუალოდ 120-130 ერთეულით და მარჯვენა სტატოციუსტებში შეადგენს 528 ± 18.9 და 534 ± 28.6 –ს, მარცხენაში კი 522 ± 18.03 და 538 ± 42.7 შესაბამისად. 6 გრამი მასის ლოკოკონების ორივე სტატოციუსტებში სტატოკონიების რაოდენობა კვლავ საშუალოდ 110-120 ერთეულით იზრდება და შეადგენს 641 ± 19.5 (მარჯვენაში) და 646 ± 21.5 (მარცხენაში). 7 გრამი მასის მქონე ლოკოკონებში სტატოკონიების რაოდენობა მკვეთრად ეცემა. ეს სხვაობა 6 გრამიანი ცხოველების მონაცემებთან შედარებით შეადგენს საშუალოდ 107 - 102 ერთეულს მარჯვენა და მარცხენა სტატოციუსტებში შესაბამისად. 8 გრამიან ცხოველებში იწყება სტატოკონიების რაოდენობის ზრდა და 13 და 15 გრამიანი ცხოველების მარჯვენა სტატოციუსტებში შეადგენს 587 ± 17.7 და 676 ± 26.3 და მარცხენაში 580 ± 19.2 და 684 ± 31.7 შესაბამისად. 20 გრამი მასის მქონე ლოკოკონების სტატოციუსტებში სტატოკონიების რაოდენობა უმნიშვნელოდ მატულობს 15 გრამიანთან შედარებით და შეადგენს მარჯვენა სტატოციუსტში

679±20.8-ს და მარცხენაში 698±27.2-ს (ცხრილი 6. I, II). სტატოკონიების რაოდენობის ზრდის ხასიათი ცხოველის პოსტნატალურ ონტოგენეზში მასის და ნიჟარის დიამეტრის ზრდის შესაბამისად გამოსახულია გრაფიკულად (სურ. 33). ხოლო სტატოკონიების რაოდენობის ნამატი გამოსახულია გრაფიკულად ცხოველის მასის და ნიჟარის დიამეტრის ზრდის შესაბამისად. როგორც გრაფიკებიდან ჩანს 0.016-დან 1.0 გრამი მასის და 3.6–13.6 მმ ნიჟარის დიამეტრის მქონე ლოკოკინებში სტატოკონიების რაოდენობის ზრდა მიმდინარეობს სიჩქარით 348 სტატოკონია ერთ გრამ მასაზე; 2-დან 6 გრამი მასის და 18.8–27.4 მმ ნიჟარის დიამეტრის მქონე ლოკოკინებში საშუალო სიჩქარით 63 სტატოკონია ყოველ ერთ გრამ მასაზე; 8 გრამიდან კი საშუალო სიჩქარით - 15 სტატოკონია ყოველ ერთ გრამ მასაზე. სტატოკონიების მაქსიმალურ ნამატს ადგილი აქვს 2-იდან 5 გრამი მასის და შესაბამისად 18.75 და 24.98 მმ ნიჟარის დიამეტრის მქონე ცხოველებში. 6–8 გრამის ინტერვალში, (ნიჟარის დიამეტრი შესაბამისად 26.85 და 32.14 მმ), სტატოკონიების ნამატი არ აღინიშნება (სურ. 34). ყველა შემთხვევაში სტატოკონიების რაოდენობა მარჯვენა და მარცხენა სტატოციტებში სარწმუნოდ არ განსხვავდება ერთმანეთისაგან. აღმოჩნდა, რომ სტატოკონიების რაოდენობის ზრდის დამოკიდებულება ცხოველის მასის და ნიჟარის დიამეტრის ზრდასთან, უფრო თანმიმდევრულია, ვიდრე ეს დამოკიდებულება ცხოველის ასაკთან, რადგან ჩვენი მონაცემებით გვხვდება ლოკოკინები ზრდასრული ცხოველებისათვის დამახასიათებელი ნიშნებით, რომელთა მასა არა უმეტეს 10 გრამია, ნიჟარის დიამეტრით 33.7±0.2 მმ (იხილეთ თავი 2. ქვეთავი 2.1. გვ. 24).

ცხრილი 6

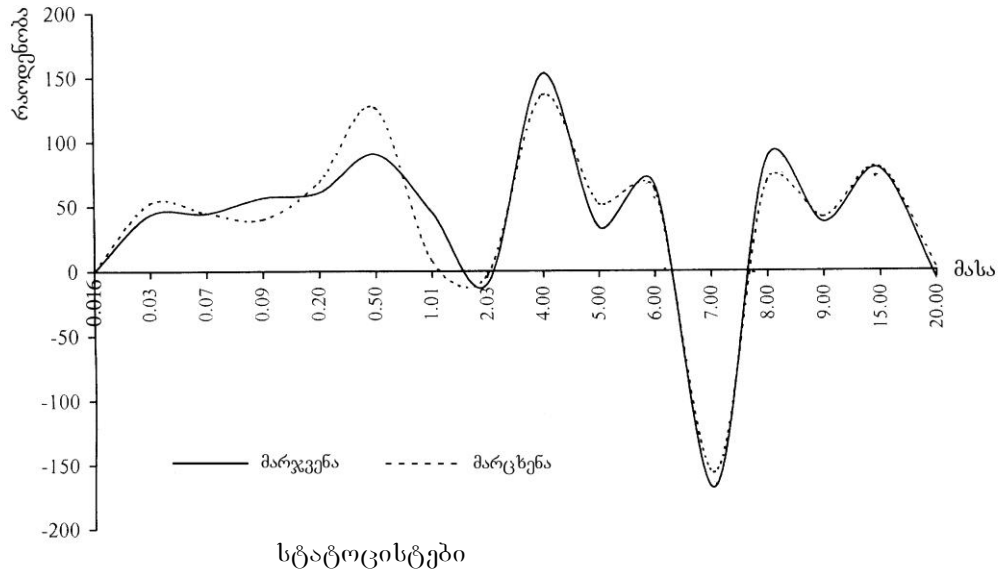
სტატოკონიების საერთო რაოდენობა, მარტივი და რთული სტატოკონიების რაოდენობა ($M \pm m$) სხვადასხვა მასის და ნიჟარის დიამეტრის *Helix lucorum* –ის მარჯვენა (I) და მარცხენა (II) სტატოციტებში

მასა (გ)	ნიჟარის დიამეტრი (მმ)	მარჯვენა სტატოციტი																მუქი სტოკ.	დაშლილი სტოკ.
		საერთო რაოდენობა	მარტივი 1-ბირთვიანი სტატოკ.	რთული (მრავალბირთვიანი) სტატოკონიები															
				საერთო რაოდ.	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	>12			
0.016±0.003	3.6±0.18	58±4.5	52±4.0	6±1.3	5±1.0	0.6±0.3	0.13±0.1	-	0.13±0.1	1±0.1	-	-	-	-	-	-	-	1.8±1.1	0.13±0.1
0.03±0.001	4.1±0.04	116±9.2	98±6.6	19±3.4	15±2.3	13±1.1	0.4±0.1	0.3±0.1	0.1±0.01	-	-	-	-	-	-	-	-	0.5±0.3	1.1±0.6
0.07±0.004	6.3±0.06	161±9.8	139±9.5	22±2.2	18±2.1	2±0.4	1.2±0.4	0.1±0.09	1±0.1	-	-	-	0.1±0.09	-	-	-	-	3.2±1.1	2.2±0.7
0.093±0.002	6.3±0.12	194±7.5	161±5.5	34±3.8	23±2.6	5.6±1.2	2.4±0.6	1.4±0.3	0.8±0.3	0.4±0.2	0.25±0.2	0.13±0.1	-	0.13±0.1	-	-	-	5.0±1.2	1.9±0.7
0.2±0.001	7.8±0.16	273±6.6	226±10.1	48±5.1	35±4.1	7±0.9	2.5±0.6	1.5±0.4	1±0.4	0.2±0.1	0.1±0.11	0.2±0.13	0.1±0.1	-	-	0.1±0.1	-	2.7±0.5	2.0±0.35
0.5±0.002	11.0±0.27	347±8.1	291±10.0	56±7.3	43±6.5	7±1.5	2.5±0.45	1.8±0.18	1±0.3	0.13±0.1	0.25±0.1	-	-	0.13±0.1	-	-	-	6.0±1.3	3.5±0.8
1.0±0.01	13.6±0.05	396±12.6	338±10.6	58±6.0	43±4.8	9±1.6	2.8±0.4	1.6±0.43	1±0.3	0.25±0.2	0.12±0.1	-	0.12±0.1	0.25±0.2	-	-	-	2.0±0.6	1.4±0.4
2.0±0.02	18.8±0.15	402±17.2	335±9.4	67±8.6	53±6.4	9.5±1.8	2.2±0.25	1.5±0.3	0.9±0.3	0.1±0.1	0.3±0.1	-	-	-	-	-	-	4.0±1.7	2.0±0.75
4.0±0.001	24.4±0.19	528±18.6	448±14.9	80±9.7	52±6.8	11±2.9	3.3±0.6	1.4±0.2	1±0.3	0.4±0.2	0.2±0.1	-	-	-	0.13±0.1	0.2±0.2	7.8±1.0	3.0±2.3	
5.0±0.03	25.2±0.26	534±28.6	451±27.3	83±6.7	63±5.6	13±1.6	3±0.6	1±0.3	1.2±0.2	0.4±0.2	0.2±0.1	-	0.2±0.1	-	-	0.1±0.11	1.8±0.4	0.7±0.4	
6.04±0.04	27.4±0.69	637±21.4	535±25.2	102±13.8	77±9.1	15±2.2	5±1.5	1.7±0.67	1.5±0.7	1.2±0.5	0.3±0.1	0.2±0.17	0.1±0.1	-	0.09±0.09	0.2±0.1	3.3±0.8	0.5±0.3	
7.03±0.005	27.6±0.09	534±31.7	455±26.4	79±8.9	58±6.2	13±2.2	5±1.3	1.4±0.3	0.4±0.2	0.2±0.1	0.13±0.1	-	-	0.07±0.06	-	0.2±0.09	4.0±0.5	0.7±0.2	
8.0±0.01	31.7±0.35	565±18.8	477±12.5	88±9.4	65±6.4	12±1.9	6±1.7	2.6±0.5	1.5±0.5	0.4±0.3	0.25±0.1	-	0.3±0.1	-	-	-	6.0±2.0	1.0±0.4	
10.03±0.04	33.7±0.2	585±16.0	472±19.9	114±13.2	85±8.1	18±3.8	5.2±1.5	2±0.55	1.2±0.5	0.8±0.3	0.5±0.2	0.1±0.1	-	0.09±0.09	-	0.2±0.11	2.0±0.5	1.4±0.6	
13.0±0.06	35.5±0.26	587±17.7	504±19.9	83±12.2	69±8.8	9±2.4	2.7±0.6	0.9±0.2	0.9±0.3	0.1±0.09	0.1±0.09	-	-	-	-	-	11.0±2.5	3.0±0.68	
15.2±0.05	36.7±0.32	676±26.3	488±24.4	189±27.4	112±10	35±6.7	16±4.3	8±2.5	5.4±1.1	3±0.9	2.2±0.6	1.3±0.5	1.3±0.8	0.5±0.2	0.8±0.4	1.9±0.9	3.0±0.7	1.7±0.7	
20±0.1	40.2±0.48	679±20.8	545±29.6	134±16.1	89±7.6	25±4.1	10±2.7	4.5±0.3	3±0.7	0.8±0.3	1.1±0.4	0.2±0.1	0.3±0.2	-	0.1±0.11	-	3.5±0.9	0.9±0.5	

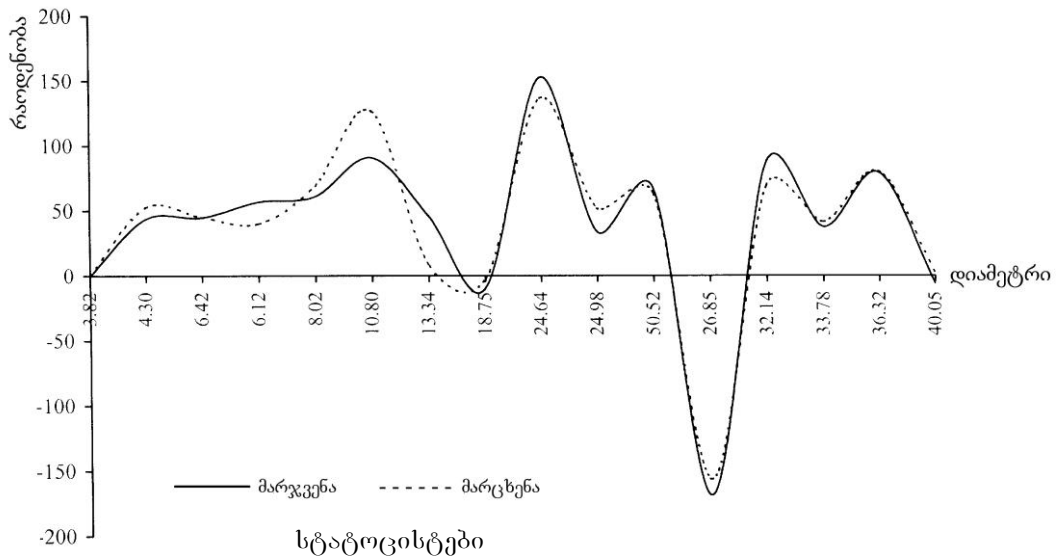
მარცხენა სტატოცისტი																	
სტატოკ. საკრ. რაოდ.	მარტივი I-ბირთ სტატოკ.	რთული (მრავალბირთვიანი) სტატოკონიები													მუქი სტატოკ.	დაშლილი სტატოკ.	
		საერთო რაოდ.	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	>12			
61±3.7	54±2.8	7±1.2	6±1.1	0.9±0.15	0.13±0.12	0.13±0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.5±0.9	-
116±9.1	102±9.4	15±1.5	12±1.1	1.5±0.4	0.4±0.1	0.1±0.1	0.2±0.2	-	-	-	-	-	-	-	-	0.2±0.14	0.9±0.61
159±6.0	137±5.4	22±2.5	18±2.1	3±0.5	0.5±0.3	0.3±0.28	1±0.1	1±0.1	-	-	0.1±0.09	-	-	-	-	1.6±0.9	1.7±0.7
195±4.2	162±5.3	33±2.9	24±2.0	4.5±0.9	2.5±0.6	0.9±0.28	0.6±0.2	0.25±0.2	-	-	-	-	-	-	-	5.0±1.1	3.0±0.8
276±12.5	233±10.3	44±3.8	35±3.1	5±0.6	2.4±0.6	0.5±0.3	0.2±0.1	0.2±0.1	0.1±0.11	0.1±0.11	-	-	-	-	-	2.3±0.7	1.7±0.5
380±10.6	315±13.7	66±6.0	48±3.0	10±1.7	3.8±1.3	1.9±0.46	0.6±0.2	0.5±0.2	-	0.13±0.12	-	0.25±0.14	-	0.13±0.12	-	5.0±0.9	4.6±1.1
402±14.3	344±12.5	59±7.3	48±6.2	6±1.2	2.8±0.76	1.4±0.4	0.25±0.1	0.13±0.12	0.125±0.12	-	0.125±0.12	-	-	-	-	1.8±0.8	1.9±1.0
408±13.2	343±14.6	66±6.5	55±5.7	8±1.7	1.5±0.3	2.3±0.3	0.3±0.1	-	0.1±0.11	-	0.11±0.1	-	-	-	0.1±0.11	4.2±0.9	0.9±0.5
522±18.03	446±13.8	76±6.4	58±4.6	9±1.8	4±0.6	2.2±0.5	1.4±0.27	0.25±0.17	0.125±0.12	-	-	-	-	-	0.25±0.45	7.4±1.5	2.4±0.5
538±42.7	437±36.5	101±16.7	77±12.7	15±3.3	5.6±1.1	0.9±0.5	0.8±0.2	0.1±0.11	0.3±0.14	-	-	0.1±0.11	0.2±0.11	-	-	3.3±0.6	-
646±19.5	546±21.2	100±14.8	77±9.2	13±3.2	5±1.5	2.5±0.97	1.2±0.36	0.2±0.11	0.18±0.11	0.09±0.09	-	-	-	-	0.36±0.26	3.5±0.8	1.1±0.58
544±26.4	471±24.4	73±6.9	56±4.5	12±2.9	3.8±0.7	0.9±0.24	0.5±0.2	0.2±0.09	0.07±0.06	-	-	-	0.13±0.08	-	-	4.0±0.8	1.6±0.46
562±13.8	484±10.9	78±12.3	58±8.5	13±3.2	4±1.0	1.8±0.8	0.8±0.3	0.25±0.08	0.125±0.12	-	-	0.13±0.12	0.13±0.12	-	-	6.0±0.9	1.1±0.59
598±20.4	490±24.6	108±10.8	78±8.7	17±2.8	8±0.25	1.5±0.5	1.5±0.28	0.45±0.18	0.27±0.18	0.09±0.09	0.2±0.17	0.27±0.18	0.2±0.17	0.4±0.17	-	4.0±0.6	0.6±0.4
580±19.2	504±23.5	75±8.7	58±6.6	12±1.6	3.3±0.6	1.1±0.16	0.9±0.34	0.2±0.12	0.1±0.09	0.1±0.11	-	-	-	-	-	13.0±2.2	3.9±0.66
684±31.7	504±32.8	180±20.7	104±8.8	35±3.4	14±2.9	9±2.6	6±1.2	3.5±1.0	3.2±0.76	1.4±0.6	1.1±0.6	0.9±03	0.4±0.4	1.4±0.5	-	2.2±0.3	1.3±0.49
698±27.2	556±19.0	143±13.4	94±6.4	28±3.4	11±2.6	4±0.8	3±1.0	0.67±0.17	0.4±0.2	0.3±0.14	0.2±0.13	-	0.2±0.13	0.3±0.14	-	3.4±0.8	1.0±0.4

II

M – საშუალო არითმეტიკული, m – სტანდარტული შეცდომა



I



II

სურ. 34. *Helix lukorum*- ის სტატოციტების რაოდენობის ნამატი ლოკოკინას მასის და II- ნიჟარის ღიამეტრის ზრდის შესაბამისად. (n= 170).

3.3. უწონადობის გავლენა სტატოცისტის სტრუქტურულ ორგანიზაციაზე

3.3.1. 40 დღიანი ექსპერიმენტი

40 დღე უწონადობაში ექსპონირებული 13 და 2 გრამიან ლოკოკინებში სტატოცისტის გარე კედლის დიამეტრი შეადგენს საშუალოდ 180 და 168 მკმ-ს შესაბამისად (ცხრილი 7).

მგრძნობიარე უჯრედები. საექსპერიმენტო ცხოველების სტატოცისტების შიდა კედლის ამომფენ ეპითელიუმში განლაგებულია ცამეტი მგრძნობიარე უჯრედი. მგრძნობიარე უჯრედების ციტოპლაზმის რეაქცია რნმ-ზე, პრეპარატების პირონინით შეღებვის ინტენსივობიდან გამომდინარე, გამოხატულია ვარდისფერი პირონინოფილური მარცვლებით, რომლებიც დიფუზურად განაწილებულია მთელ ციტოპლაზმაში.

უჯრედების სამივე მეტრული პარამეტრებიდან (სიგრძე, სიგანე, სიმაღლე) 13 გრამიან ლოკოკინებში სიგრძის მაჩვენებლები მერყეობს 78–133 მკმ-ის, სიგანე - 55-90 მკმ-ის და სიმაღლე კი 5.5–11 მკმ-ის ფარგლებში; 2 გრამიან ცხოველებში 75–115, 51–85 და 5.5–12 მკმ-ის ფარგლებში შესაბამისად. ამ პარამეტრების საშუალო მაჩვენებლები თითოეული უჯრედისათვის მოცემულია ცხრილში (ცხრილი 8).

უჯრედების ციტოპლაზმა ვაკუოლიზირებულია. სტატოცისტის პირველი, ვარსკვლავისებური უჯრედის ციტოპლაზმაში დიფუზურად განაწილებულია 2-3 მკმ დიამეტრის მქონე მრავალრიცხოვანი ვაკუოლი. სტატოცისტის წინა სარტყლის ვენტრალური (მეორე და მესამე) უჯრედების ციტოპლაზმა შეიცავს არათანაბრად განაწილებულ, მაქსიმუმ 2–7 მკმ დიამეტრის მქონე ვაკუოლებს. ხოლო ამავე სარტყლის დორსალური ზედაპირის (მეოთხე და მეხუთე) უჯრედებში კი ასეთივე ზომის ვაკუოლებთან ერთად აღინიშნება ერთეული 8–15 მკმ დიამეტრის მქონე ვაკუოლებიც. სტატოცისტის შუა, ეკვატორის სარტყლის ვენტრალური (მეექვსე) და დორსალური (მეცხრე) უჯრედები თითქმის ერთნაირი დიამეტრის მქონე (7–12 მკმ) ვაკუოლებს შეიცავს. ამავე სარტყლის მედიალური (მეშვიდე) უჯრედში 2 ან 3 დიდი დიამეტრის მქონე ვაკუოლებია განლაგებული, რომელთა დიამეტრი 35–45 მკმ-ია. ხოლო ლატერალური (მერვე) უჯრედი, შეიცავს 7-12 მკმ დიამეტრის მქონე ვაკუოლებისაგან შემდგარ, თითქმის უჯრედის მთელ სიგრძეზე გაჭიმულ ძეწკვისებურ სტრუქტურას. სტატოცისტის უკანა სარტყლის ოთხივე უჯრედის ციტოპლაზმაში მოთავსებულია მრავალი, 2–7 მკმ დიამეტრის დიფუზურად განლაგებული ვაკუოლები. დიდი ზომის ვაკუოლები შეიცავენ ოპტიკურად მკვრივ სტრუქტურებს, რომლებიც განლაგებულია მათ პერიფერიებზე და ზოგჯერ მთლიანად ავსებენ ვაკუოლის ამ უბანს. უკანასკნელ შემთხვევაში ვაკუოლი ებჯინება უჯრედის აპიკალურ ზედაპირს, რის გამო იგი ძლიერ ამოხნეკილია სტატოცისტის ღრუსკენ.

უჯრედის ბირთვი მოთავსებულია ციტოპლაზმის ცენტრალურ ნაწილში. მათი ფორმები ნორმის მსგავსად მომრგვალო ან ოვალურია არასწორი კონტურებით. მრგვალი ბირთვის დიამეტრი საშუალოდ 18.2 მკმ-ია, ოვალურის დიდი და პატარა დიამეტრებია 18 მკმ და 5 – 10 მკმ შესაბამისად. კარიოპლაზმა შეიცავს წვრილმარცვლოვან ქრომატინს. ოპტიკურად მკვრივი ბირთვაკები განლაგებულია ექსცენტრულად. მათ შორის 2–2 ბირთვაკს შეიცავს სტატოცისტის მე-2-დან მე-11 უჯრედების ჩათვლით. დანარჩენი – პირველი, მეორემეტე და მეცამეტე უჯრედები შეიცავენ 3–3 ბირთვაკს. შეღებვის ინტენსივობიდან გამომდინარე ბირთვაკები ხასიათდება რნმ-ს მაღალი კონცენტრაციით (რეაქცია

პირობებზე მუქი წითელი).

საყრდენი უჯრედები. საყრდენი უჯრედები განლაგებულია მგრძობიარე უჯრედების ირგვლივ. სინათლის მიკროსკოპში მათი ციტოპლაზმა მკრთალი ზოლის სახით ჩანს ანათალზე. ციტოპლაზმის გაბრტყელებულ ბაზალურ ზედაპირზე განლაგებულია ოვალური ან არასწორი ფორმის ბირთვი. ისინი მდიდარია ქრომატინით. ბირთვების დიდი და პატარა დიამეტრებია 9.1 – 14.7 და 4.2 - 7.7 მკმ შესაბამისად.

სტატოკონიები. სტატოციტის ღრუში განლაგებული სტატოკონიების უმეტესობა ოვალური ფორმისაა. გვხვდება აგრეთვე მომრგვალო ან წაგრძელებული ფორმის სტატოკონიები. მათი შიდა სტრუქტურა: ცენტრალური ნაწილი – ბირთვი და მის გარშემო განლაგებული კონცენტრული და რადიალური შრეები კარგად ვლინდება როგორც კრეზილ-ვიოლეტით, ისე ტოლუიდინით შედგებილ ანათალზე. ტრანსმისიული ელექტრონულმიკროსკოპული გამოკვლევებით სტატოკონიების ზედაპირზე აღინიშნება გარკვეული სახის წანაზარდები, რომლებიც რელიეფურ ფორმას აძლევენ მის ზედაპირს. წანაზარდები ზოგჯერ მთლიანად ფარავენ სტატოკონიების მთელ ზედაპირს. გარდა ამისა გამოვლენილია ნემსისებური ფორმის კრისტალური წარმონაქმნები, რომლებიც კონისებურად შეკრული, ერთგვარად “ზის” სტატოკონიის ზედაპირზე (სურ. 35. ა, ბ, გ).

სტატოკონიების მორფომეტრული პარამეტრებიდან სიგრძის მაჩვენებლები შეადგენს 3-28 მკმ-ს, სიგანის კი 1.7-15 მკმ-ს. მათი ფართობი მერყეობს ფართო დიაპაზონით: 13 გრამიან ცხოველებში 48-391² მკმ-ის, 2 გრამიანებში კი 48-313 მკმ²-ის ფარგლებში. სტატოკონიების საშუალო ფართობი 13 გრამიან ცხოველებში შეადგენს 160 მკმ² -ს, 2 გრამიანებში 150 მკმ² - ს. სტატოკონიების პატარა, საშუალო და დიდი ფრაქციების რაოდენობა და მათი შესაბამისი ფართობები მოცემულია ცხრილში (ცხრილი 9). 13 გრამიან ცხოველებში ამ ფრაქციების სტატოკონიების განაწილების ასეთი თანაფარდობა აღინიშნება: 6.6%, 51.6% და 41.8% შესაბამისად; ხოლო 2 გრამიანებში – 19.15%-ს, 60.9%-ს და 19.9% შესაბამისად. სტატოკონიების ფრაქციათა კლასებად განაწილების პისტოგრამაზე, 13 გრამიან ცხოველებში აღინიშნება უმნიშვნელო ასიმეტრია, ხოლო 2 გრამიანებში მარჯვენა მხარის ასიმეტრია და ორი მაქსიმალური პიკი საშუალო ფრაქციაში (სურ. 36. I; 37 I).

3. 3. 2. 43 დღიანი ექსპერიმენტი

43 დღე უწონადობაში ექსპონირებული 0.5 გრამიანი ლოკოკინების სტატოციტების გარე კედლის დიამეტრი პარაფინიან ანათალზე საშუალოდ შეადგენს 165 მკმ-ს; ხოლო ნახევართხელ ანათლებზე 170 მკმ-ს.

მგრძობიარე უჯრედები. საექსპერიმენტო ლოკოკინების სტატოციტებში მათი შიდა კედლის ამომფენი ეპითელი შედგება 13 მგრძობიარე უჯრედისაგან. მგრძობიარე უჯრედების მეტრული პარამეტრების მონაცემებიდან გამომდინარე მათი სიგრძე მერყეობს 72-101 მკმ-ის, სიგანე 54-84 მკმ-ის და სიმაღლის მაჩვენებლები – 5-12.5 მკმ-ის ფარგლებში. თითოეული უჯრედისათვის ამ პარამეტრების საშუალო მაჩვენებლები მოცემულია ცხრილში (ცხრილი 8).

უჯრედების ციტოპლაზმის ვაკუოლიზაცია შენარჩუნებულია ყველა სერიაში. ვაკუოლები ყოველ უჯრედში განაწილებულია ნორმის შესაბამისად. სტატოციტის ვარსკვლავისებური (პირველი) უჯრედის ციტოპლაზმაში დიფუზურად

განაწილებულია 2–3 მკმ დიამეტრის მრავალრიცხოვანი ვაკუოლი, პერიფერიებში კი ვაკუოლების დიამეტრი ოდნავ იზრდება და შეადგენს 2–7 მკმ-ს. სტატოციტის წინა სარტყლის ვენტრალურ უჯრედების (მეორე და მესამე) ციტოპლაზმაში ვაკუოლების ზომები საშუალოდ 2–7 მკმ-ია. ამავე სარტყლის დორსალურ (მეოთხე და მეხუთე) უჯრედების ციტოპლაზმაში გვხვდება 7–12 მკმ დიამეტრის ვაკუოლებიც. სტატოციტის შუა, ეკვატორის სარტყლის ვენტრალური (მექქესე) და დორსალური (მეცხრე) უჯრედების ციტოპლაზმაში არათანაბრად განაწილებულია 1.5–12.5 მკმ დიამეტრის მქონე ვაკუოლები. ამავე სარტყლის მედიალურ (მეშვიდე) უჯრედის ციტოპლაზმაში წარმოდგენილია ყველაზე დიდი დიამეტრის 2–3 ვაკუოლი (15–25 მკმ) ან ერთი გიგანტური – დიდი დიამეტრით 44–45 მკმ; ხოლო ლატერალურ (მერვე) უჯრედის ციტოპლაზმაში 5–12.5 მკმ დიამეტრის მქონე ვაკუოლებისაგან შემდგარი ძეწკვისებურად განლაგებული სტრუქტურის სიგრძე საშუალოდ 45–55 მკმ-ს შეადგენს. სტატოციტის უკანა სარტყლის ოთხივე უჯრედში ციტოპლაზმა შეიცავს მრავალ, დიფუზურად განლაგებულ ვაკუოლებს დიდი და პატარა დიამეტრებით 7 მკმ და 2.5 მკმ შესაბამისად. ვაკუოლების მორფომეტრული მონაცემებიდან ჩანს, რომ მათი დიდი და პატარა დიამეტრები ანათალზე ცვალებადობს 2.5–45 მკმ-ის და 1.25–12.5 მკმ-ის ფარგლებში შესაბამისად. აქედან გამომდინარე მათი ფართობის საშუალო მაჩვენებლები მერყეობს 18–48 მკმ² –ის ფარგლებში. ყოველ უჯრედისათვის ვაკუოლების საშუალო ფართობის მაჩვენებლები მოცემულია ცხრილში (ცხრილი 10).

ნახევართხელ ანათლებზე ვაკუოლებში აღინიშნება მრავალი 1-1.5 მკმ დიამეტრის ოპტიკურად მკვრივი, მრგვალი სტრუქტურები. რომლებიც ძირითადად პერიფერიებზეა განლაგებული. ასეთი სტრუქტურის შემცველი ვაკუოლები უფრო ხშირად გვხვდება სტატოციტის წინა და ეკვატორის სარტყლის უჯრედებში (სურ 38. ა). ელექტრონულ-მიკროსკოპულმა გამოკვლევებმა აჩვენა, რომ მგრძნობიარე უჯრედების ციტოპლაზმაში გრანულარულ და ჰიალინურ შრეების საზღვარზე ისე, როგორც ნორმაში, განლაგებულია მისი სპეციფიკური სტრუქტურა – ხვეულა.

უჯრედების ბირთვი მოთავსებულია ციტოპლაზმის ცენტრალურ ნაწილში. სინათლის მიკროსკოპში ბირთვის ფორმები მომრგვალო ან ოვალურია, არასწორი კონტურებით. მომრგვალო ბირთვის დიამეტრი საშუალოდ 18.8 მკმ-ია, ოვალურის დიდი და პატარა დიამეტრები შესაბამისად 21 მკმ და 6–7 მკმ. კარიოპლაზმა შეიცავს მრავალ უწვრილეს ქრომატინს, იშვითად კი პერიფერიებში განლაგებულ ბელტისებური ქრომატინი. ოპტიკურად მკვრივ ბირთვაკებს ბირთვში უკავიათ ექსცენტრული მდებარეობა. 2–2 ბირთვაკს შეიცავს სტატოციტის მეორე – მეთერთმეტე უჯრედები, 3–3 ბირთვაკს – პირველი, მეთორმეტე და მეცამეტე უჯრედები. ბირთვაკები ხასიათდებიან რნმ-ს მაღალი კონცენტრაციით (რეაქცია პირონინზე მუქი წითელი).

საყრდენი უჯრედები. ყოველი მგრძნობიარე უჯრედების ირგვლივ განლაგებულია 5-6 საყრდენი უჯრედი. მათი ციტოპლაზმა მკრთალია. უჯრედის ბირთვი ციტოპლაზმის ბაზალურ ნაწილშია მოთავსებული. იგი სხვადასხვა ფორმისაა (ოვალური, წაგრძელებული) არასწორი კონტურებით. კარიოპლაზმა მდიდარია ოპტიკურად მკვრივი ქრომატინით. რის გამო ბირთვაკი ძნელად შესამჩნევია. ბირთვის დიდი და პატარა დიამეტრებია 9.1–14.7 და 4.2–7.7 მკმ შესაბამისად.

სტატოკონიები. სტატოკონიების უმრავლესობა ანათალზე ნორმის მსგავსად ოვალური ფორმისაა. გვხვდება აგრეთვე მომრგვალო, წაგრძელებული ფორმის სტატოკონიები. სტატოკონიების შიდა სტრუქტურა კარგად არის გამოხატული

ტოლუიდინით შეღებილ პრეპარატებზე. ნახევართხელ ანათლებზე სტატოკონიების ზედაპირზე გაბნეულია მრავალი, ოპტიკურად მკვრივი სტრუქტურები. ისინი როგორც ზომით, ისე ოპტიკური სიმკვრივით იდენტურია მგრძობიარე უჯრედების ვაკუოლებში განლაგებული ასევე ოპტიკურად მკვრივი სტრუქტურების.

3. 3. 3. 102 დღიანი ექსპერიმენტი.

102 დღე უწონადობაში ექსპონირებულ 13 გრამიანი ლოკოკინების სტატოციტის გარე კედლის დიამეტრი პარაფინიან ანათალზე საშუალოდ 180 მკმ-ია.

მგრძობიარე უჯრედები. სტატოციტის შიდა კედლის ამომფენი ეპითელიუმი შეიცავს 13 მგრძობიარე უჯრედს. პირონინით შეღებილ პრეპარატებზე მგრძობიარე უჯრედის ციტოპლაზმაში ვლინდება უბნები რნმ-ს სუსტი კონცენტრაციით, რაც გამოსატულია დიფუზურად განაწილებული ვარდისფერი პირონინოფილური მარცვლებით. არის შემთხვევები როდესაც ლოკალურად, უჯრედის ბაზალურ ზედაპირზე, რნმ-ს მაღალი კონცენტრაცია ვლინდება (მუქი წითელი შეღებვა).

უჯრედების მორფომეტრული პარამეტრებიდან სიგრძის მაჩვენებლები მერყეობს 74–114 მკმ-ის, სიგანის 58–87 მკმ-ის და სიმაღლის 6–12 მკმ-ის ფარგლებში. თითოეული უჯრედისათვის ამ პარამეტრების საშუალო მაჩვენებლები მოცემულია ცხრილში (ცხრილი 8).

უჯრედების ციტოპლაზმაში ვაკუოლების განლაგების თავისებურება შეესაბამება ნორმას. სტატოციტის პირველი უჯრედის ციტოპლაზმა შეიცავს დიფუზურად განაწილებულ უწვრილეს 2–3 მკმ დიამეტრის ვაკუოლებს, ზოგიერთ შემთხვევაში ვაკუოლის ზომები უჯრედის პერიფერიებში აღწევს 7 მკმ. წინა სარტყლის ვენტრალურ უჯრედებში (მეორე და მესამე) ციტოპლაზმა შეიცავს არათანაბრად განაწილებულ 2–7 მკმ დიამეტრის ვაკუოლებს. დორსალური (მეოთხე და მეხუთე) უჯრედების ციტოპლაზმაში აღინიშნება აგრეთვე ერთეული 8–12 მკმ დიამეტრის მქონე ვაკუოლებიც. სტატოციტის შუა, ეკვატორის სარტყლის ვენტრალური და დორსალური (მექვსე და მეცხრე) უჯრედების ციტოპლაზმაში აღინიშნება მხოლოდ დიდი დიამეტრის (7-12 მკმ) ვაკუოლები. მედიალურ (მეშვიდე) უჯრედის ციტოპლაზმაში წარმოდგენილია ორი- სამი 10–25 მკმ დიამეტრის მქონე ვაკუოლები. ცალკეულ შემთხვევაში ერთი დიდი 15–35 მკმ დიამეტრის ვაკუოლად ერწყმიან ერთმანეთს. ლატერალური (მერვე) უჯრედში საშუალოდ 7-10 მკმ დიამეტრის ვაკუოლები ქმნიან ძეწკვისებურ განლაგებას, რომლის სიგრძე დაახლოებით 45 მკმ-ია. სტატოციტის უკანა სარტყლის ოთხივე (მეათე, მეთერთმეტე, მეთორმეტე და მეცამეტე) უჯრედების ციტოპლაზმა შეიცავს მრავალ დიფუზურად განლაგებულ 2–3 მკმ დიამეტრის ვაკუოლებს. ამ უჯრედების პერიფერიებზე, პირველი უჯრედის მსგავსად ზოგჯერ გვხვდება აგრეთვე 7 მკმ დიამეტრის მქონე ვაკუოლებიც. აღსანიშნავია, რომ ნახევართხელ ანათლებზე ვაკუოლებში აღინიშნება ოპტიკურად მკვრივი, მრგვალი ფორმის, 1–1.5 მკმ დიამეტრის წარმონაქმნები. ელექტრონულ-მიკროსკოპულმა გამოკვლევებმა აჩვენა, რომ მგრძობიარე უჯრედების ციტოპლაზმაში გრანულარულ და ჰიალინურ შრეების საზღვარზე ისე, როგორც ნორმაში, განლაგებულია მისი სპეციფიკური სტრუქტურა – ხვეულა.

უჯრედების ბირთვი მოთავსებულია ციტოპლაზმის ცენტრალურ ნაწილში. იგი მომრგვალო ან ოვალური ფორმისაა, არასწორი კონტურებით. მათი კარიოპლაზმა შეიცავს ძირითადად წვრილმარცვლოვან ქრომატინს. იშვითად კი

გვხვდება ბირთვის გარსის შიდა ზედაპირზე განლაგებული ოპტიკურად მკვრივი, ბელტისებური ქრომატინი. მრგვალი ბირთვის დიამეტრი საშუალოდ 18.8 მკმ-ია, ოვალურის დიდი და პატარა დიამეტრები 18 მკმ და 7 მკმ შესაბამისად. ბირთვში ექსცენტრული მდებარეობა უკავია ოპტიკურად მკვრივ ბირთვაკებს. მათ შორის 2–2 ბირთვაკს შეიცავს სტატოციტის მეორე – მეთერთმეტე უჯრედების ბირთვები, 3–3 ბირთვაკს- პირველი, მეთორმეტე და მეცამეტე უჯრედების. ბირთვაკები გამოირჩევიან რნმ-ს მაღალი კონცენტრაციით პირონინით შეღებვის ინტენსივობიდან გამომდინარე (რეაქცია პირონინზე მუქი წითელი).

საყრდენი უჯრედები. ყოველი მგრძობიარე უჯრედის ირგვლივ განლაგებულია 5-6 საყრდენი უჯრედი. მათი ციტოპლაზმა იმდენად მკრთალია, რომ 5–7 მკმ ანათლებზე ძნელად შესამჩნევია, ხოლო ნახევრად თხელ ანათლებზე კი ვლინდება ოპტიკურად ნათელი ზოლის სახით. საყრდენი უჯრედების ბირთვები ციტოპლაზმის ბაზალურ ნაწილშია მოთავსებული. კარიოპლაზმა მდიდარია ოპტიკურად მკვრივი ქრომატინით. ბირთვების დიდი და პატარა დიამეტრებია 9.1–14.7 მკმ და 4.2–7.7 მკმ შესაბამისად.

სტატოკონიები. სტატოკონიების უმეტესობა ოვალური ფორმისაა. გვხვდება აგრეთვე მომრგვალო, წაგრძელებული და რთული ფორმის სტატოკონიები. მათი შიდა სტრუქტურა, ბირთვი და მის ირგვლივ განლაგებული კონცენტრული და რადიალური შრეები კარგად ჩანს როგორც ტოლუიდიდით, ისე კრეზილ-ვიოლეტით შეღებილ პრეპარატებზე. ამ ექსპერიმენტის პირობებში, ისე როგორც 40 დღიანი ექსპერიმენტის შემთხვევაში, სტატოკონიების ზედაპირზე გამოვლინდა წვრილი, ოპტიკურად მკვრივი სტრუქტურების განლაგება, რაც მათ ზედაპირს რელიეფურს ხდის (სურ. 38. ბ). სტატოკონიების მორფომეტრული მაჩვენებლებიდან სიგრძე მერყეობს 3-დან 30 მკმ-ის, სიგანე კი 1.7- დან 15 მკმ-ის ფარგლებში, ხოლო ფართობი ანათალზე 64–328 მკმ²-ის ფარგლებში. სტატოკონიების საშუალო ფართობი კი შეადგენს 154 მკმ². სხვადასხვა ფრაქციის სტატოკონიების (პატარა, საშუალო და დიდი) რაოდენობა და შესაბამისად მათი საშუალო ფართობები მოცემულია ცხრილში (ცხრილი 9). სტატოციტში ამ ფრაქციათა განაწილების შემდეგი თანაფარდობა აღინიშნება: 26.3 %, 62 % და 11.5% შესაბამისად. სტატოკონიების ფართობების კლასებად განაწილების ჰისტოგრამაზე აღინიშნება უმნიშვნელო ასიმეტრია და ორი პიკი საშუალო ფრაქციაში (სურ. 39. I).

3. 3. 4. 135 დღიანი ექსპერიმენტი

135 დღე უწონადობაში ექსპონირებული 13 გრამიანი ლოკოკინების სტატოციტის გარე კედლის დიამეტრი პარაფინიან ანათალზე საშუალოდ 180 მკმ-ია.

მგრძობიარე უჯრედები. საკვლევი სტატოციტების შიდა ზედაპირზე განლაგებულია 13 მგრძობიარე უჯრედი. მათ ციტოპლაზმაში აღინიშნება რნმ-ს მაღალი კონცენტრაცია რაც გამოვლინდა პირონინით შეღებვის ინტენსივობით: წვრილი მუქი წითელი პირონინოფილური მარცვლები თანაბრადაა განაწილებული მთელ ციტოპლაზმაში.

უჯრედების მორფომეტრული მონაცემებიდან მათი სიგრძის მაჩვენებლები მერყეობს 76–113, სიგანის 58–87 და სიმაღლის 6–10 მკმ-ის ფარგლებში. თითოეული უჯრედისათვის ამ პარამეტრების საშუალო მაჩვენებლები მოცემულია ცხრილში (ცხრილი 8).

უჯრედების ციტოპლაზმაში ვაკუოლების განლაგების თავისებურება ნორმის შესაბამისია. სტატოციტის პირველი უჯრედის ციტოპლაზმა შეიცავს

დიფუზურად განაწილებულ 2-3 მკმ დიამეტრის ვაკუოლებს, მათი ზომები პერიფერიებისკენ შედარებით იზრდება და აღწევს 7 მკმ-ს. სტატოციტის წინა სარტყლის ვენტრალური უჯრედების (მეორე და მესამე) ციტოპლაზმა შეიცავს არათანაბრად განაწილებულ 2-7 მკმ დიამეტრის ვაკუოლებს. ამ სარტყლის დორსალურ (მეოთხე და მეხუთე) უჯრედებში ასეთივე ზომის ვაკუოლებთან ერთად აღინიშნება ერთეული 8-12 მკმ დიამეტრის მქონე ვაკუოლებიც. სტატოციტის შუა, ეკვატორის სარტყლის ვენტრალური და დორსალური უჯრედების (მეექვსე და მეცხრე) ციტოპლაზმა შეიცავს არათანაბრად განაწილებულ 7-12 მკმ დიამეტრის ვაკუოლებს. ამავე სარტყლის მედიალურ (მეშვიდე) უჯრედის ციტოპლაზმაში წარმოდგენილია ორი-სამი 10-25 მკმ დიამეტრის ან ერთი 15-35 მკმ დიამეტრის მქონე ვაკუოლი. ლატერალურ (მერვე) უჯრედში აღინიშნება 5-12 მკმ დიამეტრის ვაკუოლების ძეწკვისებური განლაგება, რომლის მთლიანი სიგრძე 50 მკმ-ს აღწევს. სტატოციტის უკანა სარტყლის უჯრედებში (მეათე, მეთერთმეტე, მეთორმეტე და მეცამეტე), როგორც წინა ექსპერიმენტების შემთხვევებში განლაგებულია მრავალი დიფუზურად განაწილებული 2-3 და 3-7 მკმ დიამეტრის მქონე ვაკუოლები, მათ შორის უკანასკნელნი ხშირ შემთხვევაში განლაგებულია უჯრედის პერიფერიებზე.

უჯრედების ბირთვი მოთავსებულია ციტოპლაზმის ცენტრალურ ნაწილში. კარიოპლაზმა შეიცავს ძირითადად წვრილმარცვლოვან ქრომატინს. ერთეული მკვრივი ბელტისებური ქრომატინი უმეტეს შემთხვევაში ბირთვის გარსის შიდა ზედაპირზეა განლაგებული. ბირთვები მომრგვალო ან ოვალური ფორმისაა, არასწორი კონტურებით. მომრგვალო ბირთვის დიამეტრი საშუალოდ 18.8 მკმ-ია, ოვალურის დიდი და პატარა დიამეტრები 18 მკმ და 7 მკმ შესაბამისად. ბირთვებში ექსცენტრულად განლაგებულია ოპტიკურად მკვრივი ბირთვაკები. 2-2 ბირთვაკს შეიცავს სტატოციტის მეორე – მეთერთმეტე უჯრედები, 3-3 ბირთვაკს- პირველი, მეთორმეტე და მეცამეტე უჯრედები. ბირთვაკები ხასიათდება რნმ-ს მაღალი კონცენტრაციით, შეღებვის ინტენსივობიდან გამომდინარე (რეაქცია პირონიზზე მუქი წითელი).

საყრდენი უჯრედები. ყოველი მგრძნობიარე უჯრედის ირგვლივ განლაგებულია 5-6 საყრდენი უჯრედი. მათი ციტოპლაზმა სინათლის მიკროსკოპში ოპტიკურად მკრთალია. ბირთვი ციტოპლაზმის ბაზალურ ნაწილშია მოთავსებული, იგი სხვადასხვა ფორმისაა: მომრგვალო, ოვალური ან წაგრძელებული. კარიოპლაზმა მდიდარია ქრომატინით. ბირთვების დიდი და პატარა დიამეტრებია 7.5-12.5 და 4.5-6.5 მკმ შესაბამისად.

სტატოკონიები. სტატოციტის ანათალზე სტატოკონიების უმრავლესობა ოვალური ფორმისაა. გვხვდება აგრეთვე მომრგვალო, წაგრძელებული და რთული ფორმის სტატოკონიები. მათი შიდა შრეობრივი სტრუქტურა კარგად არის გამოვლენილი როგორც ტოლუიდინით შეღებილ ნახევართხელ ანათლებზე, ისე კრეზილ-ვიოლეტით შეღებილ პარაფინიან ანათლებზე. სტატოკონიების მორფომეტრული პარამეტრები სიგრძეში მერყეობს 2.5-28 მკმ-ის და სიგანეში- 2-15 მკმ-ის ფარგლებში.

3. 4. საკონტროლო გამოკვლევები

40 დღიანი საფრენი ექსპერიმენტის შესაბამისი დედამიწაზე სინქრონული კონტროლის ჯგუფის ცხოველების სტატოციტის გარე კედლის დიამეტრი 13 გრამიან ლოკოკინებში პარაფინიან ანათალზე შეადგენს საშუალოდ 177 მკმ-ს, 2

გრამიან ლოკოკინებში კი 172 მკმ-ს. 43 დღიანი ექსპერიმენტის საკონტროლო ჯგუფის 0.5 გრამიან ცხოველებში ამ პარამეტრის მაჩვენებელი 160 მკმ-ია. 102 და 135 დღიანი ექსპერიმენტის 13 გრამიანი ცხოველების ჯგუფებში ემთხვევა ერთმანეთს და შეადგენს 180 მკმ-ს (ცხრილი 7). როგორც ცხრილიდან ჩანს, საკონტროლო ჯგუფებში სტატოცისტის გარე კედლის დიამეტრის მაჩვენებლები ემთხვევა საექსპერიმენტო ცხოველებში მათ შესაბამის მაჩვენებლებს.

მგრძნობიარე უჯრედები. საკონტროლო ჯგუფის ცხოველების სტატოცისტების შიდა კედლის ამომფენ ეპითელიუმში განლაგებულია ცამეტი მგრძნობიარე უჯრედი. თითოეული უჯრედის ტოპოგრაფია შეესაბამება ნორმას. მგრძნობიარე უჯრედების ციტოპლაზმაში პირონინით შეღებვის შედეგად ვლინდება დიფუზურად განაწილებული ვარდისფერი პირონინოფილური მარცვლები. რნმ-ის მაღალი რეაქციის გამომხატველი ლოკალური უბნები ციტოპლაზმაში არ გამოვლინდა.

40-დღიანი ექსპერიმენტის საკონტროლო ჯგუფის 2 გრამიანი ცხოველების სტატოცისტებში მგრძნობიარე უჯრედების სიგრძის მაჩვენებლები 69–108 მკმ-ის ფარგლებშია, 13 გრამიან ცხოველებში კი 72–114 მკმ-ის. 43 დღიანი ექსპერიმენტის საკონტროლო ჯგუფის ლოკოკინებში ეს მაჩვენებლები შეადგენს 72–105 მკმ-ს; ხოლო 102 და 135 დღიანი საკონტროლო ჯგუფის ლოკოკინების სტატოცისტებში შესაბამისად 74–114 მკმ-ს და 75–113 მკმ-ს. თითოეული უჯრედის მორფომეტრული მონაცემები მოცემულია ცხრილში (ცხრილი 8). როგორც ცხრილი 2 და ცხრილი 8 მონაცემების შედარებიდან ჩანს მგრძნობიარე უჯრედების სიგრძის მაჩვენებლები ორივე ასაკის საკონტროლო ცხოველებში ნორმის ფარგლებშია. უჯრედების სიგანე 40 დღიანი ექსპერიმენტის 2 გრამიანი ცხოველების საკონტროლო ჯგუფში 51–85 მკმ-ის ფარგლებშია, 13 გრამიანებში კი 55–87 მკმ-ის. 43 დღიანი საკონტროლო ჯგუფში ეს მაჩვენებელი შეადგენს 50–66 მკმ-ს. ხოლო 102 და 135 დღიანი ექსპერიმენტების საკონტროლო ჯგუფებში შესაბამისად 58–87 და 54–87 მკმ-ს. სიგანის საშუალო სიდიდეების მიხედვითაც საკონტროლო ჯგუფების ცალკეული უჯრედების მონაცემები თანხვედრილია ნორმასთან. უჯრედების სიმაღლე 40 დღიანი ექსპერიმენტის 2 გრამიანი ცხოველების საკონტროლო ჯგუფში 8–12 მკმ-ის ფარგლებშია, 13 გრამიანებში – 8.6–12.5 მკმ-ის. 43 დღიანი ექსპერიმენტის საკონტროლო ჯგუფში ეს მაჩვენებლები შეადგენს 9-11 მკმ-ს; ხოლო 102 და 135 დღიან საკონტროლო ჯგუფებში შესაბამისად 8–14 მკმ-ს და 6–14 მკმ-ს.

უჯრედების ციტოპლაზმის დამახასიათებელი ნიშანი - ვაკუოლიზაცია, შენარჩუნებულია ყველა საკონტროლო ჯგუფში. ციტოპლაზმა შეიცავს სხვადასხვა ზომის და განლაგების მქონე ვაკუოლებს. ეს ნიშან-თვისება თითოეულ უჯრედში ასეთ ხასიათს ატარებს: სტატოცისტის ვარსკვლავისებური უჯრედის ციტოპლაზმაში დიფუზურად განაწილებულია 2–5 მკმ დიამეტრის მქონე მრავალრიცხოვანი ვაკუოლი. სტატოცისტის წინა სარტყელში ვენტრალურ ზედაპირზე განლაგებული (მეორე და მესამე) უჯრედების ციტოპლაზმა შეიცავს არათანაბრად განაწილებულ 2–7 მკმ დიამეტრის მქონე ვაკუოლებს; დორსალური ზედაპირზე განლაგებულ უჯრედებში (მეოთხე და მეხუთე) კი ასეთივე ზომის ვაკუოლებთან ერთად აღინიშნება რამდენიმე 8–15 მკმ დიამეტრის მქონე ვაკუოლებიც. ეკვატორული სარტყლის ვენტრალური (მეექვსე) და დორსალური (მეცხრე) უჯრედები ერთნაირი დიამეტრის მქონე (7-15 მკმ) ვაკუოლებს შეიცავს. ამავე სარტყლის მედიალურ (მეშვიდე) უჯრედში 2 ან 3 დიდი დიამეტრის მქონე ვაკუოლია განლაგებული, ან ერთმანეთთან შერწყმული ერთი გიგანტური ვაკუოლი დიდი დიამეტრით 65 მკმ- მდე. ლატერალური (მერვე) უჯრედი შეიცავს 7–15 მკმ

დიამეტრის მქონე ვაკუოლებისაგან შემდგარ, თითქმის უჯრედის მთელ სიგრძეზე ძეწკვისებურად გაჭიმულ, ერთმანეთის გვერდით განლაგებულ ვაკუოლებს, რომელთა დიდი დიამეტრის მაქსიმალური ზომა 65 მკმ-დეა. სტატოციტის უკანა სარტყლის ოთხივე უჯრედში მოთავსებულია მრავალი დიფუზურად განლაგებული ვაკუოლები, დიამეტრით 2-7 მკმ. ყველა საექსპერიმენტო ჯგუფების შესაბამის საკონტროლო ცხოველების მგრძობიარე უჯრედების ციტოპლაზმაში ელექტრონულ-მიკროსკოპულმა გამოკვლევებმა აჩვენა, გრანულარულ და ჰიალინურ შრეების საზღვარზე განლაგებული – ხვეულა.

უჯრედების ბირთვი განლაგებულია ციტოპლაზმის ცენტრალურ ნაწილში. მათი ფორმები, ისე როგორც ნორმაში, მომრგვალო ან ოვალურია, არასწორი კონტურებით. მრგვალი ბირთვის დიამეტრი საშუალოდ 18.2 მკმ-ია, ოვალურის დიდი და პატარა დიამეტრები 18 მკმ და 5-10 მკმ შესაბამისად. კარიოპლაზმა შეიცავს წვრილმარცვლოვან ქრომატინს. ოპტიკურად მკვრივი ბირთვაკები განლაგებულია ექსცენტრულად. მათ შორის 2-2 ბირთვაკს შეიცავს სტატოციტის მეორედან მეთერთმეტე უჯრედების ჩათვლით, ხოლო 3-3 ბირთვაკს – პირველი, მეთორმეტე და მეცამეტე უჯრედები. ბირთვაკები ხასიათდებიან რნმ-ს მაღალი კონცენტრაციით.

საყრდენი უჯრედები. ყოველი მგრძობიარე უჯრედის ირგვლივ განლაგებულია 5-6 საყრდენი უჯრედი. მათი ციტოპლაზმა 5-7 მიკრონიან ანათლებზე ძნელად შესამჩნევია, ნახევართხელ ანათლებზე კი ვლინდება ოპტიკურად ნათელი ზოლის სახით. საყრდენი უჯრედების ციტოპლაზმის ბაზალურ ნაწილში განლაგებულია სხვადასხვა ფორმის (ოვალური, წაგრძელებული) არასწორი კონტურების მქონე ოპტიკურად მკვრივი ბირთვი. ბირთვის სიმკვრივეს განაპირობებს ქრომატინით მდიდარი კარიოპლაზმა. ბირთვების დიდი და პატარა დიამეტრებია 9.1-14.7 და 4.2-7.7 მკმ შესაბამისად.

სტატოკონიები. სტატოციტის ღრუში განლაგებული სტატოკონიების უმეტესობა ოვალური ფორმისაა. გვხვდება ასევე მომრგვალო, წაგრძელებული და რთული ფორმის სტატოკონიები. ანათლებზე ნათლად ჩანს სტატოკონიების შიდა სტრუქტურა: ცენტრში მოთავსებული ე. წ. ბირთვები და მის გარშემო კონცენტრულ შრეებად განლაგებული ოპტიკურად მკვრივი და ნათელი სტრუქტურები. სტატოკონიების მორფომეტრული პარამეტრები ანათალზე ყველა საკონტროლო ჯგუფის ცხოველებში სიგრძეში შეადგენს 3-28 მკმ-ს, სიგანეში 1.7-დან 15 მკმ-ს. სტატოკონიების ფართობი ანათალზე 40- დღიანი საკონტროლო ჯგუფის 13 გრამიან ცხოველებში 61-დან 391 მკმ²-ის ფარგლებშია, 2 გრამიანებში კი 61 -დან 271 მკმ² ; 102-დღიანი საკონტროლო ჯგუფში ეს მაჩვენებლები შეადგენს 48-283 მკმ²-ს. სტატოკონიების საშუალო ფართობი პირველ შემთხვევაში შეადგენს 160 მკმ²-ს და 150 მკმ²-ს შესაბამისად, ხოლო მეორე შემთხვევაში 152 მკმ²-ს. სხვადასხვა ფრაქციის სტატოკონიების რაოდენობა და მათი შესაბამისი ფართობების მაჩვენებლები მოცემულია ცხრილში (ცხრილი 9). 40-დღიანი ექსპერიმენტის შესაბამისი კონტროლის 13 გრამიან ცხოველების ჯგუფში პატარა, საშუალო და დიდი ფრაქციების სტატოკონიები ასეთი თანაფარდობით არის განაწილებული: 12.4%, 51.8%-ს და 35.7% შესაბამისად; 2 გრამიან ცხოველებში კი 23%, 64.9% და 12% შესაბამისად. 102 დღიანი ექსპერიმენტის საკონტროლო ჯგუფის ცხოველებში პატარა ფრაქციის სტატოკონიებზე მოდის 23.1%, საშუალოზე – 57% და დიდ ფრაქციაზე 19.9%. სტატოკონიების ფრაქციათა კლასებად განაწილების ჰისტოგრამაზე 40 დღიანი საკონტროლო ჯგუფის 13 გრამიან ცხოველებში აღინიშნება ამ პარამეტრის უმნიშვნელო ასიმეტრია. ხოლო 2 გრამიანებში კი მარჯვენა მხარის ასიმეტრია და ორი მაქსიმალური პიკი საშუალო ფრაქციაში

(სურ. 36. II 37. II); 102 დღიანი საკონტროლო ჯგუფში – ერთი პიკი საშუალო ფრაქციაში (სურ. 39. II).

ცხრილი 7

Helix lucorum-ის სტატოცოსტის დიამეტრის ზომები ($M \pm m$) უწონადობაში სხვადასხვა ხანგრძლივობით ექსპონირებულ (ზედა ნიშნები) და შესაბამისი სინქრონული კონტროლის (ქვედა ნიშნები) ჯგუფის ლოკოკინებში

	უწონადობაში ექსპოზიციის ხანგრძლივობა, დღე				
	40	40●	43*	102	135
სტატოცოსტის დიამეტრი (მკმ)	180 ± 1.1	168 ± 0.9	165 ± 1.8	180 ± 0.8	180 ± 1.6
	177 ± 1.4	172 ± 0.9	160 ± 1.7	180 ± 1.2	180 ± 0.7

● - 2.0 გრამიანი ლოკოკინა, * - 0.5 გრამიანი ლოკოკინა.

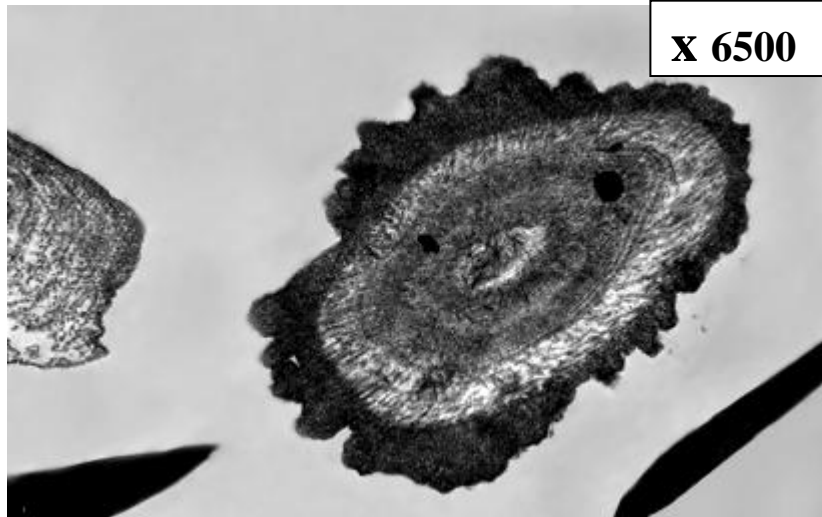
M – საშუალო არითმეტიკული; m – სტანდარტული შეცდომა.

Helix lucorum – ის სტატოცისტის მგრძობიარე უჯრედების ზომები (M±m) უწონადობაში სხვადასხვა ხანგრძლივობით ექსპონირებული (ქვედა ნიშნები) და შესაბამისი სინქრონული კონტროლის (ზედა ნიშნები) ჯგუფის ცხოველებში

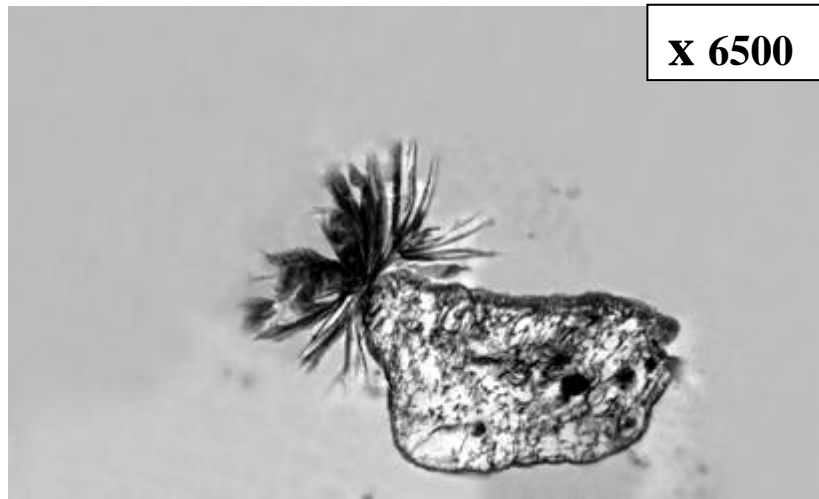
უჯ. №	ექსპოზიციის ხანგრძლივობა უწონადობაში, დღე														
	40			40•			43••			102			135		
	სიგრძე	სიგანე	სიმაღლე	სიგრძე	სიგანე	სიმაღლე	სიგრძე	სიგანე	სიმაღლე	სიგრძე	სიგანე	სიმაღლე	სიგრძე	სიგანე	სიმაღლე
1	73±2.0	55±1.2	10±0	74±0.9	51±0.9	10±0	72±0.3	50±0.5	10±0.06	75±0.2	58±1.3	10±0.2	75±0.2	54±1.5	10±0
	77±1.3	55±1.0	10±0	74±1.3	48±2.5	10±0	70±0.3	51±0.4	10±0.1	76±1.3	57±1.4	10±0	75±0.2	51±1.2	10±0
2	78±1.0	69±1.2	10±0	80±1.4	66±1.0	10±0.3	78±0.3	56±0.8	10.3±0.2	80±0.2	63±1.3	10±0.3	80±2.9	63±0	8±0
	82±0.6	70±1.4	10±0	84±1.4	66±1.4	6±0	78±0.5	54±1.5	6.4±0.3*	90±1.2	63±0	9±0	85±1.4	63±0	7±0.2
3	98±0.7	66±0.9	12.5±0.3	92±0.3	63±0.9	12±0.3	93±0.4	67±0.1	11.3±0.2	96±2.3	73±3.6	12±0.6	96±1.4	71±1.9	10±0.3
	98±0.8	63±0.8	9.6±0.8	97±0.8	63±0.9	8±0.1	97±0.4	61±1.4	8.4±0.3	100±0	69±1.6	10±0.4	101±0.6	67±1.8	10±0
4	80±0.3	66±1.5	9.0±0.4	78±1.9	60±0.5	9±0.3	78±0.4	58±0.4	9.6±0.2	81±1.8	66±2.5	9±0.07	81±2.0	63±0	8±0.3
	87±1.0	63±1.2	6±0.2**	84±0.8	58.5±1.2	6±0.2*	84±0.1	58.5±0.7	5.7±0.2*	80±2.0	63±0.9	6±0.5*	81±0.5	63±0	6±0.1*
5	81±1.6	66±1.5	10±0.2	78±1.3	60±1.2	8.6±0.1	76±0.3	58.5±0.6	9.7±0.3	77±4.3	66±1.2	8.6±0.4	77±1.6	63±0	9±0.4
	89±1.2	66±0.4	6±0.1**	82±0.7	63±0.9	6±0.2*	80±0.4	58±0.5	5.7±0.2*	8.5±1.2	66±1.3	5.6±0.3*	85±0.8	65±0	6±0.3*
6	114±3.3	87±2.5	11±0.2	105±0.5	84±0.4	12±0.2	100±0.7	66±0.6	10±0.1	101±3.4	86±1.5	11±0.7	110±1.7	86±0.7	10±0.9
	133±2.6	85±1.2	7±0.1**	108±1.6	85±0.7	7±0.4*	105±0.4*	68±0.5	7±0.2*	114±2.6	84±1.2	8±0.2*	113±2.4	85±2.2	7±0.1*
7	94±0.9	76±2.0	12±0.1	90±0.8	75±0.1	11±0.2	90±0.7	66±0.4	11±0.5	93±0.8	76±0.9	10±0.2	94±2.0	76±0.8	10±0.6
	99±0.5	70±1.2	10±0.1	92±1.0	75±0.1	7±0.2*	94±0.6	69±0.8	6.5±0.2*	96±0.7	76±1.4	10±0	100±1.2	81±0.7	10±0
8	93±1.2	76±1.8	12±0.2	90±0.9	75±0.1	12±0.2	92±0.4	64.5±0.6	10.5±0.4	93±1.6	78±2.4	10±0.6	88±1.4	76±1.3	10±0
	99±0.2	76±0.8	7±0.2*	90±0	75±0.7	8.5±0.3*	98±0.3	64±0.4	6.8±0.2*	96±1.2	78±1.7	7.5±0.5*	101±0.9	81±0.7	9±0.3
9	103±0.8	87±2.0	12.6±0.5	104±1.6	85±1.0	9.5±0.3	101±0.4	68±0.4	11±0.3	104±1.6	87±1.9	11±0.9	106±2.2	87±2.3	10±0
	104±0.5	87±2.5	10±0.1	108±0.3	85±0.7	7±0.1*	104±0.2	64±0.3	8.5±0.2*	109±2.5	85±0	7±0.5*	113±2.2	90±1.3	8±0.4
10	74±1.4	66±0.4	9.5±0.1	75±0.6	58±2.5	9±1.2	76±0.5	55.5±0.9	9.2±0.9	74±0.6	63±0.7	10±0	77±1.2	63±0	10±0
	76±1.0	63±0.3	10±0.	75±1.8	57±1.2	6±0.2*	78±0.3	53±1.2	6.5±0.2	77±1.2	63±0	10±0.3	78±1.7	63±0	10±0
11	79±0.4	66±0.4	10±0	74±0.9	60±1.5	10±0.1	72±1.0	53±0.7	9.6±0.7	75±0.7	61±0.6	11±0.5	80±0.5	61±0.9	10±0
	80±0.7	66±0.7	10±0	75±1.1	60±1.1	10±0.1	76±0.3	51±0.4	6.8±0.2*	79±1.5	63±1.4	9±0.6	82±0.7	64±0.7	8±0
12	74±0.6	66±0.5	10±0	69±1.2	58±2.0	9±0.2	74±0.7	55±1.1	9.8±0.5	75±0.3	64±1.2	10±0	77±0.6	56±1.8	10±0
	72±1.0	63±1.0	9±0.2	77±0.7	58±1.2	10±0.1	75±0.4	53±0.8	8.6±0.2	80±0.5	63±0	10±0	81±2.6	60±0.7	11±0.8
13	72±1.4	58±1.0	10±0	72±0.5	58.5±0.2	9±0.1	72±1.1	59.5±0.7	10±0.5	75±0.2	63±1.2	10±0	76±0.4	64±1.5	10±0.4
	73±0.7	59±0.9	10±0	77±0.4	55±0.2	10±0	76±0.8	55±0.4	9±0.3	75±0.2	63±0	10±0	77±1.0	60±0.7	10±0

* p< 0.5; ** p< 0.01; • 2 გრამიანი, •• - 0.5 გრამიანი ლოკოკინა

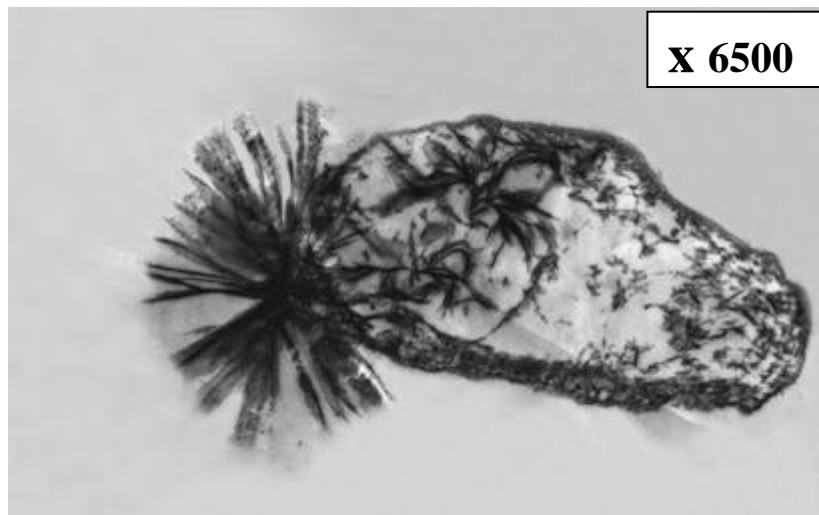
M– საშუალო არითმეტიკული, m – სტანდარტული შეცდომა.



ა



ბ



სურ. 35. ლოკოკინების 40- დღიანი უწონადობის პირობებში ექსპოზიციის შედეგად წარმოქმნილი სხვადასხვა სახის წანაზარდები სტატოკონიის ზედაპირზე. ა- მთლიანი, ბ, გ- კონისებური. ტრანსმისიული ელექტრონული მიკროსკოპი.

ცხრილი 9

სტატოკონიების მორფოლოგიური პარამეტრები უწონადობაში სხვადასხვა ხანგრძლივობით ექსპონირებული (ზედა ნიშნები) და შესაბამისი სინქრონული კონტროლის (ქვედა ნიშნები) *Helix lukorum*-ის სტატოცისტებში

ექსპოზიციის ხანგრძლივობა უწონადობაში (დღე)	სტატოკონიების რაოდენობა ფრაქციების მიხედვით			სტატოკონიების ფართობი ფრაქციების მიხედვით (მკმ ²)			სტატოკ. საშუალო ფართობი (მკმ ²)
	პატარა	საშუალო	დიდი	პატარა	საშუალო	დიდი	
40	34	268	217*	83	160	243	162
	60*	249	172	77	160	243	160
40 [•]	107	340*	111**	82	154	233	156
	102	287	53	80	144	227	150
102	80	189**	35	71	150	224	148
	94	231	81**	65	149	242	152

n= 500

• - 2 გრამიანი ლოკოკინა

* - p < 0.05

** - p < 0.001

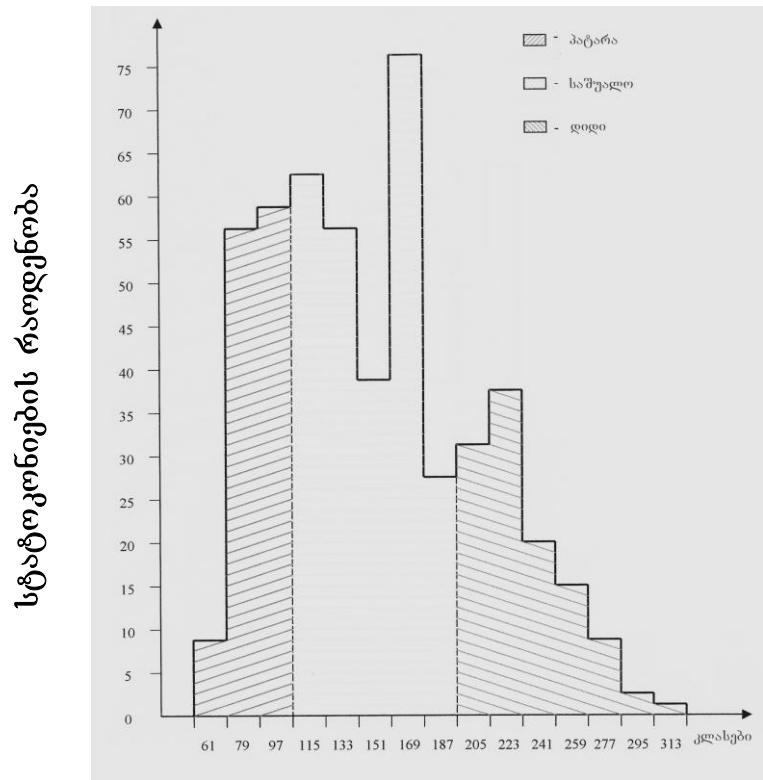
ცხრილი 10

მგრძნობიარე უჯრედების ვაკუოლების ფართობი (მკმ²) 43 დღე უწონადობაში ექსპონირებული (ზედა ნიშნები) და შესაბამისი სინქრონული კონტროლის (ქვედა ნიშნები) *Helix lucorum*-ის სტატოცისტებში

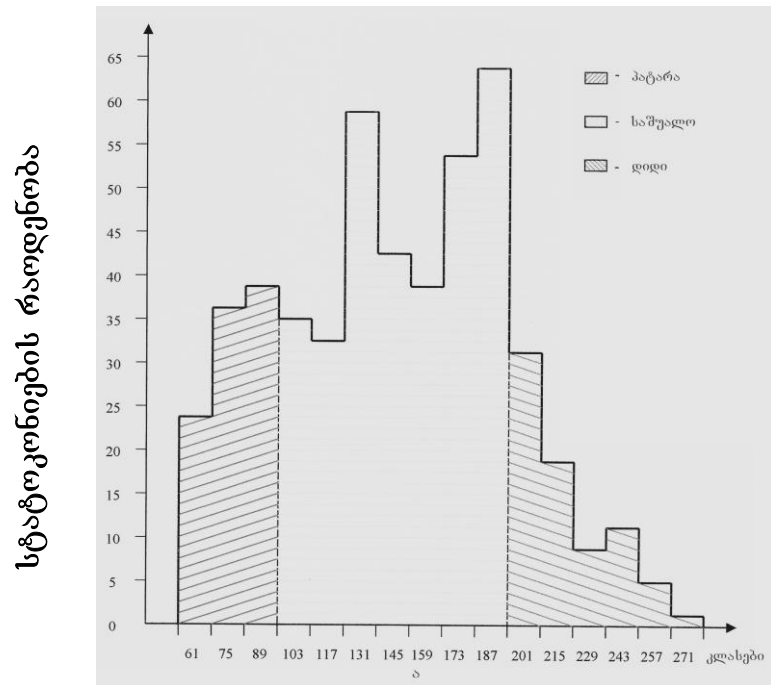
მგრძნობიარე უჯრედები												
№1	№ 2	№3	№4	№5	№6	№7	№8	№9	№10	№11	№12	№13
30	23	18	47*	38*	33*	38	48	48**	22	22	30	32
28	34	38	66	59	73	59	98	105	28	25	32	32

* p < 0.05

** p < 0.01

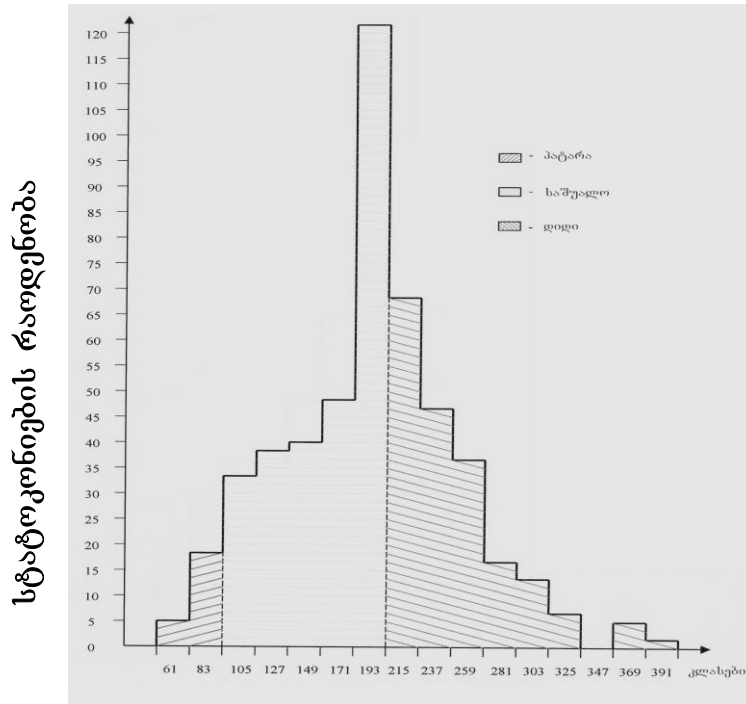


I

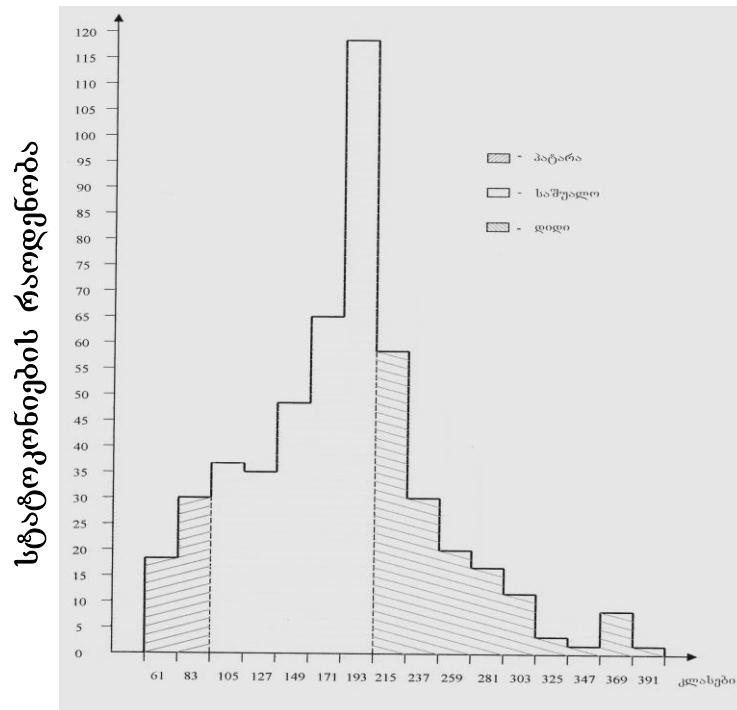


II

სურ. 36. სტატოკონების ფართობის ფრაქციებად განაწილების ჰისტოგრამა 2 გრამიანი *Helix lucorum* –ის სტატოციტებში. I– უწონადობაში, II– სინქრონული კონტროლი. (უწონადობაში ექსპოზიციის ხანგრძლივობა 40 დღე) (n=558).

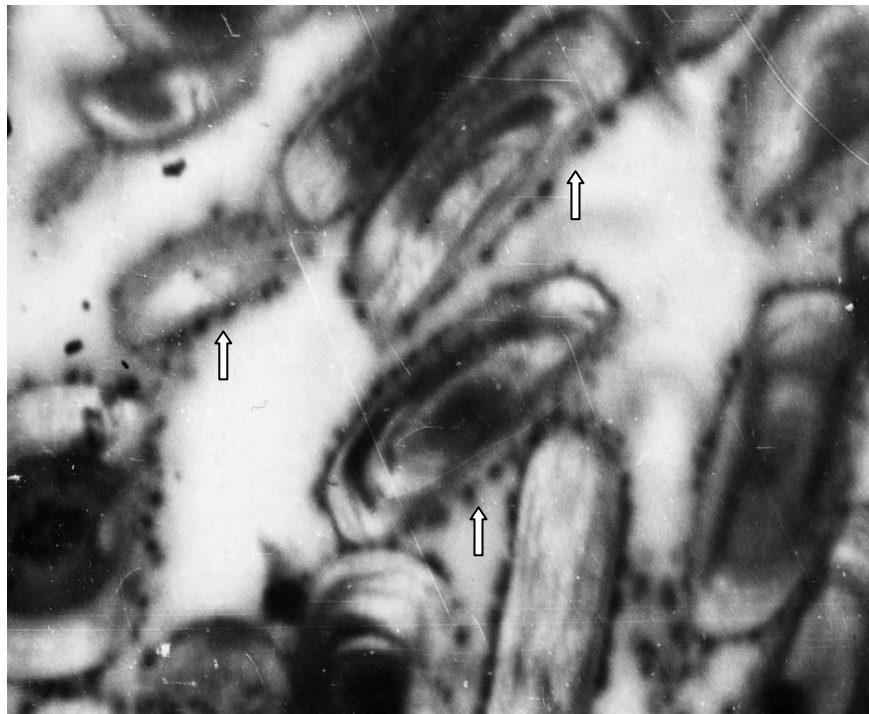
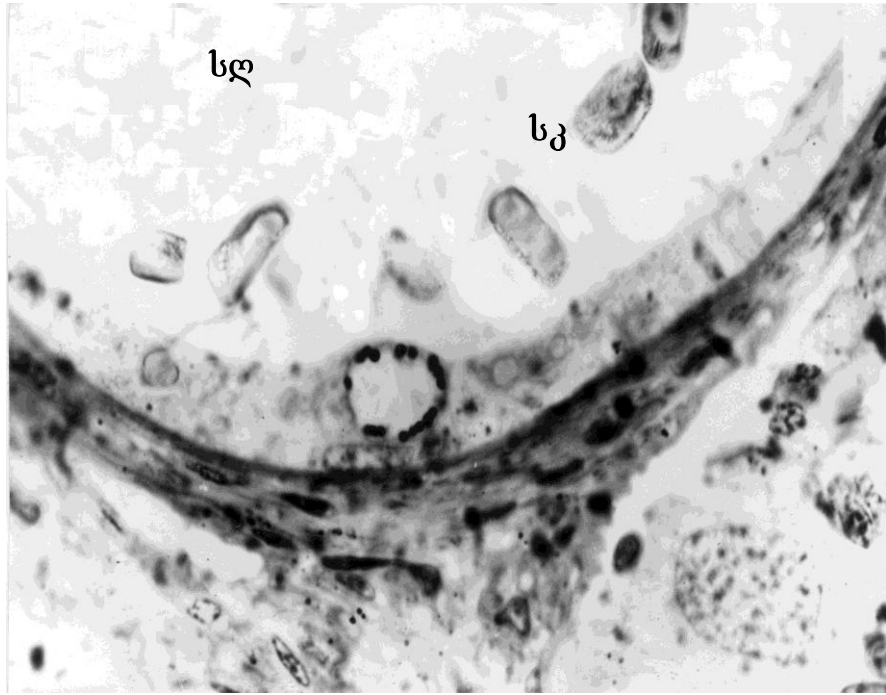


I



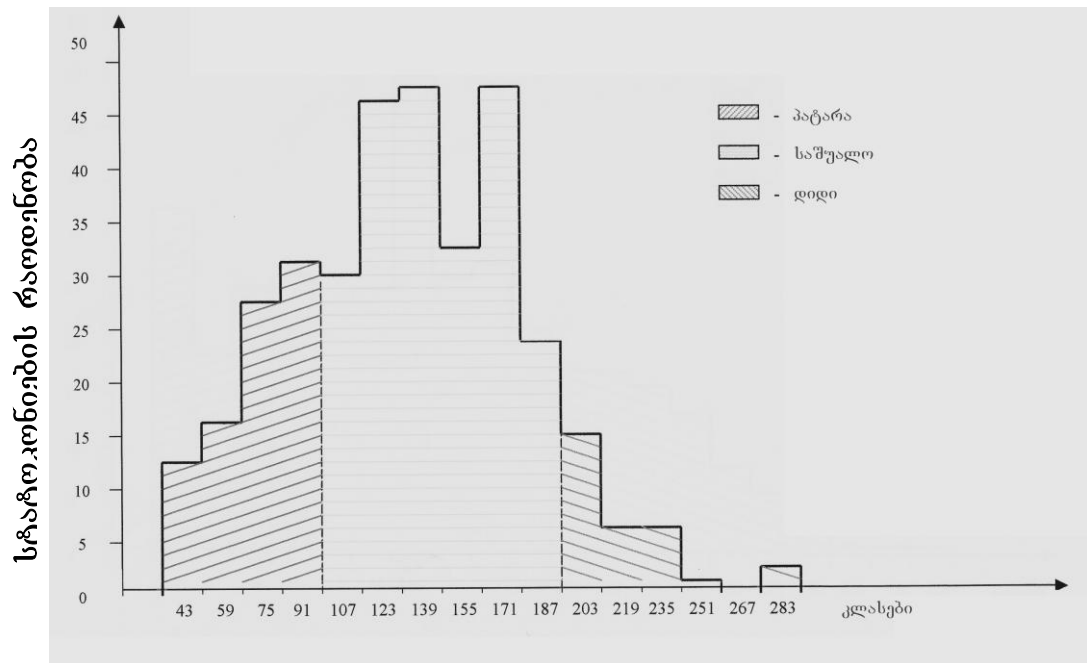
II

სურ. 37. სტატოკონიების ფართობის ფრაქციებად განაწილების ჰისტოგრამა 13 გრამიანი *Helix lucorum* –ის სტატოცისტებში. I– უწონადობაში, II–სინქრონული კონტროლი (უწონადობაში ექსპოზიციის ხანგრძლივობა 40 დღე), (n=519).

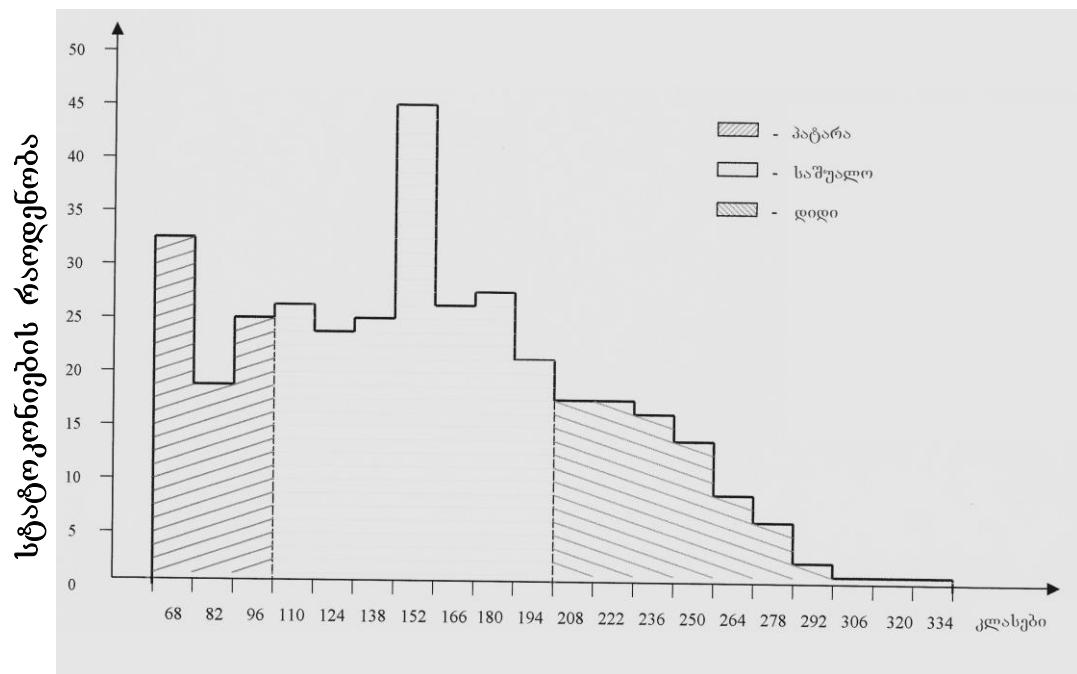


ბ

სურ. 38. ა – *Helix lukorum*-ის სტატოცისტის ეკვატორულ სარტყელში განლაგებული ვენტრალური უჯრედი №6 ოპტიკურად მკვრივი სტრუქტურებით სავსე ვაკუოლით. ნახევართხელი ანათალი, შეღებვა ტოლუიდინის ლურჯით. ოკ. 7., ობ. 40. ბ – ოპტიკურად მკვრივი წარმონაქმნები სტატოკონიების ზედაპირზე, ნახვენებია ისრებით (უწონადობაში ექსპოზიციის ხანგრძლივობა ა – 43, ბ – 102 დღე). ნახევართხელი ანათლები, შეღებვა ტოლუიდინის ლურჯით. ოკ. 7., ობ. 90.



I



II

სურ. 39. სტატოკონიების ფართობის ფრაქციებად განაწილების ჰისტოგრამა 13 გრამიანი *Helix lucorum* –ის სტატოციტებში. I– უწონადობაში, II– სინქრონული კონტროლი (უწონადობაში ექსპოზიციის ხანგრძლივობა 102 დღე), (n=500).

3.5. ზეწონადობის გააღწევა სტატოკონიების სტრუქტურულ ორგანიზაციაზე

3. 5. 1. 30- დღიანი ექსპერიმენტი

მომატებული სიმძიმის ძალის ზემოქმედებით, რომლის მოდელირება ხდებოდა ცენტრიფუგაში, როგორც ზრდასრული (13 გრამიანი) ისე ახალგაზრდა (2 გრამიანი) ცხოველები ექსპერიმენტის დამთავრების შემდეგ საშუალოდ თავიანთი მასის 20-25%-ს კარგავენ. სინათლის მიკროსკოპული გამოკვლევებით აღმოჩნდა, რომ სტატოციტის ღრუში განლაგებული სტატოკონიების დიდი ნაწილი კარგავს ზედაპირის გამჭვირვალობას და მუქი, ხორკლიანი ხდება. მასკანირებელ ელექტრონულ მიკროსკოპში დათვალიერებისას ასეთი სტატოკონიების ზედაპირზე აღინიშნება ღრმა ნაპრალები, ამობურცულობები ლოკალური ცვლილებებით. რაც სტატოკონიების ზედაპირის გაფაშარებით გამოიხატება (სურ. 40 – 1, 2). ექსპერიმენტული მასალის რაოდენობრივი ანალიზის შედეგებმა გვიჩვენა, რომ ასეთი სტატოკონიების რაოდენობა 13 გრამიანი ლოკოკონიების მარჯვენა და მარცხენა სტატოციტებში საშუალოდ შეადგენს 8% და 9%-ს, 2 გრამიანებში კი 21% და 22%-ია შესაბამისად. სტატოციტის ღრუში განლაგებულია აგრეთვე სტატოკონიები რომელთა ზედაპირი თითქმის მთლიანად “გახსნილია” და მათი შიდა შრეობრივი სტრუქტურა ბირთვის გარშემო ერთგვარ რგოლურ შრეებად ფაზურ-კონტრასტული მოწყობილობის გარეშეც ვლინდება (სურ. 40– 13). ყოველ ასეთ რგოლში ორ ოპტიკურად მკვრივ შრეს შორის ნათლად ჩანს მომრგვალო წახნაგოვანი ზედაპირის მქონე ოპტიკურად ნათელი სტრუქტურები. ასეთი ცვლილებების მქონე სტატოკონიებს ჩვენ ვუწოდეთ “დაშრეებული” სტატოკონიები. მათი რაოდენობა 13 გრამიან ცხოველებში შეადგენს 4% და 3.1% შესაბამისად მარჯვენა და მარცხენა სტატოციტებში; ხოლო 2 გრამიანებში გაცილებით დიდია და შეადგენს 22% და 20% შესაბამისად. სტატოციტის ღრუში გვხვდება აგრეთვე გატეხილი (არ გულისხმობს მექანიკურ დაზიანებას პრეპარირებისას) სტატოკონიები. მათი რაოდენობა 13 გრამიან ცხოველებში შეადგენს 3.4%, 2 გრამიანებში კი აღწევს 3.4 % -დან 13% -მდე. გატეხილ და დანაწევრებულ სტატოკონიებში ჩანს მათი შიდა სტრუქტურის რღვევის ნიშნები (სურ. 40– 16,18) აღწერილი სტრუქტურული ცვლილებების მქონე სტატოკონიებთან ერთად სტატოციტის ღრუში აღინიშნება დაზიანებული (ნორმალური) სტატოკონიებიც. მათი რაოდენობა 2 გრამიან ცხოველებში შეადგენს 55% და 49%-ს მარჯვენა და მარცხენა სტატოციტებში შესაბამისად, ხოლო 13 გრამიან ცხოველებში კი 86%-ს და 87%-ს შესაბამისად. მუქი ხორკლიანი ზედაპირის მქონე, “დაშრეებული” და ნორმალური სტატოკონიების რაოდენობა მოცემულია ცხრილში (ცხრილი 11).

სტატოკონიების სტრუქტურის დაშლა, როგორც წესი, იწყება მისი ცენტრალური ნაწილიდან: თავდაპირველად სტატოკონიიდან ამოვარდება ბირთვი (სურ. 40– 4, 5, 6) შემდეგ თანდათანობით თხელდება ბირთვის შემომსაზღვრელი შრეები. სტატოკონიების დაშლის საბოლოო ეტაპზე წარმოდგენილია მხოლოდ კონცენტრული მოხაზულობებისაგან შედგარი ნაშთი ან მისი თხელი, ფირფიტისებური ე. წ. ანაბეჭდი (სურ. 40– 14, 15), რომელიც შეიძლება გაიზომოს. კვლევის შედეგებმა გვიჩვენა, რომ აღწერილი დაშლის სტადიები ვრცელდება ყველა ფორმის, როგორც მარტივი, ისე რთული შიდა სტრუქტურის მქონე სტატოკონიებზე (სურ. 40– 8-12).

ცენტრიფუგირების შემდეგ სტატოკონიების საერთო რაოდენობა 13 გრამიანი ცხოველების მარჯვენა და მარცხენა სტატოციტებში საშუალოდ შეადგენს

542±41.0 და 540±35.9, 2 გრამიან ცხოველებში 291±44.6 და 270±36.4 შესაბამისად. მარტივ სტატოკონიებთან ერთად სტატოციტის ღრუში გვხვდება როული სტატოკონიებიც (ცხრილი 12).

3.5.2. საკონტროლო გამოკვლევები

საკონტროლო ჯგუფის ის ლოკოკინები, რომლებიც ცენტრიფუგის ტრიალის დროს იმყოფებოდნენ ცენტრში მის ღერძზე (კონტროლი 1), ექსპერიმენტის დამთავრებისას კარგავენ თავიანთი წონის 20%-ს. დაახლოებით ასევე მეორე საკონტროლო ჯგუფის ლოკოკინები, რომლებიც იმყოფებოდნენ კონტეინერში ტრიალის გარეშე (კონტროლი 2). პირველი საკონტროლო ჯგუფის ლოკოკინების სტატოციტებში ვლინდება სტატოკონიების დაშლის ზემოთაღწერილი ყველა სტადია. 13 გრამიან ცხოველებში მუქი ხორკლიანი ზედაპირის მქონე სტატოკონიების რაოდენობა მარჯვენა და მარცხენა სტატოციტებში შეადგენს 6.3% და 6.7%-ს შესაბამისად, “დაშრეებული” სტატოკონიების რაოდენობა კი უმნიშვნელოა 1%-დე. ასევე მცირეა დაშლილი სტატოკონიების რაოდენობა და შეადგენს 1.2–1.4 % შესაბამისად. 2 გრამიან ცხოველებში კი განსხვავებული სურათია: მუქი ხორკლიანი ზედაპირის სტატოკონიები მთელი რაოდენობის 48% და 50% -ს შეადგენს მარჯვენა და მარცხენა სტატოციტებში შესაბამისად, “დაშრეებულის”- 23 % და 30 %-ს, ხოლო დაშლილი სტატოკონიების რაოდენობა შეადგენს 12–15 %-ს. მეორე საკონტროლო ჯგუფის 13 გრამიანი და 2 გრამიანი ლოკოკინების სტატოციტებში მუქი ხორკლიანი ზედაპირის და “დაშრეებული” სტატოკონიების რაოდენობა ერთეულია. ასევე მცირე რაოდენობით გვხვდება დაშლილი სტატოკონიები – საშუალოდ 0.35% (ცხრილი 11).

სტატოკონიების საერთო რაოდენობა პირველი საკონტროლო ჯგუფის 13 გრამიანი ლოკოკინების მარჯვენა და მარცხენა სტატოციტებში საშუალოდ შეადგენს 597±28.5 და 563±15.0 შესაბამისად, ამავე მასის მქონე ცხოველების მეორე საკონტროლო ჯგუფში 602±21.0 და 591±17.0 შესაბამისად. 2 გრამიანი ლოკოკინების პირველ საკონტროლო ჯგუფის მარჯვენა სტატოციტებში ეს მაჩვენებლები შეადგენს 289±15.0 და მარცხენაში 288±15.3, ხოლო ამავე მასის მეორე საკონტროლო ჯგუფის ცხოველებში – 402±17.2 და 408±13.7 შესაბამისად. მიღებული მონაცემებიდან გამომდინარე ცხოველების ცენტრიფუგირების შემდეგ სტატოკონიების საერთო რაოდენობა 13 გრამიან ცხოველებში საშუალოდ 60-90 ერთეულით (10–15 %-ით) კლებულობს. ხოლო 2 გრამიანებში კი 100-130 ერთეულით, რაც საშუალოდ შეადგენს 28–34 %-ს. სტატოკონიების ასეთი რაოდენობრივი სხვაობა აღინიშნება აგრეთვე 2 გრამიანი ცხოველების ორი საკონტროლო ჯგუფის მონაცემების შედარებისას: პირველი საკონტროლო ჯგუფის ცხოველებში სტატოკონიების რაოდენობა 100 ერთეულით ჩამორჩება მეორე საკონტროლო ჯგუფის ცხოველების შესაბამის მონაცემებს. 13 გრამიანი ცხოველების ორ საკონტროლო ჯგუფებს შორის კი სტატოკონიების რაოდენობრივი სხვაობა უმნიშვნელოა და შეადგენს საშუალოდ 30 ერთეულს (ცხრილი 12).

ნორმალური, მუქი ხორკლიანი და “დაშრეებული” სტატოკონიების რაოდენობა ($M \pm m$) 2 გრამიან (ზედა ნიშნები) და 13 გრამიან (ქვედა ნიშნები) *Helix lucorum*-ის სტატოცისტებში 30 დღე ცენტრიფუგირების (6 გ) შემდეგ და საკონტროლო ჯგუფებში

ექსპ. პირობები	მარჯვენა სტატოცისტი			მარცხენა სტატოცისტი		
	ნორმალური	მუქი, ხორკლიანი	“დაშრეებული”	ნორმალური	მუქი ხორკლიანი	“დაშრეებული”
ცფ	161±42.2	62±5.8	65±22.4	134±41.5	81±25.5	55.6±20.2
	468±52.0	53±12.3	21±1.7	473± 8.9	50±21.5	17±1.7
კონტრ. 1	57.4±26.2	164±33.0	66.8±12.0	60.8±16.2	139±36.8	87.6±17.7
	556±38.4	38±15.1	3±1.4	521±18.5	38±15.1	4.0±1.7
კონტრ. 2	402±17.2	4.0±1.7	2.0±0.7	408±13.2	4.2±0.9	0.9±0.5
	601±19.2	5.3±2.3	1.0±0	586±29.7	3.3±1.0	1.3±1.0

M – საშუალო არითმეტიკული; m – სტანდარტული შეცდომა

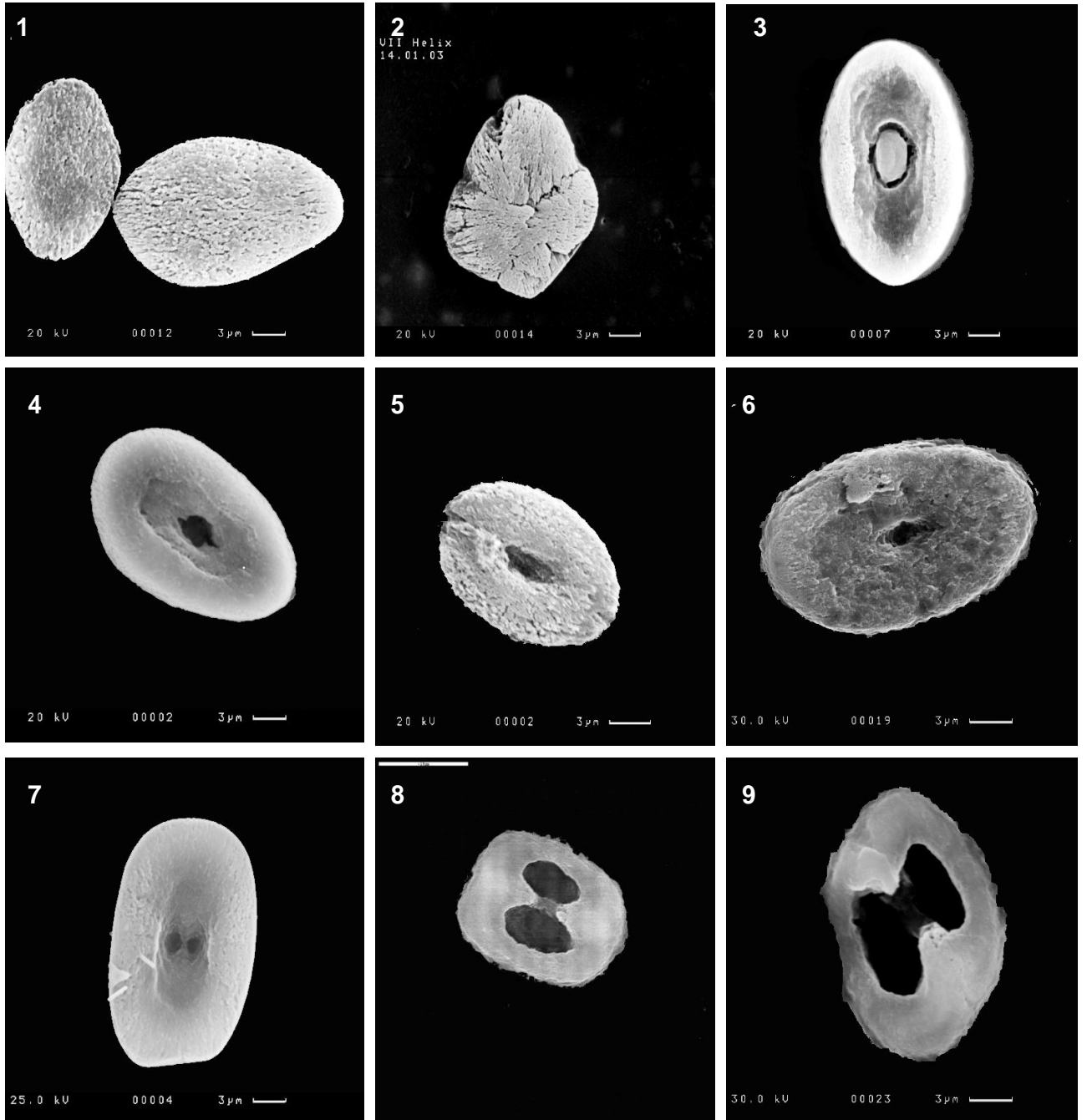
ცფ – აქ და შემდეგ იგულისხმება ცენტრიფუგა

სტატოკონიების საერთო რაოდენობა, მარტივი (1-ბირთვიანი) და რთული (მრავალბირთვიანი სტატოკონიების რაოდენობა (M±m) 2 გრამიანი (ზედა ნიშნები) და 13 გრამიანი (ქვედა ნიშნები) *H. lucorum*-ის სტატოციტებში 30 დღე ცენტრიფუგირების გავლენით და საკონტროლო ჯგუფებში

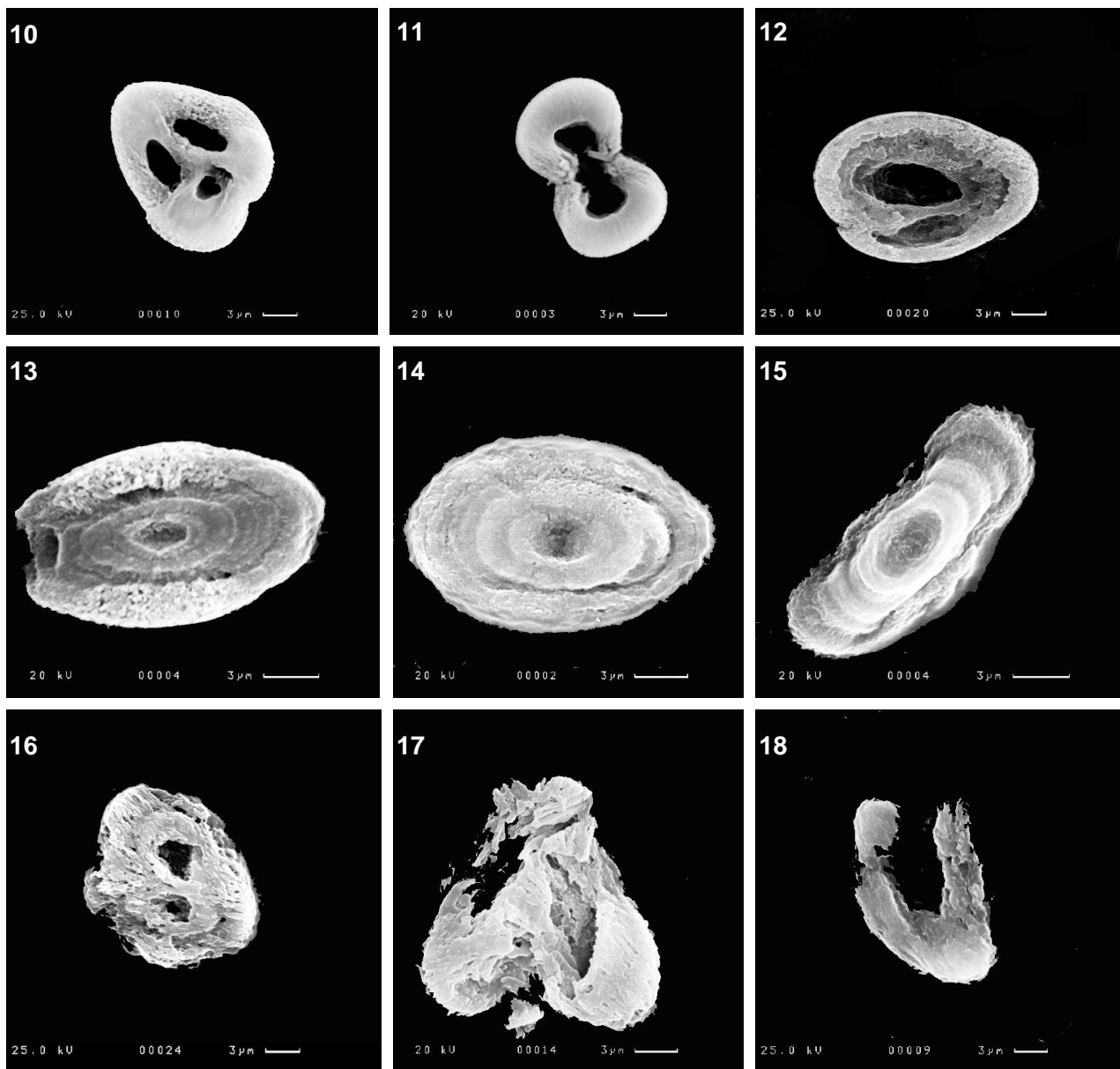
ექსპერიმენტის პირობები	მარჯვენა სტატოციტი														
	სტატოკ. საერთო რაოდენობა	მარტივი სტატოკ.	რთული (მრავალბირთვიანი) სტატოკონიები											დაშლ. სტატოკ.	
			საერთო რაოდ.	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		
ცვ	291±44.6 542±41	240±34.7 464±10.9	51±13 78±38.4	42±9.7 59±19.5	7±2.4 12±8.7	1±0.2 3±2.1	0.6±0.3 1.5±0.7	0.4±0.1 1.2±0.8	1±0.8						23±8.8 29±17.5
კონტრ. 1	289±15.4 597±28.5	240±12.9 528±27.2	58±13.0 88±13.9	48±10.2 73±9.9	6±2.1 11±3.1	3±1.0 1.6±0.2	0.8±0.1 1±0.2	0.6±0.1 0.5±0.1							35±10.2 7.5±2.6
კონტრ. 2	402±17.2 607±21.0	335±9.4 447±8.7	67±8.6 158±20	53±6.4 117±13.	9±1.8 26±8.3	2±0.25 7±2.9	1±0.3 2±0.5	2±0.3 2±0.8		0.3±0.1 0.6±0.2			0.6±0.2	2±0.7 2±1.7	

ექსპერიმენტის პირობები	მარცხენა სტატოციტი														
	სტატოკ. საერთო რაოდენობა	მარტივი სტატოკ.	რთული (მრავალბირთვიანი) სტატოკონიები											დაშლ. სტატოკ.	
			საერთო რაოდ.	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		
ცვ	270±36.4 540±35.9	240±31.2 462±32.	30±5.4 77±28.5	24±4.5 50±13.3	3.2±1.3 10±5.8	0.8±0.3 7±5.3	0.4±0.1 6.5±1.5	4±0.9	2±1.7	1.2±0.1					34±18 39±20
კონტრ. 1	288±15.3 563±15	242±17.4 485±15.5	45±11.2 78±19.1	35±7.6 67±14.2	7±2.4 8±2.7	1.6±0.5 1.2±0.9	0.4±0.3 1±0.5	0.4±0.3 1±0.5				0.2±0.1			31±9.8 8±3.1
კონტრ. 2	408±13.2 591±17	343±14.6 463±41.3	65±6.5 128±26.	55±5.7 86±27.4	8±1.7 18±6.3	2±0.3 9±0.5	2.3±0.3 6±1.3	0.3±0.1 3±0.9	1±0.8	0.1±0.1 0.6±0.4	1.5±0.1	0.1±0.1			1±0.5

M – საშუალო არითმეტიკული; m – სტანდარტული შეცდომა



სურ. 40. სტატოკონიების დაშლის სხვადასხვა სტადიები *H. Lucorum*-ის სტატოციტებში (ცენტრიფუგირება 6 გ., 30 დღე-ღამე). 1-ორი მარტივი და 2- ერთი რთული სტატოკონია ზედაპირული დარებით; 3 -სტატოკონია გამოცალკევებული და 4-9 ამოვარდნილი ცენტრალური ნაწილით. მასკანირებული ელექტრონული მიკროსკოპი. მასშტაბი 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 9 - 3 მკმ, 8 - 10 მკმ.



მე-40 სურ. გაგრძელება.

10-12 – სტატოკონია ამოვარდნილი ცენტრალური ნაწილით (გაგრძელება); 13-15 – სტატოკონიასაგან დარჩენილია მისი სახეურები; 16-18 – დაშლილი სტატოკონიების ნაწილები.

3.6. შედეგების განხილვა

კვლევის შედეგად მიღებული მონაცემებით ხმელეთის ლოკოკინა *H. Lucorum*-ის პოსტნატალური ზრდის პერიოდში ადგილი აქვს სტატოცისტის დიამეტრის ზრდას, რაც კორელაციაშია ცხოველის მასის და ნიჟარის დიამეტრის ზრდასთან. *H. Lucorum*-ის სხეულის მასასა და ნიჟარის დიამეტრს შორის დამოკიდებულება წრფივ ხასიათს ატარებს. ზრდასრულ ლოკოკინებში (მასა 13 გ, ნიჟარის დიამეტრი 35.5 მმ) მარჯვენა და მარცხენა სტატოცისტების დიამეტრი საშუალოდ ორჯერ მეტია ვიდრე ჩვენს მიერ შესწავლილი ყველაზე ახალგაზრდა (მასა 0.016 გ, ნიჟარის დიამეტრი 3.6 მმ) ლოკოკინებში (200 მკმ და 98 მკმ შესაბამისად). სტატოცისტის დიამეტრის ზრდის კორელაცია ლოკოკინას სხეულის ზომასთან აღწერილია ფილტვიანთა ქვეკლასის (*Stilommatophora*-ს რიგის) სხვადასხვა სახეობებში (Abd-El-Hamid, 1964), ასევე უკანალაყუჩიენების წარმომადგენლის *A. californica*-ს სტატოცისტებში (Gao, Wiederhold, 1997). სტატოცისტის გარეთა შემაერთებელქსოვილოვანი გარსი, რომელიც ახალგაზრდა ლოკოკინებში არ არის განვითარებული და წარმოდგენილია თხელი, შემაერთებელქსოვილოვანი ჭიმებით, ზრდასრულ ცხოველებში რამდენიმე რიგად განლაგებული გლუვკუნთოვანი და კოლაგენური ბოჭკოებისაგან შედგება (სურ. 15).

ნაშრომში ერთერთ ამოცანად დასახული იყო *H. Lucorum*-ის სტატოცისტის მგრძობიარე უჯრედების ზუსტი რაოდენობის დადგენა. ლიტერატურაში არსებული მონაცემების მიხედვით დღეისათვის ერთგვაროვანი, მკაფიოდ ჩამოყალიბებული შეხედულება სტატოცისტის უჯრედული ელემენტების რაოდენობრიობაზე (ცხოველთა იმ სახეობებში, რომელთა სტატოცისტებში მგრძობიარე უჯრედების რაოდენობა მცირეა) არ არის. ჰელიქსების გვარში შეშავალი ხმელეთის ფილტვიანებში: *H. vulgaris*, *H. pomatia*-ს ასევე მტკნარი წყლის ფილტვიანების *L. stagnalis*, *P. corneus*-ის სტატოცისტებში როგორც ადრეული, ისე თანამედროვე კვლევის მონაცემებით, დათვლილი იყო 10-დან 13- მდე მგრძობიარე უჯრედი (Geuze, 1968; Wolff, 1969; Вынников и др., 1971; Зайцева, 1990, 1992). თუმცა ბეკერის მიხედვით *H. pomatia* –ს სტატოცისტებში მგრძობიარე უჯრედების რაოდენობა უცვლელია და შეადგენს 10-ს (Bäcker, 1932). უფრო ადრეულ ნაშრომში კი ამავე სახეობაში დათვლილი იყო 11-18 მგრძობიარე უჯრედი (Pfeil, 1922). ო. ზაიცევას მიერ ერთი და იმავე სახეობის (*H. vulgaris*, *H. pomatia*) სხვადასხვა ინდივიდებში აღწერილია მგრძობიარე უჯრედების რაოდენობის მერყეობა (Зайцева, 1990), რის გამო ავტორი საერთოდ ეჭვის ქვეშ აყენებს სტატოცისტში მგრძობიარე უჯრედების რაოდენობის მუდმივობას. ამასთან არ გამორიცხავს კვლევასთან დაკავშირებულ მეთოდურ სიძნელებებსაც. ნაკლებად სავარაუდოა, რომ მონათესავე და მით უმეტეს ერთი და იგივე სახეობის სხვადასხვა ინდივიდებში ასე განსხვავდებოდეს მგრძობიარე უჯრედების რაოდენობა. აღნიშნულ გამოკვლევებში ურთიერთსაპირისპირო მონაცემების არსებობის მიზეზად შეიძლება ჩაითვალოს მეთოდური მიდგომა, ექსპერიმენტის შედეგების სხვადასხვაგვარი ინტერპრეტაცია და სხვა. ჩვენს მიერ მიღებულმა მონაცემებმა გარკვეულწილად ნათელი მოჰფინა ლიტერატურაში არსებულ ამ პრობლემას.

სტატოცისტის სერიული ანათლების რეკონსტრუქციის მეთოდის გამოყენებით დადგენილ იქნა, რომ *H. Lucorum*-ის სტატოცისტის შიდა კედლის ამომფენი ეპითელიუმი შეიცავს ცამეტ მგრძობიარე უჯრედს. ეს რაოდენობა სხვადასხვა მასის და ნიჟარის დიამეტრის მქონე *H. lucorum*-ის სტატოცისტებში უცვლელია (Букия и др., 2005), რაც იმას ადასტურებს, რომ მგრძობიარე უჯრედების

რაოდენობა ცხოველის პოსტნატალურ ონტოგენეზში არ იცვლება (ხშირად *H. lucorum*-ს შეცდომით უწოდებენ ვაზის ლოკოკინას –*H. pomatia*-ს). უნდა ასევე აღინიშნოს, რომ მგრძობიარე უჯრედების მუდმივი რაოდენობა (13 უჯრედი), ცხოველის ზრდის პროცესში ფილტვიანებიდან აღწერილია *Stylommatophora*-ს ზოგიერთ წარმომადგენლებში (Abd-El-Hamid, 1964), *Basommatophora*-ს წარმომადგენლებიდან *L. maximus*, *L. flavus* და *A. empiricum*-ის სტატოცისტებში (Wolff, 1969); ასევე უკანალაყუჩიანების *A. limacina*, *A. californica*-ს სტატოცისტებში (Dijkgraaf, Hessels, 1968; Wiederhold, 1974). თუმცა სხვა მკვლევარები არ გამორიცხავენ მგრძობიარე უჯრედების რაოდენობის სახეობრივ სპეციფიურობას როგორც უკანალაყუჩიანებში, ისე ფილტვიანებში (Ohsuga, et al., 2000).

ჰელიქსების გვარის ლოკოკინების სტატოცისტის მგრძობიარე უჯრედების ტოპოგრაფიის შესახებ კვლევები თითქმის არ მოიპოვება. არსებული მწირი მასალის მიხედვით ამ მიმართულებით ცნობილია, რომ მტკნარი წყლის ფილტვიანის *L. stagnalis* სტატოცისტებში ე. წ. “დაბალ” და “მაღალ” უჯრედებად კლასიფიცირებული მგრძობიარე უჯრედები განლაგებულია სტატოცისტის ორ მორფოლოგიურად პოლარიზებულ დორსო-ლატერო-როსტრალურ და ვენტრო-მედო-კაუდალურ ზედაპირებზე (Geuze, 1968). უკანალაყუჩიანი *A. limacina*-ს სტატოცისტის მგრძობიარე უჯრედები ქმნიან ოთხ-ოთხი უჯრედისაგან შემდგარ, ერთმანეთის მომდევნო სამ რიგს. მათგან პირველი - სტატიკური ნერვის ირგვლივანაა განლაგებული, ნერვის მოპირდაპირედ კი ერთი უჯრედი განლაგებული (Dijkgraaf, Hessels, 1968).

ჩვენი კვლევის შედეგად დადგინდა, რომ *H. lucorum*-ის სტატოცისტებში მგრძობიარე უჯრედებს გააჩნია მკაცრად განსაზღვრული ლოკალიზაცია სტატოცისტის შიდა ზედაპირზე. ერთი უჯრედი მოთავსებულია უშუალოდ სტატოცისტის წინა პოლუსის გარშემო. დანარჩენი 12 როსტრო-კაუდალური მიმართულებით ქმნის სამ სარტყელს სტატოცისტის შიდა პერიმეტრზე: წინა, შუა ანუ ეკვატორულს და უკანას (სურ. 13). თითოეულ სარტყელში ოთხ-ოთხი უჯრედი წარმოდგენილი. წინა და უკანა სარტყელში ორი უჯრედი სტატოცისტის ვენტრალურ ზედაპირზეა განლაგებული და ორი მის დორსალურ ზედაპირზე. ეკვატორული სარტყელი უჯრედების განლაგებით განსხვავდება წინა და უკანა სარტყელებისგან: ერთი უჯრედი აქ მდებარეობს ვენტრალურად, მეორე კი დორსალურად. დანარჩენი ორი მათ შორის იკავებენ ლატერალურ და მედიალურ მდებარეობას დორსო-ვენტრალური მიმართულებით. უჯრედების განლაგების ეს თავისებურება სიმეტრიულია მარჯვენა და მარცხენა სტატოცისტებში (Букия и др., 2005, 2006). *H. lucorum*-ის სტატოცისტის შიდა ზედაპირზე მგრძობიარე უჯრედების განლაგება განაპირობებს ამ წარმონაქმნის სტრუქტურული პოლარიზაციას, რაზედაც მეტყველებს მის წინა პოლუსზე ერთი მგრძობიარე უჯრედის არსებობა და მსგავსის არ ქონა სტატოცისტის საწინააღმდეგო უკანა პოლუსზე. წინა და უკანა სარტყელის უჯრედები გადანაცვლებულნი აღმოჩნდნენ ეკვატორული სარტყელის უჯრედების მიმართ ისე, რომ მთელი ეს უჯრედული კონსტრუქცია მოგვაგონებს აგურისებურ განლაგებას. სტატოცისტის სხვადასხვა დონეზე მგრძობიარე უჯრედების ამგვარი ურთიერთგანლაგება, როგორც ზემოთ აღინიშნა აღწერილია უკანალაყუჩიან *A. limacina*-ს სტატოცისტში (Dijkgraaf, Hessels, 1968). სტატოცისტის სერიული ანათლების შესწავლამ ფრონტალურ, საგიტალურ და ჰორიზონტალურ სიბრტყეში გვიჩვენა, რომ მგრძობიარე უჯრედები სიგრძივი დერძით ორიენტირებულნი არიან ფრონტალური მიმართულებით.

მკვლევართა ყურადღების მიღმა არ რჩება მგრძნობიარე უჯრედების ფორმები. ბეკერის მიხედვით *H. pomatia*-ს ათივე მგრძნობიარე უჯრედი ვარსკვლავისებური ფორმისაა (Bäcker, 1932). შემდგომ უკვე ჰელიქსების გვარში შემავალი სახეობების- *H. vulguris*, *H. pomatia*-ს, აგრეთვე *P. corneus*-ის სტატოცისტის მგრძნობიარე უჯრედები ფიქსირებულ პრეპარატებზე ერთმნიშვნელოვნად აღწერილია როგორც თასისებური მომრგვალო ფორმის უჯრედები. შეიძლება ითქვას, რომ ამ საკითხთან დაკავშირებით მკვლევართა მოსაზრებები თანხვედრილია (Вынников и др., 1971; Зайцева, 1990, 1992), თუმცა ზაიცევა აღწერს აგრეთვე ერთეულ ე.წ. წაგრძელებულ უჯრედებსაც, მისი ადგილმდებარეობის მითითების გარეშე. ჩვენი გამოკვლევებით აღმოჩნდა, რომ *H. lucorum*-ის ერთი მგრძნობიარე უჯრედი, რომელიც განლაგებულია უშუალოდ სტატოცისტის როსტრალურ ზედაპირზე პოლუსის ირგვლივ, ვარსკვლავისებური ფორმისაა მისგან გამომავალი მრავალი ციტოპლაზმური გამონაზარდების გამო; დანარჩენი 12 უჯრედი - პოლიგონალური ფორმისაა (სურ. 8, 14 ა). უჯრედის თასისებური ფორმა გულისხმობს მისი აპიკალური ზედაპირის ცენტრალური ნაწილის ჩაზნექილობას. ჩვენი მონაცემებით *H. lucorum*-ის მგრძნობიარე უჯრედების ეს ნაწილი მნიშვნელოვნად მაღალია პერიფერიულ ნაწილთან შედარებით. უჯრედი არ არის აგრეთვე მომრგვალო, რადგან მათი სიგრძე 15-28 %-ით ჭარბობს სიგანეს (Букия и др., 2005). ვარსკვლავისებური ფორმის უჯრედები აღწერილია ლიტერატურაში Heteropoda (*Pterotrachea*) და ფილტვიანების სტატოცისტებში, თუმცა მათი ადგილმდებარეობის მითითების გარეშე. ელექტროფიზიოლოგიურ ექსპერიმენტებმა აჩვენა, რომ *H. lucorum*-ის სტატოცისტში უჯრედი, რომელიც მდებარეობს მის როსტრალურ ზედაპირზე (ჩვენი კლასიფიკაციით ეს არის ვარსკვლავისებური უჯრედი), ცხოველის თავით დაბლა მდგომარეობაზე რეაგირებს იმპულსაციის გააქტიურებით და მისი დაყოვნებით თავით მაღლა მდგომარეობის დროს. შესაძლებელია, რომ ამ უჯრედის ფუნქცია ცხოველის გრავიტაციის ვერტიკალის განსაზღვრაში და აგრეთვე ე.წ. უარყოფითი გეოტაქსისის ინიცირებაში მდგომარეობდეს. ამავე ექსპერიმენტებში ნანახია, რომ თუ სიბრტყეს, რომელზედაც ცხოველია მოთავსებული, დავხრით თავით ქვევით მდგომარეობაში, მაშინ ცხოველი მოტრიალდება 180°-ით და იწყებს ცოცვას ზევით. ორივე სტატოცისტის ექსპერიმენტული დაზიანებისას აღნიშნული რეაქცია არ აღმოცენდება (Горгиладзе, 2002). ცხადია ციტოპლაზმური გამონაზარდები ზრდის უჯრედის ზედაპირს და შესაბამისად სტატოცისტის სასინჯ მასასთან შეხების ფართობს, რითაც უზრუნველყოფილია ისეთი მნიშვნელოვანი ფუნქცია, როგორცაა გრავიტაციის ვერტიკალის განსაზღვრა.

H. lucorum-ის მგრძნობიარე უჯრედები მორფომეტრული მონაცემების მიხედვით მიეკუთვნებიან გიგანტური უჯრედებს, ისე როგორც ხმელეთის და მტკნარი წყლის ფილტვიანების სხვა წარმომადგენლების და უკანა ლაყუჩიანი მოლუსკების მგრძნობიარე უჯრედები. ლიტერატურის მონაცემებით *H. lucorum*-თან სისტემატიკურად ყველაზე ახლოს მდგარი *H. pomatia*-ს მგრძნობიარე უჯრედების საშუალო დიამეტრი 60-70 მკმ-ს შეადგენს, ამასთან აღწერილია აგრეთვე ერთეული ე.წ. წაგრძელებული უჯრედები დიდი დიამეტრით 90 მკმ და პატარა დიამეტრით 30 მკმ (Зайцева, 1990, 1992). ჩვენი მონაცემებით *H. lucorum*-ის სტატოცისტის მგრძნობიარე უჯრედების სიგრძე ახალგაზრდა ცხოველებში შეადგენს 72-101 მკმ-ს (0.5 გრ ლოკოკინა) და 71-103 მკმ-ს (2.0 გრ ლოკოკინა); სიგანე კი 50-68 მკმ-ს და 51-85 მკმ-ს შესაბამისად. ზრდასრულ ცხოველებში ეს მაჩვენებლები შედარებით მეტია: 77-112 მკმ და 55-94 მკმ შესაბამისად. უჯრედების სიმაღლე პრაქტიკულად

ერთნაირია და შეადგენს საშუალოდ 8–10 მკმ-ს, რის გამო *H. lucorum*-ის სტატოცისტის კედელზე ე.წ. „მაღალი“ და „დაბალი“ უჯრედების შემცველი ლოკალური უბნები არ აღინიშნება, როგორც ეს აღწერილია *L. stagnalis* სტატოცისტებში (Geuze, 1968). თუმცა აქვე უნდა აღვნიშნოთ, რომ გოიცის მიერ სტატოცისტში „მაღალი“ და „დაბალი“ უჯრედების არსებობას არ ეთანხმებიან სხვა მკვლევარები, რომლებიც გამოთქამენ ალტერნატიულ მოსაზრებას და თვლიან, რომ ეს განპირობებულია მხოლოდ უჯრედის ფუნქციური მდგომარეობით მისი ფიქსაციის მომენტში (Соколов, Ковалев, 1979). რასაც ჩვენ არ ვეთანხმებით.

H. lucorum-ის სტატოცისტის მგრძობიარე უჯრედების მორფოლოგიური ნიშნებიდან აღსანიშნავია მათი ციტოპლაზმის ვაკუოლიზაცია. სხვადასხვა უჯრედებში ვაკუოლების რაოდენობა, ზომები და განლაგება ერთმანეთისაგან არსებითად განსხვავდება. დიდი ზომის ვაკუოლები გააჩნია ეკვატორული სარტყლის უჯრედებს. დასაშვებია, რომ სწორედ აქ განლაგებული მედიალური და ლატერალური უჯრედები, რომლებიც გამოირჩევიან ვაკუოლების განლაგების განსაკუთრებული თავისებურებებით, ანალოგი იყოს *H. pomatia*-ს, *P. corneus*-ს და *L. stagnalis*-ის სტატოცისტებში აღწერილი ე.წ. ბუშტუკიანი უჯრედების (Bäcker, 1932; Geuze, 1968; Винников и др., 1971). სტატოცისტის ეკვატორული ზონის მედიალურ უჯრედში 2 ან 3 ყველაზე დიდი დიამეტრის (15-35 მკმ) ვაკუოლია განლაგებული, რომლებიც ხშირად ერთ გიგანტურ ვაკუოლად ერწყმიან ერთმანეთს. ლატერალურ უჯრედში რამდენიმე (7-15 მკმ დიამეტრის) ვაკუოლებისგან იქმნება მათი ძეწკვისებური განლაგება (სურ. 15. ა, ბ). ამ სარტყლის დანარჩენ ორ უჯრედში პატარა ზომის ვაკუოლები თითქმის არ აღინიშნება. პატარა ზომის ვაკუოლები, როგორც წესი სფეროსებური ფორმისაა, მაშინ როდესაც დიდი ვაკუოლები გაბრტყელებულია და გაჭიმული უჯრედის გასწვრივ. უკანასკნელებში აღინიშნება ოპტიკურად მკვრივი, 1–1.5 მკმ დიამეტრის მქონე მრგვალი წარმონაქმნები. მათი შემცველი ვაკუოლები ხშირად იწვევენ უჯრედის პლაზმური მემბრანის ამოხნეკვას. უნდა ვივარაუდოთ, რომ ასეთ შემთხვევაში ვაკუოლის შიგთავსი სტატოცისტის ღრუში, ენდოლიმფაში გადმოდის (სურ. 38 ა). ელექტრონულ-მიკროსკოპული გამოკვლევებით მგრძობიარე უჯრედების ჰიალოპლაზმაში გოიცის მიერ აღწერილი ე.წ. „სიცარიელები“, მიგვაჩნია, რომ ჩვენს მიერ სინათლის მიკროსკოპულ დონეზე ამ უჯრედებში აღწერილი ციტოპლაზმური ვაკუოლებია. ეს თვალსაზრი გამოთქმული იყო აგრეთვე შმიდტის მიერ (Smidt, 1912), თუმცა გოიცი გაუმართლებლად მიიჩნევდა შმიდტის მოსაზრებას „სიცარიელების“ ვაკუოლებთან გაიგივების გამო, რადგან მის მიერ ჩატარებული ელექტრონულ-მიკროსკოპულმა კვლევამ ვაკუოლების შემომსაზღვრელი მემბრანები არ გამოავლინა (Geuze, 1968).

H. lucorum-ის მგრძობიარე უჯრედების ნატიფი სტრუქტურა ძირითადად ფილტვიანების სხვა წარმომადგენლების მსგავსი აღმოჩნდა. იგულისხმება განსაზღვრული წესით სტრუქტურირებული ციტოპლაზმა, რომელიც შედგება ექტოპლაზისაგან, გრანულარული და ჰიალინური შრეებისაგან, ამ შრეებში შემავალი ორგანოიდები და გრანულარული და ჰიალინური შრეების საზღვრებზე განლაგებული მგრძობიარე უჯრედებისათვის დამახასიათებელი სპეციფიური სტრუქტურა – ხვეულა, რომელიც წარმოქმნილია მჭიდროდ განლაგებული, შებრტყელებული ცისტერნების ხვეებისაგან. ეს სტრუქტურა აღწერილია უკანადაყუჩიანი და ფილტვიანი მოლუსკების სხვადასხვა წარმომადგენლებშიც (Dijgraaff, Hessels, 1968; Wolff, 1969; Винников и др., 1971; Цирулис, 1974). უნდა აღინიშნოს, რომ მსგავსი სტრუქტურები არა სპირალურად დახვეული, არამედ შებრტყელებული ცისტერნების პარალელურად განლაგებულ დასტად, სხვა მკვლევარების მიერ აღწერილია ძუძუმწოვრების თავის ტვინის მაღალი აქტივობის

მქონე ისეთ უჯრედებში როგორცაა ნათხემის პურკინიეს და ქერქის პირამიდული უჯრედები. აქაც ისინი განლაგებულია მიტოქონდრიებთან ახლოს. მკვლევარები ამ სტრუქტურას ანიჭებენ უჯრედის ენერგეტიკულ ბალანსში და ცილების სინთეზში მონაწილეობის, აგრეთვე ნეიროპილიდან შემოსული მეტაბოლიტების დაგროვების და ტრანსპორტირების ფუნქციას (Кокко, 1972; Микадзе, Кривенко., 1982). მუცელფეხიანი მოლუსკების სხვა წარმომადგენლების მსგავსი აღმოჩნდა *H. lucorum*-ის მგრძობიარე უჯრედების ბირთვების აგებულება მხოლოდ იმ განსხვავებით, რომ ამ უკანასკნელში მრგვალი ფორმის ბირთვებში განლაგებულია 3 ბირთვაკი, ხოლო ოვალური ფორმის ბირთვებში კი 2-2 ბირთვაკი. ლიტერატურის მონაცემების მიხედვით მგრძობიარე უჯრედებში ბირთვაკების რაოდენობა ფილტვიანების სხვა წარმომადგენლების შეადგენს ერთს (Винников и др., 1971; Зайцева, 1990, 1992). ჩვენს მიერ *H. lucorum*-ის სტატოცისტის უჯრედშორის სივრცეში გამოვლენილია უჯრედის ციტოპლაზმური მემბრანების განშტოებული ჩაღრმავებები, ე.წ. ლაკუნები, რომლებიც ერთმანეთთან დაკავშირებულია თხელი არხებით და გააჩნიათ გამოსავალი სტატოცისტის ღრუში.

საყრდენი უჯრედები. *H. lucorum*-ის სტატოცისტში საყრდენი უჯრედების საერთო რაოდენობა იმის გათვალისწინებით, რომ ყოველ მგრძობიარე უჯრედს სატელიტებად აკრავს სულ მცირე 5-6 საყრდენი უჯრედი რამდენიმე ათეულია (დაახლოებით 76-78). ადრეული ლიტერატურის მონაცემების თანახმად არსებობდა შეხედულება საყრდენი უჯრედების სინტიციალურ ბუნებაზე (Smidt, 1912; Pfeil, 1922; Bäcker, 1932). რადგან ამ უჯრედების ბირთვი მოთავსებულია ციტოპლაზმის გაბრტყელებულ ნაწილში სტატოცისტის ბაზალური მემბრანის პარალელურად, მეზობელი უჯრედების ბირთვები ერთმანეთთან ახლოს მდებარეობენ და არ ვლინდება მათ შორის არსებული საზღვრები, ეს სურათი სინათლის მიკროსკოპში უჯრედების სინტიციალური ბუნების იმიტირებას ახდენს. შემდგომი ელექტრონულ-მიკროსკოპული გამოკვლევებით ეს შეხედულება უარყოფილი იქნა (Geuze, 1968; Dijkgraaf, Hessels, 1968; Винников и др., 1971; Цирулис, 1974; Wolff, 1975). საყრდენი უჯრედი თავისი მდებარეობით ერთი მხრივ, წარმოადგენს საყრდენს მგრძობიარე უჯრედებისათვის, მეორე მხრივ, აპიკალური ზედაპირით იგი მგრძობიარე უჯრედების იზოლირებას ახდენს ერთმანეთისაგან (სურ. 18). *H. lucorum*-ის საყრდენი უჯრედების აპიკალური ზედაპირის პერიფერიული ნაწილი რამდენადმე გადმოწეულია მგრძობიარე უჯრედის აპიკალურ ზედაპირზე. ეს თავისებურება შეიძლება ერთგვარადად ხელს უწყობს სტატოცისტის ეპითელიუმის კედლის სიმალის თითქმის ერთ დონეზე შენარჩუნებას. ამ მოსაზრების სასარგებლოდ მეტყველებს ის, რომ საყრდენი უჯრედის აპიკალური ზედაპირი ესაზღვრება მგრძობიარე უჯრედის პერიფერიულ ნაწილს, რომელიც მის ცენტრალურ ნაწილთან შედარებით დაბალია. ცირულისის მონაცემებით არ არის გამორიცხული, რომ ასეთ შემთხვევაში საქმე გვექონდეს უჯრედებს შორის არსებულ კონტაქტებზე საყრდენი უჯრედების ფალანგის მოკლე ციტოპლაზმური გამონაზარდების სახით, რომლებიც ჩაინერგება მგრძობიარე უჯრედებში (Цирулис, 1974). ამ სახის კონტაქტები ჩვენი გამოკვლევების მიხედვით არ აღინიშნება. ლიტერატურის მონაცემების მიხედვით საყრდენი უჯრედების ციტოპლაზმა დარბია ორგანელებით, თუმცა ჩვენი კვლევის შედეგებით დიდი რაოდენობით შეიცავს ლიზოსომებს, მეორად ლიზოსომებს და პინოციტოზურ ბუშტუკებს. ცნობილია, რომ მეორადი ლიზოსომები წარმოადგენენ შიდაუჯრედულ სტრუქტურას, რომლებიც მონაწილეობენ პირველადი ლიზოსომების და პინოციტოზური ან ფაგოციტოზური ბუშტუკების ერთობლიობით, რომლებიც მონაწილეობენ სხვადასხვა სინთეზის და ცვლის პროცესებში. საყრდენი უჯრედის

ბირთვები მგრძობიარე უჯრედების ბირთვებთან შედარებით უფრო მეტად გაჯერებულია ქრომატინით.

მგრძობიარე და საყრდენი უჯრედების ურთიერთგანლაგების თავისებურება, უჯრედშორისი კონტაქტების არსებობა, აგრეთვე პინოციტოზური ბუშტუკების წარმოქმნის დაწყება მგრძობიარე უჯრედებში და მისი საბოლოო ჩამოყალიბება საყრდენ უჯრედებში, საშუალებას გვაძლევს ვივარაუდოთ, რომ ერთი მგრძობიარე უჯრედი და მისი სატელიტებისაგან (საყრდენი უჯრედები) შემდგარი უჯრედული ანსამბლი მუშაობს შეთანხმებულად და ერთ სტრუქტურულ ერთეულს წამოადგენს. მსგავსი უჯრედული დაჯგუფებები საკუთარი უჯრედული მორჩების კონით და გამოცალკევებული სხვა ასეთივე დაჯგუფებებისაგან საყრდენი უჯრედების ფენით, ზაიცევას მიერ აღწერილია წინადაყუჩიანთა წარმომადგენლებში – ტბორულა და ამპულარია, როგორც სტრუქტურულ-ფუნქციური სენსორული მოდულები (Зайцева, 1999).

H. lucorum-ის სტატოციტის ღრუში მოთავსებულია სხვადასხვა მორფოლოგიური პარამეტრებით ერთმანეთისაგან განსხვავებული სტატოკონიები (სურ. 24, 25). კვლევის შედეგმა გვიჩვენა, რომ ცხოველის პოსტნატალური განვითარების პერიოდში სტატოკონიების რაოდენობის ზრდა პირდაპირ დამოკიდებულია ცხოველის მასის და ნიჟარის დიამეტრის ზრდასთან. თუმცა ადგილი აქვს ამ პროცესის ტალღისებურ და სხვადასხვა სიჩქარით მიმდინარეობას. სტატოკონიების რაოდენობის ზრდის პირველი ტალღა აღინიშნება 0.016-დან 1.0 გრამამდე მასის ლოკოკინებში. ზრდის სიჩქარე ამ პერიოდში შეადგენს 348 სტატოკონია/გრ. მეორე ტალღა 2-დან 6.0 გრამამდე მასის ლოკოკინებში სიჩქარით 63 სტატოკონია/გრ და მესამე ტალღა > 8 გრ სიჩქარით 15 სტატოკონია/გრ. სტატოკონიების რაოდენობის მაქსიმალურ ნამატს ადგილი აქვს 2-დან 5 გრამი მასის მქონე ლოკოკინებში. 6–7 გრამის შუალედში სტატოკონიების რაოდენობის ნამატი არ აღინიშნება.

ზრდასრული *H. lucorum*-ის ერთი სტატოციტის შიგნით დიდი ზომის სტატოკონიებთან ერთად გვხვდება პატარა და ძალიან პატარა სტატოკონიები. ეს იმის მაჩვენებელია, რომ სტატოკონიები მუდმივი გენერაციის და ზრდის მდგომარეობაში იმყოფებიან ცხოველის მთელი სიცოცხლის მანძილზე. ამას ადასტურებს ჩვენი მონაცემები სტატოციტში სხვადასხვა ზომის სტატოკონიების განაწილების შესახებ ცხოველის პოსტნატალური ზრდის პროცესში. თუ ყველაზე ახალგაზრდა ლოკოკინების (0.016 – 1.0 გ) სტატოციტებში თანაბარი რაოდენობით გვხვდება პატარა და საშუალო ზომის ფრაქციების სტატოკონიები, 2-4 გ მასის მქონე ლოკოკინებში სტატოკონიების განაწილება უკვე აღწევს ისეთ ფარობით მაჩვენებლებს, რომელიც შეესაბამება ნორმას ზრდასრულ ცხოველებს: ჭარბობს საშუალო ფრაქციის სტატოკონიების რაოდენობა (65-70 %). აღნიშნული პერიოდიდან სტატოკონიების მთელი რაოდენობის დაახლოებით 10-14 % მოდის პატარა ფრაქციაზე, ხოლო 14 - 16 % კი დიდ ფრაქციაზე. თუმცა 6 გრამიან ცხოველებში ადგილი აქვს დიდი ფრაქციის სტატოკონიების რაოდენობის შემცირებას. მიღებული შედეგები თანხვდება ვიდერჰოლდის და თანაავტორების ექსპერიმენტულ მონაცემებს *A. californica*-ს და *B. glabrata*-ს სტატოციტებში სტატოკონიების განაწილების შესახებ (Wiederhold et al., 1990; Gao et al., 1997) და ამ მონაცემების საფუძველზე კონდრაჩუკის მიერ წარმოდგენილ მათემატიკურ მოდელს ზომების მიხედვით სტატოკონიების განაწილების შესახებ. აღნიშნული მოდელის თანახმად სტატოკონიების განაწილების ცვლილება ცხოველის ონტოგენეზში დაკავშირებულია ახალი სტატოკონიების გენერაციასთან და მათი ზომების შემდგომ ხაზობრივ ზრდასთან (Кондрачук, 2001). სტატოკონიების

განაწილების ტრანსფორმაციას, რომელიც აღინიშნება 4–6მმ ნიჟარის დიამეტრის მქონე ცხოველებში, მკვლევარი ხსნის დიდი ზომის სტატოკონიების სელექტიური დაშლით და შესაბამისად სტატოკონიების ხაზობრივი ზრდის პერიოდის შეცვლით. ჩვენი მონაცემებით 6 გრამი მასის ცხოველებში დიდი ზომის სტატოკონიების რაოდენობის შემცირება და ონტოგენეზის შემდეგ პერიოდში (7–8 გრამის ინტერვალში) ასევე სტატოკონიების საერთო რაოდენობის შემცირება შეიძლება მსგავს მოვლენას ასახავდეს. თუმცა აღნიშნულ პერიოდში დიდი ზომის სტატოკონიების სელექტიური დაშლის ამსახველი სურათი გამოუქვეყნებელი მონაცემების საფუძველზე არ გამოვლინდა.

ჩვენი კვლევის შედეგად აღმოჩნდა აგრეთვე, რომ სტატოკონიების მეტი წილი ოვალური ფორმისაა და არა კვერცხისებური, როგორც ამტკიცებდნენ ადრე (Ковалев и др., 1981, 1982). გარდა ამისა აღმოჩნდა, რომ ოვალური სტატოკონიები, როგორც წესი შეიცავს მხოლოდ ერთ ოპტიკურად მკვრივ ე.წ. გულს- ბირთვს. ჩვენს მიერ ასეთი აღნაგობის მქონე სტატოკონიები წოდებულია მარტივ სტატოკონიებად. ლიტერატურის წყაროებში აღწერილია აგრეთვე სტატოკონიების არასწორი ფორმები (Винников и др., 1971; Цирулис, 1974; Зайцева, 1990, 1992). არასწორი ფორმის სტატოკონიების შიდა სტრუქტურა განსხვავებული აღმოჩნდა ოვალური ფორმის სტატოკონიებისაგან. ისინი შედგება რამდენიმე მარტივი სტატოკონიებისაგან და შესაბამისად გააჩნიათ მრავალი (2–12), ოპტიკურად მკვრივი გული – ბირთვი (სურ. 28, 30). საწინააღმდეგოდ მარტივისა, ჩვენს მიერ ასეთი სტატოკონიები წოდებულია რთულ სტატოკონიებად (Горгиладзе, Букия, Давитაშვილი и др., 2006). მარტივი სტატოკონიების რაოდენობა სტატოციტში საშუალოდ მთელი სტატოკონიების რაოდენობის 70%-ს შეადგენს, რთულის კი 20-30%-ს. ამ უკანასკნელში ჭარბობს ორბირთვიანი სტატოკონიები. რთული სტატოკონიების რაოდენობა სტატოციტში მათში ბირთვების რაოდენობის ზრდის შესაბამისად მცირდება (ცხრილი 6, I, II).

სტატოციტის ღრუში სტატოკონიების გარდა განლაგებული აღმოჩნდა სფერული ფორმის, 0.3–1.5 მკმ დიამეტრის სტრუქტურები, რომლებიც მოკლებულია მინერალურ შედგენილობას. გამოვთქვამთ მოსაზრებას, რომ ისინი მომავალი სტატოკონიების ცენტრალურ ნაწილში განლაგებული ბირთვებია და წარმოიქმნიებიან მგრძნობიარე უჯრედებში. ეგზოციტოზის გზით ეს სტრუქტურები ხვდებიან ენდოლიმფაში, სადაც მიმდინარეობს მათი შემდგომი მინერალიზაცია. ამ მოსაზრების სასარგებლოდ მეტყველებს ის ფაქტი, რომ მსგავსი სტრუქტურები მოთავსებულია მგრძნობიარე უჯრედების ვაკუოლებში და აგრეთვე მათ ზედაპირზეც. როგორც ჩანს ამ სტრუქტურებით სავსე ვაკუოლები პერიოდულად იცლება სტატოციტის ღრუში, რის შემდეგაც ვაკუოლებში მათი თავიდან დაგროვება და ევაკუაციის ახალი ციკლი დაიწყება.

რა გავლენას ახდენს უწონადობის პირობები სტატოციტის სტრუქტურულ ელემენტებზე?

უწონადობის პირობებში ახალგაზრდა და ზრდასრული ლოკოკონიების ხანგრძლივი ექსპოზიციის (40–135 დღე-ღამე) შემდგომმა გამოკვლევებმა აჩვენა, რომ სტატოციტის ზომებზე აღნიშნული ფაქტორი არ ახდენს გავლენას და შეესაბამება საკონტროლო მაჩვენებლებს (ცხრილი 7). სტატოციტების სერიულ ფრონტალურ ანათლებზე, ისე როგორც ნორმაში და სინქრონული კონტროლის ცხოველებში, ცამეტი მგრძნობიარე უჯრედია წარმოდგენილი. მგრძნობიარე უჯრედების ფორმის, მათი ციტოპლაზმის ვაკუოლიზაციის მიხედვით განსხვავება უწონადობაში ექსპონირებულ და შესაბამის საკონტროლო ჯგუფებს შორის არ აღინიშნება, ასევე უცვლელია უჯრედების ნატიფი სტრუქტურა. ყველა

საექსპერიმენტო ჯგუფში ელექტრონულ-მიკროსკოპულმა გამოკვლევებმა გამოავლინა ციტოპლაზმის გრანულარული და ჰიალინურ შრეების საზღვარზე განლაგებული დამახასიათებელი სტრუქტურა – ხვეულა.

მგრძობიარე უჯრედების ბირთვების ფორმა და ზომები, ბირთვაკების რაოდენობა და მათი განლაგების თავისებურება ასევე ნორმის შესაბამისია. მგრძობიარე უჯრედების სამივე მეტრული პარამეტრების (სიგრძე, სიგანე, სიმაღლე) მორფომეტრული მონაცემების საერთო ვარიაციული რიგების ანალიზის შედეგებმა გვიჩვენა, რომ სიგრძის საშუალო მაჩვენებლების მიხედვით 43 და 135 დღიანი ექსპერიმენტის პირობებში ადგილი აქვს ზოგიერთი უჯრედის დაგრძელების ტენდენციას. დანარჩენ შემთხვევაში ცვლილება ამ პარამეტრის მიხედვით არ აღინიშნება. მგრძობიარე უჯრედების სიგანის საშუალო მაჩვენებლების მიხედვით ცვლილება არ აღინიშნება არცერთ წონითი კატეგორიის ცხოველებში. უჯრედების სიმაღლის საშუალო მაჩვენებლები კი მნიშვნელოვნად დაბალია უწონადობაში ექსპონირებული ყველა ჯგუფის ცხოველებში. ამ პარამეტრის დიფერენცირებული ანალიზიდან გამომდინარე, მორფოლოგიური ნიშნებით და ტოპოგრაფიით ერთნაირ უჯრედებში სიმაღლის სარწმუნო შემცირება აღინიშნება ძირითადად იმ უჯრედებში, რომლებშიც ასევე ადგილი აქვს ვაკუოლების ფართობების შემცირებას (ცხრილი 8, 10). ესენია სტატოციტის წინა სარტყლის დორსალური უჯრედები და ეკვატორის სარტყლის ოთხივე უჯრედები. მგრძობიარე უჯრედების ვაკუოლების საშუალო ფართობები (43 დღიანი უწონადობაში ექსპონირებული ჯგუფის ცხოველების მაგალითზე) წინა სარტყლის მეოთხე და მეხუთე და ეკვატორული სარტყლის მეექვსე, მერვე და მეცხრე უჯრედებში რამდენჯერმე მცირდება საკონტროლო ჯგუფის მაჩვენებლებთან შედარებით (1,3, 1,6, 2,1, 2,2 და 2,1 – ჯერ შესაბამისად). ეს სწორედ სტატოციტის ის უჯრედებია, რომლებიც შეიცავენ დიდი ზომის ვაკუოლებს. დასაშვებია, რომ მგრძობიარე უჯრედების სიმაღლეში შემცირების აღნიშნული ფაქტის ერთერთი მიზეზი უწონადობის პირობებში შესაბამის უჯრედებში ვაკუოლების ზომების შემცირების თანხვედრი ფაქტი იყოს.

რადგან უწონადობაში ექსპონირებულ როგორც ზრდასრულ, ისე ახალგაზრდა ცხოველებში, მგრძობიარე უჯრედის სიმაღლის შემცირება საკონტროლო ჯგუფებთან შედარებით სტატისტიკურად სარწმუნოა, მიღებული ფაქტი შეიძლება ჩავთვალოთ როგორც გარკვეული კანონზომიერება, რომელსაც ადგილი აქვს სტატოციტის მგრძობიარე უჯრედებში გრავიტაციის გარეშე. ამავე დროს უფრო ეფექტურია ახალგაზრდა ცხოველებში, რადგან აღნიშნულ ცვლილებას ექვემდებარება მათი სტატოციტის მგრძობიარე უჯრედების უფრო დიდი ნაწილი (ცხრილი 8).

სტატოკონიების შიდა სტრუქტურა უწონადობის პირობებში ცვლილებას არ განიცდის და შეესაბამება ნორმას. მათ გარე ზედაპირზე კი ადგილი აქვს ახალი ნამატი შრეების წარმოქმნას. ყველა ექსპერიმენტებში ადგილი აქვს სტატოკონიების რაოდენობის და მათი ფართობის ზრდას სხვადასხვა ფრაქციების შიგნით (ცხრილი 9). 40 დღიანი ნაფრენი ექსპერიმენტის 13 გრამიანი ცხოველების ჯგუფში გამოვლინდა სტატოკონიების საშუალო ფართობის ზრდა პატარა ფრაქციაში, მათი რაოდენობის შემცირების ფონზე, ხოლო საშუალო და დიდი ფრაქციების სტატოკონიების ფართობების დამთხვევის მიუხედავად აშკარად გამოხატულია დიდი ფრაქციის სტატოკონიების რაოდენობის ზრდა სარწმუნო სხვაობით; ასევე 2 გრამიანი ლოკოკონების სტატოციტებშიც. ამ რაოდენობრივი ცვლილებებიდან გამომდინარე 40 დღიანი ექსპერიმენტის პირობებში 13 გრამიანი ლოკოკონების სტატოკონიების საერთო ფართობი ნაფრენ ჯგუფში 19000 მკმ²-ით

მეტი აღმოჩნდა საკონტროლო ჯგუფთან შედარებით, 2 გრამიან ცხოველებში კი 10000 მკმ²-ით ჭარბობს შესაბამის საკონტროლო მაჩვენებელს. 102 დღე უწონადობაში ექსპონირებული ჯგუფის ცხოველების სტატოციტებში საშუალო ფრაქციის სტატოკონიების იმ ქვეფრაქციაში, რომელთა ფართობი 115–175 მკმ²-ის ფარგლებშია, ვლინდება ამ პარამეტრის ზრდის ტენდენცია და ამავე დროს სტატოკონიების რაოდენობის სიჭარბე კონტროლთან შედარებით. აქედან გამომდინარე უწონადობაში ექსპონირებული ლოკოკინების ჯგუფში სტატოკონიების საერთო ფართობი 7933 მკმ²-ით მეტია საკონტროლო მაჩვენებელთან შედარებით. მიღებული რაოდენობრივი ცვლილებებიდან გამომდინარე სტატოკონიების განაწილებაში აღვილი აქვს გარკვეულ ძვრებს. ექსპოზიციის სხვადასხვა ხანგრძლივობის მიუხედავად ყველა საქსპერიმენტო ჯგუფში აღინიშნება სტატოკონიების პატარა ფრაქციის რაოდენობის შემცირება 4–6 %-ით და შესაბამისად დიდი ფრაქციების რაოდენობის მატება (7%). 102 დღიანი ექსპერიმენტის პირობებში რადგან სტატოკონიების საერთო ფართობის მატება ძირითადად საშუალო ფრაქციის ხარჯზე მიმდინარეობს, შესაბამისად გაიზარდა ამ ფრაქციის რაოდენობაც (5%-ით). აქედან გამომდინარე შესაძლებელია სტატოკონიების ზომების ზრდის შედეგად მათი გადანაცვლება გარკვეულწილად პატარა ფრაქციიდან საშუალოში და საშუალოდან დიდში. ამის საფუძველს იძლევა იმ სუბფრაქციების სტატოკონიების რაოდენობის ზრდა, რომლებიც თავიანთი ფართობით პატარა და საშუალო ან საშუალო და დიდი ფრაქციათა მიჯნაზე იმყოფებიან, და რაც გამოსახულია შესაბამის ჰისტოგრამებზე (სურ. 36, 37, 39).

ყველა ექსპერიმენტში ნათლად გამოვლინდა სტატოკონიების ზრდის პოტენცია. ამ ფენომენის ერთ-ერთ საფუძველად მიგვაჩნია უწონადობაში ექსპონირებული ცხოველების სტატოკონიების ზედაპირზე სხვადასხვა სახის ჩანართების დალექვა, რომლებიც ქმნიან მთლიან ან არათანაბარ ნამატ შრეებს მის გარშემო. ასეთი ჩანართები აღწერილია ორბიტულ კომპლექს “მირ“-ზე 14 და 40 დღე-ღამე ექსპონირებული წინადაყუჩიანი *A. gigas* და ხმელეთის ფილტვიან *H. lucorum*-ის საყრდენი უჯრედების ზედაპირზე და აგრეთვე სტატოციტის ღრუშიც. ცხადია მთლიანობაში ეს გამოხატავს იმ პროცესის თანმიმდევრულ სტადიებს, რომლებიც საბოლოოდ სტატოკონიების ზრდას იწვევს. მსგავსი შედეგები ნაჩვენებია ზღვის მოლუსკის *A. californica*-ს ლარვებში და ტრიტონის ენდოლიმფურ სისტემაში სტატოლიტის მოცულობის და ოტოკონიების რაოდენობის გაზრდით უწონადობაში მათი ორკვირიანი ექსპოზიციის შემდეგ (Wiederhold et al., 1997, 2000). ასევე *Xenopus laevis*-ის ემბრიონებში 8-9 დღე-ღამე უწონადობაში ექსპოზიციის შემდეგ უტიკულუსის ოტოლიტების ფართობი 1.3-ჯერ გაიზარდა დედამიწის კონტროლთან შედარებით (Лычаков, Лаврова, 1985).

ჩვენი გამოკვლევებით მიღებული მონაცემებით მიგვაჩნია, რომ სტატოკონიების ზედაპირზე ნამატ შრეებად განლაგებული მინერალური კომპონენტები საყრდენი უჯრედების მეტაბოლიზმის შედეგია (Горгиладзе, 2002; Горгиладзе и др., 2006). სტატოკონიების ზრდა, როგორც მისი კრისტალიზაციის პროცესი, აღწერილია კონდრაჩუკის და ვიდერჰოლდის მიერ (Кондрачук, 2001; Kondrachuk, Wiederhold, 2004). ამ გამოკვლევებით შეიძლება გაკეთდეს დასკვნა, რომ უწონადობის ფაქტორი გარკვეულწილად მასტიმულირებელ გავლენას ახდენს სტატოკონიების გენერაციის და ზრდის მექანიზმებზე.

რა შეიძლებოდა გამოეწვია სტატოკონიების ზომების ზრდას სტატორეცეპტორებში. გ. გორგილაძის და თანაავტორების მონაცემებით სხეულის წონის არქონა უწონადობაში, გავლენას ახდენს გრავირეცეპტორების ფუნქციურ

მდგომარეობაზე. კერძოდ, დედამიწის სიმძიმის ძალის პირობებში ცხოველების დაბრუნების შემდეგ ადგილი აქვს მგრძობიარე უჯრედების ფონური იმპულსაციის სისშირის ზრდას, საფეხურობრივად ცვალებად სტატიკურ ზემოქმედებაზე (სხეულის მდგომარეობის შეცვლა სივრცეში 0 °-იდან 180 °-მდე) რეაქციის მაქსიმუმის გადანაცვლებას 30 °-ით გრავიტაციული ვერტიკალიდან, ხოლო დინამიურ ზემოქმედებაზე (სინუსოიდალური რყევა), რეაქციის უფრო ჩქარა ჩაქრობას საკონტროლო ცხოველებთან შედარებით. მკვლევარების აზრით ასეთი შედეგები შეიძლება სტატოკონიების დამძიმებით იყოს გამოწვეული, რასაც ადგილი აქვს უწონადობის გავლენით (Горгиладзе и др., 2002; Горгиладзе, Букия, Козырев и др., 2006).

ზეწონადობის პირობებში პირიქით, ადგილი აქვს დიდი რაოდენობის სტატოკონიების დაშლას და ლიკვიდაციას. ამ პროცესის საწყის ეტაპზე სტატოკონია კარგავს ბზინვარებას და მუქდება, მინერალური შედგენილობის გახსნის შედეგად მათი ზედაპირი ხორკლიანი ხდება. შემდეგ იწყება სტატოკონიების მთლიანობის რღვევა: სტატოკონიებიდან ამოვარდება მისი ცენტრალური ნაწილი (სურ. 40). დაშლილი სტატოკონიების ნაწილები საბოლოოდ მთლიანად იხსნება სტატოლითმაში. ცხადია, სტატოკონიების დესტრუქტურიზაცია მიმდინარეობს ძირითადად კალციუმის კარბონატის დაკარგვის გამო, რაც მათ ძირითად მინერალურ ნაწილს წარმოადგენს და აძლევს სიმძიმეს. ცხოველების ცენტრიფუგირების შემდეგ სტატოკონიების დაშლის და ლიკვიდაციის შედეგად მათი საერთო რაოდენობა ზრდასრულ ცხოველებში 10–15 %-ით კლებულობს, ახალგაზრდებში კი 28 %-ით.

მიღებული შედეგები იძლევა საშუალებას დავასკვნათ, რომ მომატებული სიმძიმის ძალა იწვევს დესტრუქციულ ზემოქმედებას სტატოკონიებზე: მათი რაოდენობის და ზომების შემცირებას. ანალოგიურ პირობებში ადგილი ქონდა სტატოლიტის ზომების შემცირებას ზღვის მოლუსკების *A. californica*-ს ლარვებში და სტატოკონიების რაოდენობის შემცირებას ამავე ცხოველებში მათი მეტამორფოზის შემდეგ (Pedrozo et. al., 1996; Wiederhold et.al., 1997). ასევე ციკლიდების *Oreochromis mossambicus*-ის ჩანასახების უტრიკულუსის და საკულუსის სტატოლიტებში (Anken et.al., 1998).

ჩვენს მიერ ექსპერიმენტულად დადგენილი იქნა ფაქტი წონასწორობის ორგანოში სასინჯი მასის რაოდენობის დამოკიდებულება აბიოტურ ფაქტორთან, როგორცაა გრავიტაციული ველი: სასინჯი მასის ზრდა უწონადობის და მისი შემცირება ზეწონადობის პირობებში, რაც ადაპტაციური ბუნების აღმოჩნდა.

დასკვნები

1. ხმელეთის ლოკოკინა *Helix lucorum*-ის პოსტნატალური განვითარების პერიოდში სტატოცისტის დიამეტრის ზრდა ცხოველის მასის და ნიჟარის დიამეტრის ზრდის პირდაპირპროპორციულია.
2. *H. lucorum*-ის სტატოცისტის შიდა კედლის ამომფენი ეპითელიუმი სივრცობრივად მოწესრიგებულ, ცამეტი უჯრედული ანსამბლისაგან შემდგარ კომპლექსს წარმოადგენს. ყოველ სტატოცისტში ერთ მგრძობიარე უჯრედს გარს აკრავს 5-6 სატელიტი საყრდენი უჯრედი. მგრძობიარე უჯრედები კანონზომიერად არიან განლაგებული სტატოცისტის შიდა ზედაპირზე. ერთი ვარსკვლავისებური ფორმის უჯრედი მდებარეობს სტატოცისტის წინა პოლუსზე, ხოლო დანარჩენი 12 პოლიგონალური ფორმის უჯრედი ქმნის ოთხ-ოთხი უჯრედისაგან შემდგარ სამ სარტყელს სტატოცისტის შიდა ზედაპირზე: წინას, შუა- ეკვატორულს და უკანას. სტატოცისტის წინა პოლუსზე ერთი უჯრედის არსებობა და მსგავსის არქონა საწინააღმდეგო უკანა პოლუსზე ამ წარმონაქმნის სტრუქტურულ პოლარიზაციაზე მიუთითებს.
3. სტატოცისტის მგრძობიარე უჯრედების ციტოპლაზმა ვაკუოლიზირებულია. ვაკუოლების რაოდენობის, ზომების და ციტოპლაზმაში მათი განაწილების მიხედვით უჯრედები ერთმანეთისაგან არსებითად განსხვავდებიან. ეკვატორის სარტყლის ლატერალურ უჯრედში მათი ძეწკვისებური, ხოლო მედიალურ უჯრედში გიგანტური ვაკუოლის განლაგება აღინიშნება; დანარჩენ ათ უჯრედში ვაკუოლები დიფუზურად ან არათანაბრად არიან განლაგებული. ზოგჯერ ვაკუოლებში შეინიშნება ოპტიკურად მკვრივი 1 - 1.5 მკმ დიამეტრის სტრუქტურები. გრანულარული და ჰიალინური შრეების საზღვრებზე ციტოპლაზმაში განლაგებულია მგრძობიარე უჯრედებისათვის დამახასიათებელი ე.წ. მიელინისებური სხეული – ხვეულა. უჯრედი შეიცავს მომრგვალო ან ოვალური ფორმის ბირთვებს არასწორი კონტურებით. მომრგვალო ბირთვებში განლაგებულია სამი ბირთვაკი, ხოლო ოვალურებში ორი. უჯრედშორის სივრცეში გამოვლენილია ე.წ. ლაკუნების სისტემა სტატოცისტის ღრუში გამავალი არხებით.
4. ყოველი მგრძობიარე უჯრედი მათი სატელიტებით (საყრდენი უჯრედები) წარმოადგენს ერთიან სტრუქტურულ-ფუნქციურ ერთეულს სტატოცისტის ამომფენ ეპითელიუმში.
5. სტატოცისტის ღრუში განლაგებულია ორი სახის სტატოკონიები: მარტივი, ოვალური ფორმის, ოპტიკურად მკვრივი ერთი – ბირთვის შემცველი და რთული – სხვადასხვა ფორმის მრავალბირთვიანი, რომლებიც ფორმირებულია რამდენიმე მარტივი სტატოკონიებისაგან. ცხოველის პოსტნატალური განვითარების პერიოდში სტატოკონიების რაოდენობა იზრდება კლებადი სიჩქარით. სტატოკონიების რაოდენობის მაქსიმალურ ნამატს ადგილი აქვს 2 – 5 გრამი მასის მქონე ცხოველებში, ხოლო 6 – 7 გრამის ინტერვალში კი სტატოკონიების ნამატს უარყოფითი ხასიათი აქვს.
6. სტატოცისტის ღრუში გამოვლენილია მინერალიზაციას მოკლებული, მუავე არესადმი გამძლე, სფერული ფორმის 1–1.5 მკმ დიამეტრის ოპტიკურად მკვრივი სტრუქტურები.
7. უწონადობის პირობებში ექსპონირებული ცხოველების სტატოცისტის ამომფენი ეპითელიუმის უჯრედული ელემენტების რაოდენობა და ურთიერთგანლაგება, ცვლილებებს არ განიცდის. ამავე დროს ადგილი აქვს

უჯრედების სიმაღლის და მათი ციტოპლაზმური ვაკუოლების ზომების შემცირებას. აშკარად გამოხატულია სტატოკონიების ზომების და მათი რაოდენობის ზრდა.

8. ზეწონადობის პირობებში ექპონირებულ ცხოველებში ადგილი აქვს სტატოკონიების დაშლას და მათი რაოდენობის შემცირებას.
9. მიღებული შედეგების საშუალებით ნაჩვენებია გრავიტაციის ფაქტორის მნიშვნელობა სტატოცისტის გრავიმგრძობიარე წარმონაქმნების ფუნქციონირებაში და სტატოკონიების წარმოქმნაში.

გამოყენებული ლიტერატურა

1. ლეჟავა გ. საქართველოს ხმელეთის მოლუსკები და მათი სამკურნალო მნიშვნელობა. თბილისი. გამომცემლობა “მეცნიერება” 1968. 63 გ.
2. ჯაველიძე გრ. მასალები *Helix lucorum var. taurica Kryn* ბიოლოგია-ეკოლოგიის შესწავლისათვის თბილისის მიდამოებში. თბილისის სახ. უნივერსიტეტის შრომები . ტ. XXXIII ა, 1949. გვ. 163-170.
3. ჯაველიძე გრ. საქართველოს ხმელეთის მოლუსკების სარკვევი. თბილისი. თბილისის უნივერსიტეტის გამომცემლობა. 1972. გვ. 137- 139.
4. Аршавский Ю.И., Делягина Т.Г., Мейзеров Е.С., Орловский Г.Н., Панчин Ю.В., Попова Л.Б. Нейронные механизмы пространственной ориентации крыленогого моллюска *Clione limacina*. // Сенсорные системы. 1990а. Т.4. Вып. 3. С. 235-252.
5. Аршавский Ю.И., Делягина Т.Г., Окштейн И.Л., Орловский Г.Н., Панчин Ю.В. Нейронные механизмы оборонительной реакции на раздражение рецепторов статоциста у пресноводной улитки. // Нейрофизиология. 1990 б. Т.22. Вып. 6. С. 795-803.
6. Беритов И.С. (Бериташвили И.С.). О нервных механизмах пространственной ориентации у высших позвоночных животных. Изд-во Акад. Наук ГССР Тбилиси. 1959. 346 с.
7. Брянов И.И., Горгиладзе Г.И. Вестибулярная функция. В кн.: результаты медицинских исследований, выполненных на орбитальном научно-исследовательском комплексе «Салют-Союз». М., Наука. 1986. С. 169-185; 248-256.
8. Букия Р.Д., Тактакишвили А.Д., Каландаришвили Э.Л., Горгиладзе Г.И., // Морфологические особенности клеточных элементов статоциста наземной легочной улитки *Helix lucorum*. //საქ. მეცნ. აკად. მაცნე, სერ. ბიოლ. 2005. ტ. 31. №6. გვ. 815-822.
9. Винников Я. А., Газенко О.Г., Титова Л.К., Бронштейн А.А., Цирулис Т.П., Певзнер Р.А., Говардовский В.И., Грибакин Ф.Г., Иванов В.П., Аронова М.З., Чахонадский Н.А., Рецептор гравитации. Эволюция структурной, цитохимической и функциональной организации. Проблемы космической биологии. Л. «Наука». 1971. Т. XII. 523 с.
10. Винников Я. А., Газенко О.Г., Титова Л.К. Бронштейн А.А., Говардовский В.И., Певзнер Р.А., Грибакин Ф. Г., Аронова М.З., Харкеевич Т.А., Цирулис Т.П., Пяткина Г.А., Семак Т.В., Пальмбах А.Р. Развитие вестибулярного аппарата в условиях невесомости. // Арх. анат., гистол. и эмбриол., 1976. Т. 70. № 1. С. 11-17.
11. Винников Я. А., Газенко О.Г., Титова Л.К, Бронштейн А.А., Говардовский В.И., Певзнер Р.А., Грибакин Ф. Г., Аронова М.З., Пальмбах А.Р., Аничкин В.Ф. Структурная и функциональная организация вестибулярного аппарата. В кн.: Влияние динамических факторов космического полета на организм животных. Москва. 1979. С. 135-143.
12. Винников Я. А., Газенко О.Г., Лычаков Д.В., Пальмбах Л. Р. Развитие вестибулярного аппарата в условиях невесомости. // Общ. биол. 1983. Т. 44. №2. С. 147-163.
13. Винников Я. А., Лычаков Д.В., Пальмбах Л. Р., Говардовский В.И., Аданина В.О., Аллахвердов Б. Л., Погорелов А.Г. Исследование вестибулярного аппарата лягушки *Xenopus laevis* и крыс в условиях длительной невесомости. // Ж. эволюц. биохим. и физиол. 1980. Т. 16. №6. С. 574-579.
14. Волкова О.В., Елецкий Ю.К. Основы гистологии с гистологической техникой. Изд. «Медицина». М. 1971. 272 с.

15. Горгиладзе Г.И., Самарин Г.И., Бряннов И.И. Межлабиринтная асимметрия . вестибулярная дисфункция, и космическая болезнь движения. // Космическая биология и авиакосмическая медицина. 1986. Т. 22. № 3. С. 19-31.
16. Горгиладзе Г.И., Бряннов И.И. Космическая болезнь движения. // Космическая биология и авиакосмическая медицина. 1989. Т. 23. №3. С. 4-14.
17. Горгиладзе Г.И., Матвеев А.Д. О влиянии невесомости на вестибулярную функцию. // Космическая биология и авиакосмическая медицина. 1991. Т. 25. № 1. С. 17-21.
18. Горгиладзе Г.И. Структурно-функциональные особенности статоциста улиток *Helix lucorum*. В кн. Орбитальная станция «Мир». Космическая биология и медицина. Т.2. Медико-биологические эксперименты. 2002. Москва. С. 366-383.
19. Горгиладзе Г.И. Стимулирующее влияние невесомости на рост статоконий (эксперименты на автоматических космических аппаратах и пилотируемом орбитальном комплексе «Мир»). // J. Georgian Engineering News. 2001. № 4. С. 113-119.
20. Горгиладзе Г.И. Невесомость стимулирует рост статоконий. // Док. Акад. Наук. 2002.Т. 384. №1. С. 131-135.
21. Горгиладзе Г. И., Козырев С.А., Носовский А.М. Влияние статических и динамических воздействий на органа равновесия *Helix lucorum* после 163-суточного орбитального полета на станции «Мир». //Бюллетень экспериментальной биологии и медицины. 2002. Т. 133. № 2 С. 136-139.
22. Горгиладзе Г. И., Букия Р.Д., Давиташвили М.Т., Каландаришвили Э.Л., Тактакишвили А.Д.,Гелашвили Н.Ш., Маджагаладзе Н.Б., Киладзе М.Т., Соколов Н.Г. Деструктивное влияние повышенной силы тяжести на инерционную массу в статоцистах *Helix lucorum*. // Док. акад. наук. 2006. Т. 406. №3. С. 416-418.
23. Горгиладзе Г.И., Букия Р.Д., Козырев С.А., Тактакишвили А.Д. Каландаришвили Э.Л., Давиташвили М.Т., Гелашвили Н.Ш., Маджагаладзе Н.Б., Киладзе М.Т., Носовский А.М., Соколов Н.Г, Короткова Е.В. Структурно-функциональная организация статоциста *Helix lucorum* в норме и в условиях изменяющегося гравитационного поля. // XIII конференция «Космическая биология и авиакосмическая медицина». Материалы конф. Москва. 2006 . С.79-81.
24. Догель В.А. Сравнительная анатомия беспозвоночных. Ч. I. Л. Учпедгиз. 1938. 600 с.
25. Догель В.А. , Полянский Ю. И., Хейсин Е.М. Общая протозоология. // Изд-во Академии наук СССР. Ленинградское отделение. 1962. 592 с.
26. Догель В.А. Тип кишечнополостных (*Coelenterata*). В кн.: Руководство по зоологии. I. М.-Л. 1938. 286 с.
27. Зайцева О.В. Структурная организация сенсорной системы статоцистов улитки *Helix vulgaris*. // Ж Эволюц.биохим. и физиол. 1990. Т.26. №4. С.105-111.
28. Зайцева О.В. Структурная организация сенсорной системы улитки. // Ж. Высшей нервной деятельности. 1992. Т. 42. Вып. 6. С. 1132-1149.
29. Зайцева О.В. Структурная организация рецепторных элементов и органов наземного моллюска *Pomacea elegans(Prosobranchia)*. // Ж. морфология. 1996. Т. 110. Вып. 4. С. 83-89.
30. Зайцева О.В. Структурная организация сенсорных органов и иннервация кожных покровов моллюска *Pomacea paludosa (Prosobranchia)*. // Ж. эволюц. биохим. и физиол. 1998. Т.34. №3. С. 352-361.
31. Зайцева О.В. Структурная организация сенсорной системы статоцистов переднежаберных моллюсков. // Сенсорные системы. 1999. Т. 13. №2. С. 99-109.

32. Зайцева О.В., Ковалев В.А., Бочарова Л.С. Исследование морфофункциональных взаимоотношений сенсорного эпителия и статоконий в статоцисте моллюска *Lymnaea stagnalis*. // Ж. Эволюц. биохим и физиологии. 1978. Т.4. Вып. 3. С.307-309.
33. Зайцева О.В., Бочарова Л.С. Погорелов А.Г. Клеточная организация и ультраструктура статоциста *Viviparus viviparus*. // Цитология 1980. Т. XXII, №5. С. 526- 531.
34. Кокко А.С. Пластинчатые тельца в клетках Пуркинье в мозжечке кошки. // Цитология 1972. Т. XIV, №4. С. 421-425.
35. Кондрачук А.В. Модель распределения статоконий в гравирецепторе моллюсков в онтогенезе. // Ж. Авиакосмическая и экологическая медицина. 2001. Т. 35. №3. С. 49-58.
36. Котовская А.Р., Шипов А.А., Айзиков Г.С., Марков А.С. Статическая выносливость и вестибуло-двигательные реакции. В кн.: Влияние динамических факторов космического полета на организм животных. Москва. 1979. С. 129-135.
37. Котовская А.Р., Шипов А.А. Статическая выносливость крыс после полета на биоспутнике «Космос- 936» // Космическая биология и авиакосмическая медицина. 1980. Т. 14. №4. С. 20-22.
38. Ковалев В.А., Зайцева О.В., Соколов В.А. Исследование церебрального отдела сенсорной системы статоцистов легочных моллюсков. // Ж. эволюц. биохим. и физиол. 1982. Т. 18. Вып. № 4. С. 355-360.
39. Ковалев В.А. Зайцева О.В., Бочарова Л.С. Морфологическая и функциональная характеристика статоцистов легочных моллюсков. // Ж. эволюц. биохим. и физиол. 1981. Т. 17. №1. С. 18-24.
40. Краснов И.Б. Количественный гистохимический анализ вестибулярного мозжечка *Fundulus heterochitus*. В кн.: Биологические исследования на биоспутниках «Космос». Москва. 1979. С. 70-74.
41. Лихарев И.М., Роммельмейер Е.С. Наземные моллюски фауны СССР. М.Л. 1952. 512 с.
42. Лычаков Д.В., Лаврова Е.А. Исследования структуры вестибулярного аппарата и ионного состава тела личинок шпорцевой лягушки после пребывания в условиях невесомости. // Космическая биология и авиакосмическая медицина. 1985. Т.19. №3. С. 48-52.
43. Лычаков Д.В., Пашинин А.Н., Боядзиева-Михайлова А., Христов И. Исследование структуры рецепторных органов вестибулярного аппарата крыс после полета на биоспутнике «Космос 1667». // Космическая биология и авиакосмическая медицина. 1989. Т.23. №5. С. 17-26.
44. Лычаков Д.В., Ильинская Е. В., Дадашева О.А , Гурьева Т.С. Вестибулярный аппарат эмбриона перепела в эксперименте на биоспутнике «Космос- 1129». //Авиакосм. и эколог. медицина. 1993. Т. 27. №2. С. 68-70.
45. Лычаков Д.В., Структурная устойчивость рецепторных органов вестибулярного аппарата к воздействию факторов космического полета. // Космическая биология и авиакосмическая медицина. 1988. Т. 22. №4. С. 13-18.
46. Лычаков Д.В., Боядзиева-Михайлова А., Христов И., Пашинин А.Н., Евдокимов И.И., Марков А.А. Изменение в отолитовом аппарате крыс и рыб после длительного вращения при повышенной силе тяжести. //Космическая биология и авиакосмическая медицина. 1988. Т. 22. №5. С. 27-33.
47. Магнус Р. (Magnus R.) Установка тела (перевод). 1962. М. – Л. Изд-во АН СССР Ленинградское отделение. 624 с.

48. Меписашвили И.С. Постнатальный нейрогенез и регенераторные возможности центральной нервной системы млекопитающих. დისერტაცია ბიოლოგიის მეცნიერებათა დოქტორის ხარისხის მოსაპოვებლად. თსუ. 1973. 411 გვ.
49. Микадзе Э.Л., Кривенко Е.В. Особенности ультраструктурной организации клеток Пуркинье ганглиозного слоя коры мозжечка собак раннем постнатальном онтогенезе. “Закономерности стонования форм отдельных образований организмов животного мира на органном, тканевом и клеточном уровнях”. Сб. научн. тр. 1982. Тбилиси.С. 10-20.
50. Панчин Ю.В. Электрофизиологическое исследование нейронов статоциста крылоногого моллюска *Clione limacine*. // Сенсорные системы. 1990. Вып. 3. Т.4. С. 228-234.
51. Пирс Э. Гистохимия. М. 1962. 962 с.
52. Решке М.В., Корнилова Л.Н., Харм Д.Ф., Блумберг Дж. Дж., Пелоски В.Х. Нейросенсогные и сенсомоторные функции. В кн.: Космическая биология и медицина. Т. 3. Кн. 1. 1997. М. Наука. С. 233-328.
53. Роскин Г.И. Микроскопическая техника. М. 1951. 447с.
54. Ромейс Б. Микроскопическая техника. М. 1954. 718 с.
55. Сахаров Д.А. Генеалогия нейронов. 1974. М. Наука. 183 с.
56. Соколов В.А., Ковалев В.А. Статоцист брюхоногих моллюсков. //Сенсорные системы. 1979. Л. Наука. С. 136-149.
57. Смирнов С.А., Айзиков Г.С., Козловская И.Б., Влияние адаптивного биоуправления на выраженность вестибуловегетативных симптомов экспериментальной болезни движения. // Авиакосмическая и экологическая медицина. 1986. Т. 20. №5. С. 35-39.
58. Хечинашвили С. Н. Вестибулярная функция. (Вопросы физиологии и методики исследования). Изд-во Акад. Наук Груз. ССР. Тбилиси. 1958. 220 с.
59. Цирулис Т.П. Тонкие строение статоциста у брюхоногого моллюска *Clione limicina*. //Ж. эволюц.биохим. и физиол. 1974. Вып. 2. Т. 10. С. 181-189.
60. (Чахотин С.) Tschachotin S. Die Statocysten der Heteropoden. // Zschr. wiss. Zool. 1908. Bd. 90. S. 343-422. (Цит. по кн.: Винников Я. А., Газенко О.Г., Титова Л.К., и др. Рецептор гравитации. Эволюция структурной, цитохимической и функциональной организации. Проблемы космической биологии. Ленинград: Наука». 1971. Т. XII. 523 с.).
61. Шелд Г.В., Бойд Дж. Ф., Фуллер Р.М., Хоффман Р.Б., Киф Дж. Р., Оппенгеймер Дж. М., Салинас Г.А. Развитие *Fundulus heteroclitus* в невесомости. В кн.: биологические исследования на биоспутниках «Космос». 1979. Москва. С. 54-62.
62. Abd-El Hamid M.E. Über die Auge und Statocyste von 5 agyptischen Landpulmonaten. // Sber. ost. Acad. Wiss. (I). 1964. Bd. 173. S. 189-197.
63. Alkon DL. Cellular analysis of a gastropod (*Hermissenda crassicornis*) model of associative learning. Biol Bull. 1980. V. 159. P. 505-560.
64. Anken R.H., Kappel T., Rahmann H. Morfometry of fish inner ear otoliths after development at 3 g hypergravity. // Acta Otolaryngol. 1998. V. 118. №4. P. 534-539.
65. Ballarino J. and Howland H.C. Centrifugation of 2 g does not affect otokonial mineralization in chick embryos. // American J. of Physiology. 1984. V. 246. P. R-305-R-310.
66. Barber V.C. The structure of mollusc statocysts with particular reference to Cephalopodes. // Simp. zool. Soc. London. 1968. V.23. P. 37-62.
67. Barber V.C., Dilly P.N. Somme aspects of the fine structure of the statocysts of the molluscs *Pecten* and *Pterotrachea*. // Zschr. Zellforschung. 1969/ Bd. 94. S. 452-462.

68. Bäcker R. Die Micromorphologie von *Helix pomatia* und einigen anderen *Styllumatophoren*. // *Ergebn. Anat. Entwickl.* 1932. *Gesch.* 29. S. 449-585.
69. Bidwell J. P., Paige J. A. and Kuzirian A. M. Effects of stroncium on the embryonic development of *Aplysia californica*. // *J. Biol. Bull.* 1986. V. 170. P. 75-90.
70. Buddenbrock W. Über unsere Kenntnis von der Function der Statocysten der Schnecken, mit besonderer Berücksichtigung der Kompensatorischen Augenbewegungen. // *Biol. Zbl.* 1935. Bd. 55. S. 528-534.
71. Bukia R., Kalandarishvili E., Taktakishvili A., Davitashvili M., Gelashvili N. Topography of statocyst sensory cells of lung ground snail *Helix lucorum*. // *Proceedings of the Georgian Academy of Sciences. Biological series B.* 2006. V. 4. № 4. P. 99-105.
72. Bullosk B.H., Horridge G.A. Structure and function in the nervous system of invertebrates I-II. // San Francisco. 1965. London. Freeman and Co., V.2. P. 801-1720.
73. Campbell J.W., and Speeg K. V. Ammonia and the biological deposition of calcium carbonate. // *Nature.* 1969. V. 189. P. 459-460.
74. Cao H. and Gay C.V. Effects of parathyroid hormone and calcitonin on carbonic anhydrase location in osteoclasts of cultured embryonic chick bone. // *Experientia.* 1985. V.41. P. 1472-1474.
75. Coggeshall RE . A fine structural analysis of the statocyst in *Aplysia californica*. // *J Morphol* 1969. V. 127. P. 113-132.
76. Croll RP. Distribution of monoamines within the central nervous system of the juvenile pulmonate snail, *Achatina fulica*. // *Brain Res.* 1988. V. 460. P. 29-49.
77. Dijkgraaf S. The statocyst of *Octopus vulgaris* as a rotation receptor. // *Pubbl Staz. zool. Napoli.* 1961. V.32. P. 64-87.
78. Dijkgraaf S. Hessels H.G.A. Über Bau und Funktion der Statocyste bei der Schnecke *Aplysia limacina*. // *Z. vergl. Physiology.* 1969. Bd. 62. S. 38-60.
79. Dogiel V.A. Die sogenannte "Konkrementenvacuole" der Infusorien als eine Statociste betrachtet. // *Arch. Protistenkunde.* 1929. Bd. 58. S. 319. (Цит. по кн.: Винников Я. А., Газенко О.Г., Титова Л.К и др. Рецептор гравитации. Эволюция структурной, цитохимической и функциональной организации. Проблемы космической биологии. Л.: «Наука». 1971. Т. XII. 523 с).
80. Gallin E. K. and Wiederhold M. L. Response of *Aplisia* statocyst receptor cells to physiologic stimulation. // *J. Physiol. (London).* 1977. V.66. P. 123-137.
81. Gao W., Wiederhold M.L. The structure of the Statocyst of the freshwater shail *Biomphalaria glabrata* (Pulmonata, Basommatophora). // *J. Hear. Res.* 1997. V. 109. №1-2. P. 109-124.
82. Geuze I.I. Observations on the function and structure of the statocysts of *lymnaea stagnalis*. // (L). *Netherlands journal of zoology.* 1968. V.18. № 2. P. 155-204.
83. Gorgiladze G.I., Samarin G.I., Tikhonravova N.M., Afanasiev I.B., Sokolov N.G., Bukia R.D., Davitashvili M.T., Kalandarishvili E.L., Taktakishvili A.D. Light optic and electronic microscopy investigations of statocyst-equilibrium organ of lung ground snail *Helix lucorum*, subiected to long-term weghtlessness on orbital station Mir. // *Second International Aerospace Congress. Proceedings. V.I . Moscow, Russia.* 1997. P. 212-215.
84. Graybiel A., Miller E.F., Homick J.L. Individual differences in susceptibilty to motion sickness among six Scylab astronauts. // *acta Astronaut.* 1975. V. 2. P.155-174.
85. Hara H. Changes in the utricular otoconia of the chick embryo developed under 2 g – gravity. // *Nippon Tibincoca Gaccai Kaiho.* 1993. V. 96. P. 969-976.
86. Horridge G.A. Presumed photoreceptive cilia in a Ctenophore. // *Quart. J. Mikroskop.Sci.* 1964. V. 105. P. 311.

87. Horridge G.A. Relation between nerves and cilia in Ctenophores.// Amer. Zoologist. 1965. V. 5. P. 357.
88. Howland H.C. and Ballarino J. Is the growth of the otolith controlled by ist weigt? In: T. Gaultierotti (ED), The Vestibular System: Function and Morphology, Springer-Verlag. New York. 1981. P. 77-87.
89. Janse C. The function of the statocyst sensory cells in *Aplisia limacina*. // J.Comp Physiol. 1983. V.150. P.359-370.
90. Janse C., van der Wilt G.J., van der Roest M., Pieneman A.W. Interacellulary recordet responsenso tilt and efferent input of statocyst sensory cells in the pulmonate snail *Lymnaea stagnali*. // Comp.Biohem. Physiol. 1988. V. 90. Ser. A.P. 269-278.
91. Koehler O . Uber die Geotaxis von Paramaecium. // Arch. Protistenkunde. (Цит. по кн.: Винников Я.А., Газенко О.Г., Титова Л.К., и др. Рецептор гравитации. Эволюция структурной цитохимической и функциональной организации. Проблемы космической биологии. Л.: Наука». 1971. Т. XII. 523 с).
92. Koehler O. Galvanotaxis. In Handbuch norm. patol. Physiol. (Цит. по кн.: Винников Я.А., Газенко О.Г., Титова Л.К., и др. Рецептор гравитации. Эволюция структурной цитохимической и функциональной организации. Проблемы космической биологии. Л.: Наука». 1971. Т. XII. 523 с).
93. Koike H., Nakamura K., Nishimura K., Kashima J., Wiederhold M.L., Asashima M., Non-invasive assessment of otolith formation during development of the japanese red-bellied newst, *Cynors pyrogaster*. // J. Hear Research. 1995 a. V.88. P. 206-214.
94. Koike H., Asashima M., Kumasaku., Nakamura K., Kobajashi S., and Kashima J. Otolith formation during developmental process of amphibians. // Biological Sciences in Space(Tokyo). 1995 b. V.9. P.164-165.
95. Kondrachuk A.V., Wiederhold M.L. On generation of statokonia in gravireceptors of molluska. // J. Hear Res. 2004. V. 197. № 1-2. P. 24-34.
96. Lim D.J., Smith J.A., Stockwell C.W., Oyama J. Observations on saccules of rats exposed to long-term hypergravity. // J. Aerospace Medicine. 1974. V.45. P.705-710.
97. Lychakov D.V. Functional and adaptive changes in the vestibular apparatus in space flight. // J. Physiologist. 1991. V.34. № 1. P. 2004-2005.
98. McClary A. Statocyst function in *Pomacea paludosa* (Mesogastropoda: Ampullaridae) // J. Malacologia. 1966. V. 3. P.419-431.
99. Minkin C. and Jennings J. M. Carbonic anhydrase and bone remodeling: sulfonamide inhibicion of bone resorption in organ culture. // Science. 1972.V.2. P. 1031-1033.
100. Neubert J., Briegleb W., Schatz A., Hertwig J., Kruse B. Observation on structure and function of the gravireceptor in a vertebrate (*Xenopus laevis d.*) exposed to near weightlessnes. // n: P.R. Sahn., R. Jansen and M.H. Keller (Eds.). Proceedings of the Nordenrey Symposium on cientific Results of the German Space lab Mission DI. Wissenschaftliche Projektfuhrung DI. Koln. Germany. 1986. P. 423-430.
101. Ohsuga K., Kurokava M., Kuwasawa K. Mosaic arrangement of SCPB-, FMRF amide-, and histamine-like immunoreactive sensory hair cells in the statocyst of the gastropod mollllusc *Pleurobranchaea japonica*. // Cell Tissue Res. 2000. V. 300. P. 165-172.
102. Pedrozo H.A., Schwartz Z., Dean D.D., Wiederhold M.L. Boyan B.D. Regulation of statoconia mineralization in *Aplisia californica* in vitro. // Connective Tissue Res. 1996. V. 35. №1-4. P. 317-323.
103. Pedrozo H.A. Wiederzhold M.L. Effect of hypergravity on statocyst development in embryonic *Aplisia californica*. // Hearing Research. 1994. V.79. №1-2. P. 137-146.

104. Pedrozo H.A., Schartz Z., Luther M., Dean D.D., Boyan B.D., Wiederhold M.L. A mechanism of adaptation to hypergravity in the statocyst of *Aplisia californica*. //Hearing Research. 1996. V.102. №1-2. P. 51-62.
105. Sakakibara M., Aritaka T., Iizuka A., Suzuki H., Horikoshi T., Lukowiak K. Electrophysiological responses to light of neurons in the eye and statocyst of *Limnaea stagnalis*. // J Neurophysiol. 2005. V.93. P. 493-507.
106. Pfeil E. Die Statocyste von *helix pomatia* // L-Z. Wiss. Zool. 1922. Bd. 119. S. 79-113.
107. Schmidt W. Untersuchungen über die Statocysten unserer einheimischen Schnecken. // Zschr. Med. Naturwiss. Jena. 1912. Bd. 48. S. 515-562.
108. Schöne H. Die statische Gleichgewichtsorientierung dekapoder Grustaceen. //Verhandl. Dtsch. zool. Ges. 1952. Suppl. 16. S. 157.
109. Schöne H., Steinbrecht R. A. Fine Structure of statocyst receptor of *Astacus fluviatilis*. //J. Nature. 1968. V. 220. (5163). P. 184-186.
110. Simkiss K. Intercellular pH during calcification. A study of the avian shell gland. // J. Biochem. 1969. V. 111(5). P. 647-652.
111. Slautterback D.V. Cytoplasmic microtubules I. Hydra. // J. Cell. Biol. 1963. V.18. P. 367-388.
112. Slautterback D.V. The cnidoblast-musculoepithelial cell complex in the tentacles of Hydra. // Zschr. Zellforsch. 1967. Bd. 79. S. 296-318.
113. Sondag H. N. P. M., De Jong H. A. A., Van Marle J., Dosterveld W. J. Effects sustained acceleration on the morphological properties of otoconia in hamsters. // Acta Otolaryngol. (Stockh.).1995. V. 115. P. 227-230.
114. Sonila S, Mpitsos GJ, Panula P. Comparative study of histamine immunoreactivity in nervous systems of *Aplysia* and *Pleurobranchaea*. //J Comp Neurol. 1990. V. 298. P.83-96.
115. Sonila S, Mpitsos GJ. Immunohistochemistry of diverging and converging neurotransmitter system in mollusks. // Biol Bull. V. 181. P. 484-499.
116. Speeg K. V., Campbell J.W. Arginine and urea metabolism in terrestrial snails. // Am. J. Physiol. 1969. P. 1003-1012.
117. Stahlshmidt V., Wolff H.G. The fine structure of the Statocyst of the prosobranch mollusc *Pomacea paludosa*. // Z. Zellforschung. Mikroskop. Anat. 1972. V.133. P. 529-557.
118. Wiederhold M.L., Pedrozo H.A., Harrison I.L., Robert H., Gao W. Development of Gravity-sensing organs in altered gravity conditions: opposite conclusions from an amphibian and a molluscan preparation. // J. of Gravit. Physiol. 1997. V. 4. №2. P. 51-54.
119. Wiederhold M.L., Harrison I.L., Parker K., Nomura H. Otoliths developed in mikrogravity. // J. of Gravit. Physiol. 2000. V. 7. №2. P. 39-42.
120. Wiederhold M. L., Harrison I.L., Gao W. A critical period for gravitational effects on otolith formation. // J. Vestib. Res. 2003. V.13. №4-6. P. 205-214.
121. Wiederhold M.L. *Aplisia* statocyst receptor cells: intracellular responses to physiological stimuli. // Brain Res. 1974. V.78. P. 490-494.
122. Wiederhold M.L., Sharma I.Z., Driscoll B.P., Harrison J.L. Development of the statocyst in *Aplysia Californica*. I. observations on statoconial development. // J. Hear. Res. 1990. V. 49. №1-3. P. 63-78.
123. Wolff H.G. Einige Ergebnisse zur Ultrastruktur der Statocysten von *Limax maximus*, *Limax flavus* und *Arion empiricorum* (Pulmonata). // Z. Zellforsch. 1969. Bd. 100. S. 251-270.
124. Wolff H.G. Efferente Aktivität in der Stattonerven einiger Landpulmonaten (Gastropoda). // Z. Vergl. Physiol. 1970. Bd. 70. P. 401-409.
125. Wolff H.G. Statische Orientierung bei Mollusken. // Forsch. Zool. 1973. Bd. 21. S. 80-99.
126. Wolff H.G. Statocyste and geotactic behaviour in Gastropod mollusks. // Fortschz Zool. 1975. V.23. P. 63-84.

127. Wolff. H.G. Burstaktivität in der Statonerven von *Pterotrachea* (Heteropoda). // Verhandl. Dtsch. zool. Ges.1976. Bd. 24. S. 275-287.
128. Wood J., Baumgarten J von. Activity recorded from the statocyst nerve of *Pleurobranchaea californica* during rotacion and at different tilts. //Comp Biochem Physiol. 1975. V. 43A. P. 495-502.