

Ə.H.Əliyev, F.Ə.Əliyeva, V.M.Mədətova

# İNSAN VƏ HEYVAN FİZİOLOGİYASI

I hissə

*Bakalavr hazırlığı üçün dərslik*

*Azərbaycan Respublikası Təhsil Nazirliyi  
28.06.2005-ci il 522 sayılı əmri ilə dərslik  
kimi təsdiq edilmişdir.*

**BAKI - 2007**

**Redaktorlar:** ADPU-nin insan və heyvan fiziologiyası kafedrasının müdiri, b.e.d., prof. **Ə.N.Fərəcov**

AMEA-nın A.Qarayev adına Fiziologiya İnstitutunun böyük elmi işçisi, b.e.n. **Ş.M.Hacıyev**

**Rəyçilər:** Rusiya EA-nın üzvü, Beynəlxalq Noosfer Akademiyasının həqiqi üzvü, b.e.d., prof. **M.S.Babayev**

AMEA-nın A.Qarayev adına Fiziologiya İnstitutunun «Analizatorların müqayisəli və yaş fiziologiyası» laboratoriyasının rəhbəri, b.e.n. **A.Q.Qaziyev**

Gəncə Dövlət Universitetinin biologiya fakültəsinin dekanı, anatomiya, fiziologiya, zoologiya kafedrasının dosenti **A.M.Rüstəmov**

**Əliyev Ə.H., Əliyeva F.Ə., Mədətova V.M. İnsan və heyvan fiziologiyası (bakalavr hazırlığı üçün dərslik).** Bakı, «Bakı Universiteti» nəşriyyatı, 2007, 416 s.

Dərslikdə insan və heyvan fiziologiyasının aşağıda adları verilmiş əsas bölmələrinə aid müasir məlumatlar verilmişdir.

Bakalavr pilləsində oxuyan tələbələr üçün biologiyanın əsas bölmələrindən biri hesab edilən «İnsan və heyvan fiziologiyası» üzrə nəzərdə tutulan mühazirə materialları ikicildlik dərslik kimi təqdim edilir. Dərslinin birinci hissəsində fiziologiya sahəsində son nailiyyətlər Avropa standartları nəzərə alınmaqla fiziologiyanın inkişaf tarixi (giriş), əsas anlayış və prinsiplər, hüceyrə fiziologiyasının əsasları, oyanan toxumaların fiziologiyası və ya elektrik oyanması ilə məlumatların nəql olunması, əzələnin fiziologiyası, sinir sisteminin ümumi və xüsusi fiziologiyası, analizatorların fiziologiyası və daxili sekresiya vəziləri haqqında məlumat verilir. Dərslinin ikinci hissəsində isə qan, ürək-damar, qan dövrəni, tənəffüs, həzm, sidik-ifrazat, maddələr və enerji mübadiləsi, bədən temperaturu və tənzimi, əməyin fiziologiyası, ekoloji fiziologiya, qocalıq və qocalma, ali sinir fəaliyyəti bəhsləri və fizioloji göstərici, termin göstəricisi, müəllif arayışı, kafedranın tanınmış alimləri, terminlər lüğəti, testlər verilmişdir.

Dərslinin əsas üstün cəhəti odur ki, ayrı-ayrı fəsillərdə orqanizmin orqan və toxumalarının fəaliyyət mexanizminin avropa təhsil standartlarına uyğun şəkildə izah edilməsi və əvvəlki dərsliklərdən fərqli olaraq burada hüceyrə fiziologiyası, əmək və ekoloji fiziologiya, qocalma və qocalıq, bioloji qocalma haqqında ilk dəfə məlumat verilməsidir.

Proqrama uyğun yazılmış dərslik dövlət universitetlərinin bakalavr pilləsində təhsil alan tələbələri, eləcə də fizioloq magistrantlar, nəzəri və təcrübə biologiyasının müxtəlif sahələrində çalışan bioloqlar üçün faydalı mənbə ola bilər.

Ə  $\frac{1903000000 - 29}{M - 658(07) - 062} - 062 - 2007$

© «Bakı Universiteti» nəşriyyatı, 2007.

## MÜQƏDDİMƏ

Tibb və psixologiya elmlərinin nəzəri və təcrübi əsasını təşkil edən, digər bioloji elmlərin açarı olan fiziologiya elminin XXI əsrdə də çox sürətlə inkişaf etdiyini nəzərə alsaq, bu sahədə günün tələbinə cavab verən fundamental dərslər yazmaq son dərəcə çətin və məsuliyyət tələb edir. Ona görə də XXI əsrin əvvəlində fiziologiya elminin real vəziyyətinə əsaslanaraq kitabda olan materialları Azərbaycan təhsil sisteminin tələbini nəzərə alaraq, Avropa ölkələrinin universitetlərində tədris olunan insan fiziologiyası kursuna uyğun yazmağa çalışdıq.

İnsan və heyvan fiziologiyası – tarixən orqanizmin quruluşunu öyrənən anatomiya elminə əsaslanmış və onun bir bölməsi kimi meydana gəlmişdir. Bu elm XVII əsrdən müstəqil bir elm kimi tədris olunmağa başlamış, sonralar biokimya və tibbi fiziologiyanın inkişafı üçün zəmin yaratmışdır.

Bakı Dövlət Universitetinin, digər dövlət və özəl universitetlərinin bakalavr və magistrant tələbələrinin baloniya təhsil sistemi nəzərə alınmaqla insan və heyvan fiziologiyasına dair Avropa standartlarına cavab verən Azərbaycan dilində yazılmış dərslərə böyük ehtiyac olduğunu nəzərə alıb, hazırkı kitabı nəşrə hazırladıq.

Dərslərin tərtibatında müxtəlif dillərdə yazılmış elmi ədəbiyyatlardan və dərslərdən istifadə edilmişdir. Bu kitabın tərtib olunmasında AMEA-nın müxbir üzvi, prof. F.İ.Cəfərovun, prof. M.A.Qarayevin və prof. O.M.İsmayılovun Azərbaycan dilində olan, Rusiyanın REA-nın İ.M.Seçenov adına Təkamülün Fiziologiyası və Biokimyası İnstitutunun professoru, tibb elmləri doktoru, akademik P.S.Orlovun, Sankt-Peterburq Universitetinin insan və heyvan fiziologiyası kafedrasının müdiri, REA-nın akademiki, professor P.S.Nozdraçevin, R.F.Smıdt və Q.Tevesin redaktorluğu ilə ingilis dilindən rus dilinə tərcümə edilən «İnsan fiziologiyası» kitabından, bir sıra digər elmi əsərlərdən və onlarda olan cədvəl və şəkillərdən istifadə edilmişdir. Dərslərin işıq üzü görməsində BDU-nun insan və heyvan fiziologiyası kafedrasının

və biostimulyatorlar ETL-nin əməkdaşlarından dos. Ş.Məhərrəmov, dos. V.Mədətova, dos. M.Nəsibov, biologiya elmləri namizədləri F.Əliyeva, R.Babayeva, N.Məmmədova, S.İbrahimova, S.Məmmədova, F.Zamanova, aspirantlardan F.Rəhimova, Y.Firudinbəyov, elmi işçilərdən A.Musayev, Q.Həsənova, S.Miriyeva, S.Quliyeva, M.Qasımzadə, X.Rizvanova və b. öz bacarıqlarını əsirgəməmişlər. Onlara, rəyçilərə, redaktorlara minnətdarlığımı bildirirəm.

Kitabın baloniya təhsil sisteminin tələblərinə uyğun olaraq hər 2-3 ildən bir yeniləşdirilməsi nəzərdə tutulmuşdur. Ona görə də kitab haqqında fikirlərini bildirənlərə, həm də gələcək nəşrlərin hazırlanmasında yaxından iştirak etmək istəyənlərə əvvəlcədən minnətdarlığımızı bildiririk.

*Müəlliflərdən*

### İNSAN VƏ HEYVAN FİZİOLOGİYASINA GİRİŞ

İnsan və heyvan fiziologiyası bioloji elmlərin bölmələrindən biridir və digər bioloji elmlər kimi canlı təbiət aləminin dinamikasını öyrənir. Fiziologiya yunan dilində hərfi tərcümədə *fizio* – təbiət, *loqos* – elm deməkdir.

**Fiziologiya** – canlı orqanizmin və onu təşkil edən orqan, hüceyrə və molekulaların funksiyalarının dinamik öyrənilməsi haqqında elmdir. Bu elm daima tibb elmi ilə yanaşı, inkişaf etmişdir. Əsrlər boyu, elə indi də insan fiziologiyası (tibbi fiziologiya) məqsəd və vəzifələri, hər şeydən əvvəl, insanların və heyvanların sağlamlığını öyrənməyə yönəlmişdir. O, orqanizmin quruluşunu öyrənən anatomiya elminə əsaslanır və öz tarixi mənşəyini anatomiya elmindən götürür. Bizim yüzillikdə biokimya elminin (fizioloji kimya) fiziologiyadan ayrılıb müstəqil bir elm kimi fəaliyyət göstərməsinə zəmin yaratmışdır. Məsələn, fiziologiya elmi canlı orqanizmin onu əhatə edən xarici mühitlə mübadilə prosesində əlaqəsini təmin edən fizioloji prosesləri öyrənməklə yanaşı, orqanizmin xarici təsirlərə cavab reaksiyalarını və öz növbəsində orqanizmin özünün də xarici mühitə təsir yollarını öyrənir.

Beləliklə, fiziologiya orqanizmin funksional prosesləri və fəaliyyəti arasında qarşılıqlı əlaqəni bir bütöv – tam kimi öyrənir.

Fiziologiyanın son məqsədi funksiyanın mexanizmini elə dərinədən dərk etməkdir ki, bu ona funksiyaya istənilən istiqamətdə fəal təsir etməyi təmin edə bilsin.

Tibb elminin nəzəri əsasını təşkil edən fiziologiya klinik təbabətin inkişafında əsas rol oynayır.

#### 1.1.Fiziologiyanın tədqiqat obyektı

İnsan və heyvan fiziologiyası canlı orqanizmin dəyişkən həyat şəraitinə uyğunlaşması, hüceyrələrin, toxumaların, orqanların və sistemlərin funksional mexanizmləri haqqında elmdir. İnsan və heyvan orqanizminin varlığını təmin edən fizioloji proseslər qıcıqlanma, oyanma, maddələr və enerji mübadiləsi, sinir və psixi proseslər fiziologiyanın tədqiqat obyektı hesab olunur.

#### 1.2.Fiziologiyanın əsas bölmələri

Fiziologiya iki sərbəst elm sahəsindən ibarətdir:

1. Bitki fiziologiyası;
2. İnsan və heyvan fiziologiyası.

İnsan və heyvan fiziologiyası müxtəlif istiqamətlərdə inkişaf edərək sərbəst əhəmiyyət kəsb edən və bir-birilə əlaqəsi olan bölmələr əmələ gətirmişdir:

**1. Ümumi fiziologiya** – bütün canlı varlıqlara xas olan fizioloji funksiyaları tədqiq edir. O canlı varlığın əsasını təşkil edən maddələr və enerji mübadiləsinin ümumi termodinamik qanunauyğunluqlarını, qıcıqlanma formalarının təbiətini və təkamülünü, doğum, qocalma və ölüm problemlərini, orqanizmin ətraf mühitə münasibətini və həyat fəaliyyətinin digər ümumi təzahürlərini nəzərdən keçirir. Orqanizmin xarici mühitin təsirinə qarşı reaksiyasının ümumi qanunauyğunluqlarını izah edir. Hüceyrə fiziologiyası da ümumi fiziologiyanın sahələrindən biridir.

**2. Müqayisəli fiziologiya** – fərdi inkişafın müxtəlif mərhələlərində olan növlərin və eyni növ fərdlərin orqanizmlərinin funksiyasının spesifik xüsusiyyətlərini postnatal inkişafın müxtəlif dövrlərində öyrənir. Müqayisəli fiziologiyanın son pilləsi olan təkamül fiziologiyası bir və çoxhüceyrəli heyvanların müxtəlif sistematik qruplarına aid olan canlıların həyat fəaliyyətinin qanunauyğunluqlarını öyrənir.

**3. Müxtəlif həyatı prosesləri və onlar arasında qarşılıqlı əlaqəni öyrənən xüsusi fiziologiya** sahəsi:

- 1) Ayrı-ayrı sinif və heyvan qruplarının (kənd təsərrüfatı

- heyvanları, quşlar, həşəratlar);
- 2) Ayrı-ayrı heyvan növlərinin (qoyun, inək, keçi);
  - 3) Ayrı-ayrı orqanların fiziologiyasını (qaraciyər, ürək, böyrək və s. toxumalar (sinir və əzələ));
  - 4) Müxtəlif sistemlərin (ürək-damar, həzm, tənəffüs sistemi və s.) funksiyalarını öyrənir.

Fiziologiyanın xüsusi sahələrindən daha çox insan və heyvan fiziologiyası və tibbi fiziologiya öyrənilir. İnsan fiziologiyasının (tibbi fiziologiya) daha çox əmək, idman, yaş, qida rasionu, aviasiya və yeni sahəsi olan kosmik fiziologiya sahələri inkişaf etmişdir. Kosmik fiziologiya insan və heyvanların orqanizminin həyat fəaliyyətini yerdən fərqli olaraq kosmosda havasız şəraitdə öyrənir. Həyatı prosesləri normal insan və heyvanların orqanizmində öyrənilən normal fiziologiyadan fərqli olaraq, patoloji fiziologiya xəstə orqanizmlərdə həyatı proseslərin əmələgəlmə mexanizmini öyrənir.

Bioloji elmlər təkamül islahatlarını, ekologiyayı, növ xüsusiyyətlərinin məhsuldarlığını, davranışını nəzərdən keçirərək, bioloji varlıqların canlı mühitə uyğunlaşmalarını öyrənir. Lakin fiziologiya – maddələr mübadiləsi, qan dövrəsi, tənəffüs, əzələlərin, sinir sisteminin fəaliyyəti kimi proseslərin və orqanizmin digər funksiyalarının qanuna uyğunlaşmalarının mexanizmini aydınlaşdırır.

Sosial varlıq olan insanın fəaliyyətini humanitar elmlərlə öyrəndikləri halda, fiziologiya bu fəaliyyətin canlı orqanizmdə nə cür icra olunduğunu və bu zaman orqanizmdə nə baş verdiyini təyin edir. Məsələn, uşaqlar məktəbdə təhsil alırlar. Müəllimin tədris prosesini didaktikanın (təlim prosesinin) tələblərinə müvafiqliyi baxımdan nəzərdən keçirərək, davamiyyətin tərbiyə prosesində effektivini qiymətləndirir. Psixoloq şagirdlərin gündəlik dərslər prosesində yaddaşlarını, diqqətlərini, fərdi psixi xüsusiyyətlərini, mücərrəd təfəkkürün inkişafını öyrəndiyi halda, fizioloq A.A.Uxtomskinin mülahizəsinə əsasən, «beyində fikrin, ideyanın nə cür istehsal olunduğunu» öyrənir.

Yaş fiziologiyası ilk növbədə uşaqlarda, yeniyetmələrdə və

yaşlı insanlarda fizioloji funksiyaların xüsusiyyətlərini tədqiq edir. Bu məlumatlar pedaqogikanın praktiki məsələlərinin həllində, yeniyetmənin əmək şəraitini nizama salan qaydaların işlənilməsi və hazırlanmasında, yaşlı insanlarda qocalma prosesinin təbiətini öyrənmək və insan ömrünü uzatmaq kimi məqsədlərə xidmət edir.

Əmək və idman fiziologiyası sürətli hərəkətlər yerinə yetirməyə dair bacarıqların formalaşması üçün, optimal qərarların qəbul olunması və dəqiq hərəkətlər kompleksinin yerinə yetirilməsi ilə sıx şəkildə əlaqədardır. İdmançıya funksional imkanlarının maksimal hərəkətliyinə nail olmağa imkan verən orqanizmin ehtiyatlarını tədqiq edir.

Qidalanma fiziologiyası insanın müxtəlif həyat şəraitində qida rasionlarının işlənilməsi və hazırlanması üçün elmi əsaslar təqdim edir.

Ekstremal şəraitdəki fiziologiyayı süni və təbii mühitin fəvqəladə şəraitlərində insan orqanizminin funksiyalarının uyğunlaşmalarının yenidən qurulmasının öyrənilməsi adlandırmaq olar. Belə ki, aviasiya və kosmik fiziologiya yüklənmə, sürətləndirmə, çəkisizlik və psixoloji streslər kimi eksperimental amillər ilə sıx şəkildə əlaqədar olur. İnsan fiziologiyası xüsusi iqlim-coğrafi şəraitlərdə insanın Arktikada və Antarktidada, yüksək dağlıq rayonlarda, susuz səhralarda və rütubətli tropiklərdə mövcud olan həyat şəraitinə uyğunlaşmasının fizioloji mexanizmlərini nəzərdən keçirir.

Kənd təsərrüfatı heyvanlarının fiziologiyası diqqətini heyvanın təsərrüfat məhsuldarlığını öyrənməyə yönəldir. Həzm və maddələr mübadiləsinin xüsusiyyətlərini nəzərə almaqla müxtəlif heyvanlar və quşlar üçün ət, süd və digər qida məhsullarının daha yüksək məhsuldarlığını təmin edən qida rasionlarını işləyib hazırlayırlar. Heyvanların davranışının idarə olunmasına əsas etibarilə qidalandırıcı və müdafiəedici şərti reflekslərin təşkilinə əsaslanan metodlar vasitəsilə nail olunur. Belə ki, müəyyən gündəlik rejimə riayət olunması sürüdə inəklərin, quşçuluq fermasında toyuqların və ördəklərin davranış stereotipinin işlənilməsi və hazırlanmasına yardım edir. Təlim prosesi

xüsusi itlərin yetişdirilməsi müəssisəsində itlərin hazırlaşdırılmasının, atların qaçısa çıxması üçün məşq etdirilməsinin əsasını təşkil edir. Çiçəklərin ətrinə dair şərti qida reflekslərinin işlənilib hazırlanması yolu ilə yem otlarının, tərəvəzlərin və meyvə ağaclarının çiçəklərinin arılar tərəfindən tozlandırılmasına dair yeni tədris proqramı da praktiki olaraq tətbiq olunur. Balıq zavodlarında xırda balıqların yirtici balıqlardan xilas olmalarına dair eksperimentlər keçirənlər də, bu baxımdan müdafiəedici şərti reflekslər hələ də işlənilib hazırlanmamışdır.

Bionik fiziologiya – fizioloji funksiyaların bəzi xassələrini tədqiq edən bionik sistemlərin əsasını qoyan fiziologiyanın kibernetika ilə əlaqəsinin nəticələrindən biridir. İdarəetmə proseslərinin avtomatlaşdırılması elmi-texniki proqressin aparıcı tələblərindən biri kimi bionikanın inkişafının ilk növbədə beynin fəaliyyətinin imitasiya etməyə qadir olan informasiya-idarəetmə sistemlərinin işlənilib hazırlanmasına doğru istiqamətləndirir. Robot texnikası EHM-da idarəetmə sistemləri, şəbəkələrdə də neyrona oxşar elementlər vasitəsilə təchiz olunmuşdurlar. Bu cür sistemlərə qarşı maraq sənayedə, iqtisadiyyatda, nəqliyyatda, tibbdə və xalq təsərrüfatının bir çox digər sahələrində də mövcuddur.

Müasir tibb elminin əsası – tibbi fiziologiya – insan orqanizminin funksiyalarını onun ətraf mühitlə qarşılıqlı təsiri ilə birlikdə – orqanizmi vahid bir tam kimi öyrənməklə molekulyar, hüceyrə və orqan səviyyəsində baş verən prosesləri birləşmiş şəkildə başa düşülməsinə imkan yaradır.

### 1.3. Fizioloji tədqiqatların üsulları

Fiziologiya eksperimental elmdir. Bu elm bütün məlumatları heyvanlar və insan üzərində aparılmış təcrübələrdən alır. Eksperimental fiziologiyanın ilk banilərindən biri ingilis alimi V.Harvey (1578-1657) olmuşdur. İ.P.Pavlov göstərmişdir ki, V.Harvey ən çətin bir dövrdə – qan dövrəsinin qapalı olduğunu

kəşf etmişdir. Lakin qan dövrəsinin kəşf olunduqdan 200 il sonra belə fiziologiyanın inkişafı çox zəif olmuşdur.

Eksperiment vasitəsilə fiziologiya insan və heyvan orqanizminin sistemlərinin və orqanlarının həyat fəaliyyətləri haqqında məlumatları əldə edir.

**Eksperiment aparmağın üsulları və vasitələri.** Orqanizmin funksiyalarının öyrənilməsi üçün onların fəaliyyətlərinin tədqiq olunmasının müxtəlif üsullarından istifadə edirlər:

1. Funksiyaların dayandırılması;
2. Funksiyaların stimullaşdırılması;
3. Elektrik fəallığının qeydiyyata alınması;
4. Modelləşdirmə.

Fəaliyyət dayandırılana kimi eksperimentator mütləq orqanın və yaxud onun hissələrinin vəziyyətini müəyyənləşdirmək üçün cərrahiyyə müdaxiləsi vasitəsilə təcrübə qoymalı, müşahidə etməli, fizioloji prosesləri yadda saxlamalıdır.

Həyat hadisələrini müşahidə etməklə, öyrənməklə fizioloq onu keyfiyyət və kəmiyyətə xarakterizə edir, ölçür, yazır, sayır və müşahidənin nəticələrini sənədləşdirir, protokollaşdırır, kinofilmə çəkir, maqnit lentinə yazır və s. Lakin müşahidə üsulunun çoxlu çatışmazlıqları var və bu üsulla düzgün nəticələr almaq çətinidir. Çünki fizioloq çalışır ki, orqanın daxilində nə baş verdiyini öyrənsin. Buna isə eksperimentator tərəfindən yaradılan və idarə olunan mühit şəraitində aparılan təcrübənin nəticələrinə əsasən nail olmaq olar.

İ.P.Pavlova qədər fiziologiyada analitik – kəskin təcrübə üsulundan istifadə edilirdi. Bu zaman xarici təsirləri maksimal sürətdə aradan qaldırmaqla, heyvanı hərəkətsizləşdirmək, narkoz vermək, orqanların yarılmaları və təcrid olunması yolu ilə nail olurdular. Təcrübədən sonra heyvanlar tələf olurdular. Bunun qarşısını almaq üçün İ.P.Pavlov yeni sintetik – xroniki üsuldən istifadə etmişdir. Xroniki istiqamətli təcrübələrin aparılması zamanı, kəskin təcrübədən fərqli olaraq, tədqiq olunan orqanın orqanizmi ilə bütün əlaqələrini qoruyurlar. Bu cür təcrübələr narkoz altına salınmış, əksər hallarda isə sərbəst davranış

şəraitində həyata keçirilir. İ.P.Pavlov analitik üsulu inkar etməyərək onun əsasında vahid analitik-sintetik üsulu yaratmışdır. Hazırda istifadə olunan fizioloji eksperiment üsulları çox müxtəlifdir. Onlardan aşağıdakıları qeyd etmək olar.

1. *Qıcıqlandırma üsulu* – mexaniki, kimyəvi, termiki, elektrik, işıq, səs və s. üsullarla orqan və toxumaya təsir edərək onda baş verən fizioloji prosesləri öyrənirlər.

2. *Biviseksiya və ya kəskin təcrübə üsulu* – cərrahi yolla orqanın üstü açılır və müşahidə aparılır.

3. *Deinnervasiya üsulu* – orqan sinirsizləşdirilir, üz və sinir sisteminin təsirini öyrənmək üçün bu üsuldan istifadə edilir.

4. *Kateterizatsiya üsulu* – ürəyə, damara, vəzin axarına, sidik kisəsinə qoyulur.

5. *Perfuziya üsulu* – orqanizmdən, təcrid – kənar edilmiş orqanı müəyyən məhluldan keçirib, fəaliyyətini öyrənirlər.

6. *Fistula üsulu* – mədə, bağırsağ, sidik kisəsi və s. qoyulur.

7. *Damar anastomozu üsulu* – damarlar bir-birilə birləşdirilir.

8. *Ekstripasiya üsulu* – orqan kəsilib bədənə çıxarılır, onun funksiyası müəyyən edilir.

9. *Transplantasiya və ya köçürmə üsulu* – orqanı bədənə köçürməklə onun funksiyası öyrənilir.

10. Bu üsul 4 istiqamətlə aparılır: autotransplantasiya orqanizmin özündən-özünə köçürmək, homotransplantasiya – eyni cinsdən-cinsə (məsələn, itdən-itə), hetrotransplantasiya – müxtəlif cinsli (insandan-insana) orqanizmlərdən orqanlar bir-birinə köçürülür və allotransplantasiya – yad cismin (süni böyrək, ürək, stimulyator və s.) bədənə birləşdirilməsi.

11. *Şərti refleks üsulu* – insan və heyvanların ali sinir fəaliyyəti öyrənilir.

12. *Radiotelemetrik üsulu* – uzaq məsafədən fizioloji məlumatların qəbul edilməsinə əsaslanır.

13. *Endoskopiya üsulu* – optik cihazın köməkliyi ilə funksiyaları öyrənir.

14. *Ultrasəs (UZİ) üsulu* – UZİ cihazlarının köməkliyi ilə orqanın vəziyyəti, öd kisəsində daşın olması və s. öyrənilir.

15. *Elektrofizioloji üsul* – beyində, ürəkdə və neyronlarda, sinapsda meydana çıxan biocərəyanı qeyd etməklə funksiyaları öyrənir.

Fiziologiya elmi bu üsulların köməkliyi ilə heyvanlar üzərində aparılmış təcrübələrin nəticələrinə əsasən funksiyaları öyrənərək, həkimlərə müxtəlif patoloji hallarda müalicənin düzgün aparılmasında və sonda insan həyatının xilas edilməsində kömək edir.

**Üzərində təcrübə aparılan heyvanlar.** Dünya miqyasında mövcud olan təcrübə hesablamalara görə təcrübə aparılan alimlər tərəfindən hər il təxminən 200 milyona qədər heyvanlar tələf olur. Bu rəqəmi fizioloji təcrübələrdə istifadə olunan məşinlərin və materialların vəziyyətinə nəzarət edən metod vasitəsilə istifadə olunan xroniki eksperimentin işlənilib hazırlanmış analoji metodlarından daha intensiv və məqsədyönlü şəkildə istifadə etmək yolu ilə əhəmiyyətli şəkildə azaltmaq mümkündür.

Fizioloq eksperimentlərdə istifadə olunan heyvanların həddən artıq müxtəlifliyi ilə qarşılaşır. Söhbət müqayisəli fiziologiyadan gətdikdə tədqiqatın tapşırıqlarından asılı olaraq heyvanat aləminin bütün siniflərindən, dəstələrindən və cinslərindən olan (qurbağa, siçovul, dovşan, dəniz donuzu, dovşan, it, pişik, qoyun, keçi və digər iribuynuzlu heyvanlar, meymunlar və s.) antenatal və postnatal inkişafın müxtəlif mərhələsindəki növləri təcrübəyə məruz qalırlar.

Təcrübələrdə daha çox qurbağalardan, siçovullardan, dovşanlardan, dəniz donuzlarından, pişiklərdən və itlərdən geniş şəkildə istifadə edirlər. Fizioloji funksiyaların təkamülünün öyrənilməsi zamanı təcrübələr ibtidailər, bağırsağ boşluqlularda, soxulcanlar, molyuskalar, xərçəngkimilər, həşəratlar üzərində aparılır. Beynin ali funksiyalarının tədqiq olunması, eləcə də insanın müvafiq funksiyalarının xassələrini modelləşdirən təcrübələri meymunlar üzərində aparılır.

Heyvanların səhhəti onların fizioloji funksiyalarının normal vəziyyətini təmin etməli və xüsusilə insanın xəstəliyə yoluxması təhlükəsi yaradan xəstəliklərin yayılmasını istisna etməlidir. Yük-

sək səviyyədə təchiz olunmuş vivariumda karantin üçün və bu binada yerləşdirilən heyvanların ekoloji xüsusiyyətlərini nəzərə alan şəraitdə quraşdırılan xüsusiləşdirilmiş şöbələri ayırd edirlər. Xərçənglər üçün axınlı suya və pusqulara malik hovuzlar, həşəratların müxtəlif növləri üçün iqlim rejimi və müxtəlif mikro-landşaft ilə tənzimlənən insektariyalar, balıqlar üçün su bitkiləri ilə təchiz olunan akvariumlar, ilanlar üçün qızdırılan herpentariyalar, qış mövsümündə qurbağaların konservasiya olunması üçün hovuzlar, müxtəlif növlü quş damları, gəmiricilərin erkəklərinin, dişlərinin və balalarının bölüşdürülməsi üçün xüsusi olaraq təchiz olunmuş hüceyrə sistemləri, pişiklər üçün qızdırılan otaqlara malik ümumi binalar, itlər üçün fərdi kameralar, meymunlar üçün ağaclar və bəzi gimnastika vasitələrilə təchiz olunmuş kondensasiyalı otaqlar bu cür heyvanlar üzərində təcrübə keçirərək – bu heyvanların mərhəmət tələb edən varlıqlar olduqlarını unutmaq lazım deyildir. Üzərində təcrübə aparılan heyvanlar ilə humanist şəkildə davranmaya dair tələblər bioloqların hazırlanmasında xüsusi əhəmiyyət kəsb edirlər. Bioloqlara tələbə illərindən etibarən canlı təbiətə qarşı məhəbbət və qayğıkeş münasibət aşılmalıdır. Buna görə də, ali heyvanlar üzərində keçirilən kəskin təcrübələr zamanı, xüsusilə məcburi şərtlər tədqiqat obyektlərinin təbii vəziyyətinin təcrübədən keçirilməsinin xroniki formalarından maksimal sürətdə istifadə olunması, ağrıkəsici və narkoz olmalıdır.

#### 1.4. Fiziologiyanın digər elmlərlə əlaqəsi

İnsan və heyvan fiziologiyası nəinki digər bioloji elmlər, eləcə də bir tərəfdən fizika və kimya, digər tərəfdən isə tibb, pedaqogika, psixologiya, baytarlıq və fəlsəfə ilə sıx şəkildə əlaqədardır.

Fiziologiya digər elm sahələrindən daha çox fizika və kimyanın qanunlarına əsaslanaraq onların üsullarından istifadə edir. Buna səbəb odur ki, hər bir həyati prosesdə maddələrin çevrilməsi, yəni fiziki və kimyəvi proseslər baş verir.

Fizika ilə əlaqə fizioloji funksiyaların təsvir olunması, tədqiq edilməsi və praktiki tətbiqi üçün fizioloji funksiyaların mexaniki, elektrikli, hidrodinamik, istilik və digər fiziki təzahürlərinin dəqiq şəkildə ifadə olunması metodlarından və anlayışlardan geniş şəkildə istifadə olunması ilə tədqiq olunur. Belə ki, insan hərəkətlərinin biomexaniki təhlili əmək və idman fiziologiyasının bir sıra problemlərini həll etməyə, mayenin axması qanunları isə damar sistemində qanaxmanın bir çox xassələrinin qavranmasına dair açarı tapmağa imkan verir. Aerodinamik tədqiqatlar quşların uçuşunun fiziki əsaslarını açıqlayır, hidrodinamika mövqeyindən isə balıqların üzməyə səmərəli şəkildə uyğunlaşmalarının təbiəti haqqında məsələlər həll olunur. Buxarlanma zamanı mayenin soyuması istiqanlı heyvanlarda bədənin daimi hərəkətinin qorunması üsullarından biri olub, optika qanunları müxtəlif işıqlanmalar zamanı gözün müxtəlif məsafələrdə aydın görüntüdə uyğunlaşmasını izah edir. Fiziki biliklərə elmi-tədqiqat cihazlarının bütün arsenalından istifadə etməklə nail olmaq olar.

Son zamanlar biologiya, kimya və fizika elmlərinin birləşməsi nəticəsində meydana çıxan iki sərbəst fənn – biofizika və biokimya xüsusi olaraq inkişaf etmişdir. Biofizika fizioloji funksiyaları bu zaman qüvvədə olan fiziki qanunlar nöqtəyi-nəzərindən öyrənir. Biofiziki tədqiqatlar elektrogenезin və əzələlərin yığılıb-açılmasının intim mexanizmlərindən, reseptorların adekvat qıcıqlanmasından və şüa enerjisinin təsirindən başlayaraq, biomexikanın ümumi qanunauyğunluqlarına və canlı orqanizmin qlobal bioenergetika problemlərinə qədər meydana çıxan bütün məsələlərin geniş dairəsini əhatə edirlər. Bu elm canlı orqanizmdə bioelektrik proseslərini öyrənməklə, sinir, əzələ və vəzi toxumasında oyanma proseslərini aydınlaşdırır.

Fiziologiya kimya elmi ilə əlaqəni ilk növbədə maddələr mübadiləsi funksiyasının öyrənilməsi xətti əsasında müəyyən etmişdir. Hüceyrələrdə, orqanlarda və bütöv orqanizmdə gedən metabolik proseslərin kimya yönlü tədqiqatlarının bu istiqaməti əsrin əvvəlində sərbəst elm kimi ayırd edilmişdi.

Kimya elminin mənimsənilməsi nəinki orqanizmin ümumi

mübadilə funksiyalarının təbiətinin qavranması, eləcə də qidanın həzm olunması zamanı həzmetmə vəzilərinin sintez etdiyi fermentlərin fəaliyyət mexanizmini, eləcə də onların fərdi funksiyalarına müvafiq olaraq orqanlarda və toxumalarda qida maddələrindən istifadə və onların mənimsənilməsi yollarının öyrənilməsi üçün də zəruridir. Orqanizmin həyat fəaliyyətində vacib rolu kimyəvi tənzimləyicilər, məsələn, daxili sekresiya vəzilərinin hasil etdikləri hormonlar, ontogenezdə forma təşkilini idarə edən maddələr oynayır. Lakin onlardan heç biri ayrılıqda funksiyaları bütövlükdə dərk etmək üçün imkan yarada bilmir. Bunu fiziologiya elmi, fizioloji yolla – fiziki, kimyəvi, bioloji göstəriciləri sintez etməklə əldə edir.

Fiziologiya orqanizmin daxilində gedən həyati proseslərini riyazi üsul və modellərdən istifadə etməklə öyrənərkən kibernetikaya, bionikaya əsaslanır.

Kibernetika ilə əlaqə, kibernetikanın əks əlaqə siqnallarının köməyiylə yerinə yetirilən məqsədyönlü idarəetmə proseslərini öyrənən elmin olmasından ibarətdir; təbiətdə bu, məhz canlı sistemlər üçün xarakterik olub, fizioloji funksiyaların təşkil olunmasının əsasını təşkil edir.

Fiziologiyada kibernetik modelləşdirmə metodları geniş şəkildə tətbiq olunurlar. İndiki dövrdə orqanizmin, demək olar ki, bütün funksiyalarının qandövrünün, tənəffüsün, həzmetmənin, ifrazatın, maddələr mübadiləsinin modelləri işlənib hazırlanmışdır. Lakin qeyd olunduğu kimi, praktiki olaraq hər bir model oriqinalın fəaliyyətinin bəzi xassələrini nəzərə alaraq, onu tamamilə təkrarlamır. Bununla bərabər, qaçılmaz sadələşmə sayəsində o tədqiq olunan xassəni sırf sərbəst tədqiqat obyektini kimi ayırmağa icazə verir. Modelli tədqiqatlar nəzəri fiziologiyaya doğru yol açırlar. Nəzəri fiziologiya nəzəri fizika kimi hazırda böyük nailiyyətlər əldə edərək, hesablayıcı və məntiqi əməliyyatlar vasitəsilə orqanizmin həyat fəaliyyətinin təbiətinə və xassələrinə dair biliklərin mücərrəd şəkildə inkişaf etməyə və dərinləşdirməyə qadir olacaqdır.

Fiziologiya morfoloji elmlərlə (anatomiya, histologiya və si-

tologiya) sıx əlaqədardır. Sərbəst elm kimi fəaliyyət göstərən bölmələrə – protistologiya, entomologiya, herpetologiya, ixtologiya aiddir. Bununla bərabər, bütün fizioloji tədqiqatlarda təkamül və ekoloji aspektlər nəzərə alınmalıdır.

Psixologiya və digər humanitar elmlər ilə əlaqəni ilk növbədə insanın ali sinir fəaliyyətinin fiziologiyası həyata keçirir. Fizioloji tədqiqat insan beyninin ali funksiyalarının bəzi xassələrini izah edir. Bu funksiyaların həyata keçirilməsinin neyrofizioloji mexanizmlərinin aydınlaşdırılması psixologiyaya şüur və təfəkkürün maddi əsaslarının qavranmasına yaxınlaşdırır.

Sosial varlıq olan insanın təfəkkür qabiliyyəti, şüuru və davranışları sosiologiyanın qanunauyğunluqlarına tabe olaraq, insan cəmiyyətində onun həyat şəraitləri vasitəsilə təyin olunurlar. Maddi fəlsəfə ali sinir fəaliyyətinin fiziologiyasında təbii-elmi dəlilləri əldə edir.

Fiziologiyanın tibb, pedaqogika, baytarlıq, heyvandarlıq ilə əlaqəsi ilk növbədə insan və heyvan fiziologiyasının bu elmlərin nəzəri əsası olması ilə təyin olunur.

Fiziologiyanın tibb elmi ilə əlaqəsi həkimlərə mədə-bağırsaq xəstəliyinin, vitaminlərin öyrənilməsində, skorbut, raxit xəstəliyini, mədəaltı vəzin β-hüceyrələrinin sintez etdiyi insulinin hormonunun kəşfi diabet xəstəliyini müalicə etməyə kömək etdi.

Fiziologiya təbabət və baytarlıq elmlərini müayinə məqsədilə müalicə müəssisələrində geniş şəkildə istifadə olunan metodlar ilə təmin edir.

Pedaqogika üçün müxtəlif yaş həddinə malik uşaqların maarifləndirilməsi üçün əsas verən insanın ali sinir fəaliyyətinin yaş fiziologiyası xüsusi maraq kəsb edir. Heyvandarlıqda məhsuldarlığın artırılması, məsələn, qaramal və quşların əmlik cinslərinin çəkisinin kökəldilməklə artırılması, süd məhsuldarlığının, yumurta istehsalının artımı üçün funksiyaların idarə olunmasına dair fizioloji mexanizmlərdən istifadə edirlər.

## 1.5. Fiziologiyanın inkişaf tarixi

Qədim Misir, Türk, Hindistan, Yunanıstan və Romanın indiki dövrə kimi qorunub saxlanılan yazılı abidələri insan və heyvan orqanizminin həyat və fəaliyyətinin sirlərinin öyrənilməsi problemləri qədim dövrlərdə də bir çox alimləri narahat etdiyini sübut edir.

**Antik dövr və orta əsrlər.** Antik elm daha çox orqanların xarici təzahürlərinin müşahidə olunması əsasında canlı orqanizmin funksiyalarını təsvir edirdi. Buna görə də daha çox səhv təsəvvürlər formalaşırdı.

Qədim yunan fəlsəfi-elmi fikrinin yaratıcıları – Heraklit, Demokrit, Hipokrat, Sokrat, Platon, Aristotel və başqaları insan və heyvanların təbiətdə yeri, eləcə də onları idarə edən qüvvələr barəsində bütöv bir təlim yarada bilmişlər. Heraklit eramızdan əvvəl (VI əsrin sonu, V əsrin başlanğıcı), Hipokrat (460-377-ci illər), Demokrit (470-390-cı illər), Aristotel (384-322-ci illər) sadələvh materializm mövqeyindən, Sokrat (470-393-cü illər) və Platon (428-348-ci illər) isə dini idealist mövqeyindən çıxış edirdilər.

Tibb elminin atası sayılan *Hipokrat (Buqrat)* (460-377) insan sağlamlığını qorumaq üçün qiymətli fikirlər söyləmişdir.

*Hipokrat* qeyd edirdi ki, bizim sevinci, həzzi, şadlığı hiss etməyimiz, kədərlərimiz, ağrımız, göz yaşlarımız məhz beynin fəaliyyəti nəticəsində əmələ gəlir. O, insan bədəninin quruluşunu, şişlərin və çıxıqların müalicə üsullarını göstərmişdir. Onun fikrincə, insanın sağlamlığı dörd əsas mayenin miqdarından asılıdır. Hipokrat bu mayenin miqdarına görə insanları dörd tipə bölmüşdür:

1. *Sanqviniklər* – qanı çox olanlar – sakit, dözümlü;
2. *Fleqmatiklər* – seliyi çox olanlar – az hərəkətli, səbirli;



**Hipokrat (460-377)**

3. *Xoleriklər* – sarı ödü çox olanlar – cəld, enerjili;
4. *Melanxoliklər* – qara ödü çox olanlar – özünə inananmayan, küsəyən olurlar.

Belə ki, qədim Yunanıstanın dahi mütəfəkkiri Aristotel (384-322) (Şərq ədəbiyyatında Ərəstun – b. e. ə. IV əsr) qanın qaraciyərdə əmələ gəldiyini, daha sonra isə qaraciyərdən hiss, həyəcan mənbəyi olan – ürəyə daxil olduğunu və limfa damarlar vasitəsilə qan ilə qidalanan digər orqanlara yayıldığını göstərirdi. Cəsədin yarılməsi zamanı cərrahi yolla arterial damarları kəsən zaman qan olmadığından, onlara hava aparan damarlar adı verilmişdir. Bu baxımdan, hava (oksigen) daşıyan arteriyaların adı (yunan dilindən tərcümədə aeros-hava, tireo-ibarət olmaq) indiki dövrə kimi qorunub saxlanılmışdır. O, çift qan damarlarını, qaraciyərin həzmdə rolunu, üçgünlük toyuq rüşeymində ürək döyünlərini, insanın yaş dövrlərini təsvir etmişdir. Aristotel «Məşhur ruh haqqında traktat» əsərində ruhun, şüurun, beynin fəaliyyəti nəticəsində əmələ gəldiyini göstərmişdir.



**Aristotel (384-322)**

Demokritin «Solidar» (*solidus* – bərk) nəzəriyyəsində irəli sürdüyü fikrə əsasən insan psixikası xarici aləmin cisimlərindən qopan atomların bədənə təsiri sayəsində yaranır. Atomlar birbirinə yaxınlaşdıqca insan sağlam olur, əksinə, uzaqlaşdıqca, orqan yumşalır və xəstəlik baş verir.

Bununla bərabər Aristotelin, Hipokratın və xüsusilə də Roma təbibisi Qalenin (b.e.ə. II əsr, 129-201) elmi əsərləri bir sıra səhvlərdən və yanlış mülahizələrdən ibarət olsa da, insan və heyvan bədəninin quruluş və fəaliyyəti haqqında pərakəndə məlumatları birləşdirərək, fiziologiya elminin təşəkkül tapması

üçün zəruri olan ilkin şərtlər kimi çox böyük əhəmiyyətə malik olmuşdur. Belə ki, Qalen heyvanların üzərində apardığı təcrübələrə əsaslanaraq qanın nəinki venalardan, o cümlədən arteriyalardan da axdığını göstərmişdir. O, insan beynini bədənin «ümumi idrak və təfəkkür qabiliyyəti» kimi nəzərdən keçirərək, onun quruluşunu və ondan çıxan sinirləri təsvir etmişdir. Qalen hərəkət zamanı sümüklərin və əzələlərin işini öyrənməklə bizim bütün hərəkətlərimizin beyin tərəfindən nizamlanıldığını müəyyən etmişdir. Qalena görə bizim hissələrimiz xarici mühitin təsirindən yaranır. Makedoniyalı İsgəndərin təbibi Erazistrat (b.e.ə. III əsr) hərəkətlərin idarə olunmasında və hissiyatın əmələ gəlməsində sinirlərin rolunu göstərməklə yanaşı, süd şirəsi vəzilərini təsvir etmişdir.

Orta əsrlərdə dahi filosof və təbib kimi tanınmış türk təbibi Əbu Əli İbn Sina (980-1037) həmin dövrdə orqanizmin bir çox funksiyalarının dərk olunmasına əhəmiyyətli töhfəni vermişdir. O, hesab edirdi ki, xarici aləm hiss üzvlərimiz vasitəsilə beynə təsir edərək və müxtəlif duyğular əmələ gətirir. Onun XII əsrdə latın dilinə tərcümə olunmuş «Təbabət elmlərinin qanunları» əsəri Avropada təbabətin inkişafına güclü təsir göstərmişdir.

Orta əsrlərdə insan meyiti üzərində anatomik müşahidələr, cərrahi əməliyyatlar aparmaq qadağan olunsada A.Vezali (1514-1564) belə müşahidələr aparmış və bunları «İnsan bədəninin fabrikanı haqqında» əsərində anatomik və fizioloji funksiyaları birlikdə təsvir etmişdir.

**İntibah dövrü.** Burjuaziya quruluşundan kapitalizm quruluşuna keçid uğrunda mübarizəni əks etdirən bu dövr (XV və XVI



*Əbu Əli İbn Sina*  
(980-1037)

əsrlər) təbiət elmlərinin, o cümlədən də insan və heyvan orqanizminin həyat fəaliyyəti haqqında elmin sürətli şəkildə çiçəklənməsi ilə məşhurdur.

İngilis təbibi Vilyam Harvey (1578-1657) eksperimental tədqiqatın morfoloji və funksional üsullarından istifadə etməklə ilk dəfə qan dövrənini təsvir etmişdir. Buna görə də V.Harveyin «Heyvanlarda ürəyin quruluşu və qanın damarlarla hərəkəti haqqında anatomik tədqiqatlar» kitabının işıq üzü gördüyü 1628-ci ili fiziologiyanı sərbəst elm kimi meydana çıxması tarixi hesab edirlər.



*Vilyam Harvey*  
(1578-1657)

XVII-XVIII əsrlərdə mexanikanın, astronomiyanın, riyaziyyat və digər təbiət elmlərinin, o cümlədən də biologiyanın sürətlə inkişaf etməsi burjuva iqtisadiyyatının elmə olan maraqlarına əsaslanırdı. Lakin bu dövrün fiziologiyası əsas etibarilə anatomik tədqiqatların əsasında inkişaf etmişdir. Belə ki, süd vəzilərinin təsvir olunması (B.Azelli, 1622) limfa dövrəninin öyrənilməsinin əsasını qoydu. Qan kapilyarlarının kəşf olunması isə (M.Malipigi, 1697) qan dövrəninin qapalı sistem olmasını isbat etməyə imkan verdi.

Fizika və kimya elmlərinin nailiyyətləri fizioloji hadisələrin fiziki və kimyəvi proseslər əsasında nəzərdən keçirilməsinə şərait yaratmışdır. K.Şeyner (1643) işığın göz linzalarında sınımasının optika qanunları əsasında baş verdiyini göstərmişdir. S.Xels (1733) arteriyada qan təzyiqinin həcmi ölçərək, qanaxmanın hidravlik qanunlarını nəzərdən keçirmişdir; L.Spallansani (1786) qidalanma prosesini qida maddələrinin kimyəvi parçalanma reaksiyaları kimi nəzərdən keçirmişdir.

Dahi fransız filosofu dualist mövqedən çıxış edən R.Dekart (1644) bədəndən ayrı, dərkedilməz «şüurlu ruhun» varlığını qəbul

edir, əsas həyatı prosesləri isə mexaniki baxışlar mövqeyindən izah etməyə çalışırdı. O, canlıya özünəməxsus maşın kimi baxırdı və maşını işə salan mexanizmlərin fəaliyyətində xarici amillər və sinir sisteminin əsas rol oynadığını, hər bir həyat hadisəsinin reflektoru təbiətə malik olduğunu göstərmişdir. O, xarici qıcıqlara cavab olaraq insan və yaxud heyvan orqanizmində icra olunan əksətdirici hərəkət anlayışını irəli sürmüşdür. Bununla da sinir sisteminin fəaliyyətinin reflektor üsulunun dərk olunmasına ilk addım atılmışdır. Lakin Dekart reflektor davranışın izahını sadə reaksiyalar vasitəsilə məhdudlaşdırmışdır. Məsələn, qaynar sudan əlin reflektor şəkildə çəkilməsi. Dekart, bunu insanın şüurlu fəaliyyətilə əlaqədar olduğunu görə bilmədi.

İtalyan təbibisi L.Qalvani (1791) «heyvan elektirik enerjisi» ilə bağlı təcrübələrini dərc etdirərək, fizik A.Volt (1792) ilə mübahisələrində canlı toxumalarda elektrik hadisələrinin universallığını təsvir edən tədqiqatların bünövrəsini qoymuşdur. Çexiya fizioloqu İ.Proxaska (1794) reflekslərin əsas xassələrini təsvir etmişdir. O, refleksi xarici mühitin qıcıqlarına orqanizmin sinir sisteminin iştirakı ilə verdiyi cəld cavab reaksiyası kimi adlandırmışdı.

**XIX əsrdə fiziologiya elminin inkişafı.** İ.M.Seçenovun «Baş beyin refleksləri» (1863) əsəri fiziologiya elminin əsas istiqamətlərinin inkişafına güclü təkan vermişdir.

İ.M.Seçenovun (1864) «Qaz nasosu» qan vasitəsilə daşınan qazların həcmnin daha dəqiq şəkildə təyin olunmasının və onun tənəffüs funksiyalarının kəmiyyət baxımından öyrənilməsinin əsasını qoymuşdur. Ürəkdə yerləşən azan sinirlərin ürək fəaliyyətinə tormozlayıcı təsirinin Ed və E.Veber qardaşlarının (1845) kəşfinin ardınca Peterburq fizoloqu İ.F.Sion (1867) ürəyin yığılıb açılmasını sürətləndirən simpatik siniri kəşf etmişdir. Ürəyin fəaliyyətinin tənzimlənməsinin öyrənilməsi sahəsində apardığı məşhur tədqiqatlarında yeni faktlar əldə edən İ.P.Pavlov ürək əzələsinin – trofik sinirlər vasitəsilə idarə olunmasını kəşf etdi. Görkəmli cərrah A.İ.Piroqovun şagirdi A.P.Volter (1842) simpatik sinirlərin daraldıcı təsir göstərməsini həmin sinirin kəsilməsi

mühitin ucunu qıcıqlandırmaqla aşkar etmişdir. Bir qədər sonra məşhur fransız alimi K.Bernard (1851) bunu dovşanın qulağında apardığı təcrübəsində əyani şəkildə sübuta yetirmişdir. V.V.Ovsyanikov tərəfindən (1871) uzunsov beyində hərəkət damar mərkəzi tapılmışdır.

C.Qetçinsolun spirometri (1846) indiyə kimi ağciyərlərdə havanın dəyişməsinin həcmnin ölçülməsi üçün xidmət göstərir. Leqallua (1812) və P.Flurans (1842) uzunsov beyin dördüncü mədəciyinin dibində tənəffüs mərkəzinin yerləşməsinə ilk dəfə dəqiqləşdirmişlər. Kazan fizioloqu N.A.Mislovski (1865) başbeyin qabığının tənəffüs mərkəzinə təsirini müəyyən etmişdir.

Qidalanma zamanı ifraz olunan maddə şirəsini toplamaq üçün Moskva cərrahi V.A.Basov (1842) ilk dəfə maddəyə fistula qoymuşdur. R.Haydenhayn (1866, 1868) tərəfindən sinirlərin tüpürcək vəzilərinə təsiri və sinirsizləşmiş kiçik maddəciyədən şirənin humoral yolla ayrılması təsvir olunmuşdur. İ.P.Pavlov heyvanlarda fizioloji proseslərin müşahidə olunmasının operativ-cərrahiyyə metodlarını işləyib hazırlamış və geniş şəkildə tətbiq etmişdir. Qidalanma prosesinin bu üsulla öyrənilməsi təbii şəraitdə maddə şirəsinin artmasının əsas qanunauyğunluqlarını və mexanizmlərini müəyyən etməyə imkan vermişdir. Bu tədqiqatların nəticələri İ.P.Pavlov (1849-1936) tərəfindən «Əsas qidalanma vəzilərin işi haqqında məruzələrdə» ümumiləşdirilərək, ilk rus aliminə Nobel mükafatı verilməsi ilə nəticələnmişdir.

K.Bernar (1855) fiziologiya elminə istehsal etdikləri maddələri qana ifraz edən daxili sekresiya vəziləri haqqında anlayış daxil etmişdir. Elmdə bu vəzilərin funksiyaları haqqında



**İ. P. Pavlov**  
(1849–1936)

məlumatlar toplanmağa başlandı. Yumurtalıqdan çıxan cövhərin canlandırıcı fəaliyyəti təsvir olunmuşdur (Ş.Braun-Sekar, 1889). Zob və «bürünc xəstəliyinin» təsvir olunması K.Bazedov (1840), T.Adison (1885) tərəfindən qalxanabənzər və böyrəküstü vəzilərin öyrənilməsinin əsasını qoymuşdur. İ.Merinq, O.Minkovski (1889) mədəaltı vəzinin daxili sekresiya funksiyalarını itlərdə öyrənərək, onun ekstripasiyasından sonra şəkərli diabetin inkişafını müşahidə etmişlər.

E.Dubua-Reymon (1848-1849) Qalvani ilə Voltun mübahisələrini davam etdirərək, şəxsi tədqiqatların əsasında toxumalarda elektrik yüklərinin mövcudluğu haqqında «elektromotor molekulyar» nəzəriyyəsinin əsasını qoymuşdur. O, induksion cihaz, qalvanometr və qütbləşməyən elektrodların köməkliyi ilə canlı toxumalarda sükunət və fəaliyyət potensiallarının olmasını təcrübi yolla əsaslandırmışdır. L.Qermann (1867) bioelektrik potensiallarının kimyəvi yolla əmələ gəlməsinə dair mülahizə irəli sürmüşdür.

Kiyev fizioloqu V.Y.Çaqoves (1896) «Toxumaların elektrik potensiallarının təbiəti haqqında» əsərində Arreniusun elektrolitik dissosiasiya nəzəriyyəsinə əsaslanaraq ilk dəfə olaraq onların mənşəyinin ion təbiətli olduğunu irəli sürmüşdür.

F.Majandi (1822) və K.Bell (1823) tərəfindən onurğa beynin ön köklərinin hərəkəti və arxa köklərinin hissi rolu aydınlaşdırılmışdır. Sinir proseslərinin əsas xassələrinin öyrənilməsini açıqlayan Çarlz Şerrinqtonun (1892-1900) tədqiqatlarının əsasını təşkil etmiş və neyronlararası əlaqənin anatomik əsası kimi sinaps anlayışı ilk dəfə onun tərəfindən elmə daxil edilmişdir.

Sinir sisteminin fiziologiyası üçün İvan Mixayloviç Seçenovun tədqiqatları böyük əhəmiyyət kəsb edir. Onun qurbağanın görmə qabarcıklarının qıcıqlanması ilə əlaqədar məşhur təcrübəsi (1862) mərkəzi tormozlanma sisteminin öyrənilməsinin əsasını qoymuşdur. İ.P.Pavlov «Baş beynin refleksləri» (1863) əsərini «Seçenov fikrinin dahiyənə pilləsi» adlandırmışdır.

Beləliklə, artıq XIX əsrdə fiziologiyanın əsas bölmələri formalaşmış və orqanizmin orqanlar sisteminin fəaliyyətləri

haqqında bir çox məlumatlar toplanmışdır.

Orqanizmin həyat fəaliyyətində fizioloji proseslər haqqında biliklərin sürətlə toplanması əvvəllər fiziologiyanın bölmələri olan bir çox tədqiqat istiqamətlərinin sərbəst elm sahəsinə çevrilmələri ilə nəticələndi. Belə ki, ilk öncə fizioloji funksiyaların kimyəvi əsaslarının öyrənilməsi ilə fizioloji kimya, sonra biokimya ilə molekulyar biologiya kimyanın daha geniş xassələri mənimsənilmişdir.

XX əsrdə nəinki fiziologiya elmində məşhur hadisə İ.P.Pavlov tərəfindən ali sinir fəaliyyətinin fiziologiyası sahəsində kəşf olmuşdur. 1903-cü ildə Madrid şəhərində keçirilən Beynəlxalq tibbi konqresdə İ.P.Pavlov ilk dəfə beynin ali funksiyalarının obyektiv şəkildə fizioloji nöqtəyi-nəzərdən öyrənilməsinin nəticələrini şərh edərək, şərti reflekslər təlimi haqqında məlumat verdi.

XX əsrin fiziologiya elmi sinir sistemi fiziologiyasının bir çox ümumi və xüsusi məsələlərinin həllində əldə olunan böyük nailiyyətlər ilə məşhurdur. Rus alimləri K.M.Bıkov (1947) daxili orqanların işinin fizioloji tənzimlənməsi mexanizmlərini tədqiq edərək, orqanizmin vegetativ funksiyaları sahəsinin şərti reflekslərin nəzarəti altında olduğunu müəyyən etmişdir. V.N.Çerniqovski (1960-1980) daxili orqanların vəziyyəti və onların beynin ali şöbələri tərəfindən tənzim edilməsini, informasiyanı ötürən sinir impulslarının fizioloji əhəmiyyətini və ürək fəaliyyətinə interoreseptorların təsirini tədqiq etmişdir. N.E.Vvedenski (1901-1914) parabiyo konsepsiyasını öyrənmişdir.

A.A.Uxtomski (1923-1940) dominant haqqında təlimi inkişaf etdirmişdir. Onurğa beynin reflekslərinin tədqiqat nümunələrində görkəmli ingilis fizioloqu Ç.Şerrinqton (1906-1947) hərəkətli reflekslərin ümumi xassələrini, oyanma və tormozlanma proseslərinin mənimsənilmiş münasibətlərini, yekun istiqamətlərin prinsipini və sinir sisteminin integrativ fəaliyyətinin digər fundamental qanunauyğunluqlarını müəyyən etmişdir.

Kiyev alimi V.Y.Çaqoves (1903-1906) hələ tələbə ikən bioloji elektrogenəzin təbiətini izah etmək üçün Arreniusun elek-

trik dissosiasiyası nəzəriyyəsini ilk dəfə tətbiq etmiş və bioelektrik potensialının ion təbiətli olması haqqında fikir irəli sürmüşdür. Alman fizioloqu Y.Bernşteyn (1902) isə elektrik potensiallarının ion membran nəzəriyyəsini irəli sürmüşdür. A.Xodcin və A.Xasli (1952) bioelektrik cərəyanının əmələ gəlməsində hüceyrə membranı və sitoplazmada kalium, natrium və xlor ionlarının qeyri-bərabər şəkildə paylanmasını kəşf edərək oyanma potensiallarının mənşələri haqqında müasir təsəvvürləri əsaslandırmışlar.

### **1.6. Azərbaycanda fiziologiya elminin inkişafı**

Azərbaycanda insan və heyvan fiziologiyasının inkişafı Bakı Dövlət Universitetinin adı ilə bağlıdır.

İlk dəfə 1919-cu ildə İ.P.Pavlovun şagirdlərindən biri olan fizioloq İ.S.Sitoviçin iştirakı ilə Bakı Dövlət Universitetində fiziologiya kafedrasının əsası qoyulmuşdur. 1920-ci il oktyabrın 29-da isə tibb fakültəsinə və təbiət elmlərinə xidmət edən fiziologiya kafedrası təşkil olunmuşdur.

Kafedranın ilk müəllimi və təşkilatçısı A.D.Landaunun anası Lyubov Veniaminovna Qarkavi-Landau olmuşdur.

Təşkil olunduğu ilk vaxtlardan kafedranın elmi istiqaməti «Mərkəzi sinir sisteminin ümumi fiziologiyası» və «Ali sinir fəaliyyəti» olmuşdur. Bu problemin əsasında 1924-cü ildə A.M.Çernikov tibb elimləri doktoru elmi dərəcəsini almaq üçün dissertasiya müdafiə etmişdir. Bu universitetin fiziologiya kafedrasında müdafiə olunmuş ilk dissertasiya işi idi.

1926-28-ci illərdə kafedranın ilk diplomant mütəxəssisləri – A.İ.Qureviç, Y.İ.Makarova, S.R.Ocaqverdizadə, A.İ.Qarayev, İ.İ.Hacıyev, Z.A.Muğanlinskaya; 1930-cu ildə isə M.M.Mustafayev olmuşdur. 1928-ci ildə fizioloqlar hazırlamaq məqsədi ilə BDU-nun pedaqoji fakültəsinin «Təbiət» şöbəsinin həmin məzunları fiziologiya kafedrasında assistent kimi saxlanılmışdır.

1924-cü ildən başlayaraq universitetin fiziologiya kafedrasına akademik İ.P.Pavlovun yaxın tələbəsi P.Y.Rostovtsev rəhbərlik etmişdir.

Azərbaycanda fizioloji məktəbin təşkilində və ilk fiziolo-

qların hazırlanmasında Pavel Yuryeviç Rostovsevin (Kaufman) çox böyük xidmətləri olmuşdur. P.Y.Rostovsev 1877-ci il iyulun 6-da Moskvada anadan olmuşdur. O, 1901-ci ildə Peterburq Hərbi-Tibb Akademiyasını bitirdikdən sonra fiziologiya kafedrasında əmək fəaliyyətinə başlamışdır. 1918-ci ildə P.Y.Rostovsev Zaqafqaziya Universitetində fiziologiya kafedrasının professoru, 1921-ci ildə əvvəlcə Azərbaycan Politexnik İnstitutunun kənd təsərrüfatı fakültəsinin, sonra isə ADU-nun tibb fakültəsində farmakologiya kafedrasının professoru vəzifələrində əmək fəaliyyətini davam etdirmişdir.

1925-1930-cu illərdə P.Y.Rostovsev ADU-nun və 1931-ci ildən ömrünün sonuna qədər isə (1951-ci il) Azərbaycan Dövlət Tibb İnstitutunun fiziologiya kafedrasına rəhbərlik etmişdir.

1924-1925-ci illərdə gənc mütəxəssislərin hazırlanması nəinki rus, həmçinin Azərbaycan dilində də aparılmışdır. Bu məqsədlə kafedraya A.Əmirov və Q.Qəmbəroğlu dəvət olunmuşlar.

A.A.Əmirov (1989-1939) kafedrada laborant (1926), assistent (1929), dosent (1930) və professor (1936) vəzifəsində çalışmış, eyni vaxtda APİ-nin insan və heyvan fiziologiyası kafedrasına rəhbərlik etmişdir.

ADU-nun tibb fakültəsinin fiziologiya kafedrasında (1926) işə başlayan Q.Qəmbəroğlu sonralar Azərbaycan Kənd Təsərrüfatı İnstitutunun fiziologiya kafedrasına (1934-cü ildən) rəhbərlik etmişdir.

BDU-nun fəaliyyətinin ilk dövrlərində (1919-1930) insan və heyvan fiziologiyası kafedrasında mərkəzi sinir sisteminin ümumi fiziologiyası və ali sinir fəaliyyəti istiqamətlərilə yanaşı vegetativ funksiyaların və maddələr mübadiləsinin fiziologiyası sahəsində də geniş tədqiqatlar aparılmışdır.

P.Y.Rostovsevin rəhbərliyi altında fiziologiya kafedrasının dissertantı David Natanoviç Belenki və Lyubov Veniaminovna Qarkavi-Landau limon turşusunun Na duzunda qanın konservləşdirilməsinin fizioloji-farmakoloji əsaslarını işləyib hazırlamış və 1927-1928-ci illərdə konservləşdirilmiş qanı ilk

dəfə Bakıda, eləcə də keçmiş SSRİ-də 7 xəstəyə köçürmüşlər.

Azərbaycanda insan və heyvan fiziologiyasının inkişafında akademik **Abdulla İsmayıl oğlu Qarayevin (1910-1968)** adı xüsusi yer tutur. Akademik, əməkdar elm xadimi Abdulla İsmayıl oğlu Qarayev Azərbaycanda «Eksperimental fiziologiya» məktəbinin yaradıcısı, «Nəzəri və təcürbi fiziologiya»nın banisidir. A.İ. Qarayev 1910-cu ildə Bakıda anadan olmuşdur. 1930-cu ildə ADU-nin təbiət fakültəsini, 1936-cı ildə isə ATİ-nin müalicə-profilaktika fakültəsini bitirmişdir. 1936-cı ildə



**A.İ. Qarayev  
(1910-1968)**

kafedranın əməkdaşı A.İ. Qarayev Moskva Dövlət Universitetində elmi tədqiqat işləri apararaq ilk dəfə olaraq, onurğalı heyvanların sinir liflərində yerli oyanmanı müəyyən etmişdir. A.İ. Qarayevdən xəbərsiz olaraq ingilis alimləri Xoçkin və Kats isə 1937-ci ildə onurğasız heyvanların sinir liflərində yerli oyanmanı müəyyən etmişlər. Çox təəssüflər olsun ki, yerli oyanmanın kəşf olunması A.İ. Qarayevin adı ilə deyil, Xoçkinin adı ilə bağlanır. A.İ. Qarayev 1937-ci ildə tibb elmləri namizədi, 1940-cı ildə elmlər doktoru elmi dərəcələrini almışdır. 1942-ci ildə ATİ-nin fiziologiya kafedrasının professoru və ADU-nun insan və heyvan fiziologiyası kafedrasının müdiri seçilmişdir. O, işlədiyi dövrdə bir çox inzibati vəzifələrdə – ADU-nun biologiya fakültəsinin dekanı (1941-1943), elmi işlər üzrə prorektor (1943-1944) və ADU-nun rektoru (1944-1950) işləmişdir. A.İ. Qarayev Azərbaycan EA-nın biologiya və kənd təsərrüfatı elmləri üzrə akademik katibi (1952-1956) və nəhayət, Azərbaycan Respublikası Ali və Orta İxtisas Təhsil Komitəsinin sədri (1961-1963) vəzifələrində də fəaliyyət göstərmişdir.

Akademik A.İ. Qarayev işlədiyi dövrdə böyük ictimai iş aparmışdır. O, 1938-ci ildə Elmi-Tədqiqat Kurortologiya və Fiziki

Üsullarla Müalicə İnstitutunun nəzdində Naftalan neftinin müalicəvi xassələrinin öyrənilməsi üzrə eksperimental laboratoriya təşkil etmişdir. 1954-cü ildə onun təşəbbüsü ilə Azərbaycan EA-nın tərkibində fiziologiya bölməsi yaradılmış, sonralar isə (1968) o Elmi-Tədqiqat Fiziologiya İnstitutuna çevrilmişdir. Hazırda institut A.İ. Qarayevin adını daşıyır.

A.İ. Qarayevin elmi-tədqiqat işləri əsasən müxtəlif daxili orqanlara mexaniki və kimyəvi təsir zamanı qanın mübadilə göstəricilərinin və elektroensefaloqramın öyrənilməsinə həsr edilmişdir. Bu tədqiqatların nəticələri müəllifin «İnteroreseptorlar və maddələr mübadiləsi» (1957) monoqrafiyasında öz əksini tapmışdır. A.İ. Qarayev Azərbaycan dilində yazılmış «Endokrin sistemin fiziologiyası» (1945), «Analizatorların fiziologiyası» (1964), «Mərkəzi sinir sisteminin fiziologiyası» (1951) dərs vəsaitlərinin və 470-dən çox elmi əsərin müəllifi olmuşdur. Akademik A.İ. Qarayev Azərbaycanda böyük fizioloji məktəp yaradaraq, milli kadrların yetişməsində xüsusi rol oynamışdır.

1950-ci ildən başlayaraq, Azərbaycanda fiziologiya elminin inkişafı akademik A.İ. Qarayevin rəhbərliyi altında daha böyük sürət aldı. Onun bilavasitə rəhbərliyi altında 28 il ərzində ADU-nun fiziologiya kafedrası 500 nəfərdən çox yüksəkixtisaslı fizioloqlar hazırlamışdır.

A.İ. Qarayevin tələbələrindən Q. Qədirov, R. Qasımov, A. Dadaşov, Ş. Tağıyev, T. Qayıbov, H. Həsənov, T. Ağayev, N. Muşkina və başqaları ayrı-ayrı problem laboratoriyalara rəhbərlik etməklə, onun ideyalarını həyata keçirərək fiziologiya elminin Azərbaycanda tərəqqisi üçün böyük xidmətlər göstərmişlər. Bu problemlər üzərində işləyərkən, xüsusilə Fiziologiya İnstitutunun elmi kollektivi – *interoreseptorların qlikemik reaksiyaları təsiri, başbeyin qabığı strukturları, limbik retikulyar kompleksinin qlikohomeostazın tənzim edilməsində rolu, ontogenezdə qlikohomeostazın tənzim edilməsinin sinir mexanizmləri, interoseptiv siqnalların öyrənilməsinin neyrofizioloji və neyrokimyəvi mexanizmləri, integrasiya və eləcə də qabıq və qabıqaltı əlaqələr, funksiyaların lokalizasiyası* – elmi tədqiqat istiqamətləri yarat-

mışdır.

A.İ.Qarayev və onun əməkdaşları tərəfindən aparılan elmi axtarışlarla – Naftalan neftinin orqanizmin dəri örtüyünün məsamələrindən keçərək ürək fəaliyyətinə müsbət ionotrop təsiri və damar genişləndirici kimi bənzəri olmayan unikal müalicə keyfiyyəti aşkar edildi.

Akademik A.İ.Qarayevin vəfatından sonra onun tələbəsi və davamçısı akademik H.H.Həsənov Elmi-Tədqiqat Fiziologiya İnstitutuna (1969-1995) rəhbərlik etmişdir.

H.H.Həsənovun elmi fəaliyyəti əsasən MSS-nin vegetativ funksiyaların tənzimində və orqanizmin daxili mühitinin sabit saxlanılmasındakı roluna həsr olunmuşdur. O, 100-dən artıq elmi əsərin, 5 monoqrafiyanın, 1 dərsliyin, eləcə də 2 kitabçanın müəllifidir. H.H.Həsənovun elmi nailiyyətləri elm və texnika sahəsində «Azərbaycan Dövlət Mükafatına» (1972) layiq görülmüşdür. Hazırda AMEA-nın Fiziologiya İnstitutunda 100-dən artıq elmi işçi fiziologiya elminin Azərbaycanda inkişafına böyük səy göstərirlər.

Hazırda akademik A.İ.Qarayev adına Elmi-Tədqiqat Fiziologiya İnstitutuna Azərbaycan MEA-nın müxbir üzvü, Azərbaycanda milli fizioloq və biokimyəçi mütəxəssislərin yetişdirilməsində xüsusi rol olan biologiya elmləri doktoru, professor T.M.Ağayev rəhbərlik edir.

Akademik A.İ.Qarayevin fəal davamçılarından olan akademik Ş.K.Tağıyev Azərbaycanda təkamül fiziologiyasının əsasını qoymuşdur. Onun elmi-tədqiqat işləri təkamül prosesinin ayrı-ayrı mərhələlərində beyin qabığının analitik-sintetik fəaliyyətinin və analizatorların integrativ xüsusiyyətlərinin öyrənilməsinə həsr edilmişdir. O, 200-dən artıq elmi əsərin, bir neçə sambalı monoqrafiyanın müəllifidir. Azərbaycanda milli fizioloq kadrların yetişdirilməsində xüsusi xidmətləri olan Ş.K.Tağıyev uzun müddət A.İ.Qarayev adına Fiziologiya İnstitutunda əmək fəaliyyətini davam etdirməklə Azərbaycan EA-nın biologiya bölməsinə rəhbərlik etmişdir.

Azərbaycanda fiziologiya elminin inkişafında ATU-nun,

ADPU-nun əməkdaşlarının müstəsna rolu vardır. ADPU-nun insan və heyvan fiziologiyası kafedrasına prof. R.Səfərovdan sonra hal-hazırda, b.e.d., professor Ə.N.Fərəcov rəhbərlik edir.

P.Y.Rostovsevdən sonra ATİ-nin fiziologiya kafedrasına (1951-1970) prof. S.R.Ocaqverdizadə (1895-1977) rəhbərlik etmişdir. 1939-1941-ci illər ərzində o, API-nin insan və heyvan fiziologiyası kafedrasının müdiri olmuşdur. Onun elmi-tədqiqat işləri «Böyrəküstü vəzi fəaliyyətində interoseptiv reflektor təsir»ə həsr edilmişdir.

1971-1991-ci illərdə ATU-nun fiziologiya kafedrasına prof. Q.M.Qəhrəmanov rəhbərlik etmişdir. Onun elmi-tədqiqat işləri baş-beyin fəaliyyətinin xolinergik və adrenergik mexanizmlərinin öyrənilməsinə həsr edilmişdir.

1991-ci ildən ATU-nun fiziologiya kafedrasına MEA-nın müxbir üzvü, tibb elmləri doktoru, prof. F.İ.Cəfərov rəhbərlik edir. Hazırda kafedra əməkdaşlarının əsas elmi tədqiqatları emosiya və motivsiyaların formalaşması və realizə olunmasında opioid peptidlərin, meditorların fizioloji rolunun öyrənilməsinə həsr edilmişdir.

Akademik A.İ.Qarayevin tələbəsi prof. T.D.Qayıbov bütün həyatını elmi-pedaqoji fəaliyyətə həsr etmişdir. Öz elmi-tədqiqat işlərini qlikohomeostaz, hemostaz və radiobiologiya problemlərinə yönəldərək, fiziologiyanın inkişafında xüsusi rol oynamışdır. T.D.Qayıbov Bakı Dövlət Universitetinin biologiya fakültəsinin insan və heyvan fiziologiyası kafedrasına (1966-1992) başçılıq edərək, yüksək ixtisaslı elmi-pedaqoji kadrların hazırlanmasına çox böyük əmək sərf etmişdir. 1992-ci ildən 1997-ci ilə qədər kafedraya b.e.d., prof. H.Cəfərov rəhbərlik etmişdir.

1997-ci ildən isə insan və heyvan fiziologiyası kafedrasına və kafedranın nəzdində fəaliyyət göstərən «Biostimulyatorlar» Elmi tədqiqat laboratoriyasına biologiya elmləri doktoru, professor **Əli Həsən oğlu Əliyev** rəhbərlik edir.

Hazırda insan və heyvan fiziologiyası kafedrasının əsas elmi istiqaməti «Analizatorlar, epifiz-hipotalamus və visseral

sistemlərin həm norma, həm də struktur-funksional dəyişmələrindən sonra vegetativ funksiyaların neyrohumoral tənzimində bioritmlərin rolu və hemostaz, maddələr mübadiləsi, fiziki iş radiobiologiya sahəsində aparılan elmi işlərə həsr edilmişdir.

## II FƏSİL

### ƏSAS ANLAYIŞ VƏ PRİNSİPLƏR

Fiziologiyanın əsas anlayış və prinsiplərinə tədqiqat obyektləri, tədqiqat obyektləri və onların funksiyalarının qarşılıqlı əlaqəsi haqqında anlayış, həmçinin, orqanizmin xarici və daxili mühitləri haqqında təsəvvürlər və homeostazın sabitliyinin tənzim edilmə mexanizmlərinə dair anlayışlar aid edilir. Fiziologiyanın əsas tərkib hissəsi orqanizmi əmələ gətirən molekulyar, hüceyrəvi və qeyri-hüceyrəvi elementlərin funksiyalarıdır ki, bu elementlərin çoxsaylı birləşmələri nəticəsində toxuma, orqan, orqanlar sistemi və bütövlükdə orqanizm formalaşır. Nəhayət, anlamaq çox vacibdir ki, termodinamika anlayışlarında «*yarıaçıq sistem*» adlandırılan anlayışı təşkil etməklə orqanizm yalnız xarici mühitlə qarşılıqlı təsirdə olduqda fəaliyyət göstərir (termodinamiki olaraq açıq və qapalı sistemlər canlı obyektlərə *adekvat* deyildir).

**Tədqiqat obyektləri.** «Fiziologiya» anlayışı tərifindən (canlı orqanizm və onu təşkil edən orqan, hüceyrə və molekulların funksiyalarının dinamik öyrənilməsi) belə çıxır ki, fiziologiyanın tədqiqat obyektini 4 koordinata malik olan fiziki məkanın bir hissəsidir. Koordinatlardan 3-ü məkan olub, orqanizmin tutduğu həcmi müəyyən edir; bir koordinat isə zaman koordinatıdır. Başqa sözlə desək, fiziologiya daha çox statistik vəziyyəti deyil, obyektlərin zaman çərçivəsində dəyişən xarakteristikasını, yəni prosesləri – konkret funksiyaları və onların mexanizmini öyrənir. Nəinki insan orqanizmi bütövlükdə, həmçinin orqanizmi təşkil edən toxuma, orqan və onların sistemləri, hüceyrə və hüceyrəarası maddə də konkret funksiyaları yerinə yetirir. Sadalanan obyektlər cinsin «histoloji element» anlayışını birləşdirir. Histoloji elementləri *hüceyrəvi* və *qeyri-hüceyrəvi* (hüceyrəarası maddənin komponentləri) olmaqla, 2 kateqoriyaya bölürlər.

Hüceyrəvi elementlərə hüceyrənin özü, simplast və sintsit aiddir. Hüceyrə – əsas histoloji element (hüceyrə tipli çoxnövəli

elementlər olan simplast və sintsit – ayrı-ayrı hüceyrələrdən əmələ gəlirlər), bütün qeyri-hüceyrəvi elementlər isə birbaşa və ya vasitəli şəkildə hüceyrədən törənənlər hesab olunurlar.

Hüceyrəarası maddə və mayelər su, qeyri-üzvi birləşmələr və makromolekuldan təşkil olunmuşlar.

Hüceyrələr digər histoloji elementlərlə birlikdə toxuma, orqan, orqanlar sistemi, bütövlükdə orqanizmi əmələ gətirir.

Fiziki məkanın bir hissəsi kimi orqanizm ətraf mühitlə qarşılıqlı fiziki və kimyəvi məlumat əlaqəlidir.

Bu termin hüceyrəarası maddə və onda olan hüceyrələr haqqında bəhs edildikdə tətbiq edilir. Orqanizmin daxili mühitinin başlıca fizioloji xarakteristikası – onun parametrlərinin aralarında mühüm yer tutan əks əlaqə prinsipinin də daxil olduğu müxtəlif tənzimləyici mexanizmlər tərəfindən həyata keçirilən fəaliyyət nəticəsində sabit saxlanılmasıdır (homeostaz).

**Canlının əsas xüsusiyyətləri.** Adətən canlı sistemlər haqqında təsəvvürləri cansız obyektlərlə müqayisə etməklə müəyyən edirlər. Məsələn, yalnız canlı orqanizmlər öz həyat fəaliyyətini davam etdirmək üçün ətraf mühitlə maddələr və enerji mübadiləsini, həyata keçirir (bu mübadilədə xüsusi orqanlar sistemi iştirak edir). İkinci, yalnız canlı orqanizmlər ətraf mühitdən signal alır və müvafiq şəkildə cavab reaksiyası verə bilirlər (bu proseslərdə duyğu orqanları, hiss reseptorları və sinir sistemi iştirak edir). Üçüncü, canlı orqanizmlər öz-özünə reproduksiya olunma və inkişaf etməyə qabildirlər. Dördüncü, onlar ətraf mühitin dəyişən şəraitinə adaptasiya olunmağı bacarırlar.

**Orqanizmin təməli haqqında təsəvvürlər.** Fiziologiyanın görkəmli alimləri – fransız tədqiqatçısı Klod Bernad və rus fizioloqu İvan Mixayloviç Seçenov hesab edirlər ki, hüceyrələrin birləşərək vahid orqanizmi təşkil etməsi üçün orqanizm və mühitin qarşılıqlı münasibətinin təbiəti birinci dərəcəli əhəmiyyət daşıyır. Belə ki, Klod Bernad daxili mühitin sabitliyini orqanizmin fəaliyyətinin həlledici amili hesab edirdi, İ.M.Seçenov isə iddia edirdi ki, orqanizmin elmi təhlili zamanı orqanizm təsir göstərən ətraf mühit də nəzərə alınmalıdır. Bir müddət sonra

Vilyam Kennon orqanizmin daxili mühitinin sabitliyinin avtomatik tənzim edilməsi – homeostazın prinsiplərini qısaca və dürüst ifadə etmişdir.

Orqanizmin vahidliyi və təməli problemini XIX əsrin fizioloqları insanın həyat fəaliyyətində sinir sisteminin aparıcı və təyinedici rolu mövqeyindən nəzərdən keçirmişlər. Belə ki, Klod Bernad yazırdı «Bizim bütün orqanlar normal və patoloji olmaqla özlərinin həyat təzahürlərində sinir sistemindən asılıdır»lar. Bu ideyanı İvan Petroviç Pavlov *nervizm* adlandırılan ideyasında inkişaf etdirmişdir. Nervizmin nüvəsi reflektor nəzəriyyədir ki, bu nəzəriyyəyə əsasən fəaliyyətin istənilən formasının meydana çıxmasında əsas rol xarici stimullara məxsusdur, refleksin özü isə hər hansı bir fizioloji effektlə (yığılma, sekretor reaksiya və s.) başa çatır. Refleksləri Pavlov 2 qrupa bölmüşdür: anadangəlmə (şərtsiz) və həyat boyu qazanılmış (şərti) reflekslər.

Əhəmiyyətli uyğunlaşmanın nəticəsi hesabına çoxlu sayda hüceyrəvi və orqan elementlərinin bütöv bir orqanizm şəklində birləşməsinə izah edən funksional sistemlər nəzəriyyəsini (bu təsəvvürlərin qısa şəkildə ifadəsini Pyotr Kuzmiç Anoxin) vermişdir. Orqanizmin normal həyat fəaliyyətini təmin edən səviyyədən hər hansı bir kənarçıxma dərhal qeydə alınır və sistemi normal səviyyəyə qaytarır.

**Funksiyaların tənzim edilməsi.** Müxtəlif funksiyaların tənzim edilməsini orqanizmin daxili mühitinin həyatı əhəmiyyətli funksiyalarının parametrlərinin avtomatik nəzarəti həyata keçirir (homeostaz), müxtəlif növ nəzarət məqsədi və orqanlar sisteminin qarşılıqlı təsirinin idarə olunmasını, həmçinin insan orqanizminin xarici mühitə uyğunlaşmasını sinir və endokrin sistemi reallaşdırır.

Homeostaz – orqanizmin daxili mühitinin həyatı əhəmiyyətli funksiyalarının parametrlərinin saxlanması və nəzarət altına alınması – həm bütöv orqanizmə, həm hüceyrə boşluğuna, həm də hüceyrələrə aid edilir.

Sinir sistemi, Sensor (mənimləyici), MSS (birləşdirən) və motor (icraedici) şöbələr onun əsas şöbələridir.

Mənimsəyici şöbə orqanizmin vəziyyətini müəyyən edib, daxili və xarici mühitin dəyişkənliklərinə cavab verir. Baş-beyin məlumatı toplayır, onu saxlayır (mühafizə edir), fəaliyyət proqramını yaradır, sensor siqnallara cavab olaraq reaksiyaları müəyyən edir. Onurğa beyni baş beyindən sensor informasiya və siqnalları alaraq əzələ sistemini də işə salır. Sinir sisteminin xüsusi şöbəsi – avtonom (vegetativ) sinir sistemi daxili orqanların funksiyalarına nəzarət edərək şüuraltı səviyyədə fəaliyyət göstərir.

Endokrin sistem *hormonlar* adlandırılan kimyəvi maddəni ifraz edən daxili sekresiya vəzilərindən ibarətdir. Hormonlar bədənin bütün sahələrinin hüceyrəxarici mayesinə daxil olaraq hüceyrə funksiyalarını tənzimləməyə köməklik göstərir. Belə ki, qalxanabənzər vəzinin tərkibində yod olan hormonları metabolizmi sürətləndirir, mədəaltı vəzinin hormonu olan insulin qlükoza mübadiləsinə nəzarət edir.

Tənzimedicilərin iş prinsipləri əks əlaqə – idarə edən sistemlərin işinin əsas prinsipi – çox sayda və artıq miqdarda olan tənzimedicilərin konturları və onların iyerarxiyaları ilə möhkəmlənir, bu da orqanizmin həyatın daima dəyişən şəraitinə adaptasiya olunmasına imkan yaradır.

Orqanizmin nəzarət edən sistemlərinin əksəriyyəti mənfi əks əlaqə prinsiplərindən istifadə edərək fəaliyyət göstərir. Başqa sözlə, fəaliyyətin nəticəsi onun yaratmış səbəb və üsullara mənfi təsir göstərir. Mənfi əks əlaqənin ən azı üç elementə ehtiyacı vardır. Qanın plazmasında qlükoza miqdarının tənzim olunması misalında bunu aydınlaşdırmaq. *Birincisi*, həyatı əhəmiyyətli parametri (məsələn, qlükoza) qeydə alan element lazımdır. *İkincisi*, sistem bu parametrin dəyişməsinə prosesin başlanğıc mərhələsinin xarakteristikalarını dəyişməklə (məsələn, insulin ifrazını aşağı salmaqla) cavab verməlidir. Nəhayət üçüncü sistem elə fəaliyyət göstərməlidir ki, nəzarət olunan parametrin normal qiyməti saxlanılsın (məsələn, qanda qlükozanın səviyyəsi aşağı salınsın). Beləliklə, mənfi əks əlaqə bioloji sistemlərin stabil və davamlı vəziyyətini mühafizə edir və daima nəzarət altında saxlayır.

Mənfi əks əlaqədən fərqli olaraq müsbət əks əlaqə fəaliyyət göstərən səbəbin təsirini gücləndirir və bir çox hallarda fizioloji funksiyaların stabilləşməsinə gətirib çıxarmır, əksinə effekti gücləndirir. Məhz bu səbəbdən tibbdə müsbət əks əlaqə adətən «*circulus vitiosus*» – çıxılmaz vəziyyət adı ilə tanınır. Məsələn, sağlam insanın ürəyi normal şəraitdə qan damarlarında dövr edən qanın 5 l-ni effektiv şəkildə vurur. Xeyli miqdarda qanın (>2 l) qəflətən itirilməsi nasos funksiyası yerinə yetirmək qabiliyyətini pozur. Bu da AT (arterial təzyiq)-in elə aşağı düşməsinə səbəb olur ki, o, əks əlaqə mexanizmi ilə kompensasiya edilə (bərpa oluna) bilmir. Nəticədə, tac arteriyalarından qanın ürək əzələsinə daxil olması azalır. Bu səbəbdən ürəyin işi zəifləyir, onun nasos funksiyası pisləşir, miokardın qanla təchiz olunması daha da aşağı düşür. Bu tsikl ölüm baş verənə qədər dəfələrlə təkrarlanır. Əlbəttə, fəaliyyət göstərən stimulun qiyməti və xarakterindən asılı olaraq müsbət əks əlaqənin təsirinin qarşısı mənfi əks əlaqə mexanizmlərinin hesabına kəsilə bilər.

Canlı strukturlarda mənfi əks əlaqənin tək-tək yerləşən tənzimedicilərin konturları mövcud deyildir, praktiki olaraq həmişə tək-tək yerləşən hüceyrə, orqan və ya orqanlar sisteminin daxilində və orqanizm səviyyəsində əks əlaqənin öz aralarında qarşılıqlı əlaqədə olan ilgəklər kompleksi olur. Məsələn, insulin qanda qlükoza səviyyəsini aşağı salır, eyni zamanda isə adrenalin və kortizon əks təsir göstərir.

Müxtəlif tənzimedicilərin konturları arasında iyerarxiylik müşahidə edilir. Məsələn, hipotalamus və hipofizin ön pay hüceyrələrinin endokrin funksiyalarına nəzarət edir, hansının ki, Aderno-kortiko-trop-hormon (AKTH) öz növbəsində böyrəküstü vəzinin qabığındakı funksiyaları nəzarət altında saxlayır, sonuncunun ifraz etdiyi kortizol qanda qlükoza səviyyəsinin saxlanılmasında (insulinə əlavə olaraq) iştirak edir.

Orqanizmin mühitin dəyişən şəraitlərinə uyğunlaşması, onun cavablarının kəmiyyət və xarakterini dəyişmək qabiliyyətindən asılıdır. Əks əlaqə sisteminin konturlarının elastiklik və hərəkətliliyi fizioloji adaptasiyaların bir çox formaları üçün mex-

anizm hesab olunur. Məsələn, adi şəraitdə tənəffüs zamanı xaric olunan havada oksigenin miqdarının azalması, tənəffüsün tezlik və dərinliyinin kifayət qədər artmasına səbəb olur. Yüksək dağlıq ərazidə oksigenin aşağı miqdarına adaptasiya olunma mərhələsindən sonra (xaric edilən havada oksigenin aşağı miqdarının təsiri) ehtəmin təcrübə ilk nəfəsalmanın qısa müddətli sürətlənməsinə səbəb olur.

## HÜCEYRƏ FİZİOLOGİYASI

Orqanizmin funksiyalarını toxuma elementlərindən ibarət olan orqan və orqanlar sistemi yerinə yetirir. Başqa sözlə, orqanizmin funksiyasının yerinə yetirilməsi hüceyrənin funksiyası ilə müəyyən edilir. Hüceyrənin hər hansı funksiyası xüsusi zülallar vasitəsilə həyata keçirilir, hansı ki, kimyəvi strukturu haqqında məlumat endogen hüceyrə proqramında – gendə (genlər cəmi – hüceyrə genomu) qeyd edilmişdir. Deməli, bütün funksiyalar genomda determinə olunmuşdur. Eyni vaxtda müxtəlif tip hüceyrələr müxtəlif funksiyalar yerinə yetirir. Bundan aydın olur ki, müxtəlif hüceyrələrdə müxtəlif genlər fəaliyyət göstərir. Beləliklə, hüceyrənin fiziologiyasını dərk etmək üçün nəinki genin ekspressiyasının necə getdiyini, həm də genin diferensial ekspressiyasının necə həyata keçirildiyini bilmək lazımdır. Başqa sözlə, genomun işinin necə tənzim olunmasını bilmək lazımdır.

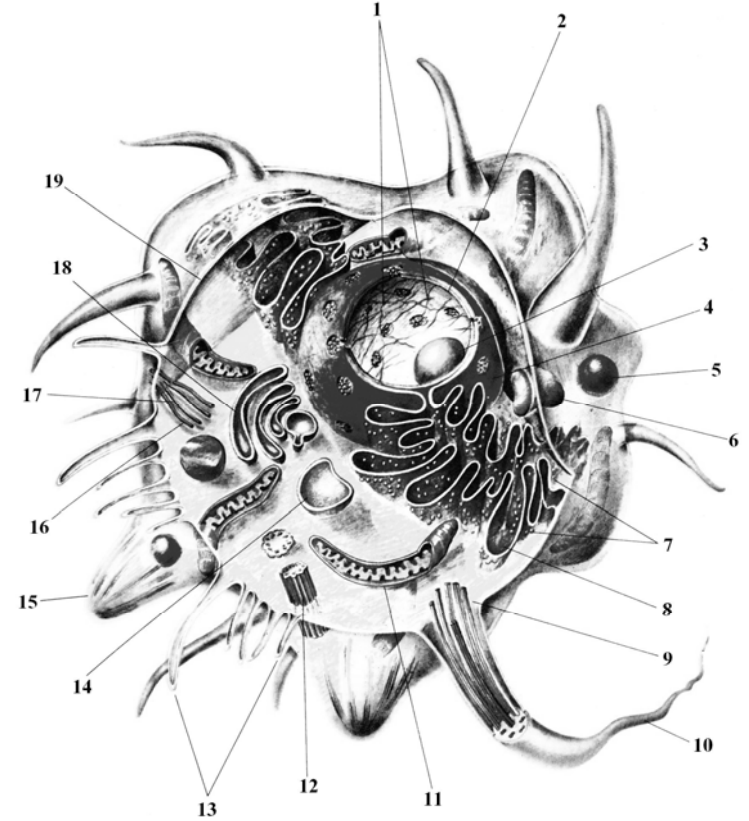
Hüceyrə üç əsas komponentdən ibarətdir: 1) Plazmatik membran; 2) Nüvə (hüceyrə genomu ilə); 3) Sitoplazma (*sitozol* – onda strukturlaşan subhüceyrə vahidi – *orqanoidlər*).

Sitozol orqanoidlər, sitosiklet və törəmələrdən ibarətdir. Orqanoidlər (orqanoid) – dəqiq funksiyaları yerinə yetirməkdə ixtisaslaşan sitoplazmanın metabolik fəal elementləridir (şəkil 3.1). Orqanoidlərə sərbəst ribosomlar, qranulyar endoplazmatik tor (kələ-kötür endoplazmatik retikul), hamar endoplazmatik tor (hamar endoplazmatik retikul), mitoxondri, Holci kompleksi, hüceyrə mərkəzi, haşiyəli qovuqcuq, lizosomlar və perooksisomlar aiddir.

Hüceyrə nəzəriyyəsinə əsasən bitki və heyvanların struktur elementi hüceyrədir. Orqanizmin ən kiçik struktur, quruluş və çoxalma vahidi hüceyrədir.

«Nüvə» termini ilk dəfə bitki hüceyrələrində sapvari struk-

tu ifadə etmək üçün işlədilmişdir.



**Şəkil 3.1.** Heyvan hüceyrəsinin ən əsas orqanoidlərinin təsviri olduğu sxematik şəkli: 1-xromatinlər, 2-nüvə membranı, 3-nüvə, 4-nüvəcik, 5-ifrazat qovuqcuğu, 6-lizosom, 7-ribosom, 8-endoplazmatik retikul, 9-bazal cisim, 10-flagellum, 11-mitoxondri, 12-hüceyrə mərkəzi, 13-mikrooxovcuqlar, 14-vakuol, 15-psevdopodillər (yalançı ayaqcıqlar), 16-mikroborucuqlar, 17-sitoskelet, 18-Holci aparatı, 19-membran.

Nüvə komponentlərindən olan yaxşı rənglənən xromatinin tərkibinə DNT zülalı kompleks şəkildə daxil olur. Həmçinin RNT-də müşahidə olunur. DNT-də zülalların quruluşu haqqında genetik məlumat yerləşir.

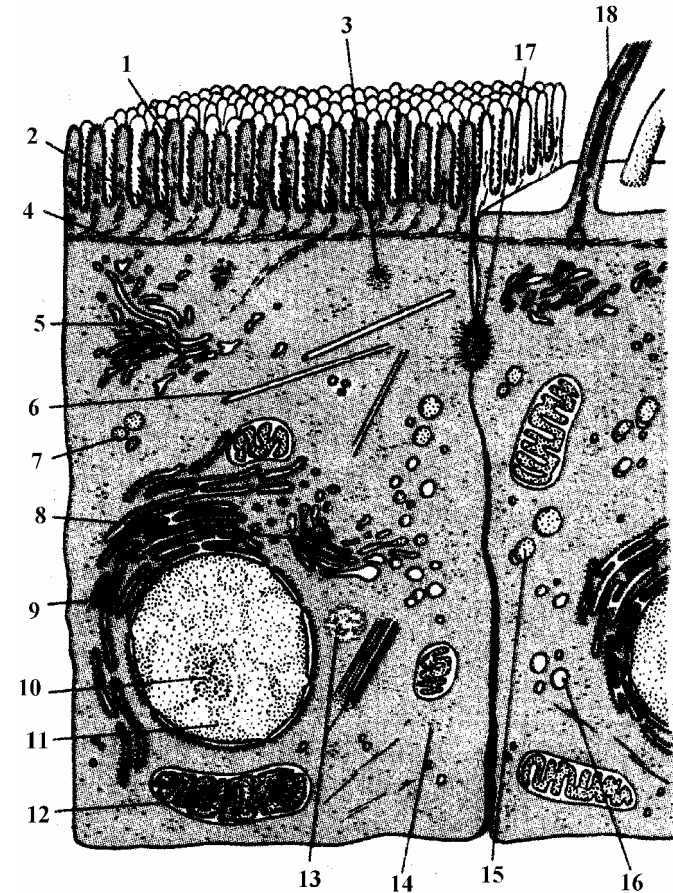
İngilis alimi R.Huk ilk dəfə müxtəlif bitkilərin mantar və gövdəsinin kəsiyinə mikroskop altında baxmış, «Mikroqrafiya» əsərində (1665) təsvir etmiş və hüceyrə sözünü elmə gətirmişdir. İngilis botaniki H.Qryu hüceyrənin divarının liflərlə örtülü olduğunu göstərmişdir (1682). 1830-cu ildə alman botaniki F.Meyenin fikrincə, bütün bitki orqanları hüceyrəvi quruluşa malikdir. Alman alimləri M.Şleyden və Şvan bitki və heyvan hüceyrəsinin mikroskopik quruluşu haqqında zəngin material vermişdir (1831, 1838).

Hüceyrəni öyrənmək üçün lupadan (2-25 dəfə böyüdür), işıq mikroskopundan (3600 dəfə böyüdür), elektron mikroskopundan (100 min dəfə böyüdür) və texniki tərəqqinin indiki ultramikroskop, mikroelektrodları sinir hüceyrəsinə stereotoksis cihazın köməklilə yeritməklə, elektroensofolograf cihazlar və s. istifadə etməklə hüceyrənin funksiyasının neyrohumoral tənzimi aydınlaşdırılır.

### 3.1. Hüceyrə mübadilənin fizioloji prosesinin vahidi kimi

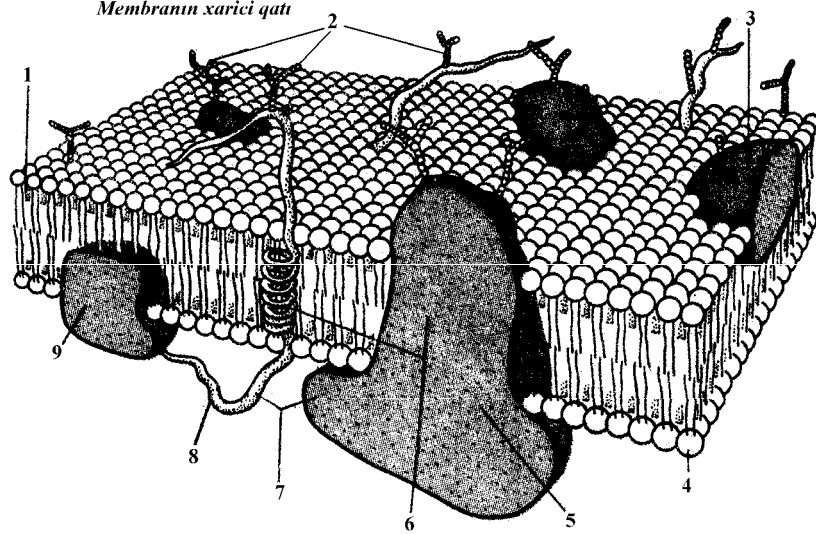
**Plazmatik membran** (plazmalemma). Heyvan hüceyrələri plazmatik membranla əhatə olunmuşdur (şəkil 3.2). Əksər hüceyrədaxili membranlarla çox oxşar olan plazmatik membran quruluşu üzərində bir qədər ətraflı dayanaq. Membranın əsas matriksi lipidlərdən, əsas etibarilə fosfolipidlərdən təşkil olunmuşdur. Bu lipidlər hidrofily qruplu başıqdan və ona birləşən uzun hidrofob karbohidrat zəncirli quyruqcuqdan ibarətdir. Suda bu cür lipidlər spontan olaraq 4-5 nm qalınlıqda ikiqat təbəqə yaradırlar ki, burada da hidrofily qruplar sulu mühitə tərəf istiqamətlənir. Hidrofob karbohidrat zəncirləri isə iki cərgədə düzülərək susuz lipid faza yaradırlar. Hüceyrə membranları məhz bu tipli ikiqat lipiddən ibarət olub, özlərində qlikolipidləri, xolesterolu və fosfolipidləri saxlayır (şəkil 3.3). Qlikolipidlərin hidrofily hissəsi oliqosaxaridlərdən təşkil olun-

muşdur. Qlikolipidlər plazma membranının xarici səthində yerləşirlər və molekulu oliqosaxarid hissəsi ətraf mühitə çıxmış tükçük şəklində istiqamətlənir. Fosfolipidlər arasında səpələnmiş xolesterol molekulları isə onlarla birlikdə membranı sabitləşdirir. Müxtəlif lipidlərin membranın xarici və daxili qatlarında yayılması eyni deyildir və hətta bir qatda elə sahələr vardır ki, onlarda xüsusi lipid növləri olur. Bu cür qeyri-bərabər yerləşmə güman



Şəkil 3.2. Hüceyrənin ən əsas orqanoidlərinin təsviri

sxematik şəkli: 1-qlikogenin qranulları, 2-plazmatik membran, 3-lipid damcıkları, 4-fəal mikroflamentlər, 5-aqranyar endoplazmatik retikul, 6-mikroborucuq, 7-peroksisom, 8-Hölçi aparatı, 9-qranulyar endoplazmatik retikul, 10-nüvə, 11-xromatin, 12-mitoxondri, 13-sentriol, 14-sərbəst ribosomlar, 15-lizosomlar, 16-vezikula, 17-desmosomlar, 18-kiprikkik.



**Şəkil 3.3.** Plazmatik membranın sxematik təsviri. Zülallar ikiqat düzülmüş fosfolipid molekullarına batmış, onlardan bəziləri bisloy qatına daxil olduğu halda, digərləri ancaq ya xarici, ya da daxili qatda hələ məskən salır: 1-xolesterol, 2-qlikolipidlər, 3-membranın xarici qatında olan zülallar, 4-fosfolipid, 5-qlobulyar zülal, 6-molekulanın hidrofob hissəsi, 7-molekulanın hidrofilyar hissəsi, 8-membranın  $\alpha$ -spiral hissəsi, 9-membranın daxili qatında olan zülallar.

olunur ki, hələlik məlum olmayan hər hansı funksional əhəmiyyət daşıyır. Membranın lipid matriksinə daxil olan əsas funksional elementlər zülallardır. Zülallar müxtəlif membranlarda kütləcə 25 %-dən 75%-ə qədəri təşkil edir. Lakin zülal molekulları lipid molekullarına nisbətən çox böyükdür, belə ki, 1 zülal molekulu 50 lipid molekuluna uyğun gəlir (kütləcə 50 %-də ekvivalent münasibət). Bir qisim zülallar membranın

xaricindən daxili qatına keçir, digərləri isə yalnız hər hansı bir qatda yerləşir. Zülal molekulları adətən elə düzülür ki, onların hidrofob qrupları lipid membrana batır, polyar, hidrofilyar qrupları isə membranın xarici səthində sulu faza tərəfə düzülür. Membranın xarici səthinin bir çox zülalları qlükoproteidlərdir. Onların hidrofilyar şəkər qrupları hüceyrədən xarici mühitə tərəf səmmlənir.

Hüceyrə həcmının təqribən yarısı sitoplazmadan membranla ayrılmış orqanoidlərdən ibarətdir. Hüceyrə orqanoidləri membranlarının ümumi səthi plazma membranının səthindən 10 dəfə çoxdur. Daha geniş yayılmış membran sistemi – endoplazmatik retikulum (şəbəkə) öz növündə güclü burulmuş borucuqlardan və ya kisəcikli uzanmış törəmələrdən ibarət torudur. Endoplazmatik retikulumun böyük sahələri ribosomlarla dolu olur ki, bu cür retikulum qranulyar və ya dənəvər endoplazmatik retikulum adını alıb (şəkil 3.2).

**Lizosomlar və peroksisomlar** – çox böyük olmayan ixtisaslaşmış qovuquqlardır (vezikullardır). Bu cür müxtəlif orqanoidlərin membranlarında və onların ətraf sahələrində spesifik fermentlər olur. Orqanellərin daxilində onların müxtəlif funksiyalarının həyata keçirilməsində istifadə olunan xüsusi mübadilə məhsulları yığılır.

**Nüvə və mitoxondrilər** onunla fərqlənir ki, bu orqanoidlərin hər biri ikiqat membranla əhatə olunub. Nüvə hüceyrədə əsasən metabolizmin genetik nəzarətinə cavabdehdir; mitoxondriinin daxili, girintili-çıxıntılı membranında oksidləşdirici-fosforlaşdırıcı metabolizm proseslərinin getdiyi yerdir. Burada piruvatın və ya yağ turşularının oksidləşməsinin hesabına yüksək enerjili birləşmə-adenozintrifosfat (ATP) sintez olunur.

**Sitoskelet.** Orqanoidləri əhatə edən sitoplazmanı mütləq amorf hesab etmək olmaz. Onun sitoskelet törəməsi vardır. Sitoskelet mikroborucuqlardan, aktin filamentlərindən və aralıq filamentlərdən təşkil olunur (şəkil 3.2) Mikroborucuqların xarici diametri təxminən 25 nm təşkil edir. Onlar adi polimer

kimi tubulin zülal molekullarının yığılması nəticəsində yaranır.

**Aktin filamentləri.** Yığıcı liflər membran qatı yanında və bütün hüceyrə boyu yerləşir. Xüsusilə hərəkətlə bağlı olan proseslərdə iştirak edirlər.

**Aralıq filamentləri.** Bunlar müxtəlif hüceyrə tiplərində saxlanılan müxtəlif kimyəvi tərkibli bloklardan təşkil olunmuşlar. Onlar sitoskeletlərin digər iki elementi arasında müxtəlif əlaqə yaradırlar. Orqanoidlər kimi plazmatik membran da, sitoskeletlə birləşmiş vəziyyətdədir. Sitoskelet hüceyrənin quruluşunu və onlarda orqanoidlərin vəziyyətinin saxlanılmasını təmin etməklə yanaşı hüceyrənin formasının dəyişməsinə və onun hərəkətliliyini şərtləndirir.

**Sitozol.** Müəyyən edilmişdir ki, hüceyrə həcmnin təxminən yarısını sitozol təşkil edir. Belə ki, sitozol təxminən 20% (kütləcə) sulu məhlul yox, gel şəklində zülaldan ibarətdir, yəni sitozol hüceyrə kütləsinin 20%-ni zülal mənşəli birləşmələr əhatə edir. Kiçik molekullar, o cümlədən üzvi və qeyri-üzvi ionlar, sulu fazada həll olur. Hüceyrələrlə ətraf mühit arasında ion mübadiləsi gedir (bu mübadilə prosesinə növbəti bölmədə baxılacaq). Hüceyrəxarici mühitdə ionların qatılığı demək olar ki, sabit səviyyədə saxlanılır. Bu ionlardan hər birinin hüceyrə xaricindəki miqdarından fərqli olaraq, onun hüceyrə daxilindəki miqdarı spesifik səviyyəyə malikdir (cədvəl 3.1). Hüceyrənin xarici mühitində  $\text{Na}^+$  kationu daha geniş yayılmışdır. Hüceyrədaxilində onun qatılığı xarici mühitə nisbətən 10 dəfə azdır.  $\text{K}^+$  kationunun qatılığı isə əksinə, hüceyrə daxilində daha çoxdur. Hüceyrədaxili və hüceyrəxarici mühitdəki qatılıqlar arasındakı daha böyük qradient (fərq)  $\text{Ca}^{2+}$  ionları üçün də mövcuddur. Sərbəst  $\text{Ca}^{2+}$  ionlarının qatılığı hüceyrənin xaricinə nisbətən onun daxilində on min dəfə azdır. Bütün ionlar sitozolda həll olur, onların bir hissəsi zülallarla adsorbsiya edir və ya orqanoidlərdə ehtiyat halında toplanır. Məsələn,  $\text{Ca}^{2+}$ -un misalında birləşmiş ionlar sitozolda sərbəst ionlara nisbətən daha çoxdur. Sitozol zülallarının böyük hissəsi –

fermentlərdir, onların iştirakı ilə aralıq metabolizmin çoxlu prosesləri həyata keçirilir: qlikoliz və qlikoneogenez amin turşularının sintezi və parçalanması, ribosomlarda zülalın sintezi (şəkil 3.1). Sitozolda həmçinin vacib molekulların ehtiyatı kimi lipid damlları və qlikogen qranulları (dənələri) vardır (cədvəl 3.1).

**Cədvəl 3.1**

**Homoyoterm heyvanların əzələ hüceyrələrində ionların hüceyrədaxili və hüceyrəxarici qatılığı. ( $A^-$ -«yüksəkmolekullu hüceyrə anionları», *sükunət potensialı – 90 mV*).**

İonlar	Hüceyrədaxili qatılıq, $\text{mmol}\cdot\text{l}^{-1}$	İonlar	Hüceyrəxarici qatılıq, $\text{mmol}\cdot\text{l}^{-1}$
$\text{Na}^+$	12	$\text{Na}^+$	145
$\text{K}^+$	155	$\text{K}^+$	4
$\text{Ca}^{2+}$	$10^{-8}-10^{-7}$	$\text{Ca}^{2+}$	2
$\text{Cl}^-$	4	$\text{Cl}^-$	120
$\text{HCO}_3^-$	8	$\text{HCO}_3^-$	27
$A^-$	155	Sair kationlar	5

### 3.2. Hüceyrə ilə ətraf mühit arasında maddələr mübadiləsi

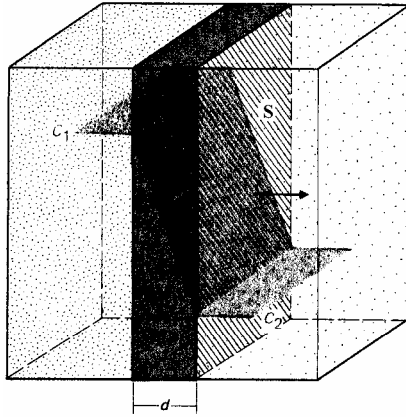
Bizim hüceyrənin quruluşunu qısaca şərh etməkdə məqsədimiz hüceyrə fiziologiyasının məzmununu açmaqdır. Hüceyrəni heç bir halda statik hesab etmək olmaz. Çünki müxtəlif təbiətli hüceyrədaxili komponentlərlə, xarici mühit arasında həmişə maddələr mübadiləsi gedir. Hüceyrə quruluşları dinamik tarazlıqda olur. Bu isə onların öz aralarında və ətraf mühitlə normal qarşılıqlı təsir nisbətini təmin edir. Nəticədə orqanizmin normal həyat fəaliyyəti üçün təminat yaranır.

**Diffuziya** – maddələrin daşınmasının sadə yoludur. Bir maddənin atom və molekulları məhlullarda və qazlarda sərbəst halda yayılır və bu mühitlərdə diffuziya hesabına qatılıq

bərabərləşir. Maye və ya qazla doldurulmuş 2 həcmə baxaq (şəkil 3.4).  $c_1$  və  $c_2$  qatılığını göstərir. Onlar bir-birindən  $d$  qalınlıqlı  $S$  səthli qatla ayrılıblar.  $t$  zamanı ərzində maddələrin diffuziya ilə axın sürəti *Fikin I qanunu* ilə təsvir olunur:

$$\frac{dm}{dt} = -DS \frac{c_1 - c_2}{dx} \quad \text{və ya} \quad \frac{dm}{dt} = -DS \frac{dc}{dx} \quad (1)$$

$D$  – diffuziya əmsalı olub, verilmiş maddə, həlledici və temperatur üçün sabit kəmiyyətdir. Beləliklə də, diffuziyanın sürəti ( $dm/dt$ ), qatılıq qradienti ( $dc/dx$ ) və diffuziyanın getdiyi səthin sahəsi ( $S$ ) ilə düz mütənasıbdır. Sistemdə maddənin ümumi axını, qatılıq az olan tərəfə olduğundan, tənlikdə mənfi işarəsi yaranır.



**Şəkil 3.4.** Diffuziyanın miqdarı sxemi. İki fəza  $d$  qalınlıqlı və  $S$  sahəli qatla ayrılıb.  $c_1$  – həcmə sol hissəsində hissəciklərin yüksək qatılığı,  $c_2$  – sağ hissədə hissəciklərin aşağı qatılığı;  $A$  səthi – diffuziya qatında qatılıq qradienti.

*Diffuziya* – vacib proses olub, onun köməyiylə maddə hissəcikləri sulu məhlulda yayılır. Bir çox maddələr, xüsusilə də su və onda həll olan qazlar –  $O_2$  və  $CO_2$  lipid membranından sərbəst diffuziya edə bilər. Yağda həll olan maddələr də membranlardan yaxşı diffuziya edir; bu etanol və sidik cövhəri

kimi kiçik ölçülü polyar (qütblü) molekullara da aiddir, şəkərlər isə lipid qatından çətinliklə keçirlər. Bununla yanaşı lipid qatları yüklənmiş molekullar və habelə qeyri-üzvi ionlar üçün demək olar ki, pis keçiricidir. Qeyri-elektrolitlər üçün membranın xarakteristikasını və diffuziya edən maddəni bir parametirdə – *keçiricilikdə* ( $P$ ) birləşdirərək yeni tənlik alınır:

$$\frac{dm}{dt} = PS(c_1 - c_2) \quad \text{və ya} \quad \frac{dm}{dt} = PSdc \quad (2)$$

Şəkil 3.5-də müxtəlif molekullar üçün lipid membranının keçiriciliyi ( $P$ ) müqayisə edilir.



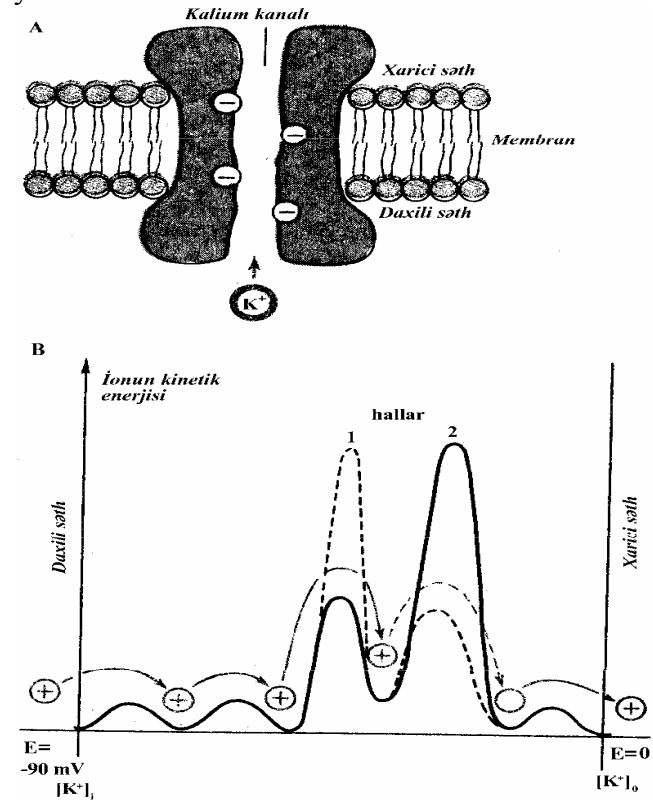
**Şəkil 3.5.** Süni lipid biqatlarının sxemi.

**Maddələrin membrandan diffuziyası.** Plazmatik membran və digər membranlar yalnız lipid qatından diffuziya edən maddələr üçün deyil, həmçinin bir çox ionlar, şəkərli birləşmələr

amin turşuları və nukleotidlər üçün də keçiricidir. Bu maddələr membranın üzərində olan məsamələr vasitəsilə keçirlər. Məsamələri membranın divarına girmiş nəqliyyat zülalları yaradırlar. Belə zülalların özünün daxilində su ilə dolmuş  $\pm 1$  nm diametrlilik kanallar var, onlardan kiçik molekullar diffuziya edə bilər. Onlar qatılıq qradientinə əsasən hərəkət edirlər və əgər onlar yüklüdürlərsə, belə halda onda onların kanallarla hərəkəti membran potensialı sayəsində tənzimlənir. Membran kanalları onlardan keçən molekul tiplərinə görə nisbi seçiciliyə malikdir. Məsələn, kalium, natrium və kalsium kanalları mövcuddur ki, onlar da spesifik ionlardan başqa digər ionlar üçün keçirici deyildir. Belə seçicilik maddənin kanalın divarına birləşmə yerinin quruluşu və yükü ilə şərtlənir ki, bu spesifik molekulların nəqlini asanlaşdırır və kanallarla digər maddələrin keçməsinin qarşısını alır (şəkil 3.6,A).

İonların hərəkəti zamanı yaranan cərəyanı ölçməklə hətta tək kanal üçün də membranda ion kanalının işini asanlıqla müşahidə etmək mümkündür. Kalium kanalı üçün  $2 \text{ pA}$  ( $2 \cdot 10^{-12} \text{ A}$ ) ampilutudlu və bir neçə millisaniyə davam edən cərəyan xarakterikdir. Bu dövr ərzində ondan 10 minlərlə ionlar keçir. Zülalın bir konformasiyadan digərinə keçidi rentgen difraksiyası, messbauerov spektroskopiyası və nüvə-maqrnit rezonansı metodları ilə öyrənilir. Beləliklə, zülallar yüksək dinamik hərəkətli quruluşlar olub, zülal təbəqədən keçən kanal isə yalnız su ilə dolu bərk borucuq deyil (şəkil 3.6, A) həm də, sürətlə hərəkət edən molekulyar qrup və yüklərin labirintidir. Kanalın bu dinamik xarakteristikası onun energetik profilində öz əksini tapır (şəkil 3.6, B). Burada absis oxu boyunca kanalın ionları qatılığı  $c_0$  («o» – *outside* – *xarici*) və potensialı 0 olan xarici məhluldan,  $c_i$  («i» – *inside* – *daxili*) qatılıqlı və  $E$  potensiallı daxili məhlulə qədər olan uzunluğu göstərilir. Ordinat oxu boyunca kanala birləşmə yerində ionun enerji səviyyəsi göstərilir; qrafikdə pik keçiricilik səddini (baryerini) əks etdirir, hansı ki, ionun enerjisi kanaldan keçmək üçün lazım olan

enerjiden çox olmalıdır, qrafikin dəyişilməsi isə nisbətən sabitdir. Əgər energetik profil spontan olaraq tsiklik dəyişərsə, energetik pik şəkilində maneəyə baxmayaraq ion kanaldan keçə bilər. Bu yolla ion gözlənilmədən energetik pikin «o tərəfində» ola bilər və hüceyrəyə doğru hərəkətini davam etdirə bilər. İonun hidratlaşma dərəcəsi, ölçüsündən, yükündən və onun kanalın divarlarının quruluşları ilə birləşmə qabiliyyətindən asılı olaraq kanalın energetik profili müxtəlif ionlar üçün dəyişir ki, bununla da ayrı-ayrı tip kanalların seçiciliyi izah olunur.



Şəkil 3.6. A. Kalium kanalında əmələ gələn membranın ikiqat lipid molekulları ilə əhatə olunmuş zülalın sxemi. Kanalın divarında dörd

mənfi yük qeyd edilmişdir. B. Şəkil A-da kanalın sxematik energetik profili göstərilmişdir. Ordinat oxu üzərində kanalı keçmək üçün kinetik enerjinin səviyyəsi; absis oxu üzərində membranın xarici və daxil səthi arasında məsafə verilmişdir. Energetik minimum müsbət yüklənmiş ionların kanalın divarında qeyd edilmiş mənfi yüklü ionlarla birləşdiyi yerə uyğun gəlir. Energetik maksimum kanalın diffuziyasına mane olan qüvvəyə uyğun gəlir. Belə hesab edirlər ki, kanal zülalın konformasiyası spontan ossilyasiya edir; energetik variantın profili bütöv və qırıq xətlərlə təsvir edilməsi bu ossilyasiya energetik baryeri orqanqaldırma zamanı ionların birləşməsinə əhəmiyyətli dərəcədə asanlaşdırır (dəyişikliklə).

**İonların diffuziya tarazlığı.** Müxtəlif ionların membran kanalları ilə diffuziyası hüceyrədaxili və hüceyrəxarici mühitlə arasında qatılıqlar fərqi aradan götürülməsinə gətirə bilər. Ancaq cədvəl 3.1-dən görüldüyü kimi belə fərq saxlanılır, deməli, diffuziya ilə membrandan daşınmanın digər növləri arasında tarazlıq mövcud olmalıdır. İonlar üçün diffuziya tarazlığına onların yükləri təsir edir. Yüklənmiş molekulların diffuziyası qatılıqlarının dc fərqi ilə təmin edilir, qatılıq bərabərləşən kimi diffuziya dayanır. Yüklənmiş hissəciklərə əlavə olaraq elektrik sahəsi təsir edir. Məsələn,  $K^+$  ionu hüceyrədən öz qatılığının qradienti hesabına çıxan zaman özü ilə bir sərbəst yük aparır. Beləliklə, hüceyrədaxili mühit daha çox mənfi yüklənmiş olur, nəticədə membranda potensiallar fərqi yaranır. Hüceyrədaxili mənfi yük hüceyrədən yeni kalium ionlarının çıxmasına maneçilik edir, ancaq o ionlar ki, hüceyrədən xaric olacaqlar, bununla onlar membranda yükün daha da artmasına səbəb olurlar.  $K^+$  ionlarının axını o vaxt dayanır ki, elektrik sahəsinin təsiri qatılıqlar fərqi nəticəsində diffuziya təzyiqini əvəzləyə bilsin. Belə ki, ionların mövcud qatılıqlar fərqi üçün membranda tarazlıq potensialı  $E_{ion}$  mövcuddur ki, bunun sayəsində membrandan ionların axını dayanır. Tarazlıq potensialı Nernst bərabərliyinə əsasən asanlıqla təyin edilə bilər.

$$E_{ion} = \frac{R \cdot T}{z \cdot F} \ln \frac{\text{ионунщцъейряхаръиатылы}}{\text{ионунщцъейрядажлпатылы}} \quad (3)$$

Burada, R – qaz sabiti; T – mütləq temperatur; z – ionun valentliyi (anionlar üçün mənfidir); F – Faradey ədədidir.

Əgər sabitləri bərabərlikdə yerinə yazsaq, onda cismin temperaturu  $T=310K$  olduqda,  $K^+$  ionları üçün tarazlıq potensialı  $E_k$  bu cür olur.

$$E_k = -61 mV \cdot \log \frac{[K^+]_i}{[K^+]_o} \quad (4)$$

Əgər  $\frac{[K^+]_i}{[K^+]_o} = 39$  olarsa, cədvəl 3.1-dən görüldüyü kimi,

onda

$$E_k = -61 mV \cdot \log 39 = -61 mV - 1,59 = -97 mV.$$

Həqiqətən də, müəyyən olunub ki, bütün hüceyrələr membran potensialına malikdir. Məməlilərin əzələ hüceyrələrində onun səviyyəsi təxminən 90 mV təşkil edir. Şəraitdən və ionların nisbi qatılıqlarından asılı olaraq hüceyrə 40-120 mV membran potensialına malik ola bilər. Yuxarıda nümunə gətirilən hüceyrə (cədvəl 1.1) üçün təxminən  $-90 mV$  bərabər sükunət potensialı göstərir ki, kalium ionlarının membran kanalları ilə axını təxmini tarazlıqdadır. Sükunət halında membranda  $K^+$  kanallarının açıq olması təbiidir, yəni membran daha çox  $K^+$  üçün keçirici olur. Lakin membran potensialı digər ionların da axınları ilə müəyyən olunur. Yüklənmiş zərrəciklərin membranalardan asanlıqla diffuziyası miqdarca (3) tənlikdə göstərilir. Yüklü zərrəciklər üçün keçiricilik bir qədər mürəkkəb tənliklə ifadə olunur.

$$P = \frac{\mu \cdot RT}{d \cdot F}, \quad (5)$$

$\mu$  – ionların membranalardakı hərəkətliliyi; d – membranın

qalınlığı;  $R$ ,  $T$ ,  $F$  – isə məlum olduğu kimi termodinamik sabitlərdir.

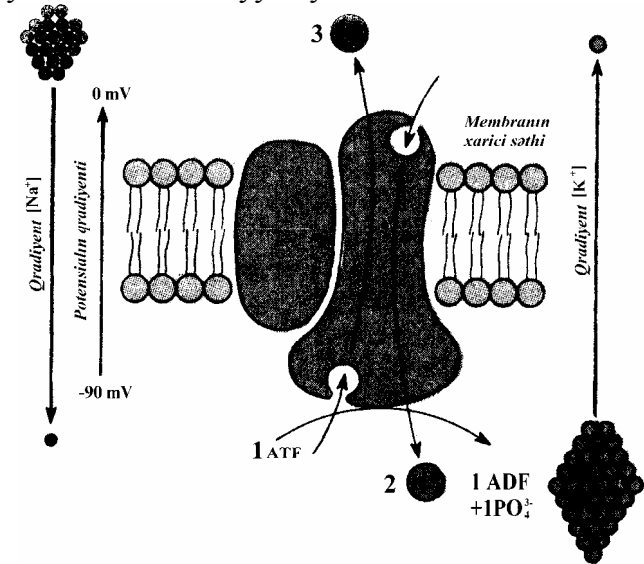
Müxtəlif ionlar üçün keçiriciliyin bu cür müəyyənəndirilməsi  $E_m$  membran potensialının hesablanması üçün istifadə oluna bilər, o halda ki,  $K^+$ ,  $Na^+$ ,  $Cl^-$  membranlardan eyni zamanda keçir (uyğun olaraq  $P_K$ ,  $P_{Na}$ ,  $P_{Cl}$  keçiriciliklə). Bu halda güman edilir ki, potensial membranda bərabər düşür, ona görə sahənin gərginliyi sabitdir. Bu zaman Goldman tənliyi və ya sabit sahə tənliyindən istifadə olunur.

$$E_m = \frac{R \cdot T}{F} \ln \frac{P_K [K^+]_o + P_{Na} [Na^+]_o + P_{Cl} [Cl^-]_i}{P_K [K^+]_i + P_{Na} [Na^+]_i + P_{Cl} [Cl^-]_o}$$

Hüceyrə membranları üçün  $P_K$ ,  $P_{Na}$ -yə nisbətən təxminən 30 dəfə yüksəkdir.  $P_{Cl}$ -un miqdarı kəskin dəyişilir. Bir çox membranlar üçün  $P_{Cl}$ ,  $P_K$  ilə müqayisədə azdır. Lakin digərləri üçün (məsələn, skelet əzələlərində)  $P_{Cl}$ ,  $P_K$ -ya nisbətən çox yüksəkdir.

**Fəal daşınma, natrium nasosu.** Bundan əvvəlki bölmədə ionların passiv diffuziyası və bunun nəticəsində meydana çıxan membran potensialı əks olunur. Lakin bu prosesin nəticəsində hüceyrə daxilində ionların qatılığı öz-özünə sabitləşir. Belə ki, membran potensialı bir qədər elektromənfidir və  $E_K$ ,  $E_{Na}$  ilə müqayisədə daha çoxdur (təxminən +60 mV). Diffuziyanın hesabına ionların, xüsusilə də  $K^+$  və  $Na^+$  hüceyrədaxili qatılığı, hüceyrəxarici qatılıqla bərabərləşməlidir. İon qradientinin sabitliyi fəal daşınma vasitəsilə təmin olunur. Membran zülalları metabolik enerjini sərf etməklə ionları membranlardan elektrik və ya qatılıq qradientinin əksinə daşıyır. Fəal daşınma üçün daha vacib funksiyası  $Na/K$  işidir ki, bu da praktiki olaraq bütün hüceyrələrdə mövcuddur. Nasos  $Na^+$  ionlarını hüceyrədən xaricə, eyni zamanda  $K^+$  ionlarını isə hüceyrədaxilinə ötürür. Bu şəkildə  $Na^+$  ionlarının kiçik,  $K^+$  isə yüksək hüceyrədaxili qatılığı təmin olunur (cədvəl 3.1). Membranlarda  $Na^+$  ionlarının qatılıq qradienti, informasiyanın elektrik impulsları şəklində ötürülməsi, həmçinin də, digər fəal

daşınma mexanizmlərinin köməyiylə və hüceyrənin həcmi tənzimlənməsi ilə əlaqəli spesifik funksiyaya malikdir. Ona görə də hüceyrə tərəfindən istifadə edilən enerjinin 1/3-dən çoxu  $Na/K$  nasosunun işinə sərf olunması təəccüb doğurmur. Digər bir neçə daha fəal hüceyrələrdə isə onun işinə enerjinin 70%-i sərf edilir.  $Na/K$  nəqliyyat zülalı özlüyündə ATP-azadır. Membranın daxili səthində o ATP-i ADP və fosfata parçalayır (şəkil 3.7). 3  $Na$  ionunun hüceyrədən və eyni zamanda 2  $K$  ionunun hüceyrəyə daşınmasına 1 molekul ATP sərf olunur. Yəni 1 tsiklədə cəm halında hüceyrədən 1 müsbət yük ayrılır. Bu şəkildə  $Na/K$  nasosu elektrogendir, (membrandan keçən elektrik cərəyanı yaradır) bu isə membran potensialının elektromənfiliyinin təxminən 10 mV artmasına səbəb olur. Nəqliyyat zülalı bu əməliyyatı yüksək

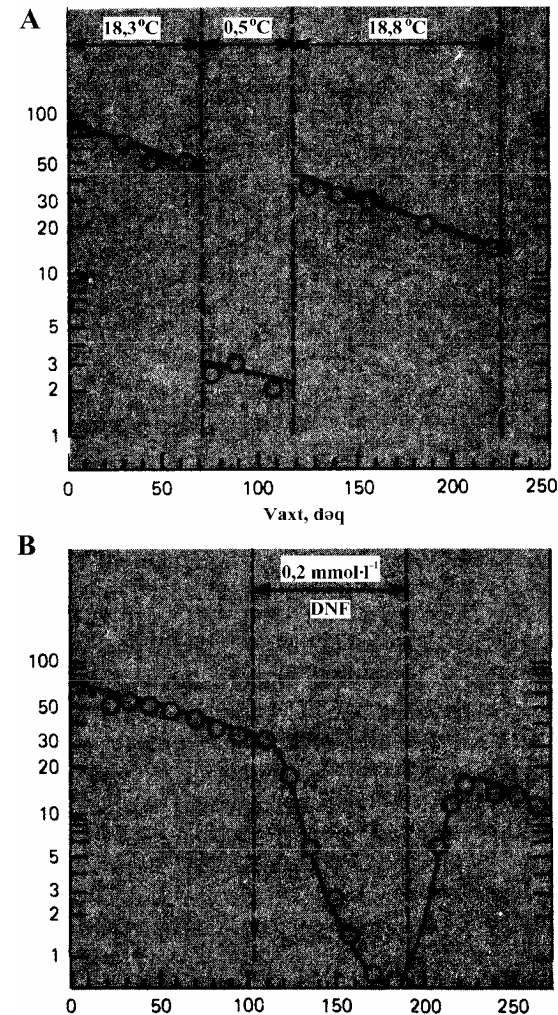


**Şəkil 3.7.**  $Na/K$  nasosu ATP-azanın sxemi (plazmatik membranın ikiqat lipid təbəqəsinə daxil olmuş) hansı ki, 1 tsikl ərzində hüceyrədən 3  $Na^+$  ionunu çıxarır, (qatılıq və potensial qradientinin əksinə olaraq) və hüceyrəyə 2  $K^+$  ionunu gətirir. Bu prosesin gedində 1 ATP molekulunu ADP və fosfat turşusuna parçalayır. Sxemdə ATP-aza dimer kimi göstərib, hansı ki, böyük

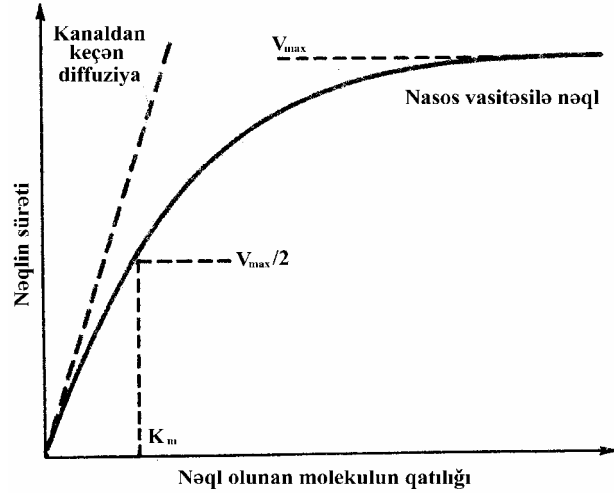
(funksional) və kiçik subvahidlərdən ibarətdir; membranda o iki böyük və iki kiçik subvahidlərdən təşkil olunmuş tetramer kimi mövcuddur.

sürətlə yerinə yetirir. Belə ki, saniyədə 150-600 natrium ionları daşınır. Nəqliyyat zülalında aminturşusu ardıcılığı məlumdur, ancaq bu mürəkkəb mübadilə nəqliyyatının mexanizmi hələlik aydın deyildir. Bu prosesi zülallarla natrium və kalium ionlarının daşınmasının energetik profilini istifadə etməklə izah edirlər (şəkil 3.6, B). Bu halda mübadilənin stexiometriyasından danışmaq olar. 2 kalium ionu 3 natrium ionu ilə mübadilə olunur. Na/K nasosu,  $\text{Na}^+/\text{K}^+$  -asılı membran ATP-azası kimi ürək qlikozidi uabainlə (strofantin ilə) spesifik olaraq sıradan çıxarılır. Na/K nasosu iri, çoxpilləli kimyəvi reaksiyalardan ibarətdir, o, bütün kimyəvi reaksiyalar kimi temperaturdan çox asılıdır ki, bu proses 3.8-ci şəkildə əks olunub.

Burada əzələ hüceyrələrindən natrium ionlarının axını zamana nisbətə göstərilir; praktiki olaraq bu Na/K nasosu vasitəsilə Na ionlarının axınına ekvivalentdir, ona görə ki, qatılıq və potensial qradientlərinin əksinə Na ionlarının axını çox azdır. Əgər preparatı təxminən  $18^{\circ}\text{C}$ -ə qədər soyutsaq, onda Na ionlarının hüceyrələrdən axını 15 dəfə çox olacaq, ancaq qızdırıldıqda dərhal əvvəlki vəziyyətinə qədər bərpa olur. Hüceyrədən natrium ionlarının axınının bu cür azalması diffuziya prosesi və ya sadə kimyəvi reaksiyaların temperaturdan asılılığı ilə müqayisədə bir neçə dəfə yüksəkdir. Uyğun effekt dinitrofenol (DNP) ilə zəhərlənmə nəticəsində metabolik enerji ehtiyatlarının tükənməsi zamanı da müşahidə edilir (şəkil 3.8,B). Deməli, hüceyrədən natrium ionlarının axını enerjidən asılı reaksiya ilə fəal nasosla təmin edilir. Nasosun temperatur və enerji asılılığından başqa digər xüsusiyyəti doyma səviyyəsinin olmasıdır; digər kimyəvi reaksiyalarda olduğu kimi, bu o deməkdir ki, nasosun işinin sürəti daşınan Na ionlarının qatılığının artması ilə mütənəsb deyildir (şəkil 3.9).



**Şəkil 3.8. A,B.** Na<sup>+</sup> aktiv daşınması. Ordinat oxu: radioaktiv  $^{24}\text{Na}^+$ -un hüceyrədən axını ( $\text{imp.dəq}^{-1}$ ). Absis oxu: eksperimentin başlanma vaxtı. A-hüceyrə  $18,3^{\circ}$ -dən  $0,5^{\circ}\text{C}$ -yə qədər soyuduldu; bu dövrdə hüceyrədən Na<sup>+</sup> ionlarının axını ləngiyir. B – hüceyrədən Na<sup>+</sup> ionlarının axınının  $0,2 \text{ mmol}\cdot\text{l}^{-1}$  qatılıqlı dinitrofenol (DNP) ilə zəiflədilməsi.

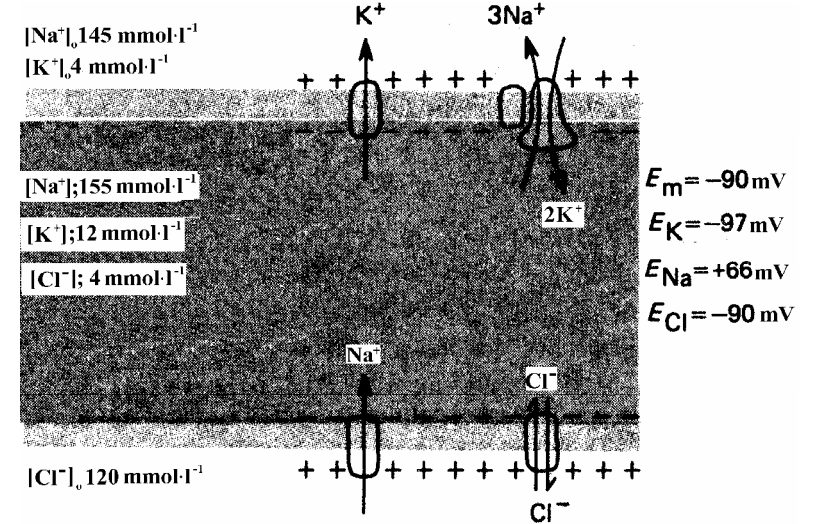


**Şəkil 3.9.** Kanal vasitəsilə diffuziya və ya nasos nəqli zamanı molekulların axını. Nəqliyyatın sürətilə onların qatılıqları arasında münasibət (kanala çıxma yerinə və ya nasosun birləşmə yerinə). Sonuncu yüksək qatılıqlarda doyur (maksimal sürət,  $V_{max}$ ); absis oxunda  $K_m$ -in mənası – nasosun maksimal sürətinin yarısına ( $V_{max}/2$ ) uyğun gələn tarazlıq qatılığıdır  $K_m$ .

Bundan fərqli olaraq passiv diffuziya edən maddələrin axını diffuziya qanununa uyğun olaraq ((1) və (2) tənliklər) qatılığın müxtəlifliyinə mütənəssib olaraq artır.

Plazmatik membran Na/K nasosundan başqa özündə daha bir nasos – kalsium nasosu saxlayır; bu nasos hüceyrədən kalsium ( $Ca^{2+}$ ) ionlarını çıxarır və onların hüceyrədaxili qatılığının çox aşağı səviyyədə olmasını təmin edir (şəkil 3.2). Kalsium nasosu ATP molekulunun parçalanması nəticəsində Ca ionlarını toplayan əzələ hüceyrələrinin sarkoplazmatik retikulumunda çox yüksək sıxlıqda mövcuddur.

**Membran potensialına və hüceyrə həcminə Na/K - nasosunun təsiri.** 3.10-cu şəkildə membran cərəyanının müxtəlif komponentləri göstərilmişdir və onların mövcudluğunu təmin edən ionların hüceyrədaxili qatılıqları verilmişdir.



**Şəkil 3.10.** Hüceyrə daxilində və xaricində  $Na^+$ ,  $K^+$  və  $Cl^-$  ionlarının qatılıqlarını və bu ionların hüceyrə membranından keçmə yollarını göstərən sxem (spesifik ion kanalları ilə və ya Na/K -nasosunun köməyiylə). Mövcud qatılıq qradientləri zamanı  $E_{Na}$ ,  $E_K$  və  $E_{Cl}$  tarazlıq potensialları membran potensialına  $E_m = -90$  mV bərabərdir.

Kalium kanallarından çıxan K ionlarının axını müşahidə olunur. Belə ki, kalium ionlarının tarazlıq potensialına nisbətən membran potensialı daha elektromüsbətdir. Natrium kanallarının ümumi keçiriciliyi kaliuma nisbətən çox aşağıdır, yəni Na kanalları sükunət potensialı zamanı kalium kanallarına nisbətən az-az açılır. Lakin hüceyrədən nə qədər K ionları çıxırsa, o qədər də Na ionları daxil olur. Ona görə ki, Na ionlarının hüceyrəyə diffuziyası üçün qatılıq və potensialın böyük qradientləri vacibdir. Na/K-nasosu passiv diffuziya cərəyanının ideal şəkildə tarazlaşması Na ionlarını hüceyrədən, K ionlarını isə hüceyrəyə daşımaqla təmin edilir. Beləliklə, nasos hüceyrədən çıxan və ona daxil olan yüklərin miqdarca fərqi görə elektrogendir və onun işinin normal sürəti zamanı təxminən 10 mV-dan çox elektromənfi potensial yaranır. Nəticədə membran potensialı K tarazlıq potensialına yaxınlaşır

və bu K ionlarının sızmasını azaldır. Na/K-nasoslarının fəallığı natrium ionlarının hüceyrədaxili qatılığı ilə tənzimlənir. Nasosun işinin sürəti hüceyrədən çıxan Na ionlarının qatılıqlarının azalması ilə zəifləyir. Ona görə də nasosun işi ilə hüceyrədaxilinə Na ionlarının axını bir-birini bərabərləşdirməklə Na ionlarının hüceyrədaxili qatılığını  $10 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$  səviyyəsində saxlayır.

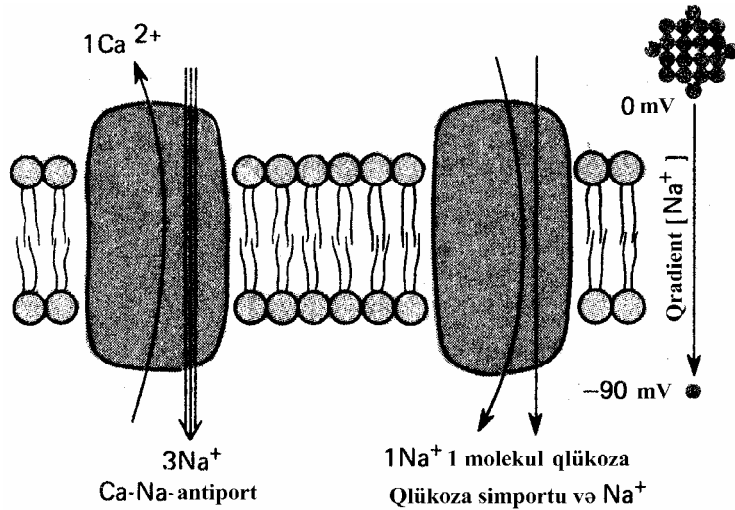
Nasos ilə passiv membran cərəyanları arasında tarazılığı saxlamaq üçün K və Na ionları üçün kanal zülallarından daha çox Na/K nasosu molekulu vacibdir. Kanal saniyə ərzində bir neçə dəfə açıldığından bütün bu vaxt ərzində ondan  $10^5$ -dən çox ion keçir. Təkcə nasos zülalı saniyədə bir neçə yüz Na ionunu keçirir. Plazmatik membran kanallara nisbətən təxminən 1000 dəfə çox nasos molekulu saxlamalıdır. Sükunət vaxtı kanal cərəyanının ölçülməsi membranın  $1 \text{ mkm}^2$ -də orta hesabla bir natrium və bir kalium açıq kanalının olmasını göstərir. Buradan belə çıxır ki, elə həmin məkanda 1000 molekul Na/K -nasosu mövcud olmalıdır, yəni onlar arasında məsafə orta hesabla 34 nm olmalıdır, nasos zülalının diametri kanal kimi 8-10 nm-dir. Beləliklə, membran nasos molekulları ilə kifayət qədər sıx təchiz olunub.

Na ionlarının hüceyrənin daxilinə, K ionlarının isə hüceyrənin xaricinə axınının nasosun işi ilə tarazlaşması, başqa nəticələrə gətirir ki, bu da sabit osmotik təzyiqin və sabit həcmə saxlanması ilə bağlıdır. Hüceyrənin daxilində iri anionların, əsas etibarilə membrandan keçə bilməyən zülalların (cədvəl 3.1-də  $A^-$ ) yüksək qatılığı mövcuddur (və ya çox zəif keçirlər) və ona görə də hüceyrə daxilində təsbit olunmuş komponentlər sayılırlar. Bu anionların yüklərini bərabərləşdirmək üçün bərabər miqdarda kationlar lazımdır. Na/K -nasosunun təsiri hesabına bu kationlar kimi əsasən kalium kationları çıxış edir. İonların hüceyrə daxilində qatılığının artması yalnız  $\text{Cl}^-$  anionlarının qatılıq qradienti üzrə hüceyrəyə axını nəticəsində anionların qatılığının artması ilə

baş verə bilər (cədvəl 3.1), lakin membran potensialı buna əks təsir edir.  $\text{Cl}^-$  ionlarına daxil olan cərəyan o vaxta qədər müşahidə edilir ki, xlor ionları üçün tarazlıq potensialı əldə olunmasın, bu  $\text{Cl}^-$  ionlarının qradienti K ionlarının qradientinə əks olduqda müşahidə edilir, belə ki, Cl ionları mənfi yüklənib (tənlik 4). Beləliklə, kalium ionlarının aşağı, hüceyrəxarici qatılığına uyğun gələn Cl ionlarının kiçik, hüceyrədaxili qatılığı müəyyən olunur. Bunun nəticəsi isə hüceyrədə ionların ümumi miqdarının məhdudlaşmasıdır. Əgər membran potensialı Na/K nasosunun blokadası, məsələn, anoksiya zamanı düşürsə, onda xlor ionları üçün tarazlıq potensialı azalır, Cl ionlarının hüceyrədaxili qatılığı uyğun olaraq artır. Yüklərin tarazlığını bərpa etməklə K ionları da hüceyrəyə daxil olur; hüceyrədə ionların ümumi qatılığı artır ki, bu osmotik təzyiqi artırır, bu suyun hüceyrəyə daxil olmasına səbəb olur. Hüceyrə şişir. Bu cür şişmə *in vivo*-da enerji çatışmazlığı şəraitində müşahidə edilir.

**$\text{Na}^+$ -un qatılıq qradienti membran daşınmasının hərəkətverici qüvvəsi kimi.** Na/K-nasosunun hüceyrə üçün rolu membranda  $\text{Na}^+$  və  $\text{K}^+$ -un normal qradientinin sabitləşməsi ilə məhdudlaşır.  $\text{Na}^+$ -un membran qradientində ehtiyat şəklində toplanan enerji çox vaxt digər maddələrin membran nəqlinin həyata keçirilməsində istifadə olunur. Məsələn, şəkil 3.11-də  $\text{Na}^+$  və şəkər molekullarının hüceyrəyə «simportu» göstərilib. Zülalın membran nəqli hətta qatılıq qradientinin əksinə olaraq şəkər molekulunu hüceyrəyə daşıyır, eyni zamanda da  $\text{Na}^+$  qatılıq və potensial qradienti üzrə hərəkət edərək şəkərin daşınması üçün enerjini təmin edir. Şəkərin bu cür daşınması tamamilə  $\text{Na}^+$ -un yüksək qatılığının mövcudluğundan asılıdır; əgər  $\text{Na}^+$ -un hüceyrədaxili qatılığı artarsa, onda şəkərin daşınması dayanar. Müxtəlif şəkərlər üçün müxtəlif simport sistemlər mövcuddur. 3.11-ci şəkildə göstəriləni kimi hüceyrəyə amin turşularının daşınması şəkərlərin daşınması ilə oxşardır, o həmçinin  $\text{Na}^+$  qradienti ilə də təmin edilir. Oxşar

aminturşularının hər hansı bir qrupu üçün ixtisaslaşan 5 müxtəlif simport sistemi mövcuddur.



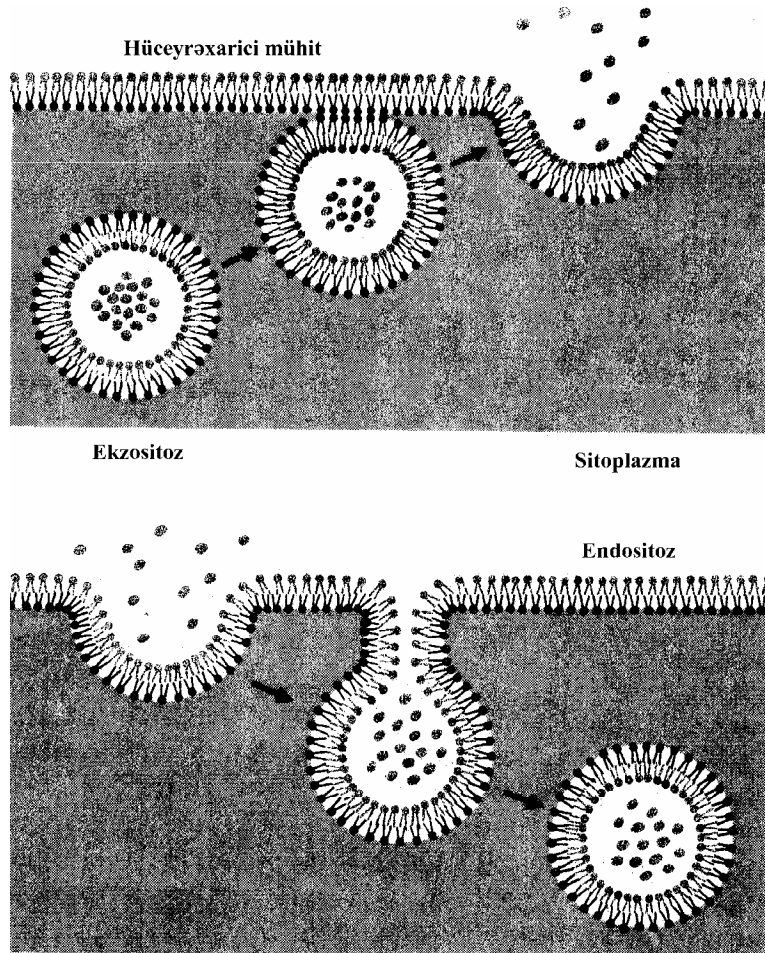
**Şəkil 3.11.** Nəqliyə simport sistemlərdən başqa, «antiport» sistemlər də mövcuddur. Onlardan biri bir tsikildə hüceyrədən çıxardığı 1  $\text{Ca}^{2+}$  ionunu hüceyrəyə daxil olan 3  $\text{Na}^+$  ionu ilə mübadilə edir (şəkil 3.11).  $\text{Ca}^{2+}$  -un nəqli üçün lazım olan enerji 3  $\text{Na}^+$  ionunun potensial və qatılıq qradienti üzrə daxil olması hesabına yaranır. Bu enerji (sükunət potensialı üzrə)  $\text{Ca}^{2+}$  ionlarının yüksək qradientliyinin saxlanması üçün kifayətdir (hüceyrə daxilində ən azı  $10^{-7} \text{ mol} \cdot \text{l}^{-1}$  -dən hüceyrə xaricində  $2 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$  -ə qədər).

**Endo- və ekzositoz.** Bəzi maddələrin hüceyrəyə daxil olması və ya hüceyrədən çıxmaları üçün nəqliyyat kanalı olmur; bu cür maddələrə zülalları və xolesterolu aid etmək olar. Onlar plazmatik membrandan endo- və ekzositozun köməyi ilə vezikullardan və qovuquqlardan keçirlər. Şəkil 3.12-də bu proseslərin əsas mexanizmi göstərilib.

Ekzositoz zamanı müəyyən orqanoidlərin hüceyrədən çıx-

arılması, hormonlar və ya fermentlərlə dolu olan vezikullar formalaşdırır. Bu cür vezikullar plazmatik membrana çatdıqda onların lipid membranı onunla birləşərək, vezikulun möhtəviyyatının xarici mühitə çıxmasına imkan yaradır. Buna əks proses olan endositoz zamanı plazmatik membran çuxur əmələ gətirməklə invaqinasiya edir (qatlanır), sonra bu çuxur dərinləşərək qapanır, nəticədə hüceyrəxarici maye və bəzi makromolekullarla dolu olan hüceyrədaxili vezikula yaranır. Endositoz zamanı demək olar ki, hüceyrəxarici mühitdən hüceyrəyə həmin təsadüfi maddələr daxil olmur. Hüceyrə membranında çox vaxt ixtisaslaşmış qruplarda toplanan makromolekullara uyğun spesifik reseptorlar (məsələn, insulin və ya antigenə spesifik gələn reseptorlar) olur. Belə spesifik reseptorlar əsasən insulin və ya bəzi antigenlərə uyğun gəlir. Bu molekullar öz reseptorları ilə birləşdikdən sonra reseptoru əhatə edən membran sahəsində endositoz baş verir və makromolekullar hüceyrəyə seçici daşınırlar (şəkil 3.13, B).

Hüceyrədə endo- və ekzositoz fasiləsiz baş verir. Dövretməni həyata keçirən membran materialının miqdarı böyükdür; 1 saat ərzində makrofak özünün sitoplazmatik membranının səthinin 2 qat sahəsi qədər vezikul udur. Əksər hüceyrələrdə membran materialının dövr etməsi o qədər də intensiv getmir.



**Şəkil 3.12.** Ekzositoz və endositoz. *Yuxarıda:* Hüceyrədaxili vezikula plazmatik membranın ikiqat lipid təbəqəsi ilə birləşir və hüceyrəxarici sahəyə açılır. *Aşağıda:* plazmatik membran çox da böyük olmayan sahədə invaqinasiya edir və hüceyrəxarici materiala dolmuş vezikulları bağlayır. Bu prosesi endositoz adlandırırlar.

### 3.3. Maddələrin hüceyrə daxilində nəqli

Endo- və ekzositoz – bu təkcə hüceyrə membranından maddələrin daşınması prosesi deyil, həm də hüceyrənin özünün membran quruluşu komplekslərinin mübadiləsi prosesidir. Bu bölmənin müzakirə obyektini elə hüceyrədə və onun orqanoidlərində daşınma proseslərinin öyrənilməsidir.

**Diffuziya.** Təbii ki, sitozolda qatılıqlar qradienti diffuziya hesabına aradan qaldırılır. Bu orqanoidlərdə olan mayelər üçün də doğrudur. Burada həll olmuş zülalın yüksək qatılığı üzündən diffuziya suya nisbətən çox yavaş gedir. Hüceyrə ətrafında və orqanoidlərin tərkibində olan lipid membranlarında diffuziya baş verir. Membranda lipidlər öz qatları əhatəsində diffuziya edir, nadir hallarda birindən digərinə keçir. Onlara daxil olmuş zülallar da kifayət qədər hərəkətlidirlər; onlar membrana perpendikulyar olan ox ətrafında fırlanırlar və ya fosfolipidlərə nisbətən müxtəlif diffuziya sabitləri ilə, 2-10 000 dəfə az, lateral diffuziya edir. Belə ki, bəzi zülallar lipid qatında lipid molekullarının hərəkət sürətinə uyğun sərbəst yerdəyişir, digərləri isə sitoskeletlə daha möhkəm birləşirlər. Membranda spesifik zülalların «sabit» aqreqatları mövcuddur, məsələn; sinir hüceyrələrinin pre- və postsinaptik quruluşları. Sərbəst yer dəyişən zülalları fluoressent rəngləyicilər birləşdirmək yolu ilə membranın kiçik sahəsini qısamüddətli işıqlandırmaqla nümayiş etdirmək olar. Bu cür eksperimentlər göstərir ki, ən azı 1 dəqiqə ərzində rəngləyici ilə birləşən zülallar bir-birindən 10 mkm aralıda membran üzrə düzülürlər.

**Orqanoidlərin membranlarında fəal daşınma.** Plazmatik membranın funksiyasında həyati rol oynayan aktiv daşınma prosesləri həmçinin hüceyrədaxilində orqanoidlərin membranında da gedir. Müxtəlif orqanoidlərin spesifik tərkibinin bir hissəsi daxili sintez, bir hissəsi isə sitozoldan aktiv daşınma hesabına yaradılır. Axırncıya bir misal kimi yuxarıda xatırladılan əzələ hüceyrəsində sarkoplazmatik retikulumda

$Ca^{2+}$ -nasosu aiddir. ATP-in sintezi zamanı oksidləşmə metabolizmi daxili membranlarda  $H^+$  qradientinin yaranmasına gətirir. Bu qradient molekulların fəal daşınmasının nasos tsiklinin əks prosesi üçün hərəkətverici qüvvədir:  $H^+$  ionları membranlarda qradient üzrə hərəkət edir, bunun nəticəsində ayrılan enerji isə ADP və fosfatdan ATP -in sintezini təmin edir. Əmələ gəlmiş ATP isə öz növbəsində hüceyrəni enerji ilə təmin edir və həm də fəal daşınma üçün sərf olunur.

**Vezikullarda daşınma.** Hüceyrədə çoxlu miqdarda orqanoid və onlarla bağlı olan vezikullar vardır (şəkil 3.2). Vezikullar öz tərkibini digər orqanoidlər və ya plazmatik membrana ötürərək əsasən həmişə hərəkətdə olurlar. Vezikullar həmçinin hüceyrə membranında, endositozda olduğu kimi orqanoidlərdə miqrasiya edə bilirlər.

Zülalın sekresiyası prosesi şəkil 1.12, A-da göstərilib. Zülal nüvə yaxınlığında ribosomlarda sintez olunur. Endoplazmatik retikuluma düşmüş zülal bundan ayrılan və Holci aparatına miqrasiya olunan nəqliyyat vezikuluna yığılır. Burada onlar Holci aparatının sisternalarına (çənlərinə) tökülürlər və burada zülal modifikasiya olunur və qlikoproteinlərə çevrilirlər. Sisternaların uclarında vezikullar yenidən yaranır. Modifikator zülal daşıyan sekretor vezikullar plazmatik membrana aparılırlar və tərkiblərini ekzositoz yolu ilə xaric edirlər. Hüceyrədə nəqliyyat yolunun digər nümunələri şəkil 3.13,B-də verilib; bu hüceyrə tərəfindən xolesterolun udulmasıdır. Qanla daşınan xolesterol əsasən aşağı sıxlıqlı lipoprotein (ASL) hissəcikləri ilə birləşmiş olur. Bu cür hissəciklər membranın ASL-in reseptorlarını saxlayan spesifik sahəsilə birləşirlər. Burada endositoz baş verir və ASL «haşiyələnmiş» vezikullarda hüceyrədaxilinə daşınır. Bu vezikullar endosomlar əmələ gətirməklə qarışırlar və bu prosesin gedişində «haşiyələnmiş» itir.

Endosomlar öz növbəsində tərkibində hidrolitik fermentlər saxlayan ilkin lizosomlarla birləşirlər və ikincili daha iri lizosomlar əmələ gətirirlər. Onlarda xolesterol ASL

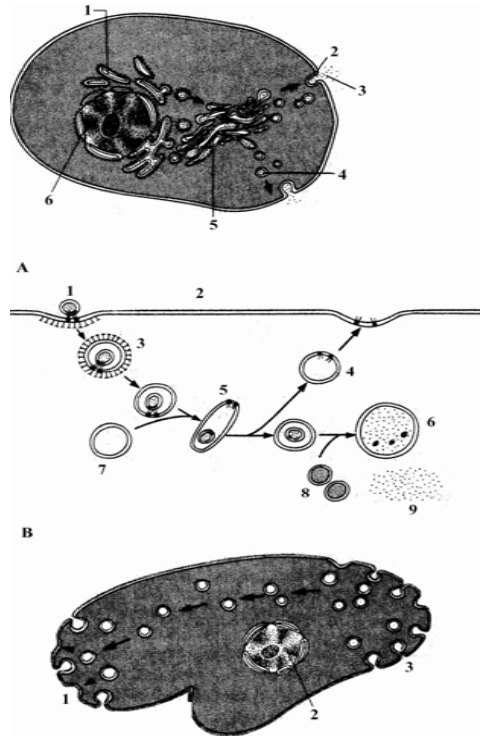
hissəciklərindən azad olur və sitozola diffuziya edərək, orada lipid membranın sintezi üçün əlverişli olur. Endosomlardan həmçinin ASL saxlamayan vezikullar ayrılır, xüsusi yolla plazmatik membrana hərəkət edir və onunla birləşir. ASL hissəciklərinin membranla birləşməsi anından xolesterolun ikincili lizosomlardan ayrılmasınadək 10-15 saniyə keçir. ASL-in birləşməsində və udulmasında pozğunluq, yəni hüceyrənin xolesterolla təchiz olunmasında olan pozğunluq ciddi və geniş yayılmış xəstəlik olan aterosklerozun (arteriyaların bərkiməsi) inkişafında həlledici rol oynayır.

Şəkil 3.12 və 3.13, A-da göstərilənlərə uyğun olan digər çoxlu nəqliyyat yolları var ki, bunların köməyi ilə hüceyrədə spesifik vezikullar hərəkət edir. Onların necə yerdəyişməsi məlum deyil, ancaq, güman ki, bu prosesə sitoskeletin elementləri cəlb olunur. Vezikullar mikroborucuqlarla sürüşüb çıxı bilirlər. Bu halda hərəkət üçün enerji çox güman ki, vezikullarla bağlı, zülalla ATP-əza ilə təmin olunur. Müxtəlif vezikul çoxluğunun bütün istiqamətlər üzrə biri digərinin ardınca hərəkət edərək təyinat üzrə yerləşməsi məsələsi hələlik aydın deyildir.

**Orqanoidlərin yaranması və dağılması yolu ilə daşınma.** Bura qədər biz endositoz və ekzositoz proseslərinə vezikulların tərkibinin nəqli prosesi kimi baxırıq. Bu proseslərin digər aspekti də mövcuddur. Bu onunla bağlıdır ki, endositoz yolu ilə hüceyrə səthinin bir hissəsində plazmatik membranın istiqamətli çıxardılması (*kənarədimə*) və əksinə, onun ekzositoz yolu ilə əlavə olunması membranın çoxlu sahələrinin yerdəyişməsinə gətirməklə, hüceyrəyə məsələn, çıxıntı formalaşdırmağa və ya hərəkət etməyə imkan verir (şəkil 3.13,B).

**Mikrofilamentlər** (şəkil 3.2) – ilk növbədə lifli dəstələrə yığılma qabiliyyətinə malik F-aktin zülallardan təşkil olunmuşdur. F-aktin zülalları isə monomerin sitozolda polimerləşməsi nəticəsində lifli dəstələrə yığılır. Dəstələr polyarlaşırlar, yəni onlar yeni aktin molekulunu akkumulyasiya etməklə çox vaxt bir

ucdan artır, digəri isə inert ucdan dağılırlar. Bu an polyarizə olunmuş böyümə hesabına mikroflamentlər effektiv olaraq yerlərini dəyişirlər və onların şəbəkəsi və tor quruluşu da dəyişə bilər. Aktinin depolimer vəziyyətdən nizamlanmış (gel) vəziyyətə keçidi digər zülalların təsiri ilə və ya ionların qatılığının



**Şəkil 3.13, A-B).** Ekzositoz və endositozla bağlı olan proseslərin sxemi. 1-qranulyar endoplazmatik retikul, 2-ekzositoza məruz qalmış qabarcıq, 3-zülal, 4-sekretor qovuqcuq, 5-Holci aparatı, 6-nüvə. A. Zülalın ekzositozu: 1-ASL, 2-plazmatik membran, 3-haşıyələnmiş qovuqcuqda endositoz, 4-ASL reseptorunun membrana qayıdışı, 5-endosoma, 6-ikincili lizosom, 7-Hamar qovuqcuqların qovuşması, 8-birincili lizosom, 9-sərbəst xolesterol. B. ASL ekzositozu. 1-ekzositoz, 2-nüvə, 3-endositoz. A. Qranulyar endoplazmatik retikulumda sintez olunan zülal Holci aparatı vasitəsilə plazmatik membrana daşınır və burada ekzositoz yolu ilə sekresiya olunur. B. ASL hissəcikləri ilə birləşmiş xolesterol plazmatik membranla

birləşir, membranın bu sahəsində endositoz qovuqcuğun yaranmasını induksiya edir, lizosomlara nəql olunur və burada azad olur. V. Endositoz prosesində tutulmuş hüceyrəxarici material (şəkilə sağda) hüceyrədən vezikullar və ya qovuqcuqlarla keçərək ekzositoz vasitəsilə (şəkilə solda) xaric olur.

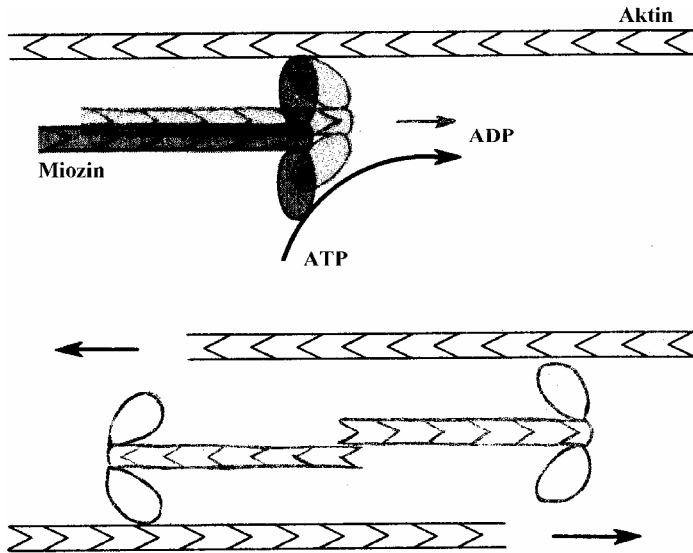
dəyişməsi ilə çox tez baş verə bilər. Aktin filamentlərini dağıdıb qısa fraqmentlər yaradan zülallar da mövcuddur. Bir çox hüceyrələrin nazik çıxıntıları – filopodilər – aktinin mərkəzi dəstəsini saxlayır (şəkil 3.2) və filopodilərin müxtəlif hərəkətləri ehtimal ki, aktin keçidləri ilə əlaqədar olur: polimerləşmə, depolimerləşmə.

**Mikroborucuqlar.** Mikroborucuqlar da həmçinin oxşar yerdəyişmələrə məruz qalırlar. Bu yerdəyişmənin mexanizmləri uyğundur – sitozoldan tubulinin polimerləşməsi elə baş verir ki, bu vaxt mikroborucuqların bir ucu böyüyür, digər ucu ya dəyişmir, ya da orada *dağılma* baş verir. Beləliklə, mikroborucuq müvafiq olaraq materialın əlavə edilməsi və ya çıxarılması yolu ilə sitozolda yer dəyişə bilər.

**Sitoskeletin fəal hərəkəti.** Sitoskelet quruluşlarının dəyişməsi həm fəal hərəkətlər nəticəsində həm də, yuxarıda əks olunan yenidənqurma nəticəsində baş verə bilər.

Bir çox hallarda mikroborucuqların və fəal filamentlərin hərəkəti filamentləri və ya borucuqları əlaqələndirən və onların bir-birinə nisbətən yerini dəyişə bilən yığıcı zülallarla şərtlənir. Miozin və dinein zülalları bütün hüceyrələrin sitozolunda nisbətən yüksək miqdarda olur; onlar o elementlərdir ki, ixtisaslaşmış hüceyrələrdə (əzələ) və orqanoidlərdə (kipricik) kimyəvi enerjini hərəkətə çevirirlər. Əzələ hüceyrələrində miozin aktin filamentlərinə paralel istiqamətlənmiş yoğun filamentlər yaradır. Miozin molekulu öz başcığı ilə aktin filamentinə ATP enerjisindən istifadə etməklə birləşir. Sonra miozin aktindən ayrılır. Bu cür tsikllərin cəmi (birləşmə və ayrılma) əzələ liflərinin makroskopik yığılmasına gətirir. Dinein kipriciklərin işi zamanı mikroborucuqların yer dəyişməsində analogi rol oynayır (şəkil 3.2). İxtisaslaşmamış hüceyrələrin sitoplazmasında miozin və dinein müntəzəm olmayan liflər

yaradır. Çox hallarda isə kiçik molekul qrupları yaradır. Hətta bu cür kiçik aqrekat halında onlar aktin filamentlərinin və ya mikroborucuqlarının yerini dəyişə bilirlər. Şəkil 3.14-də müxtəlif istiqamətlərdə polyarizə olunmuş 2 aktin filamentinə ona əks polyarizə olunmuş miozin molekulunun birləşməsi prosesi əks olunub. Miozinin başcıq qrupları ATP enerjisini sərf etməklə molekulun quyruğuna əyilirlər, 2 aktin filamenti isə əks istiqamətdə qarışırlar hansı ki, bundan sonra miozin onlardan ayrılır. ATP enerjisinin mexaniki işə çevrilməsilə olan bu cür yerdəyişmə sitoskeletin formasını dəyişə bilər, uyğun olaraq hüceyrənin və həmçinin orqanoidlərin sitoskeleti ilə bağlı olan nəqliyyatı da təmin edir.



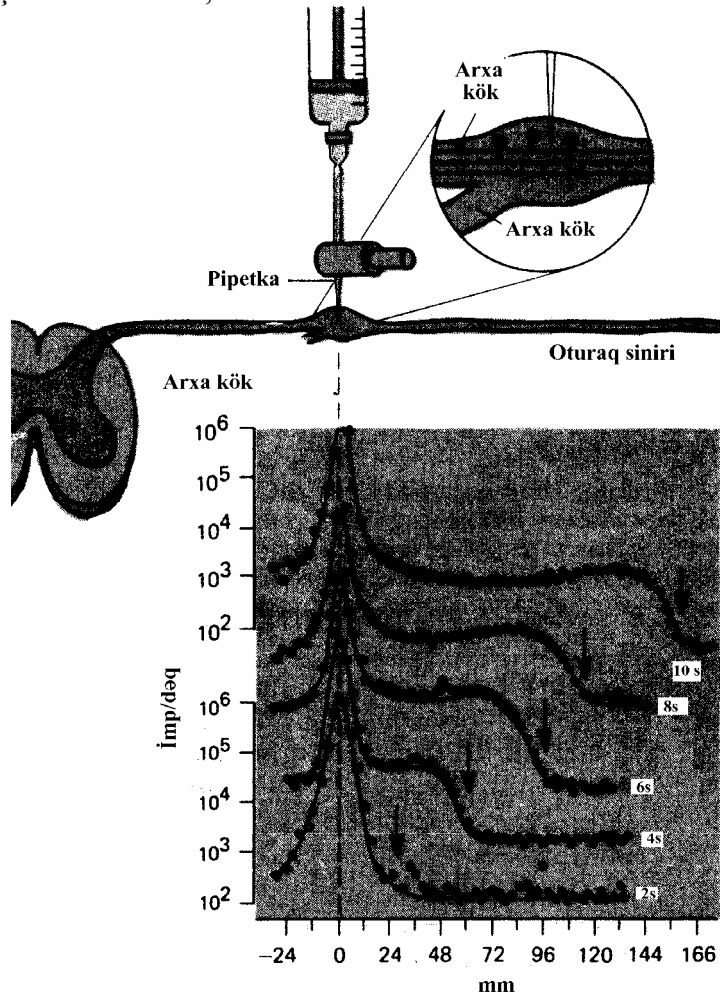
**Şəkil 3.14.** Qeyri-əzələ miozin kompleksi müəyyən orientasiyada müxtəlif polyarlıqlı aktin filamentləri ilə birləşə bilər və ATP enerjisindən istifadə etməklə onları bir-birinə nisbətən qarışdırma bilər.

**Aksonla daşınma.** Hüceyrədaxili nəqliyyat proseslərini sinir hüceyrəsinin aksonlarında daha aydın müşahidə etmək

olar. Akson nəqliyyatı burada daha ətraflı öyrənilib. Aksonun diametri bir neçə mikrondur, uzunluğu bir metr və daha çox ola bilər. Diffuziya yolu ilə zülalların nüvədən aksonun distal ucuna qədər hərəkəti illər tələb edərdi. Çoxdan məlumdur ki, aksonun hər hansı bir sahəsi konstruksiyaya məruz qalarsa, proksimal yerləşən aksonun bir hissəsi genişlənir. Bu onu göstərir ki, sanki aksonda mərkəzdənqaçan axın blokada olunub. Bu cür axın – cəld akson nəqliyyatı – şəkil 3.15-də göstərilən eksperimentdəki kimi radioaktiv markerlərin (nişanların) hərəkəti ilə nümayiş etdirilə bilər. Radioaktiv nişanla nişanlanmış leysini dorsal kökünün düyününə yeridirlər, sonra neyron cisimlərindən 166 mm aralıda 2-ci saatdan 10-cu saata qədər oturaq sinirində radioaktivliyi ölçürlər. 10 saat ərzində inyeksiya yerində radioaktivlik çox dəyişilir, ancaq radioaktivlik dalğası akson boyunca təxminən 2 saatda 34 mm və ya 410 mm  $\text{sut.}^{-1}$  sürətlə yayılır. Homoterm heyvanların bütün neyronlarında cəld akson nəqliyyatı elə bu sürətlə olur. Bununla belə, nazik mielensiz liflərlə və bir qədər yoğun aksonlarla həmçinin, motor və sensor liflər arasında hiss olunacaq dərəcədə fərq müşahidə edilmir. Radioaktiv markerin tipi də cəld akson nəqliyyatı sürətinə təsir etmir. Markerlər kimi müxtəlif radioaktiv molekullar çıxış edə bilər (neyron cisminin zülallarına daxil olan müxtəlif amin turşuları). Əgər sinirə radioaktivliyi nəql edən daşıyıcıların təbiətini bilmək üçün sinirin periferik hissələrini analiz etsək, onda bu cür daşıyıcılar əsas etibarilə zülal fraksiyasında həmçinin mediatorlar və sərbəst amin turşusu tərkibində tapılır. Bu maddələrin xassələrini və xüsusilə molekulların ölçülərini müxtəlif olmasını bilərək nəqliyyatın sabit sürətini biz yalnız bütün onlar üçün ümumi olan nəqliyyat mexanizmi ilə izah edə bilərik.

Yuxarıda izahı verilən cəld akson nəqliyyatı anteroqraddır, yəni hüceyrə cismindən istiqamətlənib. Bir sıra maddələr periferiyadan hüceyrə üzərinə retroqrad nəqliyyatın köməyiylə hərəkət edir, məsələn, asetilxolinesteraza bu istiqamətdə cəld akson

nəqliyyatından 2 dəfə az sürətlə hərəkət edir. Neyro anatomiya da çox vaxt istifadə olunan marker qatıqotu peroksidazasıdır – həmçinin o retroqrad nəqliyyat ilə yer dəyişir. Retroqrad nəqliyyat ehtimal ki, hüceyrə cismində zülal tsiklinin tənzimlənməsində vacib rol oynayır. Aksonun kəsilməsindən bir neçə gün sonra hüceyrə cismində promotoliz müşahidə olunur ki, bu



Şəkil 3.15. Pişiyin oturaq sinirinin sensor liflərində cəld akson

nəqliyyatını nümayiş etdirən təcrübə. Tritium ilə nişanlanmış leysin qanqlinin dorsal kökünə yeridilir və qanlı və sensor liflərdə 2,4,6,8 və 10 saatdan bir (yeridildikdən sonra) radioaktivlik ölçülür (şəkilin aşağı hissəsi). Absis oxu boyunca qanlıdən oturaq sinirin ölçülmə aparılan yerlərindən məsafəsi göstərilib. Ordinat oxu boyunca ancaq yuxarı və aşağı əyri üçün loqarifmik miqyasda radioaktivlik (imp./dəq.) göstərilib. Gücləndirilmiş radioaktivlik «dalğası» (oxlar)  $410 \text{ mm} \cdot \text{sut}^{-1}$  sürətilə hərəkət edir.

zülal tsiklinin pozulmasına sübutdur. Promotoliz üçün tələb olunan vaxt retroqrad nəqliyyatın aksonun kəsildiyi yerdən hüceyrə cisminə qədər davam etməsilə korrelyasiya olunur. Kəsilmə zamanı zülal sintezini tənzimləyən siqnal maddələrin periferiyadan ötürülməsini pozur. Aydınır ki, cəld akson nəqliyyatında əsas «hərəkət vasitələri» qovucuqlar və ya mitoxondrilər kimi orqanoidlərdir. Daha iri qovucuq və ya mitoxondrilərin yer dəyişməsinə mikroskop ilə *in vivo* -da müşahidə etmək olar. Bu cür hissəciklər qısa, cəld akson nəqliyyatını bir istiqamətdə həyata keçirir; dayanırlar, çox vaxt bir qədər arxaya, yana hərəkət edirlər, yenə dayanırlar, sonra sıçrayırlar:  $410 \text{ mm} \cdot \text{sut}^{-1}$  anteroqrad hərəkətin orta sürətinə təxminən  $5 \text{ mkm} \cdot \text{s}^{-1}$  müvafiq gəlir. Hər bir ayrıca hərəkətin sürəti yüksək olmalıdır. Əgər orqanoid mikroborucuq və filamentlərin ölçülərini nəzərə alsaq, onda həqiqətən də bu hərəkətlər çox sürətlidir. Cəld akson nəqliyyatı – ATP-in yüksək qatılığını tələb edir. Kolxitsin kimi zəhərlər mikroborucuqları dağıdır, həmçinin cəld akson nəqliyyatını blokada edir. Buradan belə çıxır ki, vezikul və orqanoidlər mikroborucuqlar və aktin filamentləri boyunca hərəkət edir. Bu hərəkətlər dinein və miozinin kiçik molekul aqreqatı ilə təmin olunur və bu vaxt ATP enerjisi istifadə olunur (şəkil 3.14).

Cəld akson nəqliyyatı patoloji proseslərdə də iştirak edə bilər. Bəzi neyrotrop viruslar (məsələn, herpes və polimielit virusları) periferiyada aksona daxil olur və retroqrad nəqliyyatın köməyiylə neyron cisminə hərəkət edir və orada çoxaldılır və öz toksiki təsirlərini göstərir. Tetanus toksini – dəri zədələnməsi zamanı orqanizmə düşmüş bakteriyalar

tərəfindən hazırlanan zülaldır. Sinir ucları ilə tutularaq neyron cisminə nəql olunur və orada xarakterik əzələ spazmaları əmələ gətirir.

Akson nəqliyyatının özünə toksiki təsir halları məlumdur, məsələn, akrilamidlə təsir. Bundan başqa, hesab edirlər ki, «beri-beri» avitaminozunun patogenezi və alkoqol polineyropatiası cəld akson nəqliyyatının pozulmasına gətirir.

Hüceyrədə cəld akson nəqliyyatı ilə yanaşı, ləng akson nəqliyyatı da mövcuddur. Tubulin akson boyunca təxminən 1 mm•sut.<sup>-1</sup> sürəti ilə hərəkət edir, aktin isə bir qədər yüksək sürətlə 5 mm•sut.<sup>-1</sup>-ə qədər. Sitoskeletin bu komponentləri ilə digər zülallar da miqrasiya edirlər; məsələn, fermentlər yəqin ki, aktin və tubulinlə əlaqədirlər. Ləng akson nəqliyyatının sürəti təxminən aksonun sürətinin artmasına uyğun gəlir.

Bu bölməni qurtarmaqla qeyd etməliyik ki, hüceyrələr heç bir halda, məsələn, elektron mikroskopunda görüdükləri kimi statik deyillər. Plazmatik membran, xüsusilə də orqanoidlər həmişə hərəkətdədirlər və həmişə yenidən qurulurlar; yalnız ona görə onlar funksiyalarını yerinə yetirə bilirlər. Onlar kimyəvi reaksiyaların getdiyi sadə kameralar deyildir. Onlar membran və liflərin yüksək nizamlı konqlomeratlarıdır, hansılarda ki, reaksiyalar optimal mütəşəkkilliklə təşkil olunmuş ardıcılıqla gedir.

**Hüceyrədə funksiyaların tənzimlənməsi.** Fərdi hüceyrənin funksional vahid kimi saxlanması əsasən nüvə hesabına tənzimlənir; bu cür tənzimlənmə mexanizmlərinin öyrənilməsi hüceyrə fiziologiyasının predmetidir. Bununla yanaşı hüceyrələr ətraf mühit şəraitinə müvafiq və orqanizmin digər hüceyrələrinin tələbatına uyğun öz funksiyalarını modifikasiya etməlidirlər yəni, hüceyrələr funksional tənzimlənmənin obyektidirlər. Aşağıda biz bu tənzimləyici amillərin plazmatik membrana necə təsir etməsinə və onların hüceyrədaxili orqanoidlərə necə çatmasına baxacağıq.

### 3.4. Hüceyrə membranına tənzimləyici amillərin təsiri

**Membran potensialı.** Bir çox hallarda hüceyrə funksiyalarının tənzimlənməsi membran potensialının dəyişməsi yolu ilə həyata keçirilir. Potensialın lokal dəyişməsi mümkündür. Bu vaxt – hüceyrənin qonşu sahəsində və ya digər hüceyrə ilə generasiya edən cərəyan membrandan keçir; sonra isə ionların hüceyrədaxili qatılığı dəyişir. Bundan sonra membranın ion kanalları açılır. Membran potensialının dəyişməsi membran zülallarının konformasiyasına təsir edərək kanalların açılması və ya bağlanmasını təmin edə bilər. Yuxarıda göstəriləyi kimi, bəzi membran nasoslarının funksiyası membran potensialından asılıdır. Sinir hüceyrələri membran potensialının dəyişməsinə informasiya kimi qəbul etməyə ixtisaslaşmışlar. Bunun nəticəsində bu informasiyanın təhlil edilərək ötürülməsi təmin olunmalıdır.

**Hüceyrədaxili tənzimləyici maddələr.** Hüceyrəxarici maddələrin iştirakı ilə daha vacib tənzimləyici mexanizmlər, plazmatik membranda və ya hüceyrə daxilində spesifik reseptorlarla qarşılıqlı əlaqə hesab olunur. Bu cür maddələrə sinir hüceyrələri arasında informasiyanı ötürən sinaptik mediatorlar – lokal agentlər və qanla daşınırlar orqanizmin bütün hüceyrələrinə çatdırılan maddələr, məsələn, hormonlar və antigenlər aiddir. Sinaptik mediatorlar çox da böyük olmayan molekullar olub, sinaps sahəsində sinir uclarından buraxılır; Onlar qonşu postsimpatik hüceyrənin plazmatik membranına çatdıqda elektrik siqnalları və ya digər tənzimləyici mexanizmlər fəaliyyətə başlayır.

Lokal kimyəvi agentlər çox vaxt ixtisaslaşmış hüceyrələr tərəfindən ifraz olunurlar. Onlar hüceyrəxarici boşluqda sərbəst diffuziya edirlər, ancaq onların təsiri kiçik hüceyrə qrupları tərəfindən bu maddələrin parçalanması ilə məhdudlanır, bu ya spontan, ya da ferment təsiri ilə olur. Bu cür agentlərin ifrazına

kök, tosqun hüceyrələr tərəfindən zədələnmə və ya immun reaksiya zamanı histaminin xaric olunmasını misal göstərmək olar. Histamin damarların sayə əzələ hüceyrələrində zəiflətmə yaradır, damar endotelinin keçiriciliyini artırır və sensor sinir uclarını qıcıqlandıraraq qaşınma hissinin yaranmasına səbəb olur. Digər lokal kimyəvi agentlər başqa hüceyrələr tərəfindən ifraz olunurlar. Tipik lokal agentlər *prostaqlandinlərdir*. Onlar təqribən 20 yağ turşuları törəmələrindən ibarət birləşmələrdir. Lokal təsir edən prostaqlandinlər hüceyrələr tərəfindən fasiləsiz ifraz olunur. Onlar membranın fosfolipazaları tərəfindən cəld parçalanır. Müxtəlif prostaqlandinlər geniş təsir spektrinə malikdir. Onlar sayə əzələ hüceyrələrinin yığılmasına, qan lövhəciklərinin aqreqasiyasına təsir edir, yumurtalıqda isə sarı cismin inkişafını zəiflədə bilər. Digər lokal agentlər kimi *boy amilləri* çıxış edir. Simpatik neyronlar üçün sinirlərin boy amili (SBA) daha məşhurdur. Bunlar neyronların *in vivo*-da və ya hüceyrə kulturasında inkişafı və yaşaması üçün vacibdir. Belə demək olar ki, bu sinif neyronlar üçün hədəf hüceyrələri SBA xaric edir və bununla da düzgün innervasiyanı təmin edirlər. Uyğun olaraq SBA-ə bənzər çoxlu ixtisaslaşmış boy amilləri mövcud olmalıdır.

**Hormon və antigenlər.** Qanla orqanizmin bütün hüceyrələrinə daşınırlar. Antigenlər spesifik antitellər daşıyan hüceyrənin immun cavabını yaradır. Ancaq bir qayda olaraq, antigenlər reaksiya verən orqanizmlərdə əmələ gəlməyən yad cinsli maddələr olurlar. Bəzi hormonlar, məsələn, insulin, tiroksin çox müxtəlif tiplərə aid olan hüceyrələrə təsir edir. Digərləri isə məsələn, cinsi hormonlar ancaq müəyyən tip hüceyrələrə təsir edir. Hormonlar – ya hüceyrə membranında reseptorla birləşməklə təsirləri işə salınan peptidirlər, ya da lipid membranından diffuziya edərək hüceyrədaxili reseptorlarla birləşən steroidlər və tiroksindir. Steroid hormonlar nüvələrin xromotini ilə birləşdikdən sonra, nəticədə müəyyən genlərin transkripsiyası işə salınır. Sintez olunan zülallar hüceyrə funksiyalarının

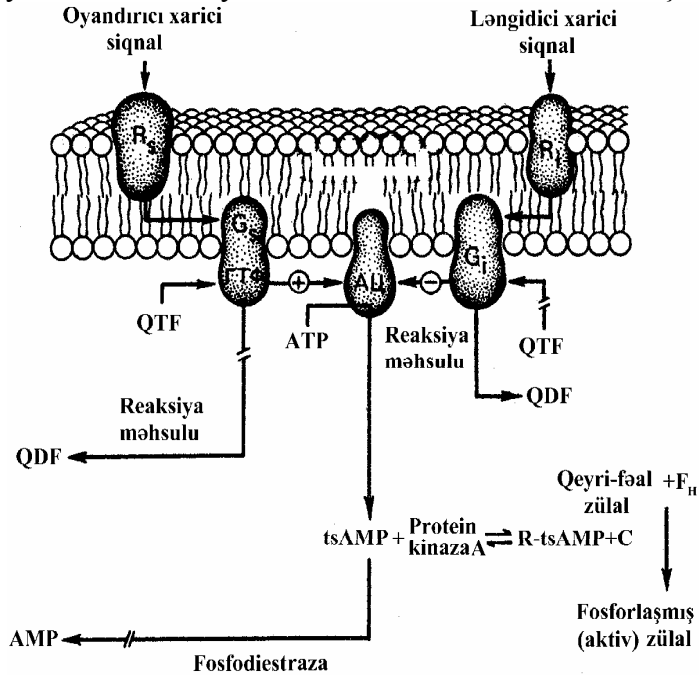
dəyişməsinə səbəb olur. Hormonların spesifik təsiri məhz bununla izah olunur.

**İkinci vasitəçilərin iştirakı ilə hüceyrədaxili əlaqə (kommunikasiya).** Yuxarıda göstərilən tənzimləyici funksiyalar hüceyrə membranına təsir edir. Hüceyrə membranı tərəfindən alınan məlumat çox vaxt orqanoidlərin reaksiyasına səbəb olmalıdır və bu onlara 2-ci vasitəçilər kimi (xarici mənbələrdən hüceyrəyə daxil olan 1-ci vasitələrdən fərqli olaraq) tanınan müxtəlif maddələrlə daşınır. Burada biz 3 yaxşı öyrənilmiş vasitəçilərə toxunacağıq:  $Ca^{2+}$ , tsAMP və inozitoltrifosfat.

**Kalsium.** Sadə, hüceyrədaxili vasitəçi  $Ca^{2+}$  ionudur. Onun hüceyrədə sərbəst qatılığı çox aşağıdır ( $10^{-8}$ - $10^{-7}$  mol·l<sup>-1</sup>-dir). O hüceyrəyə spesifik membran kanalları ilə keçə bilər (kanallar açıq vəziyyətdə olan zaman), məsələn, membran potensialı dəyişən zaman.  $Ca^{2+}$ -un qatılığının artması nəticəsində hüceyrədə vacib reaksiyalar əzələ yığılmasının əsasını təşkil edən miofibril yığılması və ya sinir uclarında mediator saxlayan vezikulların ifrazı kimi reaksiyalar işə salınır. Hər iki reaksiya  $Ca^{2+}$ -un  $10^{-5}$  mol·l<sup>-1</sup>-ə bərabər olan qatılığını tələb edir. Tənzimləyici təsir edən  $Ca^{2+}$ -un həmçinin hüceyrədaxili depolardan da (endoplazmatik retikulumdan) azad ola bilər.  $Ca^{2+}$ -un depoldan azad olması digər vasitəçilərin iştirakını tələb edir (şəkil 3.17-yə bax).

**Tsiklik adenazinmonofosfat (tsAMP).** Axır vaxtlarda sübut olunmuşdur ki, orqanizmdə əsas enerji mənbəyinin – ATP-in törəməsi olan tsAMP mühüm 2-ci törəmədir. Şəkil 3.16-də göstərilən mühüm reaksiyalar zənciri plazmatik membranın xarici səthində yerləşən  $R_s$  reseptorundan başlayır və müxtəlif hormon və mediatorlar üçün spesifik birləşmə yeri ola bilər. Spesifik «stimuləedici» molekul ilə birləşdikdən sonra  $R_s$  öz **konformasiyasını** dəyişir; bu dəyişiklik membranın daxili səthindəki  $G_s$  zülalına elə təsir edir ki, axırının hüceyrədaxili kvantizintrifosfat (QTP) ilə aktivləşməsi mümkün olsun. Aktivləşmiş  $G_s$  zülalı öz növbəsində membranın daxili

səthindəki fermenti – adenilattsiklazanı (AT) aktivləşdirir, hansı ki, ATP-dən tsAMP-in əmələ gəlməsini kataliz edir. Məhz suda həll olan tsAMP hüceyrəxarici reseptorun  $R_s$  stimulyasiya effektini hüceyrədaxili strukturlara ötürən vasitəçidir

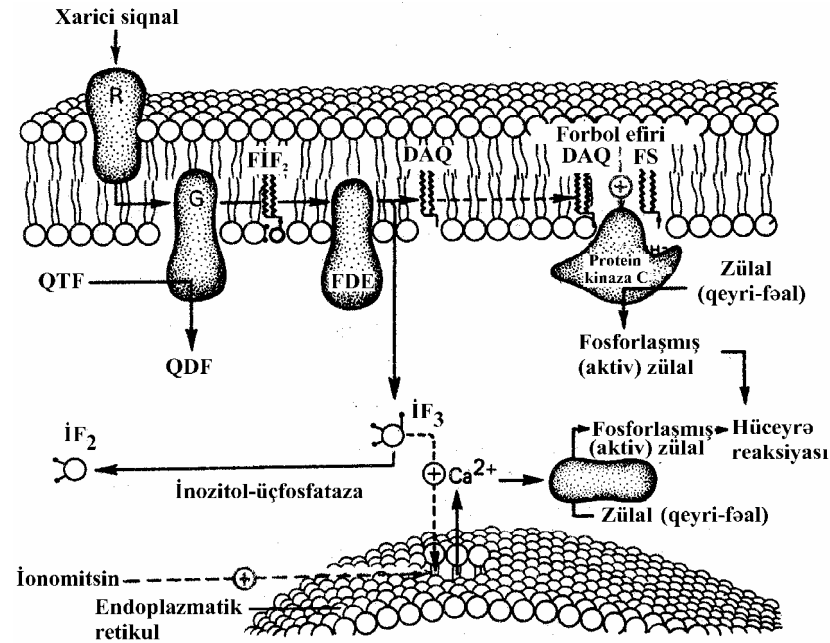


**Şəkil 3.16.** tsAMP hüceyrədaxili vasitəçinin iştirakı ilə olan reaksiyalar zənciri. Oyandırıcı və tormozlayıcı xarici faktorlar  $R_s$  və  $R_i$  membran reseptorlarını aktivləşdirir. Bu reseptorlar G-zülalın hüceyrədaxili QTP ilə birləşməsi prosesini tənzimləməklə hüceyrədaxili adenilattsiklazanı (AT) stimula və ya ingibirə edir. Gücləndirici ferment AT ATP-ni tsAMP-ə çevirir, hansı ki, sonra fosfodiesterazanın iştirakı ilə AMP-ə qədər parçalanır. Sərbəst tsAMP hüceyrəyə diffuziya edir və A-kinazanı aktivləşdirir (onun katalitik subvahidini azad etməklə), hansı ki, hüceyrədaxili fosforlaşmanı kataliz edir, yəni hüceyrəxarici stimulun son effektini formalaşdırır. Sxemdə həmçinin bəzi reaksiyaları işə salan (+) və ya ingibirə edən (-) formokoloji preparatlar və toksinlər göstərilmişdir.

$R_s$ -in iştirakı ilə stimulyator reaksiya zəncirinə paralel tormozlayıcı mediator və hormonların müvafiq  $R_i$  reseptoru ilə birləşməsi mümkündür, hansı ki, yenə də QTP-aktivləşdirici zülal  $G_i$ -nin iştirakı ilə AT-ni ingibirə edir və bu yolla tsAMP -in əmələ gəlməsini də. Hüceyrəyə diffuziya edən tsAMP adenilattkinaza (A-kinaza) ilə reaksiyaya girir; bu vaxt C subvahidi azad olur, hansı ki, P zülalının fosforlaşmasını kataliz edir. Bu fosforlaşmalar zülalları aktiv formaya gətirir və indi onlar özlərinin spesifik tənzimləyici təsirlərini göstərə bilirlər (məsələn, qlikogenin deqradasiyasını). Bu mürəkkəb tənzimləyici sistem çox effektivdir, belə ki, son nəticə çoxlu zülalların fosforlaşmasıdır, yəni tənzimləyici siqnal zənciri böyük gücləndirmə əmsalı ilə keçir.  $R_s$  və  $R_i$  reseptorları ilə birləşən və hər biri üçün spesifik olan xarici mediatorlar çox mürəkkəbdirlər. Adrenalin  $R_s$  və ya  $R_i$  ilə birləşərək lipidlə qlikogenin metabolizminin tənzimlənməsində, həmçinin ürək əzələsinin yığılmasının gücləndirilməsində və digər reaksiyalarda iştirak edir. *Tireotrop* hormon  $R_s$ -i aktivləşdirərək qalxanvarı vəzi tərəfindən tiroksinin ifraz olunmasını stimulyasiya edir, prostaqlandin I isə qan lövhəciklərinin aqreqasiyasını tormozlayır. İngibitor effektləri (o cümlədən adrenalinin)  $R_i$  vasitəsilə lipolizin yavaşmasında çıxış edirlər. Beləliklə, tsAMP sistemi – çoxfunksiyalı hüceyrədaxili tənzimləyici sistemdir, hansı ki, hüceyrəxarici və ingibitor siqnal maddələri ilə dəqiq tənzimləyə bilər.

**İnositolfosfat «İP<sub>3</sub>»** 2-ci əlaqələndirici - ionsitolfosfin hüceyrədaxili sistemi bu yaxınlarda tam öyrənilmişdir (şəkil 3.17). Bu halda ingibirləşdirici vasitə yoxdur, lakin tsAMP sistemi ilə uyğunluq var, hansı ki, R reseptorunun stimulyasiya effekti membranın daxili səthindəki QTP aktivləşdirici G-zülalına ötürülür. Növbəti mərhələdə adi membran lipid fosfatidilinozitol (PI) 2 əlavə fosfat qruplarını birləşdirərək Pİ-difosfata (PIP<sub>2</sub>) çevrilir, hansı ki, aktivləşmiş fosfodiesteraza ilə *inositoltrifosfata* (İP<sub>3</sub>) və *diasilqliserol lipidinə* (DAQ)

parçalanır.  $IP_3$  – bu suda həll olan, sitozola diffuziya edən 2-ci vasitəçidir. O, ilk növbədə  $Ca^{2+}$ -un endoplazmatik şəbəkədən azad olması yolu ilə təsir edir.  $Ca^{2+}$  öz növbəsində yuxarıda deyildiyi kimi, vasitəçi kimi təsir edir; məsələn, o,  $Ca^{2+}$ -asılı fosfokinazı fosforlaşdıran fermentləri aktivləşdirir. Lipid subvahidi DAQ-da (şəkil 3.17) plazmatik membranın lipid fazasına onun daxili səthində yerləşən C-kinazı diffuziya edərək signalı ötürür, C-kinaza kofaktor kimi çıxış edən fosfatidilserinin köməyiylə aktivləşir. Sonra C-kinaza zülalların fosforlaşmasını işə salmaqla, onları aktiv formaya keçirir.



**Şəkil 3.17.** Hüceyrədaxili vasitəçi  $IP_3$ -in iştirakı ilə reaksiya zənciri. tsAMP sistemində olduğu kimi hüceyrəxarici siqnal G-zülalına ötürülür və o, fosfodiesterazı (PDE) aktivləşdirir. Bu ferment fosfatidilinoindifosfatı ( $PIP_2$ ) plazmatik membranda  $IP_3$  və DAQ-a qədər parçalayır;  $IP_3$  sitoplazmaya diffuziya edir. Burada o, endoplazmatik retikulumdan  $Ca^{2+}$  çıxarılmasına gətirir.

Sitoplazmada  $Ca^{2+}$  qatılığının artması ( $[Ca^{2+}]_i$ ) proteinkinazı aktivləşdirir, hansı ki, fermentləri fosforlaşdırır və aktivləşdirir. Digər məhsul, DAQ membranda qalır və proteinkinaza C-i (fosfotigliserin – PS kofaktoru) aktivləşdirir. Proteinkinaza C də xarici R reseptorunun tənzimlənməsi ilə bağlı spesifik təsir göstərən fermentləri fosforlaşdırır.  $IP_3$  və DAQ-ın iştirakı ilə reaksiya zəncirinin budaqları asılı olmadan ionomesin və *forbol* efiri ilə aktivləşə bilər.

2-ci vasitəçi  $IP_3$ -ün hüceyrədaxili sistemi xarici mediator və hormonlar çoxluğu ilə, o, cümlədən asetilxolinlə, serotoninlə, *vazopressinlə* və tireotrop hormonla idarə oluna bilər; tsAMP sistemi kimi o, müxtəlif hüceyrədaxili effektlə xarakterizə olunur. Ehtimal ki, bu sistem gözün görmə reseptorunda işıqla da aktivləşir və fototransduksiyada mərkəzi rol oynayır.

Orqanizmin fərdi inkişafında  $IP_3$  reseptor sistemi ilk dəfə sperma ilə aktivləşir, bunun nəticəsidir ki,  $IP_3$  yumurta hüceyrəsinin mayalanması ilə müşayiət olunan tənzimləyici reaksiyalarda iştirak edir.

tsAMP və  $IP_3$ -DAQ sistemləri yüksək effektiv *bioloji gücləndiricilərdir*. Onlar hüceyrədaxili zülalların çoxluqlarının fosforlaşması üçün mediator ilə xarici membran reseptorları arasında reaksiya yaradır, sonra onlar hüceyrənin müxtəlif funksiyalarına təsir edirlər.

Bu cür tənzimləyici sistemlər (tsAMP və  $IP_3$ -DAQ), o cümlədən  $Ca^{2+}$  bir-birilə sıx qarşılıqlı əlaqədədirlər, bu da hüceyrə funksiyalarının incə şəkildə tənzimlənməsini həyata keçirməyə imkan verir.

## IV FƏSİL

### BİOELEKTRİK HADİSƏLƏRİ

#### 4.1. Qalvani və Dyubua-Reymon

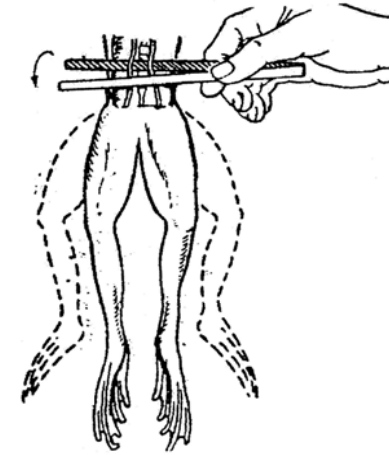
Canlı toxumalarda bioelektrik və ya «heyvani elektrik» olması insanlara çoxdan məlum olsa da, bu sahədə daha ətraflı məlumatlar əldə etmək, nevrologiyanın bir bölməsi olan neyrofiziologiya elminin hərtərəfli inkişafından sonra mümkün olmuşdur.

Neyrofiziologiyada sinir hüceyrəsində fizioloji proseslərin elektrik təbiətli olduğunu ilk dəfə kəşf edənlər İtaliya, Almaniya, Polşa və Rusiyanın universitetlərində çalışmış alimlər olmuşlar. Bu gün isə neyrofiziologiya sahəsində olan proqresər dünyanın bir çox elmi-tədqiqat laboratoriyaları ilə əlaqədardır. Lakin heyvanın sinir toxumasında «heyvani elektrik»i kəşf etmiş ilk tədqiqatçılar (Qalvani, Volt, Svammerdam və b.) bu biofiziki prosesin sinir toxumasının funksiyası ilə əlaqəsinin mexanizminin elmi izahını aydın təsəvvür etməmişlər. İlk dəfə canlı toxumaların elektrik generasiya qabiliyyəti elektrik cərəyanı hasil edən orqanlara malik balıqlar üzərində aşkar edilmişdir. Elektrofiziologiya sahəsində ilk tədqiqatlar XVIII əsrə aid edilir. Bu dövrdə elektrik cərəyanının öyrənilməsi ilə məşğul olan fiziklər elektrikin onların orqanizminə qıcıqlandırıcı təsir göstərməsilə dəfələrlə rastlaşmışlar. Bu da həkimlərin və fizioloqların diqqətini özünə cəlb etmişdir. Nəticədə XVIII əsrin ikinci yarısında elektrikin müalicəvi təsiri həddindən artıq geniş vüsət almışdır. 1731-ci ildə ingilis alimi Qrey, 1746-cı ildə fransız alimi Holle bitkidə, heyvanda və insanda elektrikin olmasını elektroskopun köməkliliklə müəyyən etmişlər. 1773-cü ildə Uels elektrik balıqlarının xüsusi təsirinin Leyden bankasının işlə uyğun gəldiyini isbat etmiş və göstərmişdir ki, bu təsir naqil vasitəsilə ötürülə bilər.

Orqanizmin toxumalarında həyat fəaliyyətinin təzahürü kimi meydana çıxan həqiqi elektrik cərəyanı ilk dəfə 1786-cı ildə İtaliyada Baloniya universitetində anatomiya, mamalıq və

ginekologiya üzrə mühazirələr oxuyan professor L.Qalvani (1737-1798) tərəfindən aparılan təcrübə ilə kəşf edilmişdir.

Onun kəşfi haqqında tarixi məlumatlar müxtəlif olsa da, həqiqət aşağıdakı kimi olmuşdur. Bir dəfə, cərrahi stolda qurbağanın arxa ətraflarından preparat hazırlanır və assisent elektrofor maşınını işlədərkən, Skalpenin hər dəfə preparatlardan birinə toxunması zamanı əzələnin titrəmə – qıcolma hərəkətləri etdiyini müşahidə etmişdir. O, atmosfer elektrik cərəyanının analoji-fizioloji təsirə malik olduğunu öyrənmək üçün qurbağanın arxa ətraflarından hazırladığı preparatı mis məftildən olan qarmağa keçirib, qarmağı da eyvanın dəmir məhəccərindən asaraq izləmişdir. Bu zaman küləyin hər dəfə preparatın pəncəsini eyvanın məhəccərənin dəmirinə toxunduranda zaman pəncənin təqəllüs etdiyini müşahidə edir və belə nəticəyə gəlir ki, təqəllüsə səbəb, preparatda elektrik cərəyanının əmələ gəlməsi və sinirdən müxtəlif təbiətli metalların iştirakı ilə əzələyə qıcıqlandırıcı təsir göstərməsidir. Bu cür təqəllüsü əzələlərə Leyden bankasının elektrik yükünü yükləməklə almaq mümkündür. O, bu təcrübəni bir ucu mis, digər ucu dəmirdən olan Qalvani qövsünün bir ucunu əzələyə, digər ucunu isə sinirə toxunduraraq apardığı təcrübədə də müşahidə etmişdir (şəkil 4.1).



Şəkil 4.1. Qalvaninin birinci təcrübəsi

Qalvani 1791-ci ildə balkon təcrübəsi və digər müşahidələrini «Əzələ hərəkəti zamanı elektrik qüvvələri haqqında traktat» əsərində təsvir etmişdir.

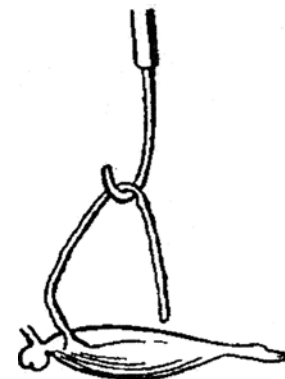
Qalvaninin təcrübəsinin həqiqiliyini italyan fiziki A.Volta (1745-1827) əvvəlcə təsdiq etsə də, 1792-1794-cü ildə apardığı təcrübələrə əsaslanaraq, onu tamamilə başqa cür izah etmişdir. O, elektrik cərəyanının bu təcrübədə fizioloji deyil, məhz fiziki mənşəyə malik olduğunu və əzələdə deyil, məhz müxtəlif metallar arasında potensiallar fərqi nəticəsi olduğunu göstərmişdir.

Qalvaninin təcrübəsində əzələnin təqəllüsünə səbəb olan elektrik Qalvani qövsünün müxtəlif uclarının nəm mühitə (əzələyə və sinirə) toxunmasından əmələ gəlir, dövrəni bağlayan naqıl rolunu isə, qövsün uclarını əlaqələndirən sinir-əzələ preparatı oynayır. Qalvani və Volta arasında maraqlı elmi mübahisə başlayır və hər iki tərəf öz fikirlərində haqlı olduqlarını təcrübələrlə isbat etməyə səy göstərirlər.

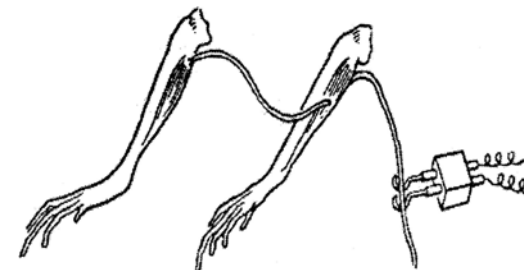
Qalvani və Aldini, Voltanın etirazının əsassız olduğunu ucları eyni metaldan olan qövsə apardıqları təcrübədə əzələnin təqəllüs etdiyini göstərdilər. Daha sonra isə Qalvaninin ikinci təcrübəsi – metalsız təcrübə adı ilə məşhur olan təcrübə ilə, yəni Qalvani qövsündən istifadə etmədən subut etdilər ki, mioqraf üçün hazırlanmış sinir-əzələ preparatının sinirini şüşə qarmaq vasitəsilə həmin preparatın əzələsinin zədələnmiş yerinə toxundurduqda həmin sinirlə üzvi əlaqəsi olan əzələ təqəllüs edir (şəkil 4.2). Elektrofiziologiya öz başlanğıcını Qalvaninin ikinci təcrübəsindən götürür. Məhz bu təcrübə «heyvani elektrikin varlığını» şübhədən çıxarır. Alman fizioloqu Dyubua-Reymon haqlı olaraq bu təcrübəni «sinir-əzələ fiziologiyasının həqiqi əsas təcrübəsi» adlandırdı.

Qalvaninin ölümündən sonra A.Volta elektrik cərəyanı və ya Qalvani elementini – generatorunu kəşf etdi, başqa sözlə ən zəif elektrik cərəyanını göstərən elektrik cihazını kəşf etdi və onu dostu Qalvaninin şərəfinə *Qalvanometr* adlandırdı.

Elektrofiziologiya sahəsində yeni tədqiqat 1838-1840-cı illərdə Matteuççinin adı ilə əlaqədar olan «ikinci tetanus» adlandırılan təcrübəsidir (şəkil 4.3). O qurbağanın aşağı ətraflarından iki sinir-əzələ preparatı hazırlayıb, ikinci preparatın sinirini birincinin əzələsi üzərinə qoymuşdur. Sonra birinci preparatın sinirinin üzərinə elektrod qoyaraq elektrik cərəyanı ilə qıcıqlandıqda, ikinci preparatın əzələsi də təqəllüs etmişdir. Matteuççinin fikrinə görə preparatlardan birincisinin təqəllüsünə səbəb texniki elektrik qıcığı, ikincisinin təqəllüsünə səbəb isə birinci preparatın təqəllüsü nəticəsində əmələ gələn fəaliyyət cərəyanının sinirlə ikinci preparatın əzələsinə nəql olunmasıdır.



Şəkil 4.2. Qalvaninin ikinci təcrübəsi.



Şəkil 4.3. Mateuççi təcrübəsi

1791-ci ildə Qalvani «Əzələ hərəkəti zamanı elektrik qüvvəsi haqqında traktat» əsərində sinir toxuması ilə elektrik cərəyanı (biocərəyan) arasında gizli əlaqə olduğunu iddia edir.

Bu sahədə ən böyük nailiyyəti, alman alimi Dyubua-Reymon etdi. O, qalvanometr induksion cihaz və qütbuləşməyən elektrodların köməyi ilə sakit və oyanma zamanı canlı toxumalarda elektrik olmasını öyrənmişdir. O, qalvanometrin və iki metal elektrodun köməkliyi ilə elektrodun birini mühiti sinirin üstünə, digərini kəsik yerə qoymaqla göstərdi ki, sinirlə impulsların nəqli zamanı hər dəfə elektrik cərəyanı qeyd olunur.

Qalvanometr cərəyanın istiqamətinin müsbət elektrik potensialından mənfi elektrik potensialına yönəldiyini göstərirdi.

«Heyvani elektrikin» mənşəyi barədə Dyubua-Reymon (1846, 1848) özünün məşhur «elektromotor molekulyar» nəzəriyyəsini ortaya atmış, onun tələbəsi Herman (1870) isə bioelektrik cərəyanının kimyəvi əsaslarına dair fikir söyləmişdir.

1875-ci ildə Riçard Keyton məşhur ingilis neyrofiziologiya məktəbinin əsasını qoydu. Riçard Keyton Dyubua-Reymonun üsulu ilə maraqlanmış və ilk dəfə beyində tətbiq etmişdir. Dovşan və meymun beyninə iki yerdən elektrod qoymaqla elektroensefologrammasını aldı. Yəni tədqiq olunan beyinlərin hər birində qalvanometrə hər dəfə elektrik cərəyanı qeyd olunmuşdur. Bu beyinin boz maddəsinin funksiyası ilə əlaqədardır.

1888-ci ildə Polşada məşhur fizioloq Sıbulskinin tələbəsi Adolf-Bek Krakov Universitetində Keytondan xəbərsiz beynin ensefologrammasını almışdır. Sıbulskiyə görə sinir proseslərin elektrik təbiətini membranın üst və alt səthlərində, kimyəvi fərqlərin olması ilə izah etdiyi mexanizmi, indiki konsepsiyanın sələfi hesab etmək olar. XIX əsrin əvvəllərində elektrikölçən cihazların tətbiqilə aparılan tədqiqatların nəticələrindən müəyyən oldu ki, sakit vəziyyətdə əzələnin üst səthi müsbət, daxili səthi isə mənfi elektrik yükü daşıyır. Əzələnin təqəllüsü zamanı isə onun səthi və daxili arasındakı potensiallar fərqi azalır. Bunu nəzərə alaraq, əzələnin sakit vəziyyətindəki potensiallar fərqi sükunət cərəyanı (sükunət potensialı), təqəllüs edən əzələdəki potensiallar fərqi isə fəaliyyət cərəyanı (fəaliyyət potensialı) adlandırdılar.

Texniki tərəqqi sayəsində daha da təkmilləşdirilmiş yüksək həssaslığa malik olan elektrik və elektron ölçmə cihazlarının və mikroelektrod texnikasının köməyi ilə sinirlərdə, neyronlarda, onun uzun və qısa çıxıntılarında sinir liflərində və sinaptik törəmələrdə biopotensialların təbiəti haqqında yeni elmi məlumatlar əldə edilmişdir.

## 4.2. Məlumatların elektrik vasitəsilə ötürülməsi

Bütün canlı hüceyrələr və toxumalar qıcığın təsir qüvvəsindən asılı olaraq nisbi sakitlik halından oyanma və ləngimə halına keçmək qabiliyyətinə malikdir.

Oyanma mürəkkəb bioloji proses olub, fizioloji, biokimyəvi və biofiziki hadisələrə təzahür edir. Oyanan toxumalar qıcıqlandırıcının daxili və xarici mühit amillərinin təsirindən fizioloji sükunət vəziyyətindən oyanma vəziyyətinə, yəni fəal vəziyyətə keçərək özünəməxsus spesifik funksiya icra edir. Belə ki, əzələ təqəllüs edir, neyron-impulslar yaradır, vəzi hüceyrəsi şirə ifraz edir. Qıcıqlandırıcının təsirindən ən çox sinir, əzələ və vəzi toxuması hüceyrələri cavab reaksiyası vermək qabiliyyətinə malik olduqları üçün bunlara «oyanan toxumalar» da deyilir. Birləşdirici toxumanın oyanıcılıq funksiyası hələ tam öyrənilməmişdir.

Sinir və əzələlərdə oyanmanın ötürülməsi toxumanın oyanma və sükunət sahəsində əmələ gələn məhəlli elektrik cərəyanları vasitəsilə yerinə yetirilir.

Orqanizmdə məlumatların nisbətən uzaq məsafəyə ötürülməsinin iki sistemi mövcuddur – hormonal və sinir. Hormonların sintezi, qana daxil olması, paylanması və təsiri haqqında ətraflı məlumat daxili sekresiya vəziləri bəhsində verilmişdir (VII fəsil). Sinir hüceyrəsinin funksiyası bir çox digər formalarda – temperatur, maddələr mübadiləsi, morfoloji dəyişkənlik, digər toxumalarda oyanma və ləngimə və s. olsa da sinir hüceyrəsinin elektrik xassəsi sinir sistemində məlumatların nəql olunması və işlənməsi haqqında daha ətraflı məlumat verir.

Oyanma və ləngimə daima qarşılıqlı əlaqədə olmaqla bir-birinə əks proses göstərir. Ləngimə zamanı, oyanmanın əksinə olaraq, mövcud olan funksional fəallıq azalır, sinir hüceyrələrində və hüceyrə çıxıntılarında fəal yayıla bilmir.

Sinir sistemi siqnalların ötürülməsinin çox yüksək sürətli və böyük fərdiliyi ilə xarakterizə olunur. Sinir hüceyrəsi üçün xarakter əlamət, membran potensialının dəyişməsi vasitəsilə

fəaliyyət göstərməsi hesab edilir. Ona görə də biz hüceyrə potensialına nəzər yetirək.

### 4.3. Sükunət potensialı

1896-cı ildə Kiyev alimi Y.Y.Çaqovets bioloji elektrogenin təbiətini izah etmək üçün Arreniusun elektrolitik dissosiasiya nəzəriyyəsinə (1887) əsaslanaraq bioelektrik potensialların ion təbiəti haqqında fikir irəli sürmüşdür. Alman fizioloqu Y.Bernşteyn ion-membran nəzəriyyəsini (1902) irəli sürmüş, bundan xeyli sonra isə Xoskin və A.Xakslı bu nəzəriyyənin modifikasiyasını vermiş (1952) və eksperimental yolla əsaslandırılmış, bioelektrik cərəyanın əmələ gəlməsində membran və sitoplazmada kalium, natrium və xlor ionlarının qeyri-bərabər şəkildə paylanmasını aydınlaşdıraraq fəaliyyət potensialı haqqında müasir fikrə gəlmişdir.

Tədqiqatlar göstərmişdir ki, sükunətdə olan hüceyrə membranının xarici səthi daxili səthinə görə elektromüsbət, daxili səthi xarici səthinə görə elektromənfi yüklənmişdir. Bunun səbəbi əsas elektrogen ionları olan natrium ( $\text{Na}^+$ ), kalium ( $\text{K}^+$ ) və xlor ( $\text{Cl}^-$ ) ionlarının hüceyrə membranının hər iki tərəfində qeyri-bərabər şəkildə yerləşməsi və xarici, yaxud səthi membranının həmin ionlardan ötrü müxtəlif keçiriciliyə təchiz olunmasıdır. Sükunətdə olan hüceyrənin daxili mühitində  $\text{K}^+$  ionları onu əhatə edən xarici mühitdəkinə nisbətən həmişə çox olur. Sınır və ya əzələ hüceyrəsi üçün bu fərq təqribən  $155 \text{ mkmol/l} : 4 \text{ mkmol/l}$  nisbəti kimidir,  $\text{K}^+$  ionları hüceyrənin daxili mühitində xarici mühitdə olduğundan 30-50 (bəzi müəlliflərə görə 20-100) dəfə çoxdur.  $\text{Na}^+$  ionları isə əksinə, hüceyrənin xarici mühitində daxili mühitdəkinə nisbətən çoxdur, bu fərq təqribən  $145 \text{ mkmol/l} : 12 \text{ mkmol/l}$  nisbəti kimidir,  $\text{Na}^+$  ionları hüceyrə daxilində onun xaricindəkindən 10-12 dəfə azdır. Hüceyrədaxili və hüceyrətrafi sahələri arasında  $\text{Cl}^-$  ionlarının paylanması  $\text{K}^+$  ionlarının paylanmasının əksinədir. Xlor ionlarının hüceyrədaxili qatılığı hüceyrətrafi qatılığından 20-100 dəfə aşağıdır. Bütün bu ionların

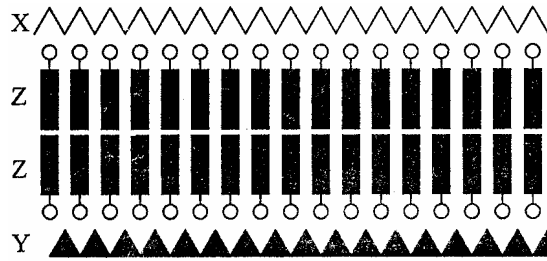
hüceyrə ətrafında və onun daxili möhtəviyyatında belə qeyri-bərabər paylanmasının səbəbi hüceyrənin plazmatik membranının onlara qarşı müxtəlif keçiriciliyə malik olmasıdır. Plazmalemma  $\text{K}^+$  ionlarını asanlıqla,  $\text{Na}^+$  ionlarını isə çətinliklə keçirir. Qatılıq fərqinə görə  $\text{K}^+$  ionları hüceyrədaxili mühitindən hüceyrə ətrafi mühitinə diffuziya edir, nəticədə isə membranın xarici səthində müsbət ionların miqdarı artdığından, o elektromüsbət yüklə yüklənir, Membranın daxili səthi burada müsbət ionların miqdarı azaldığından, həm də mənfi  $\text{Cl}^-$  ionları buraya sərbəst keçə bildiyindən mənfi yüklə yüklənir. Alınan membran potensialları fərqi yuxarıda qeyd edildiyi kimi hüceyrədaxili cərəyanı ölçmə zamanı – 70 mB-a bərabər olur. Deməli, membran potensialı (sükunət, hüceyrə potensialı) əsasən  $\text{K}^+$  ionlarının hüceyrədən xarici mühitə diffuziyasının artması və bu mühitdə müsbət ionların qatılığının yüksəlməsi nəticəsində yaranır.

#### Cədvəl 4.1

**Kalmarın nəhəng aksonunda (Hoçkinə görə, 1951) ionlar miqdarı (mmol/kq hesabı ilə)**

İonlar	Hüceyrənin daxilində	Hüceyrənin xaricində
$\text{K}^+$	410	10
$\text{Na}^+$	49	460
$\text{Cl}^-$	40	540

Elektrofizioloji tədqiqatlar sayəsində müəyyən edildi ki, hüceyrəni xaricdən əhatə edən plazmatik membran (plazmalemma) qalınlığı 6-12 nanometrə ( $60-120 \text{ \AA}$ -ə) çatan çox nazik membranın kimyəvi tərkibi, əsasən zülallar, lipoidlər və az miqdarda mürəkkəb şəkərlərdən ibarətdir. Hüceyrə membranı üç təbəqədən xaricdə mukopolisaxarid (mürəkkəb şəkər) molekulları, ortada ikiqat düzülmiş fosfolipid molekulları, daxilində isə zülal molekulları təbəqəsindən ibarətdir (şəkil 4.4).



Şəkil 4.4. Hüceyrə membranının molekulyar sxemi: X – mukopolisaxarid təbəqəsi; Z – fosfolipid təbəqəsi; Y – zülal təbəqəsi.

Belə güman edilir ki, sinir hüceyrəsi membranında dissosiasiyaya uğramış fosfat və karboksil qrupları hüceyrənin daxilinə kationlar axınıni asanlaşdırən, anionlar axınıni isə çətinləşdirən səbəblərdən biridir.

Müxtəlif ionlar üçün membranın keçiriciliyi eyni deyildir: o toxumanın müxtəlif funksional vəziyyətlərində dəyişir.

Əgər sakit halda membranın bu ionlara qarşı keçiriciliyi yüksəkdirsə, onda sükunət potensialı HERNST formulasına görə kalium potensialına  $E_k$  bərabər olacaqdır:

$$E_k = \frac{RT}{F} \cdot \ln \frac{K_0}{K_1},$$

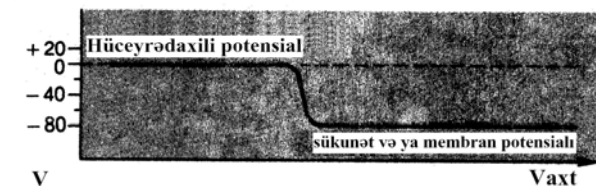
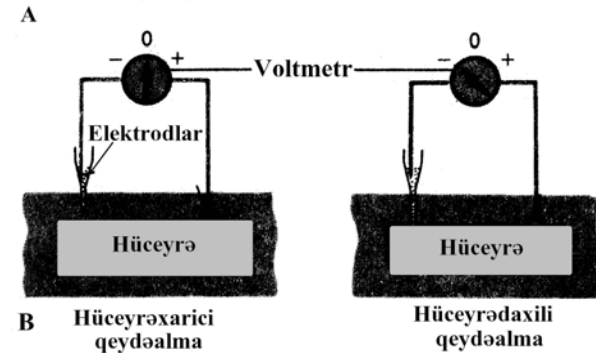
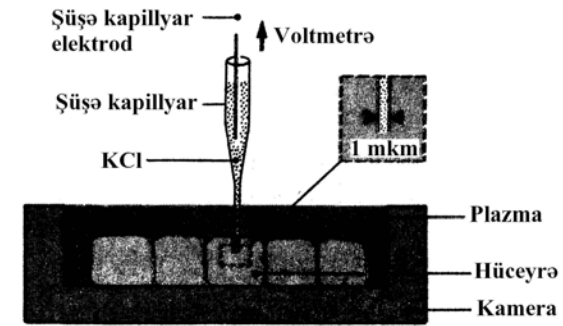
burada: R – sabit qaz, F – Faradey rəqəmi, T – mütləq temperatur,  $K_0$ -ətraf mühitdə sərbəst kalium ionlarının miqdarı,  $K_1$  – onların sitoplazmadakı miqdarı.

$$\frac{K_0}{K_1} = \frac{1}{50} \text{ olduğu zaman } E_k = 97,5 \text{ mv.}$$

Hüceyrənin nisbi sakit vəziyyətində onun membranından  $Na^+$  ionlarının daxilə keçməsi zəif,  $K^+$  ionlarının isə sitoplazmadan hüceyrəxarici mühitə axını qüvvəli olur. Məhz  $K^+$  və  $Na^+$  ionları miqdarının hüceyrə daxilində və xaricindəki münasibəti sükunət potensialını yaradan səbəb hesab edilir.

Sükunət vəziyyətində membranın xarici səthi müsbət, daxili isə mənfi yüklənir.

Orqanizmin bütün digər hüceyrələrində olduğu kimi neyronun hüceyrə membranının hər iki tərəfində potensiallar fərqi mövcuddur (şəkil 4.5). Potensialın ötürücüsü elektrik cərəyanını nəql edən mikroelektrod hesab olunur. O, içərisi 3 m HCl məhlulu ilə doldurulmuş, diametri  $<1$  Mkm olan nazik incə ucu  $0,1$  Mkm olan kapilyar şüşə pipetkadan ibarətdir.



Şəkil 4.5. Membran potensialının hüceyrədaxili qeydə alınması. A: Hüceyrə qanın plazması (və ya fizioloji məhlulu) ilə doldurulmuş kamerasına yerləşdirilir. B. Solda: Hər iki elektrod, aparıcı və indifferent, hüceyrə daxilində olmadıqda. Voltmetr hər iki elektrod arasında potensial fərqi qeydə alır. Sağda: aparıcı elektrod hüceyrə daxilində olduqda. Voltmetr hüceyrə daxilindəki potensialı qeydə alır.

ceyrəyə daxil edilmiş, indifferent elektrod isə hüceyrədən xaricdə yerləşdirilib. Bu zaman voltmetr, sakitlik vəziyyətinin səviyyəsini göstərir. V. Elektrodu hüceyrəyə daxil edənə qədər və daxil etdikdən sonra potensial.

Mikroelektrodu hər hansı toxumanın (məsələn, beynin, əzələnin) üzərinə qoyduqdan sonra mikromanipulyatorun köməyi ilə hüceyrəyə yeridilir. O, gücləndirici vasitəsilə «ossiloqrafa» cərəyan ölçən cihaza birləşdirilir. Mikroelektrodun ucu hüceyrə membranına toxunan kimi ossiloqrafın göstəricisi aşağı düşür.

Hüceyrə xarici mühitdə referent elektrod vəzifəsini xlorlanmış gümüş lövhəcik yerinə yetirir. Şüşə mikroelektrod sinir hüceyrəsinin xarici səthinə, metal elektrodu isə onu əhatə edən toxuma mayesinə daxil edilir. Başlanğıc vəziyyətdə hər iki elektrod hüceyrə xarici mühitdə olur (şəkil 4.5,B, solda) və onlar arasında potensiallar fərqi olmur. Şəkil 4.5,B «hüceyrə xarici potensial» sıfır qiymətinə uyğun gəlir. Əgər qeydedici elektrodu membrandan hüceyrəyə daxil etsək (şəkil 4.5,B), onda voltmetr (təqribən 80-100 mV) potensialı olan sıçrayışlı yerdəyişməsinə göstərir. Potensialın bu yerdəyişməsinə membran potensialı deyilir. Əgər hər hansı bir xarici təsir vasitəsilə hüceyrə fəallıqlandırılmazsa sinir və əzələ hüceyrəsinin membran potensialı uzun müddət dəyişilməz qalır. Belə sakit vəziyyətdə hüceyrədə olan membran potensialına sükunət potensialı deyilir.

Sinir və əzələ hüceyrəsində membran potensialı həmişə mənfi olur; hər bir tip hüceyrə üçün özünün sükunət potensialın qiymətinin daimi olması səciyyəvidir. İstiqanlı heyvanlar üçün bu potensial 50-dən-100 mV-a qədər olur. Səy əzələlər müstəsna olmaqla, hansı ki, sükunət potensialı (-30 mV) aşağı olur. Bu potensial eninəzolaqlı əzələ liflərində 60-90 mV, sinirdə 60-80 mV, birləşdirici toxuma hüceyrələrində 30-50 mV-a, epitel hüceyrələrində 15-30 mV bərabərdir.

Deməli, normal sinir və əzələ hüceyrələri öz yüksək elektrogeniz xüsusiyyəti ilə digər toxumaların hüceyrələrindən fərqlənir. Buradan belə nəticəyə gəlmək olar ki, sükunətdə olan hüceyrə

membranının xarici səthi müsbət, daxili səthi isə mənfi elektrik yükü ilə yüklənmişdir.

**Diffuziya potensialı.** Sükunət potensialı membranın kanalında passiv yerini dəyişərək, özündə ionların diffuziya potensialını əks etdirir.

Sükunət vəziyyətində membranın əksər acıq kanalları  $K^{\pm}$  kanalları hesab edilir, deməli, sükunət potensialı birinci növbədə  $K^+$  qatılığının transmembran qradienti ilə təyin edilir. Canlı hüceyrədə sakit vəziyyətində potensiallar fərqi sükunət potensialı və ya membran potensialı adlanır. Hüceyrənin daxili və xarici səthində  $K^+$  ionlarının miqdarı bərabərləşdikcə potensiallar fərqi azalır, sükunət potensialı zəifləyir,  $Na^+$  ionlarının hüceyrədaxilinə axını bu zəifləməni daha da tezləşdirir.

### **$K^+$ -un hüceyrəxarici qatılığının dəyişilməsi**

Qanın plazmasında  $K^+$ -nın qatılığı adətən öz normal səviyyəsinə – 4 mM yaxın qiymətini saxlayır. Lakin bir çox sinir hüceyrələrində ionların plazma ilə mübadiləsi tez baş vermir və onlar üçün  $[K^+]$  normal səviyyədən kəskin fərqlənə bilər.

Şəkil 4.6-də MSS neyronunun yaxın kapillyardan *qliya* hüceyrəsi vasitəsilə ayrılmış təsviri sxematik olaraq verilmişdir. Burada hüceyrəxarici məsafə təxminən 15 nm eninə dar şırımlar şəklində mövcuddur. Periferik aksonlar analoji olaraq *şvan* hüceyrələri ilə sıx əhatə olunmuşlar.

İntensiv elektrik aktivliyi zamanı  $Na^+$  ionlar hüceyrəyə daxil olur,  $K^+$  ionları isə ondan xaric olurlar. Bu zaman  $Na^+$ -un yüksək hüceyrəxarici qatılığı nəzərə çarpacaq dərəcədə dəyişmişdir, lakin  $K^+$ -un qatılığı əhəmiyyətli dərəcədə arta bilər. Sinir hüceyrələrinin yüksək fəallığı zamanı  $K^+$ -un hüceyrəxarici qatılığı normal səviyyə olan 3-4 mM-dan 10 mM-a qədər yüksələ bilər.

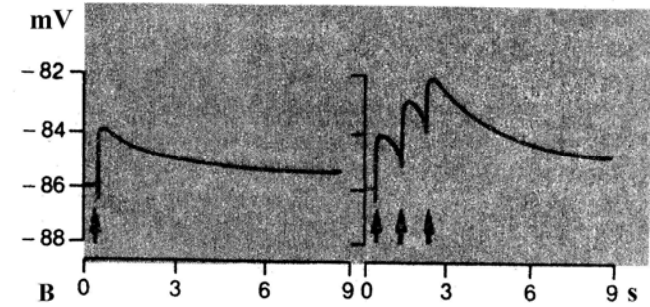
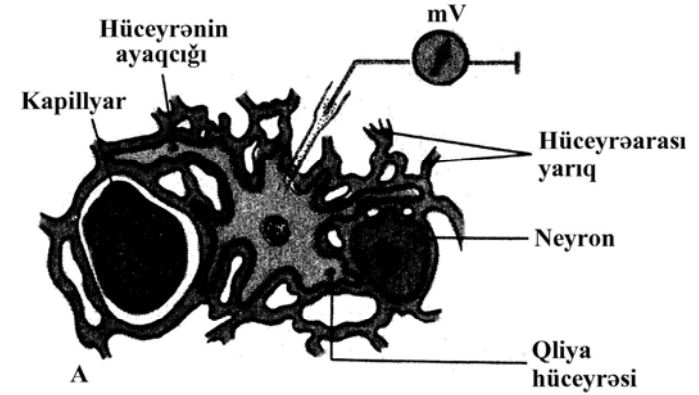
MSS neyronlarının fəallığı zamanı daha bir ionun –  $Ca^{2+}$  hüceyrəxarici qatılığı dəyişə bilər.  $Ca^{2+}$ -nın qatılığını da  $K^+$ -nın qatılığı kimi selektiv ionmübadilə maddəsilə doldurulmuş mikroelektrodların köməyi ilə ölçmək olar.

Sinaptik sonluqların fəallaşması zamanı  $Ca^{2+}$  onlara daxil olur; uyğun olaraq yüksək tezlikli oyanma zamanı  $Ca^{2+}$ -nin hüceyrəxarici qatılığının azalması müşahidə olunur.  $Ca^{2+}$ -nin aşağı qatılığı zamanı neyronların oynama qabiliyyəti yüksəlir ki, bu da onlarda patoloji dəyişikliyin baş verməsinə gətirib çıxarır.

**Qliyanın hüceyrələrarası mühitin tərkibinə təsiri.** Qliya hüceyrələrinin ionların hüceyrələrarası qatılığına təsiri Nernst tənliyi üzrə hesablanmış  $K^+$  - elektrodu üçün əyriyə əzələ hüceyrəsində alınmış qiymətdən daha çox uyğun gəlir. Beləliklə,  $K^+$  - qliya hüceyrələrinin membranında keçiriciliyinin üstünlüyü daha yaxşı təzahür edir. Buna müvafiq olaraq qliya hüceyrələri depolyarlaşır, bu zaman qonşu neyronların fəallığı  $K^+$ -un hüceyrəxarici qatılığının yüksəlməsinə səbəb olur.  $K^+$  ionlarının qatılığının sonrakı enməsi qliya hüceyrəsinin depolyarlaşmasını daimi vaxta görə bir necə saniyə zəiflənməsi ilə müşayiət olunur.

Şəkil 4.6-da qliya hüceyrələrində membran potensialının nəticələri (A) və membran potensialının  $K^+$  hüceyrədən xaric qatılığından asılılığı (B) verilmişdir.

Sinir hüceyrələrindən fərqli olaraq qliya hüceyrələri oynamırlar (qıcıqlanmırlar). Onlar potensialdan  $Na^+$  və  $Ca^{2+}$ -kanalına malikdirlər. Lakin kanalların sıxlığı fəaliyyət potensiallarının generasiyası üçün kifayət etmir. Bəzi qliya hüceyrələrində də ion kanalı vardır. Onların fəallığına sinaptik mediatorlarla nəzarət olunur. Lakin bu kanalların funksiyası aydın deyil. Kapilyar damarla sinir hüceyrələri arasında qliya hüceyrələri yerləşmədiyinə görə onların funksiyası neyronları qidalandırıcı maddələrlə təchiz etməkdən ibarətdir. Lakin görünür neyronları qidalandırıcı maddələrin qliyadan keçərək nəql olunmasına ehtiyacı yoxdur, bu maddələrin hüceyrələrarası fazadan diffuziyası tamamilə kifayət edir. Neyronların əksəriyyəti ona yaxın kapilyardan 50 mkm-dən kiçik məsafədə yerləşirlər. Lakin qanın plazmasında olan bir çox maddələr hüceyrələrarası fəzaya və neyronlar onların hemato-ensefaloji baryer tərəfindən saxlanması səbəbindən keçə bilmirlər.



**Şəkil 4.6.** Qliya hüceyrələrinin xüsusiyyətləri **A:** Elektron mikroskopunun məlumatına uyğun neyronların, qliya və kapilyarın bir-birinə nisbətən yerləşmə sxemi. Neyron və kapilyarlar arasında yerləşən astositə membran potensialını qeyd etmək üçün mikroelektrod yerləşdirilmişdir. Bütün hüceyrələr eni təxminən 15 nm olan hüceyrələrarası məsafə ilə ayrılmışdır. **B.** Qliya hüceyrələrinin membran potensialının kaliumun  $[K^+]_0$  hüceyrəxarici qatılığından asılılığı. Sükunət potensialının (SP) orta səviyyəsi  $-89$  mV təşkil edir.

Görünür qliya hüceyrəsi özünü neyronları təchizat mənbəyi kimi deyil, daha çox müdafiə vasitəsi və mexaniki dayaq kimi aparır.

## Na/K – nasosu

Məlumdur ki, sükunət potensialı əhəmiyyətli dərəcədə  $K^+$ -un passiv diffuziyası ilə şərtlənir ki, bu da onun əsasını təşkil edən ionların qatılığının transmembran qradientinin özünün müstəqil saxlanıla bilmədiyini aydınlaşdırır.

Qatılıq qradientinin formalaşması yükün ümumi yerdəyişməsinə əhatə edir, başqa sözlə, nasosun fəallığı elektrogendir və membran potensialını 5-10 mV daha mənfi edir. Beləliklə, əgər nasosun fəallığı artıb-azalarsa, onda sükunət potensialı bir neçə millivolt dəyişir. Nasosun fəaliyyətinin zəhərlə blokadası və ya membran potensialının enerji çatışmamazlığı səbəbindən elektrojen komponentinin yox olması zamanı hüceyrə  $Na^+$  tədricən – udur və  $K^+$ -itirir, bu isə sükunət potensialının daha çox müsbət qiymət istiqamətində yerini dəyişməsinə səbəb olur. Beləliklə, membranda ionların ikitərəfli hərəkətini həyata keçirən iki əsas mexanizm vardır: 1) membran məsamələri sistemi və ya passiv diffuziya mexanizmi, 2) membran «nasosları» sistemi və ya enzimatik (ferment) fəal nəqliyyat mexanizmi. Birinci mexanizm enerji tələb etmir və ionların membranın hər iki tərəfinə qatılıq fərqinə görə passiv diffuziyasına əsaslanır. İkinci mexanizm öz fəaliyyəti üçün enerji mənbəyi kimi ATF-dən istifadə edir. ATF-ə nasos sistemləri ionları qatılığı az olan mühitdən qatılığı çox olan mühitə, yəni qatılıq qradientinin əksinə olaraq daşınması funksiyasını yerinə yetirir.

### 4.4. Fəaliyyət potensialı

Orqanizmdə sinir hüceyrələrinin funksiyası məlumat almaqdan, onun sinir sisteminin digər bölmələrinə ötürməkdən, müxtəlif mənbələrin məlumatlarının müqayisə edilməsi və nəhayət, digər hüceyrələrin fəaliyyətinin tənzimlənməsini təmin etməkdən ibarətdir.

Sinirlər vasitəsilə daxil olan siqnallar əzələ hüceyrələrinin təqəllüsünə səbəb olur. Bu iki tip hüceyrə «fəal» olan zaman (hər

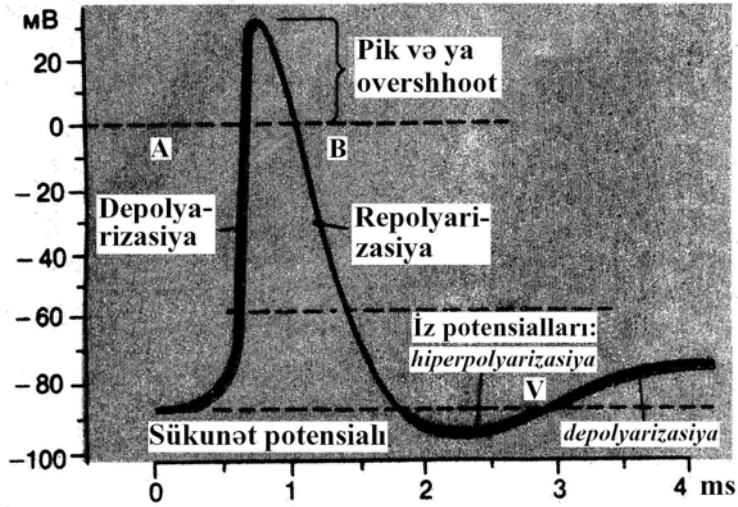
biri öz-özlüyündə) membran potensialının fəaliyyət potensialının müsbət istiqamətində tez yerdəyişməsi baş verir.

Deməli, sakit vəziyyətdə olan hüceyrəni qıcıqlandırdıqda hüceyrə daxilə  $Na^+$  ionlarının, xaricinə isə  $K^+$  ionlarının yerdəyişməsi artır. Nəticədə hüceyrənin daxili səthi müsbət, xarici isə mənfi ionlarla yüklənir və membran potensialı artır. Buna *fəaliyyət* potensialı deyilir. Oyanan sahədə əmələ gələn fəaliyyət potensialı qonşu sinir və əzələ liflərinin sükunət sahələrinin qıcıqlandırıcıları olurlar.

Beləliklə, fəaliyyət potensialı sinir hüceyrələrində oyanmanın nəqlini təmin edir və əzələ təqəllüsü proseslərini və vəzi toxumalarının sekresiyasını həyata keçirir. Nəticə etibarilə fəaliyyət və ya təsir potensialının əsasında membranda artan ion keçiriciliyi dəyişiklikləri durur.

### Fəaliyyət potensialının zaman asılılığı

Fəaliyyət potensialını hüceyrədaxili və hüceyrəxarici mikroelektrodların köməyi ilə sinir və əzələ hüceyrələrində qeydə almaq olar (bax: şəkil 4.5). Bütün bu hallarda sükunət potensialı mənfi qiymətdən müsbət pikə qədər kəskin artır və təxminən +30 mV təşkil edir. Sonra potensial müxtəlif sürətlərlə sükunət səviyyəsinə qayıdır. Deməli, fəaliyyət potensialının əyrisində pik (spike) və iz potensialı fazaları qeyd edilir (şəkil 4.7) (*pik* – ingilis fizioloqlarının termini ilə *spike*, almanca isə *overshoot* adlanır). Pik fazasında qalxan-qütblərin yerdəyişməsi (depolyarizasiya) və qütblərin bərpasına (repolyarizasiyasına) uyğun gələn enən qollar ayırılmalıdır; fəaliyyət potensialının müddəti sinirlərdə 1 ms-yə qədər, skelet əzələsində 10 ms və ürəyin miokard əzələsində isə 200 ms-dən çox olur.



Şəkil 4.7. Neyronda fəaliyyət potensialının qeydi: A. depolyarizasiya fazası; B. repolyarizasiya fazası; V. iz potensialı, qıcıqlanma anı oxla göstərilmişdir.

Şəkil 4.7-də göstərilirdiyi kimi fəaliyyət potensialı üçün bir neçə faza xarakterikdir. O, potensialın müsbət istiqamətə – yüksəliş fazasına çox tez yerdəyişməsilə başlayır ki, bu da cəmi 0,2-0,5 ms davam edir.

Yüksəliş fazası zamanı hüceyrə membranı öz normal yükünü (polyarizasiyasını) itirir; Ona görə də yüksəliş fazasını həmçinin depolyarlaşma fazası adlandırırlar. Adətən depolyarlaşma əyrisi sıfır xəttindən kənar keçir və membran potensialı müsbət olur. Fəaliyyət potensialının bu müsbət fazası overshoot «uçuş» adlanır.

«Overshoot»-dan sonrakı faza müddətində membranın sükunətinin başlanğıc potensialı bərpa olunur və bu repolyarizasiya adlanır. Yəni  $\text{Na}^+$  ionlarının hüceyrə daxilinə keçməsi yenidən zəifləyir, əksinə  $\text{K}^+$  ionlarının hüceyrə xaricinə çıxması sürətlənir. Membranın  $\text{Na}^+$  keçiriciliyinin azalmasına səbəb olan prosesi A.Xoçkin inaktivləşmə adlandırmışdır.

**İz potensialı.** Fəaliyyət potensialının bəzi növləri üçün

repolyarizasiya fazasının sonuncu hissəsi ləngidici olur. Şəkil 4.7-də neyronda fəaliyyət potensialını buna yaxşı nümunə olaraq göstərmək olar.

Fəaliyyət potensialının başlanmasından təxminən 1 ms sonra repolyarizasiya əyrisinin nəzərə çarpacaq dərəcədə əyilməsi müşahidə olunur. Onun ardınca potensialın asta dəyişməsi depolyarlaşmış iz potensialı adlanır. Digər toxumalarda, məsələn, onurğa beyninin neyronlarında depolyarizasiya əyrisi sükunət potensialının səviyyəsini çox tez keçir. Beləliklə, müəyyən bir vaxtda potensial sükunət potensialına nisbətən daha çox mənfiyə malik olur. Bu hadisə hiperpolyarizasiyalı iz potensialı adını almışdır (şəkil 4.7).

Deməli, repolyarizasiyanın bilavasitə davamı kimi iz potensialı qeyd olunur. İz potensialı öz növbəsində iz depolyarizasiyası və iz hiperpolyarizasiyası olmaqla mənfi və ya müsbət dalğa kimi yazılır.

Əgər iz potensialı müsbətdirsə,  $\text{Na}^+$  ionlarının hüceyrə daxilinə axımının repolyarizasiyadan sonra hələ bir qədər davam etməsini göstərir. Əksinə, iz potensialı mənfidirsə, repolyarizasiyanın nisbətən ləngiməsi,  $\text{K}^+$  ionlarının səthə axını bir qədər zəifləməsidir.

Fəaliyyət potensialının davam etmə müddəti yuxarıda göstərilirdiyi kimi cəmi bir necə milli saniyədir, sonra isə o sönərək sükunət potensialı ilə əvəz olunur. Bu ilk növbədə, hüceyrənin içərisinə daxil olan  $\text{Na}^+$  ionlarının çoxu ATF-ə nasos mexanizmləri vasitəsilə ani olaraq hüceyrədən çıxarılması ilə əlaqədardır. Natrium ionlarının hüceyrədən xaric edilməsi hələ onların hüceyrəyə daxil olması tam başa çatmamış, hüceyrətrafi mühitində bu ionların qatılığının hələ yüksək olduğu halda başlayır. Buna görə də sinir hüceyrəsində təsir potensialları yaranan və yayılan zaman natrium nasos mexanizmlərinin ( $\text{Na-ATF}$  – azalar) fəaliyyəti üçün çoxlu miqdarda metabolik ATF tələb olunur. Adətən  $\text{Na}^+$  nasosu hüceyrətrafi mühitdən hüceyrədaxili mühitə  $\text{K}^+$  ionlarının fəaliyyətini təmin edən  $\text{K}^+$ -nasosu ( $\text{K}^+$ -ATF-ə) ilə birgə (qoşa) işləyir. Bu cür qoşalaşmış

fəal nəqliyyat mexanizmi  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$  nasos sistem ( $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -ATF-aza) adlanır. Onun fəaliyyəti daha az enerji tələb edir.

Tədqiqatlar göstərmişdir ki, hüceyrənin sakit və oyanan vəziyyətlərində, ionlar axını «natrium-kalium nasosundan» ibarət mexanizm təmin edir. Bu nasosun fəal işi sayəsində  $\text{Na}^+$  ionları sitoplazmadan hüceyrəxarici mühitə qovulur,  $\text{K}^+$  ionları isə sitoplazmaya sorula bilər.

Hüceyrənin fəaliyyəti onun oyanması kimi xarakterizə edilir. Deməli, oyanma hüceyrənin, toxumanın, orqanizmin ilk qıcığın (və ya qıcıqların) təsirindən sükunət vəziyyətindən oyanıqlı vəziyyətə keçməsi prosesidir. Yəni hüceyrəyə hər hansı (kimyəvi, fiziki) qıcıqla təsir etdikdən sonra, o sükunət halından sitoplazmada  $\text{Na}$  ionlarının miqdarının artması,  $\text{K}^+$  ionlarının isə azalması nəticəsində fəaliyyət halına keçir. Bu zaman ATF enerjisi hesabına hüceyrədaxili və hüceyrəxarici mühitdə ionların miqdarı ( $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ) sükunət potensialındakı səviyyəsinə qayıdır. Bu vəziyyət  $3\text{Na}^+$  ionunun hüceyrədən çıxması,  $2\text{K}^+$  ionunun hüceyrəyə daxil olması zamanı mümkün olur. Bunu təmin edən isə ATF enerjisi hesabına işləyən natrium-kalium nasosudur. Natrium-kalium nasosunun işinin əksinə olan proses isə ionların, məsələn,  $\text{Na}^+$  ionlarının hüceyrə xaricinə,  $\text{K}^+$  ionlarının isə hüceyrə daxilinə passiv qayıtmasına səbəb olan qatılıq qradientidir.

### **Təsir potensialının və oyanmanın yayılması**

Sinir hüceyrəsinin və ya lifinin membran səthinin istənilən nahiyyəsində qıcığın təsirindən yaranan elektrokimyəvi təsir potensialı həmin nahiyyə ilə qonşu olan membran sahələrinə, axırda isə bütün hüceyrəyə və ya lifə yayılır. Bu sinir hüceyrəsinin və ya lifinin fəaliyyətə gəlməsinə səbəb olur.

Fəaliyyət potensialı vasitəsilə oyanmanın hüceyrə və ya lif boyunca yayılması mexanizmi çox mürəkkəbdir. Qeyd edildiyi kimi sükunətdə olan sinir lifinin, eləcə də sinir hüceyrəsi membranının xarici səthi elektromüsbət, daxili səthi isə

elektromənfi yüklə yüklənmişdir. Qıcığın təsirindən isə membranda, onun qıcığa məruz qaldığı sahədə elektrik yüklərinin bu cür qütblüyü (polyarlığı) dəyişilir və bu halda membranın xarici səthi mənfi, daxili səthi isə müsbət yüklə yüklənir: potensial depolyarlaşır, onun qiyməti maksimuma çatdıqdan dərhal sonra həmin nahiyyə yenidən elektromüsbət olur (şəkil 4.8). Membranda ilk oyanma sahəsi yarandıqda oyanmış sahə ilə ona qonşu olan oyanmamış sahə arasında potensiallar fərqi əmələ gəlir. Bu potensiallar fərqi hüceyrəni və ya lifi əhatə edən toxuma mayesi tərəfdən axan ion yüklərinin təsirindən boşalır. Fəaliyyət potensialı indi oyanmış sahədən oyanmamış sahəyə doğru istiqamətlənir, eyni zamanda onu öz «elektrokimyəvi» təsiri ilə «qıcıqlandırır». Bu, «qıcıqlanmış» sahə onunla qonşu olan digər oyanmamış sahəyə görə elektromənfi yüklə yüklənir, onda təsir potensialı və oyanma baş verir. Bu qayda ilə sinir lifində ardıcıl olaraq oyanma təsir potensialı vasitəsilə sanki membranın bir sahəsindən digər sahəsinə tədricən hərəkət edir. Oyanmaların bu cür yayılması mielinləşməmiş sinir lifləri üçün daha xarakterikdir.

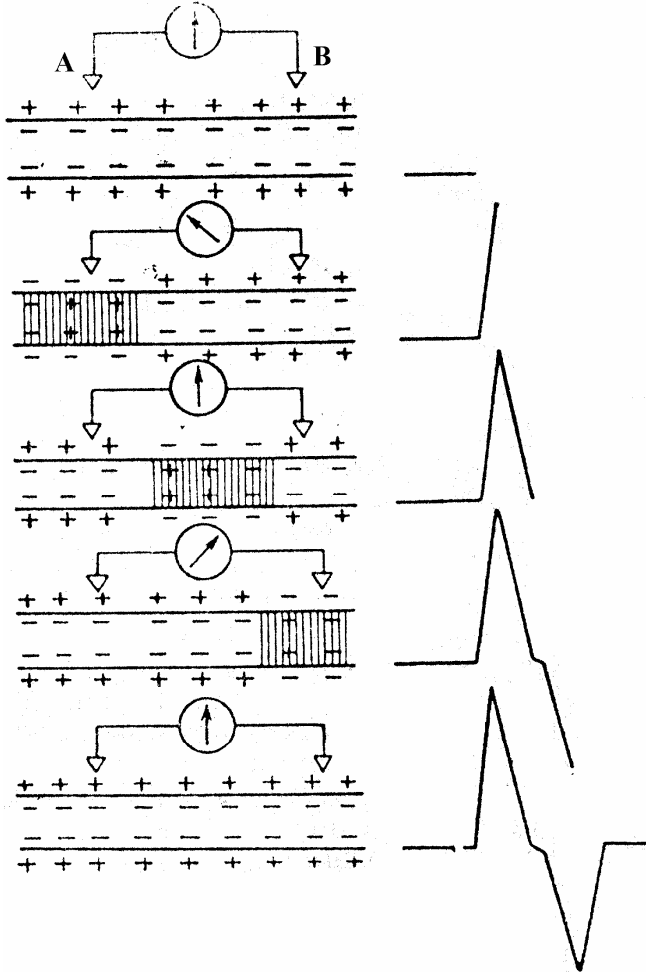
### **4.5. Qıcıqlanma qanunları**

Sinir və əzələdə oyanmanın verilməsinin müəyyən qanunları vardır.

Bir daha qeyd edək ki, qıcıq qapısı, oyanma qapısı qıcıq təsir edən toxumanın xassəsindən, onun qıcıq təsir edən andakı fizioloji vəziyyətindən, qıcıq usulu və müddətindən asılıdır.

Belə ki, 1848-ci ildə Dyubua-Reymon müəyyən etmişdir ki, əgər siniri və ya digər hər hansı toxumayı qıcıq qapısı qüvvəsində sabit elektrik cərəyanı ilə qıcıqlandırsaq və bu elektrik qıcığının qüvvəsinin tezliyini uzun müddət dəyişmədikdə, belə cərəyanın təsir etdiyi müddətdə toxumada oyanma əmələ gətirmir. Oyanma o zaman əmələ gəlir ki, elektrik qıcığı qüvvəsi təsir etdiyi müddətdə tez artıb, tez də azalsın. Dyubua-Reymon qanunu təkcə elektrik cərəyanı üçün deyil, digər qıcıqlara da aiddir. Bu qradient qanunudur. Qıcıq qradienti qıcıq qüvvəsinin yüksəlmə tezliyi ilə müəyyən edilir. Qıcığı tədricən artırıqda oyanma qapısı

əhəmiyyətli dərəcədə artır. Əgər siniri qıcıq qapısından yüksək qıcıq qüvvəsi ilə tez qıcıqlandırsaq (sinirə mexaniki zərbə, tez soyutmaq, qızdırmaq və s.), onda o qıcığa oyanma ilə cavab verir. Əgər bu işi tədricən etsək, yəni siniri tədricən sıxsaq, soyutsaq, qızdırsaq, onda oyanma əmələ gəlmir.



Şəkil 4.8. İkifazlı təsir potensialının əmələ gəlməsi sxemi. A və B-potensialı ötürən elektrodlar.

Deməli, qıcığın tədricən artması zamanı, qıcıqlandırılan toxumada, qıcığa qarşı, uyğunlaşma – adaptasiya əmələ gəlir. Bu uyğunlaşmaya akkomodasiya deyilir. Hərəki sinirlərdə akkomodasiya hissi sinirlərə nisbətən daha çoxdur. Ən az akkomodasiya avtomatizmə malik olan toxumalarda olur (ürək əzələsi, həzm kanalının saya əzələsi və s.).

*Pflügerin oyanmanın qütbülər qanunu.* 1859-cı ildə E.Pflüger müəyyən etmişdir ki, orta qüvvəli sabit cərəyanla qıcıqlandırılan hər hansı sinir və ya əzələdə oyanma bütün parça uzununu deyil, elektrodların toxunmaya təmas etdiyi nöqtələrdə – qütblərdə əmələ gəlir. Yəni dövrəni bağlayan anda oyanma katod qütbündə, açılan anda isə anod qütbündə əmələ gəlir. Bu hadisəyə oyanmanın qütb qanunu deyilir.

Elektrodlar müxtəlif olduğu üçün fiziologiyada bu elektrodlardan hansının əzələyə yaxın, hansının uzaq olmasının təqəllüs əmələ gəlməsində böyük əhəmiyyəti vardır.

Bildiyimiz kimi cərəyandaxili dövrdə mənfidən müsbət, xarici dövrdə, yəni bizim qıcıqlandırdığımız toxumada isə müsbətdən mənfiyə axır. Odur ki, yan-yana qoyulmuş elektrodlarda qütblərdən hansının əzələyə yaxın olmasından asılı olaraq, elektrik cərəyanının axma istiqaməti dəyişir. Müsbət qütb əzələyə yaxın olarsa, cərəyan əzələ tərəfdən yəni periferiyadan mərkəzə tərəf axır. Belə istiqamətdə axan, yəni əzələ tərəfdən mərkəzə tərəf axan cərəyana qalxan cərəyan deyilir.

Müsbət qütb əzələdən uzaq, mənfə qütb yaxın olarsa, o zaman cərəyana mərkəz tərəfdən kəsiyə axan cərəyan və ya enən cərəyan deyilir.

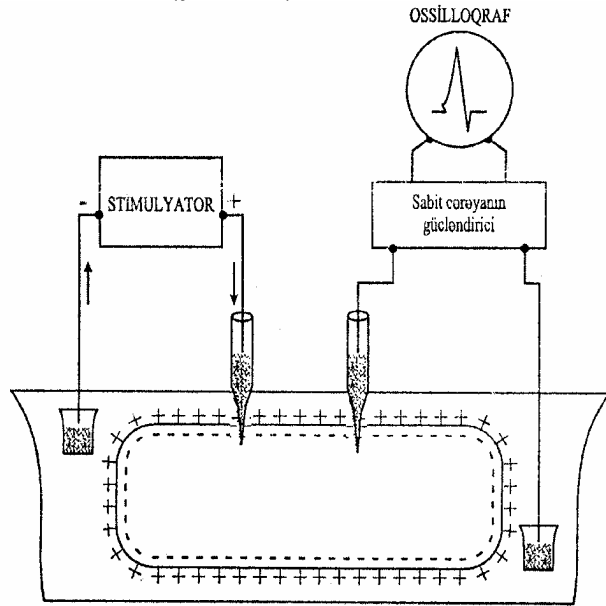
Qütb qanununu isbat etmək üçün mütləq orta qüvvəli qalvanik cərəyandan istifadə edilir. Cərəyan qüvvəsi orta olmazsa, qanunu isbat etmək olmaz. Ona görə də təqəllüsün həm dövrə bağlanan, həm də açılan anda isbat etdikdən sonra, interpolyar (burada oyanma və oyanmanı nəqlətmə qabiliyyəti dəyişmiş) nahiyəni ammoniyak ilə zəhərləyirik və ya fizioloji tamlığını pozuruq.

Belə vəziyyətdə, cərəyanın istiqaməti enəndirsə, yəni elek-

trodun biri sinirin tamlığı pozulduğu yerə, digərini isə zədələnməmiş nahiyəyə toxunursa, oyanma yalnız dövrə bağlanan an üçün təqəllüs alınır. Əksinə, cərəyanın istiqamətini dəyişib qalxan ediriksə, anod zədələnməmiş nahiyəyə toxunur, yəni müsbət qütb əzələyə yaxınlaşır və dövrə açılan anda təqəllüs əmələ gəlir, bağlanan anda isə gəlmir.

Bu təcrübə göstərir ki, oyanma bütün sinir uzununu deyil, müəyyən qütblərdə əmələ gəlir. Beləliklə, əgər normal nahiyəyə katod toxunursa, oyanma dövrə bağlananda, əksinə anod toxunursa, oyanma ancaq dövrə açılarda əmələ gəlir.

Hazırda elektrik cərəyanının sinir və əzələ liflərinə qütb təsiri mexanizmini öyrənmək üçün hüceyrədaxili mikroelektrodlardan istifadə edilir (şəkil 4.9).



**Şəkil 4.9.** Hüceyrədaxili mikroelektrodlar vasitəsilə qıcıqlandırma və potensialların qeydi.

Müəyyən olunmuşdur ki, fəaliyyət potensialı yalnız katod membranının xarici səthinə, anod isə hüceyrənin daxilinə toxunduqda

əmələ gəlir. Əks halda oyanma əmələ gəlmir.

Bu hadisəni başa düşmək üçün sabit elektrik cərəyanının əmələ gətirdiyi membran potensialı dəyişikliklərini nəzərdən keçirək.

Membran potensialının dəyişməsi yalnız elektrodların toxunduğu nöqtələrdə deyil, həmçinin qütblərdən bir qədər kənarında da müşahidə edilir. Lakin bu dəyişikliyin ölçüsü katod və anoddan uzaqlaşdıqca azalır. Qütblərə yaxın potensialın bu cür dəyişikliyi elektroton adlandırılmışdır. Katelektroton-katod ətrafında potensialın dəyişməsi və anelektroton-anod ətrafında dəyişiklik ayırd edilir.

Hələ keçən əsrin 60-80-ci illərində müəyyən olunmuşdur ki, orta qüvvəli sabit cərəyan sinir və əzələdən keçdikdə onda oyanma və oyanmanı nəqlətmə qabiliyyəti dəyişir. Belə ki, dövrəni bağladıqda katodun toxunduğu sahədə oyanma və oyanmanı nəqlətmə qabiliyyəti artır, anodun toxunduğu sahədə isə enir. Dövrə açılan zaman isə hadisə əksinə gedir. Sabit cərəyan təsiri altında toxumanın oyanma və oyanmanı nəqlətmə qabiliyyətinin dəyişməsi fizioloji elektroton hadisəsi adlanır.

Deməli, dövrəni açan anda oyanma qabiliyyəti anodda yüksəlir, katodda enir, buna anelektroton deyilir. Dövrəni bağlayan anda isə oyanma qabiliyyəti katodda yüksəlir, anodda aşağı düşür, buna katelektroton deyilir.

Qütblər arasında fizioloji elektrotona məruz qalmayan sahə vardır ki, burada oyanma və oyanmanı nəqlətmə qabiliyyəti dəyişmir. Buna indifferant sahə deyilir. Indifferant sahənin yeri tətbiq edilən cərəyanın qüvvəsinə görə müəyyən edilir. 1883-cü ildə B.F. Veriqo Pflügerin formulasına çox mühüm əlavə daxil etmişdir: katod oyanıcılığı artırır və oyadır, anod oyanmır və oyanıcılığı azaldır. O göstərmişdir ki, uzun müddət sabit cərəyan təsiri zamanı oyanıcılığın elektrotonik dəyişikliyi əksinə olur: katod altında oyanıcılığın ilk yüksəlməsi onun enməsi ilə əvəz olunur (katodik depressiya), anodda isə azalmış oyanıcılıq tədricən artır.

### Pflügerin təqəllüs qanunu

Bildiyimiz kimi orta qüvvəli daimi cərəyan ilə toxumaları qıcıqlandırdıqda oyanma yalnız dövrəni bağlayan və ya açan an əmələ gəlir. Cərəyanın qüvvəsini dəyişdirdikdə oyanmanın əmələ gəlməsi bu qanuna tabe olmur. Pflüqer müəyyən etmişdir ki, sabit cərəyan toxumaya təsir etdikdə toxumanın verdiyi cavab cərəyanın qüvvəsindən, istiqamətindən və verilmə anlarından asılıdır. Burada cərəyanın qüvvəsi indifferant sahənin mövqeyini, cərəyanın istiqaməti qütblərin yerini, indifferant sahə isə katelektrotonla, anelektrotonun dərinliyini müəyyən edir. Pflüqerin təqəllüs qanunu, qütblər və fizioloji elektroton qanunları ilə izah edilir. Cərəyanın verilmə anı oyanmanın qütb qanunu və fizioloji elektrotonu xarakterizə edir. Bu xüsusiyyətləri nəzərə alaraq E.Pflüqer əzələnin təqəllüs qanunauyğunluqlarının formulu vermişdir (şəkil 4.10).

Normal əzələdə təqəllüsün əmələ gəlməsi 3 şərtəndən asılıdır: 1 – cərəyanın qüvvəsindən, 2 – cərəyanın istiqamətindən, 3 – cərəyanın verilmə anından. Cərəyanın qüvvəsi (zəif və orta qüvvəli) cərəyanın istiqaməti (enən, qalxan) olur.

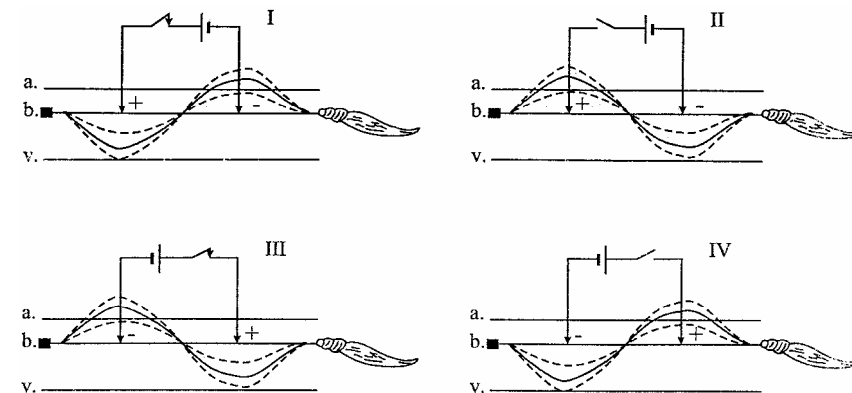
Zəif cərəyanda katelektroton, anelektrotondan qüvvəli olur. Orta cərəyanda katelektroton anelektrotona bərabər olur. Qüvvəli cərəyanda anelektroton katelektrotondan qüvvəli olur.

Zəif cərəyanda cərəyanın istiqamətindən asılı olmayaraq dövrə bağlanan anlarda təqəllüs var, açılan anlarda isə yoxdur.

Orta cərəyanda cərəyanın istiqamətindən asılı olmayaraq hər iki anda təqəllüs var. Qüvvəli cərəyanda enən istiqamətdə dövrə bağlanan anda təqəllüs var, açılan anda yoxdur. Qalxan istiqamətdə isə dövrə bağlanan an təqəllüs yoxdur, açılan anda var.

Cərəyanın qüvvəsi	Enən istiqamət		Qalxan istiqamət	
	Bağ.	Açı.	Bağ.	Açı.
Zəif cərəyan	+	-	+	-
Orta cərəyan	+	+	+	+
Qüvvəli cərəyan	+	-	-	+

Zəif cərəyan ilə enən istiqamətdə dövrəni bağlayan anda katod mühitində əmələ gələn oyanma qabiliyyəti, oyanma xəttini keçdiyi üçün təqəllüs alınır. Dövrəni açan anda anod mühitində əmələ gələn oyanma qabiliyyəti oyanma xəttinə çatmır və təqəllüs əmələ gətirmir.



**Şəkil 4.10.** Kəsik xətlər – zəif cərəyanın təsiri; bütöv xətlər – Orta cərəyanın təsiri; nöqtəli kəsik xətlər – qüvvətli cərəyanın təsiri. enən istiqamət: I – dövrə bağlanan an; II – dövrə açılan an; qalxan istiqamət; III – dövrə bağlanan an; IV - açılan an; a – oyanmanın kritik səviyyəyə yüksəlməsi; b – sinir-əzələ preparatı; v – oyanıcılığın və keçiriciliyin kritik səviyyəyə enməsi.

Zəif cərəyanda katelektroton anelektrotondan qüvvəli olduğu üçün indifferant nöqtə anoda yaxın olur.

Orta cərəyanla enən istiqamətdə dövrə bağlanan anda və açılan anda oyanma qabiliyyətləri hər iki mühitdə oyanma xətlərini keçdikləri üçün təqəllüs alınır. Katelektroton anelektroton bərabər olduğu üçün indifferant nöqtə ortaya düşür.

Qüvvəli cərəyanla enən istiqamətdə dövrəni bağlayan anda katod mühitində əmələ gələn oyanma qabiliyyəti əzələyə nəql olunur, təqəllüs əmələ gətirir. Dövrəni açan anda anod mühitində əmələ gələn oyanma qabiliyyəti katod mühitində C xəttinin

keçdiyi üçün katod mühitini müvəqqəti paralic edir və təqəllüs alınmır. Qüvvəli cərəyanda anelektroton katelektrotondan qüvvəli olduğu üçün indeferent nöqtə katoda yaxın yerləşir.

Qüvvətli cərəyanla qalxan istiqamətdə dövrə bağlanan anda oyanma qabiliyyəti anod mühitində paralic edir, ona görə də təqəllüs alınmır, ani momentdə təqəllüs alınır, çünki paralic nöqtədə katod mühiti əzələdən uzaqdır.

Zəif cərəyanda – katelektroton, anelektrotondan qüvvəli olur. Cərəyan istiqamətindən asılı olmayaraq dövrə bağlananda təqəllüs var, acılanda yox. Buna səbəb zəif cərəyan ilə enən istiqamətdə dövrəni bağlayan anda katod mühitində əmələ gələn oyanma qabiliyyəti, oyanma xəttini keçdiyi üçün təqəllüs alınır. Dövrəni açan anda anod mühitində əmələ gələn oyanma qabiliyyəti A xəttinə çatmır və təqəllüs əmələ gətirmir. Zəif cərəyanda katelektroton, anelektrotonadan qüvvəli olduğu üçün indeferent nöqtə anoda yaxın olur.

Orta cərəyanda cərəyanın istiqamətindən asılı olmayaraq hər iki anda təqəllüs var. Orta cərəyanın enən istiqamətdə dövrə bağlanan anda və açılan anda oyanma qabiliyyətləri hər iki mühitdə A xətlərini keçdikləri üçün təqəllüs alınır. Katelektroton anelektrotona bərabər olduğu üçün indeferent nöqtə ortaya düşür. Qüvvəli cərəyanda enən istiqamətdə dövrə bağlanan anda təqəllüs var, açılan anda yoxdur. Qüvvəli cərəyandan enən istiqamətdə dövrəni bağlayan anda katod mühitində əmələ gələn oyanma qabiliyyəti əzələyə nəql olunur, təqəllüs əmələ gətirir. Dövrəni açan anda anod mühitində C xəttini keçdiyi üçün katod mühitini müvəqqəti paralic edir və təqəllüs alınmır. Qüvvəli cərəyanda anelektroton katelektrotondan qüvvəli olduğu üçün indeferent nöqtə katoda yaxın yerləşir. Qüvvəli cərəyanla qalxan istiqamətdə dövrə bağlanan anda oyanma qabiliyyəti anod mühitinin paralic edir, ona görə də təqəllüs alınmır, açılan anda təqəllüs alınır, çünki paralic sahə katod mühitində əzələdən uzaqdır. Qüvvəli cərəyanda anelektroton katelektrotona nisbətən böyük, indeferent sahə isə katoda yaxın olur.

## V FƏSİL

### ƏZƏLƏLƏRİN FİZİOLOGİYASI

Bir və çoxhüceyrəli canlıların sadədən mürəkkəbə doğru inkişafı prosesində əzələlərin üç növü – *saya, eninəzolaqlı və ya skelet və ürək əzələsi* formalaşmışdır.

Əzələ bir «maşın» kimi kimyəvi enerjini bilavasitə mexaniki və istilik enerjisinə çevirir.

Əzələ lifləri qıcıqlanma, oyanma, keçiricilik və qıcığın təsiri altında yığılıb-boşalma qabiliyyətinə malikdir.

İnsan və heyvanın həm ən sadə və dəqiqlik tələb edən əl işləri, həm də ən incə düşüncə və duyğuları – nitqin köməyi, məktub yazmaq, gülmək və s. hərəkətlər əzələlərin yığılıb-açılması hesabına icra olunur. Orqanizmdə əzələ kütləsi ümumi bədən kütləsinin 40-50%-ni təşkil edir. Ətraf əzələlərinin təqəllüsü sayəsində bədən məkan daxilində müxtəlif istiqamətlərdə yerini dəyişir, həzm borusunda (mədə və bağırsaqlarda) qida möhtəviyyətinin evakuasiyası mümkün olur, damarlar daralır və genişlənir, sidik kisəsi boşalır.

Əzələ toxumasının yığılma, qısalma elementləri (eninəzolaqlı skelet əzələ lifi, kardiomyositlər, saya əzələ hüceyrələri və s.) və əzələ mənşəli olmayan kontraktıl hüceyrələr (mioepitelial, miofibroblastlar və s.) tərəfindən həyata keçirilən hərəkət funksiyalarının əsasını aktinomiozinin liflərinin xemomexanik dəyişməsi təmin edir.

*Eninəzolaqlı əzələdə* – skelet əzələ liflərində və kardiomyositlərdə yığıcı vahid – sarkomer iştirak edir. Saya əzələnin hüceyrələrində sarkomerlər yoxdur. Skelet əzələləri iradi, saya əzələlər isə qeyri-iradi hərəkətləri həyata keçirir. Skelet əzələlərinin fəaliyyəti iradi olub, sinir sistemi (somatik sinir sistemi) tərəfindən tənzim olunur.

Qeyri-iradi əzələlərin (ürək və saya) fəaliyyəti vegetativ

hərəkəti innervasiyaya, həm də inkişaf etmiş humoral sistem tərəfindən nəzarətə malikdir. Bütün əzələ elementləri hüceyrə membranında (sarkolemma) yayılan fəaliyyət cərəyanını generasiya etməyə malikdir.

#### 5.1 Heyvanların təkamülündə hərəkət funksiyasının rolu

Bəzi heyvanlar özləri üçün lazım olan qidanı passiv, yəni öz yerlərini tərk etmədən, digərləri isə fəal, yəni sərbəst şəkildə təzahür edən axtarışın köməyi ilə əldə edirlər.

Hərəkət – heyvanların spesifik funksiyasıdır.

Təkamül prosesində bitkilərdə qıcığa cavab (tropizm, plastik hərəkətlər), heyvanlarda isə taksis (foto, helio, xemo, hidro), amöbvari, kirpikli, qamçılı və əzələli (eninəzolaqlı, saya əzələ) hərəkət növləri formalaşmışdır.

**Amöbvari hərəkətlər.** Protoplazmanın amöbvari və ya sitoplazmatik adlanan hərəkəti canlı varlıqların hərəkət fəallığının ilk növü hesab olunur.

Amöbvari hərəkət protoplazmanın axması və cüzi təzyiqə tərəf qeyri-fəal şəkildə yerləşdirilməsi və yalançıayaqlıların və ya psevdo podiylərin əmələ gəlməsi yolu ilə həyata keçirilir. Bu növ zəif hərəkət qidalanma və müdafiə davranışını təmin edir.

**Kirpikçikli və qamçılı hərəkətlər.** Bu növ hərəkət infuzor tərlək və bəzi kiçik canlıların hərəkətini, mayenin bağırsağ boşluqlularının və molyuskaların bədənində sirkulyasiya etməsini təmin edir.

Onurğalı heyvanlardan bir sıra balıqların qəlsəmələrində və bağırsaqlarında, quş və məməlilərdə əsas etibarilə tənəffüs orqanlarında, eləcə də qida və sidik cinsiyyət traktlarında olur. İnsanda titrəyişli epitel burun boşluğunda alın və haymar boşluğu, troxeya və bronxlar, qadınlarda isə fallopiyev borusunun bir hissəsini əhatə edir.

İnsanın tənəffüs yollarının, məsələn, burun boşluğunun selikli qişasının kirpikçikli epitelisi toz hissəciklərini tutub saxlayır və

insan xaricə sutka ərzində 20-30 qr-a qədər toz ifraz edir. Tənəffüs yollarının bu normal fəaliyyətinin pozulması ağciyərdə toz hissəciklərinin toplanmasına və silikoz xəstəliyinə səbəb ola bilər.

### **Onurğasız heyvanlarda hərəkətin inkişaf etdirilməsi**

Substrata birləşmiş bağırsaqlı heyvanlar bədəninin xarici qatında olan (məsələn, hidra və aktiniyalar) dəri-əzələ hüceyrələrinin dəstələrini yığmaqla, üzmək qabiliyyətinə malik olan bağırsaqlı heyvanlar (meduzalar) bədənini yığmaqla hərəkət edirlər.

Soxulcanlar isə uzununa və halqavari əzələlərin növbəli şəkildə yığılması ilə hərəkət edirlər.

Molyuskaların əksəriyyəti ayağın əzələlərinin yığılmasının köməyi ilə başayaq molyuskalar isə reaktiv şəkildə olan hərəkət üsulundan istifadə edirlər.

Dərisitikanlıların isə ambulokoral sistemin əzələlərinin yığılması ilə hərəkəti həyata keçirirlər.

Torpaqdan ayrılma zamanı çəyirtkənin bədəninin sürəti 340 sm/s təşkil edir.

Müxtəlif həşəratların qanadlarının hərəkət tezliyi müxtəlifdir. Məsələn, arıda saniyədə 180-250, eşşəkərisində 130-240, ağcaqanadda 278-307 və milçəkdə 180-330, alabəzək kəpənəkdə 8, ağ kəpənəkdə isə 9-12 təşkil edir.

Onurğalılarda daxili skeletin oynaqlarında yaranan hərəkət müvafiq hərəkətlərin yerinə yetirməsinə yardım edən əzələ sistemi vasitəsilə həyata keçirilir.

Demək olar ki, yerdə gəzən bütün onurğalılar sürünənləri istisna etməklə ətrafların köməyi ilə hərəkət edirlər. Ayaqüstə durma aktında bədənin ön və minlərlə əzələsi yaxından iştirak edir. Tarazlığı saxlayan antoqonist əzələlər xüsusi olaraq qarşılıqlı şəkildə fəaliyyət göstərirlər.

Su həyat tərzində yaşayan onurğalılar bədənini əyən, quyruq və üzgəclərini hərəkətə gətirən əzələlər ilə işləyərək, üzürlər. Bu hərəkətlər quruda yaşayan heyvanlarda üzmə, quşlarda havada

uçma ilə əlaqədar yaranan əzələ hərəkətləri ilə özünü göstərir.

Quşlarda uçuş zamanı qanadların hərəkəti əsas etibarilə döş (qanadı endirən) və körpücükaltı (qanadı qaldıran) əzələnin işi ilə həyata keçirilir.

İnsan gəzmək, qaçış və tullanma vasitəsilə hərəkət etmək qabiliyyətinə malik olur. Bu zaman qarşılıqlı şəkildə yığılmanın müxtəlif hərəkət aktları vasitəsilə həyata keçirildiyi əzələlərin mürəkkəb kompleksi fəaliyyət göstərir.

Beləliklə, birhüceyrəli heyvanlarda müdafiə reaksiyalarını təmin edən xüsusi yığılma strukturları, çoxhüceyrəli heyvanlarda isə ixtisaslı hüceyrələr insan və heyvanın bədəninin mühüm hissəsini təşkil edən əzələ sistemi formalaşır. Onurğasız heyvanlarda primitiv hərəkət saya əzələnin fəaliyyəti ilə təmin olunur. Ali məməli heyvanlar və insanlarda saya əzələlər daxili orqanların əmələ gəlməsində iştirak edirlər. Məsələn, insan və heyvanların bir sıra daxili orqanları bu növ anatomik quruluşa malik olurlar; mədə və bağırsaqlar, öd və sidik kisəsi, uşaqlıq borusu.

Saya və eninə zolaqlı əzələ hüceyrələrinin yığılma aparatı miofibrildən təşkil olunmuşdur.

### **5.2. Əzələnin morfoloji xüsusiyyətləri.**

#### **Skelet əzələsi**

Tipik şəkildə olan skelet əzələ hüceyrəsi bir neçə nüvədən ibarət olan uzun nazik miofibrildən təşkil olunub. Bu miofibrillərin arasında sarkoplazma yerləşmişdir.

Son biokimyəvi tədqiqatlardan məlum olmuşdur ki, yığılmanın kimyəvi-mexaniki mexanizmində miozin və aktindən başqa köməkçi zülallar da iştirak edirlər: tropomiozin, troponin, alfa- və beta-aktininləri.

Təkamül mərhələsində növlər arasında olan fərqlər ilə əzələlərin funksional cəhətdən ixtisaslaşması onların yığılma mexanizminin modifikasiyasına (öz şəklini dəyişməsinə) əsaslanır.

Skelet əzələləri özlərinin sürətli yığılma xüsusiyyətləri ilə digər

əzələlərdən fərqlənirlər. Bu əzələ tək halda olan qıcıqlanmaya yığılma və boşalma prosesi ilə cavab verir. Bu növ qıcıqlanmanın zaman üzrə genişlənməsindən məlum olmuşdur ki, yığılmanın latent dövrü saniyənin 2-3 minlik payını təşkil edir. Məsələn, bəzi həşəratlarda qanad əzələsinin yığılması 0,003 s ərzində, quşların qanad əzələsinin yığılması 0,008 s ərzində, pişiyin pəncə əzələsinin yığılması 0,02 s ərzində, qurbağanın pəncə əzələsinin yığılması isə 0,1 s ərzində baş verir. Onurğasızlarda müxtəlif funksiyaları yerinə yetirən eninəzolaqlı əzələlərin yığılma sürəti də digər əzələlərin yığılma sürətindən fərqlənir.

Qıcıqlanmadan sonra uzun müddət yığılma vəziyyətində qalan sayə əzələlərin tonusundan fərqli olaraq, eninəzolaqlı əzələlər yığılmadan sonra tez boşalırlar. Məhz buna görə də onların yığılmış vəziyyətdə qalması üçün onlar dafələrlə qıcıqlanmaya məruz qalaraq, yaranan yığılma hallarını yekunlaşdırmalıdır. Bu növ fəaliyyət üsulunu tetanus adlandırırlar. Eninəzolaqlı əzələlər sayə əzələlər ilə müqayisədə daha təcili və dəqiq işi yerinə yetirə bilirlər.

Eninəzolaqlı əzələ hüceyrəsinin qıcıqlanmasına nail olunduqda, o maksimal şəkildə yığılır. «Hamısı və ya heç nə?» adlandırılan və ürək əzələsi üçün nəzərdə tutulmuş bu xüsusiyyəti skelet əzələsinin hər bir hüceyrəsi təzahür etdirir. Lakin bütün hüceyrələrin biri-birilə birləşdiyi ürək əzələsindən fərqli olaraq, skelet əzələsində hüceyrələr bir-birindən təcrid olunmuş və onların yığılma səviyyəsi hüceyrələrin fəaliyyətdə olmasına təsir göstərən qıcıqlanma qüvvəsindən asılı olur.

Skelet əzələsinin struktur funksional vahidi – skelet əzələ lifidir (ə.l.). Bu əzələ lifləri bədənə və onun hissələrinin dərk edilmiş və dərk edilən iradi hərəkətlərini təmin edir.

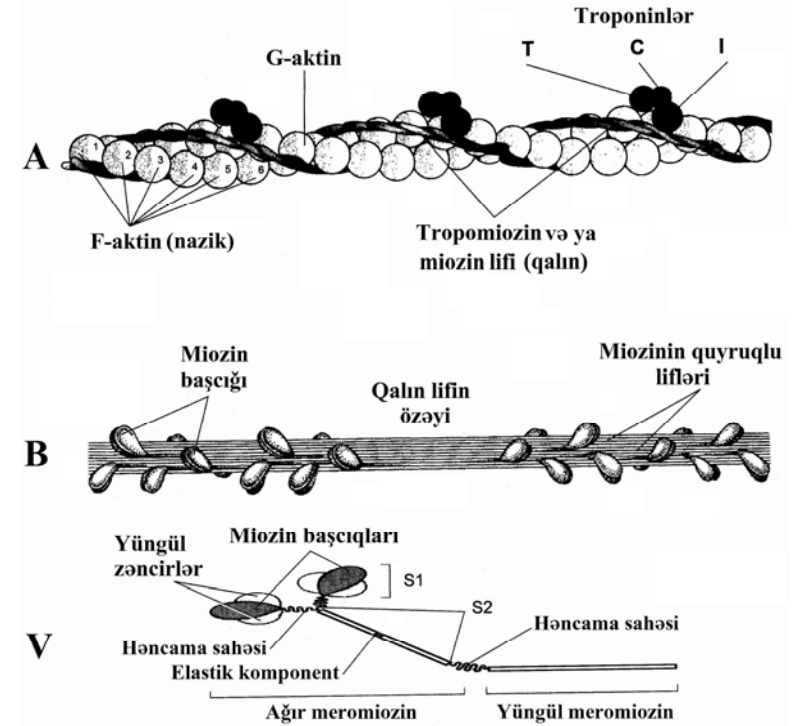
İnsanın bədənində sayı 600-dən çox olan skelet əzələsi, bədən çəkisinin 40%-ə qədərini təşkil edir.

**Əzələ lifi (ə.l.).** Skelet əzələlərinin bir çoxu vətərlə (şəkil 5.2, B) başlayıb və onunla qurtarır. Skelet əzələ lifləri bir-birinə paralell yerləşirlər. Skelet əzələ lifinin uzunluğu 40 mm, diametri 10-80 mkm olan silindrə bənzəyir. Lifin qlafi (sarkolemma) iki struktura aid edilir – əzələ lifinin plazmatik membranı və onu əhatə edən bazal membran (şəkil 5.3).

Əzələ lifinin sarkoplazmasında (mioplazma, sitoplazma) miofibrillərdən və sarkoplazmatik retikuldan başqa energetik stansiyalar, mitoxondrilər və qlikogen dənələri yerləşir.

Təqəllüs funksiyasını yerinə yetirən *ekstrafuzal əzələ* lifləri  $\alpha$  motoneyronlarla, hissi funksiya yerinə yetirən intrafuzal əzələ lifləri isə  $\gamma$  motoneyronlarla innervasiya olur.

Ekstrafuzal əzələ lifi öz növbəsində *fazalı* və *tonik* liflərə bölünür. *Fazalı* liflər ritmiki təqəllüsə, *tonik* liflər isə – statistik gərginliyin saxlanmasına səbəb olur.

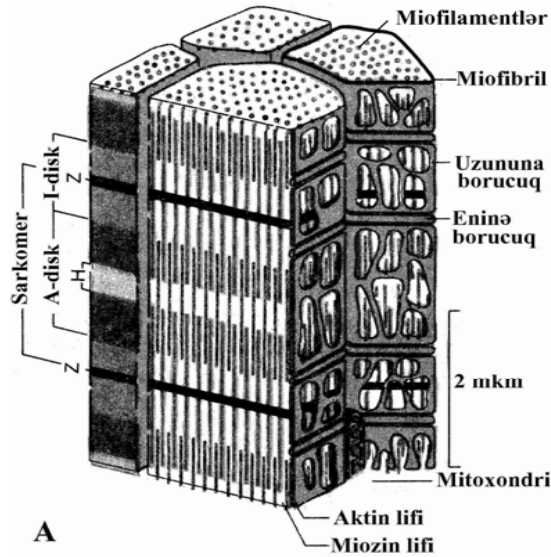


**Şəkil 5.1.** Miofibrilin tərkibində nazik və qalın liflər [ ]. A. Nazik lif-fibrilyar aktinin (F-aktin) 2 spiralvari burulmuş sapları. Spiral zəncirciyinin kanalından tropomiozinin 2 qat spiralı uzanır, hansının ki, boyu uzunluğunu troponin 3 növ molekulu yerləşir. B. Qalın lif. Miozin molekulları özə yığılma qabiliyyətinə malikdir və 15 mm diametrlə və 1,5 mkm uzunluqlu milə bənzər aqreqat formalaşdırırlar. Molekulun fibrilyar quyruqları qalın liflərin özəyini əmələ gətirir. Miozinin başcıqları spirallarda yerləşib qalın

liflərin üstünə çıxırlar. V. Miozin molekulu. Yüngül meromiozin miozin molekullarının aqrəqəşiyasını təmin edir. Ağır meromiozin birləşdirici aktin sahələrə malikdirlər və ATF-aza aktivliyinə qadirdirlər.

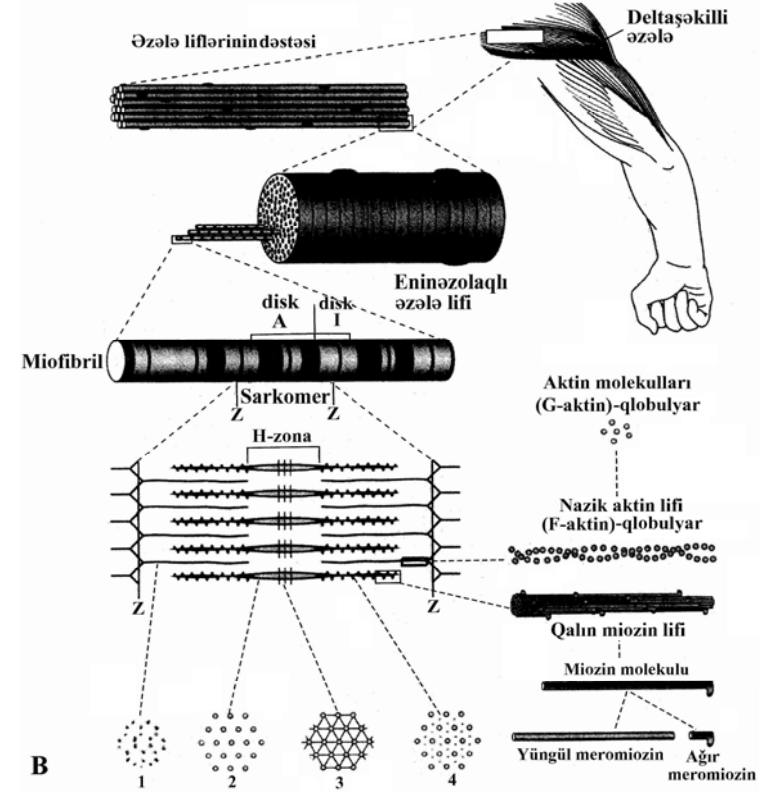
İnsanın iradi əzələləri praktiki olaraq stimulyasiyaya tez yığılmaqla cavab verən fazalı əzələ liflərindən ibarətdir.

**Miofibrillər.** *Miofibril və sarkomerlərin quruluşu:* sxematik olaraq şəkil 5.2-də göstərilmişdir.



Şəkil 5.2, A. İnsanın skelet əzələ lifinin hissəsinin sxemi.

İşıq mikroskopunun köməkliliylə onda (şəkildə) bir-birinin dalınca gələn tünd və açıq zolaqları görmək olar. Xakslı və Xanson nəzəriyyəsinə görə, miofibrildə belə eninəzolaqların əmələ gəlməsi aktin və miozin filamentlərin xüsusi qarşılıqlı düzülüşünə əsaslanır. Hər miofibrill – 1,5 min qalın və 3 minə yaxın nazik liflərdən ibarətdir. Eninəzolaqlı əzələ lifi miofibrillərin müntəzəm növbələşən işığı bir qat sındıran açıq-izotrop (I) və tünd-anizotrop (A) disklər və dairələrindən ibarətdir (şəkil 5.2, A,B).



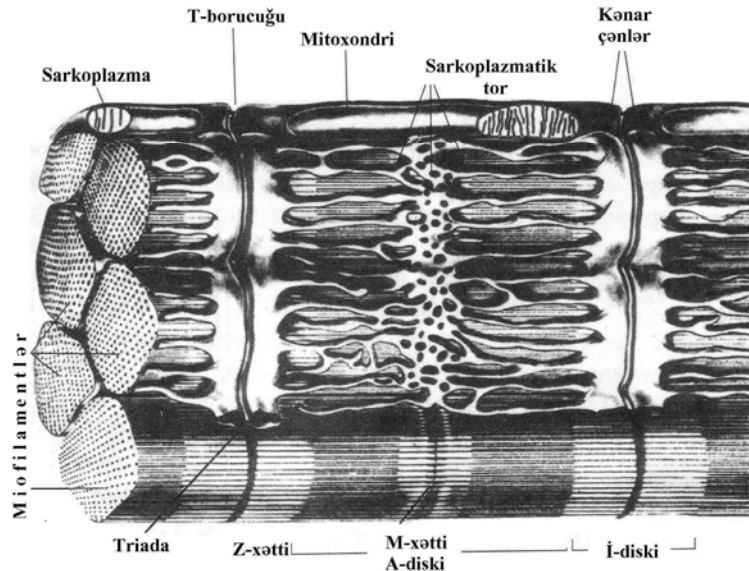
Şəkil 5.2,B. Skelet əzələləri eninəzolaqlı əzələ liflərindən təşkil olunub. Əzələ liflərinin xeyli hissəsini miofibrillər tutur. Bir-birinə paralel miofibrillərdə yerləşən açıq və tünd disklərin üst-üstə düşməsi eninə xətlərin (cizgilərin) əmələ gəlməsinə səbəb olur. Qalın (miozin) və nazik (aktin) liflərdən formalaşmış miofibrillərin struktur vahidi – sarkomer. Sarkomerdə nazik və qalın liflərin yerləşməsi soldan və aşağıda soldan göstərilib. G – aktin-qlobulyar, F – aktin-fibrulyar.

Açıq dairələr aktin, tünd disklər və dairələr həm aktin, həm də miozin liflərindən əmələ gəlmişdir.

Hər açıq dairə Z-xəttini kəsib keçir. İki qonşu Z-xəttin arasındakı miofibrill sahəsi sarkomer kimi müəyyən edilir (şəkil 5.2, A, B).

**Sarkomer** – iki ardıcıl Z dairənin arasındakı miofibrilin hissəsinə deyilir (şəkil 5.2, A, B). Tam dartılmış əzələdə sakit vəziyyətdə sarkomerin uzunluğu 2 mkm olur. Bu uzunluqdakı sarkomerin aktin lifləri (nazik) miozin liflərini (qalın) qismən örtür. Nazik liflərin bir başı Z-xəttə birləşib, o biri başı isə sarkomerin ortasına yönəlib. Qalın liflər sarkomerin mərkəz hissəsini tutur – A-disk – (sarkomerin qalın liflərdən ibarət olan hissəsi) –  $H^+$ -zona – onun mərkəzindən M-xətt keçir).

I disk iki sarkomerin tərkibinə daxildir. Belə ki, hər sarkomer bir A-diskdən (tünd) və 2 yarımçıq açıq diskdən ibarətdir. Sarkomerin formulu  $0,5A+I+0,5A$ . Yığılma zamanı A-diskin uzunluğu dəyişmir, I diskinki isə qısalır (şəkil 5.3). Bu zaman aktin lifi miozin liflərinin arasına daxil olur. Buna sürüşmə nəzəriyyəsi deyilir (nazik aktin liflərinin qalın miozin liflərinin boyunca sürüşməsi).



**Şəkil 5.3.** Skelet əzələ lifinin fraqmenti. SP-in çəni hər biri miofibrili əhatə edir. T-borucuqları tünd və açıq disklərin sərhəddində miofibrilə daxil olur. Sarkoplazmatik retikulum son çənlərlə birlikdə triada əmələ gətirir.

Hər bir sarkomerin ortasını diametri 10 nm olan bir neçə min miozinin «yoğun» lifləri tutur. Sarkomerin hər iki kənarında Z-lövhəciklərə bərkidilmiş aktinin diametri 5-2000 nm-ə olan «nazik» lifləri olur. Miozin liflərində müəyyən qaydada yerləşən uzunluğu 1,6 mkm olan dəstə işıq mikroskopunda sarkomerin ortasında eni 1,6 mkm olan tünd zolaq kimi görünür; Polyarlaşmış işıqda ikiqat sınma xassəsinə görə (b.s. anizotropiya) ona A-diski deyilir. A-diskinin hər iki kənarında, ancaq nazik liflərdən ibarət sahələr yerləşir və açıq zolaq görünür. Bu da izotrop sahələr adlanır; İ-diski adlanan bu liflər Z-lövhəciyinə qədər uzanır.

Məhz ürək və skelet əzələsinin sayı bilinməyən sarkomerlərində tünd və açıq zolaqların ardıcıl bir-birini əvəz etməsi nəticəsində eninəzolaqlı görünür.

Sakit vəziyyətdə olan əzələdə yoğun və nazik filamentlərin ucları A- və İ-disklərinin sərhədləri adətən zəif örtülür. A-diskində bu örtülən zona işıq mikroskopunda mərkəzi H-zonasında daha tünd görünür, hansı ki, aktin lifləri yoxdur. Elektron mikroskopunda sarkomerin dayaq zülal toru, ola bilsin ki, tam dəstənin yoğun liflərini tutur. Ortasında H-zonada nazik tünd M-zona görünür.

**Qalın lif** (şəkil 5.1,B). Hər miozin lifi 300-400 miozin molekulundan və C-zülaldan ibarətdir.

Miozin (şəkil 5.1,V) heksomerdir (2 ağır və 4 yüngül zəncir).

Ağır zəncirlər – hər başında qlobulyar başlıq daşıyan 2 spiralvari burulmuş polipeptid liflərdən ibarətdir. Ağır zəncirli başlıqların sahəsində yüngül zəncirlərə assosiasiya edilir. Hər miozin lifi ilə Z xəttinin zülalı birləşir. Yoğun liflərlə nebulin, miomezin, kreatinfosfokinaza və başqa zülallar assosiasiya olunur.

**Nazik liflər** (şəkil 5.1,A). 1 mkm qədər uzunluqda olub, F-aktinin ikilispiralının, tropomozinin ikili lifi ilə kooperasiyasından ibarət olub, troponin kompleksinin zülallarından və nazik liflə assosiasiya edilib onun karkasını saxlayan  $\alpha$ -aktindən, desmin və nebulindən ibarətdir.

**Innervasiya.** Skelet əzələlərinin və əzələ liflərinin hərəkəti və hissi somatik innervasiyası, onurğa beynin ön buynuzlarının, kəllə sinirinin hərəkəti nüvələrinin  $-\alpha$  və  $-\gamma$  motoneyronlarının, onurğa beyin düyünlərinin psevdounipolyar həssas neyronları, kəllə sinirlərinin hissi nüvələri yerinə yetirir.

Skelet əzələlərində əzələ liflərinin vegetativ innervasiyası qeyd olunmur, lakin əzələlərin qan damarlarının divarlarının saya əzələ hüceyrələri simpatik adrenenergik innervasiyaya malikdir.

**Polineyron innervasiya.** Hərəkət vahidlərinin formalaşması postnatal dövrdə baş verir, lakin doğulana kimi hərəkət əzələ lifi bir neçə motoneyronla innervasiya olunur. Əzələ lifinin təsir potensialı 1-5 mV çəkir, sarkolemmada onun nəql olunma sürəti  $T$ -borucuqlar daxil olmaqla 3-5 m/s təşkil edir.

**Hissi innervasiya.** Skelet əzələlərinin hissi innervasiyası əsasən proprioceptorlar vasitəsilə yerinə yetirilir – əzələ, vətər, Holçi orqanoidi, oynaq kapsullunda hissi sinir ucları yerləşir.

**Əzələnin yığılması** – oyanma dalğası sinir impulsu şəklində (sinir liflərinin FP) hərəkəti neyronlarının aksonları ilə sinir əzələ sinapslarına daxil olarkən əzələlərin yığılması baş verir.

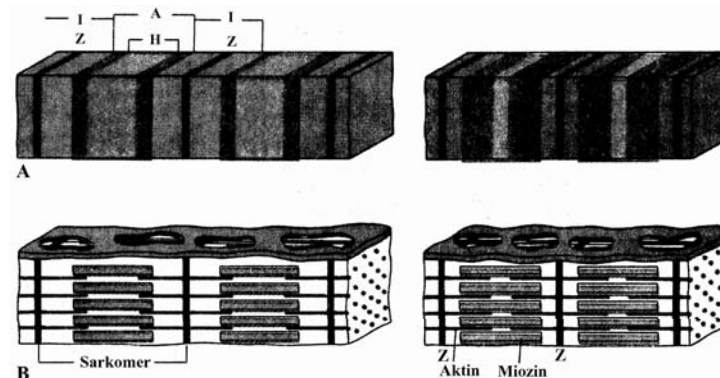
**Sarkomerlərin yığılması.** Əzələ miofibrinləri çoxlu ardıcıl birləşmiş sarkomerlərin qısalması nəticəsində yığılır. İki müxtəlif funksional vəziyyətdə sarkomerin quruluşunu müqayisə etdikdə (şəkil 5.4, A,B), yığılma zamanı eninə cizgilərin və qarşılıqlı liflərdə dəyişiklikləri görmək olar. Nazik aktin filamentləri yoğun miozin lifləri boyunca onların arasına dərəcəli və sarkomerin ortasına qədər sürüşür.

Şəkil 5.4, A,B sürüşən liflər nəzəriyyəsinin əsas vəziyyətlərini nümayiş etdirir. Əzələnin yığılması zamanı aktin və miozin telləri qısalır. Bunu işıq mikroskopunda aparılmış təcrübələrdə izah edilmişdir. A-diskinin eni (1,6 mkm) həmişə dəyişilməmiş qalır, lakin I-diski və H-zonası yığılma zamanı daralır. Liflərin uzunluğu gərginləşmə zamanında dəyişir. Nazik filamentlər yoğun liflərin arasından dartılır, belə ki, onların dəstələrinin örtülmə dərəcəsi azalır. Onda belə bir sual oluna bilər ki, aktin liflərinin sarkomerin iki nahiyəsində «müxtəlif istiqamətli

sürüşməsi» həyata keçirilir.

Bu vasitəli yığılma (sinir əzələ sinapsı ötürülmə vasitəsilə əzələnin vasitəsiz yığılması da mümkündür. Bu hadisələrin ardıcılığı belədir. (1) postsinaptik membranın depolyarizasiyası və FP generalizasiyası → (2) FP əzələ lifinin plazmolemması ilə yayılması → (3) triadlarda siqnalın SR-ya ötürülməsi → (4) SR-dan  $Ca^{2+}$ -nin qovulması → (5)  $Ca^{2+}$  nazik liflərin C «troponini ilə birləşməsi → (6) nazik və qalın liflərin qarşılıqlı təsiri (körpüçüklərin normalaşması liflərin bir-birinə sürünməsi dartınma qüvvəsinin əmələ gəlməsi → (7) liflərin qarşılıqlı təsiri sikli (8) sarkomerlərin qısalması və əzələ liflərinin yığılması → (9) boşalma.

**$Ca^{2+}$ -un nazik liflərlə əlaqəsi.** Hərəkətsiz vəziyyətdə nazik və qalın liflərin qarşılıqlı təsiri mümkün deyil, çünki  $F$ -aktinin miozin birləşdirici sahələri tropomiozinsə blokada olunur.  $Ca^{2+}$  yüksək qatılığında bu ionlar C-troponini ilə birləşib tropomiozinin konformasiyon dəyişikliyinə səbəb olur. Bu da ki, miozinin əlaqələndirici sahələrinin blokadadan azad olmasına səbəb olur.



**Şəkil 5.4.** A – miofibrilin eninəzolaqlı strukturu: solda – boşalma, sağda – yığılma. B – yığılmış və boşalmış sarkomerdə aktin və miozin liflərinin təşkili.

**Energetik tələbatlar.** Əzələ təqəllüsü müəyyən miqdarda enerjinin sərf olunmasını tələb edir. Enerjinin əsas mənbəyi – ATF-in maqroerqinin hidrolizidir.

Mitoxondridlərdə üç karbon turşuların və oksidləşdirici

fosforlaşma tsikli prosesində ATF generasiya olunur. Qlikogen sarkoplazmada toplanır. Anaerob qlikolizi ATF sintezi ilə bağlıdır. *M* xətti nahiyəsində birləşən kreatinofosfokinaza fosfatın fosfokreatindən ADF-ə daşınmasını katalizə edib kreatin və ATF əmələ gətirir. Mioqlobin *Hb* kimi oksigeni əvvəlki vəziyyətə dönmə səviyyəsində birləşdirir. Oksigen ehtiyatı əzələnin uzunmüddətli fasiləsiz işi zamanı ATF-nin sintezi üçün lazımdır. Bir iş tsiklinə 1 ATF molekulu sərf olunur. Əzələ lifində ATF-in qatılığı 4 mmol/l bərabərdir. Belə enerji ehtiyatı təqəllüsü 1-2 san enerji ilə təmin üçün kifayətdir.

**Əzələ liflərinin növləri.** Skelet əzələlərini əmələ gətirən əzələ lifləri – yığılma sürəti, yorulma, diametri, rəngi və s. görə fərqlənirlər.

Məsələn, mitoxondrilərin miqdarı, mioqlobin, kapilyarların sıxlığı əzələnin rənginin dəyişməsinə səbəb ola bilər. Ənənəyə görə qırmızı və ağ, asta və cəld əzələlər və əzələ lifləri ayırılır.

Əzələnin növü onun tərkibində olan hər hansı bir əzələ lifinin sayından asılı olaraq təyin edilir.

Əzələ lifini növünün aşağıdakı təsnifat kriteriləri vardır: təqəllüsə (fazalı və tonik) yığılma (cəld və asta (ləng)) və oksidləşmə mübadiləsi tipli (oksidləşmiş-qırmızı, qlikolitik-ağ).

Əzələ lifinin 3 növü var: cəld yığılan – qırmızı, tez yığılan – ağ və asta yığılan – aralıq növü. Qısa məsafəli qaçış və tullanma zamanı cəld yığılan asta əzələ lifləri əzələnin uzunmüddətli işi üçün uyğunlaşblar, məsələn, bədənin məcburi düz vəziyyətdə saxlanması və ya marafon qaçışı zamanı əzələlər işə başlayır. Qısamüddətli işlərdə qırmızı, uzunmüddətli hərəkətlər icra edəndə isə ağ və aralıq əzələlər fəaliyyət göstərir.

Deməli, skelet əzələləri növünə görə «qırmızı», «ağ» və ya «cəld», «asta» olur. Belə ki, hər əzələ onun tərkibinə daxil olan əzələ liflərinin spektr növlərinə görə fərqlənirlər. Bu spektr genetik determinə olunur. Bundan təcrübədə əzələ lifi tipinə uyğun yaxın və uzaq məsafəyə qaçan idmançıların seçilməsində istifadə edirlər.

Əzələnin quruluş və funksional vahidi, əzələ hüceyrəsi və ya lifidir.

Çoxlu nüvəsi olan eninəzolaqlı əzələ lifinin uzunluğu santimetrlərlə ölçülür. Bir nüvəsi olan saya əzələnin lifinin uzunluğu isə millimetrlərlə ölçülür.

Quruluşuna görə əzələ hüceyrəsi xaricdən sarkolemma, daxilində isə sitoplazma və nüvədən (eninəzolaqlı əzələdə nüvələrdən) ibarətdir.

Eninə zolaqlı əzələnin sitoplazması iki hissədən: 1) təqəllüs qabiliyyəti olmayan sarkoplazma və 2) yığıla bilən kinoplazmadan ibarətdir. Sarkoplazma mayedir. Kinoplazma protofibril və ya miofilament adlanan tellərdən ibarətdir. Hər miofibrildə orta hesabla 2500 protofibril vardır. Protofibrillər miozin və aktin zülalları molekullarından əmələ gəlirlər. Lakin aktin teli miozinə nisbətən uzundur.

**Əzələnin təqəllüsünün molekulyar mexanizmi.** Skelet əzələsinin 1 qr toxumasının tərkibində 100 mq «yığıla bilən zülal» – aktin və miozin vardır. Sadə əzələ təqəllüsləri zamanı həmin «yığıla bilən» zülalların qarşılıqlı təsir mexanizmini Xakslı və Xanson sürüşən liflər nəzəriyyəsi ilə izah etmişlər.

**Sürüşən liflər nəzəriyyəsi.** Yığıla bilən aktin və miozin zülalları miofibrillərdə nazik və yoğun, yəni diametri az və çox olan miofilamentlər əmələ gətirir. Onlar əzələ hüceyrəsi içərisində bir-birinə qarşı paralel yerləşir (şəkil 5.2, A, B).

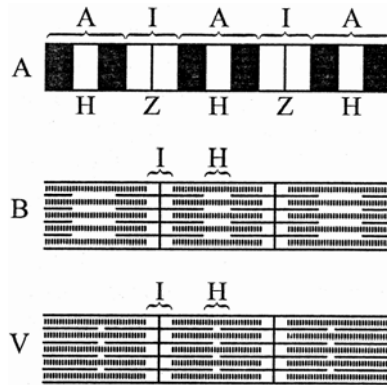
Miofibrillər diametri 1 mkm-ə qədər olan qısalan liflər (filamentlər) dəstəsini təmsil edir.

Əzələ sakit vəziyyətdə olduqda, aktin telinin hər biri ona paralel düzülən iki miozin telinin uclarından arasına daxil olur. Aktin telinin orta hissəsi isə miozin telləri arasına düşməmiş olur. Belə düzülüş sayəsində skelet əzələsində miofibril boyu müxtəlif quruluşlu və müxtəlif optik xassəli, sahələr-disklər əmələ gəlir (şəkil 5.5 A,B,V). Belə ki, yalnız aktin tellərinin orta hissəsindən ibarət olan sahələr adi işıq şüasını birqat sındırdığından mikroskop altında işıqlı görünürlər. Bunlara izotrop disklər (İ) adı verilmişdir. Aktin və miozinin birgə iştirakı olan sahələr isə şüanı

ikiqat sındırır və buna görə də mikroskop altında tünd görünürlər. Həmin sahələrə *anizotrop disklər* (A) deyilir. «H» işarəsi ilə göstərilən açıq H zolağı kiçik sahə olub, aktin tellərdən azaddır. Aktin tellərini birləşdirən tünd Z membranını profibrillər mil kimi dəşib keçdiklərindən o, miofibrildə istinad vəzifəsini görür və əzələ təqəllüsü zamanı lifin daxilindəki eyni təbiətli disklərdən birinin digərinə nisbətən yerdəyişməsinə imkan vermir. Miofibril daxilində Z membranından əlavə miozin və aktin tellərini bir-birilə birləşdirən saysız-hesabsız digər körpüçüklər olduğu da aşkar edilmişdir.

**Eninə körpüçüklərin işi.** Miozin liflərinin başcığı 150 molecula miozindən və 20 nm uzunluğu olan eninə çıxıntılardan ibarətdir. Yığılma zamanı hər bir başcıq (eninə körpüçük) miozin lifini qonşu aktin lifi ilə birləşdirə bilər.

Eninə körpüçüklərin aktin lifi boyunca bir dəfə hərəkəti nəticəsində sarkomer, ancaq  $2 \times 10$  nm, başqa sözlə, təqribən öz uzunluğunun 1%-i qədər qısalır. Lakin qurbağanın əzələsinin izotonik təqəllüsü zamanı sarkomerlər 0,1 san-yə 0,4 mkm, uzunluğu 20% qısalır. Əzələ boşalan zaman miozin başcıqları aktin liflərindən ayrılır. Nəticə etibarilə əzələ boşalan zaman uzunluğunun dəyişməsi fəal deyil, passiv xarakter daşıyır.



**Şəkil 5.5.** A-miofibrillərin-elektron-mikroskop sxemi; I-izotrop disklər; A-anizotrop disklər və H-zolaqları. B qalın miozin və na-

zik aktin tellərinin boşalma vəziyyəti və V-miofibrillərin yığılmış vəziyyəti.

### 5.3. Sinir və əzələnin fizioloji xassələri.

#### *İzotonik və izometrik təqəllüs, əzələ təqəllüsünün növləri*

Sinir və əzələ liflərinin üç ümumi xassəsi vardır. Bu xassələr qıcıqlanma, oyanıcılıq və keçiricilikdən ibarətdir. Bundan başqa əzələ bir də dördüncü xassəyə malikdir ki, o da təqəllüs (yığılıb-boşalma) qabiliyyətidir.

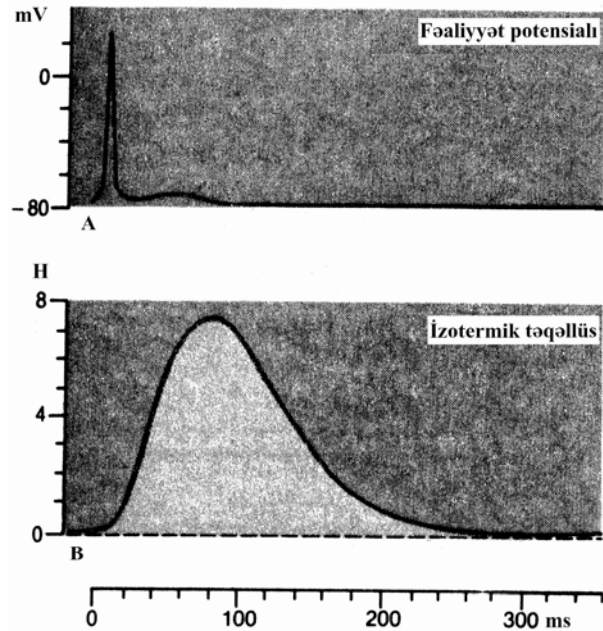
**Qıcıqlanma.** Mühitin orqanizmə göstərdiyi təsirə *qıcıq* deyilir. Qıcığı törədən vasitəyə *qıcıqlandırıcı* adı verilir. Qıcığı başa gətirmək üçün canlıya müəyyən miqdar enerji ilə təsir etmək lazımdır. Təbiətdə başlıca 5 kinetik enerji forması olduğu üçün ona müvafiq olaraq 5 növ qıcıq vardır: *mexaniki, istilik, kimyəvi, elektrik* və *şüa* (ışıq). Canlıların qıcığı qəbul edə bilmək qabiliyyətinə *qıcıqlanma* deyilir. Canlının qıcığa qarşı verdiyi cavaba *oyanma* deyilir. Qıcıqlanma və oyanıcılıq isə hər bir bioloji varlığa xas olan həyat prosesidir. İndi biz bu beş elementin hər birisindən ayrıca danışmalıyıq.

Qıcığı törədən amilə *qıcıqlandırıcı* deyilir. Təbiətdə qıcıqlandırıcının sayı tükənməzdir. Məsələn, mexaniki təsir göstərən bütün cismlər, yanan kibrit, şam, duz, turşu, qələvi, üzvi və qeyri-üzvi məhlullar, daimi, dəyişən, induksion elektrik cərəyanı, Günəş şüası, süni işıq, radiofəal şüalanma (alfa, beta və qamma şüaları, rentgen şüaları), bioloji varlıqlar – heyvanlar, bitkilər, mikroblar, viruslar və s. qıcıqlandırıcı hesab edilir.

**Əzələlərin təqəllüsü.** Skelet əzələsi yığılarkən  $3-4$  kq/san<sup>2</sup> yaxın güc şərf edə bilər. Bir çox əzələlər nisbətən böyük eninə kəsiyə malikdirlər və çox böyük güc şərf edə bilərlər. İnsanın bütün əzələlərinin əmələ gətirə biləcəyi gərginlik təqribən 25 tona yaxındır. Şərf edilən əzələ gücü əzələnin işinin xarici mexaniki şəraitindən asılıdır. Yığılma izotonik və izometrik olur.

Adətən əzələ innervasiya olduğu motoneyronlardan ona fəaliyyət cərəyanı daxil olduqda oyanır; sinir-əzələ sinapsından vasitəsiz daxil olan oyanmanın nəticəsində əzələ də fəaliyyət po-

tensialı generasiya olur. Ancaq təcrübə şəraitində əzələ lifinin bir dəfə vasitəsiz stimulyasiyası mümkündür. Məsələn, qurbağanın izolə olunmuş əzələsini müddəti 1 ms qədər olan elektrik impulsu ilə 1 dəfə qıcıqlandırdıqda, qıcıqlandırma yerindən əzələ lifi boyunca təqribən 1-2 m/s sürəti ilə fəaliyyət cərəyanı yayılacaqdır, həm də bir neçə milli saniyə sonra o yığılacaqdır (şəkil 5.6). Beləliklə, yığılma fəaliyyət cərəyanı ilə, başqa sözlə, lifin membranının oyanması ilə baş verir.



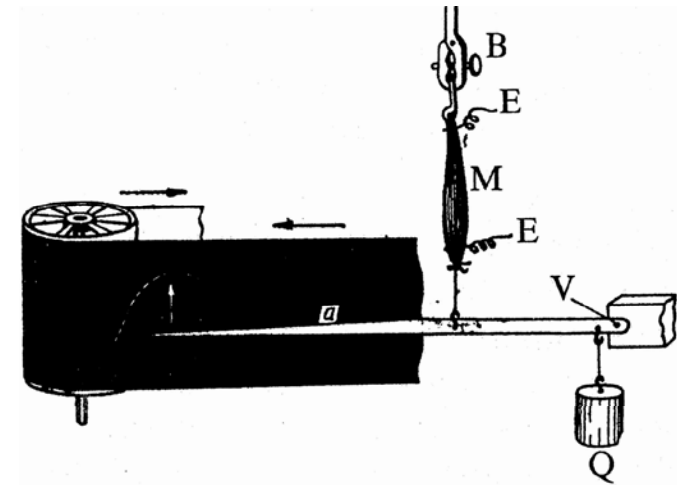
Şəkil 5.6. Fəaliyyət potensialının müvəqqəti hərəkəti və eninəzolaqlı əzələnin izometrik təqəllüsü.

Sadə üsulla əzələnin təqəllüsünün mioqrammasını qeyd etmək və təqəllüsə səbəb olan qıcıq qüvvəsini təyin etmək üçün qurbağa bədənində sinir əzələ preparatı hazırlanır, mioqrafdan asılaraq qeydedici lingə birləşdirilir və kimoqrafın üzərində olan kağıza toxundurulur. Qıcığın təsiri altında əzələ lifinin uzunluğu və ya gərginliyinin dəyişməsinə təqəllüs deyilir. Əgər qıcıq təsiri altında əzələnin uzunluğu dəyişib gərginliyi dəyişmirsə, belə təqəllüsə

izotonik təqəllüs deyilir, çünki əzələ qısalır. Gərginlik daima verilən yükün təsiri altında dəyişməz qalır. Əksinə, uzunluğu dəyişməyib, gərginliyi dəyişilirsə, belə təqəllüsə *izometrik* təqəllüs deyilir. Çünki əzələnin gücü yükünə üstün gəlmək üçün kifayət etmir. Məsələn, əzələ yük qaldırdıqda onun uzunluğu dəyişdiyi halda gərginliyi dəyişmir. Lakin statik iş zamanı izometrik təqəllüs müşahidə olunur. Orqanizmdə təmiz halda izotonik və ya izometrik təqəllüs müşahidə edilmir.

Əgər elektrodları əzələnin üzərinə toxundurub, qıcıq verilməklə təqəllüs əmələ gətirilirsə, vasitəsiz qıcıqlanma, həmin əzələni innervasiya edən sinirin üzərinə toxundurub qıcıq verməklə törədilən qıcığa vasitəli qıcıqlandırma deyilir.

Əzələ təqəllüsünü yazan bu üsul sadə olub, mürəkkəb avadanlıqlar tələb etmir (şəkil 5.7). Lakin alınan məlumat dəqiq olmur. Bu çatışmazlığı aradan qaldırmaq üçün mexaniki dəyişikliyi elektrik cərəyanına çevirən xüsusi cihazlardan məsələn, ossilloqrafdan istifadə edilir. İşıq şüasının köməyiylə fotokimoqraf üzərində aparılan optik qeyd daha dəqiq üsuldur (şəkil 5.8).

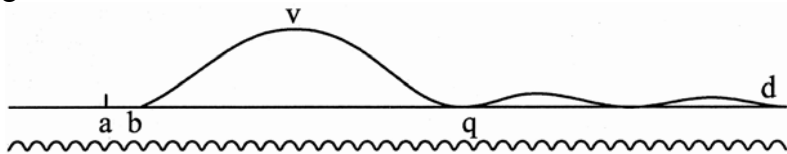


Şəkil 5.7. Əzələnin izotonik qeydi üçün mioqrafiya üsulu. M-əzələ; a-qeydedici link; B-sıxıcı; E-qıcıqlandırıcı elektrodlar; V-yük.

Əzələyə vasitəsiz və ya vasitəli yolla tək bir qıcıq verdikdə əzələ bir dəfə yığılıb-boşalır. Buna əzələnin *tək təqəllüsü* deyilir. Tək təqəllüsün əyrisi kimoqraf üzərində qeyd olunur. Bu da *mioqramma* adlanır. Hər mioqrammada üç dövr latent və ya gizli dövr, yığılma və boşalma dövrləri ayırd edilir (şəkil 5.8).

Latent dövr qıcığın verildiyi andan əzələnin yığılmasına qədər keçən dövrü əhatə edir. Əyridə qalxan qol əzələnin yığılması, enən qol isə boşalmasına uyğun gəlir. Əzələ təqəllüsünün adi mioqrafiyası zamanı latent dövr 0,01 san, yığılma dövrü 0,05 san və boşalma dövrü 0,04-0,05 san-yə bərabər olur. Daha təkmilləşmiş üsulda təqəllüsün optik qeydi zamanı latent dövr qısa, 0,0025 san-yə çatır.

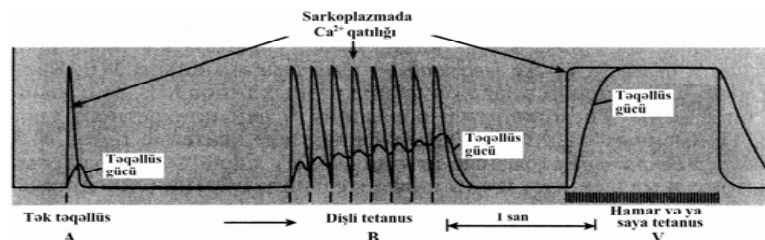
Əzələnin təqəllüsünə səbəb olan qıcıq qüvvəsini təyin etmək üçün sinir-əzələ preparatı hazırlanıb mioqrafa bərkidilir. Tənzimləyici dəstəyi hərəkət etdirməklə cərəyanın qüvvəsini tədricən artırıb elə həddə çatdırmaq olar ki, bu zaman əzələnin ilk və ən minimum təqəllüsü baş versin. Belə qıcıq qüvvəsi *qıcıq qapısı* adını almışdır. Qıcığın qüvvəsini artırmaqla əzələnin maksimum dərəcədə yığılmasını almaq olar. Bu qıcıq qüvvəsi *optimum qıcıq qüvvəsi* adlanır. Əzələnin maksimum təqəllüsünü belə izah etmək olar. Qıcığın qüvvəsi nə qədər çox olarsa, bir o qədər çox lif oyanır. Maksimal təqəllüsdə əzələnin bütün lifləri yığılır.



Yuxarıda göstərdiyimiz kimi, əzələnin tək təqəllüsü ancaq bir qıcıq verdikdə baş verir. Normal şəraitdə tam orqanizmdə tək təqəllüs müşahidə olunmur. Çünki əzələlərə mərkəzi sinir

sistemindən həmişə bir çox qıcıqlar aldıqda buna uzun müddət yığılmaqla cavab verir. Belə təqəllüs *tetanik təqəllüs* və ya *tetanus* adlanır. Tetanik təqəllüs almaq üçün qıcıqlar arasındakı fasilə tək təqəllüs müddətindən qısa olmalıdır və ondan əvvəlki qıcığın təsirindən əmələ gələn təqəllüs qurtarmamış verilməlidir.

İki növ tetanik təqəllüs müşahidə edilir (şəkil 5.9): *dişli tetanus* (B) və *saya tetanus* (V). Növbəti qıcığın təqəllüsün hansı dövrünə rast gəlməsindən asılı olaraq ya dişli, ya da saya tetanus müşahidə olunur.



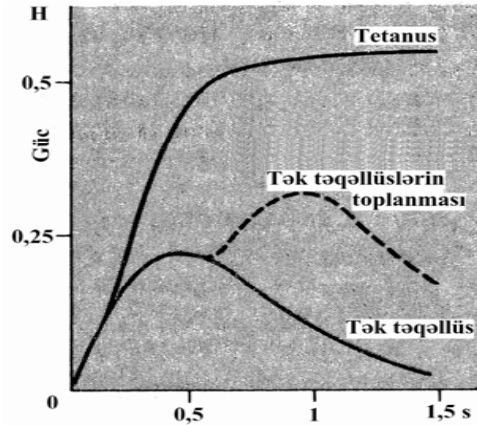
Şəkil 5.9. Müxtəlif tezlikli qıcıqlanmalar zamanı əzələnin təqəllüsü. Tək-tək qıcıqlar – tək təqəllüs (A), nisbətən çoxsaylı – dişli tetanus (B), daha çox – saya tetanus (V) verir.

Növbəti qıcıq əzələ boşalmağa başladığında, lakin hələ tam boşalmadıqda verilsə, əzələ ona yeni yığılma ilə cavab verir. Beləliklə, əzələyə boşalma zamanı gələn növbəti qıcıqlar tetanus əmələ gətirəcəkdir. Dişli tetanus saniyədə 20-30 qıcıq verdikdə qeyd olunur.

Qıcığın tezliyi saniyədə 50-70 olduqda, növbəti qıcıq ondan əvvəlki qıcığın törətdiyi yığılma dövrünə düşəcək və nəticədə əzələ yığılmış vəziyyətdə qalacaq, yəni saya tetanus əmələ gələcəkdir. Buradan aydın olur ki, qıcığın tezliyi nisbətən az olduqda dişli, çox olduqda isə saya tetanus baş verir. Tetanik təqəllüsün hündürlüyü tək təqəllüsün hündürlüyünə nisbətən artıq olur.

**Tək təqəllüs, superpozisiya və tetanusu** müşahidə etmək üçün başqa təcrübəyə baxaq. İzometrik şəraitdə bir dəfə qıcıqlandırma gərginliyin tez artmasına, sonra isə yenidən düşməsinə səbəb olur (tək əzələ təqəllüsü, şəkil 5.9 və 5.10). Əgər, əzələni onun tam boşalmasından sonra yenidən stimulyasiya etsək, ikinci yığılma birincinin üzərinə əlavə

olunacaq və ümumi gərginlik artacaqdır (mexaniki summasiya və ya superpozisiya). Əgər qıvcıq və ya stimullar qısa intervallarla – fasilələrlə verilsə, onda tək təqəllüs tetanik təqəllüslə əvəz olunur.



**Şəkil 5.10.** Qurbağanın əzələsinin ritmik qıvcıqlandırılması zamanı tək təqəllüsün summatsiya və birləşməsi (0°C). Təqəllüsün toplanması zamanı stimullar arasında interval 500 Ms və sayı tetanus zamanı 50 Ms təşkil edir.

Əzələnin yığılması və yük arasında münasibət – izotonik təqəllüs – bu əzələnin daimi gərginlik və yük təsiri zamanı yığılmasıdır. İzolyasiya olunmuş əzələnin bir ucunu sakit vəziyyətdə sıxıcıya bərkidib, digər ucundan isə yük asırıq, yerdəyişmənin ölçüsü onun qısalması ilə mütənasibdir. Belə vəziyyətdə uzunluq dəyişir, gərginlik dəyişir.

Skelet əzələləri əksər hallarda tetanik təqəllüsdə olur. Bu onu göstərir ki, iş vaxtı skelet əzələlərinə hərəkəti mərkəzlərdən fasiləsiz impulslar seli gəlir və tetanik təqəllüsü yaradır. Təkə ürək əzələsi tetanik təqəllüsü vermir. Bunun səbəbi ürək əzələsində skelet əzələsinə nisbətən refrakter dövrün uzun olmasıdır.

Qıvcıq kəsilmə kimi əzələ tamamilə boşalmır. Onun ilk uzunluğu müəyyən müddət ərzində bərpa olunur. Bu vəziyyət *kontraktura* adını almışdır. Kontraktura maddələr mübadiləsi

pozulduqda və ya əzələ zülallarının xüsusiyyətləri dəyişdikdə baş verir.

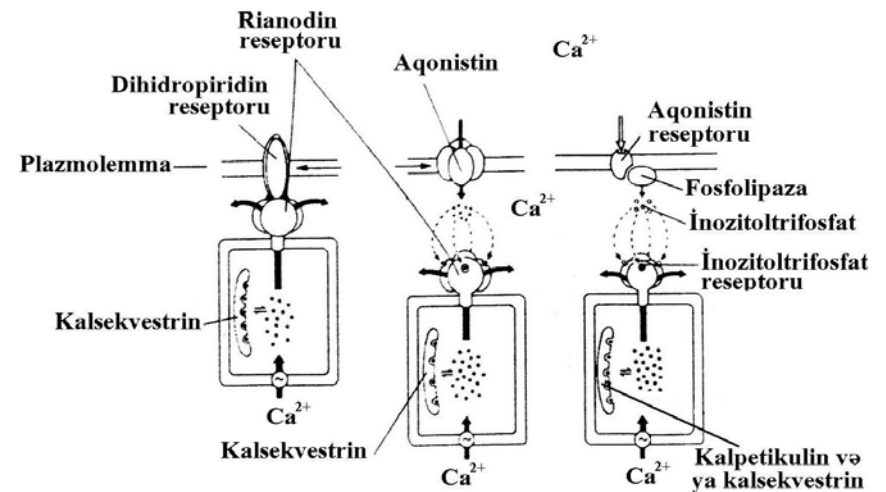
Kontrakturanın xüsusi növü ölümdən sonra əmələ gələn meyit qıvcığıdır.

Tədqiqatlar göstərir ki, tetanik təqəllüsün əmələ gəlməsinin əsasında çoxsaylı qıvcıq göndərərək əzələdə xolinestereza fəallığının azalmasıdır. Ezerin, prozerin kimi xolinestereza fəallığını azaldan maddələr əzələ kontrakturasını xeyli artırır. Skelet əzələsinin fəaliyyəti iradi, sayə və ürək əzələlərinin fəaliyyəti isə qeyri-iradidir. İradi hərəkətlər beyin yarımkürələri tərəfindən tənzim olunur.

#### 5.4. Əzələ təqəllüsündə $Ca^{2+}$ ionlarının rolu

Oyanmış hüceyrə membranından təqəllüs üçün hüceyrənin dərinliyində olan miofibrillərə əmrin verilməsində əsas rolu  $Ca^{2+}$  ionları oynayır.

**Sarkoplazmatik şəbəkə və T-borucuqlar.** Sarkoplazma zəngin endoplazmatik şəbəkəyə malikdir (sarkoplazmatik retikulum – SR) (şəkil 5.11).



**Şəkil 5.11.** Sarkoplazmatik retikulumun çənlərindən  $Ca^{2+}$ -in xarici olması mexanizmi.

Sarkoplazmatik retikulum borucuqlar formasında olub, birbirilə anastomozlaşan və daha çox miofibrillərin boyunca yerləşir.

SR hər sarkomerin ucunda genişlənmiş sahədə əmələ gəlir. İki qonşu sistemlərin ucları arasında *T*-borucuq yerləşir. Bu kompleks (iki ucluq sistemi və *T*-borucuq) «triada» adlanır. Triadalarda əmələ gələn oyanma əzələ lifinin plazmatik membranının fəaliyyət potensialı şəklində son çənlərin membranına ötürülür. SR rianodin reseptorlarını fəallaşdırır ( $Ca^{2+}$  kanal).

SR-modifikasiyalanmış hamar endoplazmatik şəbəkə - kalsium deposu funksiyasını yerinə yetirir. SR-un  $Ca^{2+}$  transport edən ATF-azaları kalsium ionlarını sarkoplazmadan çıxarır (şəkil 5.11).

$Ca^{2+}$  birləşdirici kalsekvestrin zülalı SR-un daxilində yerləşir. Rianodin reseptorları ilə əmələ gəlmiş kalsium kanalları  $Ca^{2+}$ -mu depodan sarkoplazmaya qovur.

**$Ca^{2+}$  deposu.** Bir çox hüceyrələrin hamar endoplazmatik şəbəkəsinin çənləri daima sitoplazmadan  $Ca^{2+}$ -un qovulması yolu ilə onlarda  $Ca^{2+}$ -in toplanmasına ixtisaslaşırlar. Belə depolar skelet və ürək əzələsində, neyronlarda xromafin hüceyrələrdə, yumurta və endokrin hüceyrələrində vardır.

Hüceyrə daxili vasitəçi,  $Ca^{2+}$  qatılığının dəyişməsi nəticəsində müxtəlif siqnal (hormonlar, neyromediatorlar, böyümə faktoru) hüceyrələrin fəallığına təsir edir. Məsələn, əzələ elementlərinin yığılma şərti sitozolda  $Ca^{2+}$  qatılığının kəskin yüksəlməsi şəraiti hesab edilir. Bunun üçün SR-nun  $Ca^{2+}$  ehtiyatı çənlərindən əmələ gəlmiş xüsusi depolarda  $Ca^{2+}$  toplanması zəruridir. Çənlərin içində  $Ca^{2+}$  birləşdirici zülallar vardır.

Çənlərin membranında  $Ca^{2+}$  deposunda  $Ca^{2+}$  nasosu və  $Ca^{2+}$  kanalı var.

Əzələ lifinə  $Ca^{2+}$  iynə vasitəsilə yeridilməsi onların yığılmasına səbəb olur.  $Ca^{2+}$  miofibrilə birbaşa təsirini nümayiş etdirmək üçün intakt canlılara nisbətən, hüceyrə membranı pozulmuş və ya çıxarılmış lif daha əlverişlidir. Sarkolemması təcrid edilmiş əzələ lifini tərkibində ATF və ATF-azanı aktivləşdirmək

üçün  $10^{-6}$  M ionlaşmış kalsium olan məhlul içərisinə saldıqda o təqəllüs edir. Bu şəraitdə miozin liflərinin eninə körpüçükləri ATF-in daimi parçalanması hesabına aktin liflərlə tsiklik qarşılıqlı təsirdə ola bilər. Əgər fəallaşdırıcı amil olan  $Cu^{2+}$  mühitdən xaric etsək, ATF-azanın fəallığı sıxışdırıldığı və nəticədə eninə körpüçüklərlə aktin arasında qarşılıqlı təsir yox olduğu üçün miofibrillər boşalır.

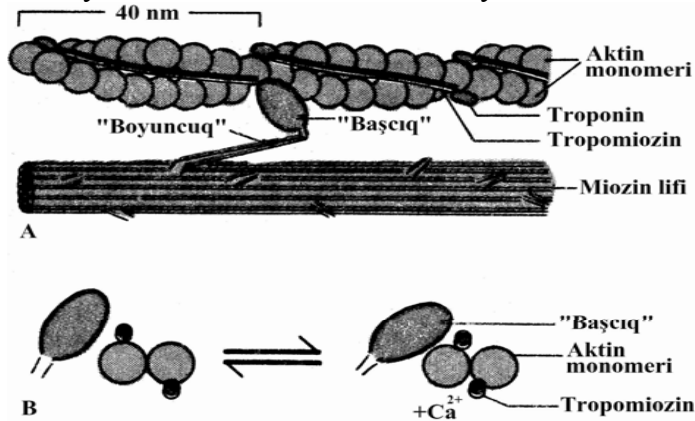
Əgər  $Ca^{2+}$  qatılığı məhlulda  $10^{-6}$ - $10^{-5}$  M çatdırılarsa, sarkoleması olmayan lifdə yığılma qüvvəsi və ATF-aza aktivliyi tədricən bərpa olunur və miofibrillər yenidən yığılır. Kalsium ionlarının təsiri ilə əzələ lifinin fəallaşması mexanizminə aktin liflərinin strukturunu nəzərdən keçirməklə asan başa düşmək olar. Uzunluğu 1 mkm, diametri 5-7 nm olan hər bir belə filament, biri digərinə sarılmış yoğunluğu 5 nm olan iki aktin monomerindən ibarətdir. Əgər iki ayaqqabı şunurunu götürüb, hər bir şunurda 14 şunurcuq olmaq sayı ilə bir-birinə vintvari sarısaq, oxşar struktur (filamentə) almaq olar (şəkil 5.12,A). Araları təqribən 40 nm olan aktin zəncirləri tropininin sferik formalı molekulasını daşıyır, həm də iki zəncirin arasında tropomiozin lifləri yerləşir. Rentgenstruktur analizi əsasında aparılan tədqiqat işinin köməkliyi ilə məlum olmuşdur ki, miofibrillər boşalma vəziyyətində, başqa sözlə,  $Ca^{2+}$  olmadıqda, tropomiozinin uzun molekulları elə yerləşir ki, eninə miozin körpüçüklərinin aktin liflə birləşməsinə blokada edir. Əksinə olaraq,  $Ca^{2+}$  təsiri altında tropomiozin molekulları, aktin monomerləri zəncirləri arasındakı yarığın dərinliyinə elə enir ki, eninə körpüçüklərin birləşməsi üçün sahə ayrılır. Nəticədə eninə körpüçükləri aktin liflərinə (şəkil 5.12,B) birləşir, ATF parçalanır və əzələ qüvvəsi inkişaf edir.  $Ca^{2+}$ -in troponinə təsiri zamanı da, tropomiozinə təsirinə oxşar fəallaşma mexanizmi müşahidə edilir.

Hüceyrə orqanoidləri arasında əlaqə yaradan xüsusi bir mikrosistem də vardır ki, buna sarkoplazmatik retikulum deyilir. Həmin sistemin bir ucu əzələ hüceyrəsinin H zolaqları səviyyəsində miofibrilin boylama oxuna perpendikulyar qoşulmuş, digər ucu isə hüceyrə xarici mühitə çıxışıdır.

Sarkoplazmatik retikulumun membranında ATF enerjisi hesa-

bına işləyən kalsium nasosu olur, hansı ki,  $Ca^{2+}$  mioplazmadan uzununa borucuqlara aktiv daşınmasını həyata keçirərək boşalmış əzələdə onun qatılığını  $10^{-7}$  m qədər azaldır.

Tək impuls ilə təqəllüs qısamüddətli olur (şəkil 5.3, 5.8), fəallaşdırıcı  $Ca^{2+}$  ionlarının kalsium nasosunun vasitəsilə geriye sarkoplazmatik retikulum kanalına daşınması nəticəsində əzələnin boşalması baş verir. Mioplazmadan  $Ca^{2+}$  ionlarının xaric edilməsi onların qatılığının  $10^{-7}M$  qədər davam edir. Bununla miozin – ATF-azasının fəallığı ilə, aktin və eninə körpücük arasında qarşılıqlı təsiri yox edilir və aktin liflərindən ayrılır.



**Şəkil 5.12.**  $Ca^{2+}$  təsiri zamanı miofibrilin fəallaşması. A-Lifin uzununa kəsiyində. B-aktin və miozin lifləri.  $Ca^{2+}$  tropininlə birləşdikdən sonra onlar həm də onun eninə kəsiyində tropomiozin aktinin iki monomeri arasındakı novçaya düşür, eninə körpüçüklərin birləşdiyi sahəni açır.

**Tək əzələ təqəllüsü zamanı kalsiumun xaric olması.** Blinks əməkdaşları ilə (1978) işıqsaçan ilbizdən zülal ekborini aldılar. Hansı ki, bu zülal ekborin  $Ca^{2+}$ -la qarşılıqlı təsirdə olanda işıq saçır. Təcrid olunmuş əzələ lifinə bu zülalı ineksiya etdikdən sonra izometrik bərkidib, elektrik cərəyanı ilə 100 və ya 200 ms intervalla qıcıqlandırırıq. Yüksək həssaslığa malik fotometr (fotogücləndirici) köməkliliklə hüceyrədaxili  $Ca^{2+}$ -un azad olması ilə müşayiət edilən ekvorin lüminessensiyası (ışığın da saçması) qeyd edilmişdir (şəkil 5.13).

Şəkil 5.13-də stimulyasiyanın tezliyini 5 hs, 10 hs və 20 hs arasında verdikdə tək təqəllüsü, dişli və tetanik təqəllüsün əmələ gəlməsini müşahidə etmək olar.

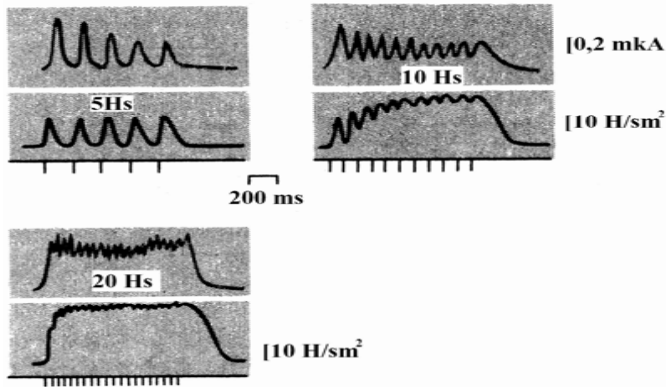
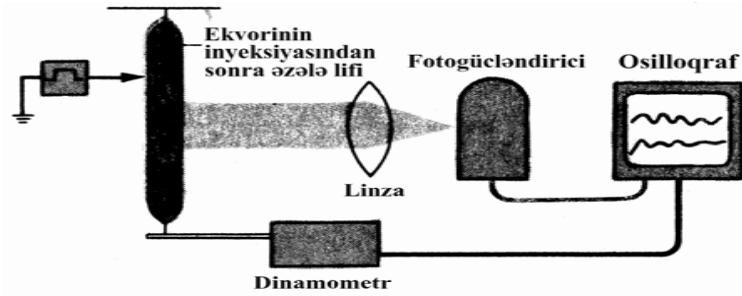
Stimulyasiyanı 5 hs tezlikdə verdikdə o, qısamüddətli olur, belə ki, ion nasosu bir azdan mioplazmada olan  $Ca^{2+}$  geriye sarkoplazmatik retikuluma vurur; belə rejimdə əzələ təqəllüs edir. Lakin 10 hs tezliyi ilə ritmik qıcıqlandırma zamanı (ikinci stimül birincidən 100 ms sonra daxil olur) lif tam boşala bilmir. İkinci yığılma birinci stimuldan sonrakı qalıq yığılmanın üzərinə, üçüncü – ondan əvvəlkinin və s. üzərinə yığılır və təqəllüs dişli olur.

Tək təqəllüsün summası həm təqəllüs tsiklinin, həm də tək təqəllüsün qalıq hündürlüyünün maksimal gərginliyində böyüməyə aparır, lakin  $Ca^{2+}$  hüceyrədaxili səviyyəsi onların hər birindən sonra sakitlik vəziyyətindəki səviyyəsinə qaydır.

**Tetanus zamanı  $Ca^{2+}$  xaric olması.** Əgər stimül çox yüksək tezliklə (20 hs) daxil olarsa, həmin stimulların arasındakı intervallarda  $Ca^{2+}$  səviyyəsi yüksək olaraq qalır, ona görə ki, kalsi nasosu bütün ionları sarkoplazmatik retikulun uzununa sisteminə qaytara bilmir. Bu səviyyədə tək təqəllüs tamam itir. Bu vəziyyət dəyişməzsə və ya stimullar arasındakı fasilə (və ya hüceyrə membranındakı fəaliyyət cərəyanı) tək təqəllüsün uzunluğunun 1/3-dən az olanda tetanus da müşahidə olunur.

«Hamısı və ya heç nə» qanununa skelet əzələsinin cəld təqəllüs edən lifləri tabe olur.

Aşağı qıcıq qapısı qüvvəsində olan qıcıqlar fəaliyyət cərəyanının yaranmasına və  $Ca^{2+}$  sarkoplazmatik retikuldən xaric olmasına təsir etmir. Elə ki, qıcığın qüvvəsi hədd qıcığı səviyyəsindən üstün olur, həm nəql olunan fəaliyyət cərəyanı yaranır, həm də  $Ca^{2+}$  maksimal xaric olması baş verir. Bu isə sonra qıcığın qüvvəsinin artırılmasından asılı olmayan və əzələnin maksimal təqəllüsünə səbəb olur (şəkil 5.8). Yəni sonra qıcığın qüvvəsini nə qədər artırısaq da, əzələ əvvəlki qüvvədə olan qıcığa maksimal yığılma ilə cavab verir. Lakin bütün əzələ lifində oynanma «hamısı və ya heç nə» qanununu, ancaq hədd qıcığından daha artıq qıcıq verdikdə mümkün ola bilər.



**Şəkil 5.13.** Əzələ lifindən  $Ca^{2+}$  hüceyrə daxilinə xaric olmasını nümayiş etdirən təcrübə. Qurbağanın əzələ lifini vasitəsilə 0,5 ms müddətində, 5, 10, 20 hs texniki cərəyanın impulsu ilə qıcıqlandırma zamanı stimulyasiyanın tezliyini dəyişən zaman summasiyanın hiss olunması və tək təqəllüsün tetanusa (dişli) qədər yayılması izometrik yığılma əzələnin eninə cizgisində.

Fazalı təqəllüs edən skelet əzələ liflərindən fərqli olaraq, tonik təqəllüs edən əzələ lifləri «hamısı və ya heç nə» qanununa tabe olmur.

Əzələnin, yerli, dəyişməyən, lakin geridönən yığılmasına kontraktura (və ya ölü qıcıməsi) deyilir. O tetanusdan fəaliyyət potensialının yayılmasına görə fərqlənir. Bu kofein kontrakturasında da müşahidə olunur. Belə ki, kofein fizioloji olmayan qatılıqda əzələ lifinə daxil olaraq, membranda oyanma əmələ gətirmədən, sarkoplazmatik retikuldan  $Ca^{2+}$  çıxararaq nəticədə kontrakturaya səbəb olur.

K-kontrakturası – kaliumun xarici məhlulda qatılığından asılı olur.

**İnsan orqanizmində əzələ qüvvəsinin tənzimi. Hərəkə vahid.** Hərəkə vahid bir motoneyronun və onun innervasiya etdiyi əzələ lifləri qrupundan ibarətdir. Yəni hərəkə motoneyronun ayrılan sinir şaxələri əzələ liflərinə daxil olub, onlarla mionevral sinapslar vasitəsilə əlaqə yaradır.

Hərəkə sinirin innervasiya etdiyi əzələ lifləri qrupuna *hərəkə vahid* deyilir. Deməli, hər bir hərəkə sinir lifinin çoxlu şaxələrlə əzələ lifləri ilə sinaptik əlaqəyə girir. Eyni hərəkə sinirin şaxələrlə innervasiya olunan əzələ lifləri qrupuna *hərəkə vahid* deyilir. Bir hərəkə vahidin tərkibində liflərin sayı 10-dan 3000-ə qədər ola bilər. Dəqiq hərəkətləri təmin edən göz əzələlərinin və əl barmaqları əzələlərinin hərəkə vahidləri 10-25 əzələ lifindən ibarətdir. Onların hər biri bir neçə sinir lifi ilə innervasiya olunur. Dəqiq nəzarətə ehtiyacı olmayan əzələlərin hərəkə vahidlərini 2000-dən 3000-ə qədər liflər təşkil edir. Nəli əzələnin hərəkə vahidində 1500-ə qədər lif olur. Hərəkə vahidin maksimal qüvvəsi isə gözün xarici düz əzələsi üçün 0,001, çiyinin ikibaşlı əzələsi üçün isə 0,5-dir.

Əzələ qüvvəsi nəinki MSS fəallaşdırıcı təsirindən, həm də əzələ işlədiyi çox yüksək dərəcəli xarici mexaniki şəraitindən də asılıdır. Əzələ təqəllüsü onda artan qüvvənin ölçüsündən asılı olaraq, uzunluğun azalmasına *auksotonik təqəllüs* deyilir. Onun qüvvəsi, izometrik təqəllüsdən çox az olur. Əzələni boşalmış vəziyyətdə hər iki ucundan elə bərkidirlər ki, aktivləşməsi zamanı gərginliyini ölçəndə liflərin uzunluğu dəyişməsin. Lakin hətta belə bir vəziyyətdə belə əzələ lifinin yığıcı elementi vətərə əzələdaxili elementlərlə (ola bilsin miozin başcığı) qüvvə ötürür.

## 5.5. Kimyəvi enerjinin mexaniki enerjiyə çevrilməsi

A.Xaksli və Q.Xaksliyə görə əzələnin qısalmasının fiziki mexanizmi aktin tellərinin miozin telləri arasında sürüşməsidir.

Əzələnin təqəllüsü fəaliyyət potensialı ilə, yəni lifin membranının oyanması ilə baş verir.

Əzələyə MSS-dən hərəkəti sinirlərlə sinir impulsu daxil olduqdan sonra həmin əzələnin təqəllüsünü təmin edən fiziki və kimyəvi mexanizmlər işə düşür. Bu zaman sinir impulsu sinapsın presinaptik membrandan bioloji fəal maddənin – asetilxolinin ifrazına səbəb olur. Asetilxolin sinaps boşluğundan subsinaptik membranaya diffuziya edərək, onun ionlara qarşı keçiriciliyini dəyişir. Nəticədə əmələ gələn postsinaptik membranda qütbləşmə prosesinin pozulmasının kritik anında fəaliyyət potensialı əmələ gəlir. Əmələ gələn fəaliyyət potensialı isə əzələ lifinin oyanmasını və təqəllüsünü təmin edən proseslər üçün başlanğıc təkan olur. Nəticədə əzələ yığılır və boşalır.

Elektrofizioloji tədqiqatlarla müəyyən edilmişdir ki, əzələ lifinin Z membranı olan sahəsinə zəif elektrik qıcığı verdikdə izotrop disk kiçilir. Belə güman edilir ki, fəaliyyət potensialı miozin və aktin tellərinin qarşılıqlı təsirindən ibarət təqəllüs mexanizmini Z membranı olan sahələrdən işə salır.

**Təqəllüsün kimyəvi mexanizmləri.** Mürəkkəb fermentativ kimyəvi proses olan əzələ təqəllüsünün əsasında triger mexanizmi durur. Bu mexanizmə görə əvvəlki prosesdə parçalanmış kimyəvi maddələr sonrakını işə salır, sonrakı isə əvvəlki mərhələdə parçalanmış maddələri bərpa edir.

Aktinin miozinlə qarşılıqlı əlaqəsindən aktinomiozin kompleksi əmələ gəlir və adenazintrifosfat turşusunu çox sürətlə parçalayır.

Fəaliyyət potensialının təsirindən sarkoplazmatik retikulumdan çıxmış olan  $Ca^{++}$  ionlarının təsirindən adenazintrifosfataza fermenti fəallaşdırıb, adenozintrifosfatı adenazindifosfor (ADF) və fosfor turşularına qədər parçalayır. Bu zaman əmələ gələn enerjinin bir qismi aktin tellərinin miozin telləri arasında sürüşməsini

təmin edir, digər qismi isə fosfor turşusunun heksoza ilə birləşərək heksozamonofosfatın əmələ gəlməsində istifadə olunur. Fəaliyyət potensialı yox olan kimi  $Ca^{++}$  ionlarının retikuldan kənara çıxması da dayanır. Miofibrilin boşalması üçün  $Ca^{++}$  ionları sitoplazmanı tərk etməli və yenidən retikula toplanmalıdır.  $Ca^{++}$  ionlarının gah retikuldan xaricə, gah da retikulun daxilinə axını «kalsium nasosu»nun işlə təmin edilir.

ATF-in resintezi üçün əzələ lifindəki kreatin fosfatın kreatinə və fosfor turşusuna parçalanmasından alınan enerji lazımdır. Həmin enerjinin hesabına kreatin fosfatın özündən ayrılan fosfat qrupu ADF-lə birləşir və ATF bərpa olunur. Eyni zamanda enerjinin müəyyən hissəsi heksozamonofosfatın süd və fosfor turşularına ayrılmasına sərf olunur. Bu reaksiyadan ayrılan enerji isə kreatinin fosfor turşusu ilə birləşərək kreatin fosfatın qismən bərpasına istifadə edilir. Lakin ATF resintezi üçün digər enerji mənbəyi həm də anaerob (oksigenizsiz) və aerob (oksigenin iştirakı ilə) qlikoliz prosesləridir.

ATF və kreatin fosfatın parçalanması və bərpası, qlikogenin süd turşusuna qədər parçalanması anaerob mərhələdə gedir. Sonrakı reaksiyalar isə yalnız aerob mərhələdə baş verir. Belə ki, süd turşusunun 1/6 hissəsi aerob şəraitdə suya və karbon qazına qədər parçalanır. Bu zaman son məhsullara ayrıldığına görə qismən azalan enerji mənbəyi qlikogendir.

Əzələ işində ayrılan enerjinin bir hissəsi əzələnin təqəllüsünə sərf olunduğu halda, qalan hissəsi istiliyə çevrilir. Enerjinin əzələ təqəllüsünə sərf olunan, yəni istiliyə çevrilməyən qisminə  *faydalı iş əmsalı* deyilir. Bu əmsal insanın skelet əzələsində orta hesabla 15-20% təşkil edir. Əzələni məşq etdirmək yolu ilə faydalı iş əmsalını insanda artıraraq 30-35%-ə, heyvanda isə 50%-ə çatdırmaq mümkündür.

İstiliyin əmələ gəlməsi və müddəti iki mərhələyə bölünür: 1) başlanğıc istilik; 2) bərpa istiliyi. Anaerob şəraitdə gedən birinci mərhələ ikinciyə nisbətən 1000 dəfə qısadır. O əzələnin oyanmasından başlayıb bütün təqəllüs boyu (boşalma dövrü də daxil olmaqla) davam edir. İkinci mərhələ boşalmadan bir neçə dəqiqə

sonra baş verir və aerob şəraitdə gedərək gecikmiş və ya bərpa istiliyi adlanır.

Birinci mərhələ bir neçə hissələrə – substratın oyanmasına, yığılmasına və boşalmasına müvafiq gəlir.

Əzələnin təqəllüsü zamanı əmələ gələn istiliyin 65-70% yığılma, qalan 30-35%-i isə boşalma dövrünə müvafiq gəlir. Əzələ təqəllüsündən ayrılan ümumi istiliyin 60%-i aerob, qalan 40%-i isə anaerob proseslər hesabındadır.

İkinci mərhələ – istilik əmələ gəlməsinin bərpa mərhələsi adenazintrifosfatın resintezini təmin edən kimyəvi proseslərlə əlaqədardır.

ATF əzələ təqəllüsünün vasitəsiz enerji mənbəyidir. Düzünü desək, əzələnin təqəllüsü zamanı ATF-in ADF-ə və AMF-ə qədər hidrolitik parçalanması belə nəticəyə gəlməyə şübhə doğurmur.

Bütün digər enerji əmələ gətirən reaksiyalar, məsələn, sulukarbonların aerob və anaerob parçalanması və kreatinə fosfatın parçalanma çökməsi o prosesi vasitəsiz təmin edə bilmir, onlar əsas enerji mənbəyi ATF-in fasiləsiz əmələ gəlməsinə səbəb olur.

Əzələnin təqəllüsü zamanı ATF-in parçalanma sürətini ATF-in resintezini metabolizmə uyğun gələn zəhərlə blokada etməklə müəyyən etmək olar. Qurbağanın təcrid olunmuş əzələsində, bir dəfə maksimum stimulyasiya etməklə əzələnin izotonik təqəllüsünə səbəb olduqdan sonra maye azotda tez dondurulmuş 1 qr bişməmiş kütləsində 2,6 mkmol ATF olduğu halda, stimulyasiya edilməmiş kontrol əzələdə – 2,9 mkmol ATF olur. Deməli, ADF və AMF-in əmələ gəlməsi üçün 0,3 mkmol istifadə olunub. Deməli 0,3 mkmol ATF parçalanması zamanı ayrılan enerji əzələnin izotonik yığılması və istilik ayrılması üçün kifayət edir.

ATF hidrolitik parçalanır və bunun hesabına əzələdə olan xüsusi ferment – miozinin ATF-azası köməkliyi ilə əmələ gələn enerji istifadə olunur, həm də bu proses aktinin vasitəsilə fəallaşır. Zülal strukturu aktin və miozin birbaşa əzələnin mexaniki təqəllüsündə iştirak edir, ATF isə əzələdə yeganə maddədir ki, onunla bilavasitə utilizasiya oluna bilər. Beber və Portselə aktin və miozinin yığıla bilən gələbənzər liflərini almaq nəzərdə tutulub; bu

liflər (aktinomiozin lifləri) ATF-dən enerji mənbəyi kimi istifadə edərək canlı əzələ kimi yığılma qabiliyyətinə malik olur. Bu əzələ təqəllüsü zamanı ATF-nin bilavasitə iştirak etdiyini göstərir.

İndi elmə məlumdur ki, aktin ilə qarşılıqlı təsirə girən miozin başcığının özü ATF-ni parçalamaq üçün katalitik fəal mərkəzə malikdir. Aktin  $Mg^{2+}$  iştirakı ilə miozin ATF-azasını fəallaşdırır. Nəticə etibarilə miozin başcığının fəallaşdırıcı zülal-aktin ilə birləşdiyi halda  $Mg^{2+}$  iştirakı ilə ATF parçalanır və ADF, AMF ayrılır. Hər bir dövrdə eninə körpücüyün birləşməsi-ayrılması zamanı ATF ancaq bir dəfə parçalanır.

**ATF-in təsir mexanizmi.** Ola bilsin ki, sonda ATF eninə körpüçüklərlə qarşılıqlı təsirdə olan yığıcı zülallar aktin və miozin ayrılması üçün enerji verir. Bundan həmin dəqiqə sonra miozin başcığı aktindən ayrılır, ATF isə ADF və fosfata parçalanır. Hidrolizin məhsulu isə qısa müddət ərzində katalitik mərkəzlərə birləşmiş halda qalır. Bu eninə körpücüyün aktin ilə yenidən birləşməsi üçün lazımdır. Belə ki, bu müddətdə ADF və fosfatın xaric olması baş verir. Sonra yeni fazanın başlaması üçün eninə körpücüyün ayrılması, onunla ATF-in yeni molekulası birləşməlidir. Əzələ təqəllüsünü təmin edən eninə körpüçüklərin ritmiki fəallığı, başqa sözlə onların aktinlə birləşməsi və ondan ayrılması fazası ancaq ATF-in hidrolizi zamanı mümkündür. Bu isə ATF-azanın aktivliyi fazasında mümkündür. Əgər ATF-in parçalanması blokada olunarsa, onda körpüçüklər aktinlə birləşə bilmir, gərginlik müqaviməti və əzələ lifinin qüvvəsi sıfıra bərabər olur və əzələ boşalır. Əzələnin yığılması və boşalmasında ATF-in rolunu aydınlaşdırmaq üçün Veber və b. qliserollu su məhlulu ilə əvvəlcə əzələ lifindən bütün endogen ATF çıxarılmışdır. Belə ki, əzələ fəaliyyətindən qalır, yenidən ATF məhluluna salındıqda fəaliyyətə başlayır.

**Əzələnin energetikası.** Əzələnin fəallaşması  $Ca^{2+}$  hüceyrədaxili qatılığının artması, əzələnin təqəllüsünə və ATF-in daha çox parçalanmasına səbəb olur. Bununla əlaqədar əzələdə metabolizmin intensivliyi 100-1000 dəfə yüksəlir.

Bir mol ATF-in hidrolizi 48 kC enerji verir. Lakin onun 40-

50%-i iş üçün mexaniki enerjiyə, qalan 50-60%-i əzələnin yığılması zamanı ayrılan istiliyə sərf olunur. Bununla əlaqədar yüksək istilik alınır.

Beləliklə, faydalı iş əmsalı miofibrildə ATF-in elementar yaranması zamanı 40-50%, lakin təbii şəraitdə əzələnin mexaniki işində çox az 20-30% təşkil edir.

Görülən iş nə qədər çox davam edərsə, bir o qədər çox enerji əmələ gəlir və nəticədə daha çox enerji mənbələri (sulukarbon, yağ) və oksigenədən istifadə olunur.

Belə qanunauyğunluq, xüsusilə, dağı enərkən deyil, dağa qalxarkən yorğunluğun, daha çox tərləmənin, təngənəfəsliyin səbəbini izah edir.

Uzunmüddətli müntəzəm əzələ fəaliyyəti zamanı oksigenli fosfatlaşma hesabına ATF-in aerob regenerasiyası baş verir. Bunun üçün lazım olan enerji sulukarbon və yığılan parçalanması hesabına ayrılır. Bununla əlaqədar ATF-in əmələgəlmə və parçalanma sürəti bərabərdir. Belə ki, ATF-in hüceyrədaxili miqdarı ( $\approx 5\text{mM}$ ), kreatinofosfatın ( $\approx 30\text{mM}$ ) miqdarı daimidir. Uzunmüddətli idman hərəkətləri zamanı əzələdə ATF-in parçalanması, sakit vəziyyətə nisbətən 100-1000 dəfə çoxdur. Nəticə etibarilə uzunmüddətli iş zamanı vəziyyətin sabit saxlanması ATF-in sintez sürətinin, onun istifadə olunma sürəti ilə paralel olduqda mümkündür. Bununla da, əzələ toxumasında  $\text{O}_2$  tələbatı sakit vəziyyətlə müqayisədə 50-100 dəfə artır. Ona görə ki, 1 mol ATF-in əmələ gəlməsi buna uyğun əzələdə qlikogenin parçalanma sürəti də artır. Uzunmüddətli işə uyğun olan səviyyədən daha çox ATF qısamüddətli cəhd zamanı (qaçışın final mərhələsi) anaerob yolla qlikogenin əlavə olaraq, başqa sözlə, qlikolizi nəticəsində ola bilər (cədvəl 5.1).

**İnsanın skelet əzələsində düzünə və düzünə olmayan enerji mənbəyi**

Enerji mənbəyi	Əzələnin miqdarı, Mmol/qır	Enerji əmələ gətirən reaksiyalar
ATF (adenazintrifosfat)	5	ATF → ADF + AMF
KF (kreatinofosfat)	11	KF + ADF ↔ ATF + K
Qlükoza (qlikogenin tərkibində olan monoma)	84	Primvatdan laktataya qədər anaerob parçalanma Primvatdan $\text{CO}_2$ və $\text{H}_2\text{O}$ qədər aerob parçalanma
üçqliseridlər	10	$\text{CO}_2$ və $\text{H}_2\text{O}$ qədər oksidləşmə

Bununla əlaqədar olaraq aerob mexanizmi ilə aerob tənzimləmədə uzunmüddətli işdən, ATF 2-3 dəfə tez, əzələnin mexaniki işi 2-3 dəfə çox əmələ qəlir. Ola bilsin ki, sprinter stayerdən iki dəfə tez qaça bilər ( $\approx 10\text{ms}$ ).

Anaerob proses nəinki, qısamüddətli ekstrimal qüvvəni həm də uzunmüddətli əzələ işinin başlamasına lazım olan enerjini təmin edir ki, bu da artan yükə qarşı oksidləşmə (və qlükoza) sürətinə adaptasiya üçün müəyyən qədər vaxt tələb olunur.

Bərabərləşdirici vəziyyət vahid vaxt müddətində oksidləşdirici fosforlaşma yolu ilə ancaq 0,5-2 dəq sonra ATF-ə azaldığı qədər ATF əmələ gəldikdə başlayır («ikinci tənəffüs»).

Bu dinamik bərabərliyə çatmaq və ATF-in hüceyrədaxili miqdarını sabit saxlamaq üçün ATF loman reaksiyası ilə ADF və kreatinofosfatdan (cədvəl 5.1) resintez davam edir.



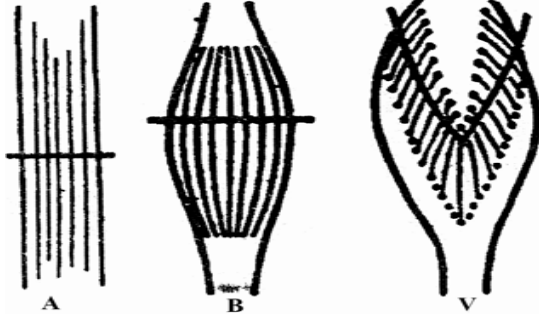
Laktatın (süd turşusunun) bir hissəsi miokarda oksidləşir, müəyyən hissəsi isə daha çox qaraciyərdə qlikogeninin sintezi üçün istifadə olunur.

## 5.6. Əzələnin işi, mütləq qüvvəsi, yorulması və tonusu

Əzələlər heç bir yük qaldırmadıqda, xarici müqaviməti dəf etmədikdə belə gərginliyini dəyişərək müəyyən iş görürlər. Bu

şəraitdə əzələlər bədəni və ya onun hər bir hissəsini müəyyən vəziyyətdə saxlayırlar.

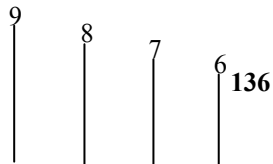
**Əzələnin işi.** Müxtəlif yüklərin təsiri altında əzələnin işini və yorulmasını (orta yük, maksimal yük və mütləq qüvvəni) hesablamaq üçün qurbağa bədənindən sinir-əzələ preparatı hazırlayıb mioqrafa birləşdiririk (şəkil 5.14). Əzələ təqəllüs edərkən ondan yük asılmışdırsa, o zaman əzələ müəyyən iş görmüş olur.



Şəkil 5.14. Əzələlərin quruluş sxemi. A-paralel lifləri olan əzələ; B-iyəbənzər əzələ; V-lələkli əzələ.

Əzələnin işi qaldırdığı yükün miqdarı (kq, qr) və hündürlüyündən asılı olaraq (m, sm, mm) kiloqrammetr, qram-santimetr və qram-millimetrlərlə, yəni qaldırılan yükün miqdarının hündürlüyünə vurulmasından alınan rəqəmlə ölçülər. Bir kiloqrammetr dedikdə bir kiloqram yükün bir metr hündürlüyə qaldırılması nəzərdə tutulur. Qurbağanın əzələləri yükü nisbətən az hündürlüyə qaldırıqları üçün əzələlərin işini adətən qram-millimetrlərlə, yəni yükün ağırlığını (qramlarla) santimetrə vuraraq aşağıdakı formula ilə hesablayırlar. Yəni əzələnin işi müəyyən yükü, müəyyən məsafəyə qaldırmaqdan ibarətdir. Yəni riyazi şəkildə  $A=PH$ . Burada: A – əzələnin gördüyü iş; P – qaldırdığı yük; H – hündürlüyü göstərir.

Yükü tədricən artıraraq müxtəlif vaxtlarda nə qədər yük qaldırdığını ölçüb əzələnin işini hesabladıqda, onun maksimal faydalı işi ən çox yük qaldırdığı zaman görmədiyi aşkar olur. Bu nisbət cədvəldə göstərilən rəqəmlərdən aydın nəzərə çarpır.



					5	4	3	2	1	
P	0	20	40	60	80	100	120	140	180	qr
A=PH	0	160	280	360	400	400	360	280	180	qr

Cədvəl 5.2

P (qr)	0	20	40	60	80	80	100	120	160	
H (mm)	9	8	7	6	5	4	3	2	1	
A (qrmm)	0	80	140	240	300	320	300	240	160	
		160	280	360	400	400	360	280	160	

Beləliklə, yüklər içərisində eləsi tapılır ki, məsələn, 80 q, yükü 5 mm hündürlüyə qaldırıqda əzələ ən çox faydalı iş görür. Buna orta yük qanunu da deyilir.

Əzələnin qaldırdığı axırıncı yükə onun *qüvvəsi* deyilir. Ən çox faydalı iş verən yükə *orta yük* deyilir. Əzələnin mütləq qüvvəsini təyin etmək üçün əzələni qaldıra bildiyi maksimum yükü onun en kəsiyinin sahəsinə bölmək lazımdır. Alınan qiymətləri aşağıdakı düsturda yerinə qoyub mütləq qüvvəni tapırıq:

$$F = \frac{Pm}{\pi r^2}$$

Burada: F – əzələnin qüvvəsi, Pm – maksimal yük,  $\pi=3,14$  sabit ədəd, r – radiusdur.

Aparılan təcrübələrdən məlum olmuşdur ki, ən faydalı iş əmsalı yük, nə çox, nə də az, orta qüvvəli olanda alınır (cədvəl 5.3).

Cədvəl 5.3

#### Yükün qısalma və ya görülən iş təsiri

Yük, qr	3	5	9
Qısalma, sm	0,5	0,36	0,12
İş, qr-sm	1,2	1,8	1,1
Təqəllüsün müddəti, san	0,55	0,48	0,4

Qeyd: Məlumat qurbağanın 3 sm dəri əzələsində 0 °C-də ləngidilmiş yüklə

tək izotonik təqəllüsü üçündür. İzometrik təqəllüs qüvvəsi 0,12 H.

Tək təqəllüsdə yük ilə iş arasında münasibət cədvəl 5.3-də verilən rəqəmlərə daha yaxın olur. Lakin ləngidilən yük zamanı tək əzələ təqəllüsündə məsafə və iş, ləngidilən yüklə tetanusa nisbətən az olur, belə ki, birinci halda fəallıq dövrü tetanus vaxtı olduğu qədər əzələnin qısalması dövründə həddindən çox azdır.

Uzun əzələ yığıldıqda yükü daha çox hündürə qaldırır, deməli çox iş görür.

Orqanizmin adi fizioloji şəraitində əzələ öz uzunluğunun 5%-i qədər yığılır. Əzələnin işi nəinki əzələ liflərinin uzunluğundan, həm də təcrübə şəraitində verilən qıcığın qüvvəsindən də asılıdır. Qıcıq qüvvəsini tədricən artırıqda əzələnin yığılma qüvvəsi də artır. Lakin müəyyən vaxtdan sonra qıcıq qüvvəsinin artırılması təqəllüsə təsir etmir. Çünki əzələdə də fəaliyyət potensialı tərəfindən oyanmanın əmələ gəlməsi «hamısı və ya heç nə» qanununa tabedir. Əzələnin qüvvəsini təyin etmək üçün onun maksimal dərəcədə yığılmasını verən qıcıq qüvvəsi tətbiq edilməlidir.

Əzələnin maksimal dərəcədə təqəllüs etdirə bilən qıcıq verməklə və müxtəlif yüklər asmaqda onun daha qaldıra bilmədiyi yük təyin edilir.

5.14-cü şəkildə göstərilədiyi kimi əzələlər müxtəlif quruluşlu olur. Buna görə də əzələnin en kəsiyi ilə bütün liflərin en kəsiyi həmişə uyğun gəlmir.

Bütün liflərin en kəsiyi 5.14-cü şəkildə göstərilədiyi kimi təyin edilir. Ancaq bütün liflərin en kəsiyinin kvadrat santimetrlərlə ölçüsü təyin edildikdən sonra əzələnin qaldırdığı yük həmin ölçüyə bölünür və beləliklə də əzələnin mütləq qüvvəsi təyin edilir. Hesablamalar göstərmişdir ki, insanın nəli əzələsinin mütləq qüvvəsi  $5,9 \text{ kq/sm}^2$ -ə, bazunu bükən əzələnin  $8,1 \text{ kq/sm}^2$ , çeynəmə əzələlərinin –  $10 \text{ kq/sm}^2$ , bazunun ikibaşlı əzələsinin –  $11,4 \text{ kq/sm}^2$ , bazunun üçbaşlı əzələsinin –  $16,8 \text{ kq/sm}^2$  və saya əzələlərinin  $1 \text{ kq/sm}^2$ -ə bərabərdir. Lələkli əzələlər böyük fizioloji kəsiyə malik olduğundan çox güclü olurlar.

**Əzələ tonusu.** Sakit halda insanın ətraf əzələlərinin sinirlərində çox az gərginlikli fəaliyyət potensialı qeydə alınır.

Hər bir əzələ öz anatomik quruluşuna görə çox uzana bilər, lakin nədənsə uzanmayıb bir qədər yığılmış halda qalır ki, bu onun tonusudur. Bəs belə olduqda əzələni boşalıb həqiqi uzunluğa çatmağa qoymayan nədir? Aparılan elektrofizioloji tədqiqat göstərir ki, buna səbəb əzələlərə fasiləsiz surətdə mərkəzi sinir sistemindən və ilk növbədə onurğa beyninin ön buynuzlarında yerləşmiş motoneyronlardan (hərəkəti neyronlardan) gələn qıcıqlardır. Bəs o halda motoneyronları kim qıcıqlandırır? Onları qıcıqlandıran əzələlərdə yerləşən əzələ oxlarında və hərəkət aparatının digər hissələrində (vətərlərdə, bağlarda və s.) yerləşmiş proprioceptorlardan gələn qıcıqlardır. Beləliklə, tonusun nəticəsində əzələnin yığılması (gərilməsi) hərəkət aparatındaki proprioceptorları oyadır, bu oyanma da öz növbəsində afferent sinirlərlə gedərək onurğa beynindəki motoneyronları oyadır, beləliklə, impulslar dövrünü yaranır, başqa sözlə desək, əzələnin tonusu reflektor təbiətə malik olub, sonrakı tonusu təmin edir. Brondjestin aşağıdakı təcrübəsilə bu impulslar dövrünü sübut etmək olar. Əgər spinal qurbağada bir tərəfdən onurğa beyninin hissi köklərini kəssək, o zaman həmin tərəfdə tonusun itdiyi və pəncənin sallandığı müşahidə ediləcəkdir. Oturaq sinirin tərkibində əzələlərə gələn hərəkəti sinirləri kəssək, yenə də eyni nəticə əldə etmiş olarıq. Onurğa beyninin zədələnməsi isə pəncənin hər tərəfdən sallanmasına səbəb olacaqdır.

Beləliklə, əzələlərin tonusunu yaradan onurğa beynidir. Lakin bununla belə baş beyninin ayrı-ayrı şöbələri isə onurğa beyninə göndərdikləri qıcıqlar vasitəsilə tonusu azaldıb-çoxalda, başqa sözlə, onu nizama sala bilərlər.

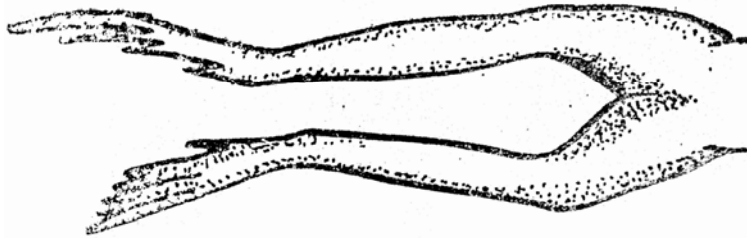
Əzələnin tonusu bəzi amillərdən asılı olaraq dəyişə bilər. Belə amillərdən biri insanın oyaq və ya yuxuda olmasıdır. İnsan yatan zaman mərkəzdən gələn qıcıqların miqdarı azaldığından tonus da azalır.

Əzələlər nisbi sakit halında, tamamilə boşalmır, gərgin vəziyyətdə qalırlar ki, buna *tonus* deyilir. Nisbi sakit halında

əzələnin tonusda qalmasına səbəb, onurğa və baş beyində yaranan sinir impulslarıdır.

Əzələlərin tonusunun tənzimi iradidir, insan istədiyi vaxt əzələlərini gərginləşdirə və boşalda bilir.

Eninəzolaqlı əzələlərin tərkibində tetanik və tonik liflər olur. Əzələ tonusu və təqəllüsü əsasən retikulyar formasıyanın beyin qabığına fəallaşdırıcı və onurğa beyinə ləngidici təsirindən asılıdır. Məsələn, spinal qurbağada ətraf əzələləri tonusda olur. Əgər onurğa beyinə arxa köklərdə əzələ reseptorlarından daxil olan sinir impulsların, arxa kökləri kəsməklə ora daxil olmasını, ön kökləri kəsməklə əzələlərə cavab siqnallarının gəlməsinin qarşısını alsaq, əzələlərə sinir impulsları gəlmədiyi üçün onlar tamamilə boşalır. Əzələlər tonusdan düşür, yəni boşalır, ətraflar sallanır (5.15).



Şəkil 5.15. Qurbağada arxa köklər birtərəfli kəsildikdən sonra aşağı ətrafda tonusun itməsi.

### 5.7. Saya əzələ hüceyrələri və təqəllüsü

**Saya əzələlərdə təqəllüs aktı.** Saya əzələlərin tərkibində olan saya əzələ hüceyrələri boş və borulu orqanların əzələ divarın əmələ gətirir. Saya əzələ hüceyrəsində eninə zolaqlar yoxdur. Çünki miofilamentlər eninəzolaqlı əzələyə xas olan miofibrinləri əmələ gətirmir. Skelet əzələsini təqəllüs etdirən minimum qıcıq qüvvəsi saya əzələnin və ürək əzələsinin təqəllüsünə səbəb ola bilmir.

Skelet əzələsinin avtomatiya qabiliyyəti ürək əzələsinin və daxili orqanların saya əzələlərinə nisbətən zəifdir.

Yuxarıda deyildiyi kimi, ali heyvanların və insanların orqanizmində saya əzələləri daxili orqanların, qan damarlarının divarında və dəridə yerləşmişdir.

Saya əzələlərin təqəllüsünü skelet əzələlərinin təqəllüsündən fərqləndirən onun son dərəcə yavaş təqəllüs etməsidir. Məsələn, saya əzələ təqəllüsünün latent dövrü skelet əzələsinin latent dövründən 300 dəfə çoxdur. Saya əzələlərdə təqəllüsün yığılma və boşalma dövrü də çox yavaş cərəyan edir. Məsələn, adadovşanınin mədəsinin təqəllüsü 5 san, qurbağanın mədəsi isə 1 dəq davam edir. Xüsusən təqəllüsün yığılma dövründən sonra gələn boşalma dövrü daha uzun sürür. Saya əzələ üçün xarakter olan cəhət onun uzun müddət yığılmış halda qalması və bu zaman heç bir yorğunluq əlaməti aşkara çıxarmamasıdır. Belə təqəllüs tipi tonik fəaliyyət adlanır. Saya əzələlərin uzun müddət tonik təqəllüs vəziyyətində olması xüsusən boş orqanların sfinktorlarında özünü daha aydın göstərir. Onların tonik təqəllüsü orqanın möhtəviyyətinin xaricə çıxmasına mane olur. Ödün öd kisəsində, sidiyin sidik kisəsində toplanması, nəcisün düz bağırsaqla formalaşması bununla təmin olunur. Qan damarlarının və xüsusən arteriya və arteriolların divarlarında yerləşən saya əzələlər də kəskin tonusa malikdir. Arteriya divarlarındakı əzələ qatı onun mənfəzini, qan təzyiqinin səviyyəsini, orqanların qan təchizatını nizama salır. Saya əzələlərdən çoxunun fəaliyyət potensialının amplitudası kiçik olub, 60 mv-ə bərabərdir, halbuki, skelet əzələlərində bu 120 mv təşkil edir, fəaliyyət potensialının müddəti də çox olub, 1-3 san-yə bərabər olur.

Aparılan tədqiqat göstərir ki, tək əzələ təqəllüsünü, ancaq laboratoriya şəraitində almaq olar. Təbii vəziyyətdə, sağlam adamlarda heç vaxt tək əzələ təqəllüsünə təsadüf edilmir. Çünki tək əzələ təqəllüsü üçün tək-tək qıcıqlar lazımdır. Təbii şəraitdə isə skelet əzələlərinə qıcıq göndərən mərkəzi sinir sistemidir. Mərkəzi sinir sistemi heç vaxt tək-tək qıcıq törədə bilmir. O, daima topa-topa, yaylım atəşli qıcıqlar göndərir. Məlum olduğu kimi, yaylım atəşli qıcıqlara qarşı isə əzələ, ancaq tetanik təqəllüslərlə cavab verir. Zahirən tək əzələ təqəllüsü kimi görünən

təqəllüsün özü belə qısamüddətli tetanusdan ibarətdir. İş burasındadır ki, tetanik təqəllüs olmasa idi, biz iş görə bilməzdik, belə ki, fəhlə əlində çəkc saxlaya, heç bir yükü daşıya, idmançı heç bir statik iş görə bilməzdi (ştanqçı ştanqı sinəsi üzərində və ya başı üstündə, ağırlıq qaldıran ağırlığı saxlaya bilməzdi). İnsanın bütün əzələləri tetanik təqəllüsə qabildir. Yalnız ürək əzələsi tetanus vermir. Ürək əzələsi ancaq tək əzələ təqəllüsü verir. Bunun nəticəsində o ritmik surətdə sistola və diastola edir. Əgər ürək əzələsi tetanus versə idi, o zaman yığılmış halda qalardı, qanı müntəzəm surətdə aortaya verə və qan təzyiqini lazımı səviyyədə saxlaya bilməzdi.

Beləliklə, skelet əzələsi tək qıcığa qarşı tək təqəllüslə, çoxsaylı qıcığa qarşı isə tetanik təqəllüslə cavab verdiyi halda, ürək əzələsi qıcığın sayından və qüvvəsindən asılı olmayaraq, oyanmaya səbəb ola bilən qıcıq qüvvəsinə qarşı maksimum yığılmaqla, tək təqəllüs etməklə cavab verir.

**Saya əzələ hüceyrələrinin morfoloqiyası.** Saya əzələ hüceyrələrinin quruluşu – uzunsov, iyvari, çox vaxt çıxıntılı olur. Uzunluğu 20 mkm – 1 mm qədərdir (məsələn, hamiləlik zamanı uşaqlığın saya əzələ hüceyrələri). Mərkəzdə oval nüvə yerləşir Sarkoplazmada nüvənin qütblərində mitoxondrilər, azad ribosomlar, SR (sarkoplazmatik retikulum) yerləşir. Miofimentlər hüceyrənin uzununa oxu boyunca yerləşir.

Hər bir saya əzələ hüceyrələri bazal membranla örtülüb.

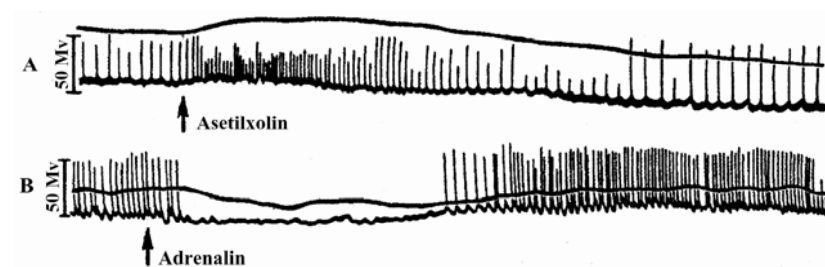
**Yığılma aparatı.** Stabil aktin lifləri əsasən saya əzələ hüceyrələrinin uzununa oxu boyunca yerləşir və sıx cisimlərə bağlanır. Qalın miozin liflərinin və aktin və miozin liflərinin birgə təsirini kalsium deposundan (SR) daxil olan  $Ca^{2+}$  ionları aktivləşdirir.

Yığılma aparatının mütləq komponentləri – kalmomodulin ( $Ca^{2+}$  birləşdirici zülal) kinaza və fosfotazasıdır.

**Innervasiya.** Saya əzələ hüceyrələrini sinapatik və hissəvi olaraq parasimpatik (xolinerqik) sinir lifləri innervasiya edir. Neyromediatorlar sinir liflərinin varikoz terminal genişlənmələrindən hüceyrəarası boşluğa diffuziya edirlər.

Plazma molekulundakı neyromediatorlar onların reseptorları ilə sonrakı birgə təsiri saya əzələ hüceyrələrinin yığılmasına ya boşalmasına gətirib çıxarır.

Boşluqlu orqanların çoxu sinsit quruluşlu saya əzələlərdən təşkil olunmuşdur və o, fəaliyyət potensialının yavaş dalğalarının heç bir maneə olmadan bir lifdən digərinə yayılmasını təmin edir. Belə ki, bunlar simpatik və parasimpatik sinir lifləri ilə təchiz olunurlar (şəkil 5.16). Parasimpatik sinirin qıcıqlandırılması boşluqlu orqanların sekretor fəaliyyətini artırır, simpatik sinir isə ləngidir.



Şəkil 5.16. Asetixolin (A) və adrenalinə (B) qarşı saya əzələlərinin reaksiyası.

Adrenalinin təsirindən damar divarlarının saya əzələləri yığılırsa, mədə-bağırsaqların saya əzələləri, əksinə, boşalır. Asetixolin isə bu qrup əzələlərə əks təsir göstərir.

Saya əzələlər uzunmüddətli mütləq refrakter dövrə, əksinə, skelet əzələləri isə qısa refrakter dövrə malikdir.

**Humoral requlyasiya.** Müxtəlif saya əzələ hüceyrələri membranına asetixolin, histanin, aqriopeptin, anquotenzin reseptorları, adreno reseptorlar və digərləri daxildir. Aqonistlər saya əzələ hüceyrələri membranında öz reseptorları ilə birləşərək saya əzələ hüceyrələrinin yığılmasına və ya boşalmasına səbəb olurlar.

**Saya əzələ hüceyrələrinin yığılması.** Aqonist (adrenalin, noradrenalin, anqiotenzin vazopressin) öz reseptoru vasitəsilə  $C_p$  zülalı ( $C_p$ ) aktivləşdirir, o isə öz növbəsində C fosfolipazanı

fəallaşdırır. C-fosfolipaza inozitoetritofosfatın (İTF) əmələ gəlməsini katalizə edir. İTF Ca depolarından  $Ca^{2+}$  qovulmasını stimullaşdırır. Sarkoplazmada  $Ca^{2+}$  konsentrasiyasının yüksəlməsi sayə əzələ hüceyrələrinin yığılmasına səbəb olur.

**Saya əzələ hüceyrələrinin boşalması.** Aqonist (atripeptin, tridikinin, histamin, VİP) reseptorla birləşib C-zülalı fəallaşdırır, o isə öz növbəsində adenilatsiklazanı fəallaşdırır. Adenilatsiklazaya TsAMF-nin əmələ gəlməsini katalizə edir. TsAMF-Ca deposuna  $Ca^{2+}$  dolduran kalsium nasosunun işini gücləndirir. Sarkoplazmada  $Ca^{2+}$  konsentrasiyası azalır və sayə əzələ hüceyrələri boşalır.

Saya əzələ hüceyrəsi iyvarı formada olub, uzunluğu təqribən 50-400 mkM, diametri 2-10 mkm olub, xüsusi hüceyrəarası əlaqələrlə (desmosomlar) birləşmişdir. Onlar kollagen liflər sarılmış tor əmələ gətirir. Miozin və aktin liflərinin qeyri-düzgün paylanmaması səbəbindən, bu hüceyrələr ürək və skelet əzələsi üçün xarakterik olan eninəzolaqlı deyil, iyvarı formalıdır. Onlar da həmçinin mifilamentlərin bir-birinə nisbətən sürüşməsi hesabına qısalır. Lakin sürüşmə sürəti və ATF-ın parçalanması burda eninəzolaqlı əzələyə nisbətən 100-1000 dəfə aşağıdır. Bununla əlaqədar olaraq sayə əzələ həm yorulmaya, həm də bədənin çox enerji itkisinə səbəb olmayan uzunmüddətli təqəllüsə daha yaxşı uyğunlaşmışdır.

Saya əzələnin yığılması (dartılması) zamanı onun gərginliyi əvvəlcə kəskin artır, sonra isə tədricən enir.

Saya əzələ özünün plastikliyi sayəsində həm qısalmış, həm də dartılmış vəziyyətdə tam boşala bilər (məsələn, sidik kisəsi). Arteriyaların, toxum axarlarının, həmçinin kirpikli əzələnin sayə əzələsinin aktivliyi zəif və ya heç olmur. Bağırsaqlar əzələlərindən fərqli olaraq onların fəallığı miogen təbiətli deyil, neyrogendir, başqa sözlə, bu əzələlərə vegetativ sinir sistemini sinirlərlə daxil olan impulslara əsaslanır.

Sinir impulsların daxil olması nəticəsində xaric olan mediatorlar diffuziya yolu ilə effektor hüceyrəyə daxil olur və onları fəallaşdırır – arterial və toxum axarlarında tetanusabənzər

yığılmasına səbəb olur. Damarın izolə edilmiş əzələsinə noradrenalin ilə təsir etdikdə düzlənmiş təqəllüsə səbəb olur.

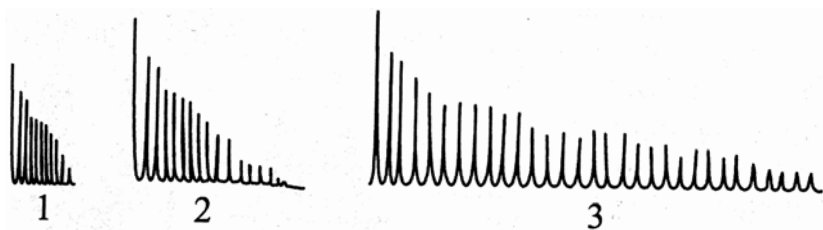
**Saya əzələnin işinin idarə olunması.** Saya əzələnin idarə olunması da ona ikili şəkildə olan təsirin göstərilməsinə (məhkəmləndirici və ya zəiflədici) əsaslanmışdır. Məhz buna görə də skeletin hər bir eninə zolaqlı əzələsindən onun yığılmasına təkan verən bir sinir keçdiyi halda, daxili orqanların sayə əzələlərinə yığılmanı və zəiflədilməni əmələ gətirən iki sinir daxil olur. Vegetativ sinir sisteminin simpatik və parasimpatik sinirləri ikili şəkildə olan antoqonistik innervasiyanı həyata keçirirlər. Məsələn, mədə, bağırsaqlar, bronx və sidik kisəsinin divarlarının əzələlərinin yığılması parasimpatik sinirlər vasitəsilə güclənir, simpatik sinirlər vasitəsilə isə zəiflədilir. Qan damarları, uşaqıq borusu, sidik kisəsinin dəri və sfinkterinə isə simpatik sinirlər əks təsir göstərərək, onların yığılmasını gücləndirirlər. Saya əzələli orqanlar həm sinir idarəetməsinin, həm də humoral tənzimləyicilərin təsirinə məruz qalırlar. Məsələn, adrenalin damarların əzələsinin yığılmasına, mədə və bağırsaqlar əzələsinin zəifləməsinə səbəb olur.

**Elektromexaniki yığılma.** Saya əzələ hüceyrəsinin oyanması ya hüceyrə membranının cərəyandan asılı kalsium kanallarından  $Ca^{2+}$  daxil olmasının çoxalmasına ya da hüceyrədaxili «ikinci vasitəçinin» inozitolfosfatın təsiri ilə  $Ca^{2+}$  sarkoplazmatik retikulumdan xaric olmasına səbəb olur. Hər iki halda sarkoplazmada  $Ca^{2+}$  qatılığının artmasına və deməli, yığıcı ürək və skelet əzələsində olduğu kimi, sayə əzələlərdə də həmişə  $Ca^{2+}$  hüceyrədaxili qatılılığı  $10^{-7}$  M aşağı olduqda boşalır. Lakin onların boşalması həddindən artıq tədricən baş verir, ona görə ki,  $Ca^{2+}$  ionlarının hüceyrə membranından xaric olması və sarkoplazmatik retikulum tərəfindən udulma sürəti burda zəifdir.

## 5.8. Əzələnin yorulması

*Yorulma* – fiziki və zehni əmək növlərindən birinin təsiri nəticəsində yaranan oyanmanın (fəaliyyət potensialının) MSS-nə

uzunmüddətli ritmik təsiri nəticəsində əvvəlcə mionerval sinapsın, sonra MSS-nin, nəhayət, əzələnin iş qabiliyyətinin müvəqqəti azalmasına deyilir. Yorulma fəaliyyətdə olan orqanın funksiyasının müvəqqəti aşağı enməsi deməkdir. Bu az və ya çox davam edən istirahətdən sonra aradan qalxır. Əzələyə daxil olan sinir uclarının – mionerval sinapsların yorulmasını müşahidə etmək üçün əzələni curare zəhərilə zəhərləyib vasitəsiz qıcıqlandırmaq lazımdır. Əzələnin yolurlmasını müşahidə etmək üçün qurbağa bədənindən sinir-əzələ preparatı hazırlanır və miofrafa birləşdirilərək tərəzi gözündən yük asılır. Ritmik şəkildə verilən qıcıqların qıcıq qüvvəsindən, tezliyindən və müddətindən asılı olaraq təqəllüsün latent dövrü uzanır, amplitudası tədricən azalır və nəhayət itir. Bunu tam qurbağadan hazırlanan preparatın üzərində müşahidə etmək olar. Qıcığın tezliyi çoxaldıqca yorulma daha tez əmələ gəlir (şəkil 5.17).



**Şəkil 5.17.** Müxtəlif tezlikli qıcıqlar zamanı yorulmanın sürəti. 1- saniyədə bir qıcıqdan yorulma; 2-iki saniyədə bir qıcıqdan yorulma; 3- dörd saniyədə bir qıcıqdan yorulma.

Tam qurbağada yorulmanı müşahidə etmək üçün qurbağanın aşağı ətraflarından birində bud-oma oynağı nahiyəsinə yaxın oturaq sinirini (*n. ischaticusu*) tapıb, altından liqatura keçirilərək bağlanır və mərkəzi ucu kəsilir. Sonra *M. castronemusun* vətəri sümükdən ayrılaraq manivellanın qarmağına keçirilir və oturaq sinirinə qıcıq verilərək əzələ yorudulur.

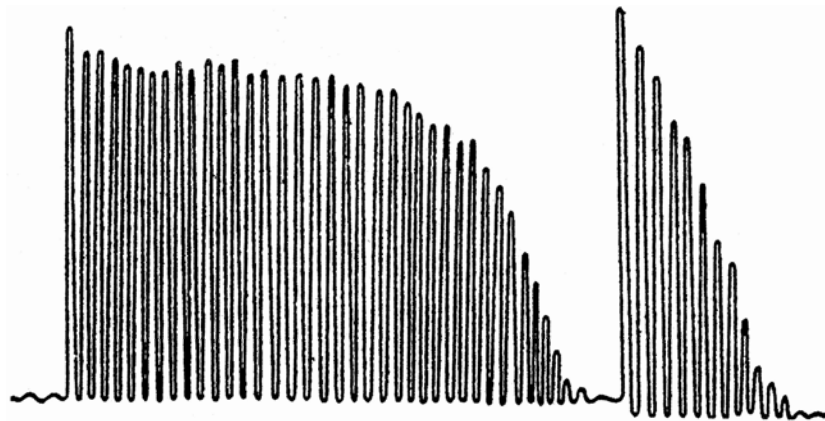
İnsan üzərində əzələlərin yorulmasını *erqoqraf* adlanan cihaz vasitəsilə təyin edirlər. Bunun erqoqrafın lingindən 3-4 kq yük asılır. Sonra barmaq vasitəsilə yük qaldırılıb-endirildikcə karandaş

kağız üzərində barmaq əzələsinin işini qeyd edir. Alınan yazı *erqoqramma* adlanır. Bu prosesə erqoqrafiya deyilir. Erqoqrammaların amplitudasının qiymətinin azalması və sonra barmağın yükü qaldıra bilməməsi onun yorulmasını göstərir. Yorulmanı izah etmək üçün bir neçə nəzəriyyə irəli sürülmüşdür. Bəziləri yorulmanı iş nəticəsində enerji ehtiyatının (ATF, KF, qlikogen) tükənməsi ilə (tükənmə nəzəriyyəsi), bəziləri oksigen çatışmazlığı ilə (boğulma nəzəriyyəsi), digərləri isə əzələ təqəllüsü zamanı əmələ gələn parçalanma məhsullarının (fosfat, süd və karbonat turşuları) toplanması ilə (zəhərlənmə nəzəriyyəsi) izah edirlər. Lakin bu nəzəriyyələrdən heç biri yorulmanın tam izahını vermirdi. Çünki onlar sinir sisteminin rolunu nəzərə almırdılar. Belə ki, vasitəli yolla sinir əzələ preparatının qıcıqlandırılması göstərmişdir ki, yorulma əzələ liflərinin özündə deyil, mionerval sinapslarda baş verir. Yalnız bundan sonra bilavasitə əzələ lifini qıcıqlandırdıqda əzələ yorulur. N.Y.Vvedenski xüsusi təcrübələrlə reflektor təsir nəticəsində əzələ yorulmasını müşahidə etmişdir. Tam qurbağa bədənində yorulmanı müşahidə etmək üçün kəsilmiş oturaq sinirin mərkəzi ucunu qıcıqlandırmaqla əzələlərin yorulmasını əldə etmək mümkün olmuşdur. Elektrodları yorulmuş əzələnin üzərinə toxundurub qıcıqlandırdıqda əzələ əvvəlki qüvvəsi ilə cavab vermişdir. Buna görə belə bir nəticəyə gəlmək olar ki, yorulma ilk növbədə əzələdə deyil, MSS-də sinir mərkəzlərində əmələ gəlir (sinir lifi əslində yorulmur). Deməli, ilk növbədə MSS, sonra mionerval sinaps və bunun ardınca əzələ lifləri yorulur.

Tələbələrin zehni işinin yorulmaya təsirini öyrənmək üçün A.Masso imtahanından əvvəl və sonra tələbələrin erqoqrammasını ayıraraq müqayisə etdikdə zehni işdən sonra iş qabiliyyətinin kəskin azalmasını müşahidə etmişdir.

Qurbağa əzələsində yorulma əmələ gətirdikdən sonra vegetativ sinir sisteminin qurbağanın bel nahiyəsindəki simpatik sinir lifini qıcıqlandırarkən əzələdə iş qabiliyyətinin olması müşahidə olunmuşdur. Uzunmüddətli zehni və fiziki əməkdən sonra yorulmanın qarşısını almaq üçün passiv və fəal istirahətdən

istifadə edirlər. Məsələn, L.M.Seçenov iş zamanı yorulmuş sağ əlin əzələlərinin iş qabiliyyətini, sol əlin iş görməsilə əvəz olunması yolu ilə sağ əlin əzələlərinin istirahət etməsinə üstünlük vermişdir. O, MSS-ndə əmələ gələn yorulmanı passiv istirahətlə deyil, açıq havada gəzməklə, idman hərəkətləri etməklə aradan qaldırmağa üstünlük vermişdir. Deməli, zehni yorulmanı aradan qaldırmaq üçün fəal istirahəti məsləhət görmüşdür. İ. P.Pavlov zehni işdən sonra həmişə qorodki oynamağa, velosiped sürməyə üstünlük vermişdir.



Şəkil 5.18. İmtahandan əvvəl və sonra tələbələrdə 6 saat ərzində yorulma əyrisi – erqoqrammalar (A.Massoşa görə).

Məlum olmuşdur ki, iş qabiliyyəti fəal istirahət zamanı passiv istirahətə nisbətən daha tez bərpa olunur.

## SINIR SISTEMI

6.1. Sinir hüceyrələrinin  
təkamül prosesində formalaşması

Yer üzündə çoxhüceyrəli heyvan orqanizmləri təxminən milyard il bundan əvvəl meydana gəlmişdir. Əsasən oturaq həyat tərzini keçirən hidrapoliplər və sərbəst hərəkətli meduzalar çoxhüceyrəli heyvan orqanizmlərinin ən primitiv nümayəndələridir. İlk sinir hüceyrələri məhz bu heyvanların orqanizmində əmələ gəlmişdir. Bağırsaqlıqlular tipinə mənsub olan hidranın səthi müdafiəedici epitel hüceyrələrilə örtülmüşdür. Həmin hüceyrələr ilk vəziyyətlərində həm də hissi funksiyasını yerinə yetirən törəmələrə malik olmuşlar. Belə hüceyrələrin bir qismi öz şəklini dəyişərək ektodermanın dərinliyinə keçmiş və çıxıntılı quruluş forması və yüksək oyanıqlıq qabiliyyəti qazanmışdır və tədricən müxtəlif sinir sistemi tiplərini əmələ gətirmişdir.

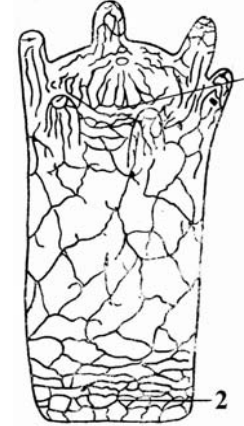
Sinir sistemi öz filogenezi inkişafında dörd mərhələ keçmişdir.

Sinir sisteminin təkamülündə (filogenezi) rast gəlinən ilk quruluş forması səpkin və ya diffuz sinir sistemidir. Onun ən tipik növünə bağırsaqlıqlularda (hidralarda) rast gəlinir (şəkil 6.1). Hidranın sinir hüceyrələri yaxşı inkişaf etmiş heyvan orqanizminin sinir hüceyrələrindən o qədər də fərqlənmir. Onlar əsl neyron funksiyasına – siqnalları nəql etmək və yenidən işləmək funksiyasına malikdir. Hiss və hərəkət neyronları arasında aralıq neyronlara (interneuronlara) rast gəlinir, onlar həmin hüceyrələri bir-birilə əlaqələndirir.

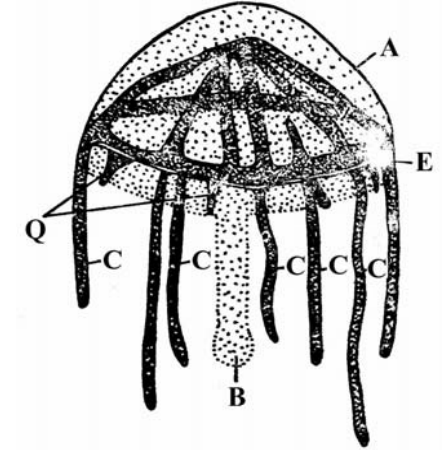
Hidranın sinir lifində oyanmalar təxminən 0,07 m/san hərəkət sürəti ilə nəql olunur.

Sinir sisteminin inkişafında sonrakı quruluş mərhələsi tipi sapvarı sinir sistemidir. Ona bağırsaqlıqlulardan sərbəst hərəkətli meduzalarda rast gəlinir (şəkil 6.2). Sapabənzər sinir sistemi, neyronların bədənin müəyyən yerində toplanıb sapvarı

törəmə bir kəmərlə əmələ gətirməsilə xarakterizə olunur. Bu kəmərdən bədənin digər hissələrinə sinirlər gedir. Qalan sinir hüceyrələri isə səpkin quruluşda təşkil olunmuşdur.



Şəkil 6.1. Hidranın diffuz sinir sistemi (V.A.Dogelə görə, 1940): 1 – ağıztrafi və 2 – ayaqları sahədə sıx yerləşmiş subepitelial sinir kəmərləri.



Şəkil 6.2. Meduzanın sapabənzər sinir sisteminin sxemi: A – çətir, B – saplaq, C – qollar, E – sinir kəməri, Q – kənar cismcik (A.İ.Qarayev və M.Q.Mustafayev, 1951).

Meduzalarda kimyəvi, mexaniki, temperatur və hətta işıq qıcıqlarını qəbul edən reseptor ünsürlər inkişaf etmişdir. Meduzaların sinir lifində sinir impulslarının yayılma sürəti təxminən 0,19 m/san çatır.

Təkamülün sonrakı mərhələlərində bağırsaqlıqlularla müqayisədə daha mürəkkəb – su, quru və hava mühitində yaşamağa uyğunlaşmış, onurğasız heyvanlarda (qurdlar, molyusklar, xərçəngkimilər, cücülər və s.) düyünlü və ya qanqlionar sinir sistemi inkişaf etmişdir. Beləliklə, bu sinir sisteminin bir sıra mühüm xüsusiyyətləri vardır.

Düyünlər sinir lifləri vasitəsilə bir-birilə birləşir. Baş nahiyəsində – udlaqüstü düyün, bu düyün udlaqaltı düyündən ayrı olsa da, hər iki törəmə bir-birilə sinir lifilə birləşib və udlaqtrafi sinir həlqəsini əmələ gətirir. Udlaqaltı düyün isə öz növündə

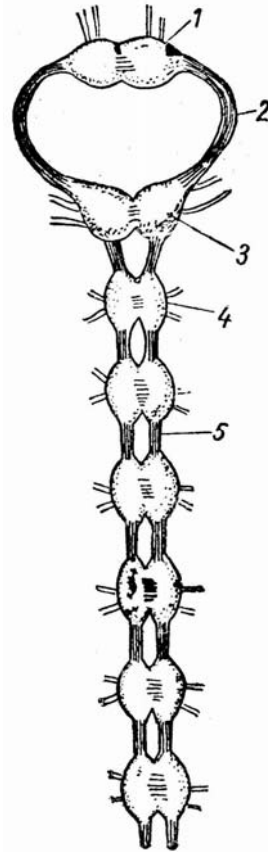
özündən sonrakı düyünlərlə əlaqələnməmişdir (şəkil 6.3).

Qurdların sinir qanqlilərində 500-1500-ə qədər neyron vardır. Belə sistemdə reseptor hüceyrə periferiyada olur və öz uzun çıxıntısını (aksonunu) düyünə göndərir. Aralıq neyron öz çıxıntıları ilə birlikdə düyündə yerləşir, o hissi neyronu hərəkət neyronu ilə əlaqələndirir. Hərəkət-effektor və ya icraedici neyronun cismi düyündə, çıxıntıları isə periferiyada olur.

Bütün onurğalılarda yeni tip, borulu sinir sistemi əmələ gəlmişdir. Beyin borusunun genişlənməsi ön, baş hissəsi kəllə boşluğunda, qalan hissəsi isə onurğa kanalında yerləşmişdir. Onurğalılarda əksər sinirlər ilk növbədə akson lifləri mielin qişa ilə örtülür ki, bu da ayrı-ayrı sinir lifləri ilə oyanmaların nəql olunması prosesini asanlaşdırır. Məsələn, əgər xərcəngin nəhəng akson liflərində sinir impulsları 5 m/san, molyuskanın həmin tipli liflərində 20-25 m/san-dirsə, məməlilərin mielinləşmiş periferik sinirlərində oyanmaların yayılma sürəti 120 m/san-ə qədər artmışdır.

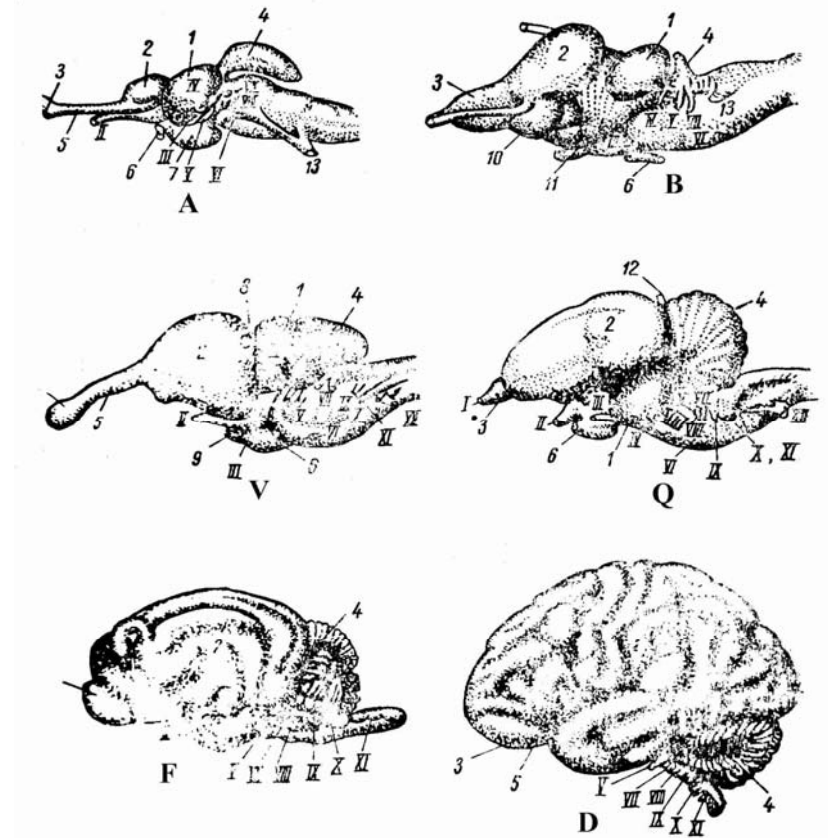
Onurğalılarda beyin ölçülərinin sürətlə artması əsasən interneuronların hesabına baş verir.

Filiologenezdə onurğa beyin baş beyindən asılılığı artır. Xordalılardan – neştərçədə qoxu beyni tez formalaşır, xordalı



Şəkil 6.3. Yağış qurdunun düyünlü sinir sistemi. 1 – udlaqüstü düyünü, 2 – birləşdirici liflər, 3 – udlaqaltı düyün, 4 – qarın düyünləri zənciri.

heyvanların digər siniflərinin nümayəndələrindən dəyirmiəgizlilər, balıqlar suda-quruda yaşayanlar, sürünənlər, quşlar və məməlilərdə beyin öz morfo-funksional quruluşu baxımından daha yüksək pilləyə yüksəlmişdir.



Şəkil 6.4. Onurğalılarda beyin inkişafı; A – balıqlarda, B – suda-quruda yaşayanlarda, V – sürünənlərdə, Q – quşlarda, F – məməlilərdə, D – insanda (R.Tryusku və Karpenterə görə, 1964): 1-görmə payı, 2-ön beyin, 3-qoxu soğanağı, 4-beyincik, 5-qoxu yolu, 6-hipofiz, 7-alın payı, 8-aralıq beyin, 9-qıf, 10-qoxu payı, 11-görmə yolu, 12-epifiz, 13-9 və 10 cüt beyin sinirləri. Digər sinirlər isə Rum rəqəmi ilə göstərilmişdir.

Balıqların bütün növlərində aydın seçilən ön, orta və arxa

beyin vardır. Görmə, qoxu, eşitmə, müvazinət və dəri hissi, eləcə də spesifik hiss orqanı olan yan xətlər yaxşı inkişaf etmişdir. Balıqlardan başlayaraq bütün sonrakı onurğalılarda beyin sinirlərinə başlanğıc verən sinir kökləri formalaşır. Suda-quruda yaşayanlarda hərəkət orqanı kimi ön və arxa ətrafları əmələ gəlir. Qurbağanın mərkəzi sinir sistemində beyincik funksiyalarını qismən öz üzərinə götürmüş bir sıra hərəkət mərkəzləri formalaşır. Qurbağada beyincik balığa nisbətən bir qədər zəif inkişaf etmişdir.

Sürünənlərdə (reptililər) beyin böyük dəyişikliklərə məruz qalmır. Bunlarda orta və arxa beyin, xüsusilə beyincik yaxşı inkişaf etmişdir.

Sürünənlərdən mənşə alan quşlarda beynin sürətlə inkişafı aydın nəzərə çarpır. Quşların orta və aralıq beyin şöbələrində müxtəlif davranış aktlarının sinir mərkəzləri formalaşır.

Məməlilərdə aralıq beyində hələ quşlarda rast gəlinən talamus, hipotalamus, hippokamp kimi törəmələrlə yanaşı bir sıra yeni nüvələr və strukturlar əmələ gəlmişdir.

Beynin böyük yarımkürələri qabığı məməlilərdə, o cümlədən, insanda mərkəzi sinir sisteminin ali şöbəsidir.

Funksiyaların qabıqda mərkəzləşməsi-funksiyaların kortikallaşması borulu sinir sisteminin təkamüldə qazandığı ən mühüm xüsusiyyətlərindəndir.

İnsan mühitin qıcıqlarına qarşı daha düzgün və məqsədəuyğun cavab reaksiyalarına ikinci siqnal sistemi – nitq sistemi vasitəsilə nail olur.

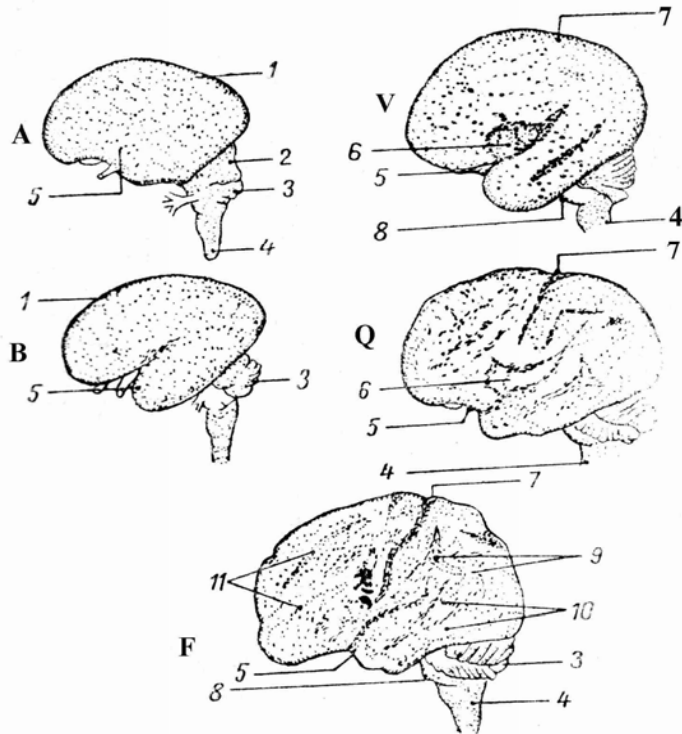
## 6.2. Sinir sisteminin ontogenezdə inkişafı

**Erkən ontogenezdə sinir sisteminin formalaşması.** Orqanizmin ontogenezdə (fərdi inkişafında) əvvəlcə mayalanmış yumurta hüceyrə-ziqota ardıcıl olaraq bölünmələrə məruz qalır və rüşeym qovuquğunu əmələ gətirir. Sonra onun xarici ektoderma təbəqəsinin bölünməsi nəticəsində sinir lövhəsi əmələ

gəlir. Belə ki, ektodermanın üst səthinin bəzi hüceyrələri diferensiasiya edərək neyroepitel hüceyrələrə çevrilir. Əmələ gələn neyroepitel hüceyrələri rüşeym cisminin arxa hissəsində müstəvi üzrə yerləşərək sinir lövhəsini əmələ gətirir. Bu lövhə rüşeymin arxa və ya quyruq (kaudal) hissəsindən başlayaraq, ağız və ya baş (rostral) hissəyə qədər uzanır. Sonrakı mərhələlərdə sinir lövhəsinin kənarları bükülərək bir-birilə birləşərək sinir və ya beyin borusunu əmələ gətirir. Sinir borusunu əmələ gətirən hüceyrələrin bir qismindən əvvəlcə neyroblastlar, sonra isə neyronlar əmələ gəlir. Digər qismindən əmələ gələn spongioblast hüceyrələrdən isə neyroqliya və ependim hüceyrələri başlanğıc alır. Sinir lövhəsi borusunun üst səthinin hüceyrələrindən sonra qanqlioz hüceyrələr adlanan neyron təbiətli hüceyrələr yaranır. Qanqlioz hüceyrələr tədricən ektoderma ilə sinir borusu arasına keçir və sinir düyünlərinin formalaşmasında mühüm rol oynayır.

Embrional inkişaf zamanı sinir borusu divarı təxminən eyni qalınlıqda olur. Sonralar sinir borusunun arxa və ön divarları bir qədər inkişafdan qalır və dərinləşərək, xüsusilə onurğa beyninin boylama şırımlarını əmələ gətirir. Borunun daxili boşluğu ətrafında hüceyrələrin çoxalması nəticəsində onun diametri getdikcə kiçilir və nəhayət, dar mərkəzi kanal əmələ gətirir. Neyroblastların cismləri kanal ətrafında toplaşaraq boz maddə yığını əmələ gətirir. İlk dövrlərdə beyin borusunun ön (heyvanda) və ya yuxarı (insanda) nahiyəsi aşağı nahiyələrə nisbətən genişlənməyə başlayır. Tədricən dairə şəklində olan bu hissə iki yerdən sızılaraq üç qovuqucuğa, ön, orta və arxa qovuquqlara bölünür. Bunlara ilk beyin qovuquqları deyilir. Onlardan uc beyin, ara beyin, orta beyin, arxa beyin və uzunsov beyin şöbələri əmələ gəlir. Dördhəftəlik insan embrionun sinir borusunda aydın şəkildə buğumlaşmış beyin aydın görünür. Bətdaxili inkişafının 6-7-ci həftələrində onun uc qovuqucuğu iki yan qovuqucuğa bölünür ki, bunlardan da beynin sağ və sol yarımkürələri əmələ gəlir. Erkən ontogenezdə insanın sinir borusunun yuxarı nahiyəsində əmələ gələn morfoloji dəyişikliklərin sxematik təsviri 6.5-ci şəkildə verilmişdir.

Beyin borusunun heyvanda ön (insanda yuxarı) nahiyəsi hələ rüşeym inkişafının ilk dövrlərində aşağılara nisbətən geniş olur. Bu genişlik sonralar girdə şəkil alıb, iki buğum vasitəsilə üç ilk beyin qovuquğunu verir. Bunlardan birincisi *ön beyni* (prosencephalon), ikincisi *orta beyni* (mesencephalon), üçüncüsü isə *rombaxşar beyni* (rhombencephalon) əmələ gətirir. Bir azdan sonra bu, ilk beyin qovuquqlarından birinci və üçüncü yenidən hərəsi iki yerə, yəni ikincidərəcəli beyin qovuquqlarına bölünür. Beləliklə, ön beyin qovuquğundan *uc beyni* (telencephalon) və *ara beyni* (diencephalon), rombaxşar beyindən isə *arxa beyni* (metencephalon) və *uzunsov beyni* (myelencephalon) əmələ gəlir.



**Şəkil 6.5.** Erkən ontogenezdə insan embrionunun inkişafda olan beyin yarımkürələrinin yandan görünüşü: A-11-həftəlik, B-həftəlik, V-24-26 həftəlik, Q -32-34 həftəlik döldə, F – yeni doğulmuşda, 1-uc

beyin, 2-orta beyin, 3- beyincik, 4-uzunsov beyin, 5-yan şırımlar, 6-adacıq, 7-mərkəzi şırım, 8-körpü, 9-təpə payı şırımları, 10-ənsə payı şırımları, 11-alın payı şırımları (C.Şade və D.Ford, 1976).

Bu saydığımız şöbələr məməli heyvanlar və insan rüşeyminin ilk dövrlərində bir müstəvi üzərində durur. Sonra beyin sürətlə böyüməsi nəticəsində bu müstəvi üç yerə əyilir. Birinci əyrilik orta beyin nahiyəsində olub, təpə əyriliyi, ikinci əyrilik arxa beyin nahiyəsində olub, arxa beyin əyriliyi, üçüncü əyrilik isə uzunsov beyin nahiyəsində olub, ənsə əyriliyidir. Birinci və üçüncü əyriliklərin qabarıq hissəsi arxaya, ikinci əyriliyin qabarıq hissəsi isə önə baxır.

Ayrı-ayrı beyin hissələri bərabər surətdə böyümədiyindən bir tərəfdən yuxarıda qeyd etdiyimiz əyriliklər, digər tərəfdən isə müxtəlif büküşlər əmələ gəlir və beyin qovuquqlarının divarları eyni dərəcədə inkişaf etmir. Məsələn, bu divar bəzi yerdə çox nazik qaldığı halda başqa yerlərdə qalınlaşıb çox böyük bir qat təşkil edir. Nəticə etibarilə məməli heyvanların, xüsusən insanın beyni son dərəcə mürəkkəb quruluş kəsb edir. Bununla əlaqədar olaraq onurğa beynindəki mərkəzi kanalın ardı olan beyin qovuquqlarının boşluğu, yəni beyin mədəcikləri də mürəkkəbləşməyə başlayır.

Bu ümumi qeydlərdən sonra beyin ayrı-ayrı hissələrinin inkişafına qısaca nəzər yetirmək olar.

Uc beyni insan rüşeymində inkişafın yalnız ilk dövründə, başqa beyin şöbələrinə nisbətən ön vəziyyət alır və o şöbələrdən kiçik olur. Lakin az zamandan sonra uc beyin sürətlə inkişaf edib, başqa şöbələri geridə buraxır və tədricən o şöbələrin üzərini örtərək arxaya doğru böyüməyə başlayır. Yuxarıda qeyd etdiyimiz kimi, uc beyin əvvəllər tək bir qovuquqdan ibarət olur. Sonra bu qovuquq sağa və sola iki qabarıq, yəni beyin yarımkürələrini verdiyindən uc beynin boşluğu yan beyin mədəciklərinə çevrilir. Yarımkürələr arasındakı yarıq (*fissure longitudinalis cerebri*) get-gedə dərinləşdiyindən yan mədəcikləri ikinci beyin qovuquğu (*diencephalon*) ilə birləşdirən dəliyi, yəni mədəcikarası dəlikləri əmələ gətirir. Yan mədəcik divarlarının

çox yeri həddindən artıq qalınlaşdığından içəridə qalan boşluq həmin yerlərdə çox daralır. Sonra yarımkürələrin səthində şırım və yarıqlar vasitəsilə bir-birindən ayrılan çoxlu qırıqlar əmələ gəlir. Bu yarıqlardan birinci əmələ gələn Silvi yarığıdır. Əmələ gələn hər yarımkürə dörd paya bölünür. Yan mədəciklərin divarı, ancaq bəzi yerlərdə nazik halda qalır. Buna misal olaraq uc lövhəni (*lamina terminalis*) göstərmək olar. Bu rüşeym beyninin ön divarlarını təşkil edir. Bu uc lövhə əvvəlcə ön beynin boşluğunu ön tərəfdən qapadığı halda, bu qovuqcuq iki yerə bölündükdən sonra III mədəciyin ön hüdudunu əmələ gətirir.

Uc beynin boz maddəsinə gəlinə, o nəinki boşluğun divarını örtür, hətta beynin xarici səthinə toplaşaraq yarımkürələrin qabığını əmələ gətirir. Bundan başqa yarımkürənin əsasında da çoxlu miqdarda boz maddə inkişaf edib, quyruqlu nüvəni (*nucleus caudatus*) və hasarı (*claustrum*) əmələ gətirir.

Ara beyin həm quruluşu və həm də vəzifəsi etibarilə görmə üzvü ilə əlaqədar olduğundan inkişafın lap ilk dövrlərində bu beynin ön divarlarının əsasa baxan tərəfindən bir cüt qabarıq, yəni göz qovuqcuqları əmələ gəlir. Həmin bu göz qovuqcuqlarından sonralar görmə siniri inkişaf edir.

Ara beynin divarlarından ən çox inkişaf edən ön divar olduğundan burada görmə qabarıqları (*thalami optici*) inkişaf edir ki, bu da bir neçə boz maddə nüvəsinin birləşməsindən törəyir. Bununla əlaqədar olaraq ara beynin boşluğu olan üçüncü mədəcik sagital vəziyyət tutan dar yarığa çevrilir. Üçüncü mədəciyin başqa divarları nisbətən nazik qalıb, ön divarı tərəfindən bir qabarıq inkişaf edir və *recessus infundibuli* əmələ gətirir; bunun aşağı ucundan beyin artımının – hipofizin arxa payı (beyin payı) inkişaf edir. Üçüncü mədəciyin ön divarlarının aşağı hissəsini və dibini qabaraltı sahə (*hypothalamus*) təşkil edir. Bu nahiyəyə bir neçə hüceyrə yığını daxil olur ki, bu da boz qabar (*tuber cinereum*) və məməciyəoxşar cisimlər (*corpora mamillaria*)-dir.

Eləcə də üçüncü mədəciyi arxa divarı törəmələrindən üst beyin artımını – epifizi göstərmək olar.

Orta beyin qovuqcuğunun inkişafı başqa beyin qovuqcuqlarına nisbətən çox sadədir. Bunun divarları, ümumiyyətlə, bərabər surətdə inkişaf etdiyindən orta beynin boşluğu dar bir kanaldan ibarətdir. Bu kanal beyin suyolu (*aquaeductus cerebri*) olub, üçüncü mədəciyi dördüncü mədəciklə birləşdirir. Beyin suyolunun arxa divarında dördtəpəli cisim (*corpora quadrigemina*) əmələ gəlir. Bunun ön divarı qalınlaşaraq beyin ayaqcıqlarını (*pedunculi cerebri*) əmələ gətirir.

İlk arxa beyin və ya rombaoxşar beyin məlum olduğu üzrə iki yerə bölünərək arxa və uzunsov beyni əmələ gətirir. İstər arxa və istərsə uzunsov beynin inkişafında, onurğa beynində olduğu kimi yan lövhələr iştirak edir. Həmin bu yan lövhələr arxa beyni nahiyəsində böyüyür və ön istiqamətdə genişlənərək Varol körpüsünü əmələ gətirir. Bu körpü əvvəlcə eninə istiqamətdə yerləşmiş dar bir zolaqdan ibarət olur, bundan arxada beyincik inkişaf edir; əvvəlcə onun tək olan orta hissəsi – soxulcan, sonra yarımkürələri meydana çıxır. Rombaoxşar beynin divarı isə həm yan tərəflərdən, həm də dibdən şiddətlə qalınlaşaraq içərisində bir boşluq qalır ki, buna dördüncü mədəcik deyilir. Bu, ön tərəfdən beyin suyolu, arxa tərəfdən isə onurğa beyninin mərkəzi kanalı ilə birləşir. Dördüncü mədəciyin dibində çoxlu miqdarda boz maddə toplanaraq bir sıra mərkəzlər əmələ gətirir və bu beyin sinirlərinin çoxu üçün nüvə təşkil edir.

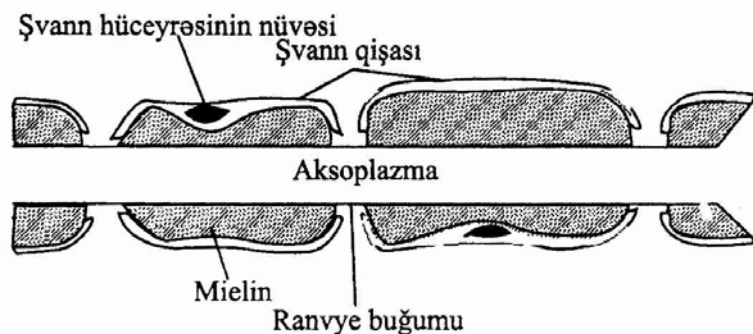
### 6.3. Sinir lifinin quruluşu, sinir-əzələlərdə oyanmanın nəql olunma qanunauyğunluqları

**Sinir liflərinin quruluşu və fizioloji rolu.** Sinir sistemi sinir toxumasından əmələ gəlmişdir. Sinir sisteminin quruluş və fəaliyyət vahidi neyrondur. Sinir hüceyrəsinə cismi və çıxıntıları ilə birlikdə *neyron* deyilir. Neyrona uzun çıxıntıya akson və ya neyrit, qısa və *şaxəli çıxıntıya* protoplazmatik çıxıntı və ya *dendrit* deyilir.

Mərkəzi sinir sistemində dendritlər ayrı-ayrı sinir hüceyrələri arasında əlaqə yaradır. Akson və ya neyritlər isə baş beyin və on-

urğa beynindən başlayaraq işcil orqanlara kimi uzanır. Onların üzəri mielin qişası ilə örtülü olur. Mielin qişasını da xaricdən Şvann qişası örtür. Mielin qişa hər 1-2,5 mm məsafədə kəsilir. Silindrik oxun bu sahəsində (0,5-1 mk enində) qişa olmur. Şvann qişasından neyritə atmalar gedərək, onu buğum şəklinə salır. Buna Ranvyne buğumları deyilir (şəkil 6.6). Mielin qişa izolyator və trofiki funksiyalar daşıyır. Mielinli sinir liflərində oynama yalnız Ranvyne buğumlarında baş verir.

Sinir impulslarının əmələ gəlməsi və nəql edilməsində silindrik oxun səthi membranı əsas rol oynayır.



Şəkil 6.6. Mielinli sinir lifinin quruluş sxemi.

**Mielinli və mielinli sinir liflərində oynamanın nəql olunması.** Sinir liflərinin hüceyrələrindən ayrılan akson çıxıntıları müxtəlif qalınlıqlı dəstələrdə toplanaraq, mərkəzi sinir sistemi ayrı-ayrı orqanlar arasında əlaqə yaradan afferent (hissi), efferent (hərəkət) sinirləri əmələ gətirirlər.

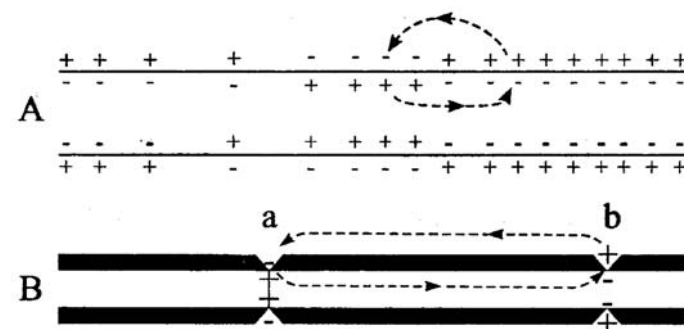
Efferent sinirlər oynamanı MSS-dən işcil orqanlara, afferent sinirlər isə orqanlardan MSS-nə nəql edir. Hər iki sinir lifləri çox vaxt bir yerdə gedir. Trofik sinirləri isə orqan və toxumaların mübadilə prosesini nizamlayır. Trofik sinir liflərinin özləri də hissi olurlar.

Hər bir sinir lifi əzələ protoplazmasına daxil olaraq, həlqə şəklində löhvə-sinaps əmələ gətirir. Sinir hüceyrəsi, lif-neyrit, sinaps və əzələ hüceyrəsi bir yerdə *funksional hərəkət vahidi* adlanır.

Sinir lifləri iki qrupa – mielinli və mielinli liflərə bölünür. Mielinli sinir liflərinə somatik və vegetativ sinir sistemi, mielinli sinir liflərinə isə əsasən simpatik sinir sistemi aiddir.

Mielinli sinir liflərində oynama membran boyu fasiləsiz bir oynama sahəsindən digərinə ötürülməklə yayılır. Bundan fərqli olaraq mielinli liflərdə oynama Ranvyne buğumlarının birindən o birinə tullanır. Belə nəql olunma *saltator nəql* adlanır. Mielinlə örtülü buğumlararası sahə əslində oynamır.

Şəkil 6.7-də sinir impulslarının bir buğumdan digərinə tullanması aydın verilmişdir.



Şəkil 6.7. Oynamanın mielinli (A) və mielinli liflərdə (B) yayılması. Oynayan (a) və qonşu (b) buğumlar arasında əmələ gələn cərəyanın istiqaməti oxla göstərilmişdir.

Sakit halda oynayan membranın xarici səthində bütün Ranvyne buğumları müsbət yüklənir. Qonşu buğumlar arasında potensiallar fərqi olmur. Oynamamış – *a* buğumu qonşu *b* buğumuna nisbətən mənfə yüklənir. Bu zaman əmələ gələn elektrik cərəyanı (ionlar axını) lifi əhatə edən toxumaarası maye, membran və aksoplazma ilə yayılır. *b* buğumundan çıxan cərəyan onu oyadaraq membranı yükləndirir. *a* buğumunda oynama hələ davam edir və o müəyyən vaxt oynamır olur. Ona görə *b* buğumu növbəti *v* buğumunu oynama vəziyyətinə gətirir. Buğumlararası sahədə tullanma ona görə mümkün olur ki, fəaliyyət potensialının amplitudası hər buğumda qıçıq həddini 5-10 dəfə ötür. İ.Takasaqi müəyyən

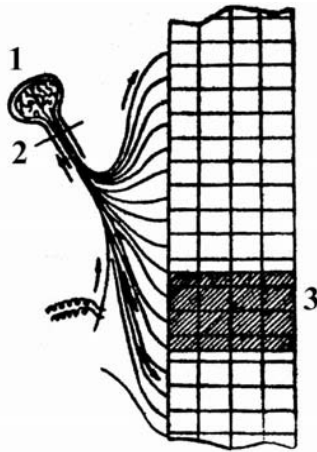
etmişdir ki, bir buğumda meydana çıxan fəaliyyət potensialı nəinki qonşu buğumu, hətta yanındakı kokainlə zəhərlənmiş daha iki buğumu oyada bilər.

Mielinli liflərdə oyanmanın yayılma sürəti saniyədə 70-120 metr. Halbuki mielinsiz sinir liflərində 3-14 metrə bərabərdir.

Sinir liflərində oyanmanın nəql olunmasını öyrənərkən bir neçə *qanunauyğunluqlar* və ya *qanunlar* müəyyən edilmişdir.

**1. İkitərəfli nəql etmə qanunu.** Sinir lifini qıcıqlandırdıqda əmələ gələn oyanma iki istiqamətdə-mərkəzəqaçma və mərkəzdənqaçma istiqamətlərində yayılmasını Nil naqqa balığının elektrik orqanı üzərində öyrənmişlər.

İlk dəfə rus alimi Babuxin sinir lifini kəsərək orqanın orta payını çıxarmış və paycıqlardan birini-inervasiya edən sinir sahəsini qıcıqlandırmışdır. Bu zaman nəinki aşağı hissə, hətta orqanın yuxarı yarısı da boşalmışdır. Babuxin təcrübəsinin sxemi 6.8-ci şəkildə göstərilmişdir.



**Şəkil 6.8.** Babuxin təcrübəsinin sxemi: 1-elektrik orqanına lif göndərən sinir hüceyrəsi; 2-sinir gövdəsinin kəsildiyi yer; 3-təcrübə zamanı kəsilib götürülən hissə sıx cizgilərlə örtülmüşdür.

Oyanmanın hər iki tərəfə nəql olunmasını digər bir klassik təcrübə ilə də müşahidə etmək olar. Qurbağanın arxa ətrafından

hazırlanmış preparatda budun arxa hissəsində əzələlər küt sürətdə ayrılır və oturaq siniri tapılır.

Bud və baldır əzələləri yalnız oturaq siniri ilə əlaqədə olan preparat hazırlanır və siniri dəyişən cərəyanla qıcıqlandırdıqda həm bud, həm də baldır əzələləri eyni zamanda təqəllüs edir.

**2. Fizioloji tamlıq qanunu.** Sinirin bir sahəsini zəhərlədikdə, sapla bağladıqda və ya soyutduqda, həmin sahənin zahirən salamat görünməsinə baxmayaraq, fizioloji bütövlüyü pozulur. Belə sahədən impuls keçmir.

**3. İzolə təcrid olunaraq nəql olunma qanunu.** Bu qanuna görə impuls bir lifdən qonşu lifə keçə bilmir. Qurbağanın bud nahiyəsində oturaq sinirini liflərə ayıraraq, liflərdən birini dəyişən cərəyanla qıcıqlandıracaq, hətta pəncənin hər hansı bir hissəsinin təqəllüsünü müşahidə etmək olar. Əgər oyanma qonşu liflərə (köndələninə) keçsəydi, ayrı-ayrı əzələ təqəllüsləri mümkün olmazdı və hər bir oyanma çox müxtəlif əzələlərin birgə təqəllüsü ilə müşayiət olunardı.

#### 6.4. Sinir lifinin müxtəlifliyi onda fəaliyyət potensialı və oyanmanın yayılması

Sinir hüceyrəsi öz oyanmasına görə «hamı və ya heç nə» sinirlər isə «qüvvələr nisbəti» qanununa tabe olur.

Fəaliyyət potensialının vasitəsilə oyanmanın hüceyrə və ya lif boyunca yayılması mexanizmi çox mürəkkəbdir. Qeyd edildiyi kimi sükunətdə olan sinir lifinin, eləcə də sinir hüceyrəsi membranının xarici səthi elektromüsbət, daxili səthi isə elektromənfi yüklə yüklənmişdir. Qıcığın təsirindən isə membranda, onun qıcığa məruz qaldığı sahədə elektrik yüklərinin bu cür qütblüyü (polyarlığı) dəyişilir və bu halda membranın xarici səthi mənfi, daxili səthi isə müsbət yüklə yüklənir: potensial depolyarlaşır, onun qiyməti maksimuma çatdıqdan dərhal sonra həmin nahiyə yenidən elektromüsbət olur (bax: IV fəsil). Membranda ilk oyanma sahəsi yarandıqda oyanmış sahə ilə ona qonşu olan oyanmamış sahə arasında potensiallar fərqi əmələ gəlir. Bu qayda

ilə oyanma fəaliyyət potensialı vasitəsilə mielinləşməmiş sinir liflərilə sanki membranın bir sahəsindən digər sahəsinə tədricən hərəkət edir (şəkil 6.7A). Mielinləşmiş sinir lifində isə Ranvyne buğumu ilə oyanmanın əmələ gəlməsi və sıcrayışlarla ötürülməsində əsas rol oynayır.

**Sinirlərdə oyanmaların nəql olunma sürəti.** Sinir lifi üzrə oyanmaların hərəkət sürətini dəqiq ölçmək mümkündür. Sinirlərdə impulsların hərəkət sürətini təyin etmək sahəsində ilk təcrübələr məşhur alman fiziki və fizioloqu Q.Helmols (1821-1894) tərəfindən aparılmışdır. O, müəyyən etmişdir ki, sinir lifi oyanmaları 120 m/san sürəti ilə nəql edir.

Dəqiq analizlər göstərmişdir ki, sinir lifində oyanmanın nəql olunma sürəti təxminən onun diametri ilə düz mütənasıbdır. Yəni lifin diametri (qalınlığı) artdıqca oyanmanın nəql olunma sürəti də artır.

Hazırda oyanmanın nəql olunma sürətinə görə sinir liflərini A, B, S hərflərilə işarə edilən üç əsas tipə bölürlər. A qrupuna aid olan liflər dörd yarım qrupa -  $A_\alpha$ ,  $A_\beta$ ,  $A_\gamma$ ... və  $A_\delta$  ayrılır. Onlar mielin qişası ilə örtülür. Ən böyük diametri  $A_\alpha$  lifləridir. İnsanda və istiqanlı heyvanlarda onların diametri 1-22 mk, oyanmanın nəql olunma sürəti 5-120 m/san-dir. Onlar oyanmanı onurğa beynindən skelet əzələlərinə və əzələ reseptorlarından sinir mərkəzlərinə daşıyırlar.

Əsrimizin 30-cu illərinin axırlarında C.Erlenger və Q.Qasser dəqiq ölçmələr əsasında periferik sinirlərdə elektrik impulslarını müxtəlif sürətlə nəql edən üç tip liflərə birinci tip (A tip) liflər impulsları 5-100 m/san, ikinci tip (B-tip) liflər impulsları 3-14 m/san, üçüncü tip (C-tip) liflər impulsları 0,3-3 m/san nəql edir) təsadüf edilir. Qeyd etmək lazımdır ki, bu tədqiqatlara görə Erlenger və Qasser 1944-cü ildə Nobel mükafatına layiq görülmüşlər.

**Sinirdə maddələr mübadiləsi və yorulmazlığı.** Oyanma zamanı sinir liflərində zülal mübadiləsi güclənir, qanda çoxlu azotlu maddələr toplanır.

Sinir uclarından ifraz olunan asetilxolin və noradrenalin sinir impulslarının kimyəvi ötürüçüləri-mediatorlardır.

Sakit halda və oyanma zamanı sinirdə maddələr mübadiləsinin vəziyyəti bununla əlaqədar enerji mənbəyi olan fosfor birləşmələri-adenozintrifosfat və kreatinfosfat parçalaması, qlükoza və qlikogenin hesabına daha çox süd turşusu əmələ gətirməsi və onun istilik əmələ gətirməsi ilə müəyyən etmək olar.

Sakit vəziyyətdə sinir oksigen mənimsəyir, karbon qazını buraxır. Oksigensiz mühitdə maddələr mübadiləsinin pozulması nəticəsində natrium-kalium nasosunun işi dəyişilir. Siniri oksigenli mühitə qaytardıqda sükunət potensialı tezliklə bərpa olunur və oyanmanın nəql olunması qaydaya düşür.

1884-cü ildə N.E.Vvedenski ilk dəfə müəyyən etmişdir ki, atmosfer havasında siniri uzun müddət (8 saata qədər) fasiləsiz qıcıqlandırdıqda oyanmanın nəql olunması dəyişmir. Yəni açıq havada sinir, təcrübi olaraq yorulmur və ya az yorulur.

Sinirin tamamilə yorulmadığını düşünmək səhv olardı. Onun fəaliyyəti zamanı bir sıra fizioloji dəyişikliklər-refraktor dövrün uzanması, nəql etmənin zəifləməsi və s. baş verir.

### **6.5. Oyanıcılıq, qıcıq qüvvəsi xronaksiya, refraktorluq, parabioz, adaptasiya**

Canlı hüceyrənin oyanıcılığı vardır. Yəni hər bir canlı hüceyrə mühitin dəyişikliklərinə qarşı maddələr mübadiləsinə dəyişdirməyə qabildir. Oyanıcılığa malik toxumalardan bəhs edərkən sinir, əzələ və vəzi toxumasını nəzərdə tuturlar.

Hazırda fiziologiya elmi son dərəcə incə tədqiqat üsullarına – istilik və elektrik hadisələrini, milyon dəfə gücləndirən cihazlara, saniyəni mində biri içərisində baş verən hadisələri qeyd etməyi qabil aparatlara, maddələr mübadiləsinə öyrənməyə imkan verən incə kimyəvi metodlara malikdir.

**Oyanma** bütünlükdə orqanizmin və eləcə də onun üzv toxuma və hüceyrələrinin mühitin təsirinə qarşı verdikləri cavaba deyilir. Üzv, toxuma və hüceyrələrin nisbi sakitlik halından fəaliyyət halına keçməsinə səbəb olan amillərə *qıcıq*, qıcıqların üzv, toxuma və hüceyrələrə göstərdiyi təsirə *qıcıqlanma* deyilir.

Təbiəti etibarilə qıcıqlar *mexaniki, istilik, elektriki və kimyəvi* olaraq bir neçə növə bölünür. Bioloji əhəmiyyətinə görə isə qıcıqlar *adekvat* (xüsusi) və *inadekvat* (ümumi) adlanaraq iki yerə ayrılır. Adekvat qıcıqlar təbii şəraitdə ancaq müəyyən üzvə təsir edən qıcıqlara deyilir. Təkamül – hadisəsində üzvlər müəyyən qıcıqlara qarşı uyğunlaşmışdır. Məsələn, gözün torlu qişası üçün işıq spektrinin görünən hissəsi, daxili qulaqda birləşmiş Korti üzvü üçün səs dalğaları, dildəki dad mədəcikləri üçün qida içərisində olan müxtəlif kimyəvi maddələr, skelet əzələləri üçün hərəkəti sinirlər vasitəsilə gələn impulslar adekvat qıcıqlandır.

İnadekvat qıcıqlar ümumi qıcıqlara, üzvlərdən ötrü xüsusişməmiş qıcıqlara deyilir. Belə qıcıqlar üzvlərin bir çoxuna təsir edir. Məsələn, turşu, əsas elektrik cərəyanı, zərbə və sairə təsirlə əzələni, siniri, vəzi oyatmaq olar.

Əslində hər bir diri hüceyrə yuxarıda saydığımız qıcıqlar (mexaniki, istilik, elektriki və kimyəvi) təsiri altında müəyyən dərəcədə oyanmağa qabildir.

Elektrik qıcığının inadekvat qıcıq olmasına baxmayaraq fizioloq təcrübə zamanı əksərən bu qıcıqdan istifadə edir. Ona görə ki, elektrik qıcığının başqa qıcıqlara nisbətən bir çox əhəmiyyətli və bütün cəhəti vardır. Bu üstün cəhətlərdən birincisi odur ki, elektrik qıcıqlandırıcı başqa qıcıqladıcılara nisbətən toxumaları az zədələyir. İkinci üstün cəhəti ondan ibarətdir ki, bu qıcıqlandırıcının qüvvəsini asanlıqla dəyişdirmək olur. Bir çox təcrübələr vasitəsilə müəyyən edilmişdir ki, toxumanın oyanması üçün, qıcıqladıcı müəyyən qüvvəyə və müəyyən təsir müddətinə malik olmalıdır. Qıcığın ən kiçik oyanma törədən ən kiçik qüvvəsinə *aşağı qıcıqlama qapısı* deyilir. Fərz edək ki, 0,40 volt elektrik cərəyanı təqəllüs törətmədiyi halda 0,41 volt həmin əzələni çox zəif təqəllüsünə səbəb olur. Deməli, əzələnin ən zəif təqəllüs verməsinə səbəb olan ən kiçik cərəyan gərginliyi 0,41 voltdur. Bu gərginlik həmin əzələ üçün aşağı qıcıqlama qapısı və ya reobaza sayılır. Qıcıqların aşağı qıcıqlama qapısına qədər olan qüvvələrinin verdiyi oyanmalara *subliminal* (qapıaltı), aşağı qıcıqlama qapısından yuxarı olan qüvvələrinin verdiyi oyanmalara

*supraliminal* (qapıüstü) oyanmalar deyilir. Supraliminal oyanmalar da *submaksimal*, yəni maksimumdan aşağı, *maksimal*, yəni maksimum və *supramaksimal*, yəni maksimumdan çox oyanmalar olmaq üzrə üç yerə bölünür.

Subliminal qıcıqlara qarşı, yuxarıda qeyd etdiyimiz kimi təqəllüs alınmır. Lakin buradan belə nəticə çıxarmamalıdır ki, subliminal qıcıqlar əzələdə heç bir dəyişiklik törəmir. Kimyəvi analiz göstərmişdir ki, subliminal qıcıqların təsirinə məruz qalan əzələ çoxlu miqdarda fosfor ifraz edir. Deməli, belə qıcıqlar əzələdə nəzərə çarpan oyanma törətmirsə də, əzələnin daxilində oyanma üçün səciyyəvi olan dəyişikliklərə səbəb olur.

Böyük qüvvəyə maliki qıcıqlar verməklə skelet əzələsinin fəaliyyətini ya tamamilə dayandırmaq və ya da zəiflətmək mümkündür. Bu hadisəni ilk dəfə kəşf edən rus fizioloqu Vvedenski bu hala *pessimum* hal (ən pis hal) və bu halı törədən sıx və qüvvəli qıcıqlara isə *pessimal* qıcıqlar adı vermişdir. Əzələnin maksimum təqəllüsünə səbəb olan, yəni əzələnin fəaliyyəti üçün ən əlverişli şərait yaradan qıcığa isə yenə də Vvedenski tərəfindən *optimal* (ən yaxşı) qıcıqlar adı verilmişdir.

Oyanma hadisəsini tədqiq edən ilk alimlər elə zənn edirdilər ki, oyanmanın alınması üçün elektrik qıcığının təsir müddəti rol oynamır. Yəni cərəyanın toxumadan neçə müddətə: 1 saniyə, 5 saniyə və ya 1 dəqiqə və i.a. keçməsinin oyanmanın alınması üçün heç bir əhəmiyyəti yoxdur. Onlar elə zənn edirlər ki, oyanmanın əmələ gəlməsi yalnız qıcığın qüvvəsindən, özü də qıcığın mütləq qüvvəsindən yox, o qüvvənin artıb əksilmə sürətindən asılıdır. Lakin sonrakı tədqiqat göstərdi ki, oyanmanın alınması üçün elektrik cərəyanının toxumaya təsir etdiyi müddətin də əhəmiyyəti vardır. Məsələn, qurbağanın mədə əzələsini təqəllüsə gətirmək üçün qıcığın təsir müddəti 1/2 saniyəyə bərabər olmalıdır. Qıcığın təsir müddəti 1/2 saniyədən az olsa, o zaman belə qıcıq aşağı qıcıqlama qapısından çox olsa da təqəllüs törətməz. Bu sahədə aparılan bir sıra tədqiqat nəticəsində aydın olmuşdur ki, təqəllüslərin alınması üçün qıcıq müəyyən müddət təsir göstərməlidir.

Qüvvəsi iki reobaza olan cərəyanın təsir göstərə bilməsindən

ötrü, yəni ən zəif oyanma əmələ gətirə bilməsindən ötrü lazım gələn ən kiçik müddətə *xronaksiya* deyilir. Xronaksiya saniyənin mində bir payı olan siqma ilə ölçülür. Oyanıcılıq dərəcəsiindən asılı olaraq toxumaların xronaksiyaları müxtəlifdir.

Maddələr mübadiləsini dəyişdirən hər bir amil hüceyrənin oyanıcılığını dəyişdirir. Birinci növbədə oyanıcılığı dəyişdirən oyanma hadisəsinin özüdür. Məlum olmuşdur ki, oyanmış hüceyrə bir müddət yeni qıcığa cavab vermir. Bu oyanmaz hala *mütləq refraktor* dövr deyilir. Sonra oyanıcılıq tədricən bərpa olmağa başlayırsa da, lakin hələ onun qüvvəsi bir müddət aşağı dərəcədə qalır, buna da *nisbi refraktor* dövr adı verilir. Nisbi refraktor dövrdə verilən qıcığa qarşı zəif oyanma alınır. Nisbi refraktor dövr keçdikdən sonra hüceyrənin oyanıcılığı əks istiqamətdə dəyişməyə başlayır. Əvvəlcə oyanma normal halını alır; bir az sonra normal haldan da yüksək bir qiymət kəsb edir. Bu dövrə *ekzaltasiya* dövrü deyilir. Ekzaltasiya dövründən sonra oyanıcılıq yenə də tədricən enir və axırda normal səviyyəsinə çatır. İlk dəfə refraktor dövr ürək əzələsində kəşf edilmişdir. Buna səbəb ürək əzələsinin refraktor dövrünün uzun olmasıdır. Odur ki, ürək əzələsində bu dövrü meydana çıxartmaq üçün mürəkkəb cihazlara ehtiyac yoxdur. Sinirdə və skelet əzələsində isə refraktor dövr əksinə çox qısamdır. Məsələn, hərəki sinirin refraktor dövrü 2 siqmaya, skelet əzələsinin refraktor dövrü isə 5 siqmaya yaxındır.

Ona görə də qıcığın sıxlığı saniyədə 500 olsa, başqa sözlə desək, iki qıcıq arasındakı fasilə 0,002 saniyədən, yəni refraktor dövründən az olsa, o zaman hər sonrakı qıcıq refraktor dövrə düşəcək və beləliklə, sinir qıcıqların bir hissəsinə cavab verməyəcəkdir. Nəticə etibarilə ritm dəyişəcəkdir, yəni sinirin zaman vahidində verdiyi oyanmaların sayı həmin sinirə təsir edən qıcıqların sayından az olacaqdır. Bu, o deməkdir ki, refraktor dövrü 0,002 saniyə olan bir toxuma saniyədə 500-dən artıq qıcıq əmələ gətirə bilməz.

Refraktor dövrün mahiyyəti haqqında bir neçə rəy vardır. Bəzilərinə görə refraktor dövrə səbəb, oyanma zamanı hüceyrə daxilindəki ehtiyat maddələrinin qurtarmasıdır. Ona görə də re-

fraktor dövr guya enerji mənbəyi olan maddələrin qurtarmasına işarədir. Bu rəyə görə hüceyrə öz ehtiyatını yenidən toplayana qədər refraktor dövr davam etməlidir. Biokimyəvi tədqiqatlar bu nəzəriyyənin düzgün olmadığını isbat edir. Bu vaxta qədər heç bir hüceyrədə oyanma zamanı ehtiyat maddələrin qurtardığı görünməmişdir. Oyanma zamanı hüceyrədə ehtiyat maddələrin bir hissəsi həmişə qalır. Refraktor dövr haqqında rus alimlərindən Vvedenskinin xüsusi rəyi vardır. Biz yuxarıda Vvedenski tərəfindən kəşf edilən pessimum qıcıq haqqında bəhs etmişdik. Bu alimin fikrinə görə, hüceyrə oyanarkən onun oyanıcılığı enmir, əksinə, o qədər yüksəlir ki, bu zaman verilən əvvəlki qüvvədə yeni qıcığa qarşı o pessimal cavab verilir, oyanma əvəzinə ləngimə əmələ gəlir. Nəticədə qıcıq cavabsız qalır.

Bu nəzəriyyə ilə əvvəlki nəzəriyyə arasındakı əsas fərq ondan ibarətdir ki, birincilər refraktor dövrə işsiz hal, yəni oyanma hadisəsinin yoxluğu kimi baxdıqları halda Vvedenski tamamilə haqlı olaraq refraktor dövrü fəal hal, ləngimə hesab edir və hüceyrənin bu dövrdə qıcığa qarşı cavab verməməsini, o hüceyrənin həddindən artıq oyanması nəticəsi kimi başa düşür.

**Labillik – funksional müstəhərlik.** Labillik anlayışını ilk dəfə 1892-ci ildə N.E.Vvedenski elmə gətirmişdir. Təbii halda qıcıqlanmalar zamanı fəaliyyət potensialları sinir lifi ilə tək-tək impulslarla deyil, ritmik dalğalar şəklində yayılır. Qıcıq təsirindən reseptorda əmələ gələn zəif elektrik cərəyanı sonra reseptorlardan hissi sinirlərə ritmik bioelektrik siqnalları göndərir. Bu bioelektrik siqnalları beyində işlədikdən sonra eyni prinsiplə beyindən efferent sinirlərlə işçi orqanlara (əzələ, vəzi) siqnallar daxil olur.

Əgər işçi orqan skelet əzələsidirsə, onda sinirlə gələn impulsların ritminə müvafiq oyanma boşalmaları yaranır.

Oyanan toxumaların qıcıq tezliyinə qarşı eyni sayda cavabı müəyyən həddə qədər olur. Qıcığın sayını artırmaqla N.E.Vvedenski müəyyən etmişdir ki, oyanma dalğaları təsir edən qıcıq tezliyindən xeyli gec əmələ gəlir. Məsələn, neyron saniyədə 500 qıcığa 400 cavab verirsə, əzələ toxuması 150-200 cavab verir. Lakin eşitmə analizatorunun hiss sinirində və ləngidici Renşon hüceyrələrində

saniyədə 1000-ə qədər qıcıq verdikdə eyni sayda cavab alınır.

Vahid zaman ərzində toxumanın törətdiyi maksimum oyanma sayına labillik və ya funksional mütəhərriklik deyilir. N.E.Vvedenski labillik və ya funksional mütəhərriklik dedikdə «fizioloji fəaliyyətdə müşayiət edilən toxumanın işinin, oyanıcılığının və oyanma qabiliyyətinin elementar reaksiyalarının az və ya çox sürətini» nəzərə alırdı.

Sinir lifinin labilliyi xeyli çox, simpatik aparatın labilliyi isə daha az olur.

O.Meves qurbağanın təcrid edilmiş sinir lifində əvvəlcə 500 qıcığa qarşı, 500 cavab almış, sonra qıcığın sayını 500-dən 700-ə çatdırmışdır. Nəticədə, bir müddətdən sonra cavabın sayı artaraq 700-ə çatır. Buna səbəb  $Na^+$  ionlarının protoplazmadan xaricə axınını təmin edən maddələr mübadiləsinin sürətlənməsilə əlaqədardır. Bu prosesi A.A.Uxtomski qıcıq ritminin mənimsənilməsi adlandırmışdır.

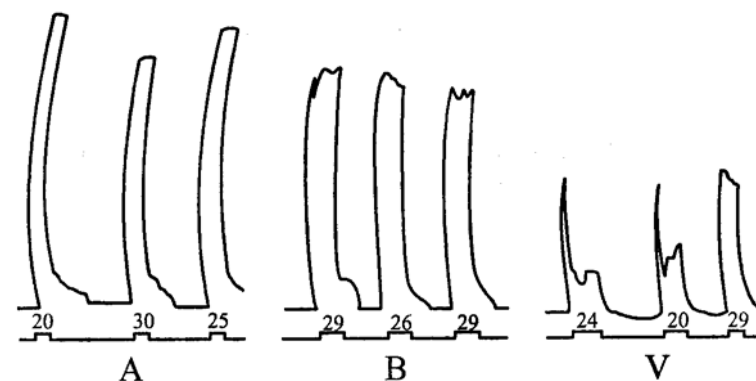
Lakin verilən qıcığın tezliyindən asılı olaraq, verilən cavabın sayı dəyişilə bilər. Yəni qıcığın sayı həddən çox olduqda, toxuma qıcığa qarşı oyanma tezliyi ilə cavab verə bilmir.

**Oyaqlıq və parabioz.** Sinirin bir nahiyəsini narkotik maddələr, düz məhlulları, qüvvəli elektrik cərəyanı, qızdırma, mexaniki təzyiq və sairə təsiri sayəsində alterasiyaya uğratdıqda oranın labiliyi aşağı düşür və orada yerli davam edən ətrafa yayılmayan oyanma halı inkişaf edir. Dəyişmiş nahiyədən impulsların nəql olunmasını öyrənən Vvedenski göstərmişdir ki, belə nahiyənin oynaqlığı azalır və orada xüsusi hal əmələ gəlir. Sinirin zəhərlənmiş nahiyəsində əmələ gələn bu hala Vvedenski 1902-ci ildə *parabioz* (para – yanında, bios - həyat) demişdir.

N.E.Vvedenskinin klassik təcrübələri qurbağanın sinir-əzələ preparatında aparılmışdır. Tədqiq olunan sinirin kiçik bir hissəsi alterasiyaya uğradılmış, yəni hər hansı kimyəvi maddələrlə – kokain, xlorform, fenol, kalium xlor, güclü elektrik cərəyanı və mexaniki təsirlə zədələndirilmişdir. Qıcıq sinirin zədələnmiş yerinə və ya bir qədər yuxarı hissəsinə verilmişdir. Oyanmanın sinirdə nəql olunmasını N.E.Vvedenski əzələnin təqəllüsü ilə

sübut etmişdir.

Sinirə zəhər öz təsirini göstərənə qədər onun qıcığa cavabı qüvvələr nisbəti qanununa tabe olur. Lakin parabioz inkişaf etdikdə bu nisbət qanunauyğun şəkildə dəyişir. Belə ki, parabiozun bir-birini əvəz edən aşağıdakı üç ardıcıl mərhələ müşahidə edilir (şəkil 6.9, A, B, V).



Şəkil 6.9. N.E.Vvedenskiyə görə parabiostatik mərhələlər. A-normal vəziyyət; B-bərabərləşmə mərhələsi; V-təəccüblü mərhələ.

1. Provizor *bərabərləşdirici* və ya *transformasiyaedici* dövr (şəkil 6.9, A). Əvvəlcə parabiosta uğramış nahiyə, göndərilən zəif və qüvvəli qıcıqlar arasındakı fərqi seçmir. Başqa sözlə desək, göndərdiyimiz zəif və qüvvəli qıcıqlar həmin dəyişmiş yerdən keçərkən qüvvəcə bərabərləşir və eyni hündürlüyə malik təqəllüs verir.

2. *Təəccüblü və paradoksal dövr.* Sonra narkotik maddələrin təsiri artdıqca həmin dəyişmiş yerdə çox qarıb və ilk baxışda başa düşülməyən bir hal baş verir. Bu, zəif qıcığın verdiyi təqəllüsün qüvvəli qıcığın verdiyi təqəllüsdən yüksək olmasından ibarətdir (şəkil 6.9, B).

3. *Ləngimə dövrü.* Bu dövrdə impulslar dəyişmiş yerdən keçə bilmir, çünki bu zaman verilən qıcıqlar, sinirlə nəql olunmağa qabil adi oyanma əvəzinə xüsusi yerli hadisə törədir ki, bu da

həmin nahıyyəyə düşən impulsu ləngidir (şəkil 6.9, V).

Buradan Vvedenski ləngimə hadisəsinə, sinirin eyni nöqtəsində əmələ gələn oyanmaların toqquşması kimi baxır. Bu oyanmaların sıxlığı yüksək olduğundan, hər bir qıcıq, ondan əvvəlki qıcığın törətdiyi oyanma hadisəsi qurtarmamış düşür, ona görə də bu oyanmalar toplanaraq o nahıyyəni ləngidir. Bu nöqtəyə nəzərdən Vvedenskiyə görə refraktor dövr belə izah olunur: birinci qıcığın dalınca dərhal verilən ikinci qıcıqda zahiri nəticənin (məsələn, təqəllüsün) alınmamasına səbəb toxumanın bu vaxt oyanmaz halda olması deyildir. Əksinə, toxuma ikinci qıcığın yetişdiyi vaxt optimal dərəcədə oyanmış olduğundan bu oyanma ikinci qıcığın təsirindən daha da güclənir və bunun sayəsində optimal haldan pessimal hala çevrilir, yəni ləngiyir. Beləliklə, Vvedenskiyə görə refraktor dövr birinci qıcıqdan sonra deyil, ikinci qıcıqdan sonra, bu iki qıcığın toplanması sayəsində əmələ gələn hadisədir.

**Adaptasiya (uyğunlaşma).** Tədqiqat göstərmişdir ki, toxumalar, onların daxilində cərəyan edən həyat hadisələrinə tədricən uyğunlaşır və bu hadisələrə qarşı o toxumaların daxilində uyğunlaşma dəyişiklikləri baş verir. Belə dəyişikliklərə *alışma* və ya *adaptasiya dəyişiklikləri* deyilir. Bədəndən xaricə çıxarılmış ürəyin mədəciyi içərisindən keçən qida məhlulunun təzyiqini artırmış olsaq, o zaman ürəyin döyünmə ritmi artacaqdır. Lakin bu əvvəllər müşahidə ediləcəkdir; bir neçə dəqiqədən sonra təzyiqin yenə də yüksək qiymətdə qalmasına baxmayaraq ürək ritmi əvvəlki dərəcəsinə qayıdacaqdır. Bu, ürəyin yeni təzyiq şəraitinə uyğunlaşdığını göstərir.

Hiss üzvlərində adaptasiya hadisəsi daha aydın nəzərə çarpır. Pişiyin pəncəsində olan tüksüz nahıyyənin üzərinə kiçik bir ağırlıq qoyduqdan sonra pəncənin afferent sinirlərində əmələ gələn fəaliyyət cərəyanında baş verən dəyişiklikləri izləyək. Görəcəyik ki, əvvəlcə həmin sinirlərdə bir-birinin dalınca fəaliyyət cərəyanı dalğaları əmələ gəlir, lakin get-gedə bu dalğalar bir müddətdən sonra sönməyə başlayır və 1-2 saniyədən sonra, ağırlığın yenə də həmin sinirə təsiri davam etdirməsinə baxmayaraq bu dalğalar

tamamilə ortadan çıxır. Bu pəncə sinirlərinin ağırlığa alışdıqlarını göstərir. Gözün müxtəlif qüvvəli işığa, qulağın müxtəlif qüvvəli səsə, burunun müxtəlif qoxuya alışması da biza yaxşı məlumdur.

Deməli, üzvlər özlərini mühitin müxtəlif təsirinə uyğunlaşdırır və bununla da orqanizmin normal halını nisbətən sabit saxlayır ki, bu bioloji hadisədə sinir sistemi əsas rol oynayır.

## 6.6. Oyanmanın sinirdən əzələyə nəql olunmasının mediator mexanizmi

Əzələyə daxil olan hər bir sinir lifi ən kiçik şaxəciklərə ayrılaraq əzələ liflərini innervasiya edir. Sinir və əzələ liflərində oyanmanın bir sinir hüceyrəsindən digər sinir hüceyrəsinə və ya əzələ və ya vəzi hüceyrəsinə keçməsi fiziki və ya kimyəvi yolla mümkün olur:

1. Fiziki nəzəriyyənin tərəfdarlarına görə sinir və əzələ hüceyrəsində oyanma bioloji cərəyan vasitəsilə verilməsinə.

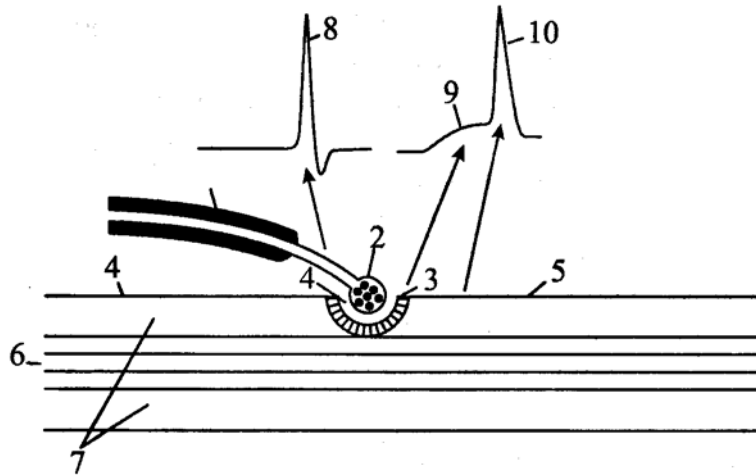
2. Kimyəvi (mediator) nəzəriyyənin müdafiəçiləri isə hər hansı kimyəvi maddənin vasitəsilə verilməsinə üstünlük verirlər. 1921-ci ildə Otto-Levi iki qurbağanın ürəyini Ştraube üsulu ilə kanyulaya keçirərək onlar arasında may mühitlə əlaqə yaradıb azan və simpatik sinirləri qıcıqlandırmaqla azan sinirin ucunda asetilxolin və simpatik sinirin isə ucunda simpatin əmələ gətirdiyini müəyyən etmişdir. Oyanmanın nəql olunmasında iştirak edən kimyəvi maddələr *mediatorlar* adlandırılmışdır. Bu nəql olunma sinir uclarında yerləşən müxtəlif sinapsların sintez etdiyi oyandırıcı və ləngidici mediatorlar həyata keçirir.

Sinaps oyanmanın sinir lifindən əzələ, sinir və vəzi hüceyrəsinə ötürülməsini təmin edən quruluş vahidinə deyilir. Sinaps oyanmanı hər iki istiqamətdə nəql edən sinir lifindən fərqli olaraq birtərəfli nəql etmə qabiliyyətinə malikdir.

Sinapsın digər xüsusiyyəti oyanmanın nisbətən gec nəql etməsidir. Buna sinaptik ləngimə deyilir.

Elektron mikroskopu vasitəsilə müəyyən edilmişdir ki, sinapslar 3 əsas element: 1. presinaptik (sinaps önü) membran; 2. postsinaptik

(sinaps sonu) membran və 3. sinaptik yarıq sinaps boşluğu ayırd edilir (şəkil 6.10, 6.15).



**Şəkil 6.10.** Sinir lifi, sinir ucu və skelet əzələsi lifi arasındakı qarşılıqlı əlaqənin sxemi: 1-mielinli sinir lifi; 2-mediator qovucuqları ilə sinir ucu; 3-əzələ lifinin postsinaptik membranı; 4-sinaps boşluğu; 5-əzələ lifinin sinapsönü membranı; 6-miofibrillər; 7-sarkoplazma; 8-sinir lifinin fəaliyyət potensialı; 9-postsinaptik potensial; 10-əzələ lifinin fəaliyyət potensialı.

### ***Oyanmanın sinapslarda nəql olunmasının mediator mexanizmi.***

Formasına və ölçüsünə görə oxşar olan sinapslarda, impulsların kimyəvi ötürülməsində iştirak edən çox da böyük olmayan qovucuqlar olmasıdır.

Kifayət qədər toplanmış çoxlu məlumatlar sinaptik qovucuqlarda mediator maddəsi saxlanmasını təsdiq edir. Sinir-əzələ birləşməsinin mediatoru olan asetilxolin ifrazı porsiyalarla – kvantlarla baş verməsi təcrübə ilə təsdiq edilmişdir.

Sinaptik qovucuqlar çoxlu daha qatı asetilxolin (AX) mediatoru saxlayır. Sinapsın fəallığı zamanı AX xaric edilməsi üçün kalsium ionları lazımdır. Ehtimal edilir ki, asetilxolin sintezi bu mediatorun çoxlu ehtiyatına malik sinaptik qovucuqlarda baş verir. Sakitlik vəziyyətində AX sintezi 4 nq/dəq sürəti ilə baş verir. Bu zaman

mediatorun 90% depoya keçir, 10% isə sinaptik yarığa ifraz olunur və sakitlik vəziyyətində postsinaptik membrana təsir edərək minatur oyandırıcı postsinaptik potensial (OPSP) əmələ gəlməsinə səbəb olur. Normal şəraitdə hətta uzunmüddətli qıcıqlandırmadan sonra belə asetilxolinin depoda tam tükənməsi baş vermir.

Reseptor – bu müəyyən kimyəvi xassəsi olan postsinaptik membranın hissəsi olub, hansı ki, bu hissəyə peresinaptik qovucuqlardan gələcək mediatorun komplementar molekulu onunla birləşir. Bu vaxta qədər mərkəzi sinir sistemində bir neçə spesifik mediatorlar ayrılıb. Bunlara asetilxolin, dofamin, adrenalin, noradrenalin, serotonin və qamma amin yağ turşusu və s. aiddir.

Ləngiməni motoneyronun daxilinə elektrod qoymaqla onun bədənində yaranan potensialı qeyd etməklə müşahidə etmək olar.

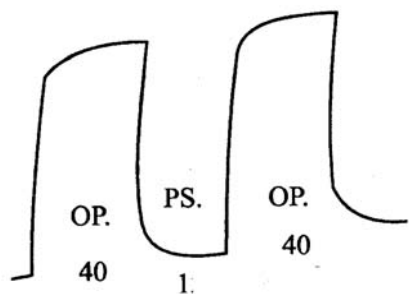
LPSP-da birinci əlamət sinaptik ləngimənin OPSP-dan çox olmasıdır. Onurğa beynində LPSP birinci olaraq afferent impuls daxil olduqdan 1,5 ms baş verir. İkinci, LPSP-da qalxma fazası 1,5-2,0 ms, enmə fazası 3,3 ms olur. LPSP amplitudu da qradual xarakterə malikdir. LPSP üçün tarazlıq potensialı – 80 mB, sükunət potensialı – 70 mB, maksimal amplitudası isə 10 mB.

Oyandırıcı sinaps vasitəsilə aralıq neyron fəallaşdırılır və fəaliyyət cərəyanı aksonun hüceyrəsinə daxil olur və onun ucuna çatır. Sinaptik nahiyədə əvvəlcə aksonun ucunda zəif elektrik cərəyanı ilə müşahidə olunan depolyarizasiya baş verir. Bu spesifik ləngimə mediatorunun mobilizasiyasına və peresinaptik membrandan sinaptik yarığa ifrazına səbəb olur. Sonra bu mediator postsinaptik mediatorun ion keçiriciliyini dəyişir. Bu isə həmin membranın ionlara qarşı (K, Cl, Na) seçici keçiriciliyə səbəb olur və nəticədə ionların paylanması elektrik cərəyanının meydana gəlməsinə səbəb olur. Çoxlu mediatorların icərisində ləngidici mediator qamma amin yağ turşusudur (QAYT). Məhz Pürküne liflərinə QAYT ləngidici mediator kimi xidmət edir. Pürküne liflərində həcm vahidinə görə QAYT qatılığı, motoneyronlara nisbətən 5 dəfə, onurğa beyni düyünlərinə nisbətən 10 dəfə çoxdur.

Pessim ləngiməni əksər hallarda «Vvedenski ləngiməsi» ad-

landırırlar. Onun mahiyyəti belədir: əgər saniyədə 40-70 ritmik qıcıq verməklə əzələ qıcıqlandırılırsa, tetanik təqəllüs müşahidə edilir.

Qıcığın sayını 110-130-a qədər artırıqda tetanik təqəllüsdə olan əzələ boşalır. Qıcığın sayı yenidən azaldılarsa, əzələ təkrar tetanik təqəllüs edir. Əzələnin tetanik təqəllüsünə səbəb olan qıcıq sayını Vvedenski optimum («*optimum*» – ən yaxşı) qıcıq sıxlığı, əksinə, əzələnin boşalmasına səbəb olan qıcıq sayını pessimum («*Pessimum*» – ən pis) qıcıq sıxlığı adlandırır (şəkil 6.11).



**Şəkil 6.11.** Sinir-əzələ preparatında optimum (Op.) və pessimum (Ps.) qıcıq sayı şəkildəki rəqəmlər, qıcığın sıxlığını göstərir.

Presinaptik membrana sinir ucunu örtən membran deyilir. Bu isə özünəməxsus neyrosekretor aparatdır.

Sakit vəziyyətdə mediator sinaptik qovucuqlarda toplanır. Presinaptik membran depolyarizə olunarkən bu qovucuqlar partlayır və mediator sinaps boşluğuna tökülür.

Oyanmanın hərəki sinirdən əzələyə ötürülməsini asetilxolin təmin edir. Postsinaptik membranın bu mediatora qarşı yüksək həssaslığı xüsusi zülal – xolinoreseptorlarla əlaqədardır. Asetilxolin xolinoreseptorlarla əlaqəyə girərək membranın quruluşunda bir sıra dəyişikliklər törədir. Nəticədə postsinaptik membranın  $\text{Na}^+$  və  $\text{K}^+$  ionlarına qarşı keçiriciliyi nəzərə çarpacaq dərəcədə artır. Postsinaptik membranda bu dəyişikliklər

qütbləşmənin pozulmasını təmin edir. Mənfi yüklü postsinaptik potensial əmələ gətirir. Postsinaptik potensial əzələ lifi membranının qonşu sahəsini qıcıqlandırır. Buna görə postsinaptik potensial kritik ölçüyə çatdıqda, membranın sinaps xarici sahəsində fəaliyyət potensialı əmələ gəlir və əzələ lifi boyunca yayılır.

Q.Deyl tərəfindən müəyyən edilmişdir ki, sinir-əzələ birləşməsində yerləşən sinapslardan ifraz olunan asetilxolin əzələ liflərinin membranını depolyarlaşdırır və oyanmanın yayılmasına və əzələnin təqəllüsünə səbəb olur. Xolinestraz fermenti isə asetilxolini parçalayır və onun təsirini ləngidir. Ezerin və protiqimin inhibitorları isə postsinaptik potensialın müddətini uzadır.

Oyanmanın sinir lifindən əzələyə nəql olunma prosesini aşağıdakı sxemdə göstərmək olar: sinir impulsu → mediatorun ifrazı → asetilxolin → sinir ucu → postsinaptik membranının xolinoreseptorları ilə asetilxolin qarşılıqlı təsiri → postsinaptik membranının ion keçiriciliyinin artması → əzələ lifi üzrə yayılan fəaliyyət potensialının əmələ gəlməsi.

## 6.7. Sinir sisteminin ümumi fiziologiyası.

**Sinir hüceyrələrinin yaranması və neyron nəzəriyyəsi.** Sinir sisteminin hüceyrələri neyroepitel hüceyrələrdən əmələ gəlir.

Hələ rüşeym inkişafının blastula və qastrula mərhələlərində neyroepitel hüceyrələr fərqlənməyə başlayır. Embrional inkişaf dövründə rüşeymin ektoderma qatının hüceyrələri bir sıra ardıcıl morfogenetik dəyişikliklərə uğrayaraq gələcək sinir toxuması əmələ gətirir.

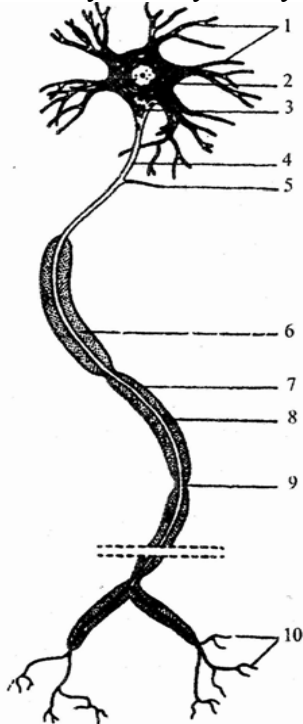
Meduloblastların diferensiyası əsasən iki fazada gedir. Əvvəlcə meduloblastlardan neyroblastlar, ependimoblastlar əmələ gəlir. Sonra neyroblastlardan neyronlar, qliblastlardan qlial, ependimoblastlardan ependim hüceyrələri əmələ gəlir.

*Neyron və neyron nəzəriyyəsi.* Sinir hüceyrəsi öz çıxıntıları ilə, yəni neyrit və dendritləri və onların ucları (hərəki və hissi ucları)

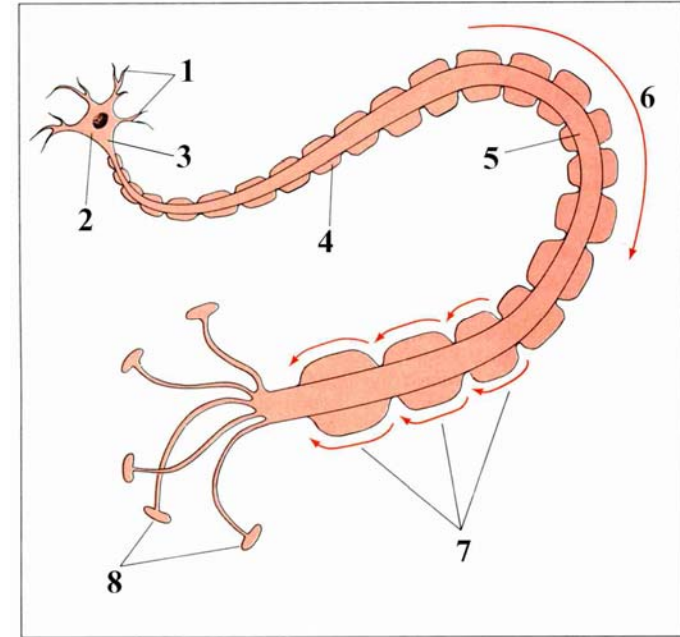
ilə birlikdə *neyron* adlanır (şəkil 6.12, 6.13, 6.14).

Neyron sinir sisteminin əsas quruluş və funksional vahididir.

Neyron qıçıq təsiri nəticəsində oyanma vəziyyətinə keçmək, impuls yaratmaq və nəql etmək qabiliyyətinə malikdir. Bu xüsusiyyət sinir sisteminin spesifik funksiyasını müəyyən edir. Neyroqliya sinir hüceyrəsilə üzvi şəkildə əlaqədə olub, sekretor, müdafiə, dayaq, trofik funksiyalarını yerinə yetirir.



**Şəkil 6.12.** Neyronun sxemi: 1-dendritlər; 2-hüceyrənin cismi; 3-akson təpəciyi; 4-akson; 5-akson kollateralları; 6-mielin qışası; 7-Şvann qışası; 8-Şvan hüceyrəsinin nüvəsi; 9-Ranvyə buğumu; 10-mielin qışadan çıxan aksonun uc şaxələri.



**Şəkil 6.13.** 1-dendritlər; 2-hüceyrənin cismi; 3-Akson təpəciyi; 4-Mielin qışası; 5-Akson; 6-sinir impulsunun istiqaməti; 7-Ranvyə buğumları; 8-sinapslar.

Hər bir sinir hüceyrəsi çıxıntıların sayına görə üç qrupa bölünür:

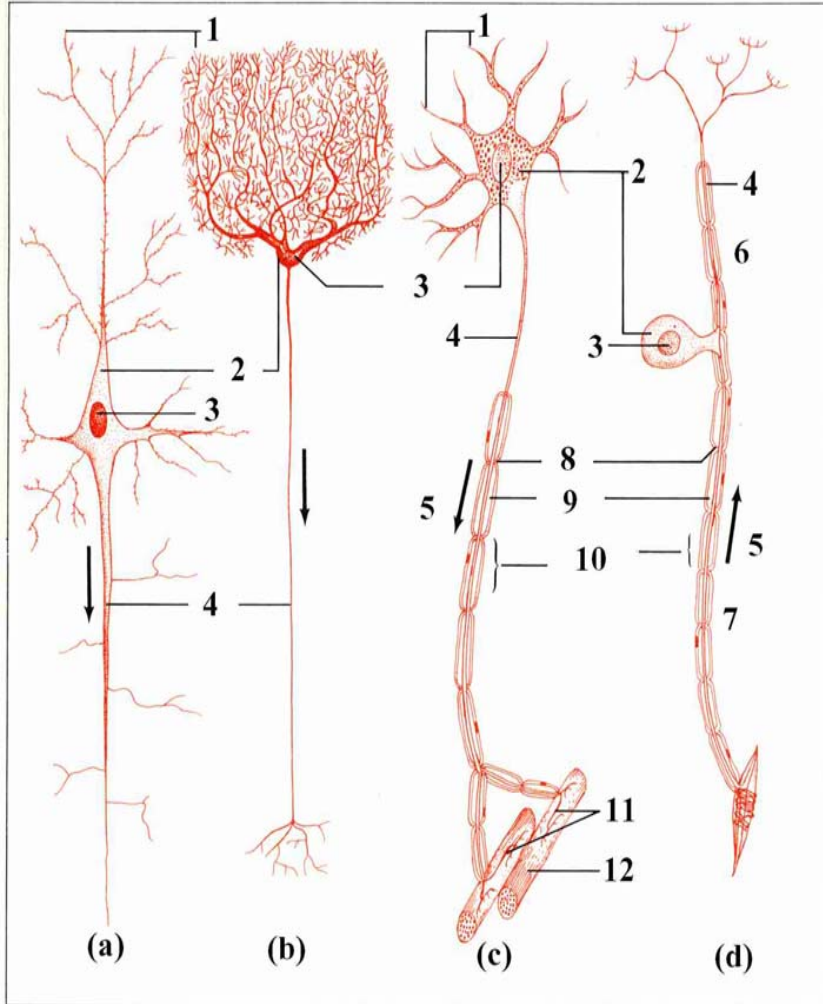
1) *Təkçixıntılı* – unipolyar sinir hüceyrələri, bunların cismindən bir çıxıntı uzanır;

2) *İkiçixıntılı* – bipolyar sinir hüceyrələri, bu hüceyrələrin cismindən iki çıxıntı uzanır. Uni və bipolyar sinir hüceyrələri onurğa beyninin hissi düyünlərində yerləşmişdir;

3) *Çoxçixıntılı* – multipolyar sinir hüceyrələri, bu hüceyrələrin cismindən ikidən artıq çıxıntı uzanır (şəkil 6.5, 6.14). Multipolyar sinir hüceyrələrinə onurğa beynində, beyincikdə, beyin yarımkürələrində və mərkəzi sinir sisteminin başqa şöbələrində təsadüf olunur.

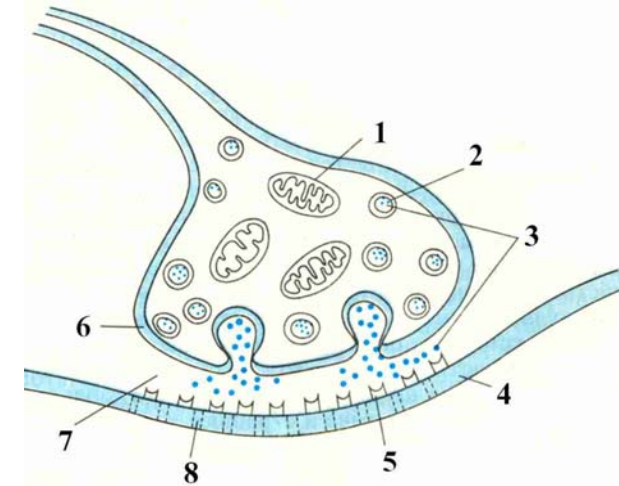
Neyronun cisminin diametri 3-4 mkm-dən 200 mkm, aksonun

1-6 mkm, dendritinki isə 0,3-1 mkm ola bilər. Neyronun cismi iyvari, ulduz, piramid və s. formada olur. Neyronun cisminin bir uzun çıxıntısı və çoxlu qısa çıxıntıları vardır.



**Şəkil 6.14.** a) Piramid hüceyrə; b) Purkinje hüceyrəsi; c) Motor neyron; d) Sensor neyron. 1-dendrit, 2-hüceyrənin cismi; 3-nüvə; 4-akson; 5-qalxan impuls yolu; 6-mərkəzi şöbə; 7-periferik şöbə; 8-buğum; 9-Mielin lifləri; 10-Şvann hüceyrəsi; 11-hərəkli liflər; 12-əzələ.

Uzun çıxıntıya *akson* və ya *neyrit*, qısa çıxıntılara *dendrit* deyilir. Hər bir sinir hüceyrəsinin, ancaq bir dənə aksonu vardır (şəkil 6.13, 6.14, 6.15). Aksonun vəzifəsi, mərkəzi sinir sistemini ucqar üzvlərlə – əzələ, vəz və sairə ilə birləşdirmək və ya mərkəzi sinir sistemi daxilində impulsları bir mərkəzdən digərinə nəql etməkdir. Buna misal olaraq böyük yarımkürələrdən onurğa beyninin ön buynuzlarının hüceyrələrinə gedən piramid sinir dəstələrini göstərmək olar. Bəzən aksonların uzunluğu metrədən də çox olur. Dendritlər isə bir sinir hüceyrəsinə mərkəzi sinir sisteminin başqa hüceyrəsi ilə birləşdirir.



**Şəkil 6.16.** Sinapsın ultrastrukturunun sxematik təsviri: 1-mitoxondri; 2-sinaptik qovucuq; 3-mediator molekulası; 4-postsinaptik membran; 5-reseptor makromolekulası; 6-presinaptik membran; 7-sinaptik dəlik; 8-ion kanalı.

Neyron sitoplazmasında nüvə, endoplazmatik şəbəkə, Holci aparatı, mitoxondrilər, ribosomlar, lizosomlar və başqa bu kimi hüceyrədaxili törəmələr vardır. Bunlardan başqa neyronda Nissel maddəsi (pələngvari maddə), neyrofibrillər, neyborucuqlar, sinaptik vezikullar kimi spesifik törəmələrə rast gəlinir (şəkil 6.16). Neyron cisminə mənsub olan sitoplazmaya neyroplazma, aksondakı plazmaya aksoplazma, dendritdəki plazmaya isə *dendro-*

*plazma* deyilir. Neyron xaricdən plazmatik membranla, akson isə mielin qişa ilə örtülmüşdür.

Sinir hüceyrəsi bir nüvəyə, iki və üç nüvəciyə malikdir.

Sinir hüceyrəsinin sitoplazmasında digər xarakter komponent nazik liflər – neyrofibrillər hesab olunur.

Sinir hüceyrəsinin həyat fəaliyyətində neyroqliya aparatı da mühüm rol oynayır. O neyronları hər tərəfdən əhatə edərək, mərkəzi sinir sisteminin stromasını əmələ gətirir. Neyroqliya hüceyrələri və onların çıxıntıları bir tərəfdən mexaniki-müvazinət vəzifəsini yerinə yetirir, digər tərəfdən isə izoləedici rol oynayır.

Sinir hüceyrəsinin qişa ilə örtülü olan çıxıntılarına *sinir lifləri* deyilir. Qişanın quruluşundan asılı olaraq sinir lifləri mielin qişalı və mielin qişasız olurlar. Mielinli və mielinsiz sinir lifləri dəstəsi birləşdirici toxuma pərdəsi ilə örtülü olub, mielinli sinir lifində müəyyən məsafədə Ranvye buğumları yerləşir (şəkil 6.6, 6.13).

**Neyronların təsnifatı.** Sinir lifləri sinir uc aparatı ilə qurtarır. Vəzifəsinə görə üç cür sinir ucu ayırılmalıdır. Deməli, mərkəzi sinir sisteminə: 1) hissedici və ya reseptor, 2) hərəkət, sekretor və effektor və 3) neyronlararası kontakt neyronlar (şəkil 6.14, d, c).

Reseptor və ya sensor və ya hissi neyronlara bipolyar sinir hüceyrələri aiddir. Onlar oyanmanı xarici (ekstroreseptorlar), daxili (intero reseptorlar) və oynaq, bağ, vətər (proprio reseptorlar) və s. üzvlərdən qəbul edərək mərkəzi sinir sisteminə nəql edirlər. Reseptor neyronların cisimləri mərkəzi sinir sisteminə kənarında – onurğa beyin düyünlərində yerləşir. Neyronun uzun çıxıntısı reseptorlarda qurtarır. İkinci çıxıntı onurğa və ya uzunsov beyinə daxil olub, ara və effektor neyronlarla sinapslar əmələ gətirir. Reseptor neyronların sayı effektor neyronlardan təxminən 5 dəfə çoxdur.

**Effektor neyronlar.** Onlar hərəkət və sekretor olurlar (şəkil 6.14, d). Oyanma periferiyaya neyronların uzun aksonları ilə daşınır. Skelet əzələsinə gedən hərəkət sinir lifləri əmələ gətirən effektor neyronlar-motor və ya hərəkət neyronları adlanırlar. Bunların cismi onurğa beyni boz maddəsinin ön buynuzlarında yerləşir. Hərəkət sinir ucları əzələ toxumasında hərəkət

hüceyrələrində neyritlərin uclarının şaxələnməsi olub, *sinir əzələ ucları* adlanırlar.

Vegetativ sinir sisteminin effektor neyronları mərkəzi sinir sisteminə kənarında, periferik düyünlərdə yerləşirlər. Ara və ya kontakt və ya qondarma neyronlar mərkəzi sinir sisteminin əsas kütləsini təşkil edirlər. Onlar reseptor və effektor neyronlar arasında əlaqə yaradır. Ara neyronlar törətdiyi effektdə görə oyandırıcı və ləngidici olmaqla iki qrupa bölünürlər.

Sekretor uclar vəzilərdə sinir-vəzi uclarını əmələ gətirir.

XIX əsrin axırlarında neyronlarının bir-birilə əlaqəsi haqqında iki nəzəriyyə neyron və neyrofibrilyar nəzəriyyə hökm sürürdü.

Neyron nəzəriyyəsinin tərəfdarları olan fizioloqlar bir sıra fizioloji hadisələri təhlil edərək belə nəticəyə gəlmişlər ki, neyronlar bir-birindən ayrıldırlar və iki qonşu neyron arasında birləşdirici səth vardır. Bu birləşdirici səth yarımkeçirici *zar* olub, sinir impulslarını bir neyrona digərinə verir. İki neyronu bir-birilə birləşdirən bu səthə *sinaps* deyilir (şəkil 6.13). Neyronlar arasında sinapsların olması mərkəzi sinir sisteminə oyanmanın bir tərəfə nəql olunmasına səbəb olmuşdur.

Zəlinin, xərçəngin sinir sisteminin quruluşunu tamamilə başqa cür izah edən bir də *neyrofibrilyar nəzəriyyə* vardır. Bu nəzəriyyə tərəfdarlarının fikrinə görə, sinir impulslarının nəql olunması üçün maddi substrat olan neyrofibrillər qırılmadan bir neyrona digərinə keçir və bütün sinir sistemi boyunca yayılır. Bu nəzəriyyəni əsaslandırmaq üçün lazım gələn müşahidələr başlıca olaraq onurğasız heyvanların səpkin və düyünlü sinir sistemləri, onurğalı heyvanların rüşeym dövründə inkişaf etməkdə olan sinir toxuması üzərində aparılmışdır.

Hər iki nəzəriyyə tərəfdarlarının topladığı müşahidə və təcrübələrə yekun vursaq deyə bilərik: çox ehtimal ki, sinir sistemi inkişafının aşağı pillələrində neyrofibrillər fasiləsiz olaraq bir neyrona digərinə keçir. İnkişafın nisbətən yüksək pillələrində fibrillər qırılır və ayrı-ayrı neyronlar arasında yeni əlaqə forması – sinaps əmələ gəlir.

Hazırda müəyyən edilmişdir ki, yalnız aşağı sinif onurğasız

heyvanlarda – bağırsağ boşluqlularında sinir hüceyrələrinin çıxıntıları protoplazmatik əlaqə yaradır.

Onların sinir sistemi sinsit tiplidir. Belə sinsit neyropil adını almışdır. Neyropil oyanmanı diffuz şəkildə, yəni hər tərəfə nəql edə bilir. Yuxarı sinif onurğasız heyvanlar və bütün onurğalıların mərkəzi sinir sistemində neyronlar çıxıntılar vasitəsilə əlaqəyə girirlər. Hər bir neyronun aksonu başqa sinir hüceyrəsinin cisminə və dendritlərinə müvafiq çoxlu şaxələyə bölünür. Hər bir şaxə sinapsın elementidir (şəkil 6.15, 6.17).



**Şəkil 6.17.** Neyronun cisminə və dendritlərində sinapsların yerləşməsi.

### 6.8. Sinapsların formalaşması

Sinir sisteminin fiziologiyasında çoxdan qəbul olunmuş neyron nəzəriyyəsinə görə, sinir toxuması bir-birilə eləcə də işçi orqanlarla əlaqələrə girmiş neyronlardan təşkil olunmuşdur.

*Sinaps sinir üçün əlaqə formasıdır.*

1901-ci ildə ingilis alimi Ç.Şerinqton neyronlararası əlaqənin anatomik əsası kimi elmə sinaps anlayışını daxil etmişdir.

Sinir sistemində erkən ontogenezdə, hələ sinapslar formalaşana qədər desmosoma tipli əlaqə rabitələrinə rast gəlinir. Əksər toxumalarda hüceyrələr bir-birilə öz sərhəd membranları ilə təmaslanır.

Sinapsın formalaşmasının birinci fazasında neyron çıxıntılarının böyümə konusunun filopodiləri hədəf hüceyrələrin membranına yaxınlaşır, amma ona yapışmır və sabit adgeziv zonalar əmələ gətirir. Bu, desmosomaları xatırlatsa da, səciyyəvi neyron əlaqəsi deyil.

Sinaptik əlaqələrin əmələ gəlməsinin sonrakı fazası çütləşmiş membran törəmələrinin əmələ gəlməsilə səciyyəvi. Peresinaptik membrana aid olan zonada mediator maddələri dolu qovucuqlar formalaşır, postsinaptik membranda iki membran arasında sinaptik yarıq əmələ gəlir.

Bundan sonra sinaps öz əsl formasını alır. Stabil sinaptik quruluş siqnalları nəql etmə qabiliyyəti ilə müəyyənləşir. Morfoloji cəhətdən formalaşmış sinaps funksional cəhətdən fəal sinaps deyil. Sinapsların formalaşmasının, son mərhələsi sinaptik sahə ətrafında qlial hüceyrələr təbəqəsinin, beyinin bəzi törəmələrində isə xüsusi kapsulun əmələ gəlməsidir.

**Növləri və quruluşu.** Neyronla onun innervasiya etdiyi toxuma (əzələ və bəzi epitel) arasındakı rabitə sinapslar vasitəsilə qurulur. Onlar sinir-əzələ və sinir-epitel sinapsları adlanır.

Mərkəzi sinir sistemi sinapslar haqqındakı məlumatları ümumiləşdirərək, onları morfoloji, fizioloji və neyrokimyəvi xüsusiyyətlərinə görə aşağıdakı kimi təsnif edirlər:

1. Anatomik və morfoloji quruluşlarına görə sinapslar *neyronlararası* və *üzv* sinapslarına bölünürlər.

Neyronlararası sinapsların bir neçə növü vardır:

1) *Aksosomatik sinaps* – bir neyronun aksonunun uc şaxəsi digər neyronun hüceyrə cismi ilə təmasda olduqda yaranır.

2) *Aksodenritik sinaps* – aksonun uc şaxəsi digər neyronun

dendritlə rabitəyə girir.

3) *Akso-aksonal* – iki neyronun aksonları arasında əmələ gələn sinaps əlaqə formasına deyilir.

4) *Dendro-dendritik* – iki neyronun dendritləri arasında əmələ gələn sinaps əlaqə formasına deyilir.

Üzv sinapslarına neyromuskulyar və neyroepitelial (neyrosekretor) sinapslar aid edilir.

2. Elektrofizioloji xüsusiyyətlərinə görə *oyandırıcı* və *längidici* sinapslar ayırd edilir.

3. Neyrokimyəvi xüsusiyyətlərinə görə xolinergik, adrenergik və serotoninergik sinapslar təsnif olunur.

Bütün xolinergik sinapslarda mediator asetilxolin, adrenergik sinapslarda isə adrenalin, noradrenalin və ya simpatindir. Serotonin (və ya 5 oksitiramin) və  $\gamma$ -amino yağ turşusunu da mediatorlara aid edirlər. Serotonin hipotalamusun bəzi neyronlarında oyanmanın ötürülməsində iştirak edir.

Sinapsda iki membran – *pere* və *postsinaptik* membran və onlar arasında eni 100-150 Å olan və onları bir-birindən ayıran sinaptik yarıq olur.

Sinapslar oyanmanı bir istiqamətdə – aksondan onunla əlaqəyə girmiş neyrona ötürür.

Sinapsın köməyi ilə neyron 60 minə qədər digər neyronla əlaqəyə girə bilər. Adətən bir neyron üzərində azı 1200-1800 sinaps ola bilər.

Elektrik sinapsı – ibtidai heyvanların sinir sistemi üçün səciyyəvidir, iki membran arasında məsafə 20 Å-2 Nm olan istiqamətdə ötürür.

Kimyəvi sinaps peresinaptik və postsinaptik membran arasında məsafə 10-50 Nm olması, peresinaptik sahədə çoxlu mediator 50 Nm vezikulların yerləşməsi və hər sinapsda çoxlu mediator fəaliyyət göstərməsi ilə xarakterizə olunur.

**Sinaptik reseptorlar.** Sinaptik reseptorlar haqqında olan təlim mediatorların postsinaptik membrana təsir mexanizmini başa düşməyə imkan verir. Hazırda müxtəlif mediatorların təsirini qəbul edən bir sıra membran reseptorları ayırd edilmişdir. Onlara

asetilxolin, noradrenalin və ya adrenalin, serotonin qamma-amin yağ turşusu və başqaları aiddir.

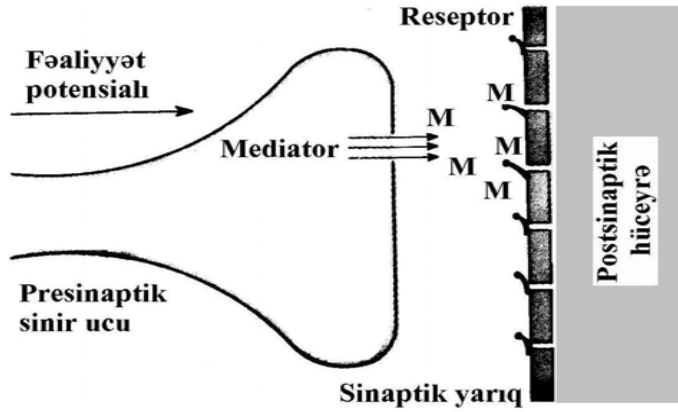
Reseptorla əlaqəyə girən mediator burada ya parçalanır ya da sinaptik ötürülmədə təkrar istifadə olunur. Təsir göstərən asetilxolin postsinaptik sahədə xolinə və asetata parçalanır. Reaksiyanı asetilxolinesteraza (AXE) fermenti kataliz edir. Reaksiya döndərir: əmələ gələn xolin və asetat yenidən presinaptik sahəyə diffuziya edərək asetilxolinin yeni ehtiyatlarının sintezinə sərf olunur.

**Oyanmaların hüceyrəarası verilməsində müasir məlumatlar.** Sinaptik ötürmə üçün xüsusi mexanizm lazımdır. Kimyəvi sinapslar üçün xüsusi maddə – mediator, amma elektrik sinapsların da cərəyanın xüsusi paylanması tələb olunur. Kimyəvi sinapslar daha çox maraqlıdırlar, belə ki, onlar hüceyrələrin çox mürəkkəb qarşılıqlı təsirlərini təmin edirlər. Buna görə də kimyəvi sinapsları biz daha diqqətlə nəzərdən keçirəcəyik.

**Kimyəvi sinapslarla oyanmanın ötürülməsi.** Kimyəvi sinapsların ən mühüm komponentləri sxematik olaraq şəkil 6.18-də verilmişdir. Fəaliyyət cərəyanı sinir hüceyrəsinin «presinaptik» ucunu depolyarizə edir. Bu – lokal olaraq ondan pre- və postsinaptik hüceyrələr arasında olan yarığa «mediatorun» (aralıq-maddə) ifraz olunmasına səbəb olur.

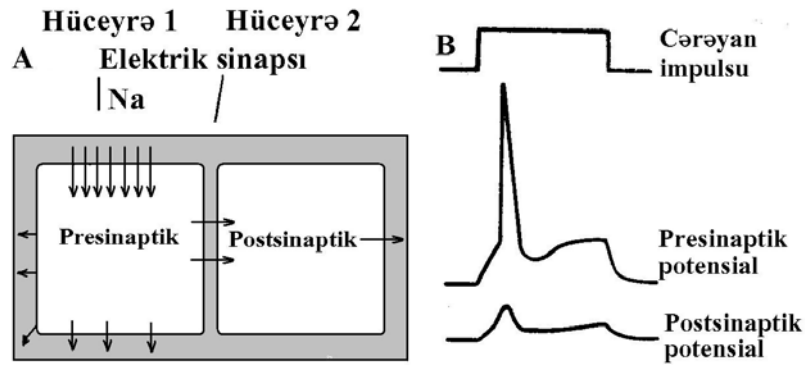
Mediator postsinaptik hüceyrənin plazmatik membranına daxil olur. Orada o spesifik reseptorlarla əlaqəyə girir; nəticədə membranda ion kanalları açılır. Onlardan keçən ion cərəyanı postsinaptik hüceyrənin membran potensialını dəyişir və onu fəaliyyət cərəyanı əmələ gələn hədd səviyyəsinə qədər depolyarizasiya edir.

Sinir lifinin fəaliyyət cərəyanı sinaps önünün ucunu depolyarizə edir. Nəticədə ondan mediator xaric olur, hansı ki, sinaptik yarığa (mediator) daxil olur və postsinaptik hüceyrənin membranının reseptorları ilə birləşir. Onun birləşməsi bu membranda kanalların açılmasına səbəb olur və onlardan spesifik ionlar keçərək onun potensialın dəyişilməsinə səbəb olur.



Şəkil 6.18. Kimyəvi sinaptik nəqləmənin sxemi.

**Elektrik vasitəsilə sinaptik ötürmə.** 1930-1950-ci illərdə kimyəvi sinaptik ötürmə konsepsiyası hamı tərəfindən qəbul edildikdən sonra, mütəxəssislər tərəfindən müəyyən edilir ki, oyanmanın hüceyrəarası ötürülməsi elektrik vasitəsilə də həyata keçirilə bilər. Bu prinsip şəkil 6.19-da göstərilmişdir. İki qonşu hüceyrə bir-birilə sıx bitişik olur ki, onların ikisinin membranından keçən cərəyanın müqaviməti, sinapsı olmayan membranın digər nahiyələrinin müqavimətilə müqayisə oluna bilər.



Şəkil 6.19. Elektrik snapsı.

Birinci hüceyrənin oynaması zamanı Na cərəyan ( $1 \text{ Na}$ ) ona açıq Na-kanalından daxil olur və ondan çıxaraq cərəyanın bir hissəsi membran məsaməsi olan yerdə ikinci hüceyrəyə daxil olur və onun depolyarizasiyasına səbəb olur.

Ehtimal etmək olar ki, burada depolyarizasiyanın səviyyəsi, birinci hüceyrədən 10 dəfə azdır. Lakin o ikinci hüceyrədə fəaliyyət cərəyanını generasiya edən həddən yüksək ola bilər. Çox hallarda belə depolyarizasiya hədd qıçığından aşağı olur və ikinci hüceyrə digər hüceyrədə kimyəvi və elektrik ötürmə nəticəsində yaranan sinaptik potensialların summasıyının təsiri altında qıçılana bilər. Beləliklə, kimyəvi elektrik ötürməni elektrik nəqləmədən fərqləndirən əsas xüsusiyyətlər:

1. Kimyəvi sinapsda postsinaptik cərəyan postsinaptik membranda olan kanalların açılması hesabına generasiya olunur və postsinaptik hüceyrənin ion qradientilə əsaslandırılmışdır.

2. Elektrik sinapslarında postsinaptik cərəyanın mənbəyi – peresinaptik hüceyrənin membranıdır. Burada kimyəvi mediatorlar yoxdur və onun xaric olmasına və oyanmanın nəql olunmasına təsir edən amillə, məsələn,  $\text{Ca}^{2+}$  hüceyrə xarici qatılığının və ya mediatorların, fermentlərin yox edilməsi haqqında danışılır.

## 6.9. Hərəkət sistemi. Refleks təlimi

**Dayaq və hərəkətin sinir tənzimi.** İnsan və heyvan orqanizminin hərəkət və başqa fəaliyyət formalarının idarə olunması mexanizmini izah etmək təşəbbüslərinin qədim tarixi vardır. Bu haqda ilk fizioloji izahatlara qədim Roma anatomu və həkimi Qalenin işlərində rast gəlinir. O, insanın hərəkətlərini şüurlu (iradi) və şüursuz (qeyri-iradi) hərəkətlərə bölmüş və bu hərəkətlərin sinir sistemi tərəfindən tənzim edildiyini göstərmişdir.

Skelet əzələlərinin işinin sinir tənzimi hiss hərəkəti mərkəzlər vasitəsilə yerinə yetirilir.

Bədənin dayaq və hərəkətinə, onların düzgün təqəllüsünə

uyğun gələn sinir tənzimi – hərəkət mərkəzlərinin ən mühüm funksiyalarından biridir. Lakin hərəkətin düzgün yerinə yetirilməsi ancaq gövdə və ətrafların adekvat vəziyyətində mümkündür.

**Reflektorlu hərəkətlər.** Orqanizmin belə qıcıqlara avtomatik, stereotipik, məqsədyönlü reaksiyasını Uniser 1771-ci ildə refleks adlandırmışdır. Refleks termini ilk dəfə 1640-cı ildə R.Dekart tərəfindən elmə daxil edilsə də, onun elmi izahını çex alimi Proxaske düzgün vermiş, rus alimləri Seçenov və Pavlov isə onu daha ətraflı öyrənmişlər.

Refleks termini latın sözü olan reflektō (əks edirəm) sözündən götürülmüşdür.

Orqanizmin MSS iştirak ilə xarici və daxili qıcığa qarşı verdiyi cavab reaksiyasına refleks deyilir. Onurğa beyninin pozulması ilə reflekslər yox olur; deməli, onlar MSS-nin aktivliyinin nəticəsidir. Reflekslər Pavlov tərəfindən anadangəlmə (şərtsiz) – bəbək, öskurmə, udma, dartma reaksiyası və s., həmçinin bütün həyatı boyu qazanılan reflekslər (şərti) mədə və bağırsaqda qidanın həzmi və hərəkətini orqanizmin hazırkı vəziyyətinə qan dövranı və tənəffüsün daima uyğunlaşması və s. aiddir.

XIX əsrin ikinci yarısında İ.M.Seçenov refleks təlimini yeni nəzəri və təcrübə baxımdan işıqlandırdı. O, Dekartın fizioloji düalizminə qarşı fizioloji materializm baxışı irəli sürdü. İ.M.Seçenova görə təkcə hərəkətlər deyil, şüur və psixi hadisələr də təbii fizioloji qanunlara tabedir, psixi fəaliyyətin əsasını da reflektor prinsipi təşkil edir. İ.P.Pavlov insan və heyvanların bütöv davranışının reflektor təbiətə malik olduğu fikrini qəbul edərək onun formalaşmasının üç mühüm prinsipini müəyyən etdi. Bunlar aşağıdakılardır: 1) səbəbiyyət (determinizm), 2) analiz və sintez, 3) quruluş (struktur) prinsipi – bütün reflektor proseslər mütləq sinir törəmələrinin iştirakı ilə həyata keçir.

İ.P.Pavlov insanda və heyvanlarda mürəkkəb qarşılıqlı əlaqələrinin tənzimində beyin yarımkürələri qabığının rolunu müəyyən etmişdir. İ.P.Pavlovun şərti reflekslər nəzəriyyəsinin əsas müddəalarından biri bu idi ki, funksiyaların qabıqüstü

mexanizmləri ali, qabıqaltı mexanizmləri isə ibtidai mexanizm olub, sonradan yaranma, qazanılma şərti reflektor fəaliyyətini formalaşdırır. Hər iki mexanizm vasitəsilə insan və heyvan orqanizmi ilk növbədə mühüm həyatı funksiyaları – qidalanma, müdafiə, cinsi və digər mürəkkəb davranış reaksiyalarını həyata keçirir. Beyin yarımkürələri qabığı və beynin digər ali şöbələrinin iştirakı ilə anadangəlmə, şərtsiz reflekslər əsasında fərdi inkişaf prosesində yaranan daha geniş uyğunlanma imkanları qazanan şərti reflekslər həm də orqanizmin ali sinir fəaliyyəti sferasını müəyyən edir.

Refleks təlimində dönüş yaradanlardan biri akademik P.K.Anoxinin fikrinə görə refleks qövsünün qayıdan afferentasiya xüsusiyyəti var. Qayıdan afferentasiya-reaksiya baş verdikdən sonra onun haqqında baş-beyinə xəbər verir.

Hər bir refleks xarici və ya daxili qıcıqların təsir etməsilə başlayır və bunun nəticəsində üzvlərin fəaliyyətində baş verən dəyişikliklə qurtarır.

Misal üçün, qurbağanın aşağı ətrafını turşu məhluluna salsaq və ya ona sancaq batırsaq, o bükmə, döş və ya qarın nahiyəsində dəri üzərinə turşu ilə isladılmış filtr kağızı qoymuş olsaq – silmə, yazda erkək qurbağanın döş nahiyəsindəki dərisinə toxunmuş olsaq, onda quruldama hərəkətlərinin meydana çıxdığını görürük.

Bu reaksiyalar xassələrinə görə bükülmə, silmə və quruldama refleksləri adlanır.

İtlərdə müşahidə olunan reflekslərdən bunları misal gətirmək olar: ayaq altının dərisini mexaniki sürətdə qıcıqlandırmış olsaq, bu qıcığa qarşı ayağın və ayaq barmaqlarının refleks yolu ilə büküldüyünü görürük, buna ayaqaltı refleks deyilir. Südəmə uşaqların ağızına əmziyi saldıqda əmmə hərəkətləri, udlağın arxa səthini kobud cismlə qıcıqlandırdıqda hamıda qusma hərəkətləri alındığı kimi, gözün buynuz qişasına toxunmaq göz qapaqlarının qapanması – konyüktiv refleksini, şiddətli işıq isə bəbəyin daralması – bəbək refleksini verir.

Onurğa beynin işlə bağlı olan reflekslər spinal, uzunsov beynin iştirakı ilə həyata keçən reflekslər bulbar, orta beynin iştirakı

ilə formalaşan reflekslər mezensefal, aralıq beyin törəmələrinin və beyin yarımkürələri qabığının fəaliyyətindən irəli gələn reflekslər *kortikal* reflekslər adlanır.

Reflekslər reflektor reaksiyanın son nəticəsinə və onda işçi üzvlərin iştirakına görə də fərqlənir. Əgər refleks əzələ fəaliyyətilə əlaqədardırsa, buna motor və ya hərəkət refleksləri, vəzilərdə müəyyən sekretlərin ifrazı ilə nəticələnirsə, sekretor reflekslər deyilir və i.a.

Bu reflekslər zahirən başqa-başqa olsalar da onların fizioloji təbiətləri bir-birinə oxşayır. Bunların hamısı *refleksdir*. Bunların bir qismi bədənin xarici səthində yerləşmiş reseptorların qıcıqlanması ilə başlanır. Bu cür xarici səthdə yerləşmiş reseptorlara *eksteroreseptorlar* deyilir. Reflekslərin ikinci qismi daxili üzvlərin qıcıqlanması ilə baş verir. Qıcığın bilavasitə selikli qişaya təsirindən başlayır. Selikli qişadakı reseptorlara *interoreseptorlar* adı verilir. Bunlardan başqa bir qism reflekslər də vardır ki, bunlar oynaq kisələrinə, bağ və vətərlərdə, əzələlərdə yerləşmiş reseptorların qıcıqlanmasına qarşı verilən reflekslərdir. Bu cür reseptorlara *propriozeptorlar* deyilir. Proreseptorlardan refleks almaq üçün əzələyə və ya onun bağlandığı vətərə yüngülcə vurmaq kifayətdir.

Lakin qeyd etmək lazımdır ki, normal fizioloji şəraitdə bu reflekslər ancaq onurğa beyni, uzunsov və orta beynin mərkəzləri ilə əldə edilmir. Burada bütün mərkəzi sinir sistemi, xüsusən beyin yarımkürələrinin qabığı da iştirak edir. Bu cür refleksləri yalnız təcrübə şəraitində beynin ali şöbələrinin iştirakı olmadan almaq mümkündür.

Yuxarıda qeyd etdiyimiz reflekslərdən görünür ki, refleks hadisələri bədənin müəyyən nahiyələrinin qıcıqlanması ilə başlayır. Qıcığı qəbul edən sinir uclarının yerləşdiyi bədən nahiyəsi, xüsusən dəri nahiyəsi reflekslərin *reseptiv sahəsi* adlanır. Qıcıqlanması bu və ya digər refleksin baş verməsinə səbəb olan bədən nahiyəsi, *refleksogen zona* da adlanır.

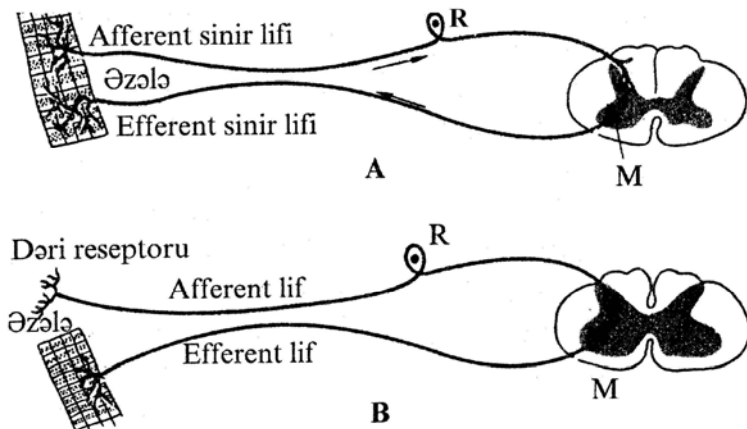
Hər bir refleksin meydana gəlməsi üçün müəyyən bir yol lazımdır. Refleks aktında sinir hadisəsinin getdiyi yola *refleks*

*qövsü* adı verilir. Refleks qövsü beş hissədən:

1. Reseptor üzvdən (qıcıqları qəbuledici üzvdən),
2. Afferent sinir lifindən,
3. Mərkəzdən,
4. Efferent sinir lifindən,
5. Həmin efferent sinir lifinin işcil üzvlərdə qurtaran ucları və effektor (işcil) üzvdən ibarətdir.

Hal-hazırda refleks qövsünə altıncı komponent – qayıdan afferentasiya da daxil edilir. Refleks qövsləri *sadə* və *mürəkkəb* refleks olmaqla iki yerə bölünür (şəkil 6.20 A.B.). Sadə refleks qövsündə iki neyron iştirak edir. Birinci *qəbuledici neyron* adlanır. Sinir impulsu ondan ikinci reflektor neyronuna daxil olur.

Hər hansı reflektor aktın həyata keçməsi üçün müəyyən anatomik və fizioloji əsas lazımdır, əks halda heç bir refleks yarana bilməz. İkidən artıq neyron iştirak edirsə *mürəkkəb refleks qövsü* deyilir. Sadə refleks qövsündəki birinci neyron, qəbuledici neyron olub, sinir impulsu bu neyronun ikinci effektor neyrona və oradan da işcil üzvə verilir (şəkil 6.20 A). Belə refleks qövsünə eyni zamanda bir sinapslı refleks qövsü də deyilir. Çünki burada iki neyronu bir-birindən ayıran bir sinaps iştirak edir. Lakin fizioloqlardan bir çoxunun rəyinə görə hər bir refleks qövsü ən azı üç neyronun təşkil olunur. Bu halda qəbuledici neyronla efferent neyron arasında üçüncü neyron yerləşir ki, ona *birləşdirici* və ya *aralıq neyron* deyilir (şəkil 6.20 B). Bu neyronun çıxıntıları mərkəzi sinir sisteminin içərisində şaxələnərək müxtəlif mərkəzləri bir-birilə birləşdirir. Polisinaptik reflekslərdə oyanma hissi neyronun aralıq neyrona verilir. Aralıq neyronun olmasının əhəmiyyəti ondan ibarətdir ki, eyni hərəkət neyron müxtəlif reseptor neyronlardan siqnallar ala bilər, ona görə də eyni bir refleksin ən müxtəlif nahiyələrdə yerləşən reseptiv sahələrdən yaratmaq mümkündür.



**Şəkil 6.20.** İki-neuronlu (A) və üç-neuronlu (B) onurğa beyni refleksi qövsünün sxemi. R –spinal düyünlərin reseptor neyronu; M-motoneyron.

Hər hansı reflektor aktın həyata keçməsi üçün müəyyən anatomik və fizioloji əsas lazımdır, əks halda heç bir refleksi yaranma bilməz.

Refleks qövsündə iştirak edən hissələrdən birini kəssək və ya zədələsək, o zaman refleksi almaq mümkün olmur. Bunu bir sıra təcrübələrlə isbat etmək mümkündür. Məsələn, dəri reseptorlarının rolunu göstərmək üçün dəriyə kokain deyilən zəhərin sürülməsi kifayətdir. Bu zəhər dəriyədəki hissi sinir uçlarını (reseptorları) keyləşdirdiyindən verilən qıcıqlar qəbul oluna bilmir, buna görə də dəriyə kokain ilə keyləşdirilmiş heyvanda dəri refleksi alınmır. Afferent və efferent sinir liflərini kəsirlər. Belə hallarda da refleksi əldə etmək mümkün olmur. Mərkəzin rolu isə onun zədələnməsi və ya xarab edilməsi ilə aydınlaşdırılır. Beləliklə, refleksi hadisəsinin ortaya çıxması üçün refleksi qövsündə iştirak edən hissələrin hamısı öz histoloji tamlığını mühafizə etməlidir.

Hər bir refleksdə, sinir impulsu bir çox neyronu əhatə edir. Digər tərəfdən saysız-hesabsız sinir lifləri ilə nəql olunan oyanma, mərkəzi sinir sistemində geniş surətdə yayılmağa qabildir. Oyanmanın sinir sistemi hüceyrələrində yayılmasına oyanmanın *irradiyası* deyilir. Irradiyasıya sayəsində ayrı-ayrı neyronlar

bir-birilə qarşılıqlı əlaqəyə girə bilər.

## 6.10. Sinir mərkəzlərinin xüsusiyyətləri

İndi elmə məlumdur ki, funksiyaların dinamik bir sistem kimi ondan asılı olaraq həyata keçməsində beyinin müxtəlif nahiyyələrində olan neyronlar qrupu arasında olan qarşılıqlı təsir və təsir ilə əlaqədar olan mexanizmlərin birgə fəaliyyəti lazımdır.

Eyni fizioloji funksiya daşıyan mürəkkəb reflektor aktların yerinə yetirilməsi üçün birgə fəaliyyət göstərən sinir hüceyrələri (neyronqlıya ependem) qruplarının funksional birləşməsi şərti olaraq mərkəz adlanır. Dar mənada mərkəz müəyyən reflektor aktı təmin edən neyronlar yığındır.

Bir neçə misal göstərək. İtin beyin yarım kürələri qabığının somatomotor şöbəsini qıcıqlandırdıqda onun ön ətrafları yığılır, deməli, həmin şöbə ayağın yığılmasını təmin edən mərkəzdır. Beyin qabığının ənsə payını kəsib götürsək, itdə görmə qabiliyyəti itir. Bu onu göstərir ki, ənsə payında görmə mərkəzi yerləşmişdir. Beyin borusunu uzunsov beyin nahiyyəsində kəsdikdə heyvanda tənəffüs hərəkətləri dayanır, deməli, uzunsov beyində tənəffüs mərkəzi yerləşmişdir. Lakin itirilmiş funksiyalar çox çəkmir ki, digər mərkəzlər tərəfindən kompensasiya olunur və tezliklə üzvün normal fəaliyyəti bərpa olunur. Deməli, sinir sisteminin ayrı-ayrı şöbələrinin daşdığı vəzifələrin dəyişməz olmadığı haqqında fikirlər düzgün deyil.

Yuxarıda refleksi qövsündən bəhs edərək onun beş hissədən, yəni reseptordan, afferent sinir lifindən, sinir mərkəzindən, efferent sinir lifindən və effektor cihazdan ibarət olduğunu göstərmişdik. Bu hissələrdən reseptorlar haqqında analizatorların fiziologiyasında, afferent və efferent sinir lifləri və effektor cihaz haqqında isə sinir-əzələ fiziologiyasında bəhs edilmişdir. Burada isə refleksi qövsələrinin mərkəzlərini, bu mərkəzlərin fiziologiyasını və malik olduqları bir sıra fizioloji xüsusiyyətləri öyrənmək lazımdır. Qeyd etməliyik ki, sinir mərkəzlərinin oyanıcılıq və keçiricilik qabiliyyəti ilə sinir liflərinin oyanıcılıq və keçiricilik

qabiliyyəti arasında bir çox oxşarlığı olduğu halda, ancaq sinir mərkəzlərinə aid bir sıra səciyyəvi xüsusiyyətlər də vardır.

1) Bunlardan birincisi, mərkəzlərin oyanmasını ancaq bir istiqamətdə nəql etməsidir. Məlum olduğu üzrə, oyanma sinir lifində hər iki tərəfə nəql oluna bilər. Hər hansı bir siniri ortasından qıcıqlandırmış olsaq, o zaman sinirin qıcıqlandırdığımız yerindən aşağı və yuxarı hissəsində fəaliyyət cərəyanı əmələ gələr.

Qeyd etmək lazımdır ki, normal fizioloji şəraitdə sinir hadisəsi daima bir istiqamət üzrə: afferent sinirlərdə reseptorlardan mərkəzə doğru, efferent sinirlərdə isə mərkəzdən işcil üzvlərə doğru nəql olunur. Buna səbəb oyanmanın mərkəzi sinir sistemində bir istiqamət üzrə nəql olunmasıdır.

Əgər qurbağa bədəninin üzərində onurğa beyinin ön və arxa kökləri olan və ya sinirin hər iki tərəfində əzələsi olan preparat hazırlayıb siniri ortasından qıcıqlandırsaq sinirin hər iki tərəfində olan əzələlər təqəllüs edəcəkdir. Deməli, sinir oyanmanı hər ikitərəfli nəql edir. İndi mərkəzdə oyanmanı hər birtərəfli nəql olunmasını müşahidə etmək üçün reseptorlardan oyanmanı afferent sinirlərlə onurğa beyninə daxil olduğu arxa kökü biostimulyatorla qıcıqlasaq, ön kökləri oyanmanı nəql etdiyi efferent sinirlərdə fəaliyyət cərəyanını müşahidə etməklə bərabər, innervasiya etdiyi əzələnin təqəllüsünü müşahidə etmək olar. Lakin efferent sinirlərlə əlaqəli olan ön kökləri qıcıqlandırsaq, əzələ təqəllüs etmir. Deməli, sinir mərkəzləri oyanmanı birtərəfli nəql edir. Buna oyanmanın sinir mərkəzlərində bir istiqamət üzrə və ya qütb üzrə yayılması qanunu deyilir.

Diffuz, səpkin sinir sistemində də oyanma hər iki tərəfə nəql olunur. Lakin sinir sistemi inkişaf etdikdə oyanmanın sinir sistemi içərisində nəql olunması məhdudlaşır və onurğalı heyvanlarda ancaq bir istiqamət üzrə yayılır. Buna səbəb, yəni MSS-də yerləşmiş, iki neyronun bir-birinə təmas etdiyi yerlərdə sinapsların olmasıdır.

2) Sinir mərkəzlərinin fizioloji xüsusiyyətlərindən ikincisi, oyanmanın mərkəzlərdə ağır nəql olunmasıdır. Məlum olduğu

üzrə oyanma, qurbağanın sinirində saniyədə 40 metr, insanın sinirində isə saniyədə 120 metrlik bir sürətlə nəql olunur. Halbuki, mərkəzi sinir sistemində oyanmanın nəql olunması son dərəcə ağırdır. Buna görə də refleksin gizli dövrü, yəni qıcığın verildiyi momentlə reaksiyanın alındığı moment arasında keçən dövr nisbətən çox uzun olur. Reflektor reaksiyanın gizli dövrü *refleks vaxtı* adlanır. Refleks vaxtında bir sıra hadisələr baş verir; bu hadisələrdən hər biri üçün müəyyən vaxt tələb olunur. Reseptorun qıcıqlanmasına sərf olunan zamanı I, oyanmanın afferent sinirlə mərkəzə nəql olunmasına lazım gələn vaxtı II, oyanmanın mərkəzi sinir sistemi daxilində nəql olunması vaxtını III, oyanmanın efferent sinirdən işcil üzvə nəql olunması vaxtını IV və işcil üzvün fəaliyyətə hazırlanması üçün sərf olunan zamanı V ilə işarə etsək, ümumi refleks vaxtı  $V=I+II+III+IV+V$  olacaqdır.

Oyanmanın mərkəzi sinir sistemi daxilində afferent neyron dan efferent neyrona nəql olunması müddəti (III), həqiqi refleks vaxtı adlanır. Bunu tapmaq üçün ümumi refleks vaxtından, yuxarıda qeyd etdiyimiz hadisələrin gedişi üçün sərf edilən vaxtı çıxmaq lazımdır:  $III=V-(I+II+IV+V)$ . Refleks vaxtını təyin etmək üçün sürətlə hərəkət edən kimoqrafin hislənmiş silindri üzərində qıcıq verilən momentlə reflektor hərəkətin əyrisini (mexanogrammasını) və ya əzələnin fəaliyyət cərəyanının əyrisini elektroqrammasını xüsusi cihazla yazırlar.

Bu metodun köməyiylə refleks vaxtı saniyənin mində bir hissəsi dəqiqliyilə təyin edilə bilər. Məsələn, müəyyən edilmişdir ki, qurbağanın onurğa beynində oyanmanın nəql olunması üçün 0,01-0,03 saniyə vaxt tələb olunur. Oyanma onurğa beynin simmetrik tərəfinə keçdikdə isə refleks müddəti təxminən 1,5 dəfə artır.

Daha çox refleks müddəti insanın göz qapağı qıcıqlandırıldıqda və ya gözə güclü işıqla təsir etdikdə alınır və 0,05-0,2 saniyə çəkir.

Son zamanlarda mərkəzi sinir sistemində oyanmanın ləng yayılmasını sinapslarda nəql olunmanın xüsusiyyətlərilə əlaqələndirirlər.

Yuxarıda göstəriləyi kimi sinapslarda oyanmanın nəql olunması əsas üç prosesdən asılıdır:

1) Aksonla gələn impulsların təsirindən mediatorların ifrazı, buna sərf olunan vaxt 0,5 milli/saniyə davam edir;

2) Mediatorun sinaps boşluğundan postsinaptik membrana diffuziya etməsi;

3) Mediatorun təsirindən oyandırıcı postsinaptik potensialın əmələ gəlməsi.

Beləliklə, bir sinapsdan oyanma 2-3 milli saniyəyə nəql olunur. Refleks müddəti mərkəzi sinir sisteminin vəziyyətindən asılı olaraq qüvvəli qıcıqdan zəif qıcığa nisbətən qısa olur. Yorgunluq zamanı refleks müddəti uzanır.

3) Sinir mərkəzlərinin fizioloji xüsusiyyətlərindən üçüncüsü, onların oyanma ritmini transformasiya etməsi, yəni dəyişməsidir.

Sinir mərkəzlərində qıcıq ritminin dəyişməsi əsasən mərkəzə tək-tək qıcıqlar göndərdikdə onlara qarşı işçi üzvə efferent sinirlə müəyyən ritmə malik oyanmalar gəlir. Obrazlı şəkildə desək, tək atəşə qarşı sinir mərkəzləri yaylım atəşilə cavab verirlər.

Sinir mərkəzi vəziyyətindən asılı olaraq fəaliyyətə gətirdiyi üzvə saniyədə 50-dən 200-ə qədər impuls göndərir. Məsələn, ştrixinin vasitəsilə oyanıcılığı yüksəlmiş mərkəzi sinir sistemi, efferent sinirlərlə saniyədə 400 impuls göndərir. Sinir mərkəzləri soyudulduqda impulslar azalır. Bədən temperaturu 38°C olduqda nəfəsə alma zamanı diafraqma siniri ilə saniyədə 110-140 impuls gəldiyi halda, 28°C-də bu ritm azalaraq saniyədə 50 impulsa çatır;

4) Sinir mərkəzinin xassələrindən dördüncüsü, onların oyanma qüvvəsini dəyişdirə bilməsidir. Təcrübələr vasitəsilə müəyyən edilmişdir ki, reflektor reaksiyanın qüvvəsi, hər zaman, o refleksə səbəb olan qıcığın qüvvəsindən çox olur. Qıcığın qüvvəsini tədricən artırıqda alınan reflektor reaksiyanın qüvvəsi çox vaxt artırsa da, bu iki hadisə paralel inkişaf etmir;

5) Sinir mərkəzlərinin beşinci xassəsi, onların uzun təsir sonrası dövrə malik olmasıdır. Əzələ ilə birləşmiş olan siniri qıcıqlandırsaq, o zaman qıcıq davam etdiyi müddət ərzində əzələ təqəllüs etmiş halda qalacaqdır. Qıcıq kəsildəndən 0,1 saniyə sonra

da əzələ təqəllüsünü davam etdirir. Sinir mərkəzində bu hal daha çox davam edir. Burada qıcıq kəsildəndən sonra reflektor reaksiyalar bir müddət mühafizə olunur. Reaksiyanın təsirdən sonra müəyyən müddət mühafizə olunmasına təsir sonrası deyilir. Məsələn, tüpürçək vəzilərinə fistula qoyulmuş itə qida verdikdə bu qidaya qarşı tüpürçək alırıq. Qidanın verilməsini dayandırmış olsaq tüpürçək ifrazı dərhal kəsilməyib bir müddət davam edir. Bu, təsir sonrasıdır.

Təsirsonrasının mexanizmini necə izah etmək olar. Bunu başa düşmək üçün biz yenə də neyronlar arasında kimyəvi maddənin əmələ gəldiyini və oyanmanın bir neyronun digərinə nəql olunmasında bu maddənin nə kimi rol oynadığını yadıma salmalıyıq. Bu maddə parçalanıncaya qədər təsir göstərir. Onun parçalanması üçün də müəyyən vaxt tələb olunur. Həmin vaxt yuxarıda qeyd etdiyimiz təsirsonrası hadisəsini verir.

6) Sinir mərkəzlərinin altıncı xüsusiyyəti onların oyanmaları yekunlaşdırma bilməsidir. Refleks qövsünün malik olduğu bu xassə ilk dəfə 1863-cü ildə İ.M.Seçenov tərəfindən təsvir edilmişdir. Reseptorlara, hər biri ayrı-ayrılıqda qıcıq qapısından aşağı (subliminal) olan bir neçə çox kiçik fasiləli qıcıqla təsir göstərsək refleks ala bilirik.

Ümumiyyətlə, baş beyni çıxarılmış heyvanlara spinal heyvanlar deyilir. Spinal itin dərisinə, induksion cihaz vasitəsilə ayrı-ayrı qıcıqlar göndərsək, o zaman qıcıqların böyük qüvvəyə malik olmasına baxmayaraq qaşınma refleksini almaq olmur. Tək qıcıqlar əvəzinə zəif olsa da ritmik qıcıqlar göndərmiş olsaq, o zaman qaşınma refleksini almaq mümkün olacaqdır. Lakin bu halda saniyədə 18 qıcıq verilməli və qıcıq iki və üç saniyə müddətində təsir göstərməlidir. Qurbağada silmə şərtsiz refleksini almaq üçün də bu cür etmək lazımdır. Yəni burada da qurbağanın dərisini və ya dərinin müvafiq reseptiv sahəsindən gedən hissi siniri induksion cərəyanla ritmik sürətdə qıcıqlandırmaq lazımdır. Halbuki eyni yerdən göndərilən tək-tək qıcıqlar silmə refleksini vermir. Bəzi reflekslərin alınması üçün 100 və 100-dən çox ayrı-ayrı qıcıq olunur.

Buna səbəb nədir? İş burasındadır ki, hər bir qıcıq mərkəzi sinir sisteminə, həmin qıcıq düşən yerin oyanıcılığını yüksəldir və beləliklə, sonradan gələn qıcıqların oyanma verməsi üçün müəyyən əlverişli şərait yaradır. Bunu aşağıdakı təcrübə ilə isbat etmək olar.

Oyanmaların toplanması ardıcıl (vaxta görə) və yerə görə olur. Vaxta görə – impulslar mərkəzlərdən afferent sinirlərlə bir-birinin ardınca fasilələrlə verilən zaman yaranır. Yerə görə – toplanmanı bir reseptiv sahədən eyni zamanda müxtəlif reseptorları bir və ya bir neçə dəfə qıcıqlandırdıqda almaq olar.

7) Sinir mərkəzlərinin xassələrindən yeddincisi, yüngülləşmə və ya yolun acılmasıdır. Alimlərin tədqiqatı göstərmişdir ki, hər hansı bir sinir mərkəzinin qıcıqlanması, yalnız o mərkəzin deyil, qonşu mərkəzlərin də oyanıcılığını yüksəldir. Bəzi halda bu yüksəlmə uzun müddət mühafizə olunub, bütün sinir sistemində yeni yol salınır və nəticə etibarilə müxtəlif qıcıqlara qarşı alınan reflekslər çox qüvvəli və coşğun olur. Öz-özlüyündə hərəkət reaksiyası verməyən işıq və səs qıcıqlarının mərkəzi sinir sisteminin oyanıcılığını artırması da bununla izah olunur. Bunu isbat etmək üçün hələ 1909-cu ildə akademik Pavlovun laboratoriyasında Demidov tərəfindən qoyulan təcrübələri göstərmək olar. Demidov öz təcrübələrini, əvvəlcədən hər iki yarımkrəsinin ön yarısı kəsilib çıxarılmış itlər üzərində aparmışdır. Belə heyvanlarda onurğa beyninin reflektor fəaliyyəti çox yüksəlir. Bu cür itin dərisinə, ayrılıqda qaşınma refleksi verməyən və ya çox zəif reaksiya törədən mexaniki qıcıq versək və bu qıcıqa, təklikdə qaşınma refleksi verməyən qüvvəli səs qıcıqı qoşmuş olsaq, o zaman bu iki qıcığın, yəni zəif mexaniki qıcıqla səs qıcığının birlikdə təsiri sayəsində biz mütləq qaşınma refleksinin alındığını və ya onun qüvvətləndiyini görəcəyik. Buna ikinci misal da göstərmək olar. Dediymiz kimi, işıq və ya səs qıcığı təklikdə hərəkət reaksiyası vermir, lakin bu qıcıqlar mərkəzi sinir sisteminin oyanıcılığını xeyli yüksəldir. Ona görə də, işıq və ya səs qıcığından sonra dərhal verilən mexaniki qıcıq, güclü reflektor fəaliyyətin alınmasına, yəni ətrafın şiddətlə

bükülməsinə səbəb olur;

8) Sinir mərkəzlərinin xassələrindən səkkizincisi, onların fizioloji plastik olmasıdır. Fizioloji plastik olmaq, başqa sözlə, sinir mərkəzlərinin geniş miqyasda bir-birini əvəz etməyə qabil olmasıdır. Kəsilməmiş müxtəlif sinirlərin ucqar və mərkəzi ucları son dərəcə incə iynə vasitəsilə bir-birinə tikilir. Heç şübhə yoxdur ki, sinir kəsildəndən sonra əvvəlcə o sinirə daxil olan liflər degenerasiya edir, lakin bir müddətdən sonra onların tamlığı regenerasiya nəticəsində bərpa olunur. Lavrentyev əmələ gələn yeni sinir uclarının quruluşunu öyrənərək belə nəticəyə gəlmişdir ki, bu uclar sinir üçün deyil, o sinirin soxulduğu üzv üçün səciyyəvi olan uclardır. Məsələn, skelet əzələsinə birləşdirilmiş və ona soxulmuş olan azan sinir, əzələdə, ümumiyyətlə, hərəkət üçün səciyyəvi olan uc lövhələri, simpatik sinirə birləşdiyi zaman isə simpatik sinir üçün səciyyəvi uclar əmələ gətirir. Buradan belə məlum olur ki, sinir uclarının əmələ gəlməsində kəsilməmiş ucqar üzvün təsiri rol oynayır.

Müxtəlif fizioloji əhəmiyyətə malik olan sinirləri bir-birinə tikmək təcrübələri ilk dəfə xoruzlarda aparılmışdır. Xoruzun orta sinirinin (n.medianus) mərkəzi ucunu mil sinirinin (n.radialis) ucqar ucuna tikmişlər. Bu sinirlər xoruzun qanadındakı əzələlərin hərəkətinə səbəb olur; belə ki, orta sinirin qıcıqlanması sayəsində qanadda bükülmə hərəkəti, mil sinirinin qıcıqlanması sayəsində isə qanadda açılma hərəkətləri baş verir. Bu sinirlər kəsilərək çarpaz tikildikdən bir müddət sonra, mil sinirinə tikilmiş orta sinirin qıcıqlanması qanadın açılmasına səbəb olur. Bu təcrübələr göstərir ki, bir neçə aydan sonra qanadın həm reflektor və həm də iradi hərəkətləri tədricən bərpa edilir.

Bu təcrübələr sonralar bir çox alimlər tərəfindən müxtəlif şəkildə təkrar edilmişdir. Məsələn, Anoxin dili sinirləndirən dilaltı siniri kəşib, tüpürcək vəzisini sinirləndirən təbil sinirinə tikmişdir. Nəticədə tüpürcək refleksi bərpa olunmuş və bu yol ilə tüpürcək almaq mümkün olmuşdur. Meymunda dilaltı sinirin mərkəzi ucu diafraqma sinirinin ucqar ucuna tikilmiş və birinci sinir yeni liflərlə ikinci sinirə soxulduğundan, nəticədə sinir

kəsildikdən sonra diafraqmanın itirdiyi ritmik tənəffüs hərəkətləri yenidən bərpa olunmağa başlanmışdır.

Üz sinirinin iflici kimi bəzi xəstəliklər zamanı insanda da, müxtəlif əhəmiyyətli vəzifə daşıyan sinirlər bir-birinə tikilmişdir. Bu zaman qonşu sinirlərdən birisinin mərkəzi ucu iflic olmuş sinirin ucqar ucuna tikildiyindən, nəticədə üz əzələlərinin hərəkətləri və sinirlənməsi tamamilə bərpa edilmişdir.

**Sinir mərkəzlərinin refrakterliyi.** Sinir mərkəzlərinin xassələrindən doqquzuncusu, onların refraktor dövrünün sinirlərə nisbətən daha uzun olmasıdır.

Məlum olduğu kimi hər bir oyanmış hüceyrə müəyyən müddət yeni qıcığa qarşı refrakter halda (oyanmamazlıq dövründə) olur. Məsələn, hərəkətli sinirin refrakter dövrü 2 milli/san, skelet əzələsinin refrakter dövrü isə 5 milli/san-yə bərabərdir. Refrakter dövr sinir mərkəzlərində də müşahidə olunur. Lakin fərq orasındadır ki, burada refrakter dövr çox uzun sürür. Məsələn, bəzi tədqiqatçıların məlumatına görə onurğa beyni mərkəzlərinin mütləq refrakter dövrü 16 milli/san, digərlərinə görə 10 milli/san, bu dövr hətta 30 milli/saniyəyə bərabərdir. Pişiyin onurğa beyin mərkəzlərinin nisbi refrakter dövrü 0,1-1 saniyə və bəzi hallarda daha çox olur.

Sinir mərkəzlərinin fizioloji xüsusiyyətlərindən onuncusu, onların sinir liflərindən fərqli olaraq çox tez yorulmasıdır.

Sinir liflərindən fərqli olaraq sinir mərkəzləri daha tez yorulur. Afferent sinirin uzun müddət qıcıqlanması reflektor reaksiyaların tədricən zəifləməsinə, sonralar isə tamamilə kəsilməsinə səbəb olur. N.E.Vvedenski afferent siniri qıcıqlandırdıqdan 10-40 saniyə sonra reflektor reaksiyanın zəiflədiyini və tamamilə kəsildiyini müşahidə etdikdən sonra qıcığı qonşu afferent sinirə keçirərək refleks əmələ gətirdiyini müşahidə etmişdir. Bu şəraitdə əvvəlcə sinir mərkəzinin yorulduğunu isbat etmək üçün bilavasitə əzələyə gedən efferent siniri qıcıqlandırmaq kifayətdir. Buna cavab olaraq əzələ təqəllüs edəcəkdir.

N.E.Vvedenski xüsusi təcrübələrlə refraktor təsir nəticəsində

əzələ yorulmasını müşahidə etmişdir. Əvvəlcə kəsilmiş oturaq sinirin afferent sinirini qıcıqlandırmaqla yorulma əldə etmişdir. Sonra efferent siniri qıcıqlandırdıqda əzələ əvvəlki qayda ilə təqəllüs etmişdir. Deməli, əvvəlcə mərkəz, sonra mionevral sinaps, sonra əzələ yorulur, sinirlər isə demək olar ki, yorulmazdır.

Tədqiqatçılar göstərir ki, onurğa beyni kəsilmiş itdə qaşınma refleksinin davam etdiyi müddətdə qıcığı dərinin bir nöqtəsindən digərinə köçürükdə 300-400 qaşınma hərəkəti alınır. Halbuki, dərinin eyni nöqtəsi qıcıqlandırıldıqda az müddətdən sonra qaşınma hərəkətlərinin arası kəsilir. Bu təcrübələr göstərir ki, yorulma hadisəsi refleks qövsünün efferent hissəsinə qədər olan sahəsində baş verir.

A.A.Uxtomskinin fikrinə görə ən tez yorulan birinci hissi neyrondur. Başqalarına görə isə ikinci neyron, yəni hissi neyronla hərəkətli neyron arasında yerləşmiş ara neyron tez yorulur.

Yorulma zamanı sinir mərkəzlərində baş verən fiziki-kimyəvi dəyişikliklərin təbiəti bu vaxta qədər tamam aydınlaşdırılmamışdır. Çox ehtimal ki, sinir mərkəzlərinin yorulması, yalnız o mərkəzlərdə baş verən dəyişikliklərlə deyil, eyni zamanda beyin qabığının halı və bütün orqanizmdə gedən maddələr mübadiləsindəki dəyişikliklərlə əlaqədardır. Deyilənə görə neyronlararası sinapslarda əlaqənin pozulmasıdır.

Sinir mərkəzlərinin fəaliyyətindəki xüsusiyyətlərdən biri də *subordinasiya*, yəni tabelikdir. Normal fizioloji şəraitdə, mərkəzi sinir sisteminə gələn hər bir impuls, beyin yarımkürələrinin qabığına qədər hərəkət edir. Morfoloji və fizioloji tədqiqat göstərir ki, bu zaman sinir impulsu ardıcıl surətdə bir-birilə birləşmiş bir sıra neyronlardan keçir. Eləcə də mərkəzi sinir sisteminin ali şöbələrində doğan impulslar, üzvlərə gəlincəyə qədər bir-birilə əlaqədar bir sıra neyronlardan keçməlidir. Bu neyronlardan nisbətən aşağıda olanı, nisbətən yuxarıda olanına tabedir və daima onun təsiri altındadır. Lakin bununla bərabər, hər bir neyron müəyyən dərəcəyə qədər müstəqil fəaliyyətə qabildir. Hər bir neyron, onun çıxıntısından ayrılan şaxələr və

saysız-hesabsız kollateral liflər vasitəsilə bir qrup neyrona təsir göstərir.

Sinir hüceyrələri arasında olan bu cür qarşılıqlı əlaqə sayəsində beyinin mərkəzləri onurğa beyinin neyronlarından bir çoxunun fəaliyyətini özünə tabe edir və bu fəaliyyəti özündə birləşdirir. Məsələn, uzunsov beyində olan vazomotor mərkəz onurğa beynindəki vazomotor mərkəzi, orta beyində yerləşmiş və bədəndəki əzələlərin tonusunu nizama salan mərkəz, onurğa beynində olan ayrı-ayrı əzələ və əzələ qruplarının mərkəzini özünə tabe edir və onların fəaliyyətini nizama salır.

Bunların da vəzifələrini nizama salan ali mərkəz, beyin yarımkürələrinin qabığında yerləşmişdir.

**Sinir mərkəzlərinin tonusu.** Elektrofizioloji tədqiqatlar göstərir ki, sinir mərkəzlərindən müvafiq orqanlara və toxumalara impulslar selinin axını nəinki reflektor reaksiyalar zamanı, habelə sakit vəziyyətdə də davam edir. Sinir mərkəzlərindən mühitə gələn tək-tək impulslar skelet əzələlərini və damarları tonusda saxlayır.

Sinir mərkəzlərinin belə daimi oyanmış vəziyyətdə olması *sinir mərkəzlərinin tonusu* adlanır. Bunun əmələ gəlməsində fasiləsiz olaraq reseptorlardan mərkəzi sinir sistemində gələn afferent impulslar, eləcə də müxtəlif humoral qıcıqlandırıcılar (hormonlar, CO<sub>2</sub> və sair) iştirak edir. Sinir mərkəzlərinin tonusunu təmin edən afferent impulsların rolunu Brondjestin təcrübəsilə göstərmək olar.

Əgər qurbağanın arxa pəncəsini sinirləndirən onurğa beyni hissi seqmentləri kəsilərsə bu zaman hərəkət sinirlərinin kəsilməsi zamanı baş verən proses, yəni əzələ tonusunun itməsi müşahidə olunur. Bu isə əzələlərdən və başqa periferik reseptorlardan gələn afferent impulslarla həyata keçirilir.

**Sinir mərkəzləri funksiyalarının oksigen təminatından asılılığı.** Sinir mərkəzlərinin başlıca xüsusiyyətlərindən biri də qaz mübadiləsinin və qan dövranının ən kiçik dəyişikliklərinə çox həssas olmasıdır.

Məsələn, sinir toxuması daha çox oksigen sərf edir. İtin 100 qram beyninə bir dəqiqədə 10 ml, eyni miqdar qaraciyərə 10 dəfə, əzələyə isə 22 dəfə az oksigen lazım gəlir. İnsan beyininin

oksigenə tələbatı daha çox olur. Qısa müddət ərzində beyin qan dövranının dayanması nəticəsində, bəzən adam huşunu itirir. Ən çox beyin yarımkürələrinin qabığı qan dövranı pozğunluğuna tab gətirmir, 5-6 dəqiqə ərzində hüceyrələr tələf olurlar.

Sinir hüceyrələri və sinapslar bəzi zəhərlərə qarşı seçici həssaslığa malikdir.

Strixinin təsirindən ləngidici hüceyrələrin funksiyası blokada alınır və nəticədə mərkəzi sinir sisteminin oyanma qabiliyyəti artır. Kiçik dozada strixinin yeridilmiş heyvan hətta zəif qıcıqlara belə çox şiddətli cavab verməyə başlayır.

Sinapslarda oyanmanın keçməsinə ləngidən preparatlara *qanqlioblokatorlar* deyilir. Sinapslar zəhərlərin təsirinə çox həssasdır. Məsələn, kurare nikotinə həssas, atropin isə muskarinə həssas sinapsları sıradan çıxarır.

## 6.11. Mərkəzi sinir sistemində ləngimə

Mərkəzi sinir sistemində ləngimə hadisəsi isə ilk dəfə 1862-ci ildə rus fiziologiyasının banisi İ.M.Seçenov tərəfindən kəşf edilmişdir. Bunun üçün Seçenov qurbağanın beyin yarımkürələrini çıxardıqdan sonra, pəncəsini 0,5% HCl məhluluna salaraq refleks vaxtını təyin etmişdir. Sonra görmə qabarıları üzərinə duz kristallarını qoymuş və bir müddətdən sonra həmin refleksin vaxtını təyin etdikdə onun xeyli uzandığını müşahidə etmişdir. Beləliklə, Seçenov fiziologiya tarixində ilk dəfə olaraq sinir sistemində ləngimə hadisəsinin olduğunu müəyyən etmişdir. Seçenov belə güman edirdi ki, mərkəzi sinir sistemində görmə qabarıları nahiyəsində beyində ləngimə mərkəzinin olduğunu müəyyən etdi.

F.Hols görmə qabarılarını çıxarmaqla onurğa beyni reflekslərinin ləngidiyini təcrübə ilə isbat etdikdən sonra, beyində ləngimə mərkəzinin olmasının əleyhinə çıxdı. Qurbağa üzərində təcrübə aparmaqla müəyyən edilmişdir ki, quruldama refleksi almaq üçün döşün yan səthindəki dəriyə yüngülcə təzyiq göstərmək kifayətdir. Onu ləngitmək üçün isə pəncənin dərisini

pinsetlə sıxmaq kifayətdir. Əgər onun ətrafını pinset vasitəsilə şiddətlə sıxsaq, bükmə refleksi müşahidə etmək olar. Hər iki halda reflekslərin latent dövrü xeyli uzanır.

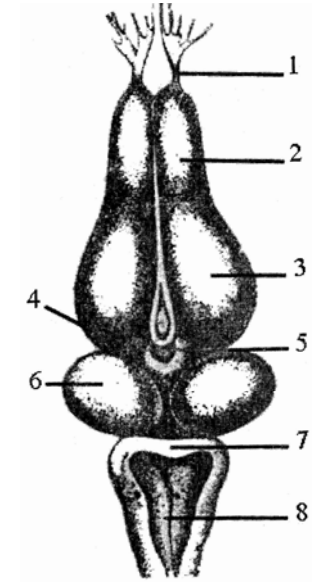
Bir çox təcrübələr nəticəsində müəyyən edilmişdir ki, beyin və ya onurğa beyninin hər hansı nahiyəsini qıcıqlandırdıqda qıcıqların güclüsü nisbətən zəif olanını ləngidir. Oyanmalar mərkəzi sinir sistemində adətən toqquşur və nəticədə oyanmaların biri digərini zəiflədir.

MSS oyanma və ləngimə hadisəsi bir-birini əvəz edən fizioloji proseslərdir.

N.E.Vvedenskiyə görə ləngimə, həddindən artıq oyanma nəticəsində alınan bir hadisədir.

**Sinapsların qarşılıqlı təsiri.** Sinapsların ayrı-ayrı hüceyrələrlə qarşılıqlı təsiri ləngiməyə səbəb ola bilər. Bu zaman oyandırıcı postsinaptik potensialın qısa qapanması gedir. Bundan başqa, ləngimə postsinaptik potensialın (LPSP) membranını hiperpolarizə edir, onun fəaliyyət potensialının həddinə qədər depolyarizatsiyasına mane olur. Belə ki, çoxlu OPSP və LPSP mürəkkəb cəmi son nəticədə aksonda fəaliyyət cərəyanının tezliyini müəyyən edir.

Sinir sistemində təbiətinə və lokallaşmasına görə müxtəlif ləngimə növləri aşkar edilmişdir (şəkil 6.21). Onlardan biri *postsinaptik ləngimədir*. Müəyyən olunmuşdur ki, beyin ayrı-ayrı şöbələrində oyandırıcı neyronlarla yanaşı ləngidici neyronlar da mövcuddur. Bu neyronlar öz aksonları ilə başqa neyronların dendritlərinə və cisimlərinə ləngidici mediator vasitəsilə (qamma-amin turşusu) təsir göstərir. Ləngidici neyronlar oyandıqda əmələ gələn təsir potensialı oyadıcı neyrodakı təsir potensialından fərqlənir. Lakin bu neyronların akson terminallarında impulsların təsirindən xaric olan mediator postsinaptik membranı depolyarlaşdırma bilmir, əksinə, onun hiperpolarlaşmasına səbəb olur ki, bu hal müsbət elektrik dalğası kimi qeyd olunur və *ləngidici postsinaptik potensial (LPSP)* adlanır. Onun əsasında yaranan ləngiməyə postsinaptik ləngimə deyilir.



**Şəkil 6.21.** Qurbağanın beyni və Seçenovun təcrübəsində həmin beynin kəsilən yeri: 1-qoxu siniri; 2-qoxu payı; 3-böyük yarımkürələr; 4-görmə qabarı; 5-duz kristalı qoymaq üçün beynin kəsilən yeri; 6-iki təpə; 7-beyincik; 8-uzunsov beyin və rombaoxşar çuxur.

Hər bir sinir hüceyrəsinin müxtəlif yerlərində ləngidici sinapslar vardır və onlar qarşılıqlı əlaqədədir. Ləngidici postsinaptik potensial oyadıcı potensialı zəiflədir və bununla o yayılan oyanmanın əmələ gəlməsi üçün membranı depolyarlaşmasının böhran səviyyəsinə çatmasına mane olur.

Hüceyrələrdə ləngimə formalarını nəzərdən keçirdikdən sonra məlum olub ki, ləngimə QAYT əmələ gəlməsi ilə başlayır. QAYT oyandırıcı sonluğun reseptorlarına qarşılıqlı təsir edir, onun xlor keçiriciliyini artırır. Beləliklə, bu akso-aksonal sinapsdakı presinaptik ləngimə, postsinaptik ləngimənin klassik mexanizmi ilə şərtləndirilir. Nəticədə iki sinapsın birlikdə fəallığı sinaptik ötürmənin effektivliyini artır, məsələn, molyusklar və həşəratlarda sinir lifin fəallaşması serotonin ifrazına, o isə membranı presinaptik ucunda  $K^+$  - kanalların blokadasına səbəb olur. Bu isə depolyarizasiyanın müddətinin uzanmasına və nəticədə iki sinapsın

(heterogen) təsirin uzanmasına səbəb olur.

**Presinaptik ləngimə** sinapsın presinaptik membranı ilə əlaqədardır. Aksonun presinaptik terminallarında xüsusi ləngidici sinapslar əmələ gətirə bilən digər neyron çıxıntılarının ucları yerləşir. Belə ləngidici sinapslarda əmələ gələn mediatorlar akson terminallarının membranını depolyarlaşdırır, nəticədə sinir uclarında impulsların keçiriciliyi tamamilə, yaxud qismən ləngiyir.

**Pessimal ləngimə.** Onurğa beyinin aralıq neyronları, retikulyar formasıyanın neyronlarında oyadıcı sinapslarda ləngimə postsinaptik membranın fasiləsiz olaraq depolyarlaşmasının nəticəsi kimi inkişaf edir. Buna *pessimal ləngimə* deyilir.

**Oyanmadan sonrakı ləngimə.** Bu tip ləngimə neyronlardan və ya sinir mərkəzlərindən oyanma dalğası keçdikdən sonra inkişaf edir.

### 6.12. Reflektor hadisələrin koordinasiyası və respirok sinirlənmə

Mərkəzi sinir sistemində müşahidə olunan neyron səviyyəsində ki, sinir hadisələri arasındakı qarşılıqlı təsirə *koordinasiya* nizama salınma deyilir.

1862-ci ildə İ.M.Seçenov qurbağanın görmə qabarılarının üzərinə duz kristalları qoymaqla sübut etdi ki, mərkəzi sinir sistemində oyanma hadisəsilə yanaşı olaraq, eyni zamanda ləngimə hadisəsi də baş verir. Müxtəlif reseptorları eyni zamanda və ya ritmik qıcıqlandırmaqla müəyyən etmişdilər ki, müxtəlif mühit şəraitinə uyğunlaşma daha incə, daha düzgün reflektoru hərəkətlərin koordinasiya sayəsində mümkün olur. Bu iş prinsipi sayəsində orqanizm qıcıqların bir qisminə cavab verir, digərlərini ləngidir.

Mərkəzi sinir sistemində respirok ləngimənin kəşf olunması rus fizioloqu N.E.Vvedenskiyə nəsis olmuşdur.

Əzələlərdən bir qrupunda oyanmanın, digər qrupunda həmin vaxtda ləngimənin baş verməsini və bunun koordinasiya üçün nə

kimi əhəmiyyətə malik olmasını N.E.Vvedenski qiymətləndirdi.

**Respirok sinirlənmə.** Mərkəzi sinir sistemində oyanma prosesi ətrafında ləngimə baş verir. Ləngimə isə beyinin digər nahiyələrində oyanmaya səbəb olur. Bunun nəticəsində reflektor yolla olduqca mürəkkəb əlaqələndirici hərəkətlər əmələ gəlir. Antaqonist əzələlər arasında qarşılıqlı əlaqə buna misal ola bilər. İnsan yeridikdə sol ayaqda diz bükülmüşsə, sağ ayaqda diz açılmış olur.

Buna uyğun olan beyin qabığında sol ayağın bükmə mərkəzi oyanmış, açma mərkəzi isə ləngimiş halda olur. Əks tərəfdə isə bunun əksinə olan qarşılıqlı bir əlaqə yaranır. Sağ ayağı açma mərkəzi oyanmış, bükmə mərkəzi isə ləngimiş vəziyyətdə olur.

Oxşar fəaliyyətə malik sistemlərin qarşılıqlı əks təsirlərinə *respirok sinirlənmə* deyilir.

Bildiyimiz kimi, əzələlər icra etdikləri hərəkətlərinə görə iki qrupa bölünür: *sinergistlər* və *antaqonistlər*. Sinergist əzələlərin hərəkət aktında iştirakı eyni istiqamət üzrə olduğu halda, antaqonist əzələlər tamamilə əks istiqamətdə hərəkət edən əzələlərdir. Sinergist əzələlərə misal olaraq, ətrafi bir və ya bir neçə oynaqda bükən əzələləri, bunların antaqonistlərinə misal olaraq, həmin oynaqda ətrafi açan əzələləri göstərmək olar.

Ancaq Vvedenski 1897-ci ildə müəyyən etdi ki, qabıq mərkəzlərindən birisini, məsələn ön ətrafın bükücü əzələlərini, sinirləndirən mərkəzi qıcıqlandırdıqda, digər yarımkürədəki eyni adlı mərkəzin oyanıcılığı enir və həmin mərkəzin antaqonisti olan mərkəzin oyanıcılığı isə yüksəlir.

Beləliklə, elmdə birinci dəfə olaraq antaqonist mərkəzlər deyilən mərkəzlərdə oyanıcılığın əlaqəsi və ya respirok surətdə dəyişməsi faktı müəyyən edildi.

Sinir mərkəzləri arasındakı bir-birinə əks olan qarşılıqlı sinir əlaqələrini və respirok ləngiməni göstərən faktlar haqqında Vvedenski 1896-cı ilin yayında Münxendə psixoloqların III Beynəlxalq konqresində məlumat vermişdir.

Eyni halı 1897-ci ildə Ç.Şerrinqton spinal heyvanda açıcı və bükücü əzələ mərkəzlərini qıcıqlandırarkən müşahidə etmişdir.

Beləliklə, mərkəzi sinir sistemində antaqonist mərkəzlərin mövcudluğu müəyyənləşdirildi.

Sinir mərkəzlərinə gəlincə Vvedenski 1896-cı ildə müəyyən etmişdir ki, beyin qabığının müxtəlif nöqtələrindən bədənin hər bir əzələsinə, o əzələnin fəal və ya sakit halından asılı olmayaraq belə, ləngidici səciyyəvi təsir göstərmək olar. Əzələ sakit haldadırsa, o zaman beyin qabığında, hərəkət nöqtəsinin qıcıqlandırılması onun fəaliyyətə gəlməsinə, fəal haldadırsa, həmin qıcıq əzələnin boşalmasına səbəb olur.

Mərkəzi sinir sistemində induksiya hadisəsini Şerrinqton öyrənmişdir. Məlum olmuşdur ki, ardıcıl induksiyanın mənfi və müsbət induksiya adlanan dövrləri vardır. Mərkəzlər arasında qarşılıqlı təsirdən asılı olaraq, əgər bükücü əzələlərə sinir impulsları göndərən mərkəz qıcıq verməklə oyandırılırsa, onda açıcı əzələlərin mərkəzi ləngiyir. Mərkəzlər arasındakı belə qarşılıqlı təsirə ardıcıl induksiya deyilir. Oyanmadan sonra mərkəzin ləngimə qabiliyyətinin artmasına mənfi induksiya, ləngimədən sonra isə həmin mərkəzin oyanma qabiliyyətinin yüksəlməsinə müsbət induksiya deyilir. Deməli, mərkəzi sinir sistemində məkan və zaman daxilində oyanma ləngimə ilə, ləngimə isə oyanma ilə əvəz olunur. Bunu Şerrinqtonun təcrübəsindən də müşahidə etmək olar. Belə ki, o heyvanın pəncəsinə qüvvətli qıcıq verməklə, qaşınma refleksinin ləngidiyini – mənfi induksiya; qıcıq kəsilmə kimi isə refleksin qüvvətləndiyini – müsbət induksiya, müşahidə etmişdir.

«Ötürülmə» *fenomeni və ritmik reflekslər*. Ötürülmə refleks dedikdə, bir refleksin dərhal başqa əks refleksə keçməsi nəzərdə tutulur. Belə ki, qüvvətli bükücü refleks verən qıcıq kəsildikdən sonra, həmin ətrafın açıcı əzələləri təqəllüsə gəlir və bükülmüş ətrafın açılmasına səbəb olur.

**Zəncir reflekslər.** Hər hansı bir ətraf büküldükdən sonra, öz-özünə də açılır. Demək, bir refleks ikinci refleksin, ikinci refleks isə onun əksinə olan üçüncü, dördüncü və i.a. reflekslərin meydana çıxmasına səbəb olur. Digər refleks törədən və onun yerinə keçən bu cür mürəkkəb reflektor hərəkət aktları *zəncir refleksləri*

adlanır.

Zəncir reflekslərə onurğa beyni kəsilmiş it üzərində aparılan təcrübələri misal göstərmək olar. Belə itlərdə bir qıcığa qarşı arxa ətrafın əzələləri normal yerləş zamanı müşahidə olunan bir sıra ritmik hərəkətlər verir.

**Ritmik reflekslər.** Bəzən zəncir refleksləri zamanı eyni sadə reflektor aktlar müəyyən ardıcılıqla, ritmik şəkildə təkrarlanır. Belə reflekslər *ritmik reflekslər* adlanır. Qurbanın silmə refleksini, itin qaşınma refleksini və s. buna misal göstərmək olar.

**Qayıdan əlaqə prinsipi.** Bu və ya digər afferent qıcıqlandırıcılarla törədilən bütün hərəkət aktları əzələlərdə, vətərlərdə və oynaq kisələrində yerləşən propriozeptorların oyanması ilə müşayiət olunur. Bunlardan sinir impulsları mərkəzi sinir sistemində daxil olur. Əgər insanın yeriyi görmə ilə tənzim olunursa, onda propriozeptor impulslara görmə siqnalları da qoşulur. Digər tərəfdən hərəkət hər hansı bir səs (məsələn, barmaqlar royaların dillərini sıxırsa) əmələ gəlməsinə səbəb olursa, onda mərkəzi sinir sistemində səs siqnalları daxil olur.

Orqanizmdə orqanlar və toxumaların fəaliyyəti nəticəsində meydana çıxan belə impulslar ikinci afferent impulslar adlanır ki, bunlar da orqanizmin və ya onun ayrı-ayrı hissələrinin fəaliyyətinə səbəb olan birinci impulslardan fərqlənir. İkinci afferent impulsların koordinasiya hadisəsinin mexanizmində çox böyük əhəmiyyəti vardır.

İkinci afferent impulsların həyata keçirdiyi funksiya texnikada «qayıdan əlaqə» adını almışdır.

Qayıdan əlaqə müsbət və mənfi ola bilər. Müsbət qayıdan əlaqə o vaxt baş verir ki, periferiyadan gələn impulslar hər hansı reflektor reaksiyaları gücləndirir. İmpulsların reflektor reaksiyaları ləngitməsi mənfi *qayıdan əlaqə* adlanır. Çox vaxt müsbət və mənfi qayıdan əlaqələr birlikdə fəaliyyət göstərir. Belə ki, skelet əzələlərində meydana çıxan hər hansı refleks bir mərkəzi oyadır, digərini isə ləngidir. Sinir mərkəzlərilə işçi aparat arasındakı bu cür əlaqə qanunauyğun şəkildə effektlərin, başqa sözlə, hərəkətlərin baş verməsinə səbəb olur.

### 6.13. Divergensiya, konvergensiya və okklüziya

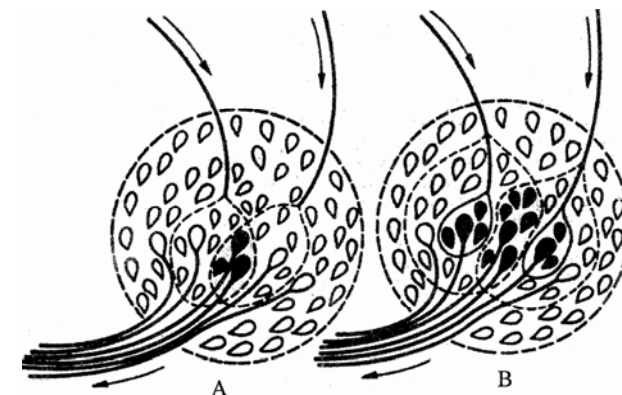
Eyni bir afferentin başqa neyronlara şaxələr verməsinə divergensiya deyilir.

Periferik reseptorların afferentləri öz yolunda və mərkəzi sinir törəmələrində çoxlu yan kollateral və uc şaxələri verərək müxtəlif aralıq və efferent neyronlarla əlaqələnir.

Görmə, eşitmə, açlıq və s. haqqında olan sinir impulslarının beyin qabığının hərəkəti şöbəsinin piramid nahiyəsinin neyronlarına daxil olduğunu ilk dəfə Ç.S.Şerrinqton müəyyən etmişdir. Eyni neyrona müxtəlif mənbələrdən sinir impulsları daxil olması konvergensiya prinsipi adlanır. Deməli, konvergensiya müxtəlif afferentlərin eyni bir aralıq və ya efferent neyronunda, yaxud da mərkəzi sinir sisteminin müəyyən bir məhdud sahəsində qurtarmasıdır. Bu halda ən müxtəlif reseptorlardan və beyin şöbələrindən gələn oyanmalar bir yerə konvergensiya olunur (şəkil 6.22, B). Mərkəzi sinir sistemində əksər motoneyronlar külli miqdarda afferent neyronlardan impulslar alır.

Konvergensiya məkan daxilində summasiyanı və okklyuziya hadisəsini aydınlaşdırır. Müəyyən edilmişdir ki, iki müxtəlif mənbədən gələn qıcıqların təsirinə qarşı substratın cavabı, qıcıqların eyni anda və ya tək-tək verilməsindən asılı olur. Belə ki, bir vaxtda verilən qıcıqlara tək qıcığa qarşı olan reaksiyadan artıq cavab alınır. Qıcığa cavablarının cəmindən az olur. Məsələn, itin bir ətrafında 1-ci dizaltı sinirini maksimum qıcıqlandırdıqda ön qamış əzələsinin 1,57 kq, 2-ci dizaltı siniri qıcıqlandırdıqda 1,58 kq qüvvədə təqəllüs baş verir. Hər iki siniri eyni vaxta qıcıqlandırdıqda isə əzələ 1,81 kq qüvvə ilə təqəllüs edir. Belə bir effektin konvergensiyadan asılılığı şəkil 6.22-də aydın görünür.

İki mənbə eyni vaxtda qıcıqlandırıldıqda alınan cavabın həmin mənbələri tək-tək qıcıqlandırdıqda alınan cavabların cəmindən az olmasına funksional okklüziya deyilir.



**Şəkil 6.22.** Okklüziya hadisəsini əks etdirən sxem: (S.Şerrinqtona görə) Dairə daxilində çoxlu miqdarda hərəkəti hüceyrələr verilmişdir. Altı hüceyrə onlardan xaric olan aksonlarla göstərilmişdir. A və B hərəkəti neyrona periferiyadan oyanmanı gətirən sinir lifləri; Maksimal qıcıqlanmada A və B lifi ilə gələn impuls 4 neyronu oyanma baş verir. Eyni vaxtda oyandıqda isə 6 neyron oyanır.

Əgər iki mənbəyi qıcıqlandırdıqda qıcığın qüvvəsi zəifdirsə, qıcıq qapısından aşağıdadırsa məkan daxilində yekunlaşma, əksinə, qıcıq qüvvəlidirsə funksional okklüziya baş verir.

### 6.14. Oyanmanın irradiyası

Mərkəzi sinir sistemində oyanmanın yayılması *irradiasiya* adlanır. Irradiasiya sayəsində ayrı-ayrı neyronlar bir-birilə qarşılıqlı əlaqəyə girə bilər.

Oyanmanın onurğa beynində irradiasiya etməsi qurbağa üzərində göstərilmişdir. Qurbağanın yan tərəfinə turşu ilə ısladılmış kağız parçası qoyduqda qıcıqlanan tərəfdəki ətraf təqəllüs edərək silmə refleksi verir. Ətrafın hərəkətinə mane olunursa, dərinin qıcıqlanması əks tərəfdəki ətrafın hərəkətinə səbəb olur.

Şübhəsiz, bu hadisəni sabit və dəyişməz iki neyronlu refleks

qövsü ilə izah etmək heç vaxtlə mümkün deyildir. Bunu ancaq oyanmanın mərkəzi sinir sistemində irradiasiyasını və müxtəlif neyronlar arasındakı qarşılıqlı təsiri nəzərə alınmaqla izah etmək olar.

Baş-beyin yuxarı şöbəsini aşağı şöbəsindən ayıran beyin sütunu kəsilmiş pişiyin arxa ətraflarından birinin ayaqaltı nahiyədə dərisini zəif qıcıqlandırdıqda həmin ayağın aşıq oynağında bükmə hərəkəti baş verir. Qıcıq xeyli qüvvətli olarsa, qıcıqlandırılan bir tərəfin ətrafının oynaqlarında bükmə, digər tərəfdə isə açma hərəkətləri əmələ gəlir. Qıcığın qüvvəsini tədricən artırıqda diz oynağı, sonra isə bud-çanaq oynağı da bükülür. Tədqiqatçıların fikrincə cəmi iki neyron iştirak edən proprioseptiv reflekslər kimi nisbətən sadə reflektor reaksiyalar belə, həqiqətdə mərkəzi sinir sistemində çox geniş yayılan və böyük sahə tutan oyanmaların nəticəsidir.

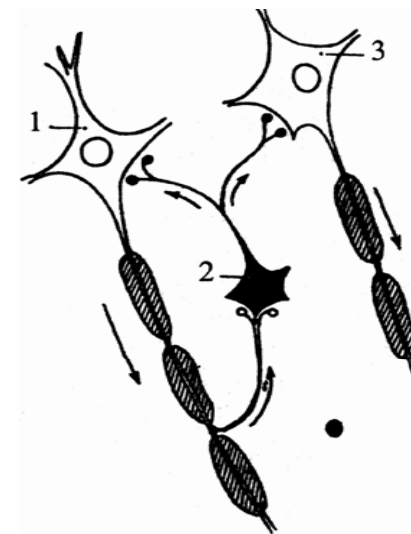
Demək, belə xüsusi reflekslərdə sinir impulsu yalnız onurğa beynində qalmayıb, mərkəzi sinir sisteminin ali şöbələrinə yayılır və o şöbələrin də müəyyən irradiasiya prosesinə yeni doğulmuş uşaqlarda daha çox təsadüf edilir. Oyanmanın geniş sahə tutması döldə daha yaxşı nəzərə çarpır. Minkovskinin 23 insan dölü üzərində apardığı maraqlı tədqiqatlar bunu təsdiq etmişdir. O cərrahi yolla çıxarılmış və ilıq fizioloji məhlulə salınmış 3-6 aylıq dölləri müayinə edərkən göstərmişdir ki, tələf olana qədər döl qıcığa qarşı hərəkət şəklində reflektor cavab verir.

Morfoloji və elektrofizioloji tədqiqatlar göstərir ki, mərkəzi sinir sistemində oyanmanın yayılma imkanı sinir hüceyrələri çıxıntılarının (akson və dendritlərin) saysız-hesabsız şaxələri sayəsində və sinir mərkəzlərini bir-birilə əlaqələndirən ara neyronların köməyi ilə təmin olunur. Oyanmanın irradiasiya mexanizmində retikulyar formasiya daha çox rol oynayır.

Oyanmanın irradiasiyası məhdudluğunda ləngimənin əhəmiyyətini mərkəzi sinir sistemində ləngidici sinapsları blokada alan strixinin heyvana yeridilməsilə müşahidə etmək olar. Qurbanın dərisi altına 0,1 % strixinin məhlulu yeridildikdən bir neçə dəqiqə sonra onun pəncəsinə toxunmaq və ya yerləşdiyi stola yüngül

zərbə vurmaq kifayətdir. Bu zaman bütün skelet əzələlərinin qıclığı ilə müşayiət olunan mərkəzi sinir sisteminin qüvvətli oyanması meydana çıxır. Təcrübə göstərir ki, ləngidici sinapsları fəaliyyətdən saldıqda mərkəzi sinir sistemində oyanma geniş yayılır.

Hər hansı afferent yolla gələn oyanma bir tərəfdən afferent sinirin kollaterali vasitəsilə retikulyar formasiyaya, digər tərəfdən isə qabıq nüvələrinə çatır (şəkil 6.23). Hərəkəti neyronlardan periferiyaya gedən impulslar skelet əzələlərinə yayılmaqla bərabər kollaterallarla geri qayıdaraq Renşou hüceyrəsini oyadır və nəticədə hərəkəti neyronların bütün fəaliyyəti ləngiyir. Hərəkəti neyronlar intensiv oyandıqca periferiyaya daha yüksək tezlikli impulslar göndərir və Renşou hüceyrələrinin qüvvətli oyanmasını törədir. Buna uyğun hərəkəti neyronun fəaliyyəti ləngiyir. Beləliklə, sinir hüceyrələrinin həddindən artıq oyanmasını avtomatik şəkildə qoruyan mexanizm vardır.



Şəkil 6.23. Renşou hüceyrəsilə hərəkəti neyronlar arasındakı əlaqənin sxemi: 1-3-motoneyronlar; 2-Renşou hüceyrəsi.

Renşou hüceyrələrinin iştirakı ilə əmələ gələn ləngimə dönmə ləngimə adını almışdır.

A.K.Anoxinin laboratoriyasında oyanmanın generalizasiyasının daha bir yolu kəşf edilmişdir. Təcrübələr göstərir ki, beyin qabığının hər hansı sahəsini strixində qıcıqlandırdıqda qabığın bütün nöqtələrində generalizə olunmuş şəkildə strixnin potensialları qeyd edilir. Lakin retikulyar formasiyanı pozduqdan sonra strixnin potensialı qeyd olunmur. Demək, generalizə olunmuş oyanma beyin qabığından kortifukal yollarla retikulyar formasiyaya *adrenergiq* çatır və onu yenidən oyadır. Anoxin buna *dönən generalizasiya* adı vermişdir.

Aminazin yeritdikdə isə strixninin təsiri itir. Oyanmanın irradiyasiyası mexanizmində B.Renşounun onurğa beynində kəşf etdiyi ləngidici neyronlar böyük əhəmiyyətə malikdir.

### 6.15. Dominantlıq prinsipi

A.A.Uxtomskiyə görə, mərkəz sinir sistemində əmələ gələn hakim oyanma nahiyəsinə *dominant mərkəz deyilir*. Dominant mərkəz əvvəlcə mərkəzlərə gələn oyanmaları özünə cəlb edərək onların hesabına qüvvətlənir, sonra adi şəraitdə olan refleksləri deyil, dominant mərkəz üçün səciyyəvi olan reaksiyaya səbəb olur. Ona görə də reflekslər bu hallarda təhrif edilir, yəni müəyyən bir yerin qıcıqlanması, o yer üçün heç də səciyyəvi olmayan digər cavabın alınmasına səbəb olur. Aşağıdakı təcrübələr dominant prinsipini təsdiq etmək üçün kifayətdir. Defaksiya aktı icra olunduqda heyvanın dal ətraflarının bükülməsini təmin edən qabığın hərəkəti mərkəzini qıcıqlandırsa, ətrafın sonrakı bükülməsi baş vermir, əvəzində heyvanda defekasiya sürətlənir. Eyni mərkəzləri udma refleksi zamanı qıcıqlandırmış olsa, bu dəfə skelet əzələlərinin təqəllüsü deyil, udma hərəkətlərinin qüvvətləndiyi müşahidə ediləcəkdir.

Əgər strixninlə isladılmış kağız parçasını qurbağanın silmə refleksi əmələ gətirən onurğa beynin mərkəzləri üzərinə qoysaq, həmin mərkəzdə oyanma artacaq və silmə hərəkətləri baş verəcəkdir. Bu zaman başqa reflekslər verən nahiyələr qıcıqlandırılma silmə refleksi daha da güclənir.

Dominant hadisəsi bir çox psixi halları başa düşməyə imkan verir və akademik İ.P.Pavlovun ali sinir fəaliyyəti haqqındakı təlimini zənginləşdirir.

Son zamanlar retikulyar formasiyanın funksiyasının öyrənilməsinə dair aparılan tədqiqat işləri, dominantlıq prinsipinin bəzi fəallaşma mexanizmlərini öyrənməyə imkan vermişdir.

**Sinir sisteminin trofiki funksiyası.** İlk dəfə 1887-ci ildə İ.P.Pavlov ürəyi innervasiya edən simpatik sinirlərin tərkibində, onun ritmini dəyişmədən qüvvəsini artıran liflər olduğunu kəşf etmişdir.

Orqanizmə trofik təsirin, yəni maddələr mübadiləsi və qidalanmanın tənziminin həyata keçirilməsində mərkəzi sinir sisteminin hər bir şöbəsi, ən çox hipotalamusun aclıq və toxluqla əlaqədar olan venterolateral və venteromedial nüvələri və baş-beyin yarımkürələri qabığı iştirak edir. Hipotalamusda maddələr mübadiləsinə tənzim edən mərkəz yerləşir.

Sinir sisteminin trofik funksiyaya yerinə yetirməsini sinirlərin kəsilməsi zamanı həmin sinirlərin innervasiya etdiyi toxumalarda, üzvlərdəki vəziyyəti təhlil etməklə isbat etmişlər

Akad.A.İ.Qarayev və əməkdaşları simpatik sinirlərin və onların mərkəzlərinin skelet əzələlərinə təsirindən qlükogenizasiyasının sürətləndiyini apardıqları təcrübə ilə isbat etmişlər.

Simpatik sinirlərin qıcıqlandırılması əzələdə qlükogenin qlükozaya çevrilməsinə səbəb olur.

Alman alimi Heydenhayn simpatik sinirləri qıcıqlandırılmaqla müəyyən etmişdir ki, ağız suyu vəzilərini innervasiya edən simpatik sinir lifləri ağız suyu vəzi hüceyrələrinin trofikasını, qidalanmasını tənzim edir.

İ.P.Pavlov tərəfindən sonralar sinir sisteminin trofik funksiyası haqqındakı təlim inkişaf etdirilərək ürək əzələsi təqəllüsünü qüvvətləndirən və zəiflədən sinirlərin kəşf olunması ilə nəticələnmişdir. Həmin sinirlərin ürəkdə rolu onların ürək əzələsinə qidalandırıcı təsiri ilə izah olunur. İndi elmə məlumdur ki, bütün üzvlər və toxumalar trofik sinirlərə malikdir.

**Mərkəzi sinir sisteminin xüsusi fiziologiyası.** Mərkəzi sinir sisteminin fiziologiyası son illərdə əsas sinir proseslərinin fiziki-kimyəvi təbiətinin mexanizminin öyrənilməsi sahəsində yüksək inkişaf yolu keçmişdir. Elektrofizioloji üsullarla ayrıca sinir hüceyrəsində mövcud olan proseslərin öyrənilməsi ayrıca neyrofiziologiya sahəsində əldə etdiyi nailiyyətlər beyin fəaliyyətinin hüceyrə mexanizminin düzgün analizi üçün yol açdı. Qısa müddətdə sinir impulsunun generasiyası mexanizmini, sinaptik oyanma və tormozlanmanın təbiətini müəyyənləşdirən eksperimental material toplandı. Neyrokimya sahəsində sinir hüceyrəsində sinir proseslərinin gedişinə effektiv təsir göstərən bir sıra kimyəvi birləşmələr kəşf olundu.

MSS-nin fiziologiyası sinir hüceyrəsi tərəfindən məlumatların qəbulu və ötürülməsi, yenidən işlənməsi mexanizmini, orqanizmin orqan və sistemlərin həyat fəaliyyətinə müxtəlif amillərin təsirini, yaddaş və psixi aktların fizioloji mexanizminin qanunauyğunluqlarını öyrənir. MSS-in fizioloji xüsusiyyətlərini tədqiq etmək üçün ən müxtəlif metodlardan istifadə edilir.

Neyrofiziologiyada ən geniş yayılmış tədqiqat formalarından biri elektrofizioloji və mikroelektrod metodlarıdır.

Sinir sistemi funksiyasının öyrənilməsində neyrofizioloji və neyrokimyəvi metodlar daha mühüm əhəmiyyətə malikdir.

### **6.16. Mərkəzi sinir sisteminin funksiyasının öyrənilmə üsulları**

*Ekstirpasiya* – beyin şöbələrini kəsib, bədəndən çıxarmaq üsuludur. Fizioloji təcrübələrdə beyin funksiyasını öyrənmək üçün istifadə olunan klassik üsullardan biridir. Baş-beyin şöbələrinin ayrı-ayrı çıxarılması əməliyyatından sonra, orqanizmdə, onun orqan və toxumalarında meydana çıxan pozğunluqlar, eləcə də beyin şöbəsinin orqanizmin hansı funksiyası üçün cavabdeh olduğu öyrənilir.

*Kəsiklər aparmaq usulu* – Baş ilə onurğa beyni arasında (spinal heyvan) uzunsov beyinlə orta beyin arasında (bulbar heyvan),

orta beyin ilə ara beyin arasında (mezinsefalon) ara beyin ilə beyin yarımkürələri arasında (diensefalon) kəsiklər aparmaqda əsas məqsəd bu pozğunluqlar zamanı kəskin və xroniki halda əmələ gələn dəyişiklikləri, onların bərpa olunması formaları, beyin hansı funksiyalarının yox olması və ya qalmasını öyrənməkdən ibarətdir.

**Qıcıqlandırma üsulları.** Elektriklə qıcıqlandırma üsulu ilə klassik fiziologiyada bir sıra mühüm kəşflər edilmişdir, xüsusilə hərəkət aparat orqanlarının və daxili orqanların fəaliyyətini idarə edən sahələrin yerini müəyyən etməkdə bu metodun əhəmiyyəti çox böyük olmuşdur.

Qıcıqlandırıcı vasitə kimi mexaniki, elektrik, kimyəvi, termiki qıcıqlardan istifadə olunur. Mərkəzi və periferik sinir sisteminin funksiyasının öyrənilməsində elektriklə qıcıqlandırma üsullarından fiziologiyada daha çox istifadə edilir. Bu halda qıcığın qüvvəsi çox dəqiqliklə ölçülə bilər.

Elektriklə qıcıqlandırmanın başqa bir üsulu da var. Təcrübə heyvanının (məsələn, siçovulun) beyinə ucu mikron qalınlığında olan qoşa metal elektrodu qoyulur və elektrodların beynə bitməsi prosesi keçdikdən sonra onlar elektrostimulyator cihazına birləşdirilir. Əvvəlcə tədqiqatçı təcrübə heyvanının ayağını elektrostimulyatorla əlaqədar olan və cərəyan dövrəsinin açılıb-bağlanmasını təmin edən elektrik dəstəyinə bir neçə dəfə toxundurur. Bu zaman təcrübə altındakı heyvan hər dəfə qısamüddətli (təxminən 0,2 saniyə) elektrik qıcığı alır. Qıcıq heyvanda müəyyən hiss oyaqdır. Əgər bu hiss müsbət emosiya doğursasa, heyvan bir vaxtdan sonra stimulyatoru işə salan elektrik dəstəyini özü ayağı ilə basmağa çalışacaq və özünü stimullaşdırmağa başlayacaqdır. Təcrübə heyvan buna o qədər aludə olur ki, bəzən o hətta saatlarla ayağını dəstəkdən çəkmir, gün ərzində onu yüz dəfələrlə basaraq elektrik qıcığı ilə özünü stimullaşdırmaqda davam edir. Mənfi emosiya yaranacağı hallarda isə o dəstəyə toxunmaqdan imtina edəcəkdir.

Lakin bu yolla, xüsusilə, beyin hipotalamus törəməsində həzz, qorxu, aclıq, toxluq və s. bu kimi hissələri idarə edən vegeta-

tiv mərkəzlərin müəyyən edilməsində özünüstimullaşdırma metodunun mühüm əhəmiyyəti vardır.

**Stereotaksis aparatı.** Əvvəllər (kəllə qapağını kəsməklə beynin bu və ya digər törəməsinə cərrahi yolla müdaxilə etmək üsulları – tripanasiya və ekstirpasiya və s.) beyində aparılan hər fizioloji təcrübə üçün əlverişsiz olduğuna görə beyində müəyyən müdaxilə əməliyyatlarının aparılması işini asanlaşdıran stereotaksis cihazdan istifadə etməyə başlandı. Bunun üçün insanın, meymunun, itin, pişiyin, dovşanın stereotaksis atlaslarından istifadə edilir.

Stereotaksis aparatı əsas iki hissədən ibarətdir. Birinci hissə kəlləni fiksə edən sistem, ikinci hissə isə beynin müxtəlif nöqtələrinə elektrodların yerləşdirilməsini təmin edən sistemdir.

Baş beyinin müxtəlif qabıqaltı törəmələrini qıcıqlandırmaq üçün mikroelektrodlar beyinə stereotaksis cihazın köməyi ilə yeridilir, diş sementi ilə bərkidib, sonra stimulyatora birləşdirilib qıcıqlandırılır. Cihaz mikron dəqiqliklə istənilən qüvvədə qıcığı beyinə nəql edir.

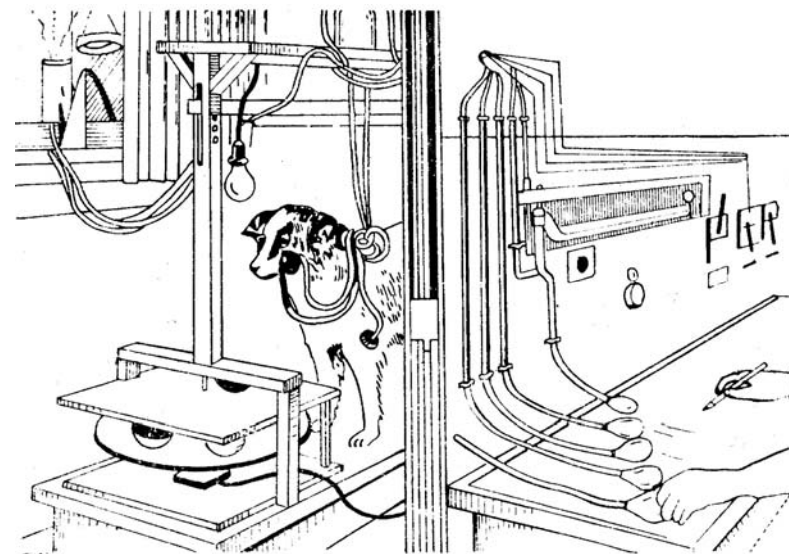
**Mikroelektrod texnikası.** Sinir hüceyrələri, onların akson və dentritləri, eləcə də sinapsları səviyyəsində elektrofizioloji müayinələrin aparılmasında Amerika alimlərindən Q.Xasser, Q.Linq, R.Ceraldın kəşf etdikləri mikroelektrod texnikası geniş imkanlar açmışdır.

Mikroelektrodlar diametri bir mikron və ya ondan da kiçik (0,2-0,3 mkm), qızıldan, platindən və ya xüsusi şüşədən hazırlanmış nazik tellərdir. Bu tip elektrodların içərisinə adətən, KCl məhlulu doldurulur. Bu cür elektrodla sinir hüceyrəsinin içərisinə nüfuz etmək və orada qeydə alınan elektrik yüklərini xüsusi gücləndirici cihazlar vasitəsilə katod ossiloqrafa və ya ensefalografra ötürməklə onları qeyd edir.

**Şərti refleks üsulu.** İnsan və heyvanların ali sinir fəaliyyətinin ən mürəkkəb mexanizmlərinin sirlərini öyrənmək üçün bu üsul ilk dəfə İ.P.Pavlov tərəfindən işlənib hazırlanmış fizioloji təcrübələrdə istifadə edilmişdir.

İ.P.Pavlov öz şərti refleks metodunu heyvanda (itdə) ağız və ya mədə şirəsi ifrazı reaksiyalarının reflektor əsaslarının

öyrənilməsində tətbiq etmişdir. Bu cür təcrübələr laboratoriyaya şəraitində xüsusi otaqda – səssiz kamerada aparılır. Əvvəlcə cərrahi əməliyyatla itin qulaq dibi tüpürcək vəzisinin ağız boşluğuna açılan axarının ucu üzün (yanağın) dərisinin xarici səthinə çıxarılır və ona dərəcələnməmiş kiçik şüşə balon bərkidilir. Yara sağaldıqdan sonra heyvanı səs keçirməyən kamerada, xüsusi dəzgaha bağlayırlar. Xarici mühitdən tam izolə edilmiş olur, təcrübəçinin kamera ilə əlaqəsi yalnız kiçik pəncərə ilə həyata keçirilən xüsusi otaq şəklində yaradılır. Təcrübəçi heyvana təsir göstəriləcək amillərin verilməsi təcrübəçinin oturduğu otaqdan idarə edilir (şəkil 6.24).



**Şəkil 6.24.** İ.P.Pavlova görə şərti qida şirə refleksinin yaradılması təcrübəsi. Solda – təcrübəçi heyvan üçün kamera, sağda – tədqiqatçı otağı.

Sonra heyvana yemək verməklə yanaşı, onun yerləşdiyi kamerada işıq yandırılır. Bu, onun üçün şərti qıcıq olacaqdır. Əgər şərtsiz və şərti qıcıqların heyvana təsiri dəfələrlə birgə baş verərsə, onda heyvan şərtsiz qıcıq almadan tək şərti qıcığa qarşı

tüpürçək ifrazı reaksiyasını təzahür etdirəcəkdir.

Təcrübə heyvanın üzərində şərti refleksi almaq üçün aşağıdakılara əməl etmək lazımdır:

1. Şərti reflekslər yalnız fitri, anadangəlmə şərtsiz reflekslər üzərində qurula bilər.

2. Bir qayda olaraq, şərti qıcıq orqanizmə şərtsiz qıcıqdan azacıq əvvəl və ya onunla birgə təsir etməli və qüvvəcə ondan zəif olmamalıdır.

3. Şərti reflekslərin yaranması üçün mütləq refleks yolunun bütün elementlərinin tamlığı, normal funksiyası zəruri şərtidir. Mərkəzi sinir sisteminin pozulması, xəstəlik halı və s. bu kimi amillər şərti reflekslərin əmələ gəlməsini çətinləşdirir.

4. Şərti reflekslərin yaranmasında orqanizmə əlavə təsir göstərən qıcıqlandırıcıların əhəmiyyəti böyükdür. Verilmiş şərti qıcıq hər bir kənar, yad qıcıqlandırıcı refleksin baş verməsinə, mənfi təsir göstərir.

**Mikroskopik metodlar.** Kontrast, flüoressent və elektron mikroskopla aparılan neyrohistoloji tədqiqatlar sinir toxumasının, onun hüceyrəvi ünsürlərinin və onların törəmələrinin statik və dinamik quruluş xüsusiyyətlərini, bu və ya digər funksional vəziyyətdə qazandığı incə anatomik dəyişiklikləri müəyyən etməyə geniş imkanlar açmışdır.

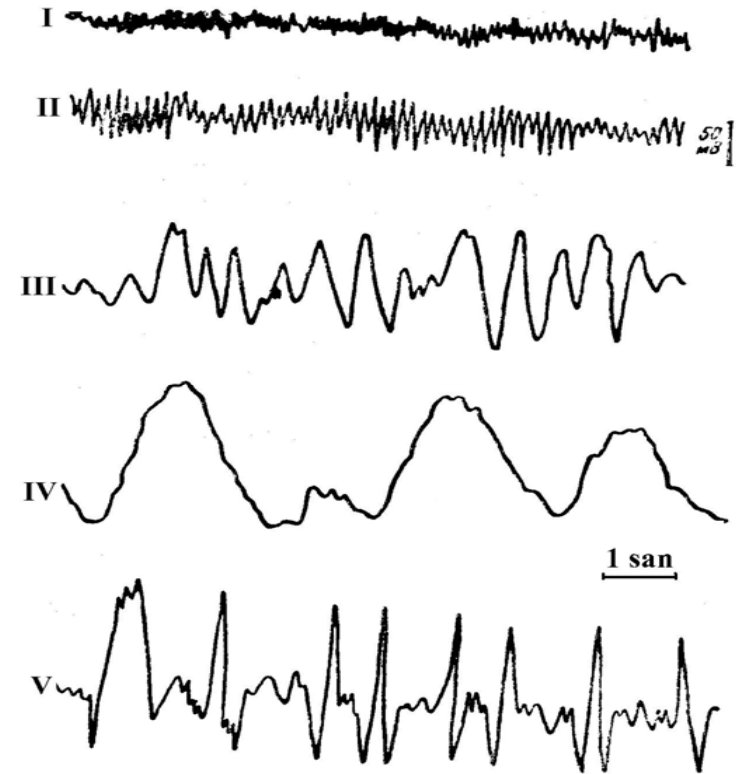
Son illərdə icad edilmiş vital mikroskopiya, canlı toxumanın mikroskopla öyrənilməsində beynin mikrostrukturlarında bəzi sub-hüceyrə və molekulyar dəyişikləri müşahidə etməyə imkan verir.

Mikrotom dəzgahları vasitəsilə bir neçə mikron qalınlığında alınan kəsiklər elektron-mikroskopik tədqiqatlar üçün daha zəruridir.

**Elektrofizioloji üsul.** Məlum olduğu kimi sinir, əzələ və bütün digər toxumalar oyanarkən onda fəaliyyət potensialı yaranır, əmələ gələn biocərəyanların gərginliyini (elektroensefaloqrafla) xüsusi cihazlar, vasitəsilə (katod ossilloqrafi, elektroensefaloqraf) gücləndirib ossilloqrafda müşahidə edir və ossilloqrafda alınan biopotensial hərəkət edən fotokağız üzərində yazılır. Mərkəzi və mühiti sinir sisteminin ayrı-ayrı nahiyyələrində əmələ gələn fəaliyyət cərəyanını və o cərəyanın gərginliyini elektroensefaloqrafla

ölçməklə, biz, o nahiyyələrin oyanma və oyanmanı nəqlətmə dərəcəsi haqqında fəaliyyət cərəyanı və ya oyanma əmələ gələn beyin nahiyyəsinin hansı üzvün (görmə və ya eşitmə) mərkəzi olması haqqında fikir söyləyirik.

**Beyin yarımkürələri qabığının elektrik fəallığı.** Elektroensefaloqrafiya üsulu ilə beyin qabığının və qabıqaltı nüvələrdə yaranan elektrik potensiallarının qarşılıqlı əlaqəsi öyrənilir (şəkil 6.25).



Şəkil 6.25. Elektroensefaloqramın əsas ritmləri: I-beta-ritm, II-alfa-ritm, III-teta-ritm, IV-delta-ritm, V-qıçolma zamanı yaranan bioelektrik boşalmaları (E.B.Babkin və b., 1966).

**Elektroensefaloqrafiya üsulu.** Beynin elektrik dalğalarını və

ya ritmlərini yazan cihaza elektroensefaloqraf, alınan əyriyə *elektroensefaloqrama* (EEQ) deyilir. Müasir elektroensefaloqraflar xüsusi elektron gücləndiricilərinin vasitəsilə beyin potensiallarını bir neçə yüz min və hətta milyon dəfələrlə gücləndirərək qeyd etməyə imkan verir. Hazırda 8, 16, 32 və daha çox kanallı və yüksək həssaslığa malik elektroensefaloqraf vasitəsilə eyni zamanda beyinin çoxlu sahələrindən biopotensiallar qeydə alınır.

Heyvanların, o cümlədən, ali məməlilərin EEQ-si, əsasən, delta və teta dalğalarının yüksək fəallığı ilə xarakterizə olunur.

Beyinin müxtəlif nahiyələrinə mikroelektrod qoyub sükunət və fəaliyyət halında yaranan potensial dalğaları yazsaq, beta, alfa, teta və delta dalğaları müşahidə edilir (şəkil 6.25).

**Alfa-ritm.** Bu, seyrək, uzun və iri amplitudlu dalğalardır. Tezliyi 8-13 hers/san, gərginliyi 0,5-0,9 mkB, amplitudu isə 90-120 mkV-a çatır. Alfa-ritm fiziki və mənəvi rahatlıq vəziyyətində və xarici qıcıqların təsiri olmadıqda müşahidə olunur. Kor adamlarda alfa-ritm ya çox zəif olur, ya da heç olmur.

**Beta-ritm.** Bu kiçik, qısa və sıx dalğalardır. Onun tezliyi saniyədə 20-30 hers, gərginliyi 0,13 mkV-dur, əsasən beyin qabığının alın nahiyəsində daha yaxşı müşahidə edilir.

**Teta-ritm.** Bu, tezliyi saniyədə 4-8 hers, amplitudası 100-150 mkV olan dalğalardır. Belə dalğalar yuxu zamanı və bəzi patoloji hallarda (hipoksiya və dərin narkoz zamanı) müşahidə olunur.

**Delta-ritm.** Amplitudu 250-300 mkV, tezliyi saniyədə 0,5-3,5 hers olan zəif dalğalardır. Delta dalğalar dərin yuxu zamanı, beyin yarımkürələri qabığının müxtəlif patologiyalarında və hipoksiyası şəraitində yaranır.

Aparılmış tədqiqatlar göstərir ki, qabığın hüceyrələri mərkəzi sinir sisteminin digər neyronları kimi təsir potensialını yaymaq qabiliyyətinə malikdir.

Hipoksiyanın başlanğıc mərhələsində alfa-ritm beta-ritmlə, daha sonra isə beta-ritm delta-ritmlə əvəz olunur. İnsan huşunu itirdikdə artıq delta dalğalar əmələ gəlir.

İnsanın sakit vəziyyətində alfa-dalğalar əmələ gəlir. Narkoz

efir buxarı ilə nəfəs aldıqda hərəkəti və danışıq oyanmasına uyğun beta dalğalar üzə çıxır. Sonra narkoz dərinləşdikdə teta, onlarda delta-dalğalarla əvəz olur, sonra elektrik dalğaları itir, «sakitlik» dövrü əmələ gəlir. Ayrı-ayrılıqda dalğalar əksinə olur.

**Patoloji anatomik üsul.** Sağlam adamlar xəstəlikdən sonra, məsələn, MSS-nin müxtəlif şöbələrində: onurğa beyni, uzunsov beyin, orta beyin, beyincik, ara beyin və beyin yarım kürələrində şiş və başqa pozğunluqlar müşahidə edildikdə xəstə klinik olaraq ölənə qədər nəzarət altına alınır, öldəndən sonra yarıdır, onun MSS-ı patoloji-anatomik və histoloji cəhətdən nəzərdən keçirilir, nəticədə illərlə xəstəni narahat edən, fəaliyyətində pozğunluq olan üzvün beyinin hansı şöbəsi ilə əlaqədar olduğu müəyyən edilir.

**Kimyəvi üsul.** Beyin üzərində aparılan fizioloji təcrübələrdə kimyəvi qıcıqlandırma üsullarından ilk dəfə M.İ.Seçenov geniş istifadə etmişdir. Qurbanğa beyninin görmə qabarıları nahiyəsinə xörək duzu kristallarını qoymaqla o, baş beynin onurğa beyninin hərəkəti reflekslərinin təzahürünə təsirini öyrənmişdir. Bu cür təcrübələrlə M.İ.Seçenov beyində «mərkəzi ləngimə» hadisəsini kəşf etmişdir.

**Təkamülün fizioloji üsulu.** Təkamül fiziologiyası müqayisəli fiziologiyanın son pilləsi olub, öz fəaliyyətini müxtəlif zooloji qruplara aid növlərin və eyni növdən olan canlıların müxtəlif inkişaf mərhələlərindəki spesifik xüsusiyyətlərini öyrənir.

Təkamül hadisəsinin ayrı-ayrı inkişaf mərhələlərində olan heyvanların sinir sisteminin quruluş və fəaliyyətini, heyvanın həyatında oynadığı rolu müqayisə etmək və öyrənmək vasitəsilə sinir sistemi fəaliyyətindəki xüsusiyyətləri, dəyişkənliyi və s. aydınlaşdırıla bilər.

## 6.17. Onurğa beyninin inkişafı və funksiyası

Embrional inkişaf mərhələlərində onurğa beyni onurğa sütunu kanalının bütün boşluğunu doldurur. Yaşlı adamlarda onurğa beyninin ağırlığı 30 qrama çatır, o çəçələ barmaq yoğunluğunda olub,

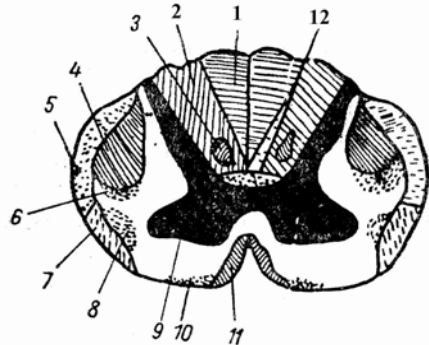
ağ qaytana oxşayır. Onurğa beyni yuxarıda uzunsov beynə girir. Aşağıda isə 1-11 oma fəqərələri səviyyəsində konusvari daralaraq büzdüm fəqərələri boşluğuna keçən sinir saçını əmələ gətirir.

Onurğa beyni xaricdən sərt qişa ilə örtülüb, onun altındakı qişa hörümçək qişa, daxildəki qan damarları ilə zəngin olan qişa isə yumşaq qişa adlanır. Yumşaq və hörümçək qişalar arasında geniş limfa boşluğu vardır ki, o şəffaf servoz maye (beyin mayesi, likvor) ilə dolmuşdur. Onurğa beyninin boyun və bel nahiyələrində iki qalınlaşma nəzərə çarpır. O, uzununa ön və arxa şırımla sağ və sol paya bölünmüşdür. Boz maddə daxildə, ağ maddə isə xaricdə yerləşmişdir. Boz maddə *H* hərfinə və ya qanadlarını açmış kəpənəyə oxşayır.

Boz maddənin ağ maddənin içərisinə girmiş hissəsinə onurğa beyni buynuzları deyilir.

Boz maddə, bir cütü öndə, o biri cütü arxada olmaqla iki cüt buynuz əmələ gətirir.

Onurğa beynindən arxa buynuzlar istiqamətində arxa köklər çıxır. Bu köklər cisimləri fəqərəarası düyünlərdə yerləşən hissi neyronların liflərindən ibarətdir. Arxa köklər vasitəsilə oyanmalar toxuma və orqanlardan onurğa beyninə daxil olur, ona görə də onlara hissi köklər deyilir. Ön köklər vasitəsilə oyanmalar onurğa beynindən əzələlərə və başqa orqanlara verildiyi üçün onlar hərəkət kökləri adlanır.



**Şəkil 6.26.** Onurğa beyninin ağ maddəsində nəqliyici yolların yerləşməsinə göstərən sxem: 1-zərif dəstə, 2-pazaoxşar dəstə, 3-

vergüləoxşar dəstə, 4-yan piramid dəstə, 5-dorzal onurğa beyni-beyincik dəstəsi, 6-qırmızı nüvə onurğa beyin dəstəsi, 7-ventral onurğa beyni, 8-onurğa beyni-qabar dəstəsi, 9-onurğa beyin ön buynuzu, 10-dəhliz onurğa beyin dəstəsi, 11-ön sütunun piramid dəstəsi, 12-qısa onurğa beyin lifləri.

Ön və arxa köklər onurğa beyninin yaxınlığında və çox vaxt fəqərəarası dəliklər bərabərliyində birləşərək qarışıq onurğa beyni sinirlərini əmələ gətirir.

Döş nahiyəsində ön və arxa buynuzlar arasında yan buynuzlar əmələ gəlmişdir. Onurğa beyninin yan buynuzlarının boz maddəsində simpatik sinir sisteminin vegetativ mərkəzləri yerləşmişdir. Yan buynuzların hüceyrələri çıxıntılarla birlikdə ön köklərdən keçərək simpatik sinir sisteminin orqan və toxumalara gedən sinir yollarını təşkil edən ilkin neyronlar hesab olunur.

Arxa buynuzlarda, boz maddənin ortasında və qismən ön buynuzlarda sütun və Holci hüceyrələri deyilən neyronlar yerləşmişdir. Holci neyronları çoxşaxəli çıxıntılara malik olub, demək olar ki, tək-cə boz maddə daxilində şaxələnir. Həmin şaxələr ön buynuzlarda olan hərəkət neyronları arxa köklər vasitəsilə hissi neyronlarla rabitələşdirir, deməli, assosiativ neyronlar funksiyasını daşıyır.

Onurğa beyni seqmentar quruluşa malikdir. Seqmentarlıq əsasən onurğa beyni boyunca boz maddənin yerləşməsində və ondan sinir köklərinin çıxması ardıcılığında təzahür olunur. Seqment onurğa beyninin boz maddəsinin üzərində bir parça sinir olan hissəsinə deyilir.

Deməli, bütün fəqərə boyunca, hər fəqərə səviyyəsində (büzdüm fəqərələrindən başqa) bir onurğa beyni seqmenti yerləşmişdir. İnsanda onların ümumi sayı 30-31-ə çatır. Seqmentlərin 8-i boyun və ya servikal (C), 12-i döş və ya torokal (Th), 5-i bel və ya lümbal (L), 5-i oma və ya sakral (S) seqmentidir. Hər seqmentdən bir ön və bir arxa sinir kökü çıxır, onlar fəqərəarası dəliklər səviyyəsində birləşərək qarışıq onurğa beyninin sinirlərini əmələ gətirir. Beləliklə, onurğa beynində 31 cüt sinir çıxır ki, bunların tərkibində həm hissi, həm də hərəkət sinir

lifləri vardır. Bu sinirlər baş əzələlərindən başqa bədənin bütün skelet əzələlərini və daxili orqanları sinirləndirir.

Onurğa beyninin arxa köklər mərkəzəqaçan, hissi (afferent və ya sensor), ön köklər isə mərkəzdənqaçan hərəki (efferent və ya motor) sinir liflərindən ibarətdir. Bu funksional fərqi ilk dəfə Bell və Majandi tərəfindən müəyyən edildiyindən ona onurğa beyin köklərinin paylanması Bell-Majandi qanunu deyilir. Bu qanunu təcrübədə yoxlamaq üçün onurğa beynin ayrı-ayrı köklərini kəsməklə və yaxud onları elektrik qıçığı ilə qıçıqlandırmaqla yaranan reaksiyaların xarakterini müəyyən etmək lazımdır.

**Spinal şok.** Onurğa beynin köndələn olaraq tam kəsilməsi spinal şoka səbəb olur. Bu zaman kəsilən yerdən aşağıdakı bütün sinir mərkəzlərinin oyanıqlığı zəifləyir, reflektor funksiyalar itir. Kəsilən yerdən yuxarı mərkəzlər isə öz funksiyalarını saxlayır. Məsələn, onurğa beyninin diafraqma sinirinin aşağı nahiyəsindən kəsilməsi, kəsikdən aşağıda yerləşən mərkəzlərdə onurğa beyin reflekslərinin sönməsinə səbəb olur. Bununla belə diafraqmanın tənəffüs mərkəzləri diafraqmanı innervasiya edən hərəki neyronları ritmik impulslarla təmin edir.

Bədbəxt hadisələr zamanı insanda onurğa beyni müəyyən nahiyələrdə zədələnmə bilər. Zədə çox böyük deyilsə və ölümlə nəticələnmirsə xəstə təxminən üç həftə ərzində şok vəziyyətində qalır. Sonra şok vəziyyəti keçdikcə onurğa beynin reflektor fəaliyyəti tədricən bərpa olunur.

Onurğa beyni orqanizmin bir çox üzv və sistemlərinin fəaliyyətini tənzim edən əsas reflektor mərkəzlərdən biridir. Bu baxımdan onurğa beyni mərkəzi sinir sistemində funksiyaları işə salan başlıca işçi mərkəzdir. Məsələn, I və II döş seqmentləri səviyyəsində bəbək daraldıcı və genəldici mərkəz, döş və bel seqmentləri səviyyəsində tər ifrazı, damargenəldici və daraldıcı (vazomotor) mərkəzlər, oma seqmentləri səviyyəsində sidik-tənasül orqanlarının və düz bağırsağın reflektor mərkəzləri yerləşmişdir. Diz refleksi və digər bükücü hərəki reflekslər, həmçinin, onurğa beyninin bilavasitə iştirakı ilə həyata keçir. Bütün onurğa beyin mərkəzlərinin baş beyin hərəki və vegetativ

mərkəzlərinə tabedir.

## 6.18. Onurğa beyninin nəqliyici yollarının funksiyaları

Onurğa beyninin əsas funksiyalarından biri oyanmaları nəql etməkdir. Afferent sinirlərlə onurğa beyninə gələn hissi oyanmalar hərəki neyronlara ötürülməklə yanaşı, nəqliyici yollar vasitəsilə baş beyin müxtəlif şöbələrinə daxil olur. Eləcə də baş-beyində əmələ gələn impulslar enən sinir yolları vasitəsilə onurğa beynində yerləşən effektor neyronlara ötürülür.

Onurğa beyninin anatomik quruluşundan görüldüyü kimi, aparıcı yollar onun ağ maddəsinin arxa sütunlarında və yan sütunların xarici hissələrində, gətirici yollar isə ön sütunda və yan sütunların daxili tərəfində yerləşmişdir.

Qalxan nəqliyici hissi yollara aşağıdakı lif dəstələri aiddir:

**Arxa sütunun qalxan yollarına – Nazik dəstə (Holl dəstəsi).** Bədənin aşağı hissəsinin və aşağı ətrafların reseptorlarından lamisə təzyiq və əzələ-dayaq hissiyyəti (proprioseptiv) siqnalları nəql edir.

**Pazvarı dəstə (Burdax dəstəsi).** Bədənin yuxarı hissəsinin və yuxarı ətrafların reseptorlarından lamisə və proprioseptiv siqnalları daşıyır.

**Yan sütunların qalxan yollarına – Arxa onurğa beyni-beyincik yolu (Fleksii dəstəsi).** Onurğa beyninin hissi köklərindən başlanır və beyinciyin qabıq hissəsinə daxil olur, beyinciyə proprioseptiv siqnalları nəql edir.

**Ön onurğa beyni-beyincik yolu (Hovers dəstəsi).** Fleksi dəstəsi kimidir, lakin onurğa beyninin ön tərəfində yerləşən arxa buynuzlardan başlanır.

**Onurğa beyni-talamus yolu.** Onurğa beyninin yan buynuzlarından başlayıb baş beyin görmə qabarıları sahəsinə qalxır. Temperatur, ağrı, lamisə və təzyiq siqnallarını daşıyır.

Dəstələrdəki lifləri qısa və uzun liflərə bölürlər. Qısa liflər arxa sütunun tərkibində bir neçə seqment qalxaraq onurğa beyninin boz maddəsinə daxil olur və onun refleks qövslərinin ya aralıq

neyronlarında, ya da afferent neyronlarında qurtarır. Uzun liflər isə uzunsov beynin nüvələrində qurtarır, oradan başlayan ikinci afferent neyronların lifləri ilə çarpazlaşaraq əks tərəfə keçir və görmə qabarlarına doğru gedir.

Onurğa beyni funksiyalarının həyata keçirilməsində ənənəsinir yollarının da mühüm əhəmiyyəti vardır. Onurğa beyninin ənənəsinir yollarına aşağıdakı lif dəstələri aiddir:

**Qabıq – spinal ön və ya düz piramidal yol.** Qabığın hərəkəti mərkəzlərinin iri piramidal neyronların hərəkəti lifləridir, onurğa beyni ön buynuzlarının hərəkəti neyronlarında qurtarır. İrədi hərəkətləri təmin edən impulsları nəql edir.

**Qabıq-spinal yan və çarpazlaşmış piramidal yol.** Qabığın hərəkəti zonalarından başlanır, uzunsov beyin səviyyəsində çarpazlaşaraq onurğa beyninin əks tərəflərindəki ön buynuzlarda qurtarır. Piramidal yollar yalnız məməlilərdə meydana çıxır və insanda özünün ən yüksək inkişafına çatır.

**Rubrospinal yol (Monakov dəstəsi).** Hərəkət aktlarını təmin edən impulsları, orta beynin hərəkəti qırmızı nüvə neyronlarından, qabıqaltı nüvələrin dördtəpəli cismin və beyinciyin hərəkəti lifləri ilə birlikdə onurğa beyninə daxil olaraq onun hərəkəti mərkəzlərində qurtarır.

**Vestibulospinal yol.** Bədəni müvazinətini təmin edən hərəkəti siqnalları uzunsov beyindəki vestibulyar (müvazinət) mərkəzlərdən, onurğa beyninin ön köklərinə nəql edir. Əzələ tonusunun tənzimində iştirak edir.

Piramid yolları ancaq məməlilərdə mövcuddur və insanda özünün ən yüksək inkişaf səviyyəsinə çatır. İnsanda piramid yollarının tərkibində 2 milyona qədər sinir lifi vardır.

Bu bir daha göstərir ki, insanda baş beyin qabığından onurğa beynə və onun vasitəsilə skelet əzələlərinə, habelə daxili orqanlara efferent impulsların verilməsində piramid yolları olduqca mühüm rol oynayır.

Əzələ tonusu reflektor təbiətlidir. Əzələlərin reflektor tonusunda onurğa beyninin mərkəzləri iştirak edir. Bundan başqa, mərkəzi sinir sisteminin yuxarı şöbələri əzələ tonusunu nizam-

lamaqla həlledici rol oynayır.

## 6.19. Uzunsov beyin və onun funksiyaları

Uzunsov beyin onurğa beyninin davamıdır. İnsanda onun uzunluğu 2,5 sm-ə, ağırlığı isə 7 q çəkir, konusvari formadadır. Yuxarıdan Varol körpüsü aşağıdan qurtaracağı böyük ənsə dəliyi ilə sərhədlənir. Uzunsov beyin Varol körpüsü ilə birlikdə IV beyin mədəciyinin dibini təşkil edir.

Onurğa beynində olduğu kimi, burada boz maddə daxilində, ağ maddə isə xaricdədir. O, mütəşəkkil və həm də bir-birilə əlaqədə olan çoxlu nüvələrə bölünür. Uzunsov beyin nüvələrindən ən böyüyü zeytun və dişli nüvədir. Uzunsov beynin üst səthi ilə gedən dərin şırım onu sağ və sol paya ayırır, onlara piramidlər deyilir. Piramidaların tərkibinə daxil olan liflərin onurğa beyninin yan piramid dəstələrini, az hissəsi isə ön piramid dəstələrini əmələ gətirir.

Uzunsov beyin eninə şırımla Varol körpüsündən qismən ayrılmalıdır. Körpü uzunsov beyni beyinciklə və beynin böyük yarım kürələri ilə birləşdirir.

Uzunsov beyin dörd funksiyasını yerinə yetirir:

a) bir sıra mürəkkəb reflektor aktları nizamlayır, b) qalxan və ənənəsinir impulslarının nəql olunmasında baş beyinlə onurğa beynin arasında körpü yaradır, v) əzələlərin tonusunda iştirak edir, q) 5-12 cüt beyin sinirlərinin köklərinə başlanğıc verir (Varol körpüsü ilə birlikdə).

Tənəffüs, həzm, qan-damar sistemi və bəzi hiss üzvlərindən başlanan afferent sinirlər uzunsov beynə daxil olur. Uzunsov beyin mərkəzlərinin əksəriyyəti hissi sinirlərlə orqanizmin daxili mühitindən interoreseptorlardan gələn qıcıqlara qarşı reflektor reaksiyalarının əmələ gəlməsində iştirak edir.

Uzunsov beynin və Varol körpüsünün boz maddəsi həyat üçün vacib olan bir sıra funksiyaların reflektor sinir mərkəzlərini əmələ gətirmişdir. 12 cüt beyin sinirindən 8 cütü (5-dən 12-yə qədər) uzunsov beyin və Varol körpüsü sahəsindən çıxır. Onlar

aşağıdakılardır (şəkil 6.9):

*Üçlü sinir.* Nüvəsi Varol körpüsündə yerləşmişdir.

*Uzaqlaşdırıcı sinir.* Varol körpüsündən çıxır, hərəki sinirdir, bir əzələni – gözün xarici düz əzələsini sinirləndirir.

*Üz siniri.* Varol körpüsü ilə uzunsov beyin sərhədindən çıxır, hərəki və sekretor liflərdən ibarətdir.

*Eşitmə siniri.* Afferent sinirdir. Varol körpüsü ilə uzunsov beynin sərhədindən çıxır. İlbiz siniri daxili qulağın ilbiz aparatından başlanır və eşitmə siqnalları nəql edir, vestibulyar sinir isə daxili qulağın vestibulyar aparatından başlanır və bədənin fəzadə vəziyyəti haqqında siqnalları nəql edir.

*Dil-udlaq siniri.* Uzunsov beyindən çıxır, qarışıq sinirdir. Afferent qulaqyanı tüpürcək vəzilərini innervasiya edir.

*Azan sinir.* Uzunsov beyindən çıxır, tərkibində spesifik viseral, ümumi somatik efferent və ümumi somatik afferent liflər vardır.

*Əlavə sinir.* Uzunsov beyindən başlanğıc alır, əsasən effektor liflərdən təşkil olunmuşdur, çiyin əzələlərini innervasiya edir.

*Dilaltı sinir.* Uzunsov beyindən çıxır, ümumi somatik efferent sinir olub, dil əzələlərini innervasiya edir.

Uzunsov beyin bir neçə funksiya daşıyır: o, bir sıra reflektor aktların nizamlayıcısıdır, onurğa beynilə baş beynin yuxarı şöbələri arasında sinir əlaqələri yaradır, nəqlədiyi vəzifəsini yerinə yetirir, əzələ tonusunun tənzimində iştirak edir, Varol körpüsü ilə birlikdə beyin sinirlərinin bir sıra nüvələrini əmələ gətirir ki, bu nüvələrin bəziləri qan dövranının, tənəffüsün, həzmin və digər vegetativ funksiyaların idarə olunmasında mühüm rol oynayır.

Uzunsov beyin və Varol körpüsünün içərisində, IV mədəcik ətrafında və nüvələrarası sahədə diffuz halda səpələnmiş neyron kütləsinin əmələ gətirdiyi torabənzər törəmə – retikulyar formasiya vardır. Onun davamına orta və aralıq beyin şöbələrində rast gəlinir.

Uzunsov beyində aşağıdakı mərkəzlər yerləşir:

**1.Əmmə mərkəzi.** Əmmə refleksi məməlilərdə yeni doğulanlarda müşahidə olunur. Uzunsov beynin tamlığı pozulduqda

əmmə refleksi əmələ gəlmir.

**2.Çeynəmə mərkəzi.** Qida ağıza düşdükdə reflektor çeynəmə aktı baş verir. Bu aktda əmmə refleksində iştirak edən sinirlərdən başqa dil-udlaq sinirinin afferent lifləri və üçlü sinirin çeynəmə əzələlərini sinirləndirən hərəki liflər də iştirak edir.

**3.Ağız şirəsi (tüpürcək) ifrazı mərkəzi.** Reflektor tüpürcək ifrazı qidanın ağıza düşməsi ilə başlanır. Uzunsov beyin zədələndikdə qidanın ağıza düşməsi tüpürcək ifrazına səbəb olmur.

**4.Udma mərkəzi.** Udma mürəkkəb aktdır. Bu aktda ağız və udlaq boşluqlarının əzələləri iştirak edir. Uzunsov beynin pozulması nəticəsində yaranan əlamətlərdən biri də udma aktının pozulmasıdır. Bu halda bəzən qida burun boşluğuna və ya nəfəs borusuna düşə bilər.

**5.Mədə şirəsi ifrazı mərkəzi.** Qida ağıza düşdükdə tüpürcək ifrazı ardınca mədə şirəsi ifraz olunur.

**6.Mədənin boşalma (evakuasiya) mərkəzi.** Qida mədədən onikibarmaq bağırsağa hissə-hissə keçir. Bu reflektor aktdır və onda azan və simpatik sinirlərin hissi və hərəki şaxələri iştirak edir.

**7.Qusma mərkəzi.** Qusma aktı müdafiə xarakterli reflektor reaksiyadır. Bu reaksiya mədəyə düşən yararsız və zərərli maddələrin rədd edilməsinə yönəlmişdir.

**8.Mədəaltı vəzi (pankreas) şirəsi ifrazı mərkəzi.** Qida bağırsağ traktına düşdükdə buradakı hissi sinirləri qıcıqlandırır və oyanmalar uzunsov beyindəki pankreas sekretor sinirləri oyadaraq şirə ifrazına səbəb olur. Bu refleksdə iştirak edən afferent liflər azan sinirə, sekretor liflər isə azan və simpatik sinirlərə aiddir.

**9.Öd ifrazı mərkəzi.** Öd kisəsinə toplanan öd, onikibarmaq bağırsağa yağlı maddələrin düşməsi ilə əlaqədar olaraq reflektor surətdə öd kisəsi tərəfindən sıxışdırılır və ümumi öd axacağına qurtaracağındakı sfinktorun açılması ilə onikibarmaq bağırsağa qovulur.

**10.Asqırma mərkəzi.** Asqırma – mürəkkəb reflektor nəfəsvermə aktı olub, müdafiə xarakteri daşıyır.

Nəfəs yolunda selikli qişanı qıcıqlandıran amil xaric edilir.

Zökəmli xəstənin tez-tez asqırması xəstəlik sayəsində selikli qişanın çoxlu ifraz etdiyi seliyyin həmin qişadakı sinirləri qıcıqlandırmasından irəli gəlir. Bu refleksdə üçlü, dil-udlaq, azan dilaltı sinirlərin şaxələri və bir sıra onurğa beyni sinirləri iştirak edir.

**11.Öskürmə mərkəzi.** Öskürmə də asqırma kimi mürəkkəb müdafiə refleksidir. Bu refleks qırtlaq, traxeya və bronxların selikli qişasının qıcıqlanması nəticəsində baş verir.

**12. Fonasiya mərkəzi.** Uzunsov beyində fonasiya (səs çıxarma) mərkəzi də vardır.

**13. Gözqırma mərkəzi.** Bu zaman hissi sinirləri qıcıqlandıran amil konyuktiv kisəyə toplanan göz yaşdır.

**14. Göz yaşı ifrazı mərkəzi.** Göz yaşı ifrazı refleksinin mexanizmi də gözqırpan refleks kimidir.

**15. Tənəffüs mərkəzi.** Uzunsov beynin rombvari çuxurunun alt hissəsində yerləşir və tənəffüs hərəkətlərini tənzim edir.

Tənəffüs mərkəzi sinir tənzimindən əlavə, humoral tənzimləmə mexanizminə də malikdir. Asqırma və öskürmə refleksləri, burun və qırtlağın qıcıqlanmasına qarşı alınan şəklini dəyişmiş tənəffüs hərəkətləridir. Bu, onların tənzimində də tənəffüs mərkəzlərinin iştirak etdiyini göstərir.

**16.Ürək fəaliyyətinin tənzimi mərkəzi.** Vaxtilə İ.P.Pavlov müəyyən etmişdir ki, azan sinirin ürəyə gələn şaxələri ürək fəaliyyətini zəiflədir və tormozlayır. Bu sinirin nüvəsi uzunsov beyində yerləşir, humoral və reflektor yolla oyanır.

**17.Vazomotor mərkəz.** Uzunsov beyində qan damarlarının daralmasını və genişlənməsini nizamlayan vazomotor mərkəz yerləşir. Vazomotor mərkəz simpatik sinir sistemi ilə sıx əlaqədardır. Sinir borusunun uzunsov beynindən bir qədər aşağı nahiyədə kəsilməsi dammar tonusunu zəiflədir. Bu bir daha göstərir ki, qan damarlarının ilkin (bazal) tonusunu tənzim edən, uzunsov beyindəki vazomotor mərkəzdir.

**18.Tər ifrazı mərkəzi.** Dəridə olan tər vəzilərini tənzim edir.

**19.Maddələr mübadiləsi mərkəzi.** Uzunsov beynin müxtəlif sahələrinin qıcıqlandırılması maddələr mübadiləsində bir sıra

dəyişikliklər törədir. Su və duz mübadiləsinin tənzimində də uzunsov beyin iştirak edir.

Uzunsov beyin həm də bəzi davranış aktlarının formalaşmasında iştirak edir.

Onun fəaliyyəti beyin yarımkürələri qabığına tabedir.

Uzunsov beynin və Varol körpüsünün ikinci mühüm vəzifəsi onurğa beynilə beynin yuxarı şöbələri arasında müəyyən əlaqə yaratmaqdır. Onurğa beynin ön, arxa və yan sütunları tərkibində qalxan və enən sinir yolları mütləq uzunsov beyin və Varol körpüsü sahəsindən keçir.

Uzunsov beynin digər mühüm funksiyalarından biri də onun əzələ tonusunun tənzimində iştirak etməsidir. Onları bükmək və açmaq üçün çox qüvvə sərf etmək lazım gəlir, ətrafları qatlayıb buraxan kimi ayaq yenə də əvvəlki gərgin vəziyyətə qaydır. Boyunun açıcı əzələləri o qədər gərginləşir ki, baş arxaya doğru qatlanır, onurğa sütunu yuxarı əyilərək qövsvari forma alır. Buna deserebrasiya qıclığı (rigidliyi) deyilir. Bir sözlə, uzunsov beyni beynin başqa şöbələrindən ayırdıqda bütün əzələlərin tonusu kəskin şəkildə artır və uzun müddət bu halda qalır. Deserebrasiya qıclığında açıcı əzələlərin tonusu, bükücü əzələlərin tonusundan yüksəkdir. Orta beynilə uzunsov beynin əlaqəsi pozulmasa, onda deserebrasiya rigidliyi müşahidə olunmur. Belə heyvanın qabaq və arxa ətrafları həddindən artıq gərilir (şəkil 6.27). Dəhliz siniri nüvəsini və xüsusilə onun Deyters nüvəsi adlanan hissəsini pozduqda deserebrasiya qıclığı zəifləyir. Deyters nüvəsi ilə birlikdə uzunsov beynin retikulyar formasıyası pozulduqda deserebrasiya rigidliyi tamamilə kəsilir.

Beynin daha ali şöbələrinə tabe olan uzunsov beyin onurğa beynin geniş yayılmış funksiyalarını birləşdirərək öz nəzarəti altında saxlayır.

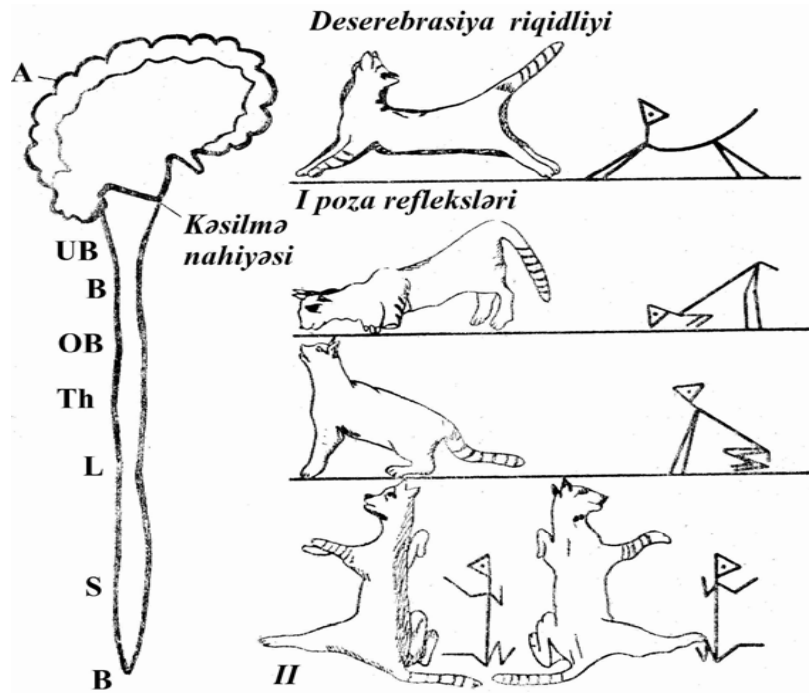
**Orta beyin.** Beynin kiçik bir hissəsini orta beyin təşkil edir.

Erkən embriogenezdə orta beyin qovucuğu arxa beyin qovucuğuna nisbətən gec inkişaf edir. Sonralar burada bazal hüceyrə sütunları anatomik bölgüyə məruz qalır. Belə ki, bazal sütunun hüceyrələri hesabına iki nüvə – 3-cü cüt – gözün hərəkəti

sinirinin və 4-cü cüt – blokvarı sinirin nüvələri formalaşır. Qanadvarı sütunun hüceyrələri hesabına isə quşlarda ikitəpəli, məməlilərdə isə dördtəpəli törəmə, qırmızı nüvə, qara maddə və retikulyar formasiya nüvələri formalaşır.

Morfoloji cəhətdən orta beyin əsasən iki şöbədən – dördtəpəli cisimdən və yarımkürə ayaqcıqlarından ibarətdir. Dördtəpənin arxa təpələri eşitmə mərkəzləri, ön təpələr ilkin görmə mərkəzləri hesab olunur. Eşitmə və görmə sinirinin lifləri bu təpələrdə qurtarır.

İşıq qıcığı ilə bağlı olan bir sıra refleks qövsləri ön təpələrdən keçir. Bunların arasında işığa qarşı yaranan bələdləşmə refleksini göstərmək olar. Beyin yarımkürələri çıxarılmış, lakin orta beyni saxlanılmış heyvan işığa qarşı bəzi hərəkəti reaksiyalarla cavab verir.



Şəkil 6.27. Orta beyinlə uzunsov beyin arasında kəsik apardıqda heyvanda müşahidə edilən bəzi xarakterik hərəkəti pozğunluqların

sxematik təsviri (A.B.Korobkov və Çesnakovdan götürülmüşdür, 1987).

Dördtəpəli cismin arxa təpələri səsi yaxşı eşitmək qulaqları şəkləmək, başı və bədəni yeni səs mənbəyinə çevirmək kimi hərəkətləri idarə edən mərkəzlər vardır.

Orta beyinin qırmızı nüvə və qara maddə adlanan törəmələri daha mürəkkəb reflektor hərəkətlərin nizamlanmasında, skelet əzələlərinin tonusunun tənzimlənməsində iştirak edir.

Orta beyinin funksiyasından danışarkən əsasən dördtəpəli cisim, qırmızı nüvə və qara maddənin rolu nəzərdə tutulur.

Orta beyinin mühüm effektor mərkəzi qırmızı nüvədir. Qırmızı nüvə bədən əzələlərində tonusun paylanması mühüm rol oynayır. Qırmızı nüvə orta beyinin retikulyar formasiya nüvələri ilə birlikdə əzələ tonusunu nizamlayır. Onların arasında əlaqə pozulduqda deserebrasiya qıclığı yaranır (şəkil 6.27).

Orta beyindəki qara maddənin funksiyası əzələ tonusunun plastikliyinin nizamlanmasında və barmaq hərəkətlərinin idarə olunmasında mühüm rol oynayır.

Orta beyni olan heyvanlar işıq və səs qıcıqlarına normal cavab verir. Əzələ tonusu ayrı-ayrı əzələ qrupları arasında dəqiq bölünür.

**Beyincik.** Beyincik kütləcə arxa beyinin ən böyük hissəsidir. Beyincik iki kiçik yarımkürədən və onları birləşdirən soxulcanvarı cisimdən ibarətdir.

Ayrı-ayrı heyvanlarda beyincik müxtəlif dərəcədə inkişaf etmişdir. Suda-quruda yaşayanlarda, sürünənlərdə ibtidai şəkildə olan beyincik quşlarda daha yaxşı inkişaf etmişdir. Məməlilərdə, xüsusilə insanda, beyincik öz inkişafının ən yüksək mərhələsinə çatmışdır. İnsanda beyincik beyin yarımkürələrinin ənsə payının altında, Varol körpüsü ilə uzunsov beyin üstündə yerləşmişdir.

Beyinciğin soxulcanvarı hissəsi, filogenez etibarilə nisbətən köhnə şöbəsi olub, köhnə beyincik, onun yarımkürələri isə daha cavan şöbə olub, yeni beyincik adlanır.

Beyincik üç cüt ayaqcıqla beyin demək olar ki, bütün hissələri ilə birləşib çox mürəkkəb afferent və efferent yollara

malikdir. Beyinciyyə oyanma siqnallarını gətirən afferent liflər onun ayaqcıqlarının tərkibinə daxil olur.

Orta ayaqcıq, beyinciyyə Varol körpüsü ilə birləşdiriyindən körpü ayaqcıqları adlanır. Yuxarı ayaqcıqlar birləşdirici ayaqcıqlar adlanıb, beyinciyyə dördtəpəli cismə birləşdirir. Üçüncü cüt ayaqcıqlar, alt ayaqcıqlar kəndirəoxşar cisim adlanıb, beyinciyyə uzunsov beyinlə birləşdirir. Beyinciyyə yarım kürələri və soxulcanı xaricdən boz maddə təbəqəsi – qabıqla örtülüb, daxilində ağ maddədən ibarətdir. Ağ maddənin içərisində beyinciyyə dörd cüt nüvəsi: ən böyük dişli nüvə, beyinciyyə yarımkürəsinə aid olan mantar, kürəyə oxşar, nəhayət, soxulcanın ağ maddəsində yerləşən IV mədəciyin damında yerləşən dam nüvəsi.

Beyincik, həm afferent, həm də efferent liflər vasitəsilə MSS-nin bütün şöbələri ilə əlaqədardır. Beyincik yerinə yetirdiyi funksiyalara görə baş beyinin köməkçisidir.

Beyincik bədənin əsas sensor yollarından kənarında yerləşmiş və onlardan bilavasitə hissi siqnallar almır. Buna baxmayaraq, beyinə gələn afferent somatik impulslar müəyyən mexanizmlərlə beyinciyyə ötürülür ki, həmin sensor məlumatlar əsasında o, bədənin vəziyyətindən xəbərdar olur. Beyinciyyə əsas vəzifəsi bədənin tonusunu və hərəkətlərini tənzimləməkdir.

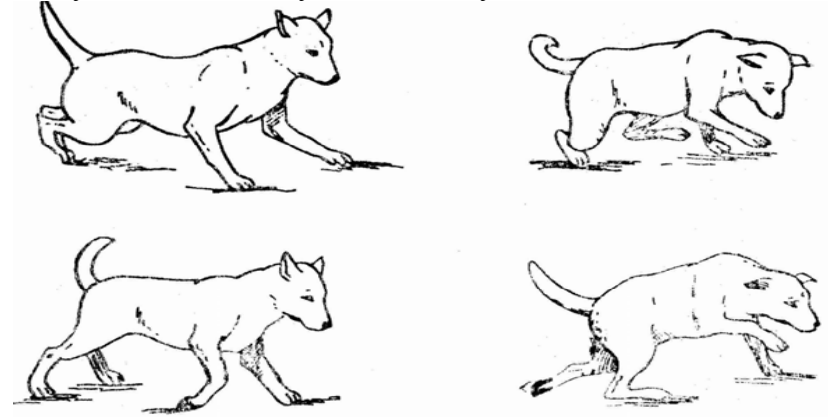
**Beyincik çıxarıldıqda və ya pozulduqda hərəkətlərdə baş verən dəyişikliklər.** Beyinciyyə funksiyasını öyrənmək üçün heyvanlarda onu bütünlüklə və ya ayrı-ayrı hissələrini cərrahi yolla çıxarıb heyvanın hərəkətlərində baş verən dəyişiklikləri müşahidə etmək lazımdır. İnsanlarda belə müşahidələr beyinciyyə xəstəlikləri zamanı aparılır.

Beyinciyyə cərrahi yolla birtərəfli çıxarılması zamanı ilk ağrılar keçdikdən sonra heyvan ayağa qalxa bilsə də, onda hərəkət pozğunluğu müşahidə olunur.

Beyincik tam çıxarıldıqdan (şəkil 6.28) sonra ilk vaxtlar heyvanın ayağa qalxmaq cəhdləri baş tutmur. Sonralar heyvan tərpanmək istədikdə yığılır, heyvan öz bədəninin vəziyyətini məkanda saxlamaq üçün ayaqlarını geniş açıb dayanır və i.a.

İnsanda beyincik pozulduqda o gözləri açıq halda ayaq üstə dayansa da səndələyir, gözlərini örtəndə yığılır, düzgün yeriyə bilmir.

Beyinciyyə çıxarılmış heyvanların hərəkətlərində bir sıra pozğunluqlar baş verir. Bu pozğunluqlara: atoniya, asteniya, astaziya, ataksiya, dezekvilibrasiya və dismetriya aid edilir.



**Şəkil 6.28.** Beyinciyyə çıxarılmış itdə yerimə hərəkətlərinin dəyişməsi (E.B.Babski və b., 1966).

*Dezekvilibrasiya* – bədənin müvazinətinin pozulmasıdır. Bu əlamət beyinciyyə arxa beyinin dəhliz nüvələri ilə sıx əlaqədə olan nahiyəsi çıxarıldıqda müşahidə olunur.

*Atoniya və ya əzələ tonusunun zəifləməsi* – beyincik çıxarıldıqdan bir neçə gün sonra baş verir. Düzgün, beyincik çıxarıldıqdan sonra əvvəlcə əzələ tonusundan düşür. Lakin sonralar açıq əzələlərin tonusu bərpa olunur və əvvəlkindən daha yüksək olur. Bükücü əzələlər isə əvvəlki zəif tonusunu mühafizə edir.

*Astaziya* – beyincik zədələnən zaman baş və ətraflarda müşahidə olunan əsmə hərəkətləri kimi xarakterizə edilir. Beyinciyyə zədələnmiş it pəncəsini qaldırmaq istədikdə onu bir neçə dəfə yuxarı və aşağı hərəkət etdirir, yemək istərkən heyvan başını yemək qabının üzərinə dəqiq istiqamətləndirə bilməyib başını dəfələrlə qaldırıb endirir, başladığı hərəkəti dərhal dayandıra bilmir.

*Ataksiya* – beyincik çıxarıldıqdan sonra hərəkətlərin

əlaqələndirilməsində baş verən xüsusi pozğunluqdur. Belə heyvanlarda hərəkətlər son dərəcə yöndəmsiz olur, yerləş zamanı ayaqlar normada olduğundan yuxarı qalxır; «xoruz yerışı» əmələ gəlir. Müəyyən vaxt keçdikdən sonra da belə vəziyyət qalır.

*Asteniya* – beyinciyi zədələnmiş heyvanın son dərəcə tez yorulmasına, əzələlərin qüvvədən düşməsinə deyilir.

Beyinciyi zədələnmiş adamın yerışı sərxoş adamın yerişinə bənzəyir. Yeriyrəkən əllərin və ayaqların hərəkəti qeyri müəyyən olur. Xəstə əlini dəqiq hərəkət etdirə bilmir. Əgər ondan əlin baş barmağını hər hansı bir əşyaya yaxud öz burnunun ucuna dəqiq toxunduracağı tələb edilərsə, o bunu bacarmayacaqdır.

Beyinciyin çıxarılmasından uzun müddət sonra hərəkəti pozğunluqlar bir qədər azalır, lakin bir neçə il keçdikdən sonra da tamamilə aradan çıxmır. Beyincik çıxarıldıqdan sonra hərəkəti funksiyaların bərpası yeni şərti hərəkəti reflektor əlaqələr yaratmaqla mümkündür.

Beyincik, xüsusilə bədənin əzələ-dayaq hissiyyat aparatından çoxlu məlumat alır ki, bunun sayəsində beyincik bədənin məkanda vəziyyətinə tənzimləyici təsir göstərir. Beyin sütununun retikulyar forması və orta beynin qırmızı nüvə kimi hərəkəti mərkəzi ilə beyinciyin əlaqələri daha mürəkkəbdir. Bu əlaqələr hesabına əzələlərin tonusu çox incə bir şəkildə idarə olunur. Beyincik, qabığının hərəkəti reaksiyaları ilə bağlı olan sahələrin neyronlarına, onların fəallığına tənzimləyici təsir göstərir. Beyincik zədələnməyə qanda şəkərin miqdarının artması bağırsağ və mədənin tonusu və hərəkətinin dəyişməsi, ürək və ağciyərlərin fəaliyyətində dəyişiklik əmələ gəlməsi, beyinciyin eyni zamanda vegetativ funksiyaların tənzimində iştirak etdiyini göstərir.

**Ara beyin.** Beyin sütunu mərkəzi sinir sisteminin əsas şöbəsi olan onurğa beyni üzərində tədricən qurulmuş refleks qövslərindən və mərkəzlərdən ibarət yeni şöbə kimi təsəvvür etmək olar.

Onurğa beyni üzərində olan birinci şöbə uzunsov beyindir. Uzunsov beyin onurğa beyninin bütün seqmentlərini birləşdirir, bütün skelet əzələlərinin tonik təqəllüsünü nizama salır.

Sonrakı şöbə olan orta beyin, mərkəzi sinir sisteminin aşağı şöbələri üzərində üstünlük qazanır. Eşitmə və görmə kimi mühüm

reseptorlara malik olan orta beyin, orqanizm üçün xarici mühitə qarşı daha mükəmməl cavab vermək imkanı yaradır. Orta beyin qırmızı nüvə sayəsində əzələ tonusunun paylanması iştirak edir.

Beyin sütununun üçüncü hissəsi olan ara beyin və uc beynin qabıqaltı mərkəzləri, instinkt deyilən mükəmməl və mürəkkəb aktları (refleksləri) təmin edir.

Uc beynin yarım kürələri meydana gəldikcə, heyvan və insan fərdə məxsus mürəkkəb şərti reflekslər qazanır və psixi fəaliyyət kəsb edir.

Bundan sonra ali sinir fəaliyyətində, ancaq insan üçün səciyyəvi olan ikinci qabıq siqnal sistemi meydana gəlir. Bu, başqa sistemləri özünə tabe edib insanın mürəkkəb reaksiyalarını tənzim edir.

Embrional inkişaf prosesində ara beyin, sinir borusunun ön beyin qovucugundan əmələ gəlir. Ön beyin qovucugu əvvəlcə iki hissəyə (ön və arxa) ayrılır. Ön tərəfdəki hissədən uc beyin və ya beyin yarım kürələri, arxa tərəfdəki hissədən isə ara beyin əmələ gətirir. Embirional inkişaf sonuna qədər ara beynin ayrı-ayrı törəmələrinə ayrılır.

İnsanda *uc beyin*, iki yarım kürədən ibarət olub, bütün beyin sütununu örtmüşdür. Beynin bütün başqa hissələri kimi yarım kürələr də *boz* və *ağ* maddədən təşkil olunmuşdur. Boz maddə bir tərəfdən səthdə toplanaraq yarım kürənin qabığını, digər tərəfdən ağ maddənin içərisində yerləşərək orada məhdud sinir hüceyrələr yığını əmələ gətirir ki, buna *qabıqaltı törəmələr* və ya *düyünlər* deyilir.

Ara beynin içərisində müəyyən boşluq vardır ki, buna üçüncü mədəcik adı verilir və orta beyindəki beyin suyolunun bilavasitə məbədinə təşkil edir. Üçüncü mədəcik iki dəlik vasitəsilə yarım kürələrin içərisindəki boşluqlarla, yəni yan mədəciklərlə birləşir.

Beləliklə, onurğa beyninin daxilində olan mərkəzi kanal, uzunsov beyində genişlənərək dördüncü mədəciyi, orta beyində yenidən daralaraq beyin suyolunu, ara beyində yenidən genişlənilib, üçüncü mədəciyi və nəhayət, iki dəlik vasitəsilə beyin yarım kürələrinə keçərək yan mədəcikləri təşkil edir.

Üçüncü mədəciyin yan divarlarında iki böyük boz maddə yığını vardır. Boz maddədən – görmə qabarıları və ya talamus (*thalami optica*), məməciyəbənzər cisim, hipotalamus və ya

qabarıltı sahə əmələ gəlir. Görmə qabarıları, vəziyyəti və inkişafı etibarilə onurğa beyninin arxa buynuzlarına müvafiq olub *hissi vəzifə* daşıyır. *Görmə qabarıları* mürəkkəb quruluşa malikdir.

Görmə qabarılarının arxa tərəfi yastıq adlanan törəməyə məxsusdur, onun altında daxili dizəbənzər cisim, üstündə isə xarici dizəbənzər cisim yerləşmişdir. III mədəciyin üzərində beyin çəpkəni, əsasında isə epifiz – epitalamus yerləşir. Əsas törəmələri talamus və hipotalamusdur.

**Talamusun fiziologiyası.** Ümumiyyətlə, talamusda 40-a qədər müxtəlif nüvə aşkar edilmişdir. Onları funksional xassələrinə görə iki böyük qrupa ayırırlar. Birinci spesifik nüvələr qrupu öz liflərini beyin qabığının hissi və assosiativ zonalarına göndərir və onların neyronları ilə spesifik əlaqələr əmələ gətirir. Bu liflərə spesifik talamik yollar deyilir. İkinci qrup nüvələr öz liflərini qabığın ən müxtəlif zonalarının neyronları ilə əlaqələndirir, bunlara qeyri-spesifik talamik yollar deyilir.

Elektrofizioloji tədqiqatlar əsasında Q.Casper belə nəticəyə gəlmişdir ki, talamusun qeyri-spesifik sistemi beyin qabığının tez və qısamüddətli fəallaşmasında iştirak edir. Bunun əksinə olaraq, qabığın zəif və uzunmüddətli fəallaşması isə beyin sütununun retikulyar formasiyasının iştirakı ilə həyata keçirilir.

Bəzi tədqiqatçılar (Q.Hed və b.) belə hesab edirlər ki, talamus ağrı hissəsinin ali mərkəzidir. Bu, bir sıra dəlillərlə isbat edilir. Əgər talamus qıcıqlansa, bu zaman kəskin ağrı və xoşagəlməz hisslər əmələ gəlir. Buna görə də talamusun bir sıra zədələnmələri zamanı ağrı hissi yaranır. Talamus pozulduqda, ən zəif qıcıqlanmalar (dəriyə toxunma, iynə batırma, səs və işıq qıcıqları) belə xəstələrdə dəhşətli ağrıya səbəb olur. Bəzən də talamusun pozulması zamanı ağrı hissi itir (analgeziya baş verir). Bütün bunlar göstərir ki, ağrı hissəsinin əmələ gəlməsində talamusun böyük rolu vardır.

**Hipotalamusun fiziologiyası.** Hipotalamusun quruluşu da çox mürəkkəbdir. Diametri təxminən 5 mm-ə çatan iki məməciyəbənzər cisimdən və onların arasında yerləşən boz qabardan ibarət bu törəmə ən mühüm vegetativ mərkəz sayılır. Boz qabarın aşağı hissəsi daralaraq qıf adlanan ucu kor törəmə əmələ gətirir. Qıf, beyin artımı – hipofiz vəzisi ilə bitmişdir. Boz qabarın önündə görmə sinirlərinin kəsişməsi yerləşmişdir. Məməli

heyvanların hipotalamusunda 32 cüt nüvə aşkar edilmişdir.

Hipotalamus nüvələri beynin ali vegetativ mərkəzləri sayılır. Onun supraoptik və mamilyar nüvələri hipofizin hormon ifrazı fəaliyyətinə güclü təsir göstərir. Bəzi hipotalamik nüvələr neyrohormonlar, xüsusilə hipofizin sektor hüceyrələrinə təsir göstərən rilizinq faktorlar adlanan neuropeptidlər hazırlayır. Bu maddələr sinir və humoral yollarla hipofizə daxil olur və onun fəaliyyətini tənzim edir.

Hipotalamus nüvələrində orqanizmin ali vegetativ mərkəzləri yerləşmişdir və bunlar onun simpatik və parasimpatik şöbələrinin funksiyalarını tənzimləyir.

Hipotalamusun ayrı-ayrı nüvələrini pozmaqla, onların funksiyaları haqqında daha dəqiq məlumatlar əldə edilir. Belə tədqiqatlarla aşkar edilmişdir ki: 1) hipotalamusun arxa və orta nüvələrinin qıcıqlandırılması daxili üzvlərin fəaliyyətində bir sıra dəyişikliklər əmələ gətirir. Bu zaman qan təzyiqi yüksəlir, ürəyin fəaliyyəti artır, mədə-bağırsaq yolunun perestaltik hərəkətləri güclənir. 2) Hipotalamusun ön və yan nüvələri qıcıqlandıqda bu dəyişikliklər əks xarakter daşıyır. İstiqanlı heyvanlarda bədən temperaturu nisbi sabitdir və bu sabitlik iki mexanizmlə: istilik əmələgəlmə və istilikvermə ilə tənzimlənir. Bu mexanizmlər hipotalamusun fəaliyyəti ilə əlaqədardır. Müəyyən edilmişdir ki, temperaturun nizama salınması təkcə hipotalamusla deyil, digər qabıqaltı törəmələrin fəaliyyəti ilə də əlaqədardır.

Aclıq və susuzluq reaksiyaları da hipotalamik törəmənin fəaliyyəti ilə sıx əlaqədardır.

Hipotalamusun orta və yan nüvələrində ventrolateral nüvəsində «aclıq», ventromedial nüvəsində isə «toxluq» müvafiq mərkəzləri mövcuddur. Bu mərkəzlərin oyanması qidanın axtarılması, onun mənimsənilməsi və həzmi ilə əlaqədar olan bir sıra vegetativ və hərəkət reaksiyalar baş verir.

Hipotalamik nüvələr qandakı maddələrin kəmiyyət və keyfiyyət tərkibinin dəyişməsinə qarşı da çox həssasdır.

Hipotalamus neyronları, həmçinin osmoreseptorlara malikdir.

Hipotalamusu qıcıqlandırmaq, yaxud pozmaqla aparılmış eksperimental və kliniki tədqiqatlar göstərir ki, burada cinsi çoxalmanın dövriliyini nizamlayan xüsusi mərkəz vardır. Uşaqlarda

erkən cinsi yetişkənlik halları bu mərkəzlərin fəaliyyəti ilə bağlıdır. Hipotalamusda cinsi davranışı nizama salan mərkəzin olması tədqiqatlarla sübut olunmuşdur. Müşahidələr göstərmişdir ki, arxa hipotalamik şöbədə xüsusi «həzz mərkəzi» vardır. Əgər, heyvana bu mərkəzi elektrik qıcığı ilə özü qıcıqlandırmağı öyrədirsə, o qıcıqlanmanı fasiləsiz və yüksək tezliklə etməyə başlayır. Öz-özünü qıcıqlandırma metodu ilə hipotalamusda bir sıra başqa mərkəzlərin (qorxu, hiddət, aclıq, susuzluq və s.) olduğu aşkar edilmişdir.

Hipotalamusun mühüm funksiyalarından biri də onun yuxu və oyaq vəziyyətlərinin növbələşməsində iştirak etməsidir. Hipotalamusun müxtəlif nahiyələrinin qıcıqlandırılması ümumi somatovegetativ dəyişikliklərlə yanaşı, yuxu və oyaqlığın növbələşməsinin pozulmasına da səbəb olur.

**Zolaqlı cismin funksiyası.** Mühüm qabıqaltı mərkəzlərdən biri də zolaqlı cisimdir.

Zolaqlı afferent impulslar cismə talamusdan və beyin qabığından gəlir. O, öz efferent impulslarını solğun nüvəyə göndərir. Zolaqlı cisim funksiyasını nizamlayan mühüm effektor mərkəzdir. İnsanda zolaqlı cismin solğun nüvəyə ləngidici təsiri nəticəsində və ya zədələndikdə atetoz – ətrafların ritmik stereotip hərəkətləri və xoreya – güclü və düzgün olmayan hərəkətlər baş verir.

Təcrübələrdən müəyyən olunmuşdur ki, burada həmçinin maddələr mübadiləsinə, istilik və vazomotor reaksiyalarını tənzim edən ali vegetativ koordinasiya mərkəzləri də yerləşir. Zolaqlı cisim özünün hipotalamusla əlaqəsi sayəsində vegetativ sinir sistemi vasitəsilə innervasiya olunan üzvlərə təsir göstərə bilər.

**Solğun nüvənin funksiyası.** Aralıq beynə bitişik nüvələrdən biri solğun nüvə yaxud palliumdur. Solğun nüvə hərəkət funksiyaları yerinə yetirir. Onun qıcıqlandırılması boyun, ətraf və gövdə əzələlərinin əks tərəfə yığılmasına səbəb olur. Bu nüvə afferent impulsları talamusdan alır, efferent liflərini orta və arxa beynə göndərir.

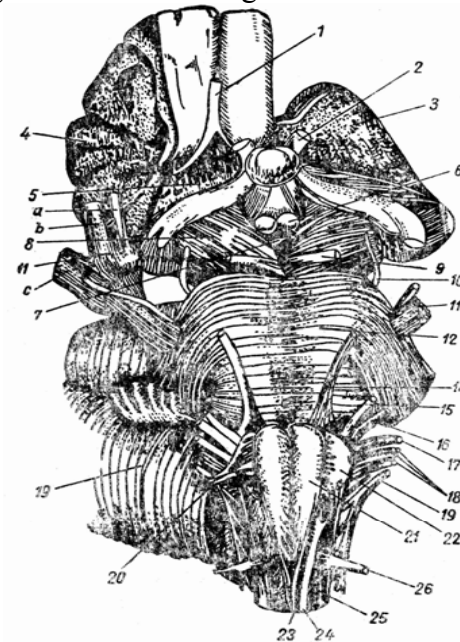
Onun mühüm funksiyalarından biri də özündən aşağıda yerləşən nüvələri, xüsusilə orta beynin qırmızı nüvəsini tormozlandırmasıdır. Solğun nüvə qırmızı nüvəyə öz tormozlayıcı təsirini göstərə bildikdə skelet əzələlərinin tonusunu həddən artıq

yüksəldir. Solğun nüvənin qıcıqlandırılması, skelet əzələlərinin yığılmasını ləngidir. Bu isə onun orta beynin qırmızı nüvəsi ilə əlaqədar olduğunu göstərir.

Solğun nüvəsi zədələnmiş xəstələrdə bir sıra mürəkkəb aktlar itir, onlarda qəfildən verilən səsə, yaxud işıq qıcığına qarşı müdafiə reaksiyası müşahidə olunmur.

## 6.20. Beyin sinirlərinin vəzifələri

Beyindən çıxan (şəkil 6.29) 12 cüt sinirdən birinci cütü, yəni qoxu və ikinci cüt görmə sinirləri, mənşəyi və inkişafı etibarilə başqalarından fərqlənir. Görmə sinirləri beynin çıxıntısı xarici mühitə açılan pəncərəsi olduğu halda, qoxu siniri xüsusi qoxu çuxurunun böyüməsindən əmələ gəlir.



**Şəkil 6.29.** Beyin sütunu əsasının sxemi: 1-qoxu yolu, 2-görmə siniri, 3-görmə qabarı, 4-adacıq, 5-məsaməli ön maddə, 6-məməciyəoxşar cismlər, 7-məsaməli arxa maddə, 8-beyin ayaqcıqları, 9-gözün hərəkət siniri, 10-blokaoxşar sinir, 11-üçlü sinir, 12-Varol körpüsü, 13-

beyincik, 14-uzaqlaşdırıcı sinir, 15-üz siniri, 16-eşitmə siniri, 17-dil-udlaq siniri, 18-azan sinir, 19-ələvə sinir, 20-dilaltı sinir, 21-uzunsov beynin piramidləri, 22-zeytun nüvə, 23-onurğa beynin ön şırımını, 24-onurğa beynin ön sütunu, 25-onurğa beynin yan sütunu, 26-birinci boyun sinirinin ön kökü.

Hər bir beyin siniri haqqında qısa da olsa aşağıda məlumat verilmişdir.

*I cüt – qoxu siniri (n.olfactorius).* Saf hissi sinir olub, burunun selikli qişasından başlayaraq incə tellər şəklində xəlbir sümüyünün xəlbir səfhəsindəki xırda dəliklərdən keçir və qoxu soğanaqları deyilən hissəyə çatır. Qoxu sinirləri həmin qoxu soğanaqlarından sonra ilk qoxu mərkəzlərindən keçərək Amon buynuzu və dəniz atı alt qırışındakı ali qoxu mərkəzində qırmaq və dənizə qırışıqının qırmağa yapışan hissəsində yerləşir.

*II cüt – görmə siniri (n.opticus).* Saf hissi sinir olub, gözlərin torlu qişasındakı sinir hüceyrələrindən başlayır. Göz yuvasındakı görmə dəliyindən keçərək kəlləyə girən bu sinirlər beynin alt səthilə gedərək orada çarpazlaşır və görmə çarpazı əmələ gətirir. İbtidai fəqərəlilərdə bu çarpaz tam çarpaz olduğu halda, məməlilərdə torlu qişanın gicgah hissəsindən çıxan liflər çarpazlaşmayıb, yalnız burun hissəsindən çıxan liflər çarpazlaşırlar. Ona görə də görmə sinirləri və ya sinirlərin mərkəzləri birtərəfli pozulduqda göz tamamilə kor olmayıb, sağ və sol gözdən hər birinin yarısı sıradan çıxır və hemianopsiya deyilən pozğunluq alınır. Görmə yolunun lifləri somatik afferent sinir lifləri olub, görmə qabarıqlarının balışında və dördtəpəli cismin ön iki təpəsində qurtarır. Görmə yolu bu iki mərkəzdən daxili kapsula vasitəsilə beynin ənsə payındakı məhmiş yarığına gedir və oradakı ali görmə mərkəzində məhmiş şırımında yerləşir.

Dördtəpəli cisimdən bir qrup lif ayrılaraq gözün hərəkəti sinirinin nüvələrinə gedir və bəbəklə refleksinin qövsü buradan keçir. Bu refleks sayəsində işıq təsirindən bəbək daralır.

*III cüt – gözün hərəkəti siniri (n.oculomotorius).* Bu sinir üç növ lifdən təşkil olunmuşdur. Göz almasının altı əzələsindən dördünü (üst, alt, içəri düz və aşağı çəp əzələ) sinirləndirir. Bu liflər,

orta beyində yerləşən n.oculomotorius-un nüvəsini təşkil edən hüceyrələrin neyritlərindən ibarətdir. Beləliklə, bəbəyi daraltmaq və büllur cismin akkomodasiyasını təmin etmək vəzifəsini daşıyır.

*IV cüt – blokaoxşar sinir (n.trochlearis).* Saf somatik sinir olub, göz almasının blokaoxşar və ya üst çəp əzələsini sinirləndirən efferent liflərdən və həmin əzələnin propriosetiv afferent liflərindən ibarətdir. Bu sinirin nüvəsi üçüncü cütün nüvəsi ilə yanaşı olub, orta beyində yerləşmişdir. Bu sinir zədələndikdə göz sagittal ox ətrafında çevrilmiş olur.

*V cüt – üçlü sinir (n.trigeminus).* Beyin sinirlərindən yeganə sinirdir ki, quruluşca onurğa beyni sinirlərinə oxşayır. Üçlü sinirin uzunsov beyində yerləşmiş nüvəsi vardır.

Üçlü sinir uzun hissi siniridir. Bu sinir zədələndikdə uzun bir tərəfi hissiyyatdan məhrum olur. Xüsusən göz daha çox zərər çəkir. Belə hallarda göz, gözə düşən çirklə şeylərə qarşı qırpmə və göz yaşını qüvvətləndirməklə cavab verə bilmir. Ona görə də əksərən bu hal buynuz qişanın iltihabına səbəb olur.

*VI cüt – uzaqlaşdırıcı sinir (n.abducens).* Bu sinirin nüvəsi Varol körpüsü nahiyəsində rombaxşar çuxurun dibində yerləşmişdir. Bu sinir yalnız gözün bayır düz əzələsini sinirləndirir. Bu sinir xarab olduqda göz alması burun tərəfə çevrilir.

*VII cüt – üz siniri (n.facialis).* Bu sinir səkkizinci cüt sinirlə birlikdə Varol körpüsünün arxa hissəsindən, zeytunların yanından çıxırsa da, bunların nüvələri ayrı-ayrıdır. Məməlilərdə üz siniri, demək olar ki, tamamilə hərəkəti sinir olub, çeynəmə əzələlərindən başqa üzə olan bütün əzələləri (mimik əzələləri) və eləcə də dilaltı sümüyün bəzi əzələlərini göz yaş vaxtlarını və eləcə də çənəaltı və dilaltı tüpürçək vəzlərini sinirləndirir. Bunun tüpürçək vəzlərinə gedən liflərinə təbil siniri (chorda tympani) deyilir. Bu liflər sinir sisteminin parasimpatik hissəsinə aid olub, xüsusi nüvəyə malikdir ki, bu nüvə də üz sinirinin nüvəsi yaxınlığında yerləşmişdir.

Üz siniri zədələndikdə uzun mimik hərəkətləri pozulur və

xəstə udquna bilmir. Üzün zədələnen sinirə müvafiq gələn yarısı hərəkətsiz qalır və ifadəsini itirir.

*VIII cüt – eşitmə siniri (n.acusticus)*. Saf hissi sinir olub iki yerə bölünür, bir qismi iç qulağın ilbiz hissəsinə gələrək oradakı eşitmə üzvünü sinirləndirdiyindən buna ilbiz siniri deyilir (n. cochlearis), digəri isə iç qulağın dəhliz və yarım dairəvi kanallarına gedərək oradakı müvazinət və hərəkət duyğusu üzvünü sinirləndirir və özü də dəhliz siniri (*n.vestibularis*) adlanır. Bu sinir iki vəzifə daşdığından uzunsov beyində onun bir çox nüvəsi vardır. Səkkizinci cüt sinirin zədələnməsi nəticəsində eşitmə, müvazinət və hərəkət duyğuları pozulur.

*IX cüt – dil-udlaq siniri (n.glossopharyngeus)*. Bu sinir, bundan sonra gələn azan sinirlə birlikdə uzunsov beyindən və onun zeytun deyilən hissəsinin arxasındakı şırımdan çıxır. Bu sinir dilin kökünə gedərək onu dad lifləri və ümumi hissi liflərlə təchiz edir. Bundan başqa bu sinirin tərkibində bəzi udlaq əzələlərinə gedən hərəkət lifləri və qulaqaltı tüpürcək vəzisinə gedən sekretor liflər də daxildir. Beləliklə, doqquzuncu cüt sinir qarışıq sinirlərdəndir. Bu sinirin tüpürcək vəzisinə gedən lifləri parasimpatik sinir sistemində aid olub, ona *Yakobson siniri* deyilir.

*X cüt – azan sinir (n.vagus)*. Bu sinir fizioloji cəhətcə qarışıq sinirlərdən olub, tərkibinə hissi, hərəkət, həm də sektor liflər daxildir. Azan sinirin nüvəsi uzunsov beyində olub üç yerə bölünür. Bu nüvənin birinci hissəsi, sinirin tərkibinə daxil olan çoxlu parasimpatik liflərin başlanğıcını təşkil edir.

Azan sinir əsas parasimpatik sinir olub baş, boyun nahiyəsində bəzi üzvləri sinirləndirdikdən sonra döş və qarın boşluqlarına daxil olub, orada bütün daxili üzvləri parasimpatik liflərlə təchiz edir.

Azan sinir nüvəsinin ikinci və üçüncü hissəsi bundan əvvəlki dil-udlaq siniri ilə birlikdə hissi və hərəkət nüvələri təşkil edir. Azan sinir qırtlaq, udlaq, qida borusu, mədənin selikli qişasını və bir çox başqa üzvləri hissi liflərlə təchiz edir. Bunlardan ən mühüm ağciyər və aorta kökündən başlayan hissi liflərdir. Azan sinirin efferent liflərindən damağa, qırtlaq və udlağa, nəfəs

borusuna və bronxlara gedən hərəkət lifləri, qida borusuna, mədə və bağırsaqlara, mədə vəzilərinə, mədəaltı vəzi və qara ciyəre və böyrəklərə gedən sekretor lifləri göstərmək olar.

Bundan başqa azan sinirin tərkibinə ürəyi ləngidən liflər və bir çox damarları genəldən liflər də daxildir.

*XI cüt – əlavə sinir (n.accessorius)*. Bu sinir yalnız məməli heyvanlarda müstəqil sinirdir; başqa onurğalılarda isə onun vəzifəsini azan sinirin arxa kökləri daşıyır. Bu sinir saf hərəkət siniri olub, döş-körpücük-məməyəoxşar və trapesəoxşar əzələləri sinirləndirir. Bu sinir zədələndikdə baş geriyə meyl etdiyi kimi kürək sümüyünün də vəziyyəti dəyişir.

*XII cüt - dilaltı sinir (n.hypoglossus)*. Onurğalı heyvanlarda isə onurğa beyni sinirlərindən hesab olunur. Bu sinirin nüvəsi uzunsov beyində yerləşmişdir. Bu sinir zədələndikdə dilin və eləcə də dilaltı sümük əzələlərinin hərəkət vəzifəsi pozulur və dil ağızdan xaricə çıxaraq zədələnməmiş tərəfə meyl edir.

Beləliklə, baş-beyin sinirləri də bədənin müvafiq hissələrini, xüsusilə baş və gövdə hissələrini sinir lifləri ilə təmin edir. Bu liflər bir tərəfdən dad, qoxu, eşitmə, görmə üzvləri kimi oynaqlığı son dərəcə yüksək olan hiss üzvlərini, digər tərəfdən üzün mimiki əzələlərini, dil və göz əzələlərini və bu kimi incə və zərif hərəkətlərə qabil olan əzələləri sinirləndirir (şəkil 48). Bəzi sinirlər somatik funksiyalarla yanaşı, vegetativ funksiyalara da təsir göstərir.

Bütün baş-beyin sinirlərinin (12 cüt) nüvələri beyin qabığı ilə sıxı surətdə əlaqədardır.

Bu nüvələrin fəaliyyətinə baş-beyin qabığı başçılıq edir. Xarici mühiti faktorları beyin qabığı vasitəsilə bu sinirlərin nüvəsinə, buradan da daxili üzvlərə təsir göstərir.

**Törəbənzər törəmə – retikulyar formasiya.** Törəbənzər törəmə beynin bütün şöbələri ilə qarşılıqlı əlaqədədir. Bu təsir həm fəallaşdırıcı, həm də ləngidicidir. Törəbənzər törəmədən retikulyar yolla onurğa beyninə efferent beyin sütununa afferent və efferent siqnallar gedir.

Beyin sütununun mərkəzi hissəsində uzunsov beyindən orta

beyinə qədər neyron və sinir liflərinin tərkibinə və düzülüşünə görə beynin digər törəmələrindən kəskin surətdə fərqlənən anatomik törəmə yerləşmişdir. Mikroskop altında tor kimi görünməsinə görə hələ keçən əsrin ikinci yarısında O.Deyters həmin nahiyəyə torabənzər törəmə və ya retikulyar formasiya adı vermişdir. Onun neyronlarında çoxlu miqdarda afferent liflər qurur. Bu yollar bir tərəfdən beyin borusundan keçən uzun hissi lif dəstələrinin şaxələnmiş çıxıntıları, digər tərəfdən isə beynin yuxarı şöbələrindən enən efferent sinirlərin çıxıntılarında ibarətdir.

Belə ki, o, ənənəvi yollar vasitəsilə onurğa beynin reflektor fəaliyyətinə həm ləngidici, həm də fəallaşdırıcı təsir göstərə bilər. O, qalxan yollarla beyin yarım kürələri qabığına daha çox oyaqıcı təsir göstərir.

Retikulyar formasiya neyronları müxtəlif hormonlara, bir çox mübadilə məhsullarına, ayrı-ayrı kimyəvi birləşmələrə qarşı olduqca həssasdır. Retikulyar formasiya beyində sanki yüksək fəallıq əmələ gətirən «qurğu» funksiyasını yerinə yetirir.

Retikulyar formasiyadan gələn impulslar birbaşa onurğa beyninin hərəkət neyronlarına ləngidici təsir göstərə bilər.

Retikulyar formasiyada onurğa beyni hüceyrələrini fəallaşdıran neyronlar da vardır.

Beyin sütununun yuxarı şöbələrində retikulyar formasiyanın pozulması heyvanı dərin yuxu vəziyyətinə gətirir.

Orta beyin beyin qabığına fəallaşdırıcı təsir göstərir.

Orqanizmin reseptorlarından impulsları talamusa gətirən afferent liflər retikulyar formasiyaya çoxlu miqdarda şaxələr verir. Bundan əlavə, retikulyar formasiya beyincikdən, qabıqaltı düyünlərdən, limbik sistemdən və beyin yarım kürələri qabığından impulslar alır və onların fəallığını saxlamaqla yanaşı, eyni zamanda özü də onlardan daimi gələn impulsların təsirinə məruz qalır.

Retikulyar formasiya qabıqaltı nüvələr və hipotalamusla sıx əlaqədədir. C.Oldsun təcrübəsi bunu bir daha sübut edir. O, siçan beyninin müxtəlif şöbələrinə – hippokampa, arxa hipotalamus və orta beyinə xroniki elektrodlar yerləşdirib onları stimullaşdırıcı cihazla birləşdirdi və heyvana elektrik dövrəsini açıb-bağlayan

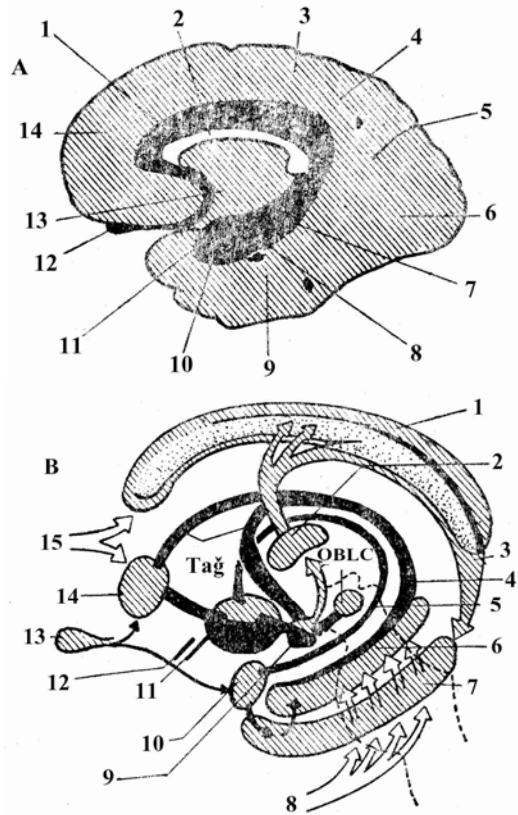
tutqacı ayaqla basa bilmək imkanı yaratdı. Əgər elektrod arxa hipotalamusda və ya orta beynin retikulyar formasiyasının müəyyən nahiyələrinə düzgün yerləşdirilmişsə belə qıcıqların heyvanın beyninə stimullaşdırıcı təsirindən heyvan həzz alırsa, heyvan onu basıb öz beyninin mərkəzlərini qıcıqlandıracaq. Siçan özünün digər fəaliyyət aktlarını kəsərək onda o, tutqacı reflektor olaraq saatlarla basmaqla məşğul olacaqdır. Bu təcrübələrdən Olds belə qərara gəlmişdir ki, heyvanlarda orta və aralıq beynin bəzi nahiyələrinin qıcıqlandırılması müsbət, digər nahiyələrin qıcıqlandırılması isə mənfi reaksiyalara səbəb olur. Belə beyin sahələri obrazlı olaraq «cənnət» və ya «cəhənnəm» nöqtələri adlandırılmışdır.

Deməli, beynin bu nahiyələrinin qıcıqlandırılması heyvanda mənfi emosiya (qorxu, hiddət və s.) əmələ gətirir.

Retikulyar formasiyanın ayrı-ayrı hissələri tənəffüs hərəkətlərində, həmçinin ürək-damar sisteminin nizamlanmasında mühüm rol oynayır.

**Limbik sistemin funksiyası.** Limbik sistem beyin yarım kürələrindən başlayaraq aralıq beyinə, hətta orta beyinə qədər yayılmış geniş bir sahəni əhatə edir. Limbik sistemə hippokamp, parahippokampal qırış, qurşaq və qoxu payının filogenetik cəhətdən köhnə törəmələri, alın və gicgah paylarının alt hissələri və badamcıq aiddir. Limbik sistemin tərkibinə daxil olan qabıqaltı törəmələrə badamcıq (amiqdal), septal nüvələr, talamusun və hipotalamusun öz nüvələri (perioptik sahə) və mamilliyar cisimcik aiddir.

Limbik sistemə aid edilən bu törəmələr həm öz aralarında, həm də beynin digər şöbələri ilə mürəkkəb qarşılıqlı əlaqədədir. Ona görə də, onları şərti olaraq ayrıca sistem halında birləşdirmişlər. Qabıq və qabıqaltı limbik törəmələr hipotalamus və mamilliyar cisimlər vasitəsilə orta beyinlə əlaqələnir (şəkil 6.30).



**Şəkil 6.30.** Limbik sistem. *A-limbik sistem dövrəsi:* 1-qurşaq qırışığı; 2-döyənək cismi; 3-mərkəzi şırım; 4-təpə payı; 5-mahmız şırımı; 6-ənsə payı; 7-hippokamp; 8-hippokampönü qırışıq; 9-gicgah payı; 10-Qarmaq; 11-badamcıq; 12-qoxu soğanağı; 13-ön bitişmə; 14-alın payı. *B-limbik sistemin afferent və efferent əlaqələri.* OBLS – orta beynin limbik sistemi: 1-qurşaq qırışığı; 2-ön talamus; 3-qurşaq; 4-tağ; 5-terminal xətt; 6-hippokamp; 7-hippokampönü qırışıq; 8-gicgah qabığı; 9-məməcikli cisim; 10-badamcıq; 11-hipotalamus; 12-uc beynin medial dəstəsi; 13-qoxu soğanağı; 14-arakəsmə; 15-alın qabığı (C.Dudel və b.1985)

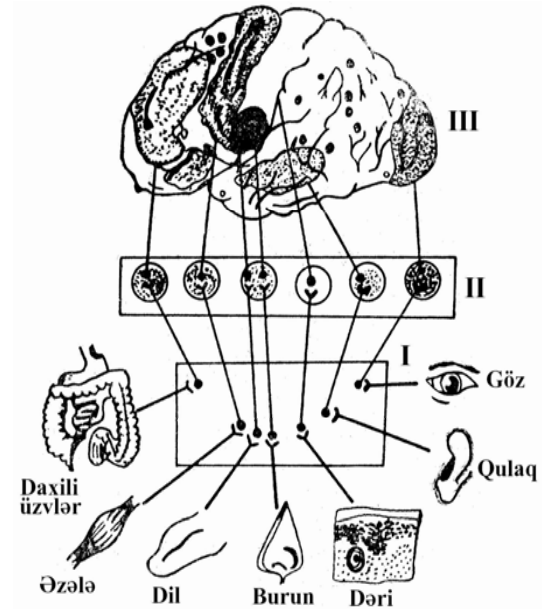
Limbik sistemin əsas törəmələri hippokamp və amiqdaladır. Hippokampa, hətta limbik sistemin «ürəyi» də deyilir. Amiqdalektomiya məruz qalmış meymun sürünün digər üzvlərindən kənarlaşır, onlardan qaçır, narahat və iradəsiz olur.

Limbik sistem hər fərd üçün xüsusi fizioloji əhəmiyyət qaza-

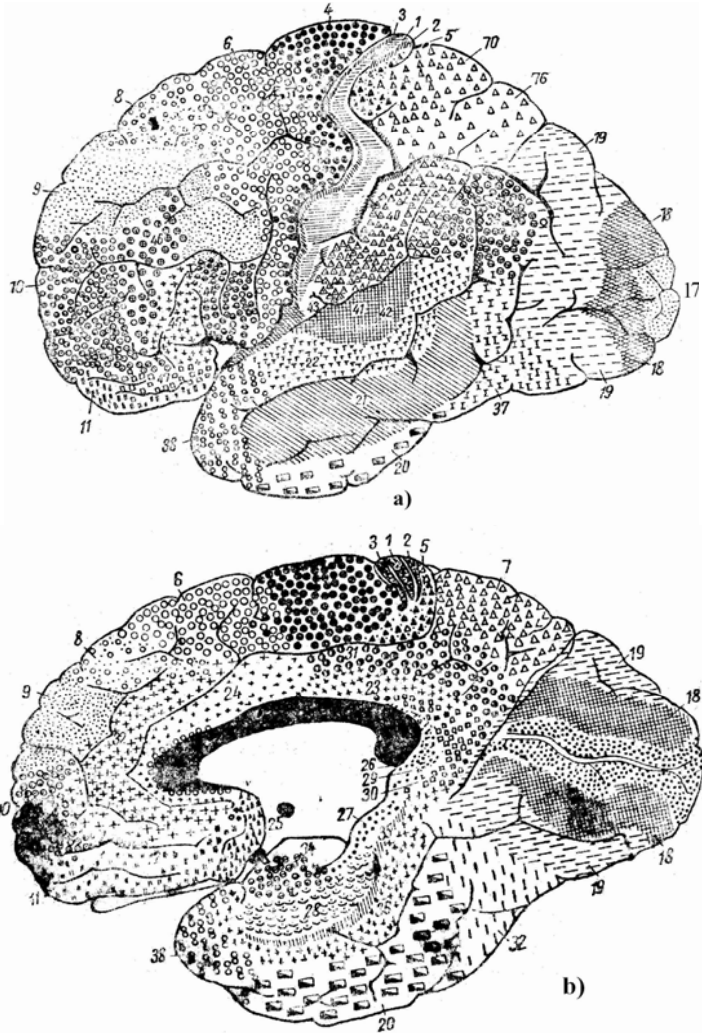
nır, onun məqsədyönlü davranışını müəyyən edir, daim dəyişilən xarici mühit şəraitinə uyğunlaşmasını asanlaşdırır. Limbik sistem visseral, somatik və endokrin reaksiyalara da tənzimləyici təsir göstərir.

**Uc beyin – beyin yarımkürələri, beyin yarımkürələri və onların funksiyaları.** Neyroontogenezdə yarımkürələr sinir borusunun ön hissəsində formalaşan iki yan qovucuqdan inkişaf edir.

Mərkəzi sinir sisteminin, daha cavan şöbəsi beyin böyük yarımkürələri və onun qabığıdır (şəkil 6.5, 6.31, 6.32). Baş beyinin ən iri və mürəkkəb şöbəsi olan beyin yarımkürələrinin əmələ gəlməsi nəticəsində mərkəzi sinir sisteminin ümumi morfofunksional formalaşması başa çatır.



**Şəkil 6.31.** Beyin yarımkürələri qabığında bəzi funksiyaların yerləşmə sxemi (K.Bıkova görə, 1956): I-onurğa və uzunsov beyin, II-beyin sütunu, III-beyin qabığı.



**Şəkil 6.32.** İnsanda böyük beyin yarımkürələri qabığı sahələrinin sito-arkitektolik xəritəsi (Brodmana görə): a–beyin yarımkürələrinin xarici səthi, b–beyin yarımkürələrinin daxili səthi. Rəqəmlər hüceyrəvi sahələrin nömrəsini göstərir.

Ontogenez baxımdan uc beyin əsasında ən tez əmələ gələn qanqlioz qabar, qoxu qabarıları. Ammon buynuzları və hippokamp adlanan törəmələrdir.

Beyin yarımkürələrinin inkişafında müşahidə edilən ən

xarakter əlamətlərdən biri onların toxumasında girinti və çıxıntıların əmələ gəlməsidir.

7-12 yaşında yarımkürələrin şırım və qırışıqlarının anatomik mənzərəsi yaşlılarda olduğu kimidir.

Yarımkürələr çəpkəndən (pallium) və qoxu beyindən ibarətdir. Hər yarımkürədə dörd pay – öndə alın, arxada ənsə, ortada təpə və yanlarda gicgah şöbəsi ayırd edilir.

Yarımkürələrin alt səthindən Silvi çuxuru şəklində başlanıb beyin yan tərəfləri ilə yuxarı və öndən arxaya doğru uzanan yan şırım (silvi şırımı) gicgah payını alın və təpə paylarından ayırır.

Yarımkürələri çıxarılmış quşu havaya buraxdıqda uçur, görmə, eşitmə qabiliyyətini saxlayır. Onlar qıdanı və suyu sərbəst tapa bilmir, nəsil qayğısına qalmaq instinktlərini qismən itirir.

Beyin yarımkürələri çıxarılmış it çox yatır, ətrafa laqeyd olur, yeməkdən imtina edir, iy seçə bilmir.

Beyin yarımkürələrinin çıxarılmasını makak – rezus meymun çox ağır keçirir, uzun müddət yaşamır.

Beyin yarımkürələri inkişaf etməmiş (anansefal) insan cəmi bir neçə gün yaşayır. Nadir hal kimi, bir anansefal uşaq 3 il 9 ay yaşamışdır. Bu uşağın beyin yarımkürələri yerində iki qalın divarlı qovuqucuq, aralıq beyin isə normaldır.

**Yarımkürələrin boz və ağ maddəsi.** Beynin yarımkürələrinin səthi boz maddə ilə örtülmüşdür. Ona beyin qabığı (korteks) deyilir. Qabığın altında ağ maddə vardır. Yaşlı adamda onun qalınlığı orta hesabla 2,5-3 mm-ə bərabər olur.

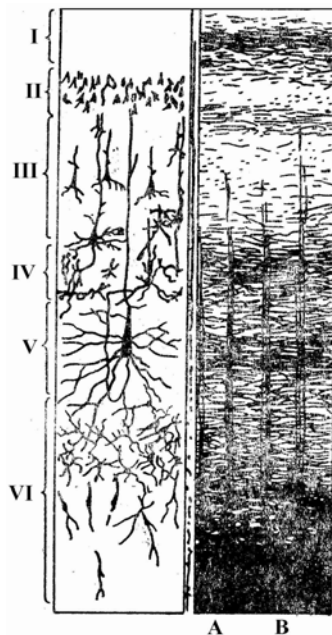
Qabıq beyində neyronların ən çox topladığı yerdur. Təxminən hesablamalara görə burada 12-20 milyarda qədər neyron vardır. Qabıqda qlial hüceyrələr bundan təxminən 10 dəfə çoxdur.

Hər yarımkürədə alın, təpə, gicgah, ənsə və adacıq paylarından başqa limbik və hippokamp payları da ayırd edilir.

Beyin yarımkürələrinin qabığı quruluş və funksiyasına görə seçilən 52 əsas sahəyə bölünür (şəkil 6.32). Bəzi müəlliflərə görə yaşlı adamın beyin yarımkürələri qabığında 200-ə qədər müxtəlif sahə ayırmaq olar. Hər bir qabıq sahəsi orqanizmin bu və ya digər

funksiyasının qabıq «nümayəndəliyini» təmsil edir. İ.P.Pavlov qabığa, müxtəlif analizatorların toplusu kimi baxırdı. Dəri və əzələ-oynaq hissiyatı yarım kürələrin mərkəzi şırımını boyunca uzanan ön mərkəzi qırışqdakı 1, 2, 3 və qismən 5 və 6-cı sahələrlə bağlıdır. Arxa mərkəzi qırışqdakı 6, 8, 9 və 10-cu sahələr dəri və əzələ-oynaq aparatının hərəkəti mərkəzləri sayılır. Mahmız şırımının hər iki tərəfində yerləşən 17, 18 və 19-cu sahələr görmə mərkəzləri, yuxarı gicgah qırışığını və köndələn qırışığın ön hissəsini əhatə edən 41-ci sahə eşitmə, ona yaxın olan 37-ci sahə isə müvazinət hissi mərkəzi hesab edilir. Alın, gicgah və təpə payları sərhədlərində yerləşən 42, 22, 44, 39 və 40-cı sahələr insanda nitq fəaliyyəti ilə bağlıdır.

**Beyin qabığının quruluşu.** Qabıq mikroskopik quruluşla, hüceyrələrin və liflərin yerləşməsində yüksək nizamlılıqla səciyəyənlir (şəkil 6.33).



**Şəkil 6.33.** Beyin qabığında neyronların (A) və sinir liflərinin (B) yerləşməsi sxemi (soldakı rəqəmlər qabıq təbəqələrin nömrəsini göstərir).

Ali məməlilərin və insanın yetkin beyin qabığında 6-7 təbəqə vardır. Onlar aşağıdakılardır:

1. *Xarici molekulyar təbəqə.* O, xırda və seyrək hüceyrələrdən və üfüqi vəziyyətdə sıx yerləşən sinir liflərindən əmələ gəlmişdir.

2. *Xarici dənəli qat.* Burada çoxlu dairəvi, üçbucaq, çoxbucaq şəkilli xırda hüceyrələr toplaşmışdır.

3. *Piramidal təbəqə.* O, kiçik, orta və iri piramidal hüceyrələrindən əmələ gəlmiş üç yarım təbəqəyə ayrılır.

4. *Daxili dənəli qat.* O, qabığın hərəkəti sahələrində zəif, hissi sahələrində, xüsusilə görmə qabığında, yaxşı inkişaf etmişdir.

5. *İri piramidal neyronlar təbəqəsi.* Bu təbəqədən beyin qabığının səthinə və qabıqaltı sahəyə doğru çoxlu miqdarda yoğun sinir lifləri gedir.

6. *Müxtəlif formalı neyronlar təbəqəsi.* Buradan çıxan neyron çıxıntıları yarım kürələrin ağ maddəsinə doğru uzanır.

7. *İyvari neyronlar təbəqəsi.* Bu təbəqənin neyronlarının lifləri 1-ci təbəqəyə, qabıqaltı və beyin sütunu mərkəzlərinə daxil olur.

**Yarım kürələrin ağ maddəsi.** Ağ maddədən ibarət olan sinir lifləri yarım kürələrdə nəqlədiyi yolları əmələ gətirir. Onlar:

1) proyeksiya liflər, beyin qabığından enən və beyin qabığına qalxan yolların tərkibinə daxildir. Onlar qabıq şöbələrini piramidal yollar vasitəsilə mərkəzi sinir sisteminin aşağıda duran törəmələri ilə birləşdirir.

2) Assosiativ liflərə eyni yarım kürənin ayrı-ayrı nahiyyələrini birləşdirən liflər də aiddir. İnsanda qabığın assosiativ yolları daha yaxşı inkişaf etmişdir və böyük yarım kürələrin müxtəlif şöbələrinin incə əlaqələndirilmiş fəaliyyətinin həyata keçməsində mühüm rol oynayır.

3) Kommissural və ya bitişdirici (spayk) liflər iki yarım kürəni öz aralarında və həm də qabıqaltı mərkəzlərlə birləşdirir.

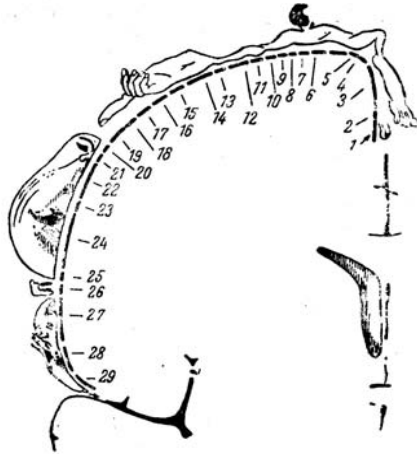
Ağ maddədən ibarət olan sinir liflərinin səthinin mielin təbəqəsi ilə örtülməsi onların quruluş və funksiyalarının

müəyyənləşməsində mühüm rol oynayır. Yenidoğulmuşlarda sinir lifləri, demək olar ki, mielinləşmiş olur, lakin bu proses insanda 1-2 yaşda başa çatır. Onurğa beyni liflərinin mielinləşməsi isə 3 yaşa kimi qurtarır. Nadir hallarda mielinləşməsi 5-10 yaşlarına kimi davam edə bilər.

İnkişafın aşağı pilləsində duran heyvanlarda beyin qabığını təşkil edən hüceyrələr əsasən dənəli hüceyrələrdir. Piramid neyronlar ilk dəfə sürünənlərdə müşahidə edilmişdir, lakin bunlar hələ təkmilləşməmiş və az çıxıntılıdır. Sürünənlərdən sonra gələn heyvanlarda piramid hüceyrələrin sayı artır.

İnsanın beyin qabığında nitqlə əlaqədar olan sahələr vardır, insanabənzər meymunlarda bunlar yoxdur. Bütün bunlar göstərir ki, heyvan və insanın sinir sisteminin quruluşunda və funksiyalarında ümumi cəhətlərlə yanaşı fərqli cəhətlər də vardır.

Qabığın somatik hissi (sensor) sahələrindən birincisi dəri və əzələ oynaq aparatının, ikincisi isə daxili orqanların reseptor aparatlarının proyeksiya olduğu yerlərdir. Buraya həmçinin talamusun nüvələrindən müxtəlif afferent liflər də daxil olur (şəkil 6.34).



**Şəkil 6.34.** İnsanda beyin yarımkürələri qabığının somatosensor zonasında bədən hissələrinin proyeksiyası (Penfildə və Rasmussena görə): 1-cinsiyyət üzvləri, 2-barmaqlar, 3-ayaq pəncəsi, 4-diz, 5-

bud, 6-bədən, 7-boyun, 8-baş, 9-çiyin, 10-dirsək oynaq, 11-dirsək, 12-said, 13-bilək, 14-əl, 15-çəçələ barmaq, 16-adsız barmaq, 17-orta barmaq, 18-göstərici barmaq, 19-baş barmaq, 20-göz, 21-burun, 22-üz, 23-üst dodaq, 24-dişlər, 25-alt dodaq, 26-damaq, çəçə və dişlər, 27-dil, 28-udlaq, 29-daxili üzvlər.

**Görmə analizatorunun qabıq mərkəzi** və ya qabıq qurtaracağı hər iki yarımkürənin ənsə payında, məhmiş şırımını əmələ gətirən nahiyədə yerləşmişdir. Qabığın ilkin görmə sahəsinə impulslar bilavasitə ara, orta beyinin ön təpələrindən beyin xarici dizəbənzər cismindən və talamusdan daxil olur.

**Əşitmə analizatorunun qabıq mərkəzi** hər iki yarımkürənin gicgah payının köndələn qırışığında yerləşmişdir.

**Dadbilmə mərkəzi.** Əsasən gicgah payının aşağı hissəsində qoxu mərkəzləri yaxınlığında dadbilmə yollarının qabıq mərkəzi yerləşir. İnsanda dadbilmə mərkəzi gicgah nahiyəsində, Silvi şırımında yerləşmişdir.

Embrional inkişaf zamanı əmələ gələn qoxu qabarları qoxu beyinə başlanğıc verir.

1-ci cüt kəllə beyin siniri olan qoxu siniri burunun selikli qişasının reseptor sahələrindən başlanıb beyin qoxu qabarlarında qurtarır. Qabarlardakı neyronların lifləri qoxu siqnallarını Ammon buynuzu və hippokamp qırışığında ali qoxu mərkəzlərinə ötürür.

**Qoxu mərkəzi** yolunun birinci neyonu (iybilmə hüceyrələri) burunun selikli qişasında, ikinci neyonu isə qoxu soğanağında yerləşir. İkinci neyonun çıxıntıları görmə qabarlarından (talamusdan) keçməyən qoxu reseptorlarının yolunu əmələ gətirir ki, bunun da lifləri qabığın ön armudvarı nahiyəsində qurtarır.

**Qabığın hərəkət mərkəzi.** Qabığın ali hərəkət sahəsi Roland şırımının ön mərkəzi qırışığında cəmləşmişdir. Burada nəhəng piramid neyronlar yığılmışdır ki, onların aksonları onurğa beyinə enərək onun aralıq və hərəkət neyronlarında qurtarır (şəkil 6.35).

Sensor sahədə olduğu kimi burada da əsas sahəni əl, üz, dodaq, dil əzələlərinin nümayəndəliyi, az sahəni isə, gövdə və aşağı ətraf əzələlərinin nümayəndəliyi tutur.

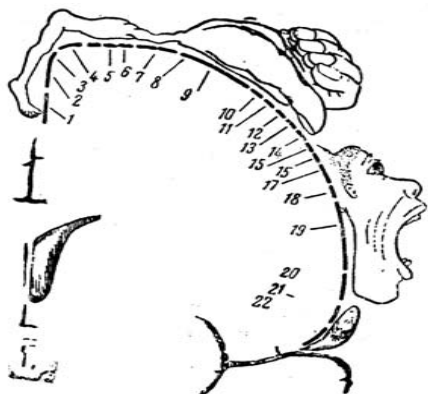
**Qabıgın premotor mərkəzi.** Hərəkəti mərkəzdən bir qədər öndə yerləşən qarışıq qabıgın mərkəzi adlanır, burada iri piramidal neyronlar çoxdur, onların akson lifləri zolaqlı cismə, quyruqlu nüvəyə, qırmızı nüvəyə, qara maddəyə, beyincik nüvələrinə və onurğa beyninin hərəkəti mərkəzlərinə daxil olur.

Bir yarım kürənin premotor sahəsinin qıcıqlandırılması bədənin əks tərəfində əzələlərin yığılmasına səbəb olur.

**Qabıgın assosiativ sahələri.** Xarici mühitdən beyin qabığına gələn siqnallar təkcə onun hissi sahələrində deyil, onlarla təmasda olan digər neyronların ən çox cəmləşdiyi qabıq hissələri assosiativ sahələr kimi qəbul edilən sahələrdə də yayılır.

Qabıgın alın, təpə və gicgah paylarının sahələri ən güclü assosiativ mərkəzlər hesab olunur.

Pişiyn beyin qabığının assosiativ sahəsində eşitmə, görmə, proprioseptiv qıcıqları qəbul və analiz edən neyronlar aşkar edilmişdir.



**Şəkil 6.35.** İnsanda beyin yarımkürələri qabıgının mərkəzi qarışıqında hərəkəti funksiyaların proyeksiyası (Penfildə və Rasmussenə görə): 1- barmaqlar, 2-topuq, 3-diz, 4-bud, 5-gövdə, 6-çiyin, 7-dirsək, 8-bilək, 9-əl, 10-çeçələ barmaq, 11-adsız barmaq, 12- orta barmaq, 13-göstərici barmaq, 14-baş barmaq, 15-boyun, 16-qaş, 17-göz qapaqları və göz alması, 18-üz, 19-dodaqlar, 20-çənə, 21-dil, 22-qırtlaq, (18-22-nitq funksiyaları ilə əlaqədar olan hərəkəti orqanlar).

İnsanda görmə və eşitmə assosiativ sahəni tamamilə pozduqda korluq əmələ gəlmir, ancaq xəstə gördüklərini qiymətləndirə

bilmir, oxuduğu sözlərin mənasını dərk etməkdə çətinlik çəkir, eşidilən sözlərin mənasını ayırd elə bilmir.

## 6.21. Vegetativ və ya avtonom sinir sistemi

**Vegetativ funksiyaların sinir tənzimi.** Vegetativ və ya avtonom sinir sisteminin funksiyası daxili mühitin sabitliyini qorumaq və ya onu xarici mühitin dəyişən şəraitinə uyğunlaşdırmaqdır.

İnsan və heyvan orqanizmi qidalanır, tənəffüs edir, onda maddələr, qazlar və enerji mübadiləsi baş verir, lazımsız maddələr bədəndən xaric olunur. Bütün bunlar vegetativ funksiyalardır.

Bu sistemin tənəffüs, qan dövranı, maddələr mübadiləsi, qidalanma, ifrazat, çoxalma və sairə kimi vegetativ prosesləri beyin yarımkürələrinin başçılığı ilə qeyri-iradi olaraq həyata keçirir. Somatik sinir sistemi skelet əzələlərinin iradi olaraq tənzim etməklə, vegetativ sinir sistemindən fərqlənir. Hər iki sistemin şöbələri qarşılıqlı əlaqə və təsirdə fəaliyyət göstərir.

Vegetativ sinir sisteminin mərkəzləri sütun və onurğa beyninin hər yerinə səpilməyib, onların müəyyən nahiyələrində toplaşmışdır. Bu yerlər: 1) orta beyin, 2) uzunsov beyin, 3) onurğa beyninin döş və bel şöbəsi, 4) onurğa beyninin oma şöbəsi olmaq üzrə dördüdür (şəkil 6.36, 6.37).

Bundan başqa yuxarıda qeyd etdiyimiz kimi, ara beyin və uc beyninin zolaqlı cismində ali vegetativ mərkəzlər vardır ki, bu mərkəzlərin vəzifəsilə orqanizmin bir çox üzv və sistemlərinin fəaliyyətini birləşdirmək və nizama salmaqdır. Vegetativ sinir sisteminin orta və uzunsov beynində və onurğa beyninin oma nahiyəsində yerləşən mərkəzlərindən çıxan lifləri parasimpatik sinir sistemini, onurğa beyninin döş və bel nahiyələrində yerləşmiş mərkəzlərindən çıxan və simpatik düyünlərdə qırılan lifləri isə *simpatik sinir sistemi* əmələ gətirir. Vegetativ sinir sisteminin mühiti hissəsi uc hissəyə – simpatik, parasimpatik və entral (bağırsaqların intramural neyronları bura aid edilir) bölünür.

Vegetativ sinir sistemi ardıcıl birləşmiş iki tip neyronlardan

ibarətdir. 1-ci tip neyronlar onurğa beyni və beyin sütununda yerləşir. Periferik vegetativ efferentin ikinci neyronları mərkəzi sinir sisteminin hüduqlarından kənarda – vegetativ düyünlərdə yerləşir. Hüceyrə cisimləri vegetativ düyündə olan aksonları isə düyüнден çıxaraq işçi orqanlara yönələn bu neyronlara postqanqlionar neyronlar deyilir. Periferik vegetativ sinir efferentinin mərkəzi neyronlarının cisimləri mərkəzi sinir sistemində yerləşir, aksonları isə vegetativ düyünlərə gəlir və burada postqanqlionar neyronların cisimlərində sinaptik təmaslar əmələ gətirir. Bunlara preqanqlionar (düyün önü) neyronlar deyilir.

Vegetativ sinir sisteminin hər iki şöbəsi hipotalamusda, limbik sistemdə və sütun törəmələrdə yerləşən ali vegetativ mərkəzlərə tabedir.

**Simpatik sinir sistemi.** Preqanqlionar simpatik neyronların cisimləri onurğa beynin döş və bel segmentlərinin boz maddəsinin yan buynuzlarında yerləşir.

Simpatik sinir sisteminin neyronları bütün daxili orqanları (qan damarları, həzm, ifrazat, tənəffüs və cinsiyyət orqanları, saya əzələlər, ürək, bəzi vəzilər – tər, göz yaşı, ağız şirəsi, cinsi vəzilər, böyrəküstü vəzi, beyin maddəsi və s.) sinirləndirir.

Simpatik sinirlər (şəkil 6.36) onurğa beynindən çıxdıqdan sonra onurğa sütununun sağ və sol tərəfi ilə üstəndən aşağı uzanmış olan və zənciri xatırladan düyünlərə tərəf yönəlir və bu düyünlərdən keçir. Bu düyünlər bir-biriləri ilə birləşərək *hüduq sütunu* deyilən bir boylama sütun əmələ gətirir. Bu sütun onurğa sütununa müvafiq olaraq boyun, döş, bel, oma və büzdüm şöbələri adı ilə beş şöbəyə bölünür. Düyünlərin sayı, ümumiyyətlə, fəqərələrin sayına bərabərdir, yalnız boyun və büzdüm şöbələrində düyünlər nisbətən azdır, məsələn: boyun nahiyəsində üç düyün olduğu halda, büzdüm şöbəsində bir düyün vardır. Bu düyünlərdən döş boşluğunda və qarın boşluğunun yuxarı hissəsində yerləşənləri birləşdirici şaxələr (rami communicantes) deyilən liflər vasitəsilə onurğa beynilə əlaqədardır.

Bu hüduq sütundan başqa, şəkildən görüldüyü kimi, simpatik sinir sisteminə beş sinir düyünü daxildir ki, bunlar da kiprikli

düyün, üst boyun düyünü və qarın boşluğunda yerləşmiş olan günəş kələfi, üst və alt müsariqə düyünləridir. Həmin bu düyünlər də hüduq sütunundakı düyünlərdən keçən liflər vasitəsilə onurğa beynilə əlaqədardır. Onurğa beynindən çıxan simpatik sinirlərin hamısı düyünlərdə qırılır, yəni simpatik düyünlərdə yeni neyronlar başlayır. Bu düyünlərdən başlayan simpatik liflər isə ya xüsusi simpatik dəstələr şəklində və ya onurğa beyni sinirlərinin tərkibində üzvlərə yönəlir və o üzvləri simpatik liflərlə təchiz edir.

**Parasimpatik sinir sistemi.** Yuxarıda qeyd etdiyimiz kimi, parasimpatik sinir sisteminin mərkəzləri orta beyində, uzunsov beyində və onurğa beynin oma nahiyəsində yerləşmişdir (şəkil 6.37). Ona görə də parasimpatik sinir lifləri də həmin yerlərdən çıxır. Orta beyindən çıxan parasimpatik liflər beyin sinirlərindən III cütün, yəni, gözün hərəkət sinirinin tərkibində bəbəyi daraldan əzələyə və eləcə də kiprik əzələsinə gedir. Uzunsov beyində yerləşən parasimpatik mərkəzdən çıxan liflər beyin sinirlərindən VII, IX və X cütün tərkibinə daxil olur. VII cütün tərkibinə daxil olan parasimpatik liflərin bir qismi təbil siniri adı ilə müəyyən düyüнден keçdikdən sonra çənəaltı və dilaltı tüpürcək vəzlərinə daxil olur. Liflərin digər qismi isə başqa ad altında gözyaşı vəzlərinə damağın burun boşluğunun və udlağın üst şöbəsinin selik vəzlərinə gedir.

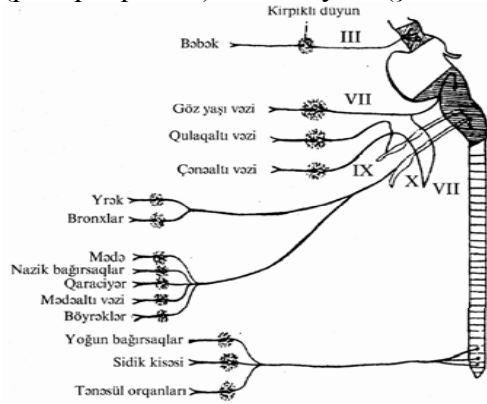
IX cütün tərkibinə daxil olan parasimpatik liflər isə Yakobson siniri adı altında ɢulaqaltı tüpürcək vəzlərinə gedərək onun şirə ifrazını təmin edir.

Parasimpatik liflərin əsas qismi X cüt olan azan sinirinin tərkibinə daxil olur və yuxarıda qeyd etdiyimiz kimi, qırtlaqdan başlamış kiçik çanağa qədər yerləşmiş daxili üzvləri sinirləndirir və onların fəaliyyətini (hərəkətini, şirə ifrazını və sairəni) dəyişdirir.

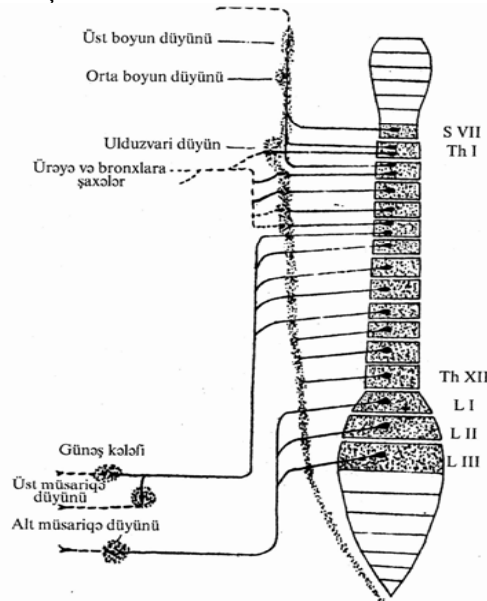
Onurğa beyninin oma nahiyəsindən çıxan parasimpatik liflər qarınaltı kələf vasitəsilə çanaq üzvlərinin düyünlərinə gedir və çanaq siniri adı altında düz bağırsağı, S-ə oxşar, enən çəmbər bağırsağı, sidik kisəsi və tənəsül üzvlərini sinirləndirir.

Vegetativ sinir sisteminin düyünlərə yaxınlaşan liflərinə

düyünqabağı (preqanqlionar), düyünlərdən sonrakı liflərinə isə düyünsonrası (postqanqlionar) liflər deyilir (şəkil 6.36, 6.37).



**Şəkil 6.36.** Simpatik liflərin düyünlərdən keçməsinə göstərən sxem. Bütöv xətlərlə – düyünqabağı liflər, qırıq xətlərlə – düyünsonrası liflər göstərilmişdir.



**Şəkil 6.37.** Parasimpatik sinir sisteminin sxemi.

*Vegetativ düyünlərin vəzifəsi.* Vegetativ düyünlərin 1) mühüm vəzifəsi, düyünsonrası liflərlə sinirlənən üzvlərin hüceyrələri aras-

ında oyanmanı yaymaq və bölüşdürməkdir. Belə fərz edək ki, azan sinirin hər bir lifi, üzvün divarında 100 sinir hüceyrəsilə sinirin hər bir lifi, üzvün divarında 100 sinir hüceyrəsilə əlaqəyə girir, hər hüceyrə isə 100 əzələ və ya 100 vəzi hüceyrəsinə sinirlənir. Nəticədə azan sinirin hər lifi, mühitin üzvün 10 000 hüceyrəsinə idarə etmiş olur və beləliklə, düyünqabağı sinir lifinin təsir sahəsi xeyli genişlənmiş olur. Sinirlənən hüceyrələrin sayca çoxalmasına, yəni aralıq neyronu vasitəsilə düyünqabağı lifin təsir sahəsinin genişlənməsinə sinir liflərinin *multiplikasiya fenomeni* deyilir.

*Akson-reflekslər.* Vegetativ sinirlərdən bəzisini qıcıqlandırarkən bir çox maraqlı bir hadisəyə rast gəlirik. Məlum olduğu kimi n.hypogastricus alt müsariqə düyünündən çıxaraq sidik kisəsinə gedir. 1874-cü ildə Kazan fizioloqu N.M.Sokovnin pişikdə alt müsariqə düyününü tamamilə onurğa beynindən ayırdıqdan sonra həmin bu siniri kəsib, onun mərkəzi ucunu qıcıqlandırmış və o zaman, sidik kisəsinin təqəllüsə gəldiyini görmüşdür. Buna səbəb, oyanmanın qarınaltı sinirin mərkəzi ucu ilə düyünə və oradan da digər qarınaltı sinir vasitəsilə sidik kisəsinə getməsidir. Düyünqabağı lifləri kəsmiş olsaq yenə də həmin refleksi ala bilərik. Düyünə nikotin sürtməklə sinapsı zəhərləsək və beləliklə, həmin refleksi almaq mümkün olmayacaqdır. Bu cür reflekslərə *akson reflekslər* deyilir. Buradan belə nəticəyə gəlmək olar ki, bu reaksiya düyünqabağı liflər düyündə şaxələndiyindən oyanma bir yoldan digərinə keçir.

Sonradan akson reflekslər ürək və bir sıra daxili üzvlərdən ötrü də tapılmışdır.

**Daxili orqanların hissi aparatları.** Visseral reseptorların daxili orqanların hissi reseptorlarından başlanan afferent yollar əzələ-dayaq aparatı və dəri reseptorlarından başlanan somatik sensor yollarla onurğa beyninə daxil olur. Əksəriyyəti isə azan sinir ilə beyin sütunu şöbələrinə gedir.

**Vegetativ reflekslər.** Vegetativ sinir sistemi bir çox reflekslərin (vissero-visseral, visserokutan, visseromotor) həyata keçirilməsində iştirak edir. Gözə güclü işıq düşdükdə bəbəyin da-

ralması, yemək yeyəndə tüpürcəyin və ya mədə şirəsinin ifrazı və bir çox başqa reflekslər vegetativ reflekslərə misal ola bilər. Bir daxili orqandan digər daxili orqanlara reflektor təsirlər *visseroviseral* reflekslər adlanır. Qarına zərbə endirdikdə ürək fəaliyyətinin yavaşması və ya dayanması ürək fəaliyyətinin dəyişməsi və genişlənməsinə səbəb olur. Visserokutan reflekslərə daxili orqanlar qıcıqlandıqda dərinin sayə əzələlərinin və tər vəzilərinin fəaliyyətinin dəyişməsi misal ola bilər.

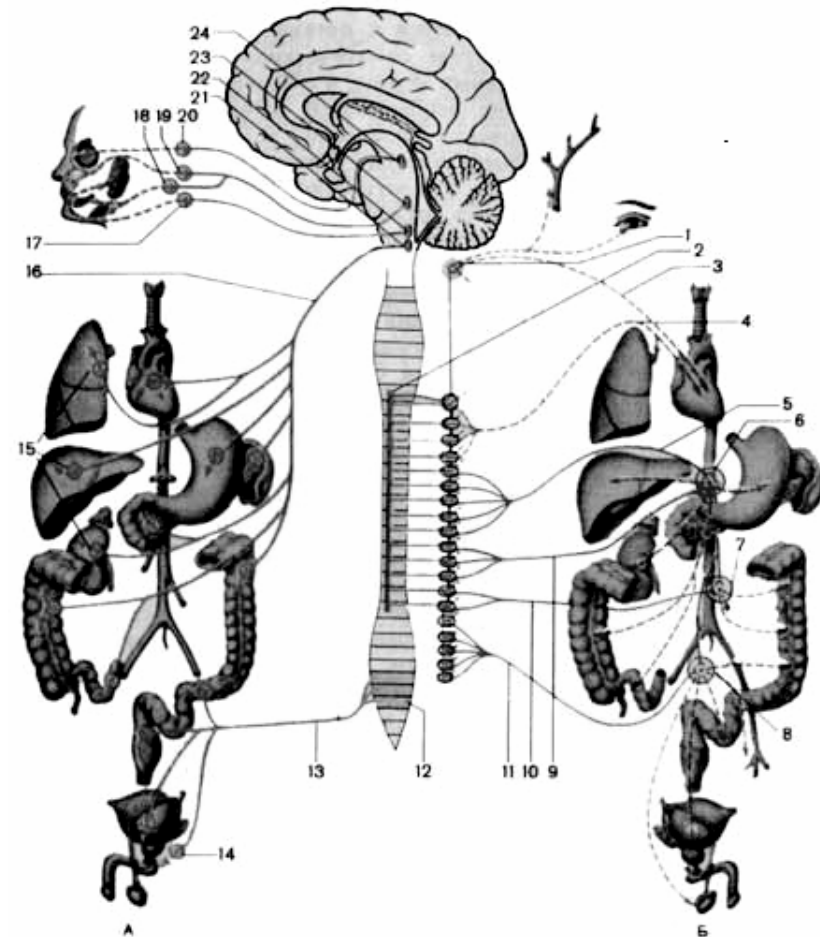
Bunlardan başqa visseromotor reflekslər də yarana bilər. Visseromotor reflekslərə misal olaraq ağrı qıcıqlarına qarşı orqanizmin müdafiə reaksiyası olan və mədə xəstəliyində, bağırsağın kor çıxıntısının iltihabında, qarın əzələlərinin, xüsusən qarının düz əzələsinin təqəllüsü və «qarın basması» deyilən halları göstərmək olar.

*Vegetativ sinir liflərinin fizioloji xüsusiyyətləri.* Vegetativ sinir liflərinin bir sıra morfoloji və fizioloji xüsusiyyətləri vardır. Ucqar vegetativ sinirlərin ikineyronlu quruluşa malik olmasını, yəni bu sinirlərin sinir düyünlərində qırılmasını, vegetativ sinirlərin mərkəzi sinir sisteminin ayrı-ayrı nahiyələrindən çıxmasını və onların ucqarlarda paylanması seqmentar prinsipin olmamasını morfoloji xüsusiyyət kimi göstərmək lazımdır (şəkil 6.38).

Vegetativ sinir liflərinin fizioloji xüsusiyyətlərinə gəlinə aşağıdakıları göstərmək olar. Əvvəlcə, bu liflərin oyanıcılığı və mütəhərrikliyi somatik sinirlərin oyanıcılığı və mütəhərrikliyinə nisbətən azdır. Somatik sinirlərin xronaksiyası 0,4-0,75 millisaniyə olduğu halda, vegetativ sinirlərin xronaksiyası 3-8 milli saniyədir. İkinci vegetativ sinir liflərinin refraktor dövrü somatik sinirlərə nisbətən daha uzundur. Məsələn: məməlilərdə düyünqabağı sinir liflərinin mütləq refraktor dövrü 2,2-4,5 siqmaya, düyünsonrası sinir liflərinin refraktor dövrü isə 4-5 siqmaya bərabərdir.

Ucqar vegetativ sinir liflərində oyanmanın yayılma sürəti, somatik sinirlərə nisbətən azdır. Məsələn: somatik sinir liflərində bu sürət bir saniyədə 60-100 metr olduğu halda düyünqabağı liflərdə 3-20 metrə, düyünsonrası liflərdə isə 1-5 metrə bərabərdir.

Vegetativ sinir liflərin hüceyrə və toxumalarda qurtaran uc cihazları bəzi zəhərlərə, hormon və ionlara qarşı xüsusi reaksiyalarına diqqəti cəlb edir.



**Şəkil 6.38.** Vegetativ (avtonom) sinir sisteminin sxemi - parasimpatik (A), simpatik (B): 1-simpatik sistemin yuxarı boyun düyünü, 2-onurğa beyninin yan buynuzu; 3-yuxarı boyun ürək siniri; 4-döş ürək və ağciyər siniri; 5-böyük daxili sinir; 6-Günəş və qarın kələfi; 7-aşağı musariqə kələfi; 8-yuxarı və aşağı qarın kələfi; 9-kiçik daxili sinir, 10-beldaxili sinir; 11-omadaxili sinir; 12-oma parasimpatik düyün, 13-çanaq daxili sinir; 14-çanaq (parasimpatik düyünü); 15-parasimpatik düyün (orqan kələflərinin).

tərkibində); 16-azan sinir; 17-qulaq (parasimpatik) düyünü, 18-çənəaltı (parasimpatik) düyün, 19-xəlbir dammar (parasimpatik) düyünü; 20-kirpikcikli (parasimpatik) düyün; 21-azan sinirin dorzal düyünü, 22-aşağı tüpürcək ifrazı nüvəsi; 23-yuxarı tüpürcək ifrazı, 24-gözün hərəkəti sinirinin əlavə nüvəsi. Sinir impulslarının orqanlara gedən yolu xətlərlə göstərib.

Bəzi zəhər və hormonların üzvlərə göstərdikləri təsir simpatik sinirlərin, bəziləri isə parasimpatik sinirlərin təsirinə oxşayır. Birincilərə *simpatikomimetik*, ikincilərə isə *parasimpatikomimetik* maddələr deyilir.

Simpatikomimetik maddələrdən adrenalini göstərmək olar. Bu hormonun tər vəzlərindən başqa göstərdiyi təsir tamamilə simpatik sinirlərin üzvləri göstərdiyi təsirinə oxşayır.

Parasimpatikomimetik maddələrdən muskarini, fizostiqmini, pilorakpini, sintetik preparat olan protiqmini və heyvan orqanizmlərində çox yayılmış olan xolini, onun törəməsi olan asetilxolini və histamini göstərmək olar, onlar parasimpatik sinir liflərinin göstərdiyi təsir kimi iş görür.

Parasimpatik sinir lifləri qıcıqlanarkən onların uc cihazlarında, sinapslarında asetilxolin əmələ gəlir. Ona görə də bütün bu sinir liflərinə *xolinergik* sinirlər deyilir.

Asetilxolinin təsiri çox qısa müddət davam edir, çünki qanda və toxumalarda xolinesteraza deyilən xüsusi ferment vardır ki, bu ferment asetilxolini parçalayır. Ona görə də qıvcıq kəsilməz, asetilxolinin təsiri də dərhal ortadan çıxır.

Simpatik sinirlər qıcıqlanarkən o sinirlərin uclarından *simpatin* deyilən mediator ifraz olunur.

Bu mediator kimyəvi tərkibi etibarilə adrenalinə yaxındır.

Tər vəzlərinin sinirlərindən başqa bütün düyünsonrası sinir liflərinin uclarında simpatin əmələ gəlir.

Simpatin üzvlərə adrenalini kimi təsir göstərdiyindən və kimyəvi tərkibi etibarilə ona yaxın olduğundan, düyünsonrası simpatik sinirlərə və onların uclarına *adrenergik* sinirlər adı verilir.

## 6.22. Orqanizmin funksiyalarının tənzimində vegetativ sinir sisteminin mərkəzlərinin rolu

*Vegetativ sinir sisteminin əsas funksiyası* beyin qabığı ilə birlikdə daxili orqanların fəaliyyətini nizamlamaqdan ibarətdir. Daxili orqanlar həm simpatik, həm də parasimpatik sinirlərlə innervasiya olunaraq iqiqat sinirlənməyə məruz qalır (cədvəl 6.1).

**Cədvəl 6.1**  
**Simpatik və parasimpatik sinirlərin müxtəlif orqanlara təsiri**

Orqan və ya sistemlər	Stimulyasiyası		Adreno-reseptorlar
	parasimpatik	simpatik	
1	2	3	4
Ürək	Təqəllüsün tezliyi azalır Təqəllüsün qüvvəsi azalır (qulaqcıqlarda)	Təqəllüsün tezliyi azalır Təqəllüsün qüvvəsi azalır (qulaqcıqlarda)	β β
Qan damarları			
Selikli qısa və dəri arteriyaları	–	Daralmasına	α
Qarın boşluğu arteriyaları	–	"-----"	α
Skelet əzələlərinin arteriyaları	–	"-----"	α
		Genəlməsinə (ancaq qanda olan adrenalini təsiri ilə)	β
		Genəlməsinə (xolinerqik)	β
Ürəyin arteriyası (koronar)	Genəlməsinə (P)	Daralmasına Genəlməsinə (ancaq qanda olan adrenalini təsiri ilə)	β
Cinsiyyət üzvlərinə (klitor və kiçik cinsiyyət dodaqları) arteriyaları Dodaq	Genəlməsinə		α β
Venalar Beyinin damarları	"-----" Genəlməsinə	Daralmasına "-----"	α α
Mədə-bağırsaq traktı			

1	2	3	4
Uzunsov və həlqəvi əzələlər Sfinktorlar	Hərəkəti qüvvətləndirir Boşalmasına	Hərəkəti zəiflədir Yığılmasına	$\alpha, \beta$ $\alpha$
Dalağın kapsulu Sidik kisəsi Detruzor Daxili sfinkter	"-----" Yığılmasına "-----"	"-----" "-----" Boşalmasına Yığılmasına	$\alpha$ $\alpha$ $\beta$ $\alpha$
Cinsiyyət orqanları Toxum qovucuğu Toxumçıxarı kanal Uşaqlıq	"-----" "-----" "-----" "-----"	"-----" "-----" "-----" Boşalmasına (heyvanın növündən və hormonal fondan asılı olaraq)	$\alpha$ $\alpha$ $\alpha$ $\beta$
Gözün daxili əzələsi Bəbəyi genəldən əzələ Bəbəyin sfinktoru Siliar əzələ	"-----" Yığılmasına (mioz) Yığılması (akkomodasiya)	Yığılmasına (midriaz) "-----" Nəzərə çarpmayan boşalma	$\alpha$ $\beta$
Traxeya bronxial əzələlər Tükü qaldıran əzələ Enzokrin vəzilər Tüpürcək vəziləri	Yığılma "-----" "-----" Seroz maddənin bol ifrazı	Boşalma (əsasən adrenalın təsiri ilə) Yığılmasına "-----" Az miqdarda selik maddənin ifrazı (çənəaltı vəzidən)	$\beta$ $\alpha$ $\alpha$
Göz yaşı vəziləri Həzm vəziləri	Sekresiyasına "-----"	Şirə ifrazının azalmasına və sekresiyasına (xolinerqik)	$\alpha$
Dil-udlaq vəziləri Bronxial vəzlər Tər vəziləri	"-----" "-----" "-----"	"-----" "-----" "-----"	
Metabolizm Qaraciyər	"-----" "-----"	Qlikogenoliz Qlikoneogenez	$\beta$
Piy vəziləri	"-----"	Lipoliz (qanda sərbəst yağ turşularının səviyyəsinin yüksəlməsi)	$\beta$
İnsulinin sekresiyasına (Langerhan adacıklarının hüceyrələri)	"-----"	Azalmasına	$\alpha$

Simpatik sinir liflərinin qıcıqlanması nəticəsində ürəyin fəaliyyəti sürətləndiyi və qüvvətləndiyi halda, parasimpatik sinir

liflərinin (azan sinirin) qıcıqlanması isə əks effektdə səbəb olur.

Parasimpatik sinirlərin (azan və çanaq sinirlərinin) oyanması, mədə, nazik və yoğun bağırsaqların hərəkətini qüvvətləndirdiyi halda, simpatik sinirlərin oyanması əksinə, həmin hərəkətləri ləngidir. Parasimpatik sinirlərin qıcıqlanması nəticəsində alınan tüpürcək miqdarca çox və qeyri-üzvi maddələrlə zəngindir, simpatik təsirdən alınan tüpürcək isə azdır, amma qatı və üzvi maddələrlə zəngindir.

Azan sinirin qıcıqlandırılması insulin ifrazını artırır, qaraciyər və əzələ hüceyrələrində qlikogenin daha çox toplanmasına və beləliklə, qanda şəkərin azalmasına səbəb olur.

*Sinir sisteminin trofik funksiyası haqqında təlim İ.P.Pavlov tərəfindən irəli sürülmüşdür.* O müəyyən etmişdir ki, mərkəzi sinir sistemi orqanların fəaliyyətini nizama salmaqla yanaşı, onlarda gedən maddələr mübadiləsini də dəyişdirir. Mərkəzi sinir sisteminin trofik təsiri əsasən, vegetativ sinir sistemi və beyincik vasitəsilə həyata keçirilir. Vegetativ sinir sisteminin trofik təsiri onun ürəyə təsirində daha aydın görünür. Onun simpatik şöbəsi ürəyin hərəkətini gücləndirmək və zəiflətmək qabiliyyətinə malikdir. Bu isə ürək əzələsində gedən maddələr mübadiləsinin müvafiq istiqamətdə dəyişməsi ilə əlaqədardır.

Azan sinir əsasən mədə və bağırsaqların peristaltik hərəkətini yaradır, lakin bunların sayı əzələlərinin tonusu artdığı və təqəllüsə gəldiyi anda azan siniri qıcıqlandırsaq peristaltik hərəkətlər artmır, əksinə zəifləyir.

Vegetativ sinir sistemi skelet əzələlərinin fəaliyyətinə də təsir göstərir. Simpatik sinirlərin skelet əzələlərinə göstərdiyi təsir adaptasiya – trofik təsir deyilir.

Orqanizmin trofik funksiyalarının həyata keçirilməsində mərkəzi sinir sisteminin bütün şöbələrini, xüsusilə, hipotalamus və beyin digər törəmələri mühüm əhəmiyyətə malikdir.

Vegetativ sinir sistemi mühtdə baş verən dəyişikliklərə qarşı orqanizmin verdiyi cavab reaksiyalarında mühüm rol oynayır. Belə cavablar özünü, bir qayda olaraq, əzələ fəaliyyətində göstərir. Məsələn, ürək fəaliyyəti sürətlənir, daxili orqanların damarları daralır, tənəffüs güclənir və dərinləşir, karbohidrat

depolarındakı qlikogen qlükozaya çevrilərək qana sorulur və s.

Vegetativ sinir sistemi orqanizmin emosional reaksiyalarında da iştirak edir. Vegetativ sinir sistemi müsbət və mənfi emosiyaların yaranmasında bilavasitə iştirak edir. Məsələn, sevinəndə ürəyin döyünməsi, damarların genəlməsi nəticəsində üzün qı-zarması və digər müsbət reaksiyalar baş verir, əksinə, kədərli olarkən rəngin solması, qorxudan tərləmə, tüklərin biz-biz olması, tüpürcək ifrazının ləngiməsi sayəsində boğazın quruması və s. mənfi emosiyaya misal ola bilər.

Bu halda, ilk növbədə böyrəküstü vəzilərin beyin maddəsində adrenalin ifrazı artır.

Emosional reaksiyalarda təkcə simpatik sinir sistemi deyil, həmçinin, parasimpatik sinir sistem idə mühüm rol oynayır. Məsələn, pişik ona hürən iti görəndə onun qanında insulinin miqdarı artır, buna səbəb isə azan sinir vasitəsilə mədəaltı vəziyə – (pankrasa) gələn impulsların artması və nəticədə onun fəaliyyətinin yüksəlməsidir.

Beynin müxtəlif şöbələrinin qıcıqlandırılması və pozulması göstərir ki, ali vegetativ mərkəzlər aralıq beyin nüvələrində yerləşmişdir.

Qabaraltı nahiyədə damarları, tər vəzilərini dərinədəki saya əzələləri və daxili orqanları eləcə də zülal, yağ, karbohidrat, suduz mübadiləsinə, bədən temperaturunu tənzimləyən mərkəzlər vardır.

Aralıq beyindən əlavə, vegetativ funksiyaları tənzimləyən ən ali mərkəzlər də mövcuddur. Bunlar beyin yarımkürələrinin zolaqlı cismində və alın payında yerləşərək boz qabarla əlaqədardır. Boz qabara gələn impulslar müəyyən sinir lifləri vasitəsilə orta, uzunsov və onurğa beyində yerləşmiş mərkəzlərə ötürülür.

Qabaraltı nahiyənin induksion cərəyanla qıcıqlandırılması parasimpatik, medial şöbənin qıcıqlandırılması isə simpatik təsirə malikdir. Bundan əlavə, qabaraltı nahiyənin qıcıqlanması maddələr mübadiləsinin dəyişməsinə, sidik ifrazı, bədən temperaturunun çoxalmasına, boz qabara iynənin batırılması isə adrenalin ifrazını gücləndirməklə qanda şəkərin miqdarını artırır, yağ

mübadiləsinin pozulmasına və heyvanın piylənməsinə səbəb olur. İnsanda boz qabarın zədələnməsi su mübadiləsinə pozur və şəkərsiz diabet əmələ gətirir.

## ÜMUMİ ENDOKRİNOLOGİYA

### 7.1. Hormonlar məlumat daşıyıcıları kimi

İnsan və heyvan orqanizmində endokrin sistem sinir sistemi ilə qarşılıqlı təsirdə olub, bioloji koordinasiya mexanizminin yüksək effektivliyini təmin edir.

İnsan və heyvan orqanizmində fəaliyyət göstərən vəzilərə xarici, daxili və qarışıq vəzilər aiddir.

Axacaqları olan vəzilərə *ekzokrin* (*ekzo* – xaricə, *krino* – ifraz etmək) və ya *xarici sekresiya vəziləri* deyilir. Məsələn, ağızsuyu vəziləri (şəkil 7.1).

Axacaqları olmayan, hazırladıqları hormonları birbaşa qana ifraz edən vəzilərə *endokrin* və ya *daxili sekresiya vəziləri* deyilir. Bu vəziləri öyrənən elm *endokrinologiya* adlanır (şəkil 7.1).

Hər iki funksiyalı – həm xarici, həm də daxili sekresiya funksiyasını yerinə yetirən vəzilərə *qarışıq vəzilər* deyilir (məsələn, mədəaltı və cinsiyyət vəziləri).

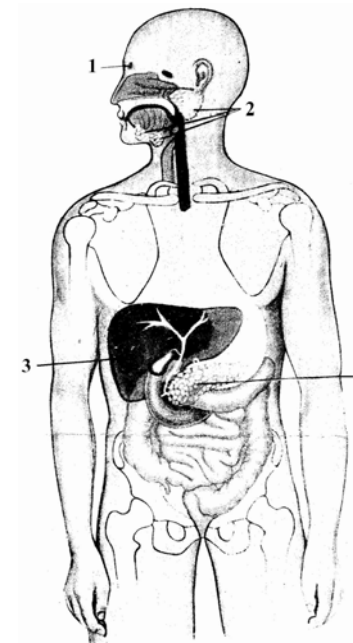
Endokrinologiya sözünün yunanca mənası *endo* – daxilə, *krinon* – ifraz etmək, *loqos* – elm deməkdir. «Hormon» termini isə yunanca *hormao* – oyadıram, hərəkətə gətirirəm deməkdir. «Hormon» terminini ilk dəfə 1902-ci ildə Beylis və Starlinq elmə daxil etmişlər. Endokrinologiya ümumbioloji və ümumtibbi elmdir.

Endokrinologiyanın inkişafını 4 dövrə bölmək olar: *yazılı, eksperimental, hormonların təmiz şəkildə alınması və onların kimyəvi strukturlarının müəyyən edilməsi, hormonların sintezi və onların törəmələrinin süni yolla alınması*.

Endokrinologiyanın bir elm kimi inkişafı XIX əsrin ortalarına təsadüf edir. 1849-cu ili endokrinologiya elminin yaranma tarixi kimi qəbul etmək olar. Həmin ildə ilk dəfə Adolf Bertold kastrasiya olunmuş xoruzun qarın boşluğuna toxumluqları köçürmüş-

dür. Elə həmin illərdə S.E.Broun-Sekar heyvanlarda böyrəküstü vəziləri çıxartmaqla bu vəzilərin həyatı əhəmiyyətini sübut etdi.

1855-ci ildə Klod Bernar baş beyinin IV mədəciyinə iynə batırmaqla qanda şəkərin artmasını və sidiklə şəkərin xaric olmasına səbəb olduğunu müşahidə etdi.



Şəkil 7.1. Xarici sekresiya vəziləri: 1-gözyaşı vəziləri; 2-ağızsuyu vəziləri; 3-qaraciyər; 4-mədəaltı vəzi.

1889-cu ildə O.Minkovski və J.Merinq əvvəlcə itin mədəaltı vəzisini ekstripasiya etdikdən sonra qanda, sidikdə şəkərin miqdarının artması haqqında məlumat verdilər. Çıxarılmış mədəaltı vəzini öz yerinə transplantasiya etdikdə isə qanda şəkərin normallaşdığını sübut etdikdən sonra, şəkərli diabetlə mədəaltı vəzinin funksiyaları arasında əlaqənin olduğunu sübut etdilər.

1889-cu ildə Broun-Sekar Paris Biologiya Cəmiyyətinin iclasında cinsiyyət vəzisindən aldığı şirəni özünə inyeksiya

etdikdən sonra cavanlaşdırmada rolu haqqında məlumat verdi.

XX əsrin əvvəli və ortaları endokrin orqanlardan hormonlar sırasının alınması ilə əlaqədar oldu: trioksin (Kendall, 1955); insulin (Bantik və Best, 1921); progesteron (Butenant, 1934); adrenokortikotrop hormon (Li və Sayres, 1943); triyodtironin (Qross və Lembland, 1950).

1935-ci ildə Dayzo qadın cinsiyyət hormonunu estradiolu sintez etdi, 1954-cü ildə böyrəküstü vəzinin qabıq maddəsinin yumaqcıqlı zonasının hormonu – alldesteron kəşf olundu (Simpson və Tayt), 1963-cü ildə qalxanabənzər vəzinin III hormonu – triodkalsitonin aşkar olundu (Kopp).

Endokrinologiya elminin inkişafında böyük hadisə hipotalamusdan hipofizin trop hormonlarının sekresiyasını aktivləşdirən (liberinlər), ya da zəiflədən (statinlər) maddə rilizing amillər (*rilizing* – hormonlar) alınması oldu. 1962-ci ildə hipotalamusdan somatoliberin (somatotropin – rilizing amil, Frans), 1970-ci ildə tiroliberin (tritropin – rilizing amil, Selli, 1968; Qillemln, 1970), 1972-ci ildə isə somatostatin (somatotropin – rilizinbirləşdirici amil, Aillemen) sintez edildi. 1975-1978-ci illərdə ingilis biokimyəçiləri D.Xynz və Q. Kosterliq əvvəlcə donuzun, sonra digər heyvanların baş beyindən peptidlər qrupuna aid olan endogen ağrıkəsici maddələr – *enkefalinlər* və *endrofillər* ayırdılar.

Müasir endokrinologiya, fiziologiya və morfologiyanın uğurları orqanizmin müxtəlif funksiyalarının tənzimi mexanizmlərini daha əlaqəli öyrənməyə imkan verir.

İndi elmə məlumdur ki, ümumi sinir və endokrin tənzimləmədən əlavə, hüceyrə neyroendokrin tənzimi də mövcuddur. 1969-cu ildə ingilis A.Pris orqanizmdə sinir hüceyrələri ilə ümumi xassələrə və ümumi əcdada malik və həm zülal hormonlar, həm də neyromediatorlar kimi funksiya yerinə yetirən biogen amillər hazırlayan, endokrin hüceyrələri əhatə edən funksional sistemin mövcud olması haqqında nəzəriyyə formalaşdırdı. Bu sistem APUD sistem adını aldı (ingiliscə – *amine content preuursor uptace decarboxylation* – *hormonların*

*hüceyrələrin mövcud sistemə aidiyyatını müəyyən edən amillərin saxlanması, sələflərini udulması və dekarboksilləşmə).*

Mədə-bağırsağ hormonlarının öyrənilməsi uğurla inkişaf edir (həzmin endokrinologiyası). Müəyyən olunmuşdur ki, hələ 1902-ci ildə U.Beylis və E.Starlinq tərəfindən ayrılmış sekretindən başqa, həzm orqanlarının APUD-sisteminin (Apudositləri) növbəti neyroendokrin hüceyrələri həmçinin polipeptid hormonlar sintez edir: qastrin, xolesistokinin-pankrezozmin, motilin, bombezin, enfokofelin, serotoinin və melatonin və s.

Beləliklə, xarici sekresiya vəzilərindən fərqli olaraq daxili sekresiya vəzilərinin axarları yoxdur və hazırladıqları maddələri qana, limfaya və digər toxuma mayələrinə buraxırlar. «Daxili sekresiya» termini tanınmış fransız fizioloqu Klod Bernar tərəfindən 1855-ci ildə verilib. Bernar geniş mənada bütün orqanları hazırladıqları maddəni qana buraxdığı üçün daxili sekresiya vəziləri adlandırır. Dar mənada isə böyrəküstü vəzi, qalxanabənzər vəz, zob vəzi və s. aid edirdi. O, qaraciyəri qlükozanı qana, ödü isə bağırsağa buraxdığı üçün həm daxili, həm də xarici sekresiya vəzisi hesab edirdi.

Son 60 il ərzində kimyanın nailiyyətlərinə əsaslanaraq hormonların kimyəvi təbiəti, biosintezi, təsir mexanizmi haqqında fundamental dəlillər alındı və bir sıra hormonların sintezi həyata keçirildi. Canlı təbiətin mövcudluğunun ilkin mərhələsində fizioloji proseslərin humoral tənzimi mövcud olmuşdur. Təkamülün sonrakı mərhələsində isə sinir sistemi inkişaf etmiş heyvanlarda spesifik kimyəvi maddə – hormon hazırlayan xüsusi orqan və ya hüceyrə qrupları yarandı. Ona görə də humoral tənzimləmə, sinirlə tənzimləmədən çox əvvəl yaranmaqla, həm də həqiqi sinir sistemi inkişaf etmiş heyvanlarda meydana çıxdı.

Daxili sekresiya vəzilərinin reflektor tənzimlənməsi vegetativ sinir sistemi vasitəsilə təmin olunur. Beləliklə, formalaşmış daxili sekresiya vəziləri sisteminə və sinir strukturlarına malik olan heyvanlarda hər iki sistemlər bir-biri ilə sıx şəkildə əlaqədar olub, heyvan orqanizminin fizioloji sistemlərinin vahid neyroendokrin tənzimlənməsini təşkil edir.

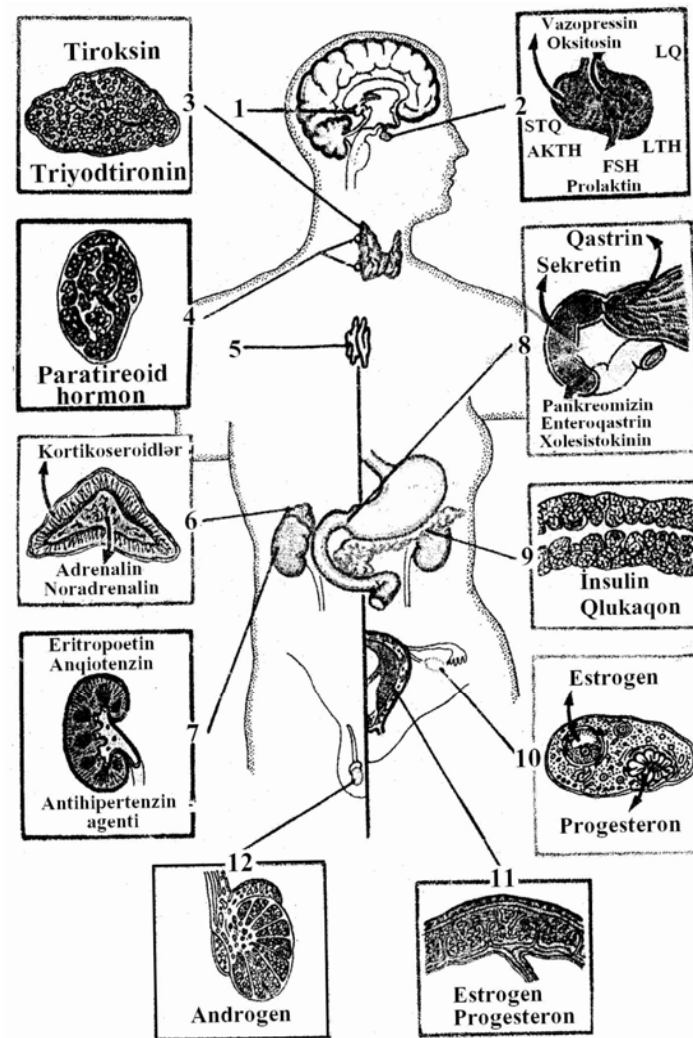
Bir çox hormonların molekullarının nisbətən kiçik ölçüləri onların damarların qan kapilyarlarının endoteliyalərindən və hüceyrə membranından asanlıqla keçməsinə mümkün edir. Onlardan bir çoxu hüceyrə membranında və yaxud hormonların hüceyrəsinə daxil olaraq səciyyəvi reseptorlar ilə birləşirlər. Fermentlərdən fərqli olaraq hormonal maddələrə hüceyrəsiz mühitdə kimyəvi təsir göstərmirlər: onlar hüceyrə quruluşunda yalnız həyat fəaliyyəti proseslərinə təsir göstərir. Belə ki, qalxanvari vəzi hormonu – tiroksin – yalnız canlı hüceyrələrin mitoxondrilərində hüceyrə metabolizminin proseslərinə səciyyəvi stimullaşdırıcı təsir göstərir.

Daxili sekresiya vəzilərinə qalxanvari, qalxanvari ətraf vəziləri, mədəaltı vəzin langerhans adacıqları, böyrəküstü vəzi, cinsiyyət vəziləri, timus və ya çəngələbənzər vəzi, çift, hipofiz və epifiz aid edilir (şəkil 7.2).

Onlar hüceyrədə davam edən fizioloji proseslərə təsirinə görə aşağıdakı kimi təsnif olunurlar:

1. Metabolik (maddələr mübadiləsinə);
2. Morfogenetik (formalaşma, böyümə, metomorfoz);
3. Kinetik (icraedici orqanların fəaliyyətinə); korreksiyaedici (orqan və toxumaların funksiya intensivliyini dəyişdirən) təsir edirlər. Belə ki, 1 ml adrenalin on milyon qurbağanın təcrid edilmiş ürək fəaliyyətini artırmağa, 12-5000 ada dovşanın qanında şəkərin miqdarını azaltmağa bir qram insulin kifayət edir.
4. Hər bir hormon spesifik təsirə malikdir. Məsələn, insulin hormonu şəkərin hüceyrə daxilinə keçməsinə, tiroksin isə hüceyrədə oksidləşmə prosesinə səbəb olur.
5. Bəzi hormonlar hüceyrə membranına fiksə olub, ancaq daxilinə keçə bilmir. Məsələn, katexolaminlər, neuropeptidlər, hüceyrədaxili vasitəçi mediatorlar (AMFS – adenozinmonofosfat, QMFS – quanozinomonofosfat, prostoqlandinlər, Ca və s. keçirir).
6. Hormonların sintezi «əks əlaqə» prinsipinə əsaslanır və sinir-hormonal yolla tənzim olunur. Belə ki, qanda hər hansı bir maddənin azlığı və ya çoxluğu hipotalamusda olan nüvələrin sinir uclarının oyanmasına, hipotalamus isə digər daxili sekresiya

vəzilərinə sinir impulsları və rilizinq hormonlarla təsir etməklə həmin vəzilərin orqanizmin tələbinə uyğun hormonlar hazırlamasına ya da hormon sintezinin ləngiməsinə səbəb olur və ya ləngiyir.



Şəkil 7.2. Daxili sekresiya vəziləri: 1-epifiz; 2-hipofiz; 3-qalxanabənzər; 4-qalxanabənzər ətraf vəzi; 5-çəngələbənzər vəzi (timus); 6-

Böyrəküstü vəzi; 7-böyrəklər; 8-mədə-bağırsağ traktı; 9-mədəaltı vəzi; 10-yumurtalıq; 11-plasenta; 12-toxumalar.

Bu və ya digər hormonun fizioloji effektinin qiymətləndirilməsi bioloji vahidlərlə yerinə yetirilir. Hormonun fəaliyyətinin bioloji vahidi səciyyəvi fizioloji effektinin alınması üçün zəruri olan hormonal preparatın miqdarı adlanır. Bioloji vahid çox olduqda, hormonal preparatın fəallığı da çox olur.

**Hormonların funksiyaları.** Kimyəvi birləşmələr olan hormonlar daxili sekresiya vəziləri tərəfindən hazırlanaraq qana buraxılır və bədənə yayılır. Fiziologiyanın bu birləşmələri öyrənmə sahəsi endokrinologiya adlanır. Hormonlar (kimyəvi) məlumatların kimyəvi daşıyıcılarıdır. Onlar hədəf orqanına çataraq, ona spesifik təsir göstərilir. Hormonların spesifik təsiri hüceyrədə molekulların – reseptorların olması ilə təmin edilir. Uyğun hormonun reseptorlarına yalnız kimyəvi kodlaşdırılmış məlumatı olan hədəf orqanının hüceyrələri malikdir.

Hormonların təsiri altında orqanizmin funksiyalarının işə salınması və tənzimi üçün dəqiqələr və ya saatlar tələb olunur. Bu halda orqanizmin ətraf və ya daxili mühit amillərinə qarşı cəld reaksiya verəməsinə təmin edən sinir sistemindən fərqli olaraq, hormonlarla məlumatların ötürülməsi dəfələrfə zəif həyata keçirilir.

**Hormonların hazırlanması.** Hormonlar sekretor hüceyrələr tərəfindən hazırlanır. Hazırlanmış hormonlar sitoplazmadan membranla ayrılan hüceyrədaxili orqanlarda qranulalarda saxlanılır. Qranulada çoxlu miqdarda zülal matriksinə söykənmiş hormon molekulu saxlanılır. Qranulanın membranı plazmatik membran ilə birləşir və birləşmə yerində yarıq əmələ gəlir. Spesifik stimula cavab olaraq azad olan hormon molekulu hüceyrəarası mayeyə atılır. Bu prosesə ekzositoz deyilir. Qranulalar və ekzositoz prosesi morfoloji cəhətdən çox yaxşı öyrənilib. Hormonların sekretor hüceyrələrdən ekzositoz prosesi neyromediatorların sinir hüceyrələri uclarından xaric olması prosesinə oxşayır.

**Hormonların təsnifatı.** Bildiyimiz kimi, hormon tərəfindən ötürülən məlumat onun molekulyar strukturunda kodlaşdırılıb. Bütün hormonlar ya zülal (o cümlədən amin turşu törəmələri)

təbiətli, ya lipidlərdirlər. Hədəf orqanın hüceyrələrində reseptorların lokalizasiyasından asılı olaraq hormonları 3 qrupa ayırırlar:

**1. Lipid təbiətli hormonlar.** Yağda həll olduqlarına görə onlar hüceyrə membranından asanlıqla keçirlər və bir qayda olaraq hüceyrə daxilində – sitoplazmada yerləşən reseptorlarla qarşılıqlı əlaqəyə girirlər.

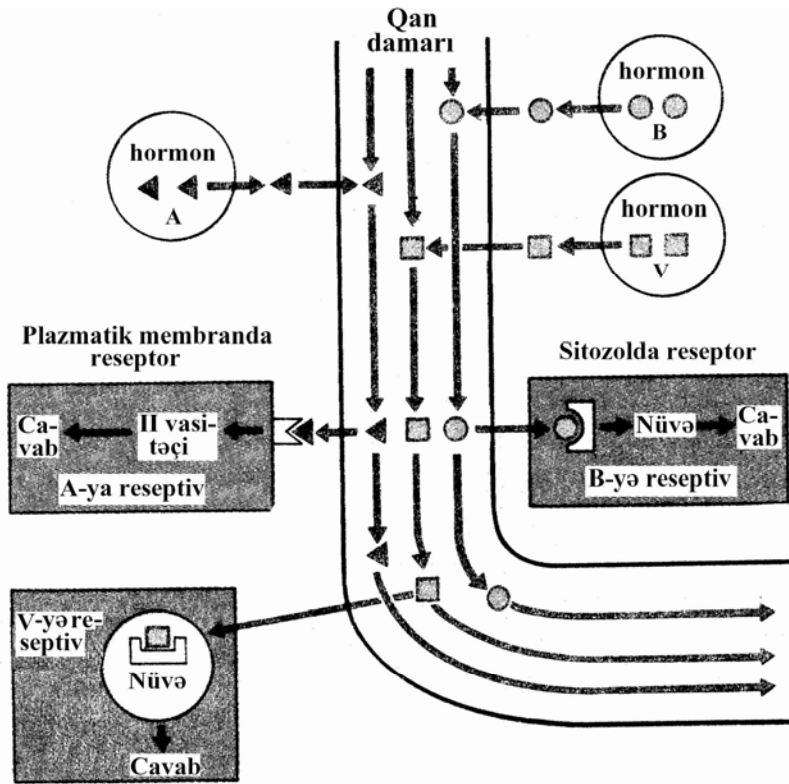
**2. Zülal və peptid hormonlar.** Onlar amin turşulardan təşkil olunur, daha yüksək molekulyar çəkisinə malikdirlər. Ona görə də plazmatik membrandan çətin keçirlər. Bu hormonların reseptorları hüceyrə membranının səthində yerləşirlər. Ona görə də ikinci qrup hormonlar hüceyrəyə daxil olurlar.

**3. Tireoid hormonlar.** Bu hormonlar aşağı molekulyar hormonlardır ki, bunlar 2 amin turşu qalıqından formalaşır və bunlar bir-biri ilə efir əlaqələri ilə birləşirlər. Bu hormonlar bədənin bütün hüceyrələrinə asanlıqla keçir və nüvədə lokalizə olunmuş reseptorlarla əlaqəyə girir. Bu və ya digər hüceyrə hər 3 tip hormonların reseptorlarına malik ola bilər. Həmçinin bir hüceyrədə bir tipin müxtəlif reseptorları ola bilər. Məsələn, hüceyrə membranının səthində müxtəlif peptid və ya zülal hormonlarının reseptorları ola bilər.

## 7.2. Hormonların təsir mexanizmi

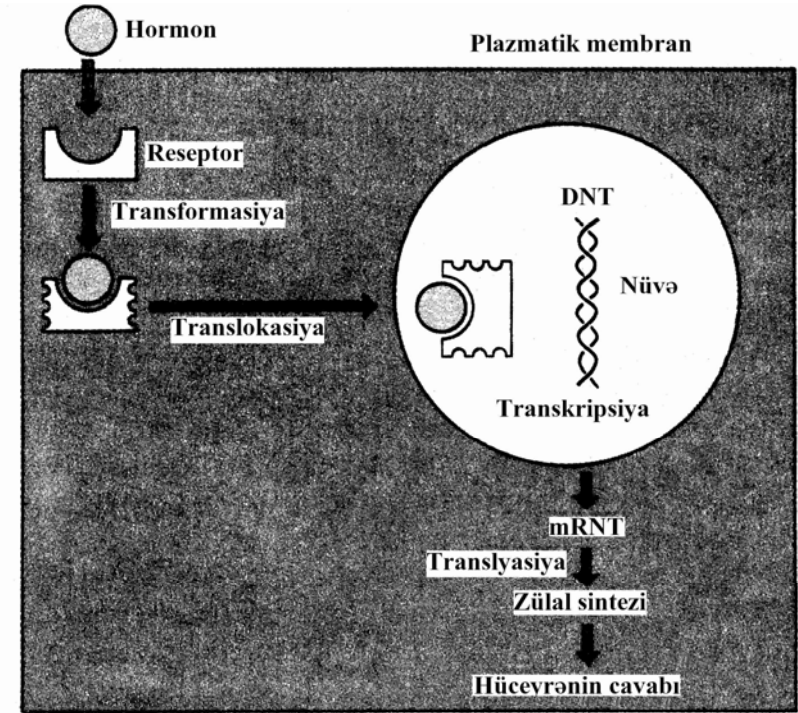
B-reseptoru sitoplazmadakı reseptorla əlaqəyə girib kompleks əmələ gətirir ki, bu nüvəyə translasia olunur və genə təsir edir (məsələn, nüvə DNT-nin sintezini dəyişir) ki, bu da zülal sintezində dəyişikliyə səbəb olur. V hormonu da B-yə təsir edir. Lakin onun reseptoru bilavasitə nüvədə lokallaşır (şəkil 7.3).

Bütün endokrin funksiyaların həyata keçməsinin əsas şərti hədəf hüceyrələrdə spesifik reseptorların olmasıdır. Hormonun reseptorla qarşılıqlı əlaqəsi zamanı (sitoplazmadakı, nüvədəki, ya da membran səthindəki) hormon-reseptor kompleksi yaranır. Hormonların təsirinin 2 mexanizmi mövcuddur ki, bunlar bir-birindən hormon-reseptor kompleksinin hüceyrənin harasında – daxilində, yoxsa səthində əmələ gəlməsindən asılıdır.



**Şəkil 7.3. Hormonların təsir mexanizmi.** Üç endokrin hüceyrə hüceyrəarası sahəyə, kapilyarlara yaxın yerə A, B, V hormonlarını sekresiya edirlər. Hormon molekulları qan damarına diffuziya edib qanla bu hormonların reseptorları olan hədəf hüceyrələrinə çatdırılır. A hormonu plazmatik membranın səthində olan reseptorla qarşılıqlı əlaqəyə girir. Hormon-reseptor kompleksi II vasitəçinin yaranmasını stimule edir, hansı ki, hüceyrənin cavabını induksiya edir.

1) Hüceyrə daxilində formalaşan hormon-reseptor kompleksi gen ilə təsirdə olur və nəticədə hüceyrədə sintez prosesinə təsir edir. Bu halda hormon-reseptor kompleksi zülal sintezini zəiflədə və induksiya edə bilər (şəkil 7.4).



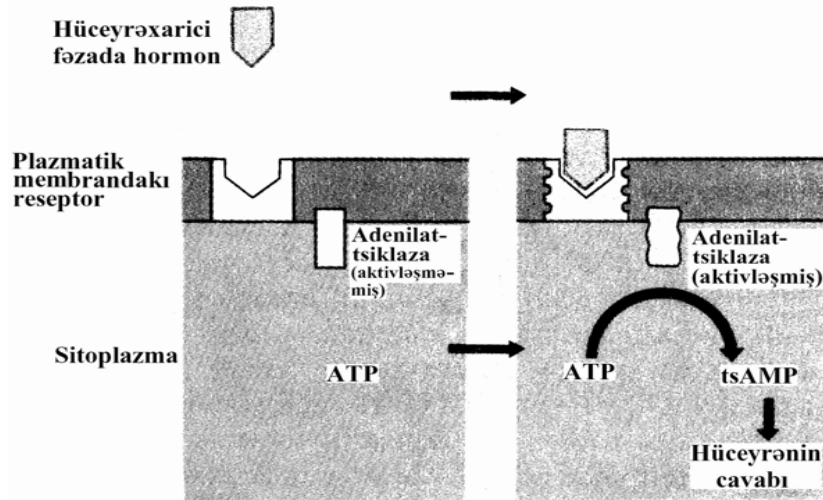
**Şəkil 7.4. Hormonun hüceyrə daxili reseptorla qarşılıqlı əlaqəsi.** Hormon plazmatik membrandan diffuziya edib reseptorla birləşir. Hormon-reseptor kompleksi nüvəyə daşınır və DNT-nin sintezinə təsir edərək transkripsiyanın sürətini və məlumat RNT-nin miqdarını dəyişir. mRNT-nin miqdarının artması və ya azalması zülal sintezinə translyasiya prosesinə təsir edir ki, bu da hüceyrənin funksional aktivliyinin dəyişməsinə səbəb

2) Hüceyrə səthində yaranmış hormon-reseptor kompleksdə bu cür təsir göstərir. Plazmatik membranın səthində lokalizə olunmuş reseptorun hormonla əlaqəsi mürəkkəb biokimyəvi mexanizmin vasitəsi ilə hüceyrənin aktivliyinə təsir edir (şəkil 7.5). Yəni 2-ci vasitəçinin köməyi ilə 2-ci vasitəçinin aktivləşməsinə misal ATF-dən əmələ gələn tsiklik adenozinmonofosfatın (t-AMF) əmələ gəlməsini göstərənək olar ki, hormon-reseptor kompleksi adenilattsiklazanı aktivləşdirir, bu isə ferment ATF-in de-

fosforlaşmasını və onun t-AMF-a çevrilməsini kataliz edir olur.

Hormon hüceyrəsi membranının səthindəki reseptorla əlaqəyə girərək onu transformasiya edir. Transformasiya plazmatik membranda lokalizə olunan adenilatsiklazaanın aktivləşməsinə səbəb olur. Bu ferment ATF-i t-AMF-ə çevirir. t-AMF isə hüceyrədə müxtəlif effektiv dəyişikliklərin baş verməsi ilə nəticələnir, bu da son nəticədə hüceyrənin fizioloji cavabına səbəb olur.

2-ci vasitəçi kimi çıxış edən digər maddələrə misal tsiklik quanozinmonofosfat (t-QMF), kalmodulin və fosfoinozitolu göstərmək olar.



Şəkil 7.5. Plazmatik membran səthində lokalizə olunmuş reseptorlarla kompleks əmələ gətirən hormonun təsir mexanizmi/

### Hormonların sintezi və parçalanması. Hormonların sintezi.

Lipid və tireoid hormonların sintezinə onların funksiyalarında baxılacaq. Zülal və peptid təbiətli hormonlar m-RNT-dəki məlumatın translyasiya yolu ilə Holci aparatında sintez olunurlar.

Bu hormonların sintezi bədənin digər zülallarının sintezindən heç nə ilə fərqlənmir. Lakin qeyd etmək lazımdır ki, fərqli olaraq

hormon bioloji aktiv normada yaranmır o, hormonun preproformaları adlanan daha iri qeyri-aktiv molekul şəklində sintez olunur. Hormonun özündə (əlavə) amin turşu qalıqlarından başqa əlavə qalıqlar olur ki, bunlar posttranslyasion prosessinq adlanan mərhələdə fermentlər tərəfindən parçalanır. Sonda hormon qranulalarda toplanır və onlarda sekresiya üçün hazır şəkildə saxlanılır.

**Hormonların parçalanması.** Zülal və peptid hormonlar orqanizmdə 2 müxtəlif mexanizmlərin köməyi ilə asanlıqla tez parçalanırlar. Bu mexanizmlər aşağıdakılardır:

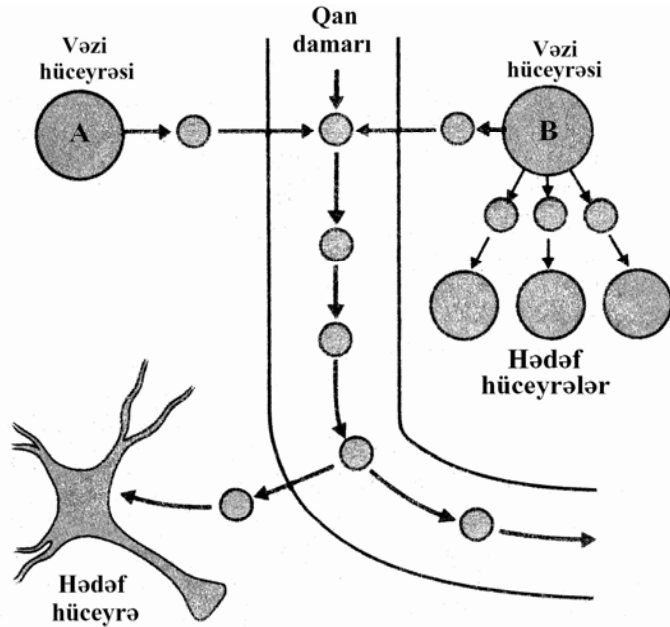
1) Bir çox hormon molekulları (qanda olan) heç vaxt reseptorlarla qarşılıqlı əlaqəyə girmirlər. Müxtəlif orqanlarda (qaraciyər, ağciyər, beyin, böyrəklər) ferment sistemi mövcuddur ki, bunlar peptid və zülal hormonların parçalanmasını təmin edir. Hormonun reseptorla birləşməsi dənəndir. Reseptorla birləşmiş hormon son nəticədə ondan ayrılır və fermentativ parçalanmaya məruz qalır.

2) Bəzi hormonlar reseptorla qarşılıqlı əlaqəyə girəndən sonra hədəf hüceyrənin özünün daxilində parçalanmaya məruz qalır.

### 7.3. Endokrinologiyanın yeni aspektləri

**Hormonların parokrin təsiri.** Ayrıca hormonal sistemlərə keçməzdən əvvəl bir neçə məsələni aydınlaşdırmaq. Hormonlar – sekretor hüceyrələr tərəfindən hazırlanan və qana buraxılan kimyəvi məlumat daşıyıcılarıdır. Bunlar qanla hədəf orqanlarına çatdırılır. Hədəf orqanın xarakterik əlaməti hormonda kodlaşdırılan məlumatı «oxumaq», «saymaqdır». Bəzi hallarda informasiyanı «sayan» hüceyrələr hormonun sintez olduğu hüceyrənin yaxınlığında yerləşir. Bu halda hormon qana buraxılmadan hüceyrəarası mayedən hədəf hüceyrəsinə diffuziya olunur və qana daxil olmadığı üçün hormon sayılmır. Haçan ki, məlumat daşıyıcıları qonşu hüceyrələrə təsir edir, onları *parakrin* və ya yerli təsir hormonları adlandırılır. Bəzən onları *toxuma hormonları* da adlandırılır. Əvvəllər bu adlandırma prostoqlandinlərlə aparılırdı.

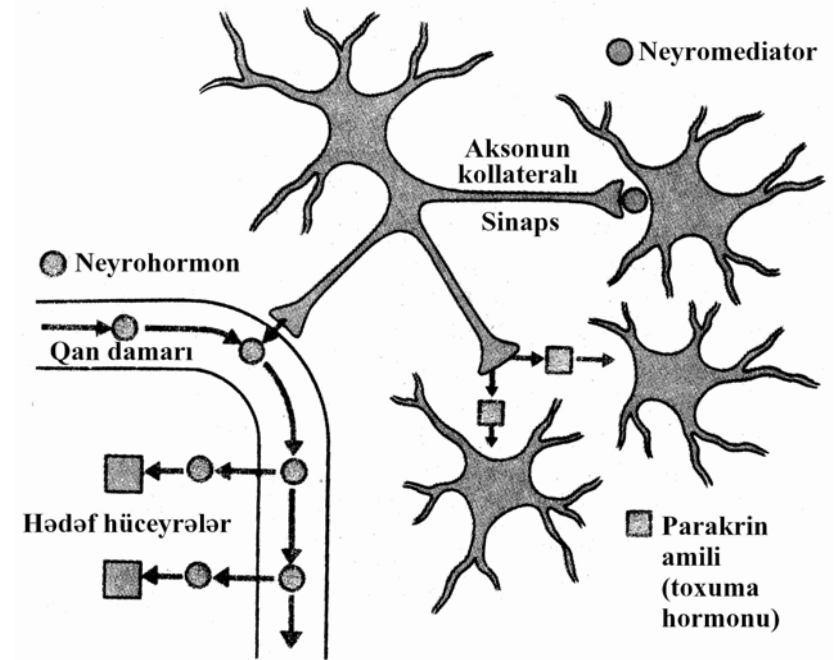
Çünkü onlar da bu cür təsir edirlər. İndi biz bilirik ki, klassik hormonlar da parakrin yolla təsir edə bilər və buna görə toxuma hormonları adlandırıla bilər. Şəkil 7.6-da hormonal və parakrin tənzimləmə arasında müqayisə göstərilmişdir. Parakrin hormonlara klassik neyromediatorları da aid etmək olar. Fərq ondan ibarətdir ki, 2-ci halda kimyəvi məlumatın mənbəyi daxili sekresiyanın ixtisaslaşmış hüceyrələri deyil, sinir hüceyrələridir. Neyromediatorlar qana daxil olduqdan sonra dar sinaptik boşluqdan postsinaptik membrana diffuziya edirlər. Postsinaptik membranda neyromediator hormon kimi spesifik reseptorla birləşir.



**Şəkil 7.6.** Hormonal və parakrin tənzimləmə arasındakı fərq. A vəz hüceyrəsi hormon hazırlayır ki, o klassik müəyyənləşdirməyə əsasən qanla hədəf hüceyrəyə daşınır. B vəz hüceyrəsi parakrin hazırlayır ki, bu qonşu hüceyrələrə təsir edir. Bu hormon qanla da təsir edə bilər.

**Neyrohormonlar.** Müəyyən olunub ki, sinir hüceyrələri peptid və zülal təbiətli hormonlar hazırlaya və öz sekretlərini qana buraxa bilər. Bunlara *neyrohormonlar* deyilir. Bu halda etiraf edək

ki, MSS-nin böyük sahəsi endokrin funksiyanı yerinə yetirir. Onda hormonal və sinir tənzimləmənin nə kimi fərqi var? Bu fərq ondan ibarətdir ki, neyromediator sinaptik boşluqdan diffuziyaya edir, neyrohormon isə qan damarı ilə hədəf hüceyrəyə çatır. Bəzi hallarda sinir hüceyrəsinin aksonunun terminal ucu hazırladığı maddələri neyromediator şəklində buraxır, həmin neyronun aksonunun kollateralları qan damarında qurtarır və həmin maddəni neyrohormon şəklində buraxır (şəkil 7.7).



**Şəkil 7.7.** Neyromediatorla neyrohormon və parakrin neyrohormon arasındakı fərq. Neyron bir çox məhsul hazırlayır. Əgər o, sinoptik ucdan buraxılırsa, bu neyromediatordır. Həmin neyronun aksonu kollaterallara malik ola bilər ki, bu qan damarında qurtara bilər və buradan qana maddə buraxılırsa, buna neyrohormon deyilir. Aksonun digər ətraf toxumalara maddə diffuziyaya edirsə və bu qonşu hüceyrə qruplarına təsir edirsə bu parakrin hormon adlanır.

**Öyrənilmə üsulları.** Daxili sekresiya vəzilərinin fəaliyyətini öyrənmək üçün müxtəlif üsullardan istifadə olunur.

1848-ci ildə Bertold hormonların müasir tədqiqinə başlanğıc verən metodlar nəşr etdirdi. Bu ilə qədər məlum idi ki, xoruzlarda kastrasiyadan sonra pipik atrofiyaya uğrayır və davranış az aqressivləşir. Bu haqda belə fikirləşirdilər ki, toxumluqla mərkəzi sinir sistemi arasında əlaqə hormonların köməyi ilə olur. Bertold xoruzları kastrasiya edib və onların toxumluğunu sonra qarın boşluğuna implantasiya etdi. Bu cür xoruzlarda böyük pipik dominant aqressiv davranış saxlandı. Bu təcrübə göstərdi ki, toxumluqdan MSS-nə humoral siqnallar daxil olur. Anoloji yanaşmalar bu gün də hormonların təsir xarakterinin öyrənilməsində istifadə olunur. Bu məqsədlə əvvəlcə hormon sekresiya edən orqanı çıxarırlar və sonra baş verən dəyişikliyi müşahidə edirlər. Hormonların təsirini bioloji metodlarla da öyrənmək olar. Bu heyvana hormonun yeridilməsi və bioloji effektin analizinə əsaslanır. Hal-hazırda bu aşağı həssaslıqlı metodlar yüksək həssaslıqlı metodla – immunoloji metodlarla əvəz olunub:

1. *Ekstirpasiya* – vəzi kəşib çıxarmaq,
2. *Transplantasiya* – vəzi bədənə köçürmək.
3. *Vəzin fəaliyyətini ləngitmək* (hipofunksiya) əsas üsullardan biridir. Hipofunksiya törətmək üçün vəzi tam və ya hissəvi olaraq xaric edilir və yaxud orqanizmə müxtəlif spesifik təsirə malik kimyəvi maddələr yeridilir. Məsələn, metiltiourasil qalxanabənzər vəzin tiroksin ifrazını, metapiron böyrəküstü vəzin hidrokortizon ifrazını, allaksan mədəaltı vəzi langerhans adacıqlarından insulin ifrazını ( $\beta$ -hüceyrələrin fəaliyyətini), kobalt isə buradakı  $\alpha$ -hüceyrələrin fəaliyyətini ləngidir.
4. *Vəzin fəaliyyətini artırmaq üsulu.* Hipofunksiya yaratmaq üçün heyvana ya əlavə vəz köçürülür, ya da hormon yeridilir.
5. İki orqanizmdə ümumi qan dövrəni yaradaraq birində vəzi zədələyir və ya çıxarılır, baş verən fizioloji dəyişikliklər müşahidə edilir.
6. Vəzə gələn və ya vəzdən xaric olan qanın fizioloji fəallığının müqayisəsi.

7. Bioloji və kimyəvi metodlarla qanda və sidikdə müəyyən hormonların miqdarının təyini.

8. Hormonların biosintez mexanizmlərini (daha çox nişanlanmış atomların, yəni radioaktiv izotopların köməyi ilə) öyrənmək.

9. Hormonların kimyəvi strukturunu və süni sintezini təyin etmək.

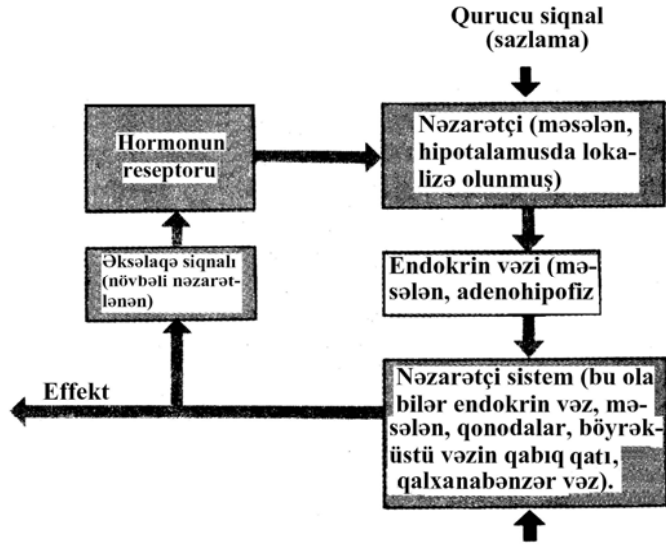
10. Bu və ya digər daxili sekresiya vəzinin sintez etdiyi hormon heyvan orqanizminin bu və ya digər toxumasına səciyyəvi təsir edir və s.

Bu metod spesifik antitel almağa imkan verir. Hansı ki, o da spesifik hormonla qarşılıqlı əlaqəyə girir və onların törəmələri ilə parçalanma məhsulları və digər uyğun molekullar ilə əlaqəyə girmir. Hormonun antitellə kompleksini ayırmaq və miqdarını müəyyənləşdirmək olar. Bu metodla bir sıra çoxmiqdarlı testlər (məsələn, hamiləlik testi) aparılır.

Daha çox həssaslığa radio immunoloji analiz metodu malikdir (RIA). Bu metod radioaktiv hormon molekulları qarışığı ilə inkubasiya edən spesifik antitellərdən istifadəyə əsaslanır. Bu halda hormon molekulunun ümumi (miqdarı) sayı antitelin birləşmə qabiliyyətini azaldır. Ona görə birləşmə yeri uğrunda rəqabət gedir. Əvvəlcə antitellə birləşmiş, sonra sərbəst hormon molekullarını ayırırlar. Sonra birləşmiş fraksiyanın radioaktivliyini ölçürlər və bioloji nümunədə kalibrləmə əyrisi ilə hormonun miqdarını ölçürlər. Bu cür müasir metodların köməyi ilə hormonun çox cüzi miqdarını belə ölçmək olar.

#### 7.4. Tənzimlənmənin endokrin zənciri

**Əks əlaqə sistemləri.** «-» əks əlaqə prinsipinə görə hədəf orqanının hüceyrəsinə hormonun təsiri zamanı onun cavabı hormon sekresiya edən orqana təsir edərək onun zəifləməsinə səbəb olur (şəkil 7.8).



Şəkil 7.8. Tənzimləmənin endokrin zəncirinin sxematik təsviri.

«-» əks əlaqə signalı humoral və sinir təbiətli ola bilər. Çox nadir hallarda elə «+» əks əlaqəyə rast gəlinir ki, bu əlaqə hədəf orqanın hüceyrəsinin hormonun təsirinə qarşı cavabı öz növbəsində sekresiyanı artırır. İstənilən halda əks əlaqə yolu ilə signalın ötürülməsi, bu və ya digər sahədə kimyəvi yolla həyata keçirilir. Hədəf orqana sinir sisteminin tənzimləyici neyromediatorlar çıxış edir.

**Onurğasız heyvanların endokrin vəziləri.** Hazırda məlum olan onurğasız heyvanların hormonlarından bir çoxu böyümə və inkişaf proseslərinə təsir edir.

Funksiyanın hormonal tənzimlənməsi həşəratlar ilə xərçəngkimilərdə yaxşı tədqiq olunmuşdur. Həşəratlarda baş vəzisi bədənin ön hissəsinin endokrin vəzilərini fəallaşdıraraq, onlarda metamorfoz proseslərini idarə edən hormonların sekresiyasını gücləndirir. Bədənin ön hissəsinin hormonları canlı hüceyrələrin enerji mübadiləsi proseslərində vacib əhəmiyyət kəsb edən sitoxromun qurdların bədənində toplanmasına yardım edir.

Sitoxromların miqdarının artması zamanı maddələr mübadiləsi proseslərinin sürətlənməsinə, o da öz növbəsində heyvan orqanizmində metamorfoza proseslərini stimullaşdırır.

**Həşəratlarda və xərçəngkimilərdə endokrin sistemi.** Baş şöbəsinin səthində yerləşmiş interserebral vəzinin hasil etdiyi hormon heyvan orqanizmində bir çox fizioloji proseslərə – qabıq dəyişməyə əhəmiyyətli təsir göstərir. Onun təsiri altında ön döş qəfəsinin qarşı tərəfində yerləşmiş digər daxili sekresiya vəzisinin – protorokal vəzisinin fəallığı da güclənir. Protorokal vəzi qabıq törəmə prosesini fəallaşdıran steroid təbiətli eqdizon hormonunu hasil edir.

Həşəratların inkişafında udlaqaaltı sinir düyünündə hasil olunan diapauza hormonu iştirak edir.

Xərçəngkimilərdə metamorfoza prosesləri göz gövdəsində yerləşən sinus vəzində toplanan hormon vasitəsilə idarə olunur. O heyvan orqanizmində baş verən bir sıra fizioloji proseslərə tənzimləyici təsir göstərir.

Xərçəngkimilərdə hormonlar sinir sisteminin sinir düyünlərinin neyrosekretor hüceyrələrində əmələ gəlirlər. Daha sonra bu hormonlar sinir hüceyrələrinin aksonları vasitəsilə onların qana daxil olduğu yerə daşınırlar. Xərçəngkimilərdə endokrin tənzimləmənin vacib orqanı göz gövdələrinin və yaxud orqanizmin baş şöbəsinə yerləşmiş digər sinir düyünləri ilə sıx şəkildə əlaqədardırlar. Xərçəngkimilərin vəzi orqanlarında əmələ gələn hormonlar onurğalı heyvanların hipotalamusunda əmələ gəlmiş hormonal maddələrin analoqları kimi nəzərdən keçirilə bilərlər.

**Onurğalı heyvanların endokrin vəziləri.** Onurğalı heyvanlarda endokrin vəzilər onurğasız heyvanlardan fərqli olaraq orqanizmin fizioloji sistemlərinin tənzimlənməsində daha da vacib rol oynayır. Daxili sekresiya vəziləri, insan da daxil olmaqla, bütün onurğalı heyvanlarda müstəsna hallarda həm quruluş, həm də funksiyanın vahid planına malikdirlər.

Altı əsas ayrı-ayrı daxili sekresiya vəzilərindən başqa insanda hormonal maddələr digər fizioloji funksiyalara malik bir sıra di-

gər orqanlarda hasil olunurlar. Belə ki, hormonal maddələr mədədə, onikibarmaq bağırsaqda əmələ gəlir. Mədənin pilorik şöbəsinin selikli qişasında cüzi pH və pepsin tərkibinə malik mədə şirəsinin fazalarını stimullaşdıran qastrin hormonu əmələ gəlir. Onikibarmaq bağırsağın seliyində mədəaltı vəzinin xarici ifrazat funksiyasını fəallaşdıran sekretin öd kisəsinin motorlu fəallığını stimullaşdıran xolesistokinin ifraz olunur. Onikibarmaq bağırsağın seliyində mədənin sekretor və motor fəaliyyətinə tormozlayıcı təsir göstərən enteroqastron hormonu sintez edilir.

**Qalxanabənzər vəzin daxili sekresiyası.** Qalxanabənzər vəzi boyun nahiyəsində yerləşib, iki paydan ibarətdir. Vəzi çəkisi 25-30 qr-a çatır. Bir saat ərzində vəzidən 5-6l-ə qədər qan keçir.

Vəzi toxumasının əsasını kublu epitel hüceyrələri təşkil edir. Qalxanabənzər vəzinin mikroskopik quruluşu bütün onurğalı heyvanlarda eynidir. Qalxanabənzər vəzinin quruluş vahidi divarları epitel hüceyrələrindən təşkil olunmuş içiboş kisə – folikuldur. Folikul divarlarının epitel follikulu boşluğuna yodtərkibli yarımmayə halında olan kolloid maddə ifraz edir. Vəzin hormonları follikulların kolloid hissəsində tireoglobulin halında olur və irimolekullu olduğu üçün hüceyrə membranından keçə bilmir. Hipofizin ifraz etdiyi treotrop hormonun təsirindən tireoglobulinin proteolitik parçalanması baş verir. Bu zaman yodlaşmış amin turşuları – mono diyodtirozin əmələ gəlir. İki molekul diyodotriozin birləşərək trioksin (tetrayodtironin) bir molekul monoyodotriozin birləşərək triyodtironin hormonunu əmələ gətirir.

Trioidli hormonların sekresiyasının normal səviyyəsinin mütləq şərti kifayət qədər miqdarda yodun qida məhsulları ilə orqanizmə fasiləsiz şəkildə daxil olmasıdır.

Tireoid hormonların sintezinin baş verməsi üçün yodun sutkalıq qəbulu 150 mkq olmalıdır. Qida ilə qəbul olunmuş yod bağırsaqdan qana sorulur və oradan qalxanabənzər vəzin hüceyrələri tərəfindən udulur.

Yoda olan sutkalıq tələbatın çoxu bağırsaqda tam şəkildə sorulma ilə təmin olunur. Axırncı qandan qalxanabənzər vəzin

hüceyrələri tərəfindən udulur və molekulyar yoda qədər peroksidaza ilə oksidləşir. Qalxanabənzər vəzdə tireozin ilə zəngin treoglobulin sintez olunur və yodla qarşılıqlı təsirdə olur.

**Tireoid hormonlarının sintezinin tənzimlənməsi.** 1969-cu ildə Şali və Qyullemin tərəfindən rəhbərlik edilən 2 qrup və biri digərindən xəbərsiz donuz və qoyunun hipotalamusdan hipofiz tərəfindən TTH-nun sekresiyasının stimullaşdırılmasına dair tripeptid aldılar. Bu kimyəvi cəhətdən öyrənilən və sintetik yolla alınmış tretropinrilizing-hormonu (TRH) idi. Bu peptid hipotalamusun neyronlarında hazırlanır və qapı sisteminə buraxılır və qapı sistemi ilə hipofizə düşür, buradan isə treotrop hormonun (TTH) sekresiyasını stimullaşdırır. TTH qalxanabənzər vəzidə tiroksinin (T4) həmçinin triyodtironinin (T3) yaranmasını induksiya edir. Həmçinin triyodtironinin (T3) hipofizə, mümkünə hipotalamusa əks əlaqə mexanizmi üzrə təsir edərək TTH-nun sekresiyasını zəiflədir. Əks əlaqə mexanizmi üzrə tireoid hormonlar hipofiz və hipotalamusa təsir edər və haçan ki, onların qanda qatılığı maksimal olur, onda TTH-nun sekresiyası minimuma enir. Əksinə, tireoid hormonların qatılığı aşağı olanda TTH-un yüksək sürətli sekresiyasını təmin edir.

Tiroksin və triyodtironinin az miqdarı qaraciyər və böyrəklərdə deyodlaşmaya məruz qala bilər və bu prosesin hesabına yoda olan sutkalıq tələbatın bir hissəsi (təxminən 50 mkq) ödənilə bilər. Qalxanabənzər vəzinin kolloidində tireoid hormonların kifayət qədər ehtiyatı saxlanılır. Bu orqanizmin yod olmadan bir neçə ay keçinə bilməsini təmin edir. Ancaq qidada yodun uzunmüddətli çatışmaması zamanı artıq tireoid hormonların orqanizmin normal həyat fəaliyyətini təmin edə biləcək qədər yarana bilmir.

## 7.5. Tireoid hormonların funksiyaları

Tireoid hormonlar həyati əhəmiyyətli funksiyalar görür. Belə ki, o, bütün orqanizmdə metabolizmi stimullaşdırır.

Triyodtironin güman ki, hüceyrələrinin nüvəsindəki reseptorla

birləşir və genlə təsirdə olaraq transkripsiya və translyasiyanı sürətləndirərək bunun nəticəsində orqanizmin bütün hüceyrələrində zülal sintezini stimula edir. Bundan əlavə tireoid hormonlar  $\text{Na}^+$  ionlarının hüceyrədən çıxmasına,  $\text{K}^+$  isə daxil olmasına təsir edir. Nəhayət, onlar bir çox fermentlərin, ilk növbədə, karbohidratların parçalanmasında iştirak edən fermentlərin aktivliyini artırır. Ona görə də tireoid hormonların yüksək səviyyəsində xüsusilə karbohidratların metabolizminin intensivliyi artır.

Belə ki, göstərilən bu proseslərdən çoxu hüceyrələrin mitoxondrilərində gedir. Tireoid hormonların yüksək səviyyəsində bu orqonoidlərin aktivliyi çox artır və onlar ölçücə böyüyürlər. Tireoid hormonların təsiri ilə fermentlərin aktivliyinin artması energetik mübadilənin sürətinin artması ilə müşayiət olunur. Ona görə də əsas mübadilənin intensivliyi ilə qanda tireoid hormonların qatılığı arasında düzünə əlaqə mövcuddur.

Uşaqlarda tireoid hormonlar fiziki boy atmağı təmin edir. Xüsusilə bu effekt postnatal dövrdə beyinin normal inkişafı üçün vacibdir. Döl uşaqlıqda olduğu müddətdə qalxanabənzər vəzin çatışmamazlığı qorxulu deyil, belə ki, o, tireoid hormonların kifayət qədərini anadan alır.

Qalxanabənzər vəzin insan və heyvan orqanizmində boy artımı, inkişaf və differensasiya proseslərinə təsiri çox güman ki, tireoidli hormonların toxuma və yaxud hüceyrə mübadiləsinə təsiri ilə əlaqədardır. Qanda tireoidli hormonların miqdarının azalması zamanı orqanizmin şəkərə olan tələbatı aşağı enir: şəkərin çoxu sidik vasitəsilə ifraz olunduğu üçün böyrəyin həcmi azalır. Tireoidli hormonlar yağ mübadiləsinə əhəmiyyətli təsir göstərirlər. Orqanizmdə tireoidli hormonunun kəskin azalması adətən metabolizmin səviyyəsinin kəskin şəkildə azalması ilə müşayiət olunaraq, lipidlərin miqdarının çoxalması ilə nəticələnir. Qalxanabənzər vəzi hormonları sinir mərkəzlərinin, ürək əzələlərinin oyanma səviyyəsini tənzimləyirlər. Qalxanabənzər vəzi hormonlarının sinir toxumasının inkişafı və diferensasiyasına

əhəmiyyətli təsiri müəyyən olunmuşdur. Erkən yaşlarda qalxanabənzər vəzinin qeyri-kafi endokrin fəallığı uşaqların aqli inkişafının geridə qalması ilə nəticələnir.

Qalxanabənzər vəzidə parathormon kimi orqanizmdə  $\text{Ca}$  və  $\text{P}$  mübadiləsinin tənzimlənməsində fəal şəkildə iştirak edən, lakin həmin vəzin follikullarından kənarında yerləşən hüceyrələr tərəfindən hazırlanan daha bir hormon – tireokalsitonin hasil olunur. Bu hormonun təsirindən sümük toxumasının əmələ gəlməsinə səbəb olan ostioblastların fəaliyyəti artır, əksinə osteoklastların fəaliyyəti isə zəifləyir, nəticədə, qanda kalsium ionlarının mənimlənməsi çətinləşir.

***Qalxanabənzər vəzinin hipo və hiperfunksiyaları zamanı orqanizmdə baş verən funksional pozğunluqlar.*** Qalxanabənzər vəzi hormonunun molekulunda yodun varlığı vəzinin funksional fəallığı ilə qidadakı yod tərkibi arasındakı sıx əlaqəsini izah edir. Dəniz suyunun, dəniz mənşəli məhsulların, dəniz sahillərində bitən mədəni bitkilərin tərkibində külli miqdarda yod olur. Qidada və suda yodun çatışmaması zamanı zob kimi məlum olan endemik ur və ya zob xəstəliyi meydana çıxır (şəkil 7.8). Bu xəstəlik qalxanabənzər vəzi toxumasının çox böyüməsi zamanı müvafiq hormonal çatışmamazlığı ilə xarakterizə olunur. Zob xəstəliyini cərrahi yolla müalicə etmək olar. Endemik zob müəyyən coğrafi regionlarda, əsas etibarilə isə yüksək dağlıq sahələrdə və yaxud qitələrin ucqarlarında inkişaf edir. Hal-hazırda bu coğrafi sahələrin əhalisində zob və ya ur xəstəliyi inkişafı yodun xörək düzünə əlavə edilməsi ilə aradan qaldırılır. Böyümüş bu cür vəzi normal miqdarda hormon ifraz edir (şəkil 7.9).



Şəkil 7.9. Zoblu xəstə

Qalxanabənzər vəzinin hipofunksiyası zamanı orqanizmdə müxtəlif patoloji hadisələr müşahidə olunur: bradikardiya, hipotoniya, istiliktəşkilinin azalması, ümumi zəiflik hissi, üzvi hipotermiya və maddələr mübadiləsinin, xüsusilə də yağlar mübadiləsinin pozulması. Vəzinin hormonal çatışmazlığı istifadə olunan yağın böyük hissəsinin istifadə olunmaması nəticəsində yağ qalığının çökməsi ilə nəticələnir.

Qalxanabənzər vəzinin hipofunksiyası zamanı orqanizmdə tiroksin çatışmazlığı nəticəsində normal maddələr mübadiləsinin pozulması ilə əlaqədar miksodema xəstəliyi inkişaf edir. Miksodema xəstəliyi zamanı dil böyüyür, dərialtına seliyəoxşar maye toplanır (şəkil 7.10) və ödemləşir, göz yarığı daralır, səs kobud və boğuc olur, maddələr mübadiləsi, ürək döyünməsi və zehni bacarıq zəifləyir. Cinsi fəaliyyət pozulur (qadınlarda aybaşı kəsilir). Müalicə tiroksin hormonunu qəbul etməkdən ibarətdir.

Uşaq yaşlarında qalxanabənzər vəzinin hipofunksiyası boyun, fiziki inkişafının geriyyə qalması və əqli çatışmazlıq ilə nəticələnir.



Şəkil 7.10. Miksodema

Qalxanabənzər vəzinin hormonunun çatışmazlığı (hipofunksiyası) nəticəsində əmələ gələn Kretinizmi xəstəliyi zamanı uşaqlarda ətraflar qısa, baş böyük, ağıldankəm (idotizm), ikinci cinsi əlamətlər inkişaf etmir, boy kiçik olur (şəkil 7.11).

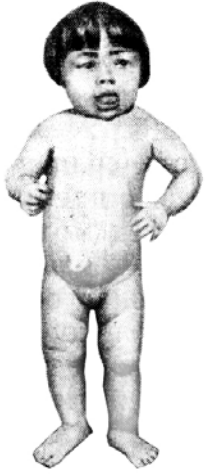
Kretinizmin əsas əlamətləri – cırtdanboy və beynin ali funksiyalarının dərin pozğunluqlarıdır.

Yaşlı insanda qalxanabənzər vəzinin hipofunksiyası apatiya, ümumi zəiflik, yaddaşın zəifləməsi, tüklərin tökülməsi, üzün və göz qapaqlarının şişməsində təzahür edir.

Qalxanabənzər vəzi hormonları suda-quruda yaşayan heyvanların metamorfozunu idarə edirlər. Buna görə də çömçəquyruqdan qalxanabənzər vəzinin xaric olunması heyvanın fasiləsiz artımı ilə nəticələnsə də, çömçəquyruq heç bir zaman qurbağaya çevrilir. Tiroksin daxil edilməsi metamorfozun stimulyasına səbəb olur – çömçəquyruqlar müəyyən olunmuş müddətdən tez qurbağaya çevrilirlər. Lakin hipofizin ekstriropasiyası bu effekti istisna edir. Qalxanabənzər vəzi hormonunun təşkili və ifraz olunması, o cümlədən də metamorfoz hipofiz vasitəsilə tənzimlənir.

Qalxanabənzər vəzinin hiperfunksiyası (hipertireoz) zamanı

Bezedov xəstəliyi baş verir. Bu xəstəlik üçün əsas 3 əlamət-vəzin böyüməsi, ürək döyümlərinin artması (taxikardiya) və göz almalarının önə çıxması (ekzoftalm) xarakterdir (şəkil 7.12). Belə xəstələr tez yorulur, çox əsəbi olurlar, ariqlayırlar, tər ifrazı artır. Müalicə etmək üçün dərmanlardan və ağırlaşma zamanı vəzin bir hissəsini çıxarırlar ki, vəzin normal hormon ifrazı bərpa olunsun.



Şəkil 7.11. Kretinizim



Şəkil 7.12. Bazedov xəstəlikli qadın.

Tireoid hormonların artıqlığı və ya çatışmaması ilə əlaqədar çoxlu patalogiyalar mövcuddur. Bu patalogiyalar hipo- və hipertireoz adlanır.

**Hipotireoz.** Böyüklərdə qalxanabənzər vəzin çatışmamazlığı bütün metabolik proseslərin zəifləməsilə xarakterizə olunur. Bu halda, həmçinin ətraf mühitin qıcıqlandırıcılarına qarşı ləngidici reaksiyası şəklində əks olunan psixi simptomlar müşahidə olunur. Bu xəstələrin dərisi solğun rəngdə olur. Bu sindrom *miksedema* adlanır. Boyüklərdə bu simptom tireoid hormonunun ağızdan qəbulu ilə aradan qaldırılır. Erkən uşaq yaşlarında isə bu hormonun olmaması inkişafın fiziki və zehni qıcıqlandırılmasına gətirir. Bu *kretinizim* adlanır. Belə xəstələr kiçikboyly olur, çünki

tireoid hormonunun olmaması nəticəsində boy hormonunun sümüklərin epifizar inkişafına stimüləedici təsiri zəifləyir. Yeni doğulmuşlarda hipotireoz zamanı dərhal beynin zədələnməsini aradan qaldırmaq üçün əvəzedici hormonoterapiya edilməlidir. Tireoid hormonların çatışmazlığının səviyyəsindən, dərəcəsiindən asılı olaraq tamamilə idiotizmə gətirə bilər. Ona görə bütün inkişaf etmiş ölkələrdə yeni doğulmuşların qanında tireoid hormonlarının miqdarını müəyyən edirlər. Tireoid hormonlar qidada kifayət qədər yod saxlanıldıqda normal miqdarda hazırlanır. Qidada yodun saxlanması böyük regional müxtəliflik mövcuddur. Bir qayda olaraq dağ yerlərində onlar az, sahil rayonlarında çox olur. Yodun endemik defisiti olan bəzi rayonlarda kretinizim və miksedema daha çox rast gəlinir. Hazırda bu xəstəliklərin inkişafının qarşısı yod profilaktikasının köməyi ilə alınabilir. Məsələn, xörək duzuna yodu NaCl şəklində əlavə etmək.

**Hipertireoz.** Tireoid hormonların patoloji hipersekresiyası – geniş yayılmış haldır. Bu xəstələrdə əsas mübadilə yüksəlmiş olur, həmçinin zülal və yağların sintez və parçalanma sürəti artır. Bu halda xəstələr çox həyəcanlı olurlar. Hipertireoz boynun zobşəkili qalınlaşması ilə də müşayət olunur. Ancaq çox vaxt böyümə diffuz olur və ya avtonom «alovlu» düyünlər formasında olur. Bir çox xəstələrdə ekzoftalm – gözlərin önə qabarması olur. Bu halın yaranmasının patogenezi hələlik məlum deyil, ancaq qanda ekzoftalmik faktorla adlandırılan maddələr tapılıb və güman ki, bunlar hipofizar törəmədir. Tireoid hormonların sekresiyasının normallaşması antitireoid preparatların köməyi ilə ola bilər.

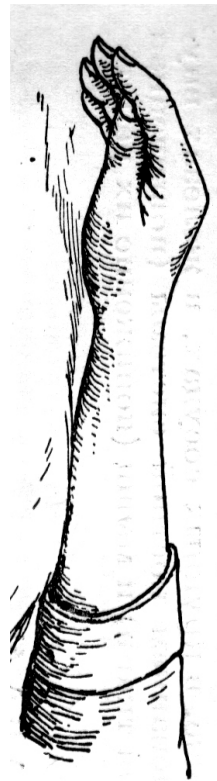
Tireoid hormonların çoxluğu kimi azlığı da orqanizmin bütün hüceyrələrinə güclü təsir edir. Təəccüblü deyil ki, bu cür kənaraxımalarda bir çox funksiyalar pozulur, hansı ki, tireoid hormonların təsiri ilə bilavasitə əlaqədar deyillər. Bunu xüsusilə, kişi və qadınlarda cinsi pozğunluğun müalicəsində nəzərə almaq lazımdır. Bu cür pozğunluğun çox vaxt hipotalamo-hipofizar-qonad sisteminin pozulması deyil, qalxanabənzər vəzin çatış-

mazlığı və ya fəallığı səbəb olur.

**Qalxanabənzər ətraf vəzilər.** Qalxanabənzər ətraf vəzilər paxlaşəkili formaya malik olub, hər iki tərəfdən vəzinin toxumasında (düyü boyda dörd ədəd) yerləşmişdir. Onlar balıqları istisna etməklə, bütün onurğalı heyvanlarda olurlar. İnsanda bu vəzinin çəkisi 25-100 mq olur. Qalxanabənzər ətraf vəzidə orqanizmdə Ca və P mübadiləsini tənzimləyən parathormon hasil olunur. Bu vəzilərin hazırladığı hormonlar 1926-cı ildə Xanson və Kolin parathormon adını veriblər.

Ca ionları orqanizmin toxumalarının funksiyalarının tənzimlənməsində vacib rol oynayır. Qalxanabənzər ətraf vəzinin hipofunksiyası zamanı sinir və əzələ hüceyrələrinin oyandırıcı proseslərində normal gedişətdə nəzərə çarpan pozğunluqlar baş verir; qeyri-iradi əzələ dartılmaları, qıcolma – tetaniya halları meydana çıxır. Bu xəstəlik ətraf, üz, qırtlaq əzələlərinin qıc olması ilə özünü göstərir – «mama əli vəziyyəti» (şəkil 7.13).

Heyvanlarda qıcolma halları qanda  $Ca^{2+}$  ionunun 10-dan 7mq%-ə qədər qatılığının azalması zamanı başlanır. Bu zaman qaraciyərin sintetik funksiyasında da bir sıra pozğunluqlar müşahidə olunur. Qalxanabənzər ətraf vəzilərin ekstrapasiası daha böyük əhəmiyyət kəsb edir. Onların itlərdən kənar edilməsi qanda və toxuma mayesində  $Ca^{2+}$  miqdarının azalması, fərdi qıcolma hallarına, nəticədə isə heyvanın tələf olması ilə nəticələnən əzələlərdə qıcolma – tetaniya hallarının meydana çıxmasına səbəb olur. Bu qıcolmalar heyvanda tənəffüs çatışmazlığına və ölümə səbəb olur.



Şəkil 7.13. Tetaniya zamanı əzələlərin qıc olması, «mama əli vəziyyəti», qalxanabənzər ətraf vəzinin funksiyasının çatışmazlığı zamanı.

Qalxanabənzər ətraf vəzilərin hipofunksiyası qanda fosfatların və  $Ca^{2+}$  ionlarının sayının azalmasına səbəb olur. Normal halda kalsiumun miqdarı 10-11 mq%-ə qədər olur. Qalxanabənzər ətraf vəzi hormonunun təsiri kalsium ilə fosforun ionlu formasına şamil olunaraq zülallar ilə başlıca və P-a aid edilir. Fosfatlar toxumaların buferli sistemləri ilə karbohidratların mübadiləsində iştirak etdiklərindən qalxanabənzər ətraf vəzinin hipofunksiyası orqanizmdə həyati baxımdan vacib fizioloji proseslərində dəyişikliklərə – pozğunluqlara səbəb olur.

Qalxanabənzər ətraf vəzilərin hiperfunksiyası qana çoxlu miqdarda Ca ifraz olunduqda müşahidə olunur. Bu hal daha çox vəzi şiş xəstəliyinə tutulduqda baş verir. Bu zaman sümük toxumasını dağıdan osteoklastların fəaliyyəti artır. Vaxtında cərrahi yola şiş çıxarıldıqda qanda Ca və P miqdarı normallaşır. Əzələ zəifliyi, beldə, ətraflarda əziyyət verən ağrılar aradan qalxır.

#### **Kalsium və fosfor mübadiləsinin hormonal tənzimlənməsi.**

Qalxanabənzər ətraf vəzilərdə əmələ gələn parathormon – yüksəkmolekulyarlığa malik zülallı birləşmədir (m.m.=650 000). Orqanizmdə parathormonun tərkibindən, yəni qalxanabənzər ətraf vəzilərin fizioloji fəallıq səviyyəsindən P və Ca qanda konsentrasiyasından asılıdır. Parathormonun təsiri altında qanda  $Ca^{2+}$  ionunun miqdarının çoxalması və sümük toxuması ilə dişlərdə azalması baş verir. Parathormon sümük maddəsini dağıdan hüceyrələrin – osteoklastların miqdarını artırır, bunun nəticəsində qana külli miqdarda  $Ca^{2+}$  ionu daxil olur. Buna görə də orqanizmdə parathormonun miqdarının çoxalması zamanı (vəzi toxumasının inkişafı zamanı baş verən), fibrozlu astit-sümüklərdə mineral maddələrin miqdarının tamamilə azalması inkişaf edərək, onlarda  $Ca^{2+}$  ionlarının kəskin şəkildə azalmasının nəticəsi kimi sümüklər ilə dişlərin yumşalması müşahidə olunur. Əksinə, qalxanabənzər ətraf vəzilərin hormonal funksiyasının xroniki çatışmazlığı zamanı sümüklərdə  $Ca^{2+}$  ionu qalığının çökməsi baş verərək, bunun nəticəsi kimi sümüklərin yoğunlaşması və onların kövrəkliyinin kəskin şəkildə artması baş verir.

$Ca^{2+}$  ionunun sümüklər ilə dişlərdən qana keçməsinə şərait yaradan parathormon qanda  $Ca^{2+}$  miqdarının azalmasına cavab olaraq qalxanabənzər ətraf vəzidə hasil olunur.  $Ca^{2+}$  ionunun konsentrasiyasının 1 mq% azalması parathormonun ifraz olunması üçün adekvat siqnala çevrilir. Fosfatların miqdarının çoxalması bilavasitə deyil,  $Ca^{2+}$  ionunun tərkibində müvafiq dəyişikliklər vasitəsilə analogi təsir göstərir. Qalxanabənzər ətraf vəzilərin ekstirpasiyası zamanı orqanizmdə  $Ca^{2+}$  ionunun miqdarının kəskin şəkildə azalması baş verir. Qanda  $Ca^{2+}$  ionunun miqdarının kəskin şəkildə çoxalması zamanı isə qalxanabənzər vəzi sümüklərdə  $Ca_3(PO_4)_2$  çökməsini stimullaşdıran kalsitonin ifraz edir. Qanda  $Ca^{2+}$  ionu miqdarının 0,5 mq% artması qanda  $Ca^{2+}$  ionunun konsentrasiyasını azaldan kalsitonini sekresiyasına şərait yaradır.

Qalxanabənzər ətraf vəzinin fəaliyyəti ilə qanda kalsiumun miqdarı arasında iki tərəfli əlaqə vardır. Belə ki, qanda Ca miqdarının artması, parathormonun miqdarının azalmasına, bu azalma isə onun miqdarının çoxalmasına səbəb olur.

Deməli, orqanizmdə  $Ca^{2+}$  ionunun tərkibinin hormonal şəkildə tənzimlənməsini növbəti cür təsəvvür etmək mümkündür. Qanda  $Ca^{2+}$  ionunun miqdarının azalması qalxanabənzər ətraf vəzilərin fəallaşması ilə nəticələnir. Parathormonun təsiri altında sümük toxumasının dağılması,  $Ca^{2+}$  ionunun sümüklərdən təmizlənməsi və onların qana daxil olması baş verir. Qanda  $Ca^{2+}$  ionunun qatılığının çoxalması əks proses –  $Ca^{2+}$  ionunun sümük toxumasına qayıdışını doğuran kalsitoninin hasil olunmasına dair siqnal kimi çıxış edir. Antaqonist hormonların təsiri altında  $Ca^{2+}$  ionunun qanda toplanması və onun sümük toxumasında tərkibi normal fizioloji hədudlarda qorunub saxlanılır.

**Kalsium və fosfat tarazlığının homeostazı.**  $Ca^{2+}$  ionlarının homeostazı əsas etibarlı ilə 3 hormon ilə həyata keçirilən çox incə tənzimləmə ilə saxlanılır. Bu hormonlar aşağıdakılardır: 84 amin turşusundan təşkil olunmuş və 2 cüt qalxanabənzər ətraf vəziləri tərəfindən (epitel cisimlər) hazırlanan parathormon, 32 amin turşusundan təşkil olunmuş və qalxanabənzər vəzin toxumalarına

səpələnmiş C-hüceyrələr tərəfindən hazırlanan kalsitonun - tireo-kalsitonun, böyrəklərdə D-vitaminindən yaranan (vitamin D)-hormonudur.

## 7.6. Hormonal tənzimləmə Parathormon (paratireoid hormon, P.T.H)

Qanda  $Ca^{2+}$  ionlarının qatılığının azalması nəticəsində parathormonun sekresiyasının fizioloji stimulu edir. Prothormon osteoklastları aktivləşdirir, onlar da sümüklərdən Ca və P-un qana daxil olmasına səbəb olur. Eyni zamanda P.T.H. böyrəklərlə fosfatın çıxarılmasını stimule edir və onun Ca ilə birləşməsinə mane olur. Orqanizmdə  $Ca^{2+}$ -un ləngiməsi, həmçinin böyrəklərdə parathormona birbaşa təsir edir, nəticədə  $Ca^{2+}$  ionlarının ekskresiyası azalır. Qanda  $Ca^{2+}$  ionlarının qatılığının artması parathormonun sekresiyasının azalmasına səbəb olur.

**Kalsitonin.** Qanda  $Ca^{2+}$ -un qatılığının artması qalxanabənzər vəzinin C-hüceyrələrinin tərəfindən kalsitoninin sekresiyasını artırır, nəticədə sümüklərin reabsorbsiyası azalır və onlarda  $Ca^{2+}$ -un miqdarı artır. Başqa sözlə, kalsitonin parathormonun antiqonisti kimi təsir edir.

**(Vitamin D)-hormon.** Qanda Ca-un daimi səviyyəsinin sabit saxlanmasında parathormon və kalsitonunla bərabər, həm də vitamin D-dən yaranan hormon yaxından iştirak edir. Orqanizmdə vitamin D olması üçün qida ilə bitki və heyvan təbiətli provitamininin sələfi – erqosterol (preprovitamin D<sub>3</sub>) və ya dehidroksixolesterol (preprovitamin D<sub>2</sub>) daxil olmalıdır. Dəriyə günəş şüalarının təsiri ilə bu sələflərin molekullarında 2 karbon atomu arasında əlaqə qırılır və provitamin D<sub>2</sub> və D<sub>3</sub> yaranır. Axırncılar qaraciyərə, oradan isə böyrəklərə düşür. Bu zaman yaranmış 1,25-dihidroksikalsiferol (vitamin D)-hormon bioloji aktivliyə malikdir və qanda Ca-un homeostazının saxlanmasında iştirak edir. Beləliklə, mənfi əks əlaqə mexanizminə görə (vitamin D)-hormon parathormonun sekresiyasını zəiflədir. Beləcə bu 2 hormon qapalı tənzimedicilə sistem əmələ gətirir.

**Ca-un homeostazının patofiziologiyası. Birincili hiperparatireoz.** Çox nadir hallarda qalxanabənzər ətraf vəzilərində adenoma yaranan xəstəliyi müşahidə edilir. Bu xəstəlik zamanı böyrək simptomları-poliuriya və polidipsiya daha çox büruzə verir. Bundan başqa xəstələrdə asteniya, reflekslərin zəifləməsi kimi nevroloji simptomlar inkişaf edir.

**İkincili hiperparatireoz.** Xroniki böyrək çatışmamazlığı zamanı (vitamin D)-hormon yaranması pozulur, ona görə Ca böyrəklərdə pis sorulur. Xroniki hipokalsemiya nəticəsində parathormon daima sekresiya olunur ki, bu zəif osteopatik dəyişikliklərdən skeletin güclü zəifləməsinə və sümüklərin müxtəlif dərəcəli degalsifikasiyasına gətirir.

**Hipoparatireoz.** Hipoparatireoz halları daha az rast gəlinir. Pozulmanın ilk növbədə daha çox səbəbi tireondektomiya zamanı qalxanabənzər ətraf vəzilərinin çıxarılması hesab olunurdu. Lakin axır vaxtlarda hipoparatireoz daha çox autoimmum xəstəlikləri nəticəsində inkişaf edir. Uşaqlarda bəzən qırtlağın spazması inkişaf edir ki, bu vaxt səs tellərinin yığılması boğulmadan ölümə gətirə bilər.

**Kalsitonin sekresiyasının pozulması.** Elə hallar olur ki, qalxanabənzər ətraf vəzilərin C-hüceyrələri ya çoxlu, ya da az miqdar kalsitonin hazırlayır. Kalsitoninin artıq yaranması C-hüceyrələrinin bəd xassəli olması ilə əlaqədar ola bilər.

**(Vitamin D) hormonun çatışmamazlığı.** Bu zaman raxitin əlamətləri inkişaf edir. Belə ki, bağırsaqda Ca-un sorulması pozulduğundan sümüklər kifayət qədər kalsifikasiya olunmurlar, kalsiumun qanda qatılığı isə aşağı düşür. (vitamin D) hormonun çatışmamazlığı səbəblərindən biri də onların qida məhsullarında kifayət qədər olmaması hesab olunur. Lakin raxid böyrəklərin xəstəlikləri nəticəsində və ya genetik pozulmalar zamanı da inkişaf edə bilər.

## 7.7. Böyrəküstü vəzilər

Böyrəküstü vəzi qarın boşluğunda böyrəklərin üstündə

yerləşir. Çəkisi orta hesabla 5-8 qr olub, cərrahi yolla çıxarıldıqdan sonra, heyvan bir neçə gün yaşaya bilər. Böyrəküstü vəzilər iki müxtəlif qatdan – struktur və funksional baxımdan fərqlənən daxildən beyin və xaricdən qabıq maddədən ibarətdir.

**Böyrəküstü vəzilərin beyin maddələrinin endokrin funksiyası.** Xromaffin toxumadan təşkil olunan böyrəküstü vəzilərin beyin maddəsi orqanizmin bir sıra fizioloji sistemlərinə, ilk növbədə isə qan dövrəni orqanlarına tənzimləyici təsir göstərən adrenalın və noradrenalın hormonunu sintez edir. Adrenalin və noradrenalin katexolaminlər qrupuna daxil olaraq, tirozinin amin turşusunun dekarboksilazalaşması nəticəsində əmələ gələn aminlərdirlər. Hər iki hormon ürəyə, qan damarlarına, saya əzələlərə, karbohidrat mübadiləsinə təqribən eyni cür təsir göstərirlər. Adrenalin və noradrenalin qlükogenin qlükozaya çevrilməsinə yardım edir.

Onların arasında bəzi fərqli cəhətlər mövcuddur: noradrenalin bəzi orqanların kapilyarlarının, damar divarlarının əzələ təbəqələrini fəallaşdırır. O, adrenalindən fərqli olaraq miokardın oyanmasını artırmayaraq, həm sistolik, həm də diastolik qan təzyiqinin çoxalmasına səbəb olur. Adrenalin əsas mübadiləni sürətləndirir, tüpürçək və göz yaş vəzilərinin, qida borusunun və tənəffüs yollarının selikli vəzilərinin ifrazını stimullaşdırır. Ürəyə müsbət inotrop, xroponotrop, dromotrop və batmotrop təsir göstərib, kiçik arteriya və arteriolları daralmasına səbəb olaraq, arterial qan təzyiqini artırır. Emosional gərginlik, stress zamanı böyrəküstü vəzilərin beyin maddəsindən adrenalın ifraz olunur.

Böyrəküstü vəzilərin beyin maddəsində hormonların sekresiyası yalnız simpatik sinir sistemi vasitəsilə tənzimlənir.

Adrenalin və noradrenalin katexol törəmələri olduqları üçün birlikdə katexolaminlər adlanırlar. Onlar həm də simpatomimetik aminlər adlanırlar. Qanda və toxumalarda simpatomimetik amilləri aminooksidaza fermenti parçalayır. Adrenalin ifrazını tənzim edən mərkəz hipotalamusda yerləşir. Onu dağıtdıqda adrenalın ifrazı azalır, qıcıqlandırdıqda isə artır. Qanda şəkərin miqdarı artdıqda hipotalamus vasitəsilə böyrəküstü vəzidən adrenalın ifrazı azalır; insulin ifrazı isə çoxalır və qlükozanın

qaraciyər hüceyrələrinə keçiriciliyin artması nəticəsində qlükogenə çevrilir. Əksinə, az olduqda adrenalin ifrazı nəticəsində qanda şəkərin miqdarı əks əlaqə sistemi vasitəsilə bərpa olunur.

Böyrəküstü vəzilərin beyin maddəsinin hiperfunksiyası – zamanı qanda adrenalinin miqdarı artır, nəticədə arterial təzyiğin kəskin şəkildə çoxalmasına, dəri örtüklərinin solması, taxikardiya, titrəmə, ümumi zəiflik müşahidə olunur. Xromaffinli toxumaya orqanizmin müxtəlif vəzilərində rast gəlindiyindən hipofunksiya insanda və heyvanda müşahidə olunmur.

Katexolaminlər tirozin amin turşusundan sintez olunan noradrenalin simpatik sinir sisteminin postsinaptik neyronlarının neyromediatoru olub, presinaptik mediatoru asetilxolindir.

**Stress zamanı təsiri.** Sakitlik vəziyyətində bu hüceyrələr daima az miqdar adrenalin və güman ki, noradrenalin sekresiya edirlər. Lakin qana daxil olan noradrenalinin böyük hissəsi simpatik neyronların terminalları ilə ifraz olunur. Xarici və daxili stress faktorlarının təsiri ilə məsələn, böyük fiziki və ya zehni gərginlik tələb edən hallarda, həmçinin infeksiya, travma və ya hipoqlikemiya zamanı böyrəküstü vəzinin beyin qatının və simpatik sinir sisteminin hüceyrələri tərəfindən adrenalin və noradrenalinin sekresiyası və ifraz olunması çox artır. Stress zamanı bu hormonlar vacib requlyator rolu oynayırlar. Onlar ürək fəaliyyətini artırır, daxili orqanların damarlarının daralmasını və əzələlərdən olan damarların genişlənməsini təmin edirlər. Bundan başqa, onlar mədə-bağırsaq traktının peristaltikasını zəiflədir və bronxların genişlənməsini təmin edirlər. Damar effektləri orqanizmin fizioloji vəziyyətinə uyğun gələn dəyişikliklərə gətirir. İnsan və ya heyvan təhlükədə olan anda mübarizə və ya qaçmaq üçün əzələlərə O<sub>2</sub> və qlükoza lazımdır, ona görə də bronx və damarların genişlənməsi əzələni qanla zənginləşdirir.

**Metabolik effektləri.** Orqanizmdə əsas enerji mənbəyi qlükozadır. Ona görə katexolaminlər qaraciyər və əzələlərdə qlükogenin parçalanmasını induksiya edir, həmçinin qaraciyərdə qlükogenezi təmin edir. Belə ki, bu effektləri əsasən adrenalin görür. Hər iki katexolaminlər piy toxumasında lipolizi və qaraciyərdə

proteolizi stimula etməklə energetik materialın ödənilməsini təmin edirlər. Katexolaminlərin bu metabolik effektləri, həmçinin, hipoqlikemiyanın qarşısının alınması üçün vacib əhəmiyyət kəsb edir. Qanda şəkərin birdən aşağı düşməsi zamanı beyin qatında katexolaminlərin sekresiyası dərhal artır və onlar hipoqlikemiyanı qlükoqonla sinergik təsir edərək yox edirlər. Bundan başqa hər iki katexolaminlər adacıq hüceyrələri tərəfindən insulinin sekresiyasını zəiflədirlər ki, bunun hesabına bütün insulindən asılı proseslər tormozlanır. Bu effekt ekstremal şəraitdə qlükozanın yüksək qatılığının saxlanılmasına xidmət edir.

**Reseptor sistemlər.** Adrenalin və noradrenalinin ən azı iki reseptoru mövcuddur – alfa və beta-reseptorlar. Bu tiplərin hər biri formakoloji preparatlarla uyğunluğa görə sonradan alfa1-, alfa2-, beta1-, beta2-reseptorlara ayrıla bilər. Reseptor növlərinin bu cür müxtəlifliyi katexolaminlərin müəyyən orqana yüksək spesifik təsirini izah edir. Belə ki, məsələn qarın boşluğunda damarların yığılması alfa reseptorla əlaqədar olduğu halda, metabolik effektlər və əzələlərdə olan damarların genişlənməsi beta reseptorlarla bağlıdır. İnsulinin sekresiyasının zəifləməsi alfa reseptorların iştirakı ilə olur, lipolitik təsir və ürək əzələsinə təsir isə beta reseptorla əlaqədar olur. Beta reseptorlarla əlaqədar katexolaminlərin təsiri adrenilatsiklazanın aktivləşməsi və tsiklik AMF-in II hüceyrədaxili vasitəçinin yaranması ilə əlaqədardır. Müxtəlif tip reseptorların mövcud olması kliniki vacib əhəmiyyətə malikdir, belə ki, bu reseptorları blokada edən maddələrdən ürək-damar xəstəliklərinin və orqanlarının qan ilə təchizatının pozulmasında müalicə üçün istifadə olunur.

**Böyrəküstü vəzinin beyin qatının peptidləri.** Bu yaxınlarda müəyyən olundu ki, böyrəküstü vəzinin beyin qatının hüceyrələri adrenalin və noradrenalinə başqa MSS-də və mədə-bağırsaq traktında tənzimləmə funksiyasını yerinə yetirən peptidlər hazırlayır. Bu peptidlərdən müasir dövrə qədər P-maddəsi, iştəqial vazoaaktiv polipeptid, samostatin, beta-enkefalin və xolesistokininə oxşar maddələr idendifikasiya olunur..

**Böyrəküstü vəzilərin qabıq maddəsi.** Böyrəküstü vəzilərin

qabıq maddəsi üç zonadan ibarətdir, nəinki, morfoloji baxımdan ayrılmış, eləcə də müxtəlif fizioloji funksiyaları yerinə yetirən 3 zonadan ibarətdir ki, bunlar morfoloji cəhətdən bir-birindən fərqlənir:

- 1) Xarici-yumaqcıqlı zona;
- 2) Ondan altda yerləşən dəstəli zona;
- 3) Daxili-torlu zona.

Bu zonalar müxtəlif hormonlar hazırlayır. Torlu zonada əsasən androgenlər, həmçinin qlükokortikoidlər, dəstəli zonada qlükokortikoidlər, yumaqcıqlı zonada mineralokortikoidlər hazırlanır.

Böyrəküstü vəzilərin qabıq maddəsində külli miqdarda hormonlar hasil olunur. Yalnız onlardan bir hissəsi – təxminən 80 hormon yaxşı tədqiq olunmuşdur. Onları 3 qrupa bölmək mümkündür: cinsiyyət hormonları, mineralokortikoidlər, qlükokortikoidlər. Böyrəküstü vəzilərin qabığında hasil olunan hormonlar bir çox hallarda steroidlərdirlər: onlardan bir çoxu qana daxil olan hormonların sonuncu formalarının sələfləridirlər.

Böyrəküstü vəzilərin qabığında orqanizmin cinsindən asılı olmayaraq həm kişi, həm də qadın cinsiyyət hormonları hasil olunur. Müvafiq cinsiyyət vəzilərində əmələ gələn hər hansı bir cins üçün səciyyəvi olan hormonlar böyrəküstü vəzilərin qabığı ilə ifraz olunan cinsi hormonların ifraz olunması səviyyəsini artırır. Torşəkilli zona tərəfindən ifraz olunan esterogenlər, androgenlər və progesteronlar böyrəküstü vəzilərin cinsi hormonlarıdır. Çox güman ki, məməlilərdə androgenlər əsas cinsiyyət hormonlarıdır. Onların təsir altında heyvanın cinsinə müvafiq olaraq tüklərin artımı, əzələlər ilə skeletin inkişafı baş verərək xarici cinsiyyət orqanları diferensiasiya edərək, orqanizmin müvafiq cinsiyyət davranışı formalaşır.

Bəzi hallarda böyrəküstü vəzilərin şişli zədələnməsi nəticəsində cinsiyyət hormonlarının ifrazı kəskin şəkildə artaraq uşaqlarda erkən cinsiyyət yetişkənliyi başlanır. Qadınlarda hipernefriyanın inkişafı zamanı qadınlarda aybaşı dövrü başa çataraq kobud kişi səsi əmələ gəlir. Şişin kəsilməsi bu patoloji

təzahürləri aradan qaldırır.

Böyrəküstü vəzi qabığının mineralokortikoidləri qanda qeyri-üzvi ionların, orqanizmdə su ilə mineral duzlar mübadiləsinin miqdarının tənzimlənməsində fəal şəkildə iştirak edirlər. Onlardan yaxşı tədqiq olunmuş ionlar yumaqcıqlı zonanın ifraz etdiyi 11-dezoksikortikosteron və aldosterondur. Birincisi – orqanizmdən  $\text{Na}^+$  ionlarının, xloridlərin və suyun çıxarılmasını müvafiq şəkildə azaldaraq,  $\text{K}^+$  ionları ilə fosfatların xaric olunması prosesini gücləndirir. 11-dezoksikortikosteron  $\text{Na}^+$ ,  $\text{H}^+$  və  $\text{K}^+$  ionlarının xaric olunması əvəzində reabsorbsiyanı stimullaşdıraraq Henle ilgəyinin yuxarı sahəsinə və distal kanallara təsir göstərir. Bu hormonun kifayət qədər olmaması zamanı  $\text{Na}^+$  ionlarının orqanizmdən ifraz olunması proseslərinin əhəmiyyətli şəkildə güclənməsi baş verir. Orqanizmdə  $\text{Na}^+$  və  $\text{K}^+$  mübadiləsinin tənzimlənməsində əhəmiyyətli rol aldosterona məxsusdur. Onun insan qanında miqdarı 0,08 mkq/100 ml təşkil edir.

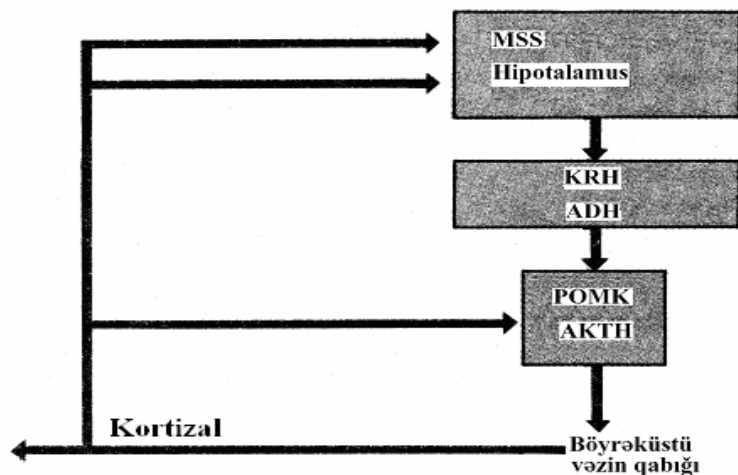
Böyrəküstü vəzilərin qabıq maddəsinin dəstəli zonasında hasil olunan qlükokortikoidlərə antiiltihabi fəaliyyətə malik olan kortizon və hurokortizon aiddir. Bu hormonların təsiri altında amin turşularının dezaminləşməsi proseslərinin sürətlənməsi və onların azotsuz qalıqlarının karbohidratlara çevrilməsi yolu ilə qaraciyərdə qlikogenin miqdarı artır.

Qlikokortikoidlər yağlar mübadiləsinə təsir göstərirlər: onların təsiri altında yağın yağ deposundan səfərbər olunması və ondan enerji mübadiləsi reaksiyalarında istifadə olunması prosesi güclənir. Qlükokortikoidlər orqanizmdə su ilə elektrolitlərin paylanması, su-duz mübadiləsinin tənzimlənməsində iştirak edirlər. Kartizonun təsir altında iltihab və allergiya reaksiyalarının zəiflənməsi başlayır.

Böyrəküstü vəzi qabığında hormonların ifrazat intensivliyi orqanizmin fizioloji tələbatlarının dəyişməsi zamanı dəyişikliyə məruz qalır. Böyrəküstü vəzi qabığında hormonların təşkili proseslərinə xüsusilə güclü stimullaşdırıcı təsirə hipofizdə hasil olunan AKTH hormonu malik olur. AKTH böyrəküstü vəzi qabığı hormonlarının bütün üç qrupunun ifraz olunmasına yardım

edərək, qlükokortikoidlərin ifrazına xüsusilə güclü təsir göstərir. Hipofizektomiya zamanı heyvanlarda böyrəküstü vəzi strukturlarının dəstəli və torşəkili zonalarının atrofiyası müşahidə olunur.

**Qlükokortikoidlər. Sekresiyasının tənzimlənməsi, sintezi və maddələr mübadiləsinə təsiri.** Müəyyən hipotalamik neyronlar iri peptid (41 amin turşu qalıqlı)-kortikotropin-rilizinq-hormon (KRH) hazırlayır. Bu neyropeptid qapı sistemi damarına daxil olur, hipofizin ön payına gəlir və burada AKTH-nun sekresiyasını stimule edir. AKTH hipofiz vəzisinin ön payından qana buraxılır, böyrəküstü vəzilərin qabıq qatına gəlir və onun hüceyrələrində qlükokortikoidlərin yaranmasını stimule edir. İnsanda vacib qlükokortikoid *kortizol* hesab olunur. O, orqanizmdə çoxlu funksiyalar yerinə yetirir. Həmçinin hipofiz və hipotalamusun sekretor aktivliyini zəiflədir. Bu halda o, «-» əks əlaqə prinsipi ilə təsir edir və bununla da KRH və AKTH-nun sekresiyasına aid olan tənzimləmə zəncirini qapayır. Bu tənzimləmə sisteminin sxemi şəkil 7.14-də verilib.



**Şəkil 7.14.** Hipotalamus-hipofiz-böyrəküstü vəzin qabıq sistemi. Bu sistemin tarazlığı ətraf mühit faktorlarından-xüsusilə stress faktorlarından pozula bilər.

Ekstrahipotalamik strukturlardan, xüsusilə orta beyin və limbik

sistemdən emosiyalar haqqında informasiya, ağrı hissiyatı və s. haqqında informasiya hipotalamusa, oradan isə AKTH sintez edən hüceyrələrə ötürülə bilər.

**Kortizolun səviyyəsinin dəyişməsi.** AKTH-bu böyrəküstü vəzlərin qabığına kortizolun sintez və sekresiyasını stimule edən trop hormondur. Sutka ərzində kortizolun qanda konsentrasiyası dəyişikliklərə məruz qalaraq sirkadion (sutkalıq) ritmə tabe olur. Səhər saatlarında kortizolun konsentrasiyası gecə saatlarına nisbətən çoxdur. Belə ki, bu dəyişmə yuxu rejimindən deyil, sutkanın vaxtından asılı olur. Yuxu rejimi pozulmuş insanlar üzərində (məsələn, növbəli iş rejimində işləyənlərdə) aparılan təcrübələr göstərmişdir ki, sirkadion ritm bu cür dəyişikliklərə tədricən uyğunlaşır. Buradan belə çıxır ki, səhər saatlarında kortizolun yüksək səviyyəsi fiziolojidir, ancaq bu səviyyənin günortadan sonra və ya gecə vaxtlarında müşahidə edilməsi artıq patologiyaya işarədir.

Peptid hormonlar bioloji aktiv formada sintez olunurlar, onlar daha iri molekullu sələflərdən ayrılırlar. Bir qədər əvvəl AKTH-nun sələfinin amin turşu ardıcılığı müəyyən olunub. AKTH 39 amin turşu qalıqından ibarət olduğu halda, bu molekula beta *endorfin* və alfa-melanosit-stimule edən hormon – MSH adlı endogen opioid peptidin aminturşu ardıcılığına malikdir. Bu halda, bu sələfin sintezi genetik proqramlaşdırılmış hüceyrələri AKTH hüceyrələr (sintez edən) deyil, propiomelanokortin-sintez edən hüceyrələr POMX-hüceyrələr adlandırmaq lazımdır. Bu hüceyrələrdə bir yüksək molekullu sələfdən 3 maddə-beta-endorfin, alfa-MSH, AKTH yaranır. Başqa sözlə, klassik AKTH-hüceyrələr əslində POMX-sintez edən POMX-hüceyrələrdir. Baxmayaraq ki, bu hüceyrələr alfa-MSH, beta-endorfinlə sintez edirlər, onlar hormon kimi müəyyən rol oynayırlar. Ona görə bu hüceyrələrin sekresiyasının vacib məhsulu AKTH-dir.

## 7.8. Qlükokortikoidlərin maddələr mübadiləsinə təsiri

Qanda kortizolun yüksək səviyyəsinin təsirindən amin turşuları

qlükoza yaranması ilə metabolizə olunurlar. Belə ki, orqanizmdə amin turşularının azad olması əzələ zülallarının parçalanması nəticəsində olur. Bütövlükdə bu prosesə kortizolun zülallara katobolik təsiri kimi baxırlar. Bundan başqa qlükokortikoidlər bədənin bütün hüceyrələri tərəfindən qlükozanın qəbulu və istifadəsini zəiflədir, yəni qanda qlükozanın qatılığını artırmaqla insulinə əks effekt göstərir (ona görə də qlükokortikoidlərin çoxlu yaranması diabetin səbəbi ola bilər). Qlükokortikoidlər katobolik təsirdən əlavə antianabolik təsirə malikdir. Qlükokortikoidlərin təsiri ilə xüsusilə əzələ zülallarının sintezi artır. Belə ki, qlükokortikoidlər aminturşularının mənimsənilməsini artırır, hansı ki, bu aminturşuları qlükozanın (qlükoneogenez) və ya qaraciyər zülallarının sintezi üçün istifadə olunur. Qlükokortikoidlər, həmçinin lipid mübadiləsində də iştirak edir. Onların təsiri altında triqliseidlərin parçalanması gedir və qanda yağ turşularının miqdarı artır. Qlükokortikoidlərin təsiri altında qlükozanın piy hüceyrələri tərəfindən udulması zəifləyir, nəticədə onlarda az triqliseridlər yaranır ki, bu da bədənin piy ehtiyatının azalmasına səbəb olur.

**Stressə qarşı reaksiya.** Fizioloji şəraitdə qlükokortikoidlərin sadalanan metabolik effektləri balanslaşdırıb vacib olan vaxtda onlar orqanizmi energetik material ilə təmin edirlər. Qlükokortikoidlərin bu rolu böyük həyati əhəmiyyət daşıyır, ona görə də kəskin stress zamanı ilk növbədə hipotalamo-hipofizor-böyrəküstü vəzi sistemi fəallaşır. Stress zamanı kortizolun qandakı səviyyəsi tez artır. Ancaq bu və ya digər stress faktorunun yenidən və ya uzunmüddətli təsiri zamanı hipotalamo-hipofizor-böyrəküstü vəzi sistemi yavaş-yavaş sönmür, zəifləyir, dayanır, yəni bu təsirə uyğunlaşır.

Böyrəküstü vəzi, hipotalamus və hipofiz vəziləri arasındakı funksional əlaqəni, daha ətraflı Kanada endokrinoloqu Hans Sele öyrənmişdir. Onun tərəfindən elmə məlum olmuşdur ki, yanıqlar, bədbəxt hadisələr, psixi gərginlik və s. adrenokortikotrop (AKTH) hormonunun, o isə qlükokortikoidlərin ifrazını sürətləndirir. Göstərilən amillərin təsiri uzandıqda qlükokortikoidlər tükənir və

nəticədə ağır vəziyyət meydana çıxır. Selye belə ağır vəziyyəti «gərginlik» və ya «stress» adlandırmış və onu üç dövrə və ya fazaya bölmüşdür:

1. *Həyəcan fazası* – bu fazada xoşagəlməz qıcıq sistemə təsir edərək adrenokortikotrop və qlükokortikoidlərin ifrazını artırır;
2. *Rezistenlik və stabillik fazası* – bu dövrdə qlükokortikoidlərin çoxalması orqanizmin xoşagəlməz hala qarşı davamlılığını artırır ki, nəticədə normal vəziyyət bərpa olunur.
3. *Tükənmə fazası* – bu fazada qlükokortikoidlər tükənir, hətta ölüm də baş verə bilər.

Kortizolun stress zamanı digər vacib funksiyası böyrəküstü vəzinin beyin maddəsindən – katxolaminlərdən adrenalini və noradrenalini qana buraxmasıdır ki, bunlar damarların sayı əzələsinin və skelet əzələsinin yığılmasına səbəb olur. Bunun nəticəsində əzələlərə  $O_2$  və qida maddələri ilə zəngin qanın çoxlu miqdarda daxil olması təmin olunur. Katxolaminlərin bu təsiri yalnız kortizolun iştirakı ilə meydana çıxır. Ona görə kortizol skelet əzələlərinə təsir etmir, o, katxolaminlərin təsirinə imkan yaradır. Ona görə onun təsiri permissiv, yəni icazəverici təsir adlanır.

Kimyəvi quruluşca qlükokortikoidlər mineralokortikoidlərə yaxındırlar. Ona görə onlar mineralokortikoidlər kimi həmişə zəif ikincili təsir göstərir.

**Farmakoloji aspektləri.** Qlükokortikoid təsirinə malik olan maddələr müasir dövrdə dərman preparatları kimi işlədilir. Onların təsirinin farmakoloji və fizioloji əsaslarını bilmək lazımdır. Qlükokortikoidlərin orqanizmdə artıq miqdarda yaranması və ya onu çoxlu miqdarda vurduqda yuxarıdakı effektlər gücləşmiş formada görünəcək. Zülalların parçalanması əzələ distrofiyasına, sümüklərdə zülal matriksinin dağılması isə patoloji vəziyyətə – osteoporoza gətirə bilər. Bununla əlaqədar olaraq qlükozanın yaranması, onun qanda qatılığı artır, nəticədə onlar qaraciyərdə qlikogenə çevrilirlər. Belə ki, bu proses

insulinin miqdarı kifayət qədər olduğu vaxt optimal gedir, insulinin sekresiyası qlükokortikoidlərdə zəiflədir. Qlükokortikoidlərin orqanizmdə yüksək səviyyəsi nəticəsində orqanizmdə perediabetik (diabetdənəvvəlki) inkişaf baş verir.

**İltihaba qarşı əks təsiri.** Bütün qlükokortikoidlər xəstəlik proseslərinin inkişafının zəifləməsinə bir neçə yolla təsir edir. İstənilən xəstəlik 3 simptomla müşahidə olunur: 1) Qızartı-xəstə sahəyə qanın çoxlu axması ilə yaranır. 2) Şişkinlik – xəstə sahədə kapilyarların keçiriciliyinin artması və hüceyrə arası sahəyə mayenin daxil olması ilə yaranır. 3) Ağrı hissi – bu iki prosesin nəticəsində toxumaların qıcıqlanmasından yaranır. Bütün bu 3 simptom qlükokortikoidlərin təsiri ilə aradan qaldırılır.

Bununla yanaşı qlükokortikoidlər antitellərin yaranmasını zəiflədir ki, bu da orqanizmin infeksiyaya qarşı müdafiə reaksiyasının pozulmasına gətirir. Azmüddətli stress zamanı bu effekt nəzərə çarpmayandır. Ancaq kortizolun yüksək səviyyəsinin uzunmüddətli saxlanması zamanı bu aydın görünür. Qlükokortikoidlərin bu təsiri klinikada orqanizmin allergik reaksiyasının aradan qaldırılmasında və transplantatların immun təsirinin qarşısının alınmasında istifadə olunur. Qlükokortikoidlərin sadalanan effektləri onu izah edir ki, qlükokortikoid təsirə malik dərman preparatları tibdə geniş tətbiq olunur. Bu preparatları təyin edərkən həkim nəzərə almalıdır ki, qlükokortikoidlər iltihabi prosesləri zəiflətməklə yanaşı orqanizmin müdafiə reaksiyasını (immuniteti) zəiflədir. Qlükokortikoidlər xəstəliyin yalnız simptomlarını aradan qaldırır və bakteriosid təsirə malik deyil və onların istifadəsi zamanı bakterial infeksiya «maskalana» bilər. Ona görə qlükokortikoidlər qəbul edən xəstə nəzarət altında saxlanmalıdır. Qlükokortikoidlərin digər arzuolunmayan əlavə təsirlərinə aşağıdakılar aiddir: mədə xorasının sağlması zamanı və ya toxumaların digər daxili zədələnməsi zamanı yaranan qaysağın yaranmasını tormozlayır. Bundan əlavə qlükokortikoidlər mədədə duz turşusunun (NaCl) sekresiyasını stimula etdiyinə görə mədə xorası olan xəstələrə qəbul etmək olmaz.

**Böyrəküstü vəzin androgenləri.** İnsanın bütün həyatı boyu böyrəküstü vəzin torlu zonasında androgenlərin böyük miqdarı hazırlanır. Androgenlər içərisində böyük aktivliyə testosteron malikdir. Androgenlər arasında daha vacib olanı dehidroepiandrosterondur. Qadınlarda bu androgen böyrəküstü vəzilərdə fizioloji şəraitdə sintez olunur. Belə ki, bəzi patoloji vəziyyətdə onu çoxlu miqdarda yumurtalıqlar sekresiya edir. Kişilərdə androgenlərin 2/3 hissəsini toxumluqlar, 1/3 hissəsini isə böyrəküstü vəzi sekresiya edir. AKTH-nun yüksək konsentrasiyası nəinki qlükokortikoidlərin (az miqdarda mineralokortikoidlər) həm də androgenlərin sintez və sekresiyasını stimula edir.

AKTH-nun yuxarıda sadalanan təsirləri adrenogenital sindromun (həmçinin anadangəlmə hiperplaziya adlandırılır) inkişafında mərkəzi rol oynayır. Bu xəstəlik zamanı kortizolun yaranması müəyyən qədər və ya tamamilə ferment çatışmazlığından blokada olunur. Yəni kortizolun normal şəraitində həyata keçirilən «-» əks əlaqə iştirak etmir. Buna görə hipotalamus çoxlu KRH sintez edir ki, bu da hipofizin çoxlu AKTH sekresiya etməsinə gətirir.

Böyrəküstü vəzin ferment çatışmazlığı zamanı kortizol lazımı miqdarda yaranmır, ancaq digər steroidlər artıq miqdarda sekresiya olunur, o cümlədən androgenlər. Androgenlərin artıqlığı qadın genotipinə malik döldə kişi genotipinin inkişafına gətirir. Adrenogenital sindrom müxtəlif səviyyədə ola bilər və bəzi hallarda aldosteronun aşağı sekresiyası ilə əlaqədar duzların itirilməsi ilə müşayiət olunur. Bəzən ferment çatışmazlığı daha gec yaşlarda əks olunur və xəstəliyin simptomları yalnız cinsi yetişkinlik və ya onun qurtarmasından dərhal sonra (gecikmiş adrenogenital sindrom) üzə çıxır. Elə hallar da məlumdur ki, məlum olmayan səbəblərdən böyrəküstü vəzinin qabıq qatı androgenlərin yüksək miqdarını sekresiya edir (çox vaxt dehidroepiandrosteronu), halbuki, bu vaxt kortizolun sintezində iştirak edən fermentlərin çatışmazlığı əlaməti olmur. Qadınlarda bu hallarda kişi tipli tüklənmə (virsutizm) və

irilizosiyanın digər simptomları olur (klitorun böyüməsi və s.)

**Mineralokortikoidlər.** Onlar böyrəküstü vəzin yumaqcıqlı zonada sintez olunurlar. Bu qrupun daha vacib nümayəndəsi aldosterondur.

O, elektrolit mübadiləsinin və su balansının tənzimində iştirak edir. Aldosteron böyrək kanalcıqlarında Na-un reabsorbsiyasını artırır, hansı ki, əlaqə eyni zamanda aldosteron  $K^+$ -un xaricə buraxılmasına şərait yaradır. Anoloji təsiri o, bağırsaqlarda, tüpürək vəzilərinə ionların və suyun nəqlinə göstərir.

Aldosteron ifrazı artdıqda böyrəklərdən natriumun geriye sorulması, bu isə öz növbəsində qanda və toxumalarda natrium xlorun miqdarının çoxalmasına, sonuncu isə orqanizmdə suyun çoxalmasına səbəb olur. Bu isə orqanizmdə osmotik və qan təzyiqinin yüksəlməsinə səbəb olur. Bu hal odem və alkoloza səbəb olur, ona görə də, bəzən mineralokortikoidləri «iltihab hormonları» da adlandırırlar.

Qanda Na ionlarının artması aldosteronun sekresiyasını ləngidir, azalması isə onu artırır. Bu funksiyalar hipotalamusun nəzarəti ilə həyata keçirilir. Əgər hipotalamus cərrahi yolla dağıdılsa, Na və K ionlarının qanda azlığı və çoxluğu mineralokortikoidlərin ifrazını dəyişmirlər. Hipotalamus aldosteron tənzimini vegetativ sinir sistemi və humoral yolla tənzimləyir.

Aldosteronun sintez və sekresiyasının tənzimlənməsi bir neçə yolla olur. Birincisi aldosteronun sekresiyası qanda Na-un çatışmamazlığı ilə və K-un yüksək miqdarı şəraitində artır. İkincisi əgər qanda Na-un qatılığının azalması böyrəkdə qanaxma ilə müşayiət olunursa, böyrəklərin afferent damarlarının epitelial hüceyrələri *renin* buraxır. Onun təsirlə angioenzinogendən (qaraciyərdə yaranan qlobulin) angiotenzin I əmələ gəlir. Qanda və ağciyərlərdə olan və çevirici fermentlər adlandırılan peptidazaların təsiri ilə dekapeptin angiotenzin I aktiv oktapeptid-angiotenzin II-yə çevrilir. Hansı ki, bu əlavə amin turşu qalıqlarının ayrılmasından angiotenzin III-ə çevrilə bilər. Angiotenzin II iki təsirə malikdir-damarların ayrılmasını və aldosteronun sekresiyasını

stimulə edir. Aldosteron distal kanalcıqlarında və yığıcı borucuqlarında Na-un reabsorbsiyasını artırmaqla böyrəklərdə suyun saxlanılmasını artırır.

Reninin sekresiyası, həmçinin katexolaminlər və peptidlərin böyrəküstü vəzinin beyin qatından ifrazı ilə həyata keçirilə bilər. Reninin sekresiyasına karotid sinusunda yerləşmiş baro reseptorların qıcıqlanması, həmçinin simpatik sinir sistemini stimulə edən digər daxili və ya xarici faktorlar səbəb ola bilər.

## 7.9. Steroid hormonların qısa xarakteristikası

**Quruluşu və sintezi.** Steroid hormonlar lipid təbiətli birləşmələrdir. Bütün steroidlərin sələfi xolesteroldur. Desmoplazmanın ferment sisteminin təsiri ilə xolesterolun yan zəncirlərinin parçalanması nəticəsində steroid hormonların hamısı üçün ümumi olan sələf-preknenolon yaranır ki, o, zəif progesteron təsirə malikdir. Preknenolon steroidlərin biosintezinin aralıq məhsuludur və qanda praktiki olaraq tapılmır. Yumurtalıqda o proqesterona çevrilir. Proqesteronun çox hissəsini sarı cisim və plasenta hüceyrələri sekresiya edir. Esterogenlərin sintezi androgenlərin mütləq əmələ gəlməsini (aralıq məhsul kimi) təmin edir. Böyrəküstü vəzinin qabığında preknenolon digər steroidlərə – mineralokortikoidlərə və androgenlərə çevrilir. Bütün androgenlər harada – böyrəküstü vəzi, toxumluq və yumurtalıqda əmələ gəlməsindən asılı olmayaraq steroidlərdilər.

**Sintezi, nəqliyyatı və parçalanması.** Digər hormonlar steroid hormonların sekresiyasını tənzimləyir. AKTH böyrəküstü vəzilərin qabıq maddəsi tərəfindən kortizolun sintez və buxarlanmasını və androgenlərin sintez və sekresiyasını stimulə edir. Angiotenzin (II) böyrəküstü vəzinin qabıq maddəsindən aldosteronun sintezi və qana buraxılmasını stimulə edir. FSH və LH estrogenlərin və progesteronun yumurtalıqın qranulez hüceyrələrində sintezinin artmasına səbəb olur. LH toxumluğun interstinal hüceyrələrində testosteronun yaranmasını stimulə edir.

Bütün lipidlər kimi steroidlər suda pis həll olur, ona görə

qanda onlar plazmanın zülalları ilə qeyri-kovalent birləşir, ancaq steroidlərin qanda miqdarı sərbəst şəkildə olur və bu sərbəst fraksiya bioloji aktivliyə malikdir. Bəzi steroidlər yalnız hədəf hüceyrələrinə daxil olduqdan sonra aktiv birləşmələrə çevrilir. Belə ki, məsələn, testosteron bu strukturların hüceyrələrində 5-alfa-dihidrotestosterona çevrildikdən sonra aktivliyi əldə edir. Eyni zamanda əks əlaqə prinsipi üzrə mərkəzi sinir sistemində signal testosteronun özü ilə təmin olunur. Burada o, testosteronun reseptorları ilə birləşir. Həm dişi, həm erkəklərin mərkəzi sinir sistemində testosteronu aromatlaşdıran fermentlər – aromatozalar mövcuddur. Qandakı steroid hormonların əsas hissəsi hədəf hüceyrəsi ilə təsirdə olur və qlukuronidə çevrilməsi nəticəsində inaktivləşir. Hormonlar bu şəkildə suda yaxşı həll olur və böyrəklərlə xaric oluna bilir.

Böyrəküstü vəzinin qabıq maddəsinin hipofunksiyası zamanı Adisson xəstəliyi inkişaf edir. Bu xəstəliyi 1855-ci ildə ingilis alimi Tomas Adisson öyrənmişdir və onun adı ilə Adisson xəstəliyi adlanır. Dəri kəskin piqmentləşdiyi üçün bürünc və ya tunc xəstəliyi də adlanır. Bu xəstəlik zamanı dəri tunc rəngində olur. Adisson xəstəliyi orqanizmdən külli miqdarda duzların xaric olunması, hüceyrədən kənar maye həcmnin azalması, qanaxmalar, əsəbilik, iştahın itməsi, qanda qlükozanın miqdarının azalması, dəridə külli miqdarda melanin piqmentinin toplanması, eləcə də mədə-bağırsaq traktı funksiyaları müxtəlif cür pozulması ilə xarakterizə olunur.

### 7.10. Mədəaltı vəzi

Mədəaltı vəzi qarışıq vəzilərdən olub, axacaqları olan hissəsi həzm şirəsi, axacaqları olmayan hormon hazırlayır. Hormon hazırlayan hüceyrələr vəzidə adacıqlar şəklində paylanmışdır. Bu adacıqlar onları 1869-cu ildə ilk dəfə kəşf etmiş alimin adı ilə Langerhans adacıqları adlanır.

1889-cu ildə alman alimləri Mering və Minkovski mədəaltı vəzinin xarici sekresiya fəaliyyətinin həzm prosesində rolunu

öyrənmək məqsədilə ilk dəfə vəzini itin bədənindən ekstripatsiya etmişlər. Bu zaman diabet xəstəliyinin əlamətlərini müşahidə etmişlər. Belə ki, qanda qlükozanın miqdarı artır, sidiklə şəkər ifraz olunmağı başlayır. Mədəaltı vəzini yenidən bədənə transplantasiya etdikdə diabetin əlamətləri yox olmuş, qanda qlükozanın səviyyəsi normallaşmışdır.

Şəkərli diabet xəstəliyinin əsas əlaməti qanda şəkərin miqdarının normadan (80-120 mq% və ya 4,44-6,66 mmol/l-dən) çox olmasıdır. Çox olmasına, *hiperqlikemiya*, az olmasına *hipoqlikemiya* deyilir.

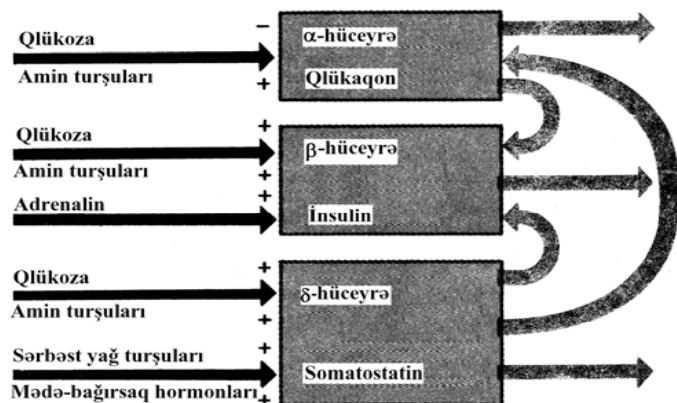
Diabet zamanı orqanizmdən xaric olan sidiyin miqdarı xeyli artır (*poliuriya*), bu xəstələr çox su içirlər (*polidipsiya*). Mədəaltı vəzin hormonunu almaq o qədər də asan olmamışdır. Belə ki, ilk dəfə 1923-cü ildə rus alimi L.V.Sobolyevin təklif etdiyi üsulla (mədəaltı vəzin onikibarmaq bağırsağa açılan axacaqlarını bağlamağı təklif etmişdir) Kanada alimi Bantiq və tələbəsi Best Langerhans adacıqlarından insulin preparatını aldılar.

Orqanizmdə insulin çatışmamazlığı qanda qlükozanın miqdarının kəskin şəkildə çoxalması ilə nəticələnərək, şəkər diabeti xəstəliyinin inkişaf etməsinə şərait yaradır. Diabet xəstəliyinə yoluxan xəstələrdə qanda külli miqdarda şəkərin olmasına baxmayaraq orqanizmin toxumaları onu mənimsəməyərək, əsas enerji mənbəyi olan qlükozaya qarşı daima çatışmamazlıq hiss edirlər. Bu orqanizmin digər enerji mənbəyi olan yağlarla zülallardan istifadə olunması ilə nəticələnir.

**Mədəaltı vəzin hormonları.** Qanda şəkərin normal səviyyəsinin saxlanmasında iştirak edən hormonlar – insulin, qluqaqon və samotostatin-mədəaltı vəzin Langerhans adacıqlarında (alfa, beta, qamma hüceyrələr adlanan hüceyrələrdə) sintez olunur. Adacıqların 60%-i insulin hazırlayan beta hüceyrələr, 25%-i qluqaqon sintez edən alfa hüceyrələr, 15%-i samostatın sintez edən qamma hüceyrələrdir. Qeyd olunan hormonların sekresiyasını müəyyən edən tənzimləyicilər və sekresiyanın qida maddələrindən və parakrin təsirindən asılılığı şəkil 7.15-də göstərilib. Adacıq hüceyrələrinin normal fəaliyyəti üçün tireoid və cinsi hormonların,

həmçinin kortikosteroidlərin normal səviyyəsi vacibdir.

Qanda qlükoza və amin turşuların miqdarının yüksək olmasına cavab olaraq insulinin sekresiyası stimulə olunur və adrenalin onun azalmasına təsir edir. Alfa hüceyrələrin sekretor aktivliyi qanda qlükozanın yüksək qatılığı ilə zəifləyir və onun azalması ilə stimulə edilir. Amin turşuları qlükozaya nisbətən əks təsir göstərir. Alfa hüceyrələr tərəfindən sekresiya edilən qlükaqon parakrin yolla təsir edərək beta hüceyrələr tərəfindən insulinin sekresiyasını zəiflədir. Samatostatinin sekresiyası qlükozanın, amin turşularının və yağ turşularının, həmçinin mədə-bağırsaq sisteminin hormonlarının yüksək səviyyəsi ilə stimulə edilir. Samotostatin parakrin yolla beta hüceyrələr tərəfindən insulinin sekresiyasını zəiflədir. Mədəaltı vəzin hormonları haqqında cədvəl 7.1-də daha ətraflı məlumat verilmişdir.



Şəkil 7.15. Adacıq hüceyrələrinin fəallığının tənzimi.

Cədvəl 7.1

**Mədəaltı vəzinin hormonları və onların mübadilə proseslərinə təsiri**

Vəz	Hüceyrələri	Hormonları	Təsir yeri	Fizioloji effekti
Mədəaltı vəzi	β-betta	insulin	bütün orqanizm	Orqanizmin bütün hüceyrələrində qlükozanın mənimsənilməsinə tənzim edir, sinir hüceyrəsi müstəsnaqlıq təşkil edir.
Langerhans adacıqları	α-alfa	qlükaqon	qaraciyər	Qlükogenin qlükozaya çevrilməsini təmin edir.
	γ-qamma	samostostatin	hipofiz və digər toxumalar	Boy hormonun, insulin, qlükaqon, mədə-bağırsaq traktının peristaltikasını zəiflədir. Həzm sisteminin aktivliyini zəiflədir.
	vəzi axacaqlarının epitelindən	lipokain	qaraciyər	Yağ turşularının oksidləşməsini və mənimsənilməsini təmin edir
		vaqotonin	MSS, sümük sistemi	Parasimpatik S.S. fəal eretro-poezi təmin edir.
		sentropenin	Tənəffüs mərkəzini oyadır, bronxları genəldir	Bronxları genəldir, oksigenin daşınmasını artırır.
		kallikrein	Əzələ, dəri, qaraciyər	Arterial və kapilyarların mənəfəzinin genəldir.
		retardin		Hiperfunksiyasında fəaliyyətini ləngidir.

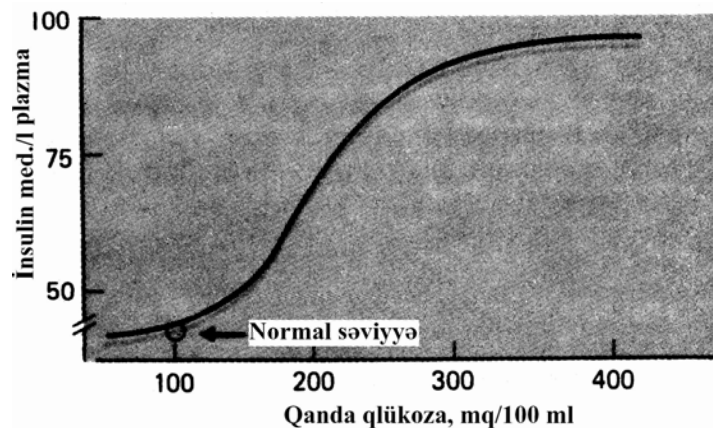
**7.11. Insulin. Kimyəvi quruluşu və qanda şəkərin səviyyəsinə təsiri**

Mədəaltı vəzinin beta hüceyrələrində yaranan insulin iki zəncirdən ibarət polipeptiddir. A zənciri 21 amin turşu qalığından ibarətdir və 30 amin turşusundan ibarət B zənciri ilə disulfid körpücüyü ilə birləşir. Müxtəlif növ heyvanların insulinini amin turşu tərkibinə görə yalnız azca fərqlənir və eyni bioloji təsirə malikdirlər. İnsulinin qanda miqdarı normada 0,8-1,0 q/l-dir. Kar-

bohidrat qəbul etdikdən sonra qanda şəkərin səviyyəsinin artması insulinin mədəaltı vəzindən qana xaric olmasına səbəb olur. İnsulinin təsiri ilə orqanizmin, demək olar ki, bütün hüceyrələri tərəfindən qlükozanın udulması artır və onun qanda qatılığı yenidən azalır.

Qlükozanın normal qatılığında (təxminən 100 mq/100 ml) plazmada insulin demək olar ki, praktiki olaraq tapılmır, ancaq qanda şəkərin miqdarının artması ilə insulinin qatılığı fizioloji şəraitdə birdən qalxır.

**İnsulinin qaraciyərdə qlükoza mübadiləsinə təsiri.** Qaraciyər qlükozanı ehtiyat şəkildə saxlayan orqanizmin orqanlarından biridir. Qlükoza qaraciyər hüceyrələrinə sərbəst diffuziya edə bilər və qanda onun səviyyəsi azaldıqda ordan sərbəst çıxıb qana daxil ola bilər. Qaraciyər hüceyrələrində insulinin təsiri ilə qlükoza qlükogenə çevrilir və onun qandakı miqdarı azalır. İnsulinin əsas biokimyəvi effektivliyindən biri qaraciyər hüceyrələrinə daxil olan qlükozanın fosforlaşmasını katalizə edən qlükakinazanın aktivləşdirməsidir. İnsulin digər fermentləri də aktivləşdirir, o cümlədən, fosfofruktokinazanı və qlükogensintetazanı aktivləşdirir, hansı ki, onlar fosforlaşmış qlükozanın qlükogen əmələ gəlməsi ilə polimerləşməsinə təmin edir. Bunun köməyi ilə insulinin yüksək səviyyəsi qlükogenin qaraciyərdə qatılığını təmin edir (şəkil 7.16).



Şəkil 7.16. Qanda insulinin qatılığının qlükozadan asılılığı.

Qida qəbulundan sonra qlükogenin tez sintezi və qlükogenolizin zəifləməsi hesabına qanda artan qlükozanın qatılığı tez normal səviyyəyə qayıdır və insulinin də miqdarı normallaşır. Orqanizmə enerji lazım olanda qlükogen yenə də qlükozaya çevrilir. İnsulinin qanda qatılığı bu dövrdə çox azalır. Ona görə fosforelaza fəal vəziyyətdə olur və qlükogeni qlükozafosfata çevirir, hansı ki, qlükozafosfataza ilə defosforlaşır. Bu vaxt yaranan qlükoza hüceyrədən diffuziya yolu ilə sərbəst xaric ola bilər. Bu şəkildə qanda qida qəbulundan digər qida qəbuluna qədər keçən vaxt müddətində qlükozanın daimi səviyyəsi sabit saxlanılır. Normal qidalanmada qida ilə qəbul olunan qlükozanın 60%-i müvəqqəti qaraciyərdə saxlanılır, sonra qanda şəkərin miqdarı qlükogenin parçalanması ilə tez azad olub qana daxil olur.

**İnsulinin əzələ hüceyrələrində qlükoza mübadiləsinə təsiri.** İnsulinin qanda aşağı miqdarı zamanı əzələ hüceyrələri qlükoza üçün keçirici deyil və bütün lazım olan enerjini yağ turşularının oksidləşməsindən alırlar.

Qanda qlükozanın səviyyəsinin qalxması ilə insulinin qatılığının artması (qida qəbulundan sonra) əzələ hüceyrələrini qlükoza üçün keçirici edir. Sonra əzələ hüceyrəsində bu qlükozadan enerji mənbəyi kimi istifadə olunur. Lakin yüksək əzələ aktivliyi zamanı hüceyrə membranı insulinin iştirakı olmadan da qlükoza üçün keçirici olurlar. Bu halda işləyən əzələnin energetik substrat kimi qlükozaya olan tələbatı insulinin, hətta bazal səviyyəsində belə (ən az) təmin olunur. Bu mexanizm incəliyinə qədər hələlik öyrənilməyib. Belə ki, qida qəbulundan dərhal sonra, əzələlər fəal vəziyyətdə olmadığı halda yəni insulin və qlükozanın yüksək qatılığında belə onlarda da qlükogenin bir hissəsi saxlanılır. Yüksək tələbat zamanı bu qlükogen yenidən qlükozaya çevrilir və əzələ hüceyrələri tərəfindən istifadə olunur. Bir qayda olaraq qlükoza qana lazım olanda əksinə olaraq buraxılmır və qida qəbulundan sonra qanda şəkərin səviyyəsinin tənzimlənməsində rol oynayır. İnsulin əzələ hüceyrələrinin

səthindəki reseptorlarla əlaqəyə girərək qlükozanın membran vasitəsi ilə daşınma mexanizmini fəallaşdırır.

**Sinir hüceyrələrində qlükozanın mübadiləsi.** Mərkəzi sinir sisteminin hüceyrələri enerjiyə olan yüksək tələbatını demək olar ki, tamamilə qlükoza hesabına təmin edirlər. Belə ki, onun istifadəsi insulindən asılı deyil. İnsulin bu hüceyrələrin membranlarının qlükoza üçün keçiriciliyinə təsir etmir və bu hüceyrələrin ferment sistemini fəallaşdırır. Mərkəzi sinir sisteminin özünə lazım olan enerjinin qlükozanın oksidləşməsindən alması faktı nəyə görə qanda qlükozanın qatılığının kritik səviyyəsindən aşağı düşməsi (0,5-0,2 q/l) nəticəsində yaddaşın zəifləməsi və hətta komaya gətirə bilən hipoplükemik şokun yaranmasını başa düşməyə imkan verir. Bədənin əksər digər hüceyrələri insulinə cavabı əzələ hüceyrələri kimi verir.

**İnsulinin yağ mübadiləsinə təsiri.** Qaraciyər insulinin təsiri ilə yalnız məhdud miqdarda qlükogeni saxlaya bilər. Qaraciyərə artıq daxil olan qlükoza fosforlaşmaya məruz qalaraq bu yolla hüceyrədə saxlanılır, ancaq sonra qlükogenə deyil, yağa çevrilirlər. Yağa bu cür çevrilmə insulinin düzünə təsiri nəticəsində olur və bu vaxt yaranmış yağ turşuları qanla piy toxumasına daşınaraq orada hüceyrələr tərəfindən udulur və saxlanılır. Qanda yağlar lipoproteinlərin tərkibində saxlanılaraq artrosklerozun və onunla bağlı olan emboliya riski və infarktın inkişafında vacib rol oynayır. İnsulinin piy toxumasının hüceyrələrinə təsiri prinsip etibarilə onun qaraciyər hüceyrələrinə təsiri ilə uyğundur. Belə ki, qaraciyərdə yağ turşularının yaranması daha intensiv gedir və ona görə onlar qaraciyərdən, yuxarıda göstəriləyi yolla piy toxumasına gəlir. Toxumalarda yağ turşuları triqliseridlər formasında saxlanılır. İnsulinin piy toxumasına digər vacib təsiri onların qliserol ilə təmin olunmasıdır ki, bu triqliseridlərin sintezi üçün vacibdir. Qliserolun hər bir molekulu yağ turşularının 3 molekulu ilə retrefikasiya edə bilər, insulinin yağ mübadiləsinə yuxarıda göstərilən təsiri dönəndir və onun az qatılığında triqliseridlər

yenidən qliserol və sərbəst yağ turşularına parçalanır. Bu onunla bağlıdır ki, insulin hormonlara həssas olan mepazanı ingibirə edir və onun qatılığının aşağı düşməsi (insulinin) lipolizi aktivləşdirir. Triqliseridlərin hidrolizindən alınan sərbəst yağ turşuları qliserol ilə eyni vaxtda qana daxil olur və digər toxumalarda enerji mənbəyi kimi istifadə olunur. İnsulinin çatışmazlığı zamanı piy deposundan çıxmış yağ turşularının çox hissəsi yenidən qaraciyər tərəfindən udulur. Qaraciyər hüceyrələri, hətta insulin olmadan da triqliseridləri sintez edir. Ona görə onun çatışmazlığı şəraitində piy deposundan ayrılan yağ turşuları qaraciyərdə triqliseridlər şəklində toplanır. Məhz bu səbəbə görə insulin defisiti olan xəstələrdə, yəni şəkərli diabetdə baxmayaraq ki, ümumi arıqlama gedir, ancaq qaraciyərin piylənməsi baş verir. Qaraciyərdə yağ turşularının yüksək miqdarı aktivləşmiş sirkə turşusunun yaranmasına (asetil-KoA) gətirir. Belə ki, qaraciyər bütün asetil-KoA-m istifadə edə bilmir (enerji mənbəyi kimi) və o, asetosirkə turşusuna çevrilir və o qana buraxılır. İnsulinin kifayət qədər yüksək qatılığında periferik hüceyrələr asetosirkə turşusunu yenidən asetil KoA-ya çevirməyə qadirdilər ki, bu maddə onlar üçün enerji mənbəyi kimi istifadə olunur. Ancaq insulinin olmaması şəraitində bu çevrilmə olmur və asetosirkə turşusunun bir hissəsi beta-hidroksiyağ turşusuna və asetona çevrilir. Bu üç metabolit keton cisimləri adlanır və bu vaxt yaranan mübadilə pozğunluğu ketoz adlanır. Ketoz zamanı diabetik koma vəziyyətində xəstənin buraxdığı hava asetona iyi verir, qanın analizi isə metabolik astozu göstərir.

**İnsulinin zülal mübadiləsinə təsiri.** Qida ilə qəbul edilən zülallar amin turşularına qədər parçalanır ki, bunlar digər zülalların sintezində supstrat kimi istifadə olunur. Bu proses yalnız insulinin təsiri şəraitində optimal gedir. İnsulin hüceyrədə bir çox amin turşularının fəal daşınmasını təmin edir. Qida qəbulundan sonra hüceyrələrdə amin turşu qatılığının artması ribosomlarda zülal sintezinin stimule olunmasına səbəb olur. İnsulin zülalın sintezini stimule edir və nüvədə DNT-nin transkripsiyaya sürətini dolayı yolla artırır və bununla da RNT-nin yaranmasını da artırır. İnsulinə oxşar

təsiri boy hormonu göstərir, lakin o, digər qrup amin turşularının udulmasını aktivləşdirir. İnsulinin bütün bu effektləri birlikdə zülalın sintezinə şərait yaradır. İnsulinin olmaması əks təsir verir və orqanizmin zülal resurslarının tükənməsinə gətirir. Bu halda amin turşuları ya bilavasitə enerji substratı kimi, ya da qlükogenogenez prosesində istifadə olunur. Zülal sintezində insulin demək olar ki, boy hormonu kimi əhəmiyyətlidir, uşağın normal inkişafı hər iki hormonun normal münasibətində olur.

**Qlükaqon** – mədəaltı vəzinin adacıq toxumalarının  $\alpha$  hüceyrələri tərəfindən hasil olunan polipeptiddir. O insulinin antoqonistidir. Qlükaqonun təsiri altında qaraciyərdə və bəzi digər orqanlarda qlükogenin qlükozaya çevrilməsi prosesi fəal şəkil almağa başlayır. Qlükaqon qlükozanın təşkili ilə qlükogenin parçalanmasında iştirak edən fosforilazanın fəalaşması sayəsində qanda şəkərin miqdarının çoxalmasına yardım edir. Qlükaqon bütün bunlardan başqa toxumalarda qlükozanın turşulaşma prosesini stimullaşdırır. Müxtəlif heyvanlar qlükaqona qarşı müxtəlif həssaslığa malikdir: sürünənlər ilə quşlar qlükaqona qarşı xüsusilə həssasdırlar. Qlükaqon yağlar mübadiləsinə təsir göstərərək, yağın yağ toxumasında parçalanmasını stimullaşdırır.

Mədəaltı vəzi hormonlarının sekresiyası proseslərinə təsir göstərən amillər arasında qanda qlükozanın tərkibini və hər iki hormonların sekresiyasını stimullaşdıran adenohipofizin samototrop hormonunun miqdarını misal çəkmək mümkündür. Cinsiyyət vəziləri ilə böyrəküstü vəzi androgenləri də stimullaşdırıcı effektdə malikdirlər.

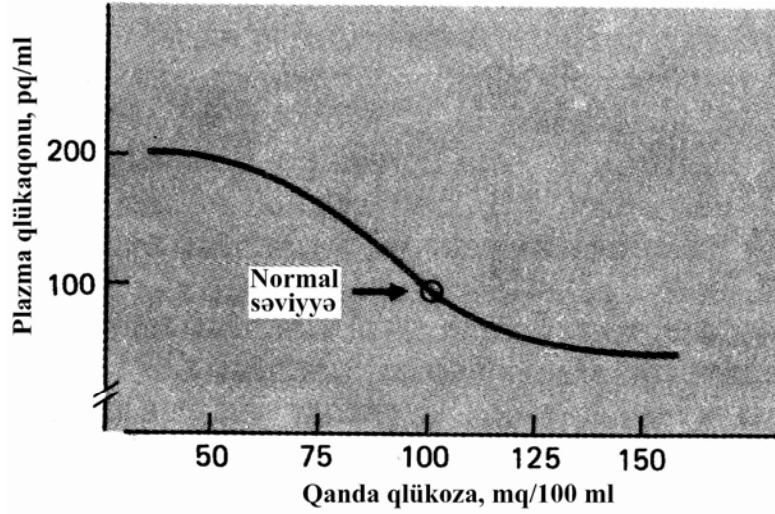
Langerhans adacıqlarının alfa hüceyrələrində hazırlanan qlükaqon insulin kimi polipeptiddir. O, 29 amin turşusu qalığından ibarətdir. Qlükaqon funksiyalarına görə insulinin antoqonistidir. O, qaraciyərdə qlükogenin parçalanmasını stimula edir (qlükogenoliz) və bununla da qanda qlükozanın azalması (hipoqlikemiya) şəraitində onun dərhal artmasını təmin edir.

Qlükaqon plazmatik membranın səthində yerləşən reseptorla kompleks birləşmə əmələ gətirərək ATF-i tsiklik AMP-ə çevirən adenilatsiklazanı fəallaşdırır. tsAMP qlükaqonun hüceyrədaxili

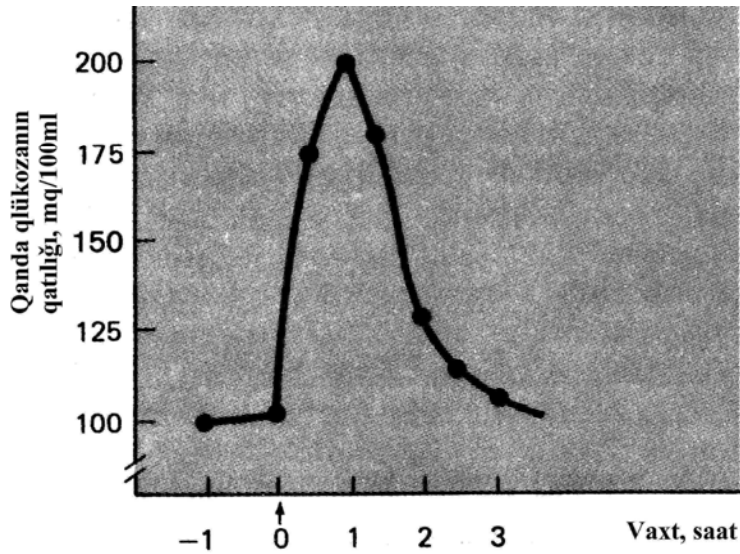
vasitəçisi olub, qlükogenin parçalanmasına gətirən biokimyəvi reaksiyaları stimula edir. Qlükogenin əsas hədəf orqanı qaraciyərdir ki, bu qlükogenin əsas depo yeridir. Xroniki hipoqlikemiya zamanı qlükoqonun uzunmüddətli təsiri qaraciyərdə qlükogenin ehtiyatının azalmasına gətirir, ancaq onda qlükogenoz yenə də davam edir. Axırncı effektin səbəbi ondan ibarətdir ki, qlükaqonun təsirindən qaraciyər hüceyrələri qandan amin turşularını daha aktiv udur və bu amin turşuları qlükozanın sintezi üçün istifadə edilir.

**Samatostatin.** Bu 14 amin turşusundan təşkil olunmuş peptiddir. İlk dəfə o, hipotalamusda tapılıb. Burada tapılmış samatostatin hipofizdə boy hormonunun sintezini zəiflədir ki, bundan da onun adından götürülüb. O, bir çox toxumalarda inhibitor vəzifəsini görür. O, Langerhans adacıqlarının hüceyrələrində yaranır və parakrin yolla təsir edir, insulin və qlükaqonun sekresiyasını zəiflədir. Bundan başqa o, mədə-bağırsaq traktının və öd peristaltikasını zəiflədir və həzm şirələrinin sekresiyasını azaldır. Nəticədə də qidanın sorulması zəifləyir. Beləliklə, samatostatinin təsiri həzm sisteminin aktivliyinin zəifləməsinə səbəb olur.

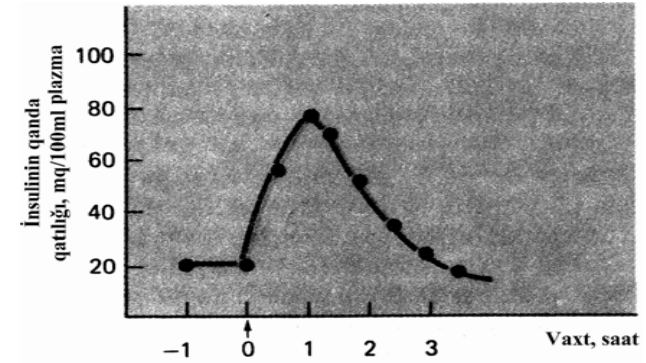
**Qlükozanın səviyyəsinin tənzimlənməsi.** Qanda şəkərin miqdarının artması beta hüceyrəsi tərəfindən insulinin sekresiyası üçün güclü stimuldur. Qlükozanın normal qatılığında insulinin sekresiyası bazal sürətə malik olur, ancaq qlükozanın qatılığının 0,9q/l-dən aşağı olması vaxtı qanda insulin tapılmır. Ağızdan 100 q qlükoza qəbul edildikdən sonra onun qandakı qatılığı dərhal artır ki, bu insulinin xaric olmasına səbəb olur. Bu cür asılılıq şəkil 7.17-də verilib. İnsulinin çatışmazlığı vaxtı qanda şəkərin qatılığının azalması ləngiyir (şəkil 7.18, 7.19).



Şəkil 7.17. Qanda qlükaqonun miqdarının qanda şəkərin qatılığından asılılığı. Normal şəraitdə və hiperqlikemiya qanda qlükaqonun qatılığı aşağı səviyyədə olur, ancaq hipoqlikemiya artır.



Şəkil 7.18. Qlükozaya tolerantlıq nümunəsi.



Şəkil 7.19. Qanda insulinin çatışmazlığı və şəkərin əyrisi arasında münasibət.

Normada qanda qlükozanın qatılığı təxminən 100 mq/100 ml plazmadır, insulinin miqdarı isə bu şəraitdə bazal səviyyədədir. 100q qlükoza saxlayan məhlulu qəbul etdikdən sonra cavab olaraq qanda qlükozanın miqdarı artır.

Qlükozaya olan tolerantlıq nümunəsi beta-hüceyrələrin qanda şəkərin miqdarını nizamlamağa qadir olmasını başa düşməyə imkan verir. Bir qədər əvvəllər göstərilirdi ki, amin turşuları və sərbəst yağ turşuları da insulinin sekresiyasını stimula edir, baxmayaraq ki, qlükozaya nisbətən az effektivdir. Qeyd edək ki, bu hüceyrələr təkcə bu komponentlərlə deyil, mədə-bağırsağ traktının müəyyən peptid hormonları, həmçinin parasimpatik sinir sistemi ilə də aktivləşə bilər. Bu effektlərə əks insulinin sekresiyasını b andrenergik reseptorların iştirakı ilə simpatik sinir sisteminin aktivləşməsi ilə zəiflədə bilənlər aiddir. Sakit vəziyyətdə parasimpatik sinir sistemi qidanın həzminə şərait yaradır. Stres zamanı enerji lazım olduğu üçün qlükoza qlükogenə çevrilir.

Bu halda o fakt əhəmiyyətlidir ki, katexolaminlər insulinin sekresiyasını dayandırır, bu da qlükozanın enerji mənbəyi kimi istifadə olunmasına səbəb olur. Qlükaqonun sekresiyası hipoqlikemiya zamanı artır, belə ki, qlükogen qlukoza mənbəyidir və onun parçalanması hipoqlikemiya əks təsir edir. Samotostatinin sekresiyası qanda qlükoza, amin və yağ turşularının yüksək qatılığında artır. Bu şəkildə samotostatin insulinin

sekresiyasını tormozlayır.

**Qanda şəkərin miqdarının hormonal tənzimlənməsi.** Mədəaltı vəzi toxumasının insulin və qlükaqon kimi hormonları qanda qlükozanın miqdarının tənzimlənməsinin antaqonist sistemini əmələ gətirirlər. Qanın plazmasında qlükozanın qatılığı sağlam insanda 80-120 mq% həddində tərəddüd edir.

Karbohidratlar ilə zəngin qida qəbulu qanda şəkərin qatılığının çoxalması ilə nəticələnir. Qlükozanın bir hissəsi qana daxil olaraq, orada ehtiyat qlükogeninə çevrilir. Şəkərin miqdarının qanda normadan yüksək olması Langerhans adacıqlarının  $\beta$  hüceyrələri tərəfindən insulinin ifraz olunması siqnalı kimi qəbul edilir. İnsulinin əsas fəaliyyəti toxumalar tərəfindən qlükozanın mənimsənilməsi dərəcəsinin kəskin şəkildə çoxalmasından ibarət olduğundan, qlükozanın qandan skelet əzələlərinin hüceyrəsinə və digər fəaliyyətdə olan toxumalara keçidi zamanı şəkərin qanda konsentrasiyası azalaraq, bununla qan plazmasında qlükozanın normal miqdarı bərpa olunur. Qlükozanın qanda miqdarının azalması qlükaqon hasil edən adacıq toxumalarının  $\alpha$ -hüceyrələrinin fəallaşması ilə nəticələnir. Qlükaqonun fəaliyyəti qlükogenin qlükozaya çevrilməsi prosesinin sürətlənməsindən, yəni qanda şəkərin miqdarının kompensatorlu artımından ibarətdir. Qanda şəkərin miqdarının artması qlükaqonun ifrazını ləngidir.

Beləliklə, mədəaltı vəzinin adacıq toxuması qanda şəkərin miqdarının həm çoxalmasına, həm də azalmasına cavab verən antaqonist nöqtəyi-nəzərindən fəaliyyət göstərən hormonları sayəsində qanda şəkərin miqdarının effektiv tənzimləyicisi olur.

**Patofizioloji aspektləri.** İlk dəfə alman alimləri Merinq və Minkovski 1889-cu ildə mədəaltı vəzinin xarici sekresiya fəaliyyətinin həzm prosesində rolunu öyrənmək məqsədilə vəzini itin bədənindən çıxaran zaman diabet xəstəliyinin əlamətlərini müşahidə etmişlər. Belə ki, qanda qlükozanın miqdarı artır, sidiklə şəkər ifraz olunmağa başlayır. Mədəaltı vəzini yenidən bədənə transplantasiya etdikdə diabetin əlamətləri yox olmuş, qanda qlükozanın səviyyəsi yenidən normallaşmışdır.

Şəkərli diabet xəstəliyinin əsas əlaməti qanda şəkərin miq-

darının normadan (80-120 mq% və ya 4,44-6,66 mmol/l-dən çox olmasıdır). Çox olmasına *hiperqlikemiya*, az olmasına *hipoqlikemiya* deyilir. Diabet zamanı orqanizmdən xaric olan sidiyin miqdarı xeyli artır (poliuriya). Belə xəstələr çoxlu su qəbul edirlər (polidipsiya). Mədəaltı vəzin hormonunu almaq o qədər də asan olmamışdır. Belə ki, ilk dəfə 1923-cü ildə rus alimi L.V.Sobolyevin təklif etdiyi üsul ilə (mədəaltı vəzin onikibarmaq bağırsağa açılan axacaqlarını bağlamağı təklif etmişdir) Langerhans adacıqlarından insulin preparatını aldılar.

Orqanizmdə insulin çatışmazlığı qanda qlükozanın miqdarının kəskin şəkildə çoxalması ilə nəticələnərək, şəkərli diabet xəstəliyinin inkişaf etməsinə şərait yaradır. Diabet xəstəliyinə yoluxan xəstələrdə qanda külli miqdarda şəkərin olmasına baxmayaraq orqanizmin toxumaları onu mənimsəməyərək, əsas enerji mənbəyi olan qlükozaya qarşı daima çatışmazlıq hiss edirlər. Bu orqanizmin digər enerji mənbəyi olan yağlar ilə zülallardan istifadə olunması ilə nəticələnir. Yüksək yağ mübadiləsi Krebs tsiklinin biokimyəvi reaksiyaları nəticəsində müəyyən pozğunluq ilə nəticələnir; yağlar mübadiləsinin qeyriturşulu məhsulları – aseton tərkibli ketonlu cisimlər meydana çıxır.

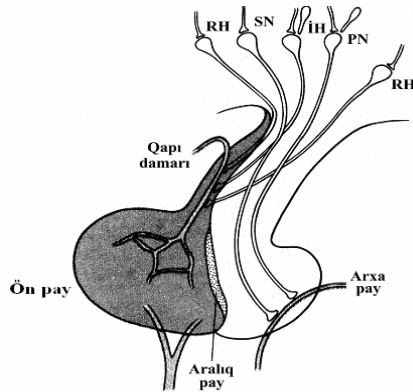
Heyvanların insulin çatışmazlığına qarşı həssaslığı da müxtəlifdir. Məməli heyvanlar arasında yüksək həssaslıq itlər, pişiklər və siçovullar üçün xarakterikdir; ot ilə qidalanan heyvanlar insulin çatışmazlığına qarşı o qədər də həssas deyildirlər. Toxumaların insulinə qarşı cüzi həssaslığı reptililər ilə quşlarda müşahidə olunur.

Əgər insulin çox az hazırlanırsa və ya o, hədəf hüceyrəyə təsir etmirsə, onda şəkərin miqdarı artır və şəkərli diabet yaranır. Bu cür adlandırma ona görədir ki, sidik şirin olur, çünki qandakı artıq şəkər sidiklə xaric olur. İnsulin böyük defisitdə bütün istifadə olunmamış qlükoza sidiklə xaric ola bilmir. Bundan başqa insulin çatışmazlığı lipolizin stimulyasiyasına gətirir ki, nəticədə keton cisimləri yaranır. Əgər xəstəlik daha da artarsa, xəstədə diabetik koma ola bilər. Əgər ki, həddən çox insulin sintez olunursa

(məsələn, adacıqların işi zamanı) və ya həkimin göstərişi ilə insulinin böyük dozası yeridilirsə, qlükozanın qandakı səviyyəsi düşür və hipoqlikemik şok yaranır. Hər iki hal ölümlə nəticələnə bilər, əgər vaxtında qlükoza və ya insulin verilsə, ölümün qarşısı alınır (uyğun olaraq birində hipoqlikemik, digərində diabetik şokda ola bilər).

### 7.12. Hipofiz

**Hipofiz** – və ya aşağı beyin artımı, beyin əsasında türk yəhər adlanan payşəkilli sümüyünün üzərindəki çuxurda yerləşir və bu onu zədələnmədən qoruyur. Çəkisi 0,5-0,7 qr olub orqanizmdə daha əhəmiyyətli funksiyalar yerinə yetirən daxili sekresiya vəzilərindən biridir. Hipofiz hormonları nəinki orqanizmin müxtəlif fizioloji sistemlərinə, eləcə də digər endokrin vəzilərin fəaliyyətinə təsir göstərirlər. Hipofiz çox mürəkkəb bir vəz olub, həm struktur, həm də funksional baxımdan bir-birindən fərqlənən arxa, aralıq və ön paylardan ibarətdir (şəkil 7.20). Arxa pay neyrohipofiz hipotalamusda yerləşən neyronların akson uclarından təşkil olunub. Ön pay adenohipofiz – hormon sekresiya edən hüceyrələrdən təşkil olunub. Ön və arxa payları ayıran nazik hüceyrələr qatı aralıq payı əmələ gətirir. Bu pay hipotalamusdan gələn sinirlərlə innervasiya olunur. Aralıq pay aşağı sinif onurğalılarda məməlilərə nisbətən daha çox əhəmiyyət daşıyır.



Şəkil 7.20. Hipotalamus və qapı damarına münasibətdə hipofizin ön,

aralıq və arxa paylarının yerləşməsi: SN-supraoptik nüvə; PN-paraventriculyar nüvə; RH və SH-rilizinq və ingibirləşdirici hormon.

### 7.13. Hipofizin arxa payının endokrin funksiyaları

**Arxa payın hormonları.** Hipotalamusda supraoptik və paraventriculyar nüvələrin neyronlarının aksonları hipofizin ayaqcığından türk yəhərinə keçib burada hipofizin arxa payını əmələ gətirir. Bu aksonların genişlənmiş terminallarında 2 hormon saxlanılır-oksitosin, antidiuritik hormon (ADH) və ya vazopressin (şəkil 7.20). Aralıq pay yalnız 1-2 qat hüceyrələrdən təşkil olunub və yəqin ki, insanda heç bir funksiya görmür. Ön pay epitelial quruluşa malikdir. Onun hüceyrələrinin aktivliyi rilizinq və ingibirləşdirici neyrohormonlar tərəfindən tənzimlənir ki, bunlar da hipotalamus hüceyrələri tərəfindən sekresiya olunurlar. Bu neyrohormonları sintez edən hipotalamik neyronlar limbik sistem və orta beyin və həmçinin hipotalamusun özünün neyronları tərəfindən innervasiya olunur. Bu yolla hipotalamusun hüceyrələri xarici və daxili təsirlər haqqında informasiya alırlar.

Hipofizin arxa payından ADH və oksitosin ümumi qan dövranına buraxılır. Hər 2 hormonun molekulları 9 amin turşu qalıqından təşkil olunub ki, bunlardan da ikisi sisteindir. Axırncılar bir-biri ilə disulfid körpücüyü ilə birləşib həlqə əmələ gətirir.

Fizioloji şəraitdə ADH-un hədəf orqanı rolunda böyrəklər çıxış edir. Bu hormonun (təsiri) osmorequlyasiya təsiri ilk dəfə Verneyin pioner təcrübəsində müəyyənənmiş. O, yuxu arteriyasına (pişiklərin) NaCl (məhlulunun) hiper və ya hipotonik məhlulunu yeridir və supraoptik nüvədə təsir potensialını yazdı. Hipertonik məhlul supraoptik nüvələrin aktivliyini artırır, hipotonik isə azaldır.

Çoxlu miqdar ADH-in yeridilməsi qan təzyiqini artırır. Qanitirmə zamanı və ya şokda arterial təzyiqin azalması ADH-nin sekresiyasını artırır və nəticədə arterial təzyiqin artmasına gətirir. Bununla yanaşı böyrəyin qapı sistemində ADH qan təzyiqinin azalmasına səbəb olur.

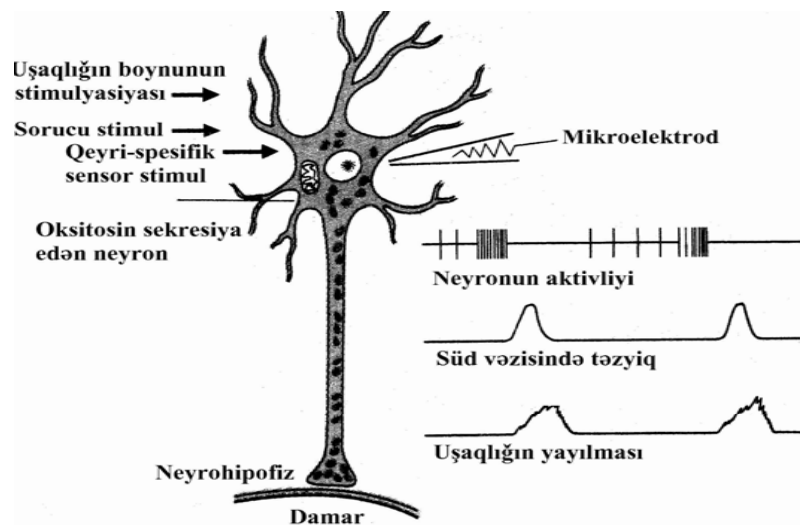
ADH-nun sekresiyasının pozulması zamanı şəkərsiz diabet

adlanan xəstəlik yaranır. Bu xəstəlik zamanı çoxlu miqdar sidik yaranır və şirin olmur. Haçansa həkimlər dəqiq diaqnoz qoymaq üçün sidiyin şirinliyini dadırdılar, əgər şirin idisə şəkərli, şirin deyildisə şəkərsiz diabet diaqnozu qoyurdular. O vaxtlar bu xəstəliyin səbəbinin ADH-nun defisitindən asılı olduğunu bilmirdilər.

Müasir dövüdə ADH-nu sintetik yolla alırlar, ona görə bu xəstəliyin müalicəsi ciddi problem deyil.

**Oksitosin.** Oksitosinin hədəf orqanı uşaqlığın əzələ qatı – miometriya və süd vəzilərinin mioepiteli hüceyrələri hesab olunur.

**Süd ifrazı refleksi.** Fizioloji şəraitdə süd vəziləri doğuşdan 24 saat sonra süd buraxmağa başlayırlar və bundan sonra körpə əmə bilər. Əmmə aktı məmələr üçün güclü oyandırıcı hesab olunur. Sinir yolu ilə stimül hipotalomik neyronlara ötürülür, hansı ki, bunlar oksitosin sintez edir. Oksitosin mioepitelial hüceyrələrin yığılmasını təmin edir. Mioepitelial hüceyrələr vəzin alveolları ətrafında düzülür və onların yığılması zamanı süd çıxarılır (şəkil 7.21).



Şəkil 7.21. Süd ifrazı refleksinin sxemi.

**Miometriya təsir.** Uşaqlıq yolunun və uşaqlığın boynunun mexaniki qıcıqlanması zamanı sinir impulsları meydana çıxır ki, bunlar hipotalamusa çatır və oksitosinin ifrazına səbəb olur (Ferqyuson refleksi). Hamiləliyin axırına yaxın estrogenlərin təsiri ilə miometriyanın oksitosinə qarşı həssaslığı artır. Təxminən hamiləliyin 280-cı günü oksitosinin sekresiyası artır ki, bu döln uşaqlığın boynuna və uşaqlıq yoluna itələnməsinə səbəb olan miometriyanın zəif yığılmasına səbəb olur.

Hamilə olmayan qadınlarda Ferqyuson refleksi çox böyük əhəmiyyətə malik deyil. Lakin buna baxmayaraq, (oksisosin) cinsi əlaqə zamanı buraxılan oksitosin uşaqlığın zəif yığılmasına səbəb ola bilər ki, bu da spermanın hərəkətini asanlaşdırır bilər. Kişilərdə oksitosinlərin rolu haqqında hələlik heç nə məlum deyil. Güman ki, o eyakulyasiya zamanı xayalığı qaldıran əzələlərin peristaltikasını artırır.

Hipofizin arxa payında iki hormon aşkar olunmuşdur: oksitosin və vazopressin və yaxud antidiuretik hormon – ADH. Oksitosin və vazopressin doqquz amin turşularından ibarət qısa peptidlərdir. Onlardan yeddisi hər iki hormonlarda eynidirlər. Hər iki hormon hipotalamusun suproptik və paraventikulyar nüvələrinin neyrosekretorlu hüceyrələrində əmələ gələrək, daha sonra bu hüceyrələrin aksonları vasitəsilə hipofizin arxa payına keçirlər. Onlar burada toplanaraq daha sonra qana daxil olurlar.

Oksitosin fəaliyyəti uşaqlığın divarlarının sayə əzələlərinin və sidik kisəsi ilə bağırsağın əzələlərinin cüzi şəkildə yığılmasında təsir edir. O laktasiya prosesinin tənzimlənməsində iştirak edərək, süd vəzilərinin sayə əzələləri ilə mioepitelial hüceyrələrin yığılmasına şərait yaradaraq, südün ifraz olunmasına səbəb olur.

ADH-nin tərkibi osmotik təzyiç vasitəsilə tənzimlənir. Osmotik təzyiçin azalması hormonun ifraz olunmasının ləngiməsinə səbəb olur. Osmotik təzyiç reseptorları supraoptik nüvənin hüceyrələrində yerləşir. ADH suyun böyrək kanallarına və ilk növbədə Henle ilməsinə, distal kanala və yığıcı hüceyrə bilavasitə təsir etməsi sayəsində suyun böyrək kanallarında

sorulması proseslərini gücləndirir.

Məməlilərdə yeganə amin turşusu ilə bir-birindən fərqlənən iki ADH forması aşkar olunmuşdur. Lizin-vazopressin donuz ilə begemotda, arginin – vazopressin isə digər məməli heyvanlarda aşkar edilmişdir. İtin arginin-vazopressini donuzun lizin-vazopressindən 6 dəfə daha güclü effektdə malikdir.

**Hipofizin aralıq payının endokrin funksiyaları.** Hipofizin aralıq payında aşağısəviyyəli onurğalı heyvanların rəng çalarlarının dəyişməsinin tənzimlənməsində iştirak edən melanositstimullaşdırıcı hormon – intermedinin əmələ gəlir. MSH melanoforlara pigmentin yayılmasına şərait yaradaraq, xüsusilə balıqlarda və suda-quruda yaşayanlarda yeni pigmentin təşkilini stimullaşdırır. İntermedinin orqanizmə daxil edilməsi dərinin qaralması ilə nəticələnir. İntermedinin 13 amin turşusundan ibarət komponentdir: onun müxtəlif heyvanların hipofizində tərkibi müxtəlif olur. Belə ki, qurbağanın hipofizində intermedinin miqdarı 500.000 vahid təşkil etdiyi halda, siçovulda 400.000, qoyunda – 100.000, qabanda isə 600.000 vahid olur. MSH ifrazı qlükoproteidlər vasitəsilə dayandırılır.

Quşlar ilə məməlilərin rənglərinin mövsümü olaraq dəyişməsində digər orqanlar ilə birlikdə MSH hasil edən hipofizin iştirak etməsinə dair fikir söyləməyə əsas verir.

#### 7.14. Hipofizin ön payının endokrin funksiyaları

**Hipofizin ön payının sistemi.** Embriogenezdə hipofizin ön payı birincili ağız boşluğunun damının çıxıntısından formalaşır. Bu boşluq Ratki cibi adlanır. Embriional inkişaf prosesində çıxıntı kəllənin daxilində yerləşir. Bu müəyyən patofizioloji əhəmiyyətə malikdir. Bu da onunla bağlıdır ki, embriional toxumaların çıxıntıları birincili ağız boşluğundan türk yəhərində yerləşən son yerinə qədər olan yolda qalıb sonrakı yaşlarda şişlərə başlanğıc verə bilər. Neyroendokrin struktur kimi deyil, ektodermal struktur kimi formalaşan hipofizin ön payı vəzili epitel xarakterinə malikdir. Adenohipofiz adı da buradan götürülüb. Sadə histoloji metodların

köməyi ilə adenohipofizin 3 tip hüceyrədən əmələ gəldiyini müəyyən etmişlər.

1. *Asidofid hüceyrələr* – turş rənglə boyanır. Samotrop və prolaktin hormonlarını sintez edirlər.

2. *Bozafil hüceyrələr* – qələvi rənglə boyanır. Adrenokortikotrop, triotrop və qonadotrop (follikulu stimula edən və lüteinləşdirici) hormonlar hazırlayır.

3. *Neyrofil-hüceyrələr* və ya xromofob hüceyrələr, praktiki olaraq heç bir rəngləyici ilə boyanmırlar. Hormon ifraz etmirlər və bazafil hüceyrələrin sələfi sayılırlar. Ön payın bütün hormonları zülal təbiətlidir.

Beləliklə, ön pay 6 hormon hazırlayır. Onlar aşağıdakılardır (cədvəl 7.2):

**Cədvəl 7.2**

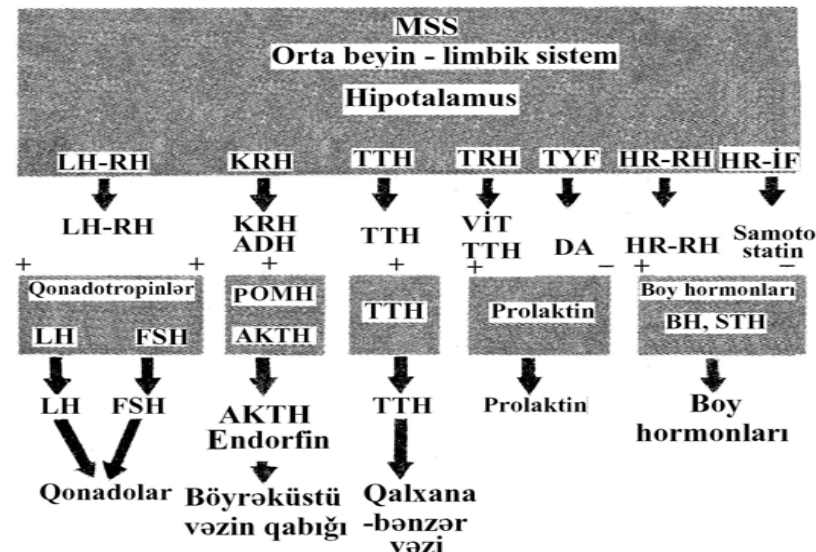
Qısaldılmış adı	Tam adı	Hədəf orqanı
<b>Qlandotrop hormonlar</b>		
1. AKTH	Adenokortikotrop hormon	Böyrəküstü vəzin qabığı
	(kortikotropin)	
2. TTH	Tireotrop hormon (tireotropin)	Qalxanabənzər vəzi
3. FSH	Follikulstimula edən hormon	Qonadalar
4. LH	Lüteinləşdirici hormon	Qonadalar
<b>Effektor hormonlar</b>		
5. Prolaktin	Prolaktin	Süd vəzi, qonadalar
6. BH	Boy hormonu samotropin	Orqanizmin bütün hüceyrələri

**Qlandotrop hormonlar.** Bu 4 hormonun hədəf orqanı endokrin vəzilər olduğu üçün onları qlandotrop hormonlar adlandırırlar. Bu hormonlar vəzilərin aktivliyini stimula edir. Hədəf orqanlarından biri də qalxanabənzər vəzidir ki, aktivliyi TTH ilə stimula edilir. AKTH isə böyrəküstü vəzin qabıq maddəsini stimula edir. FSH və LH isə qonadotropin hormonudur. Bunlardan biri follikulların

yetişməsinə, digəri isə follikulların partlamasını, ovulyasiyanı və sarı cismin əmələ gəlməsini təmin edir. Bu 2 hormon qadınlarda yerinə yetirdiyi funksiyalara görə bu cür adlandırılıb. Lakin bu hormonlardan (FSH) kişilərdə isə spermanın yetişməsində mühüm rol oynayır. LH testosteronun sintezini stimule edir. TTH, LH, FSH-qlükoproteindirlər, yəni karbohidrat qalıqları saxlayırlar.

**Effektor hormonlar.** 4 hormondan əlavə adenohipofiz 2 hormon da hazırlayır ki, bunlar ayrı-ayrı vəzilərə deyil, orqanlar sisteminə və hətta orqanizmə bütövlükdə təsir edir. Bu hormonlardan biri STH-samototrop hormon, samototropin, II-prolaktindir – o, laktasiyada iştirak edir. Belə ki, onun spesifik reseptorları təkcə süd vəzilərində deyil, digər orqanlarda da tapılıb. Prolaktinin bu orqanlara təsir etməsi hələlik məlum deyil. Siçovullarda prolaktin luteyinotrop təsir göstərir, ona görə onu lyntotrop hormon adlandırılırlar. Lakin insanda o, belə təsire malik deyil, ona görə bu addan istifadə etmirlər.

Adenohipofiz MSS tərəfindən innervasiyaya malik olunmasına baxmayaraq, onun aktivliyi – hipotalamus ilə nizamlanır. Hipofizinin sinir hüceyrələrində müəyyən maddələr hazırlanır – bunlar kimyəvi informasiyanın daşıyıcıları olub, hüceyrələrin fəallaşması zamanı akson terminallarından xaric olur. Akson terminalları ixtisaslaşmış damar sistemi-qapı sistemi yaxınlığında (hipofizinin) yerləşir, hansı ki, bu hipotalamus və hipofizi əlaqələndirir. Bu sistemlə hipotalamik neyronlardan buraxılan kimyəvi maddələr hipofizinin ön payına daşınır (şəkil 7.22). Hipofizdə onlar ya hipofiziar hormonun sekresiyasını təmin edir (bu halda həmin maddələrə rilizinq faktoru (RF) və ya rilizinq hormonu (RH) deyilir, ya da onun sekresiyasını zəiflədir (bu halda onlara ingibirləşdirici faktor və ya hormon (İF, İH) deyilir. Digər nomenklaturaya görə rilizinq faktoru liberinlər, ingibirləşdirici faktor isə statinlər adlandırılırlar.



**Şəkil 7.22.** Adenohipofiziar hormonların sekresiyasının (aşağı düzbucaqlılar) hipotalamus (yuxarı düzbucaqlılar) tərəfindən nizamlanmasının əsas prinsipləri.

Əvvəllər hesab edirdilər ki, hər bir trop hormonun sekresiyasını özünün spesifik rilizinq-hormonu stimule edir və bu hormonların adlandırılmasında öz əksini tapıb: tireotropin-rilizinq-hormon (TRH), kortinotropin-rilizinq-hormon (KRH), luteinləşdirici hormonun RH-u (LH-RH), follikul-stimuləedici hormonun rilizinq hormonu (FSH-RH). İndi müəyyən olunub ki, trop hormonların tənzimlənməsi mürəkkəbdir. Göstərilib ki, hipotalamusdan buraxılan dekapeptid LH və FSH-ın sekresiyasını stimule edir. Ona görə əvvəllər LH-RH adlandırılması indi qonadotropin-rilizinq-hormonu (QTRH) ilə əvəz olunub. 2 effektor hormonun sekresiyasının tənzimlənməsi birdən çox hormonla requlyasiya olunur. BH-un sekresiyası RH (BH-RH) və ingibirləşdirici hormonla (BH-İH) tənzimlənir. İlk dəfə BH-RH-nun strukturu açıqlananda, müəllif ona samatostatin adı verdi. Prolaktinə gəldikdə isə onun sekresiyası çoxdan məlum olduğu kimi hipotalamik prolaktin-ingibirləşdirici hormon və ya faktorla (PİF) tənzimlənir (cədvəl 7.3). PİF onunla seçilir ki, o peptid deyil, biogen amindir-dofamin. O, prolaktinin

sekresiyasını güclü təzyiq altına alır. Bununla yanaşı prolaktinin sekresiyasının tənzimində güman ki, peptidlər də rol oynayır. (tireotropin-rilizinq hormon TRH, vazoaaktiv intestinal polipeptid (VST) və angiotenzin 2, B(beta)-endorfin) (şəkil 7.21).

**Cədvəl 7.3**

**Hipofizotrop hormonlar**

Qısa adı	Tam adı	Digər adı	Nəyə təsir edir
<i>Rilizinq hormonlar</i>			
TRH	Tireotropin-rilizinq hormon	Tireoliberin	TTH
LH-RH	Lüteinləşdirici hormon rilizinq hormonu	Lyuliberin (qonadoliberin)	LH və FSH
KRH	Kortikotropin-rilizinq hormonu	Kortikoliberin	AKTH
BH-RH	Boy hormonun rilizinq hormonu	Samatoliberin	HB
PRL-RH	Prolaktinin rilizinq hor <sup>fi</sup> O <sup>^</sup>	Prolaktoliberin	PRL
<i>İngibirləşdirici hormonlar</i>			
BH-İH	Boy hormonun inqibirləşdirici hormonu	Samatostatın	HB
PRL-İH	Prolaktin hormonunun	Prolaktostatın	PRL
(PIF)	İngibirləşdirici hormon (faktor)		

**7.15. Hipotalamusun hormonların formalaşmasına təsir edən faktorlar**

Hipotalamusun RH və İH hazırlayan neyronları çoxsaylı ekstra və intrahipotalamik neyronlarla innervasiya olunur. Daha çox güclü impulslar orta beyindən noradrenergik, adrenergik, serotoninerqik neyronlarla, həm də xüsusilə limbik struktur, badamabənzər nüvə və hipokampadan gəlir. Bu innervasiya xarici və daxili təsirləri integrasiya etməyə (əsas etibarlı ilə orta beyindən) və emosional stimulu neyroendokrin tənzimləməyə (əsas etibarlı ilə limbik sistem ilə) imkan verir. Öz növbəsində orta beyin və limbik sistem hipotalamusdan afferent siqnallar alır, nəticədə informasiyanın resiprok mübadiləsi gedir. RH və İH-nun formalaşması da əks əlaqə prinsipi ilə tənzimlənir və hipofizar hormonların konsentrasiyasından və ya onların təsir nəticəsindən asılıdır.

Hipofizin ön payında geniş fəaliyyət spektrinə malik bir sıra

hormonlar əmələ gəlir. Onlardan bir çoxları digər daxili sekresiya vəzilərinə nisbətə kəskin şəkildə ifadə olunmuş troplu effektə malik olurlar (honadotron, tireotrop, adrenokortikotrop hormonlar və b.).

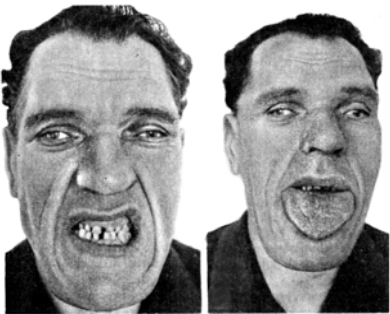
Samototrop hormon (STH) – boy artımı hormonu olub, müxtəlif heyvanlarda müxtəlif molekulyar kütləyə malik zülal kimi çıxış edir. STH sümüklər ilə bütün orqanizmin inkişafını stimullaşdırır. O, zülalın sintezini sürətləndirərək, amin turşularının parçalanması proseslərini ləngidir. Bu orqanizmdə azotun yubanmasına, su ilə duzların miqdarının artmasına, yağ tərkibinin azalmasına yardım edir. STH zülalın sintezinə stimullaşdırıcı təsir göstərərək, laktasiya prosesinin tənzimlənməsində iştirak edir. STH periostal sümükləşməni, qığırdaq toxumasının proliferasiyasını və hipofizar zonada sümüyün əmələ gəlməsini stimullaşdıraraq, sümüklərin uzunluğunun artmasına şərait yaradır. Buna görə də, bu hormonun yüksək ifrazat səviyyəsi qiqaantizmin inkişafına şərait yaradır (insanın boyu 2 m olur).

Hipofizin ön hiperfunksiyası boyun sürətlə artmasına - *qiqaantizm*ə (nəhəngboylu) səbəb olur; Belə adamların boyu 2,5-2,6 m-ə çatır, yəni normal adamın boyundan 1,5 dəfə çox olur. Skeletin quruluşunda umumi mütənasiblik pozulur, əzələlər adətən süst və zəif olur. Çox zaman cinsi fəaliyyət zəifləməklə xarici cinsiyyət orqanları çox inkişaf edir.

STH heyvanın boy artımı proseslərinə təsiri orqanizmə hipofizar toxuma ekstraktının daxil edilməsi zamanı təsdiq olunur – bu zaman hiss olunan şəkildə boy artımı baş verir. Yaşlı insanda boy hormonunun külli miqdarda ifrazı akromeqaliyanın – sümükləşmə prosesinin başa çatmayan sahələrdə ayrı-ayrı sümüklərin qeyri-mütənasib artımına səbəb olur. Əksər hallarda əl, daban, çənə, almacıq sümüklərinin qeyri-mütənasib şəkildə inkişafına rast gəlinir. Hipofizar nəhənglərdə olduğu kimi akromeqaliyaya yoluxmuş xəstələrdə də hipofizin ön payı hormonları ilə tənzimlənen daxili sekresiya funksiyalarının pozulması müşahidə olunaraq, cinsiyyət vəzilərinin daxili

sekresiya funksiyalarında, şəkər diabeti ilə nəticələnən mədəaltı vəzinin insulyar toxumasında çatışmazlıq inkişaf edir.

Orqanizmin böyümə dövrü qurtarıqdan sonra, yəni yaşlılarda samotrop hormon artarsa, aktomeqaliya xəstəliyi baş verir (şəkil 7.23).



Şəkil 7.23. Akromeqaliya

Bu xəstəlik zamanı burun uzanır, dodaqlar və yanaqlar xeyli qalınlaşır, dil böyüyərək ağıza sığmır, daxili orqanlar (qaraciyər, ürək və s.) da böyüyür.

Ön payın piy mübadiləsini tənzim edən hormonu azaldıqda müəyyən nahiyələr, məsələn, qarında, budlarda, çiyində artıq dərəcədə piy toplanır və hipofizar piylənmə adlanan xəstəlik baş verir (şəkil 7.24).



Şəkil 7.24. Hipofizar piylənmə. 40 yaşlı qadında.

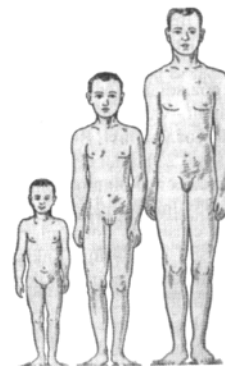
Somatotrop hormon boyun inkişafına təsir edir. Onun çatışmazlığı yaşdan asılı olaraq müxtəlif dəyişikliklər törədir.

Uşaqlarda hipofizin ön payının hipofunksiyası boyun inkişafını ləngidir. Belə adamlara *hipofizar karliklər* (cırtanboy) deyilir (şəkil 7.25).

Onların sümükləri böyümür, maddələr mübadiləsi zəifləyir, cinsiyyət orqanları inkişaf etmir, onlar ağıllı olur, sənətlərə yiyələnirlər. Karlik qadınlar isə hamilə olmur.

Yeni anadan olmuş küçüklərdə boy inkişafı çox zəif olur (şəkil 7.26). Ağır xəstəliklər nəticəsində bəzən doğuşdan sonra qadınlarda hipofizar kaxeksiya həddən artıq arıqlama müşahidə edilir (şəkil 7.27).

Hipofizin ön payından cinsiyyət vəzilərinə təsir göstərən qonadotrop hormonun sintezi artdıqda vaxtından əvvəl cinsi yetişkənlik müşahidə edilir (şəkil 7.28). Qonadotrop hormonu cinsiyyət vəzilərinin vaxtında inkişaf etməsinə şərait yaradır.

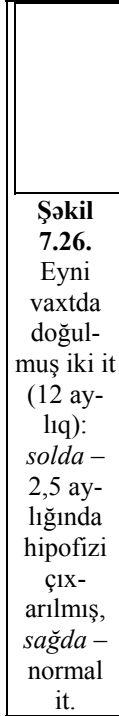


Şəkil 7.25. Hipofizar hündürboylu (qıqant) və cırtanboylu (karlik). 1. 14 yaşlı hipofizar karlik (boyu 100



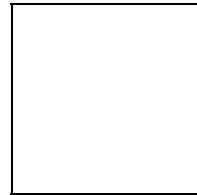
Şəkil 7.27. Hipofizar kaxeksiya

sm); 2. 14 yaşlı normal boylu uşaq; 3. 13 yaş 10 aylıq xəstə hipofizar qiçant uşaq (boyu 186,8 sm.).



STH sekresiyası prosesinin tənzimlənməsində hipotalamus iştirak edir.

Hipofizin ön payında qalxanabənzər vəzi hormonlarının ifraz olunmasını tənzimləyən tireotrop hormon əmələ gəlir. TTH proteazları fəallaşdıraraq, qalxanabənzər vəzidə



Şəkil 7.28. 5 yaşlı qızda vaxtından əvvəl cinsi yetişkinlik.

tireoqlobumin parçalanmasını artıraraq, bununla da tiroksin ilə triiodotironinin qana ifraz olunmasına səbəb olur. TTH-nin təsiri altında qalxanabənzər vəzinin hüceyrələrində yodun udulması çoxalır.

Hipofizin ön payında hasil olunan AKTH-nin təsiri altında yalnız böyrəküstü vəzi qabığının qlükokortikoidləri tənzim olunur. AKTH-nin ifraz olunması prosesi hipofizdə hipotalamus vasitəsilə tənzimlənir. Hipotalamus isə öz növbəsində qanda kortikosteroidlərin təsiri altında olur.

Hipofizin bazofil hüceyrələri tərəfindən hasil olunan follikulustimullaşdırıcı hormon qükoproteiddir. FSH dişilərin yumurtalığında follikulların artımını təmin edərək, erkəklərin xayalığında spermatazoidlərin əmələ gəlməsi prosesinin stimullaşdırır.

Qonadotrop hormonların (FSH və LH) sintezi hipotalamus vasitəsilə tənzimlənir.

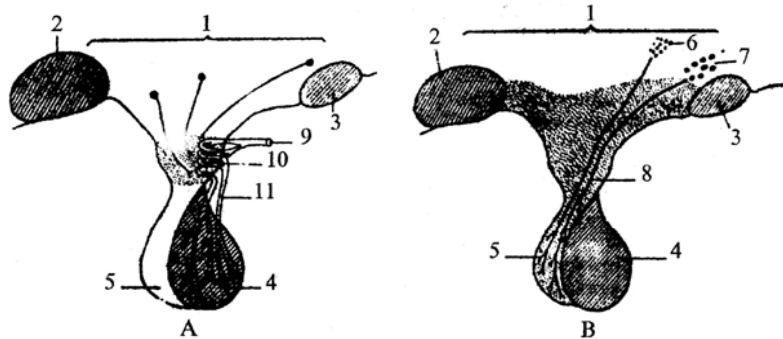
Prolaktin zülalı qırmızı rəngli asidofil hüceyrələrdə əmələ gəlir. LTH-nin təsiri altında sarı cismin mövcudluğu dəstəklənərək, onun vasitəsilə progesteronun sekresiyası prosesi fəallaşır. LTH cinsiyyət hormonlarının fəaliyyətinin gücləndirərək, süd vəzilərinin inkişafına

yardım edərək, qalxanabənzər vəzi hormonu və kortikosteroidlər ilə birlikdə normal laktasiya prosesini təmin edir. Bununla bərabər prolaktin ailə instinkti və davranış tərzini dəstəkləyir.

Prolaktin məməlilərdən başqa, bütün onurğalı heyvanlarda hipofizin aralıq payının melanosit stimullaşdırıcı hormonu ilə birlikdə melanin pigmentinin müvafiq şəkildə çökməsi sayəsində dəri örtüklərinin rənginin tənzimlənməsində iştirak edir.

Hipofiz LTH-nin təşkili prosesinin tənzimlənməsində hipotalamusun strukturu iştirak edir.

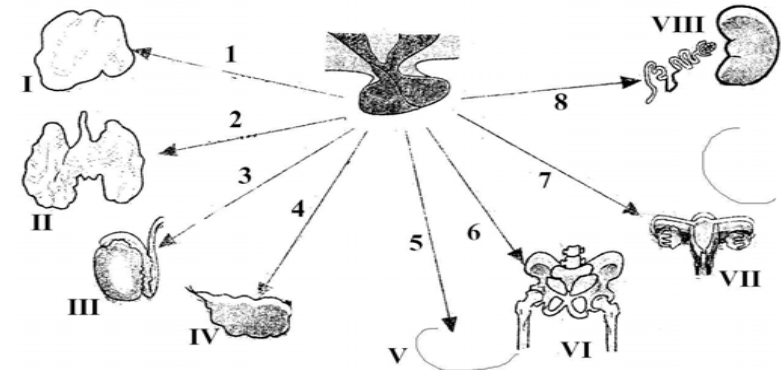
Beləliklə, hipofiz sinir-humoral tənzim sisteminə daxil olaraq, qayıdan əlaqə prinsipi üzrə işləyir, avtomatik şəkildə müvafiq vəzilərdə hormon ifrazını lazımı səviyyədə saxlayır. Hipofizin ön payı simpatik sinir lifləri ilə təchiz olunur. Simpatik sinirlər vəzi hüceyrələrinin sekretor fəallığını deyil, əsasən damar mənfəzini tənzim edirlər. Hipofizin ön payının fəaliyyətinin tənzim mexanizmində onun hipotalamusla ümumi olan qan təchizatı böyük əhəmiyyətə malikdir. Hipotalamusun sinir hüceyrələrində əmələ gələn fizioloji aktiv maddələr qanla hipofizin ön payına çataraq onun sekretor fəaliyyətini tənzim edir. Beləliklə, hipofizin ön payının daxili sekresiyası hipotalamusun nüvələri ilə tənzim olunur. Lakin bu tənzim təsiri sinirlə deyil, humoral yolla verilir (şəkil 7.29,A). Hipofizin arxa payının ön payından fərqli olaraq hipotalamusun nüvələri ilə bilavasitə sinir əlaqəsi vardır. Həmin sinir hüceyrələrinin aksonları hipofizin ayaqcıqlarına daxil olur və arxa payda qurtarır (şəkil 7.29,B).



Şəkil 7.29. Hipofizin ön payının hipotalamusla damar əlaqəsi (A) və

hipofizin arxa payının hipotalamusla sinir əlaqəsinin (B) sxemləri: 1- ara beyin; 2-mamilyar cism; 3-görmə siniri çarpazı; 4-hipofizin ön payı; 5-hipofizin arxa payı; 6-hipotalamusun paraventikulyar nüvələri; 7-supraoptik nüvə; 8-hipotalamo-hipofizar trakt; 9-arteriya; 10-ilk kapilyar tor; 11-hipotalamo-hipofizar qapı venası.

Hipofizin ön payı digər endokrin vəzilərin işini tənzimləyən bir sıra vacib hormonal maddələr ifraz edir (şəkil 7.30).



Şəkil 7.30. I-böyrəküstü vəzin qabıq maddəsi, II-qalxanabənzər vəzi, III-toxumluq, IV-yumurtalıq, V-süd vəziləri, VI-sümüklər, VII-süd vəziləri və uşaqlıq boruları, VIII-böyrəklərin süzmə borucuqları. 1- adrenokortikotropin hormon (AKTH), 2-Tiroid tənzimi hormonu (TTH), 3-qonadotropin hormonlar (FSH və LH), 4-qonadotropin hormonlar, folukultənzimedicini hormon (FSH), lüteinləşdirici hormon (LH), 5-prolaktin (LTH), 6-böyümə hormonu (GH), 7-oksitosin, 8-antidiüretik hormon (ADH).

Endokrin vəzilər isə öz növbəsində orqanizmdə həyat baxımından vacib prosesləri idarə etdiyindən hipofizdə əksini tapan patoloji proseslər orqanizmin fəaliyyətində baş verən əhəmiyyətli pozğunluqlar ilə nəticələnir. Hipofizin ön payının tam və yaxud qismən dağılması zamanı hipofizin trop funksiyalarının fəaliyyətdən düşməsinin nəticəsi kimi çıxış edən hipofizar yorğunluq başlanır.

## 7.16. Cinsiyyət vəziləri

Kişi və qadın cinsiyyət vəziləri qarışıq vəzilərdən olub orqanizmdə iki funksiyanı yerinə yetirirlər. Kişilərdə xarici sekresiya funksiyası ilə əlaqədar spermatogenez (sperma əmələ gəlməsi), qadınlarda isə ovagenez (yumurta hüceyrələrin əmələ gəlməsi) prosesləri baş verir. Bununla yanaşı, cinsiyyət vəziləri qana daxil olan cinsiyyət hormonları hazırlamaqla daxili sekresiya vəzi funksiyasını yerinə yetirir.

Cinsiyyət vəzilərinin hormon hazırlaması cinsi yetişkənlik yaşında – isti ölkələrdə 12-14, orta zonada 13-16, şimalda isə 16-19 yaşlarında baş verir. Bu yaşlarda birinci və ikinci yetişkənlik əlamətləri üzə çıxır. Həm qadınların, həm də kişilərin cinsiyyət vəzilərinin ifraz etdikləri hormonlar iki qrupa bölünür: qadın cinsiyyət hormonları *estrogenlər* (*oestrus* - axıtma) və kişi cinsiyyət hormonları *androgenlər* (yunanca *andros* - kişi).

**Qadın cinsiyyət vəziləri.** Qadınlarda 1-ci cinsi əlamətlərə yumurtalıqlar, fallop boruları, uşaqlıq yolu, uşaqlıq aiddir. Qadın cinsiyyət vəzilərində yumurtalıqlarda estrogenlər, progesteron və androgenlər kimi hormonlar əmələ gəlir. Daha geniş yayılmış estrogenlər estradiol və estrondur. Estrogenlər yumurtalıq follikullarını daşıyan hüceyrələr vasitəsilə ifraz olunaraq, ovulyasiyadan əvvəlki dövrdə külli miqdarda hasil olunur. Bu uşaqlıq divarının mayalanmış yumurtanın implantasiyasına hazırlanması üçün zəruridir. Estrogenlər zülallar ilə əlaqədar şəkildə orqanizm boyu qan vasitəsilə nəql olunur. Estrogenlərin təsiri altında əlavə və ikincidərəcəli qadın cinsiyyət əlamətlərinin inkişafı və formalaşması baş verir. Estrogenlər qadının bədən quruluşunun xüsusiyyətlərini təmin edərək, sümüyün inkişafına təsir göstərir: uzun boruşəkilli sümüklərin artımı dayandırılaraq, epifizar qığırdaqların sümükləşməsi prosesi fəallaşır.

Progesteron dağılmış follikulun yerində formalaşan sarı cisimdə əmələ gəlir: bundan başqa o, plasenta və böyrəküstü vəz qabıq maddəsində ifraz olunur. Progesteron qadın cinsiyyət

əlamətlərinin formalaşmasına cüzi şəkildə təsir göstərsə də, endometriyanın inkişafının tənzimlənməsində və onun mayalanmış yumurtanın implantasiyasına hazırlanmasında vacib rol oynayır. Progesteron estrogenlər ilə birlikdə yumurtanın implantasiyası və embrionun sonrakı inkişafı üçün uşaqlığın sonuncu hazırlıq prosesini həyata keçirdiyindən qadın cinsinə hamiləliyi qoruyub saxlamaq üçün lazımdır.

Progesteron süd vəzilərinin inkişaf prosesinin fəallaşmasında estrogenlərin effektini tamamlayır. Progesteronun effekti daha tam şəkildə yalnız yumurta hüceyrələri ilə mayalanma hallarında təzahür edir. Progesteronun uzunmüddətli ifrazı plasentanın əmələ gəlməsinə, süd vəziləri sekretor epitel yollarının inkişafına, tsiklik proseslərin yumurtalıqda və digər cinsiyyət orqanlarında başa çatmasına səbəb olur.

Yumurtalıq hormonlarının əmələ gəlməsi hipofizin ön payının qonadotrop hormonlarının tənzimləyici təsiri altında olur – FSH, LH və LTH. Yumurtalıq ilə hipofiz hormonların sıx qarşılıqlı əlaqəsi məməli heyvanlarda menstrual (aybaşı) və estral tsikllərinin endokrinli tənzimlənməsinin əsasını təşkil edir.

Estrogenlərin təsiri altında SPSH-nin hasilatı tormozlanaraq, LH və LTH-nin əmələ gəlməsi fəallaşır. Əksinə, progesteron LH-nin prosesini ləngidərək, FSH ifrazın stimullaşdırır, lakin progesteronun LH-nin əmələ gəlməsinə təsiri qatılıqdan asılıdır: cüzi qatılıq zamanı progesteron estrogenlər ilə birlikdə LH-nin ifrazını stimule edir.

Orqanizmdə hipofizin müxtəlif cür zədələnməsi və yaxud yumurtalıqlarda çatışmamazlıq nəticəsində qadın cinsiyyət hormonlarının cüzi miqdarı zamanı yumurtalıqların, uşaqlığın və ikinci dərəcəli cinsiyyət əlamətlərinin qeyri-kafi inkişafı ilə xarakterizə olunan qadın hipogenitalizmi inkişaf edir.

Qadınlarda cinsi fəaliyyət dövrü 27-28 gün davam edir və 4 mərhələdə gedir:

1) *Ovulyasiya önü* (praeoestrus) – hamiləliyə uşaqlıq tərəfindən rüşeymi – embrionu qəbul etməyə hazırlıq estrogen ifrazı ilə başlayır.

2) *Ovulyasiya mərhələsi* – yetişmiş birinci follikul yumurtalığın üzərinə düşüb partlayır və daxilindəki maye yumurta hüceyrəsi ilə birlikdə qarın boşluğuna tökülür, yəni ovulyasiya baş verir. Yumurta hüceyrə uşaqlıq borusuna keçir, orda spermatozoidlə görüşüb mayalanır, rüşeym uşaqlığa düşür, onun divarına implantasiya olunur.

3) *Ovulyasiyadan sonrakı mərhələ* – mayalanma olmadıqda aybaşı (menstruasiya) əmələ gəlir. Mayalanmamış yumurta hüceyrəsi uşaqlığı tərk edir.

4) *Nisbi sakitlik mərhələsi* – uşaqlıq daha təqəllüs etmir. Sarı cisim yox olur. Progesteron ifrazı artır. Heyvanlarda bu mərhələlər olmur. Onlarda cinsi fəaliyyət dövrü fəslə xarakter daşıyır. Uşaqlıq yolundan selik ifraz olunan dövrdə dişi heyvanlar erkəkləri cinsi əlaqəyə buraxırlar.

***Kişi cinsiyyət vəziləri.*** İnsan və yaşlı heyvanlarda birinci cinsi əlamətlərə cinsiyyət üzvlərinə cüt orqan olan xayalıqlar xayanın kanallarından və onların sperma axan borucuqlarından, cinsiyyət artımı vəzilərindən (toxum qovucuqları, prostat vəzi) və xarici cinsiyyət orqanlarından, interstisial toxumadan təşkil olunmuşdur. İnsan orqanizmində həm kişi, həm də qadın cinsiyyət hormonları hazırlanır. Cinsi yetişkənlik yaşına çatmış oğlanlarda cinsiyyət vəzilərində spermatozoidlər əmələ gəlir. İkinci cinsi əlamətlər dedikdə kişiləri qadınlardan fərqləndirən xüsusiyyətlər başa düşülür. Kişilərdə bığ və saqqalın çıxması, səsin kobudlaşması, tüklənmə, ətrafın uzun olması, gövdənin uzun, həmçinin psixi vəziyyətin və davranışın dəyişməsi aid edilir.

Cinsiyyət vəzilərinin hormonlarının orqanizmin cinsini müəyyən etmək xoruz və toyuq üzərində aparılan təcrübədən müəyyən etmək olar. Belə ki, kastrasiyadan sonra xoruzun toxumluğu, toyuğa, toyuğun yumurtalığı isə xoruza köçürülmüşdür. Bir müddətdən sonra xoruzun ala-bəzək tükləri tökülür, pipiyi kiçilir, davakarlığı itir, toyuğa oxşayır. Toyuqda isə xoruza xas olan əlamətlər inkişaf edir və o xoruza oxşayır. Hətta toyuqları gördükdə özünü xoruz kimi aparır. Yumurtalıq köçürülmüş erkək siçovullar, hətta siçovul balalarına süd verir.

Xayalarda kişi cinsiyyət hormonları androgenlər və cüzi miqdarda estrogenlər əmələ gəlir. Daha fəal androgen testosterondur. Androgenlərin təsiri altında orqanizmdə ikinci dərəcəli kişi cinsiyyət əlamətləri inkişaf edərək, müvafiq cinsi davranış formalaşır. Androgenlər ümumi maddələr mübadiləsinə də təsir edərək, bu baxımdan STH-nin fəaliyyətini tamamlamaqla yanaşı, toxumaların inkişafını sürətləndirərək, zülalların sintezini stimullaşdırırlar. Androgenlərin cüzi miqdarı spermatozoidlərin əmələ gəlməsi prosesini fəallıdır.

Xayalıqların funksiyaları hipotalamusun hipofizin ön payının, qalxanabənzər vəzinin və böyrəküstü vəzi qabığının hormonlarının tənzimləyici təsiri altında olur. Hipotalamusun qarın venasına ifraz etdiyi rilizinq amillərin təsiri ilə hipofiz vəzin ön payı həm qadın, həm də kişi cinsiyyət vəzilərinin fəaliyyətinə təsir edən qonadotrop hormonlar – follikulu stimula edən (FSH), lüteinləşdirici (LH) və prolaktin (PH) hormonlarını hazırlayır. Lakin kişi cinsiyyət vəzilərinin hormonal tənzimlənməsində həlledici rol hipofizar hormonlara: FSH və LH-a aid olur. FSH spermatogenezi, LH isə testosteronun əmələ gəlməsini stimullaşdırır. Xayalıqlar öz növbəsində hipofizə təsir göstərirlər.

Kastrasiya olunmuş heyvanlarda cinsiyyət vəzilərinin yeniləri ilə əvəz olunması orqanizmin bir çox pozulmuş funksiyalarının praktik şəkildə bərpa olunması ilə nəticələnir.

İnsanda cinsi yetişkənlik 5 dövrə bölünür:

1) *Uşaqlıq dövrü* – oğlanlarda 10 yaşa, qızlarda 8 yaşa qədər davam edir.

2) *Yetişkənlik dövrü* – oğlanlarda 10-14, qızlarda isə 9-12 yaş əhatə edir. Qızlarda follikullar və qraf qovucuqları əmələ gəlməyə başlayır. Oğlanlarda sperma əmələ gəlir.

3) *Gənclik dövrü* – oğlanlarda 14-18 yaş, qızlarda isə 13-16 yaş əhatə edir. İkinci cinsi əlamətlər sürətlə inkişaf edir. Onlar cinsi əlaqədə olmaq qabiliyyəti əldə edir. Qızlarda qraf qovucuqları yetişir və partlayır, aybaşı dövrləri baş verir.

4) *Qocalıq dövrü* – qadınlarda 45-50, kişilərdə isə 60 yaşdan sonra başlayır. Buna cinsi qocalıq deyirlər. Klimakteriya dövrün-

də qadınlarda aybaşı kəsilir (yaş amenoreyası), yumurtalıqların follikulları tədricən yox olur. Kişilərdə isə spermatazoidlərin fəaliyyəti zəifləyir, cinsi əlaqə çətinləşir.

Hermofrodizm adlanan xəstəliyə düçar olmuş insanlarda isə eyni bir bədəndə həm toxumluq, həm də yumurtalıq olur.

Cinsiyyət vəzilərinin fəaliyyəti sinir sistemi və hipofizin, həmçinin epifizin hormonları ilə tənzim edilir. Onlar çoxlu afferent və efferent sinirlərlə təchiz olunmuşdur. Lakin vəzilərin funksiyalarının reflektor tənzimi hələ mükəmməl öyrənilməmişdir.

Məlumdur ki, mərkəzi sinir sistemi normal cinsi fəaliyyətin təmin olunmasında mühüm rol oynayır. Məsələn, müsbət emosiyalar (şadlıq, sevinc) cinsiyyət hormonlarının ifrazını artırır, mənfi emosiyalar isə (qoxu, kədər, ağrı, iztirab) əksinə, azaldır. Hipotalamusun təsirindən hipofizin ön payı üç növ qonadotrop hormon-folikulu stimuledən (FSH), lütenləşdirici (LH) və prolaktin hormonları hazırlayır.

FSH folikulların qraf qovuqucuğuna çevrilməsinə, spermatazoidlərin əmələ gəlməsinə, LH toxumluq və yumurtalıqda androgen və estrogenlərin sintezinə və partlamış qraf qovuqucuğunun yerində sarı cismin əmələ gəlməsinə səbəb olur. Prolaktin süd ifrazını tənzim edir.

### 7.17. Epifiz (əzgiləbənşər) vəzinin daxili sekresiyası

130-201-ci illərdə yaşamış qədim Roma həkimi K.Qalenə, XVII əsrdə yaşamış fransız alimi R.Dekarta məlum olmasına baxmayaraq, bu sirlə orqanın sirləri elm üçün hələ də ətraflı öyrənilməmiş qalır.

Epifiz baş beyinin III mədəcik damınının 5-8 mm-lik çıxıntısı olub, məməlilərdə epifiz vəzi (əzgiləbənşər cisim), orta beyinin arxa hissəsində dördtəpəli cismin yuxarı təpələri arasında nisbətən dərinə yerləşmişdir. O, heyvanlarda çoxlu funksiyalar yerinə yetirir. Filogenetik cəhətdən qədim heyvanlarda epifiz işığa qarşı həssaslığa malikdir və işığın sirkadion ritmlərinə təsirini təmin

edir. Epifiz vəzi vegetativ sinir sisteminin simpatik şöbəsi ilə tənzim olunur. Sümüklü balıqlarda, suda-quruda yaşayanlarda, sürünənlərdə epifiz başın təpə nahiyəsində yerləşir. Onun altında kəllə qapağında birləşdirici toxuma ilə örtülü dəlik vardır. Bu törəmə təpə gözü adlanır. Məməlilərdə işığın birbaşa təsiri ehtimal ki, II dərəcəli əhəmiyyətə malikdir, lakin onu nəzərə almamaq lazımdır ki, fotonlar vəziyə, hətta dəridən və kəllədən keçərək daxil ola bilərlər. Məməlilərdə də epifiz sirkadion ritmlərin tənzimində iştirak edir. İşıq tor qışa ilə qəbul olunur və bu informasiya sinir yolları ilə vasitəsiz olaraq hipotalamusa (retinohipotalamik trakt) çatdırılır. Hipotalamusdan siqnallar neyronlar zəncirindən keçərək simpatik sinir sisteminin yuxarı boyun şöbəsinə daxil olur. Sonra yuxarı boyun düyünündən keçərək kəlləyə daxil olan qalxan simpatik liflərə qoşulur və epifiz onu innervasiya edir. Mövcud halda neyromediator simpatik innervasiyalı bütün strukturlarda *noradrenalindir*. Bu cür mürəkkəb yolla epifiz hüceyrələri işığın və qaranlığın, yəni gecə və gündüzün ritmik növbələşməsi haqqında məlumatı alır. Epifizin vacib məhsullarından biri *melatonin*dir. Epifizin hormonu melatonin Yer in Günəş ətrafında fırlanması ilə koordinasiya olunan bioloji ritmlər (sutkalıq, aylıq, fəsil və illik ritmlər) sirkadion-sutkalıq ritmin tənzimində iştirak edir. Melatoninin sintezi və ifrazı işıqda azalır, qaranlıqda artır. Heyvanlarda melatoninin bir çox funksiyaları çoxalma ilə əlaqədardır. Melatonin (N-asetil-5-metooksitriptamin) qana və Likvora daha çox gecələr ifraz olunur. Melatoninin plazmada gecələr miqdarı 1-3 qg/ml, yaşlı uşaqlarda 250 pq/ml, yeniyetmələrdə – 120 pq/ml, 50-70 yaşlarında – 20 pq/ml olur. Eyni zamanda istənilən yaşda gündəlik miqdarı 7 pq/ml təşkil edir.

XIX əsrin sonunda oğlarda epifiz vəzinin şişi nəticəsində vaxtından əvvəl cinsi yetişkənlik müşahidə olunmuşdur. Elə bu illərdə uşaqları olmayan gəncin yuxarı simpatik düyününün epifizlə əlaqəsinə ləngidici təsir etdikdən sonra uşaqları olmuşdur. Heyvanlar üzərində aparılan çoxlu sayda təcrübələr epifiz vəzinin çoxalma ilə əlaqədar cinsi aparata ləngidici təsir göstərdiyi və bu

təsirin günün uzunluğundan asılı olduğu məlum oldu.

Epifiz vəzi heyvanlarda fotoreseptor funksiya daşımaqla ona ətraf mühitin işıqlanmasından asılı olaraq mühitdən bələdçiyə ilk dəfə 1959-cu ildə amerikan alimi dermatoloq Lernerin rəhbərlik etdiyi alimlər qrupu epifiz vəzinin qovuquqlarından dəriyə ağardıcı təsir göstərən (melatonin serotonindən, o isə triptofan-amin turşusundan sintez olunur) və çox yüksək müalicəvi təsirə malik melatonin hormonunu sintez etdilər. Melatonin gözün torlu qişasında və bağırsaqlarda əmələ gəlir. Buradan aydın olur ki, epifiz vəzi yüksək fəaliyyət göstərən neyrosekresiya vəzisi-dir.

Melatonin məmlilərin cinsiyyət vəzilərində təsir edərək cavan heyvanlarda cinsi yetişkənliyi ləngidir. Yaşlı dişi heyvanlarda isə yumurtalığın kiçilməsinə, estral dövrün ləngiməsinə təsir edir. Epifiz vəzinin hormonu melatoninin sintezi işıqda azaldığı üçün, quşlarda cinsi fəallıq fəslə xarakter daşıyır və günün uzunluğu uzun olan yazda və yayda cinsi fəallıqları artır. Bu isə özünü bala verməkdə, yumurta qoymaqla göstərir.

Beləliklə, epifiz vəzini ona simpatik sinirlə daxil olan məlumatları humoral amillərə çevirən neyroendokrin transduktor orqan kimi adlandırmağa əsas verir. Serotonin epifizdə gündüzlər daha çox sintez olunur, gecələr isə iki fermentin (HİOMT – hidooksindolmetiltransferaza və asetil aniltransferaza) təsiri ilə melatoninə çevrilir.

Serotonin qan təzyiqini yüksəldir, MSS-də impulsların nəql olunmasında mediator rolu oynayır. Epifiz maddələr mübadiləsinə, su, duz, karbohidrat mübadiləsinə, digər endokrin vəzilər fəaliyyətini hipotalamo-hipofizar-böyrəküstü vəzi sistemi vasitəsilə tənzimləyir – ləngidici təsir göstərir. Melatonin ürək-damar, şiş xəstəlikləri, diabet, insult və s. xəstəliklərin müalicəsində effektiv təsir göstərir.

Beləliklə, epifiz gecə və gündüzü işıqlanma ritmindən asılı olaraq orqanizmin uyğunlaşma prosesində iştirak edən bioloji saat rolunu oynayır. Melatoninin təsir mexanizmi aşağıdakı kimidir.

Torlu qişanın işıqlanmasının intensivliyinin dəyişməsi görmə yolu və əlavə ritinohipotamik yolla hipotalamusun xiazma üstü

(restroventral hissəsinə) nüvəsinə verilir. Supaxiazmatik nüvədən siqnallar paraventikulyar nüvə vasitəsilə onurğa beyninin yan sütunlarının preqanqlionar simpatik neyronlarını aktivləşdirir (şəkil 7.29,B). Simpatik preqanqlionar lifləri simpatik sütunun yuxarı boyun düyününü fəallaşdırır. Yuxarı boyun düyününün postqanqlionar simpatik lifləri pinealositlərin plazmolemması ilə qarşılıqlı təsirdə olan noradrenalin sintez edir. Melatonin effekti zəif öyrənilsə də, melatoninin və hipofizdə period-1 (endogen saatla əlaqəsi olan geni) hipotalamus geninin transkripsiyasını insulə edir. Melatoninin reseptorları G-zülalı ilə əlaqəsi olan transmembran qlikoprotein-hipofizdə, xiazmaüstü nüvədə (N-supraxiazmatikus) hipotalamus, torlu qişa, MSS-nin müxtəlif nahiyələrində və bir sıra orqanlarında mövcuddur.

#### 7.18. Timus (çəngələbənzər) vəzinin daxili sekresiyası

**Timus.** İnsanda döş qəfəsində yerləşən timus vəzi yuxarı ucu nəfəs borusuna, aşağı ucu aortaya bitişir. 14-16 yaşına qədər çəkisi 35-50 qr-a qədər çatır. Bu yaşa qədər əsas funksiyası cinsiyyət vəzilər inkişafına mane olmaqdır. Bu vəzi cinsiyyət vəzilər yetişmə qədər uşaqlarda onu ləngidir. Cinsiyyət yetişkənliyi dövrü başladıqdan sonra bu vəzi cinsi funksiyaya təsir edə bilmir. Bu cinsiyyət vəzilər inin ləngidici təsiri ilə bağlıdır.

Döş sümüyü önündə yerləşən bu orqan bir sıra peptidlər hazırlayır. Hesab olunur ki, bu peptidlər immunoloji müdafiə mexanizmlərində iştirak edirlər, ancaq bu hərtərəfli öyrənilməyib. Timus vəzi zədələndikdə əzələ zəifliyi, süstlük və psixi pozğunluqlar baş verir. Cavan yaşlarda timus vəzinin çıxarılması, mineral mübadiləsinin pozulmasına səbəb olur. Sınımış sümüklər gec sağalır. Deməli, timus vəzi kalsium duzlarının sümük hüceyrələrinə daxil olmasını tənzim etməklə, onların uzanmasına səbəb olur. Timus vəzi limfositlərin əmələ gəlməsini tənzim etməklə qan yaradıcı funksiyaya kömək etmiş olur. Bəzən həddi buluc dövründən sonra da, timus vəzi öz fəaliyyətini davam et-

dirir.

### 7.19. Böyrəklər. Toxuma hormonları

**Böyrəklər.** Yuxarıda qeyd olunub ki, böyrəklər endokrin orqanlardır, belə ki, o, renin və (vitamin-D)-hormonu sintez edir. Qanın funksiyaları bəhsində böyrəklərdə eritropoetinin yaranması və onun eritropoedə rolu əks olunub.

**Toxuma hormonları.** Əvvəldə endokrin vəzilərin hormonları ilə müxtəlif toxumalarda yaranan və həmin toxumada qonşu hüceyrələrə hormonbənzər təsirə malik olan maddələr arasında sərhəddin müəyyənləşdirilməsinin çətinliyi qeyd olunub. *Paraktin* təsirə malik bu cür maddələr qrupuna indi belə hesab edirlər ki, aşağıdakılar daxildir: *prostaqlandinlər, prostatsiklinlər və tronboksanlar*. Onlar orqanizmin müxtəlif funksiyalarında vacib rol oynayırlar və digər hormonların təsirini artırır və ya azaldırlar. Bu yaxınlarda müəyyən olundu ki, ürək endokrin orqandır, belə ki, onda böyrəklərlə Na-un çıxarılmasını stimula edən peptid hazırlanır. Bu peptid ürəkönüatrium-uretik faktor adını alıb.

Müxtəlif orqanların xüsusi hüceyrələrində hazırlanan bu hormonlar histohormonlar və ya parathormonlar adlanır. Məsələn, həzm sisteminin orqanlarında aşağıdakı adları verilən hormonlar haqqında ətraflı məlumat verilir: qastirin, sekretin, pankreozmin, entroqastrin, entroqastron, xolisistokinin və villikilin və s.

Böyrəklərin yuxstomaqlomerulyar aparatında hazırlanan renin fermenti, böyrəklərdən qana keçir və plazmanın zülal fraksiyası qlobulini hipertenzinogenin (angiotenziogen), peptid hipertezin və ya angiotenzin-1-ə çevirir. Bu isə dipeptidkarbolsipeptidaza fermentinin təsirindən agiotenzin-II-yə çevrilərək damarların daralması üçün sayə əzələlərinə büzücü təsir edir.

Ağciyərlər, mədəaltı vəzidə, tüpürcək vəzidə əmələ gələn kalidin hormonu qan təzyiqini aşağı salır. Ağrı qıcığının təsirindən dəridə, əzələdə, mədədə əmələ gələn bradikininin damarlara genəldici təsir edir. Histamin əks laxtalanma təsirinə malik ol-

maqla kapillyarların keçiriciliyini artırır.

Serotonin (5-hidroksitriptamin)-arterial təzyiqi yüksəldir, adrenalinə bənzər təsirə malikdir.

*Paratorin* – çənəaltı vəzinin ekstraktından alınır. Bu maddə qığırdaq, sümük toxumasının inkişafına təsir göstərir.

### ANALİZATORLARIN FİZİOLOGİYASI

#### HİSS (DUYĞU) ÜZVLƏRİ, SENSOR SİSTEMLƏR

##### 8.1. Hiss üzvləri haqqında anlayış

Hiss üzvləri və ya duyğu orqanları barədə ilk naturalistik təsəvvürlər hələ çox qədim zamanlarda yaranmışdır. Eramızdan üç əsr əvvəl Qədim Yunanıstanın məşhur filosofu və alimi Aristotel heyvanlara və insana xas olan hissələri təsnif edərək onları beş növə ayırmışdır: görmə, eşitmə, iyilmə (qoxu), dadılmə və lamisə (toxunma, taktil) hissi. Sonralar fiziologiya elmi hissiyyatların başqa növləri-əzələ hissiyatı, daxili (visseral) hissiyat, müvazinət (vestibulyar) hissi, dəri hissiyyatının bəzi modifikasiyaları (temperatur hissi və s.) aşkar etmişdir.

Duyğu orqanlarının qıcıqlandırılması və onlardan beyin yarımkürələri qabığına impulsların daxil olması nəticəsində əldə olunan məlumatlar analiz-sintez edilir və müvafiq cavablar verilir. Analizin ali forması isə əsasən baş beyin yarımkürələri qabığı ilə həyata keçirilir.

Heyvan və insan orqanizmində hissetmə, duyma qabiliyyəti canlı aləmin təkamül prosesində formalaşan mərkəzi sinir sisteminin və sinir-reseptor cihazların fəaliyyəti ilə bilavasitə bağlıdır.

Reseptorla müxtəlif növ qıcıqları qəbul edən afferent sinir ucları və ya mühitdəki dəyişmələri həssaslıq göstərən xüsusi sinir hüceyrələridir.

Onurğasız və onurğalı heyvanlarda, xüsusən də ali məməlilərdə, o cümlədən insanda, hiss üzvləri xarici aləmin, eləcə də orqanizmin öz daxili mühitinin cürbəcür təsirləri qəbul etməyə və sinir sisteminə ötürməyə qabil olan xüsusi morfo-funksional törəmələr kimi formalaşmışlar. Hiss üzvlərinin təkamül inkişafı

çox heyrətamiz dəyişiklikləri nümayiş etdirir. Həm onurğasızlarda, həm də onurğalılarda bəzi hiss orqanları, əsasən də görmə, lamisə, vestibulyar-eşitmə və qoxu orqanları təkamül inkişafı zamanı istər anatomik, istərsə də funksional baxımdan kəskin dəyişikliklərə məruz qalırlar.

Bizim indiki elmin təsəvvürlərimizə görə, hissetmə, duyma qabiliyyəti olmayan heyvan və ya insanın yaşaya bilməsi mümkün deyil. Belə orqanizm tezliklə ölümə məhkumdur. İ.M.Seçenov «Baş-beyin refleksləri» əsərində yazmışdır ki: «Xarici hiss oyanması olmadan şüurda heç bir psixi akt yarana bilməz».

İ.P.Pavlov qıcığı qəbul edən mühitdə olan reseptor, oyanmanı nəql edən siniri və beyin qabığında yerləşən mərkəzi birlikdə analizator adlandırmışdır. Maddi cismin təsirlərinə qarşı meydana çıxan müxtəlif hissiyyatlarından asılı olaraq analizatorlar bir neçə növə bölünür. Bunlara görmə, eşitmə, temperatur (istilik və soyuqluq hissi), ağrı, toxunma, qoxu və dad analizatorları aiddir.

Hiss üzvləri və onların daha sadə quruluşlu təmsilçiləri olan reseptorlar orqanizmi onu əhatə edən xarici aləmlə bilavasitə əlaqələndirirlər. Məcəzi mənada desək, xarici mühitlə bilavasitə təmasda olan duyğu üzvlərini (göz, qulaq, burun, dil, dəri) «orqanizmin xaricə açılan pəncərələri» adlandırmaq olar. Bədənin xarici səthlərində və daxili toxuma və orqanlarında yerləşən hiss üzvləri və ya reseptor cihazlar xarici və daxili təsirləri hiss etmək üçün ixtisaslaşmışlar.

Görmə üzvü olan gözlər, ancaq xarici aləmin işıq şüalarını qəbul edərək görmə hissi doğurur. Eşitmə hissini qulaqlar tərəfindən tutulan səs dalğaları yaradır. Qoxu və dad hissələri xarici aləmin və orqanizm tərəfindən qəbul edilən qida maddələri və mayələrin müəyyən kimyəvi təsirlərindən oyanır. Dəri örtükləri xarici mühitin temperaturu, mexaniki toxunma və təzyiq dəyişikliklərini hiss edir. Vestibulyar aparat bədənin və başın məkanda müvazinətini təmin edir. Proprio-reseptorlar skelet əzələlərində yığılma zamanı yaranan gərginlik, daxili (visseral) reseptorlar isə orqanizmin daxili mühitinin fiziki-kimyəvi, kimyəvi-mexaniki, temperatur və digər dəyişiklikləri hiss etmək üçün uyğunlaşmışlar.

Orqanzmə təsir göstərən hər hansı bir qıcıq (stimul) hiss üzvü və ya reseptor səviyyəsində öz təbiətini dəyişərək sinir impulsu (sinir siqnalı, sinir oyanmaları) yaradır. Deməli, hiss üzvləri və ya reseptorlar təbiətən müxtəlif olan xarici və daxili təsirləri yeganə bir fizioloji prosesə, daha doğrusu, sinir prosesinə çevirən (transformasiya edən) xüsusi aparatlar kimi işləyirlər.

Sensor sistemlər xarici və daxili təsirlərə yüksək həssaslıq göstərməklə yanaşı geniş adaptiv (uyğunlaşma) imkanları təzahür etdirir, bu və ya digər qıcığın ən zəif və ən qüvvəli təsirləri bu sistemlərin funksiyalarını müvafiq şəkildə dəyişdirə bilər. Bununla yanaşı, sensor sistemlər qıcıqları gücləndirən və zəiflədən mexanizmlər kimi fəaliyyət göstərirlər. Mərkəzi sinir sisteminin və onun ayrı-ayrı şöbələrinin mütəmadi fəaliyyəti üçün müxtəlif sensor sistemlər eyni əhəmiyyət kəsb etmir.

## 8.2. Hiss üzvlərinin və reseptorların təsnifatı

Hiss üzvləri və reseptorlar bədənin anatomik (morfoloji) strukturlarında yerləşməsi qaydalarına, xarici və daxili təsirləri, məsafədən və ya bilavasitə təmas nəticəsində qəbul etmək qabiliyyətinə, təsir edən amillərin təbiətinə görə təsnif edilir.

Sensor reseptorların bir neçə təsnifatı mövcuddur: modallığına görə; görmə, eşitmə, qoxu, dad, təcil, toxunma, təzyiq, isti, soyuq, oksigenin gərginliyi ( $PO_2$ ), PH, osmotik təzyiq.

Adekvat qıcığın növündən asılı olaraq reseptorları mexano-, termo-, xemo-reseptorlar, ağrı və elektromaqnit reseptorları kimi təsnif edirlər. Digər təsnifata uyğun olaraq isə, distant (məsafədən siqnalları qəbul edən); eksteroreseptorlar (xarici mühitdən qıcıqları qəbul edən); daxili mühitin qıcıqlarına reaksiya verən interoreseptorlar; bədənin məkanda vəziyyətindən məlumat alan proprio-reseptorlar təsnif edirlər.

Hiss üzvləri və reseptorlar bədənin xarici səthində və ya daxilində lokallaşmasından asılı olaraq ekstro (xarici) və intero (daxili) hissi cihazlara ayrılırlar. Birincilər sırasına görmə, eşitmə, müvazinət (vestibulyar), qoxu, dad və dəri hissi cihazlar aiddir.

Əzələ-vətər və oynaq (proprio və ya kinestezik) reseptorlar və daxili reseptorlar interoresepsiya növləri kimi xarakterizə edilir.

Resepsiya növlərinin təkamül inkişafı baxımından təsnifi hansı resepsiya növünün filogenezdə əvvəl və ya sonra yaranmasına görə aşağıdakı sıra üzrə yerləşdirmək olar: xemo-resepsiya, mexano-resepsiya, fotoresepsiya (görmə resepsiyası), statosit (müvazinət-vestibulyar) resepsiya, fonoresepsiya (eşitmə resepsiyası), termoresepsiya, baroreseptorlar.

Hiss üzvləri və reseptorları distant və kontakt hissi cihazlara ayırmaq olar. Distant hiss üzvlərinin ən əsas təmsilçiləri görmə, eşitmə və qoxu üzvləridir. Dilin, dərinin, daxili (visseral) orqanların reseptorları və proprio-reseptorlar təmas (kontakt) hissi cihazlar kimi xarakterizə edilir.

Ayrı-ayrı hiss üzvləri və ya reseptorlar orqanizmin həyat fəaliyyəti və reaksiyaları üçün müstəsna əhəmiyyət kəsb edir. Bununla belə, heyvan orqanizmlərinin təkamül inkişafından, yaşadıkları şəraitdən və həyat tərzindən asılı olaraq bu və ya digər hiss üzvləri onlar üçün az və ya çox əhəmiyyət kəsb edə bilər. Suda yaşayan bir sıra heyvanların (balıqlar, məməlilərin bu həyat tərzinə keçmiş bəzi növləri) həyatında statosit (müvazinət) və eşitmə orqanları xüsusi rol oynayır. Havada uçmağa daha çox alışmış quşların görmə qabiliyyəti və qravitasiya hissələri yüksək inkişaf etmişdir. Yırtıcı heyvanlar üçün eyni zamanda qoxu, eşitmə, görmə və kinestezik hissi aparatlar olduqca böyük əhəmiyyət kəsb edir. İnsan orqanizmi daha çox görmə, eşitmə, vestibulyar, kinestezik və temperatur hissi aparatları möhtacdır.

Somatik (bədən) və visseral (daxili) duyğular öz mənşəyinə görə 3 sinfə ayırmaq olar: mexano-reseptiv, temperatur və ağrı duyğuları.

## 8.3. Reseptorların morfo-funksional təsviri

Bizim indiki təsəvvürlərə görə hər bir heyvan orqanizmi xarici mühitdə və bədən daxilində baş verən dəyişiklikləri hiss etmədən yaşaya bilməz. Heyvan orqanizmi üçün ilk növbədə xarici

mühitdə baş verən proses və hadisələri hiss etdirən xüsusi mexanizmlər zəruridir. Vaxtilə rus fizioloqu İ.M.Seçenov belə bir doğru mülahizə irəli sürmüşdür ki, orqanizmə verilən elmi tərifə mütləq xarici mühit anlayışı da daxil edilməlidir. Həqiqətən də ətraf mühit və onun qavrayışı mürəkkəb quruluşa və funksiyalara malik olan hər bir heyvan orqanizmi üçün əlahiddə əhəmiyyət kəsb edir. İnsanlar xarici gerçəkliyi, burada baş verən hadisə və prosesləri, aləmdən hissi (sensor) siqnallar almada, onları təhlil və tərtib etmədən yaşaya bilməz.

Heyvan və insan orqanizmi ətraf mühitin müxtəlif təsir formalarına çox həssas sazlanmış spesifik reseptor hüceyrələrə malikdir. Xarici mühitin müxtəlif enerji formaları reseptor hüceyrələr üçün stimulye (qıcıq) kimi təsir göstərir. Orqanizmi üçün hansı stimullar (qıcıqlar) gərəkdirsə və hansı qıcıqlar zərərli və ya lazımsızdırsa, bu artıq az və ya çox dərəcədə sensor üzvləri və onların reseptor törəmələri səviyyəsində müəyyən olunur.

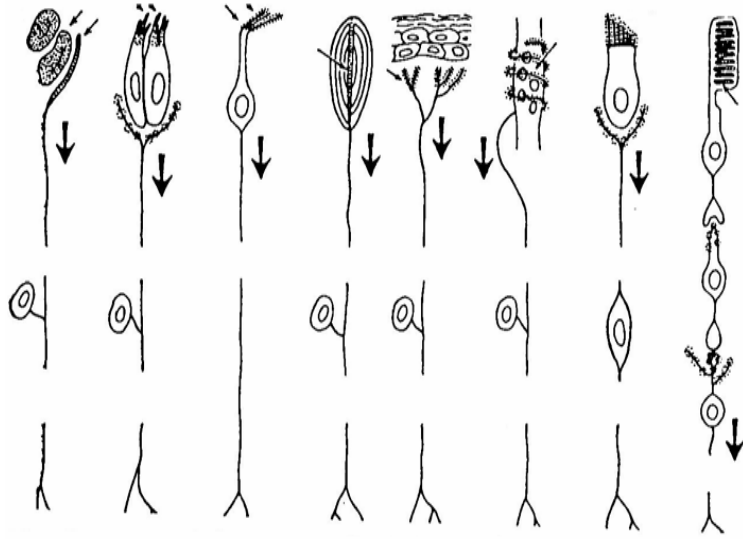
Sensor modallıqları (hissi təsir müxtəliflikləri) özündə müxtəlif submodallıqlar və ya keyfiyyətləri ifadə edə bilər. Məsələn, biz müxtəlif maddələrin qoxusunu və dadını eyni zamanda duya bilərik, temperatur duyğularını həm isti, həm də soyuq kimi qəbul edirik, biz müxtəlif işıq dalğalarını müxtəlif rənglər kimi görürük və i.a.

Reseptorlar haqqında tam təsəvvür formalaşdırmaq üçün onların təkamül inkişafı mənzərəsi ilə tanış olmaq vacibdir. Heyvanat aləmində reseptorların olduqca çoxlu formaları təmsil olunmuşdur. Reseptorların mənşəyini tədqiq edəndə belə bir ilkin postulat irəli sürülmüşdür ki, ilkin hissetmə qabiliyyəti elementar səviyyədə hər bir canlı hüceyrənin xarici səth membranına məxsus olan xüsusi zülal, zülal-lipid və qlüko-zülal biomolekulyar komplekslərin və onları əhatə edən ion mühitlərinin xassələri ilə əlaqədardır. Ona görə də müxtəlif növ və tip heyvanlarda ən müxtəlif reseptorların hissi xassələrində ümumi və oxşar xüsusiyyətlər mövcuddur ki, bu da onlarda ilkin molekulyar represiya mexanizmlərinin çox yaxın olması ilə izah edilir.

Yastı qurdların (planariya və s.) və ya həşəratların gözü insanın gözündən fərqlənir, lakin fotoresepsiyanın fundamental əsasları gözlərə malik olan əksəriyyət heyvanlarda oxşar prinsip və molekulyar mexanizmləri üzrə qurulmuşdur. Bəzi heyvanlarda olan incə reseptor aparatları insanda yoxdur. Məsələn, elektrik balıqlarda elektrik cərəyanı hiss edən orqanlar, molyuskalarda suyun kimyəvi tərkibini təyin edən osforidal hissi orqan mövcuddur, insan orqanizmi belə nadir hissi reseptorlardan məhrumdur. Elə onurğasızlar da var ki, onlarda əksər hissi orqanları və ya reseptorları inkişaf etməmişdir. Sahibin bağırsağ mühitində parazit həyat keçirməyə əlahidə surətdə adaptasiya olunmuş lentvarı qurdlar belə orqanizmlərdəndir. Bir çox sensor (reseptor) hüceyrələr və duyğu orqanları yüksək uyğunlaşmalara məruz qalsa da müxtəlif heyvan növlərində təxminən eyni quruluş və funksional xüsusiyyətləri qoruyub saxlayırlar. Onurğalılarda qoxu və görmə reseptorları bu qəbilədən olan sensor cihazlara yaxşı misal ola bilər.

Xarici və ya daxili stimulye sinir impulsuna çevrilməsi ya bütövlükdə sensor hüceyrədə, yaxud da onun xüsusi membran sahəsində baş verir. Məsələn, qanda oksigenin (O<sub>2</sub>) qatılıq gərginliyi tutan xemoreseptorlar sinir impulsunu bütövlükdə hüceyrə fəaliyyəti sayəsində yaradır, amma əksər sensor çeviricilər bu prosesi həyata keçirmək üçün çox incə və səciyyəvi morfo-funksional törəmələr qazanırlar. Sensor hüceyrədə çevirici (transduksiyaedici) xassələr müəyyən mikromorfoloji sahələr ilə sıx əlaqədardır. Bu ixtisaslaşmalar formaca müxtəlifdir. Aşağıdakı sxemdə onurğalı heyvanlarda bəzi reseptorların morfo-funksional xüsusiyyətləri göstərilir (şəkil 8.1).

Oksigen res.	Dad res.	Qoxu res.	Somatosensor res.	Əzələ res.	Eşitmə res.	Görmə res.
--------------	----------	-----------	-------------------	------------	-------------	------------



Şəkil 8.1. Onurğalıların müxtəlif tip reseptorları.

Kiçik ox işarələri sensor qıcıqların təsir etdiyi mikroresptiv sahələri göstərir. Punktirlər – sensor təsirləri sinir impulslarına transduksiya edən və sinaptik ötürmə baş verən sahələri göstərir. Hər iki yerdə sinir siqnalları fasiləli (diskret, gradual) olaraq ötürülür. Böyük ox işarələri reseptorda sinir impulsların tam formalaşdığı yerləri göstərir. (G.Şeperd, 1987).

**Qıcıq qapısı anlayışı.** Toxumada ən zəif oyanma əmələ gətirən qıcıq qüvvəsinə qıcıq həddi və ya qıcıq qapısı deyilir. Qıcıq qapısı anlayışı əsasən xarici və daxili reseptorlarda qıcıqlanmanın aşağı həddini xarakterizə etmək üçün işlədilir. Qıcıq qapısı reseptorda yayılan təsir (fəaliyyət) potensialı və ya sinir impulsu yaradan qıcıqlanmanın minimal intensivliyi kimi başa düşülür.

Fiziologiyada qıcıq qapısıaltı və qıcıq qapısıüstü qıcıqlanma adlanan anlayışlar da işlədilir. Qıcıq qapısından aşağı olan və oyanma qapıaltı qıcıqlanma, qıcıq qapısından yüksək olan qıcıqlanma isə qapıüstü qıcıqlanma adlanır. Qıcıq qapısı nə qədər aşağı olarsa, oyanıcılıq bir o qədər yüksək olur.

**Sükunət potensialı.** Sükunət potensialına bəzən membran po-

tensialı da deyilir. Heyvani hüceyrə və ya reseptor hüceyrə zahiri membran (zar) örtüyü (plazmatik membran) ilə əhatə olunur, bəzi reseptorlar (məsələn, görmə reseptorları) daxili membran disklərə malikdir və ya inkapsulyar membran quruluş kəsb etmişdir (məsələn, dərinin reseptiv cismcikləri). Reseptor hüceyrə adi halda, fizioloji sükunət zamanı, hər hansı qıcıq təsir etmədiyi anlarda, membran potensialına malikdir. Bu tip potensial normal fizioloji həyat fəaliyyəti olan hüceyrənin sitoplazması ilə maye mühiti arasında  $Na^+$ ,  $K^+$ ,  $Cl^-$ ,  $Ca^{++}$ ,  $Mg^{++}$  kimi elektrokimyəvi ionların transmembran nəqliyyatı və membranın daxili və xarici səthləri üzərində həmən ion yüklərinin fərqli qradiyentləri (qatılıqları) hesabına əmələ gəlir.

Nisbətən yüksək oyanıqlığı olan sinir və əzələ hüceyrələrində sükunət potensialının qiyməti adətən 60-90 mv diapazonda dəyişir. Adi vəziyyətdə olan reseptor hüceyrənin (və ya digər oyanıqlı hüceyrənin) örtük membranının daxili səthi xarici səthinə görə mənfi elektrokimyəvi potensial ilə yüklənmişdir. Reseptora kənar təsir olduqda və ya reseptor hüceyrədə metabolizmin stasionar vəziyyətləri dəyişdikdə membran potensialı qiymət və istiqamətcə dəyişir, potensial tərəddüdləri (spaykları) meydana gəlir. Membran potensialının azalması depolyarlaşma, artması isə hiperpolyarlaşma adlanır. Axırncı hal reseptor və ya təsir (fəaliyyət) potensialı adlanan yayılan potensialın təşəkkülü üçün əsas fizioloji şərtlərdən biridir.

**Reseptor potensialı (fəaliyyət potensialı).** Qıcıq qapısı qüvvəsində və ya ondan yuxarı qüvvədə stimül reseptora təsir etdikdə membran potensialı hiperpolyarlaşır, reseptorun oyanıqlığı artır, reseptorda hissi sinir lifinə keçən və orada yayılan oyanma, faktiki olaraq sinir impulsu yaranır.

Reseptorun oyanması «hamısı və ya heç nə» qanununa tabedir, bu o deməkdir ki, təsir reseptoru ya bütövlükdə oyadır, ya da heç oyturmır. Oyanma baş verdikdə qıcıq artıq onun səviyyəsinə təsir edə bilmir, qıcıq həddən artıq şiddətləndikdə, reseptor oyanma öz əvvəlki spesifikliyi itirir, ağır siqnal kimi nəql olunur.

Reseptorda təsir potensialı doğuran və onu sinir impulsuna

transfeksiya edən molekulyar, metabolik və ion mexanizmi çoxdan və ətraflı olaraq öyrənilir, bu sahədə qaranlıq məsələlər qalsa da, əldə edilmiş nəliyyətlər çox önəmlidir.

Reseptor membran onun üçün spesifik olan stimula qarşı fəvqəladə dərəcədə həssasdır və çevrilmə prosesləri çox böyük sürətlə həyata keçir. Məsələn, daxili qulaqda olan tükcüklü reseptor hüceyrə olduqca cüzi hərəkətləri, burun reseptoru 1-2 molekul çoxu maddəsi, göz reseptor 1-2 kvantlıq işıqın təsirinin sinir impulsuna transformasiya etməyə qadirdir.

Qıcığın qüvvəsi ilə reseptor potensialın intensivliyi arasında bilavasitə deyil, loqarifmik asılılıq mövcuddur. Bu elektrofizioloji müşahidələr Veber qanununun riyazi ifadəsini verən Q.Fexner təklifinə uyğun gəlir.

E.Veber (1834) belə bir qanun irəli sürmüşdür ki, qıcıqlanmanın artmasını hiss etmək üçün, o əvvəlki qıcıqlandırıcıdan qüvvəli olmalıdır. Veber öz təcrübələrində əlin dərisi üzərinə məlum çəkiddə yük qoymuşdur. Dəriyə təzyiq, ancaq yükün çəkisi artırıldıqda hiss edilmişdir. Belə ki, əgər əlin üzərinə 100 q ağırlıqda daş qoyulmuşsa, onu hiss etmək üçün çəkini 3 q artırmaq lazımdır. Çəki daşı 200 q olduqda 6 q, 600 q – 18 q əlavə etmək tələb olunur. Veber bu asılılığı sadə bərabərliklə ifadə etmişdir:

$$\frac{\delta J}{J} = K.$$

Burada: J–qıcıqlanma;  $\delta J$ –qıcıqlanmanın artması, K–sabit kəmiyyətdir.

Qıcıqlanmanın artırılması ilə hissiyatın artması arasındakı analogi əlaqə Veber tərəfindən sübut olunmuş və bir sıra tədqiqatçılar eşitmə, görmə reseptorlarında əzələ duyğusunda və s. bundan istifadə etmişlər. Beləliklə, müəyyən edilmişdir ki, Veber qanunu, ancaq müəyyən həddə özünü doğruldur: bundan qüvvəli və zəif qıcıqlandırıcıların təsiri K-nın qiymətini dəyişir. Bu dəyişiklik reseptor cihazın vəziyyətindən və onun uyğunlaşma qabiliyyətindən asılıdır.

Q.Fexner əlavə tədqiqatlarında qıcığın qüvvəsindən hissiyatın asılılığını və alınan nəticələrin riyazi analizinə görə Veber

qanununu əks etdirən başqa cür düstur təklif etmişdir:

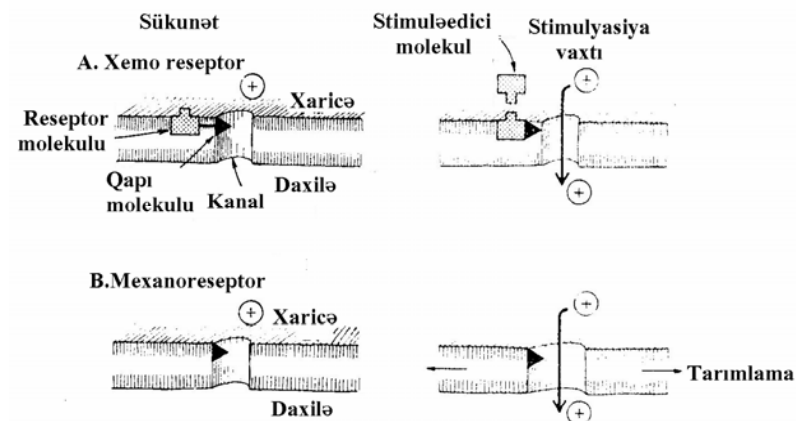
$$S = a \log k + b$$

Burada: S–hissiyatın intensivliyi, k–qıcığın ölçüsü, a və b–sabit kəmiyyətlərdir.

Beləliklə, Fexner düsturuna görə hissetmənin artması qıcığın loqarifmik intensivliyi ilə düz mütənasıbdır. Bütün reseptorların mühüm xüsusiyyətlərindən biri adaptasiya, yəni qıcıqlandırıcının qüvvəsinə uyğunlaşmadır.

Reseptor potensial sinir impulsuna elektrotonik potensiallar, müsbət və mənfi yüklü ion cərəyanları vasitəsilə çevrilir. Bu proses reseptorların müxtəlif tiplərində az-çox fərqlidir. Məsələn, əzələ reseptorunda stimulyasiya hissi sinir lifinin üç membranından keçən müsbət ion cərəyanı gücləndirir və bununla lifin qurtaracağında reseptor potensial yaradır, bu potensial elektronik cərəyanlar kimi lifin impuls əmələ gələn sahəsinə qədər yayılır.

Son zamanlar müəyyən edilmişdir ki, reseptor potensial asetilxolinin qıcıqlandırıcı təsiri nəticəsində meydana çıxır ki, bu da membranın keçiriciliyini dəyişməklə onun depolyarizasiyasına səbəb olur. Belə bir effekt reseptorların yerləşdiyi sahəyə asetilxolin yeritdikdə də müşahidə edilmişdir.



Şəkil 8.2. Xemo və mexanoreseptorlarda sükunət və stimulyasiya zamanı ion kanallarının iş rejimləri.

**Sinir sistemində informasiyaların kodlaşdırılması.** Reseptorlardan alınan məlumatlar mərkəzi sinir sisteminə afferent liflərlə sinir impulsları axını şəklində ötürülərək orada analiz olunur. Təbiidir ki, buradan belə bir sual meydana çıxır – orqanizmin aldığı məlumatlar nəticədə sinir impulsları şəklində MSS-də «kodlaşdırılır», «şifrələnir»?

İmpulslar MSS-nə «atəşlər» şəklində ötürülür. Eyni lifdən keçən ayrı-ayrı impulsların amplitudu və müddəti eynidir, lakin onların tezliyi və impulsların sayı atəşlərdə bəzən fərqli olur. Buradan belə bir nəticəyə gəlmək olar ki, hər hansı kiçik müddət ərzində sinir lifi impulsu ötürür və ya ötürə bilmir, yəni bu zaman sinir lifi ya oyanmış və ya oyanmamış olur. Belə güman edilir ki, sinir lifi impulsları ikili kodla: impulsların olması və ya olmaması ilə həyata keçir. Məlumatlardan impulsun əmələ gəlməsinin şərti forması *kod* adlanır. İkili kod iki rəqəmin 0 və 1 müxtəlif növ kombinasiyasıdır. Bundan məlumatları elektron-hesablayıcı maşınlarına verərkən istifadə edilir.

İnformasiyaların həcmi vahid zaman ərzində verilir, ikili vahidlə və ya bitlə müəyyən edilir.

Hər bir sinir lifinin saniyə ərzində ötürə biləcəyi impulsların miqdarını bilməklə, hər bir informasiyanın ötürücü kanalının tutumunu ölçmək olar. Əgər sinir lifi saniyədə 100 impuls ötürürsə, demək, 0,01 saniyə ərzində 1 ikili vahid informasiya keçir (yəni 1 impuls və 1 pauzanı o biri impulsdan ayıran informasiya), beləliklə, bir sinir lifi 1 saniyə ərzində 100 bit informasiya ötürür. Reseptorların xüsusiyyəti və qıcıqlandırmanın xarakterindən asılı olaraq bir atəşdə impulsların müxtəlif qruplaşmalarını nəzərə alaraq, hətta bir sinir lifi reseptora təsir edən müxtəlif qıcıqlanmalar haqqında geniş imkanlara malikdir.

Mühiti reseptorlar, ancaq müəyyən siqnalları qəbul etmək üçün «tarazlaşdıqından», yəni bəzi reseptorlar üçün adekvat olan siqnalları qəbul etmələrinə baxmayaraq, onlara müxtəlif xarakterli siqnallar da çatır.

**Reseptorların adaptasiyası.** Hər növ reseptor ona təsir edən

spesifik qıcığa qarşı onun təsiretmə qüvvəsi və müddətindən, reseptorda oyanmanın fazik və ya tonik vəziyyətlərindən asılı olaraq müəyyən cavab verir. Məsələn, əzələ reseptorunda stimül güclənən kimi oyanma güclənir, onun dinamik həssaslığı artır, amma eyni stimulun müəyyən müddət ərzində təkrar təsirləri (statik stimulyasiyası) zamanı reseptorun oyanma reaksiyası tədricən azala bilir ki, buna adaptasiya deyilir. Tez və yavaş adaptasiya olunan reseptorlar mövcuddur. Tez adaptasiya olunan reseptorlar fazik, ges adaptasiya olunan reseptorlar isə tonik reseptorlar kimi xarakterizə edilir. Əzələlərimizi uzun müddət eyni vəziyyətdə saxlaya bilməyimiz onlarda reseptorların tonik adaptasiyaları ilə əlaqədardır. Dəri reseptorlarında təzyiq və ya lamisə (toxunma) hissini tez sönməsi fazik adaptasiya ilə bağlıdır. Adaptasiya, həmçinin sensor siqnalların nəql edilməsi proseslərində baş verə bilər.

#### **8.4. Kimyəvi həssaslıq. Xemoresepsiya növləri. Qoxu və dad hissələri**

Hissiyatlar haqqında danışanda ilk növbədə onların təkamül inkişafı tarixinə nəzər salınmalı, hansı hissiyatların əvvəl yarandığı məsələsinə obyektiv olaraq yanaşılmalıdır. Bu baxımdan kimyəvi hissiyat sensor mexanizmlərinin ən ibtidai formalarından biri kimi qəbul edilir. İstər suda, istərsə də quruda yaşayan heyvan orqanizmləri ilkin olaraq xarici mühitdə və orqanizm daxilində yaranan kimyəvi təsirlərə reaksiya vermək zərurəti qarşısında qalmışdır, onlar üçün kimyəvi resepsiya (xemoresepsiya) həyati vacib fizioloji mexanizmi kimi formalaşmışdır.

Məlumdur ki, ilk heyvan orqanizmləri su mühitində yaranıb inkişaf etmişdir. Onlar öz maddələr mübadiləsini təmin etməkdən ötrü ətraf sulara özlərinə lazım olan və qida əhəmiyyəti kəsb edən maddələrin varlığını və həyati vacib xassələri hiss edən xarici reseptiv orqanlar qazanmışdır. Onlar həm də bədənin daxili bioloji mayələrində hərəkət edən kimyəvi maddələrə (O<sub>2</sub>, şəkər,

duz, hormon və s.) həssas olan xemoreseptiv mexanizmlər əldə etmişdir. Kimyəvi həssaslıq və ya xemoresepsiya ilk baxışda sadə mexanizm kimi görünsə də əslində kimyəvi hissiyyat növü heyvan və insan orqanizmi üçün güclü və uzunmüddətli hisslər oyatmağa qabildir. Ali məməlilərin həyatında qoxu xemoreseptorları orqanizmin daxili mühitinin kimyəvi tərkibinin nisbi sabit vəziyyəti (homeostazi) təmin etməkdə, daxili hissiyyatların təşəkkülündə mühüm əhəmiyyət kəsb edir. Kimyəvi hissiyyat növləri 4 kateqoriyaya ayrılır: ümumi kimyəvi hissiyyat, daxili xemoresepsiya, qoxu və dad hissiyyatları. Ümumi kimyəvi həssaslıq bütün heyvani hüceyrələrə xasdır. Onlar spesifik molekullara, habelə kimyəvi maddələrə həssasdırlar, öz reaksiyaları ilə sinir siqnalları doğura bilirlər. Daxili xemoreseptorlar orqanizmin daxili mühitinin kimyəvi tərkibi, məsələn, qanda oksigenin gərginliyi, şəkərin miqdarı, daxili mayelərdə hidrogen ionlarının qatılığı, (PH), hormonların səviyyəsi haqqında sinir impulsları yaradırlar. Qoxu və dad hissiyyatları ayrı-ayrı sensor modallıqlar kimi yaranır. Qoxu havadakı və ya qəbul edilən qidalardakı iyli maddələrə, dad – ağıza düşən maddələrin və ya qidaların müəyyən xassələrə olan həssaslıqdır.

Bu sensor mexanizmlərin spesifik fəaliyyət prinsipləri ümumən oxşardır: kimyəvi maddə ilə xemoreseptorun qarşılıqlı əlaqə və təsiri verilmiş reseptiv və ya sinir reaksiyasının orqanizm üçün əhəmiyyəti ilə müəyyənləşir. Stimuləedici kimyəvi maddələr, hansılar ki, hüceyrə, toxuma və ya orqan səviyyəsində metabolik və ya funksional əhəmiyyət kəsb edir, yaxud zərərli, zədələyici təsir effektdə malikdir, onlar az və ya çox müddətdə təsir qabiliyyətləri qorunub saxlayan hisslər oyada bilirlər.

Stimuləedici kimyəvi maddələr, molekullar və ya ionlar reseptorları oyadır və spesifik reaksiyaları işə salır. Orqanizmə zəruri olan spesifik maddələrə kimyəvi həssaslıq müxtəlif tip reseptor hüceyrələr vasitəsilə təmin edilir. Adətən, spesifik reseptor mexanizmlər eyni tip hüceyrələrdə təmsil olunur və bu hüceyrələr qruplaşaraq bu və ya digər kimyəvi sensor orqanı

əmələ gətirir.

Onurğasızlarda ən yaxşı öyrənilmiş somatovisseral xemoreseptiv orqan molyuskların osfordial orqanıdır. Bu orqan molyuskun mantiya qabığının altında yerləşir, mantiya boşluğundan keçən suyun kimyəvi tərkibinə həssasdır. Mantiya boşluğuna su bilavasitə xarici mühitdən daxil olduğuna görə osfordial orqan daxili mühitin kimyəvi tərkibi tənzimləmək üçün vacibdir. Həşəratlarda və digər onurğasızlarda xemoreseptiv orqanlar rolu oynayan rəngarəng törəmələr mövcuddur.

Onurğalılarda daxili və xarici xemoresepsiya xeyli dərəcədə ixtisaslaşmışdır. Bu, əlbəttə, onların təkamül inkişafının səviyyəsi və müxtəlif həyat tərzləri, geniş adaptiv imkanları ilə bilavasitə əlaqədardır.

**Qoxu üzvləri və qoxu hissi.** İnsanda qoxu zonasının səthi  $5 \text{ sm}^2$ , qoxu kirpiklərin ümumi səthi bundan yüzlərlə dəfə çoxdur. Qoxu hissi qoxu üzvləri vasitəsilə xarici mühitdə olan müxtəlif maddələrin müəyyən xassələrinin (iyləri, qoxuları) bilavasitə duyulması və qavranılmasıdır. Quruda yaşayan heyvan orqanizmləri iyli (qoxulu) maddələri onlardan havaya yayılan kimyəvi maddə buxarları (molekulları) şəkilində su hövzələrinin (dəniz, göl, gölməçə, çay və s.) heyvan sakinləri isə suda həll olunmuş kimyəvi maddələrin ion və ya molekulları şəkilində duyurlar.

Qoxu hissi kimyəvi və ya xemoresepsiyanın bir növü olub aşağı həssaslıq həddi (qapısı) ilə xarakterizə olunur, kimyəvi stimula (qıcığa) qarşı fərdi duyğuların əmələ gəlməsi ilə müşayiət edilir, siqnal əhəmiyyəti daşıyır. Müxtəlif növ heyvanlarda (həm onurğasızlarda, həm də onurğalılarda) qoxu orqanlarının inkişaf dərəcəsi və qoxu hissini davranış reaksiyalarında rolu müxtəlifdir. Bu əlamətə görə onurğalı heyvanlar arasında qoxu hissi yaxşı inkişaf etmiş növlər-makrosmatiklər (məməlilərin əksər növləri), qoxu hissi zəif inkişaf etmiş növlər-mikrosmatiklər (quşlar, su itləri, bəzi balina növləri, meymunlar) və qoxu hissindən tamamilə məhrum olan növlər - anosmatiklər (dişli balinalar və s.) seçilir.

Qoxu hissi heyvanlara və insana qida axtarışı və qidaları seçmə reaksiyaları, şikarı dişləmək, düşmənlərindən xilas olmaq, biooriyentasiya və biokommunikasiya üçün əhəmiyyət kəsb edir. Heyvanlararası kommunikativ əlaqələr və intim hisslər bədən əzələlərinin ifraz etdikləri feromonlar və kayramonlar adlanan qoxu maddələrinin təsirləri ilə sıx bağlıdır. İnsanlar üçün çox hallarda xarici mühitdə yaranan pis və ya xoş qoxulu maddələr, qidaların qoxuları, az hallarda isə başqa fərdlərin bədən qoxuları əhəmiyyət kəsb edir. Qidaların iyələrini duymaqdan məhrum olan insanlar tez-tez qida zəhərlənmələrinə məruz qala bilər.

Bir sıra iyli maddələr üçün qoxu hədləri–qoxu hissi doğuran ən az miqdarları məlumdur. İnsan, məsələn,  $1 \text{ sm}^3$  havada trinitrobutiltoluolun miqdarı  $5 \cdot 10^{-15}$  qram (bu təxminən 10 mln. molekulları təşkil edir) olduqda onu hiss edə bilər. İpəkqurdu (barama) kəpənəklərinin erkəkləri diş kəpənəklərin ifraz etdiyi cinsi feromonun (bambikul)  $1 \text{ sm}^3$  havada çox cüzi miqdarı -100 molekulu hiss edə bilərlər. İtlər bəzi iyli maddələrə olduqca həssasdırlar. Qoxu hədləri o qədər aşağı ola bilər ki, bəzi qoxu reseptorları havadakı iyli maddənin, hətta 1 molekulların təsirindən oyanırlar. Qoxu reseptorları bu və ya digər iyli maddələrə müxtəlif həssaslıq göstərməkdə uyğunlaşmışdır. İyli maddələrin geniş spektrinə həssas olan reseptorlarla yanaşı yalnız tək-tək iyli maddələrə çox yüksək həssaslıq göstərən qoxu reseptorları da mövcuddur.

Orqanizm üçün bioloji əhəmiyyət kəsb edən kimyəvi molekullar orqanizmdən müəyyən məsafələrdə yerləşən mənbələrdən təsir göstərir. Deməli, qoxu reseptorları distant reseptorlara aid edilə bilər, lakin qoxulu maddə molekulları qoxu reseptoru ilə bilavasitə təmas olunduqda qoxu hissi yarandığından qoxu reseptorları eyni zamanda kontakt reseptorlara aid edilə bilər. Qoxulu maddələrin mənbəyi bitki, yırtıcı, şikar, başqa fərdlər, havaya səpələnmiş iyli üzvi və ya qeyri-üzvi maddə də oynayırlar. Artıq qeyd olunduğu kimi eyni cinsə mənsub olan iki fərd arasında kimyəvi siqnallaşma (kimyəvi kommunikasiya) xüsusi vəzilərin ifraz etdiyi feromonlar – kimyəvi tərkibinə görə

terpenoidlər; streoidlər, spirtlər, doymuş və doymamış yağ turşuları, aldehidlər qrupuna aid olan qoxulu üzvi maddələr vasitəsilə həyata keçir.

Feromonlara, onlara attraktanlar da deyilir, habelə digər qoxulu maddələrə qarşı hisslər (olfaktor hisslər) heyvanların böyük əksəriyyəti üçün zəruridir. Onurğasızlar arasında qoxu hissi daha çox ictimai həşəratlarda (arılar, qarışqalar və s.) əhəmiyyət kəsb edir. Bal arısında ayrı-ayrı qoxulu maddələri hasil edən ekzokrin vəzilər fəaliyyət göstərir. Onlarda qoxu reseptorları bədəninin baş hissəsində nazik bığcıqlarda (antennalar) yerləşmişdir. Bəzi müəlliflərə görə, bal arısının hər iki əsas bığcıqında qoxu reseptorlarının ümumi sayı 40 mindən 200 minə qədərdir. Erkək ipəkqurdunun qoxuları qəbul edən iki iri antenası vardır. Hər bir antena çoxlu sayda tükcüklərlə (sensillər) təchiz olunmuşdur. Bir sensilla bir və ya bir neçə qoxu reseptora, hər reseptor isə öz növbəsində bir neçə periferik kiprikiyə (dendritə) malikdir.

Bığcıqlara təsir edən cinsi feromonlar (attraktanlar) çox yüksək hissi təsir gücünə malikdirlər. Hesablanmışdır ki, feromonun bir molekulu kifayətdir ki, bığcıqlardakı qoxu reseptorunda aydın qeyd edilən cavab reaksiyası (reseptor siqnalı) doğursun, feromonun 200 molekulu isə erkək həşəratda cinsi davranış reaksiyası oyada bilər.

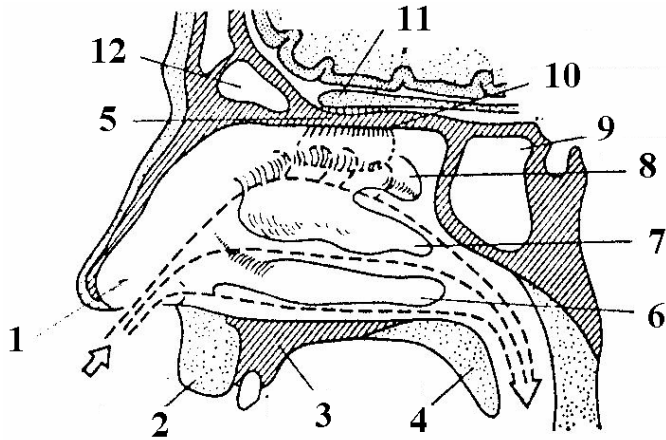
Onurğalılarda qoxu hissi yaradan orqan kimi burun boşluğunun arxa hissəsinin epitel qişasında düzölmüş kiprikcikli qoxu reseptorları fəaliyyət göstərir.

İbtidai onurğalılarda (balıqlar, suda-quruda yaşayanlar) burun boşluğu nisbətən sadə quruluşlu kisəcik formasındadır və qoxu reseptorları onun divarlarında düzölmüşdür, iyli maddələri saxlayan su və ya hava axınları bilavasitə reseptor təbəqəsinin üzərindən keçir.

Məməlilərdə qoxu hissi orqanları bir qədər başqa daha mürəkkəb şəkildə qurulmuşdur. O məməlilər ki, daha incə qoxu hissələrinə malikdirlər, onlarda burun boşluqlarının quruluşu və reseptor hüceyrələri heyrətamiz dəyişikliklərə məruz qalmışdır.

Oposumda, dovşanda və ya itdə burun boşluğuna daxil olan hava əvvəlcə burunun selikli qişasının çoxlu sayda qarışıqlarından ibarət olan sahədən, «hava kondisionerindən» keçir, hava burada isinir və rütubətlənir, sonra hava qırtlağa daxil olur, eyni zamanda hava burunun arxa şöbələrinə burulğanlı axınlar kimi hərəkət edir, burun boşluğunun arxa hissələrində mürəkkəb sirkulyasiya proseslərinə məruz qalır və burada qoxu reseptor hüceyrələri ilə təmasda olur. Havanın bu sahələrə axını və qoxu reseptorlarına çatması mexanizmi dəqiq məlum deyil. İnsanda burun yolları nisbətən sadə qurulmuşdur, qoxu reseptorları burun yollarının, ancaq müəyyən sahələrində və burun boşluğunun ən arxa yuxarı hissəsində – xəlbirəbənzer sümüyün (*Lamina perforata*) altında yerləşmişdir. Qoxu epitelini tənəffüs yolunun yanında yerləşir.

Aşağıdakı sxemdə insanın burun boşluğunda qoxu reseptorlarının lokallaşdığı sahələr göstərilmişdir (şəkil 8.3).



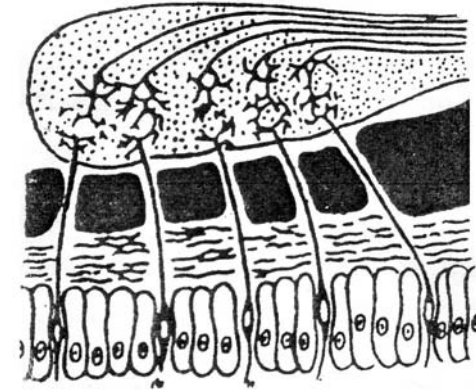
**Şəkil 8.3.** 1. Burun pərləri, 2. Dodaq, 3. Sərt damaq, 4. Yumşaq damaq, 5. Xəlbir sənif, 6. Aşağı burun balıqqulağı, 7. Orta burun balıqqulağı, 8. Yuxarı burun balıqqulağı, 9. Pazabənzer burun boşluğu cibi, 10. Qoxu epitelisi və qoxu sinirləri, 11. Qoxu soğanağı, baş-beynin alın payı, 12. Alın cibi.

Burun boşluğunda uzunsov formalı qoxu reseptorları onun

epitel qişasında nazik qat üzrə yerləşmişdir. Yetkin qoxu hüceyrələri uzunluğu 20 mikrometrə, diametri 0,1-0,2 mikrometrə çatan kipriklər yavaş, amma qeyri-sinxron olaraq titrəyir.

Qoxu reseptorlarında heyrətamiz əlamətlərindən biri də budur ki, onların müxtəlifləşməsi (diferensiasiyası) orqanizmin həyatının bütün dövrlərində davam edir. Bəzi it cinslərində qoxu reseptorlarının ümumi sayı 200 mln, dovşanda 100 mln, insanda 10 mln-a çatır.

Qoxu hüceyrələri (şəkil 8.4) bipolyar neyronlardır, diametrləri 5-10 mk-a bərabər olur. İtdə 125 milyon, insanda isə 60 milyon qoxu hüceyrəsi ayırd edilir.



**Şəkil 8.4.** Qoxu hüceyrələrinin quruluş sxemi.

İnkişaf edən qoxu hüceyrəsi öz qısa çıxıntısı-dendriti burun selikli qişasının səthinə, uzun çıxıntısı-aksonu içəriyə göndərir və burada o digər aksonlarla qovuşur. Qoxu reseptorları hüquqi neyronlara aiddir və aksonlara malikdir. Qoxu neyronları ömür boyu fasiləsiz olaraq yeniləşən neyronlardır. Onların mərkəzi çıxıntıları (aksonlar) qoxu siniri əmələ gətirir və onurğalılarda ön beyində yerləşən ilkin hissi mərkəzinə-cüt qoxu soğanağına (*bulbus olfactorius*) daxil olur. Quyuqsuz amfibilərdə, balıq və quşların bəzi növlərində qoxu soğanaqları bir-birilə qismən və ya tam qovuşmuş şəkildə olur. Qoxu soğanağında qoxu

reseptorlarından bura daxil olan sensor informasiyaların yenidən işlənməsi prosesləri baş verir.

Qoxu soğanağı təkamül inkişafı baxımından baş beyinin ən qədim törəmələrindən biridir. Bəzi kisəli məmlilərdə qoxu soğanağı baş-beyin yarımkürələrinin ön hissəsinin böyük sahəsini əhatə edir, quşlarda və primatlarda az inkişaf etmişdir, balinaların bəzi növlərində (dişli balinalar və b.) qoxu soğanağı yoxdur.

Qoxu reseptorları, qoxu siniri və qoxu soğanağı birlikdə vahid ilkin morfofunktional sistem – qoxu sistemi və ya qoxu analizatorunu əmələ gətirir. Qoxu soğanağı qoxu sinirinin şaxələri vasitəsilə ön beyinə məxsus olan qədim qabıq (paleokorteks) törəmələri (limbika və s.), bəzi qabıqaltı mərkəzləri ilə əlaqədardır. Yeni qabıqda (neokorteks) qoxu analizatorunun ali nümayəndəliyi yoxdur.

**Qoxu hissinin yaranması mexanizmi.** Tədqiqatlar göstərmişdir ki, iyli maddələr qoxu reseptorlarını stimula edir. Bundan ötrü iyli maddə əvvəlcə qoxu reseptorları yerləşən selikli qişa tərəfindən udulmalı və daha sonra qoxu reseptorlarının kipriçikləri (dendritləri) ilə təmasa girməlidir. Bu halda iyli kimyəvi maddə molekulları qoxu reseptor hüceyrələrinin (faktiki olaraq qoxu neyronlarının) səth membranlarındakı reseptor xassələri molekulyar komplekslər (əsasən zülal, lipoproteid və ya qlikoproteid molekulları, ion kanalları) ilə qarşılıqlı təsirə girir, ion kanallarını açır ilkin membran potensiallarını istiqamət və qüvvəyə dəyişdirir, elektronik ion mexanizmi üzrə reseptor potensialının (fəaliyyət və ya təsir potensiali) yaranmasını təmin edir.

Qoxu hüceyrələri çox kiçik ölçülərə malikdir və ona görə də mikroelektrodları onların içərisinə yeritməklə hüceyrədaxili reseptor potensiali qeyd etmək çətindir. Adətən hüceyrə xarici potensiali qeyd edirlər və bu zaman məlum olmuşdur ki, müxtəlif iylərlə təsir edildikdə verilmiş reseptor hüceyrə bir qayda olaraq hissiyyatın geniş spektri təzahür etdirir. Qoxunu təsnif etmək cəhdləri o qədər də səmərəli olmamışdır. Məsələn, Xening təsnifatında aşağıdakı qoxular ayırd edilir: gül, tərəvəz, qətran,

yanıq və çürüntü qoxuları. Svardemaker 9 qoxu növü ayırd edir: onların 7-si qoxu sinirinin uclarına, 2-si isə üçlü sinir və dil-udlaq sinirinə təsir edir. Qoxu analizatorunun ilk hissəsi qoxu soğanağıdır. O bir iyə qarşı zəif, digər iyə qarşı güclü reaksiya verir, üçüncü iyə qarşı isə reaksiya vermir. Deməli, bu reseptorlar kimyəvi stimullara daha çox «ümumiləşdirici» cavab reaksiyaları verməyə uyğunlaşmışdır. Tədqiqatlar belə bir qanunauyğunluq müəyyən etdi ki, qoxu reseptorları uzunmüddətli və ya dəfələrlə göstərilən kimyəvi təsirlərə yavaş adaptasiya olunan impuls yükləri ilə cavab verirlər. Bu da məlumdur ki, qoxu hissələri tez də zəifləyir və ya sönürlər. Məsələn, üfunətli bağı otağa daxil olanda adam əvvəlcə ikrah hissi duyur, amma bir-iki dəqiqədən sonra bu üfunəti hiss etməməyə başlayır. Belə adaptasiya heç də qoxu reseptorlarının reaksiyasının son məsələsi ilə deyil, qoxu analizatorunun mərkəzi neyron şəbəkələrində ləngimə (tormozlanma) proseslərinin baş verməsi ilə izah edirlər.

Qoxu siqnallarının kodlaşdırılması və qoxu mərkəzlərinin neyron şəbəkələrində dekodlaşdırılması və yenidən işlənməsi mexanizmi ümumən digər analizatorlardakına oxşayır. Qoxu soğanağı neyronlarının sinaptik təşkili və əlaqələri nisbətən zəif öyrənilmişdir. Burada qoxu hissi aksonları qlomerullar və ya yumaqcıqlar adlanan neyropil strukturlarında qurtarır. Qoxu impulsları daşıyan akson lifləri məhz bu tip strukturlara daxil olur, burada yenidən qruplaşır və differensə olunur, qoxu soğanağı və qoxu qabığı neyronlarında isə daha incə analiz və sintez proseslərinə məruz qalır, ayrı-ayrı qoxu-duyğu və qavrayışlara səbəb olur.

**Dad üzvləri və dad duyğuları.** Dad, kimyəvi maddələrin müəyyən molekulyar konfigurasiyaları, əlamət və xassələri ilə əlaqədar olaraq yaranan hissi reaksiyalardır. Dad hissi kimyəvi maddələrin sulu məhsullarının dad üzvlərinə, onların reseptorlarına təsiri zamanı yaranır. Əsas dadlar turş, duzlu, acı və şirin dadlardır.

Əksər onurğasızlarda xüsusi dad reseptorları və dad üzvləri inkişaf etməmişdir. Bəzi onurğasızlarda dad resepsiyası az-çox

öyrənilmişdir. Dad sensor sistemi əsas etibarlı ilə qidalı maddələrə həssaslığı ilə fərqlənir. Dad sensor modallığı olan hüceyrələr onurğasızların bəzi növlərində bədən səthinin müəyyən yerlərində cəmləşmişdir. Dəyirmi qurdlarda (nematodlar) qoxu və dad orqanı kimi ağız aparatının yanında və quyruğunun sonunda yerləşən amfida aparatı fəaliyyət göstərir. İlbizlərdə və osminolqlarda dad reseptorları ağıztrafi qollarda, bəzi boğumayaqlılarda isə ayaqların tüküklərində lokallaşmışdır. Onurğasızların dad orqanlarının xarakterik morfoloji əlaməti mikroxortumcuqlara, çuxurları və ya dəlikləri olan sensillərə malik olmasıdır; qidalı maddə suda və ya şirədə həll olunmuş formaya keçdikdən sonra xortumcuqlara sorulur, yaxud sensilyar aparatın çuxurlarına və ya dəliklərinə daxil olur və dad reseptorlarını oyadır.

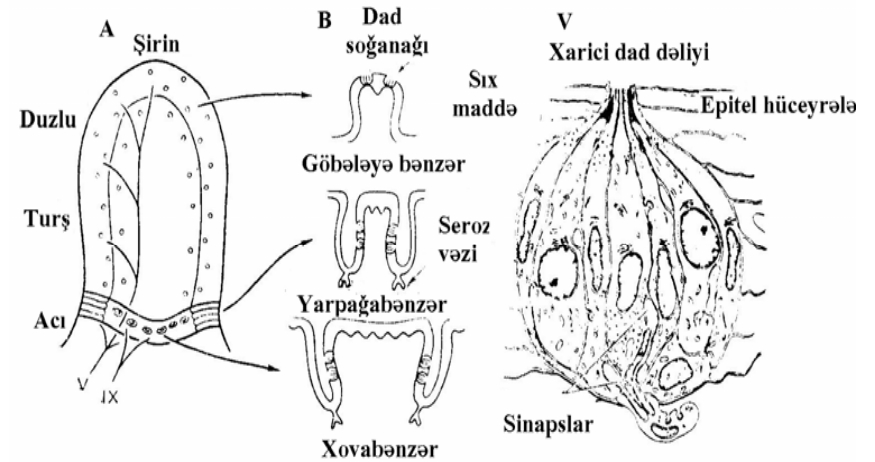
Həşəratlarda dad resepsiyasının fiziologiyası ən yaxşı halda atmilçəyində öyrənilmişdir. Detye (Dethier, 1979) müəyyən etmişdir ki, bu həşəratda dad sensor hüceyrələri xortumcuqdakı sensor tüküklərində (labellumlarda) və ayaqların distal seqmentlərində yerləşir. Hər labbellum 4 növ sensor hüceyrədən ibarətdir ki, onlar ayrı-ayrı tip kimyəvi molekulalara qarşı seçici həssaslığa malikdir. Bu reseptor hüceyrələr suyun, şəkərin və duzların dadına həssaslıq göstərir. Milçəyin bir sensor tüküyünün qatı şəkər məhlulu ilə stimula edilməsi onda xortumcuğu geriye dartma davranış reaksiyası doğura bilər. Həşəratda dad hissələrinin spektri və intensivliyi orqanizmin aclıq vəziyyətindən asılıdır. Detye göstərir ki, həşəratda sensor tükük hüceyrə öz bioelektrik fəallığının xarakterik spektri ilə seçilir, deməli, həşəratın mərkəzi qanqlionar sinir sistemi kimyəvi maddələri bir-birindən fərqli maddələr kimi xarakterizə etmək üçün kifayət qədər sensor informasiya kombinasiyaları ola bilər.

Onurğalı heyvanlar üçün qidalanma tərzilə dad orqanlarının yerləşməsi və sayı arasında korrelyasiya xasdır. Əksəriyyət onurğalılarda dad reseptorları və onların yerləşdiyi dad soğanaqları əsasən ağız boşluğunda dil və dodaqlarda, udlaq və qırtlaqda lokallaşmışdır. Müxtəlif siniflərə mənsub olan onurğalılarda dad soğanaqlarının sayı müxtəlifdir. Məsələn, balıqlarda 20 minə

qədər, sürünənlərdə 200-ə qədər, quşlarda 50-400, məməlilərdə 2 minə yaxın dad soğanağı olduğu göstərilir.

Dadların qavrayışı heyvanların yaşadıkları ekoloji şəraitdən də asılıdır. Həşəratlar və xırda heyvanlarla qidalanan bir çox quş növləri şirin maddələrə (şəkərlərə) laqeyiddir, amma turş maddələrə həssasdırlar, bitki nektarları və meyvələrlə qidalanan quş növləri, əksinə, şəkərə daha həssasdırlar. Məməlilərin dilin səthində olan şırımabənzər dad məməcikləri acı maddələrə, göbələyabənzər dad məməcikləri isə şəkərli maddələrə həssaslıq göstərir.

Dad məməciyi 10-15 reseptor hüceyrədən və bir neçə dayaq hüceyrədən ibarət olub, selikli qişanın çoxqatlı epitelisi altında yerləşir. Dad reseptorları dağılıb bərpa oluna bilərlər. Onların ömrü 3 sutkadan 20 sutkaya qədərdir. Aşağıdakı şəkildə (şəkil 8.5) insanın dilində lokallaşan müxtəlif dad zonaları, dad məməciklərinin ayrı-ayrı tipləri, dad tumurcuğunun ultrastrukturunu və inervasiyasını sxematik olaraq göstərilmişdir.



Dad orqanları, dad siniri və uzunsov beyində, dördtəpəli cisimdə və baş beyin qabığında yerləşən dad sinir mərkəzləri birlikdə morfofunktional dad sistemi və ya dad analizatoru təşkil edir. Dad siqnallarının ilkin kodlaşdırılması xemoreseptorlar səviyyəsində həyata keçir, amma dad duyğularının təzahür olunmasında əsas rol dad sisteminin mərkəzi strukturları oynayır.

### 8.5. Daxili (visseral) hissiyyat və onların növləri

İnsan və heyvanların orqanizmi öz daxili mühitində, orqan və toxumlarda, bioloji mayelərdə baş verən fiziki-kimyəvi, biokimyəvi, mexaniki, termik, metabolik və funksional dəyişiklikləri haqqında cari informasiya verən sensor cihazlara malikdir. Onlara interoreseptorlar deyilir. İnteroresepsiya orqanizmin həyatında, fizioloji proseslərin tənzimində, bir sıra davranış reaksiyaların icra olunmasında və xarici mühit şəraitlərinə uyğunlaşmasında çox mühüm rol oynayır.

İnteroreseptorlar insan və ya heyvan orqanizminin demək olar ki, bütün visseral toxuma və orqanlarında (ürəkdə, qan və limfa damarlarında, əzələlərdə, oynaqlarda, həzm traktında, tənəffüs yollarında, dalaqda, böyrəklərdə və s.) geniş yayılmışdır. Funksional olaraq interoreseptorları bir neçə tipə ayırmaq olar. Bu xemoreseptorlar, mexanoreseptorlar, termoreseptorlar, ocmoreseptorlar, baroreseptorlar və proprioseptorlardır. Axırıncılar əzələ hissi və kinesteziya (ətrafların hərəkət və məkan vəziyyətləri barədə hisslər) haqqında informasiya verən sensor sistemini formalaşdırdığına görə onlar tamam ayrı-ayrı reseptorlar kimi xarakterizə olunurlar.

İnteroreseptorların bəzi növləri öz morfoloji təşkilinə görə dəri reseptorlarına oxşayır. Lakin morfoloji cəhətdən fərqli interoreseptorlar da vardır. Oynaq və vətərlərdə reseptor funksiya icra edən Holci orqanları buna misal ola bilər. Müəyyən morfofunktional parametrləri üzrə (qıvcıq spesifikliyi, həssaslıq dərəcəsi, reaksiya sürəti, afferentasiyanın təşkili və s.) interoreseptorlar ekstrasensordlardan fərqlənirlər.

İnteroreseptorlar daha çox orqanizmin daxili mühitinin kimyəvi, metabolik, homostatik, osmotik və barometrik göstəriciləri haqqında sensor siqnalları təmin edir.

Daxili mühitin kimyəvi tərkibinin, qanın şəkər (qlikemik) səviyyəsini nisbi sabitliyi (homestazi), orqan və toxumaların, daxili bioloji mayələrin PH qradientləri qorunub saxlanılmasında interoreseptorların çox böyük rolu vardır. Vaxtilə İ.M.Seçenov orqanizmin daxili mühitinin dəyişikliklərinin hiss edilməsi «qaranlıq hissiyyat», yəni qavranılmayan, şüuraltı hissiyyat adlandırmışdır.

Sağlam insan adi halda daxildən gələn qıcıqlanmaları hiss etmir, bu qıcıqlanmalar öz təsir qüvvəsinə görə fizioloji hədləri aşdıqda biz bunu ağrı kimi hiss etməyə başlayırıq. Bəzi tədqiqatçıların fikrincə interoreseptorlar arasında xüsusi ağrı reseptorlarının varlığı mümkündür.

İnteroreseptorlar visseral toxuma və orqanları sinirləndirən hissi sinir liflərinin sərbəst və ya morfoloji olaraq müəyyən statik forması olan ucları kimi təmsil olunmuşdur. Tədqiqatlar göstərir ki, daxili reseptorlar bir sıra qıcıqlara qarşı kifayət qədər həssasdırlar. Daxili xemoreseptorlar orqan və toxumalarda gedən maddələr mübadiləsinin səviyyəsi, qanda qlkemik reaksiyaların dinamik parametrləri və s. bu kimi funksional vəziyyətlərə tez reaksiya verirlər. Digər növ interoreseptorların (mexanoreseptorlar, osmoreseptorlar, baroreseptorlar) həssaslığı xeyli yüksəkdir, amma interoreseptorların hissetmə qabiliyyətləri ekstreseptorlarla müqayisədə xeyli zəif olduğu barədə fikirlər mövcuddur. İnteroreseptiv qıcıqlanmalar əsasında bir sıra şərtsiz və şərti reflekslər çətinliklə yaranır, bunun üçün nisbətən uzunmüddətli və güclü təsirlər seriyası tələb olunur. Bəzi interoreseptorlar insanda iradi olaraq həyata keçirilən spesifik reflektor reaksiyaları (defekasiya aktı, sidik boşalma aktı) üçün effektiv siqnal mənbəyi rolu oynayır.

**Visseroxemoreseptorlar** xarici mühitin, müxtəlif qoxu maddələrin və qidaların kimyəvi təsirlərinə reaksiya verən qoxu və dad xemoreseptorlarından fərqli olaraq daxili xemoreseptorlar orqanizmin daxili mühitinin kimyəvi tərkibinin dəyişiklikləri, orqan və toxumalarda maddələr mübadiləsinin səviyyəsi, homes-

tazın tərəddüdləri, zəhərli və dərman maddələrinin təsirlərini qəbul edir. Qandakı şəkərin (qlükoza) miqdar dəyişiklikləri tutmaqda vissero-xemoreseptorlar böyük rol oynayırlar. Visseroxemoreseptorlar daxili reseptorların çox mühüm yarımşinifi təşkil edir. Onlar bədən kimyəvi tərkibinin müxtəlif həyatı vacib aspektləri haqqında informasiyaya verməkdə ixtisaslaşmışdır.

**Visseromexanoreseptorlar** orqan və toxumalarda baş verən mexaniki dəyişikliklərə həssaslıq göstərilir. Onlar həmçinin visseral orqanlara kənardan edilən mexaniki təsirləri (toxunma, təzyiq və s.) qəbul edir.

Visseromexanoreseptorlar dəridə lamisə hissələri oyadan mexanoreseptorların invariantları hesab olunur. Əzələ, vətər və oynaqalarda tarımlıq hissələri oyadan propioreseptorlar da visseromexanoreseptorlar qrupuna aiddir. Daxili mexanoreseptorların həssaslıq dərəcələri müxtəlifdir, orqanların konsistensiyalarından və funksional xassələrindən çox asılıdır.

**Visserotermorespsiya.** Daxili reseptorların bu növü istiqanlı (homoyoterm) orqanizmlərdə daxili hərərət (temperatur) dəyişiklikləri tutmaqda ixtisaslaşmışdır. Dəridə geniş yayılmış termoreseptorlardan fərqli olaraq daxili orqan və toxumalarda termoreseptiv aparatlar sayca azdır, məhdud şəkildə yayılmışdır. Onlar yüksək energetik metabolizm həyata keçən, daxili mühit mayeləri çox konsetravsiya olunan yerlərdə, hipotalamusda tapılmışdır. Visserotermoreseptorlar bədən istiliyini tənzim etməkdə iştirak edirlər.

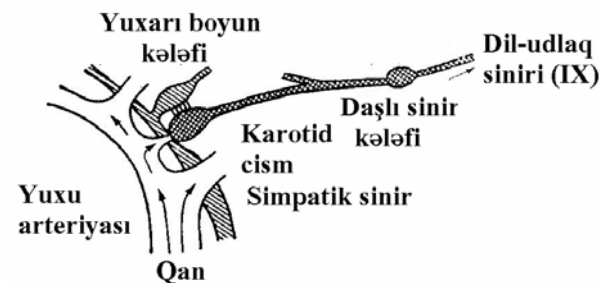
**Osmoreseptorlar.** Visserotermoreseptorların bu növü hüceyrə, toxuma və orqanlarda mayələrin qarşılıqlı yerdəyişmələri zamanı yaranan təzyiqli fərqləri, qanda və hüceyrəxarici mayədə osmotik fəal maddələrin qatılıq qradientləri, hipotonik və hipertonic vəziyyətləri qeydə alır. Məməlilərdə osmoreseptorlar qaraciyərdə, ağciyərlərdə, dalaqda, böyrəklərdə, bəzi əzələlərdə, hipotalamusda tapılmışdır.

**Baroreseptorlar.** Onurğalılarda daxili kimyəvi hissiyyat növlərindən biri olub, qanda oksigenin ( $O_2$ ) miqdar və ya

gərginlik dəyişiklikləri, qan təzyiqi haqqında informasiya verir.

Qanda ( $O_2$ ) gərginliyinə reaksiya verən xüsusi visseroxemoresptiv karotid orqan əmələ gəlmişdir. Bu orqan əksər onurğalılarda təşəkkül etmişdir. Məməlilərdə karotid orqan ürəkdən yuxarıda, başı qanla təchiz edən xarici və daxili yuxu artireyaları arasında yerləşir, başa gələn arterial qanı ilə təmasda olur.

Bu xırda sensor aparat dil-dodaq sinirinin (IX beyin siniri) lifləri ilə sinirlənir, uzunsov və orta beyin mərkəzləri ilə əlaqəlidir. İnsan normal nəfəs alanda, yəni qanda  $O_2$  qatılığı normal olanda karotid cisim az qıcıqlanır, bu halda onun impulsları tənəffüs mərkəzləri zəif oyadır. Haçan ki, qanda  $O_2$  azalır, anoksiya vəziyyəti yaranır, onda karotid cisimdə oyanmalar güclənir, tənəffüs mərkəzləri daha intensiv impulsasiyalara məruz qalır, qanda  $O_2$  normal olmasına yönəldilmiş reflektor reaksiyalar işə düşür. Aşağıda məməlilərin karotid orqanı və onun əlaqələri sxematik olaraq göstərilmişdir (şəkil 8.6).



Şəkil 8.6. Siçovulda karotid cismin sxematik təsviri.

XIX əsrin sonlarından bəri fiziologiya sahəsində aparılmış fundamental tədqiqatların mühüm bir hissəsi interoreseptiya və onun mexanizmlərinin öyrənilməsinə həsr olunmuşdur. K.Bernar, İ.P.Pavlov, V.M.Bexteryev, K.M.Bıkov, V.N.Çerniqovski, İ.M.Bulgin, A.İ.Qarayev və başqaları interoreseptorlar ilə mərkəzi sinir sistemi arasında qarşılıqlı əlaqələri haqqında geniş elmi təsəvvürlərin formalaşmasında böyük rol oynamışdır. Bu sahədə

kortiko-visseral əlaqələr haqqında təlim böyük rol oynamasıdır.

### **İnteroresepsiyanın mərkəzi əlaqələri**

İnteroreseptorlardan gələn sinir impulsları müxtəlif hissi sinir kanalları vasitəsilə mərkəzi sinir sisteminin bir sıra şöbələrinə daxil olur. Bu siqnallar ilk növbədə onurğa beyninə, uzunsov və ara beyin strukturlarına, daha sonra qabıqaltı və qabıq sahələrə doğru ötürülür. İnteroreseptorlar ilə uzunsov beyin, retikulyar formasiya, hipotalamus, talamus, limbik qabıq və somatosensor qabıq sahələri arasında bir başa və dolaylı əlaqələr müəyyən edilmişdir. Onlar visseral mühitin dəyişiklikləri tənzim etməkdə mühüm rol oynayır.

#### **8.6. Əzələ hissiyatı (proprio resepsiya). Əzələ reseptorları**

İnsan və heyvanlar lamisə (taktil), görmə, müvazinət, eşitmə və digər somatosensor sistemləri vasitəsilə xarici aləm haqqında daim məlumat alır və müvafiq hərəkəti icra edir. Onlar eyni zamanda bədəndə yaranan mexaniki təsirlər, bədən hissələrinin məkanda vəziyyəti, skelet əzələlərinin funksional gərginliyi, əzələ tonusu, əzələ və dayaq (sümük, bağ, vətər) ünsürlərinin bir-birləri ilə qarşılıqlı münasibətləri haqqında sistemativ olaraq informasiya alırlar.

İnsan və heyvanların həyat fəaliyyətində əzələ hərəkətləri çox önəmli rol oynayır. Davranış aktlarının, demək olar ki, hamısı əzələ hərəkətləri ilə müşayiət olunur. Əzələ hərəkətlərinin incə tənzimi əksəriyyət orqanizmlərin davranışı üçün birinci dərəcəli əhəmiyyət kəsb edir, bu xüsusilə ali heyvanlarda və insanda olduqca vacib fizioloji tələbat kimi meydana gəlmişdir.

Bədən hərəkətləri haqqında informasiyanı eyni zamanda bir neçə tip reseptorlar verir, bu reseptorlar sklet-əzələ sisteminin hər yerində, hərəkəti reaksiyalar icra olunan bütün bədən hissələrində yayılmışdır. Amma skelet əzələləri, onları sümüklərə birləşdirən

vətər və bağlar, habelə oynaq kisələri əzələ hissiyatı təmin edən sensor hüceyrələri ilə daha zəngindir. Bizim mərkəzi sinir sistemi üçün bədəndə baş verən hərəkətlər haqqında mümkün qədər geniş və dəqiq informasiya lazımdır, ona görə də beyin bir neçə kanaldan gələn hərəkəti informasiyaları təhlil etməyi üstün tutur.

Əzələ hissiyatı dedikdə adətən skelet əzələlərindən və vətərlərdən gələn hissi siqnallar nəzərdə tutulur. Görkəmli fizioloq Çarlz Şerrinqton hələ keçən əsrin əvvəllərində dayaq-əzələ sisteminin bütün sensor siqnalları proprio resepsiya, bu sistemə məxsus reseptorları proprio reseptorlar adlandırmışdır. Hə əzələ hissiyatı, nə proprio resepsiya dərk edilən hissiyyat deyildir. Amma proprio reseptorların bir qismi dəri reseptorları ilə bir yerdə ətrafların (ayaq və əllərin) vəziyyəti və hərəkətlərinə dair hisslər-kinesteziya yaradır, bu artıq dərk edilən hisslərə aiddir. XIX əsrdə yaşamış fizioloq Ç.Bell onu «altıncı hiss» adlandırmışdır. O, ilk növbədə ali heyvanlara və insana məxsusdur. Kinesteziya həm də bizim bədən qüvvəsi, ağırlığı və cəhdləri haqqında duyğuları da əhatə edir.

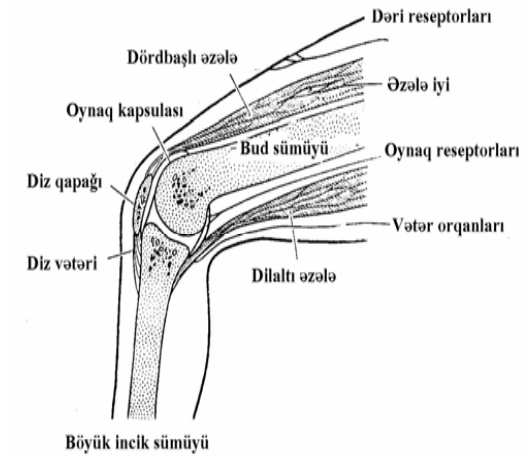
Proprio reseptorlar bir çox onurğasız heyvanlarda vardır, onlar xüsusən buğumayaqlılarda mühüm rol oynayır. Bədən seqmentlərini və buğumlu ətrafları idarə edən xüsusi qrup əzələlərin inkişafı onlarda ixtisaslaşmış müxtəlif tip reseptorların əmələ gəlməsi ilə müşayiət olunmuşdur. Xərçəngdə ən sadə reseptor əzələnin tarımlığını hiss edən reseptordur. Tarımlıq reseptorları sinirlənən əzələlər arasında, səthə yaxın yerlərdə lokallaşır və mərkəzi sinir sisteminin eferentasiyaları sayəsində çox incə bir sürətdə tənzimlənilir. Mərkəzin motoneyronları bu reseptor hüceyrənin həssaslığını artırır və ya azalda bilər.

Onurğalı heyvanların təkamülündə ixtisaslaşmış əzələ reseptorları gec əmələ gəlmişdir. Bəzi tədqiqatçılar belə hesab edir ki, balıqlarda bədən əzələlərində sensor sinir ucları yoxdur və ya çox azdır. Balıqların ancaq bəzi növlərində üzgəclərin əsasını əhatə edən əzələlərdə və birləşdirici toxumada sərbəst hissi sinir ucları aşkar edilmişdir, onlar üzgəclərin əyilmələrini idarə etməkdə iştirak edirlər. Amfibilər heyvanlar aləmində ilk əzələ

oxları (iyləri) əmələ gələn onurğalılardandır. Əzələ oxları ələlxüsus ətrafların əzələləri üçün zəruridir, onlar bədənin ağırlıq qüvvəsinə tab gətirmək və müəyyən durum vəziyyəti (pozanı) saxlamaqdan ötrü vacibdir. Hər bir əzələ oxu bir sensor və bir motor sinir ucu ilə əlaqəlidir. Əzələdə tonik yığılan liflər vardır. Əzələnin əsas kütləsini əmələ gətirən və bütün işi yerinə yetirən ekstrasfuzal liflər və əzələ oxunda şəkli dəyişilmiş (nüvə kisəciyi və ya nüvə zənciri olan) intrafuzal liflər vardır.

Quşlarda və məməlilərdə əzələ hissiyatı bir neçə aspektdə formalaşır. Onlarda intrafuzal liflərin bir tipi sensor neyronların əmələ gətirdiyi ən iri periferik hissi sinirin Ia qrup liflərinin spiral ucları, digər tipi isə II qrup aksonlarının spiral ucları ilə təmasdadır. Bu əzələnin birincili və ikincili hissi sinir ucları adlanır. Ekstrasfuzal liflər motoneyronların j-lifləri və a-lifləri (fuzimotor lifləri) ilə innervasiya olunurlar. Adı çəkilən orqanizmlərdə və insanda, həmçinin əzələ hissiyatı təmin edən ayrı tip sensorlar da əmələ gəlmişdir. Onları ilk dəfə XIX əsrin axırında histoloq E.Holji vətərlərdə təsvir etmişdir və ona görə də Holji vətər hissi orqanı adlanır. Bu orqana aid reseptorlar əzələlərin uclarındakı vətər lifləri arasında yerləşmişdir.

Məməlilərin, demək olar ki, bütün əzələləri yuxarıda təsvir edilən əzələ reseptorları ilə təchiz olunmuşdur. Amma əzələlər öz reseptor təminatına görə fərqlənirlər. Ayaqların, barmaqların, dilin, boyunun, gözün, həzm kanalının əzələləri öz əzələ oxlarının, deməli reseptorlarının sıxlığına görə bir-birindən fərqlənirlər. D.Barker müəyyən etmişdir ki, incə hərəkətlər icra olunan və tənzimlənən bədən hissələrində (bilək, ayaq, boyun, dil, gözəlməsi, diz və s.) əzələ iyləri sıx, kobud hərəkətlər icra olunan yerlərdə isə (çiyin, bud, bel və s.), əksinə, seyrək yerləşir. Əzələ reseptorları üçün ən əlamətdar qıcıq mexaniki təsir-əzələ və ya vətər liflərinin tarımlığı, yığılma dərəcəsidir. Əzələ yığılan zaman əzələ reseptorlarının fəallığı artır. Aşağıda insanın diz oynaqında kinestetik və əzələ reseptorları lokallaşan yerlər göstərilmişdir (şəkil 8.7).



Şəkil 8.7. Diz oynaqında kinestetik və əzələ reseptorlarının yerləşməsi sxemi.

Oynaq kisəciklərində bir neçə tip reseptor vardır. Onlardan bəziləri dəridəki lamisə (takmil) reseptorların (Raffeni cisimcikləri, Paçini cisimcikləri və s.) şəkildəyişmiş variantları hesab olunur. Bu tip reseptorlar nazik və ya qalın mielinlə örtülən və mikrotəbəqəli quruluş kəsb edən hissi sinir ucları kimi təmsil olunur, digərləri Holci vətər reseptorları, hissi sinir liflərinin meilinləşməmiş sərbəst ucları kimi reseptor funksiyası icra edir.

**Proprioresspiyanın mərkəzi mexanizmləri.** Əzələ, vətər və oynaq reseptorlarında əmələ gələn oyanmalar hissi sinir lifləri vasitəsilə mərkəzi sinir sisteminə ötürülür. Heyvanlarda ön və arxa ətrafların, insanda əllərin və ayaqların hərəkətləri onların həyatında xüsusi rol oynadığına görə bu orqanlarda əzələ hissiyatı və kinestetik hissələr ilə əlaqədar olan reseptor siqnalların mərkəzi sinir sisteminə afferentasiya olunması yolları nəzərdən keçirək.

Əvvəlcə bunu qeyd etmək vacibdir ki, ümumiyyətlə, bədənin dayaq-əzələ sisteminin proprioressptorlarında yaranan sinir siqnallarının çox hissəsi bir başa onurğa beyninə daxil olur, əzələ və oynaqdan proprioressptiv informasiyalar onurğa beyninə əzələ reseptorlarından gələn iri mielinləşmiş aksonlardan (I və II tip aksonlar) tutmuş, oynaq reseptorlarından başlanan müxtəlif tip aksonlara qədər ayrı-ayrı qrup liflər vasitəsilə ötürülür. Bu

qrupların sensor xassələri ön və arxa ətraflarda eynidir, amma onların onurğa beynində əlaqələri və qalxan yolları müxtəlifdir.

Arxa ətraflarından başlanan hissi liflərin bir hissəsi onurğa beyin seqmentlərinin motoneyronları ilə sinaptik əlaqələrə girir, məhəlli (seqmentar) hərəkəi reflekslər şəbəkəsində iştirak edir, digər hissəsi onurğa beyin-beyincik sinir traktına daxil olur, orta beyin səviyyəsində kolleteral əlaqələr hesabına medial lemnisk sisteminə qoşulur və talamusa doğru istiqamətlənir.

Ön ətraflardan başlanan afferent qruplar da onurğa beynində divergensiya olunur, amma onların son təyinat yerləri sadədir, bəzi liflər onurğa beynin lokal hərəkəi reflektor reaksiyalarını işə salır, digərləri onurğa beyninin ön hissəsində dorsal sütün nüvələri ilə əlaqələnir, medial lemnisk (medial həlqə) vasitəsilə proprioseptiv siqnalları talamusa ötürür. Bu yol dəri reseptorlarının afferent yollarını xatırladır.

Əzələ hissiyyəti və kinesteziya baş-beyin böyük yarımkürələri qabığının somatosensor və sensomotor mərkəzlərinin sinir fəaliyyəti ilə sıx bağlıdır. Əzələ və oynaqların hissi informasiyaları talamusa çatdıran medial lemnisk lifləri dorsa-ventral talamik nüvələrdə qurtarır. Bu liflər dəri afferentləri kimi topoqrafik qurtarırlar. Buradan əzələ və oynaqların informasiyaları beyin qabığına yönəlir. Qabıqda bu sensor modallıqların spesifik sahələri vardır ki, onlar qabığın somatosensor mərkəzləri ilə sıx neyrofunksional əlaqələrlə bağlıdır. Tədqiqatlar göstərmişdir ki, əzələ hissiyyətinin əsas qabıq mərkəzi (nümayəndəliyi) qabığın 3a zonasında yerləşir, bəzi əzələ afferentlərinin nümayəndəlikləri isə qabığın 5 və 2 sayılı sahələrində lokallaşmışdır.

Fiziologiyada ənənəvi olaraq belə təsəvvür hökm sürürdü ki, bizdə oynaqların məkan vəziyyətləri, habelə əzələlərin və oynaqların hərəkətləri haqqında duyğular, ancaq oynaq reseptorlarının siqnalı sayəsində yaranır, proprioseptorlar yalnız qabıqaltı və şüuralı, qeyri-iradi hərəkətlərin, reflektor reaksiyaların təşəkkülündə iştirak edir. P.Metyuz, İ.Mak-Kloski və G.Qudvin öz tədqiqatları ilə göstərmişdir ki, əzələ hissiyyəti və əzələ afferentləri beynində qavrayış

mexanizmlərə kifayət qədər girişlərə malikdir, proprioepsiyanın qabıqda spesifik proyeksiyaları somatosensor, sensomotor və hərəkəi qabıq sahələrinə yayılırlar. P. Porter və R.Lemon subeksperimental yolla sübut etmişdir ki, hərəkəi qabığın piramid neyronları (proeksiyon neyronları) hətta barmağın bir oynaqında baş verən hərəkətə kəskin reaksiya verir. Belə güman edilir ki, qabığın somatosensor və motor mexanizmlərində proprioseptiv informasiyaların yenidən işlənməsi prosesləri həyata keçir.

### 8.7. Dəri hissiyyəti. Lamisə (taktil) reseptorları

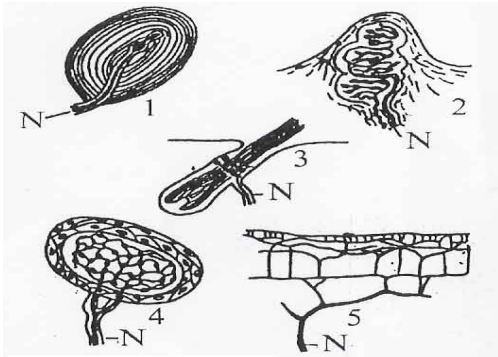
İnsan və bir çox heyvanlarda dəri örtükləri somatosensor hissiyatda mühüm rol oynayan müxtəlif növ reseptorlarla zəngindir. Dəri reseptorları arasında mexaniki və termik qıcıqlara həssas olan reseptorlar daha geniş yayılmışdır. Dəridə olan mexanoreseptorlar lamisə (toxuma, taktil) duyğuları oyatmaqla yanaşı həm də dərialtı əzələlərə xas olan proprioseptorlar ilə birlikdə nostural hissələrin-bədənin dinamik vəziyyətləri haqqında duyğuların formalaşmasında iştirak edir.

Taktil reseptorları toxunma, təzyiq, vibrasiya kimi qıcıqlara reaksiya verir və lamisə hissələri yaradır. Təzyiq hissi dərialtı toxumaların mexaniki deformasiyaları yaradır. Toxunma və təzyiq hissələri oyadan reseptorlara sensor stimullar mütəmadi olaraq təsir etdikdə dəridə titrəyiş hissələri meydana gəlir.

Bir sıra orqanlarla müqayisədə dəri hissi sinir lifləri ilə daha zəngin innervasiya olunmuşdur. Dəri reseptorlarının böyük əksəriyyəti hissi sinir liflərinin qıcıqlara həssas olan sərbəst uclarıdır. Bu növ reseptorlarla yanaşı dərinin ayrı-ayrı qatlarında və nahiyələrində başqa tip reseptor törəmələr aşkar edilmişdir. Dərinin epidermis qatının altında Meysner cisimcikləri adlanan reseptorlar yerləşir. Onlar bədənin tüksüz dəri sahələrində (ovucda, ayaqaltında, dodaqlarda, süd vəzilərinin məməciklərində və s.) lokallaşmışdır. Bu reseptorlar aşağı tezlikli vibrasiya təsirlərə, dəri üzəri ilə hərəkət edən obyektlərin qıcıqlandırmaclarına çox həssasdırlar. Ovuc və ayaqaltı dərisinin bazal təbəqəsində Merkel

diskləri adlanan başqa tip reseptor hüceyrələrə də rast gəlinir. Onlar dəridəki tüklərin follikullarında lokallaşır, toxunma reseptorlarıdır, dəri səthində hərəkət edən obyektlərin təsirlərinə həssasdırlar. Funksional xassələrinə görə Meysner reseptorlarına bənzəyir.

Dərinin dərin qatlarında və dərialtı hüceyrəli toxumada Fater-Paçini cisimləri adlanan iri inkapsulyar reseptorlar yerləşir. Bu tip reseptorlar əsasən barmaqlarda, xarici cinsi orqanlarında və süd vəzilərində lokallaşır. Onlar dəridə və dərialtı toxumalarda tez baş verən vibrasiyaları və digər mexaniki dəyişiklikləri tutur və tez adaptasiya olunurlar. Dəridə Ruffini cisimcikləri və Krauze kolbacıqları adlanan hissi törəmələr də mövcuddur. Onlar inkapsulyar mexanoreseptorlara aiddir, bədən səthinin torlu təbəqəsində oynaq kapsulalarında lokallaşır. Ruffini cisimcikləri dəri bərk basıldıqda, ona güclü və uzunmüddətli təzyiqlik olduqda oyanır, qıcıqlara yavaş adaptasiya olunur. Krauze kolbacıqları Paçini cisimcikləri kimi dəri deformasiyaları, dəriyə təkrar mexaniki təsirlər zamanı fəallaşır, qıcıq təsiri kəsiləndən sonra da bir müddət sinir impulslar göndərməkdə davam edir (şəkil 8.8).



**Şəkil 8.8. Dəri reseptorlarının növləri.**

- 1-plastik (Fater-Pacini) hüceyrələr;
- 2-təmas (Meynsner) hüceyrələri; 3-tük hissəciyində sinir kələfi;
- 4-soğanaqcıq (Krauze kolbacığı);

## 8.8. Dərinin termoreseptorları

Ətraf mühitin, havanın temperaturu, iqlim dəyişiklikləri, istilik və soyuqluq dərəcəsi, cismlərin başqa orqanizmlərin istiliyi və ya soyuqluğu dəridə yerləşən termoreseptorlar vasitəsilə qəbul edilir. Dəridə termoresepsiya funksiyası yerinə yetirən reseptorlar hissi sinir liflərinin sərbəst ucları və ya onların inkapsulyar formaları - Ruffini cisimcikləri və Krauze kolbacıqları kimi təmsil olunmuşdur. Son illərin tədqiqatları göstərmişdir ki, Ruffini cisimcikləri və Krauze kolbacıqları dəridə lamisə reseptorları funksiyası daşımaqla yanaşı, həmçinin temperatur təsirlərinə də həssaslıq göstərirlər. Ruffini cisimcikləri istiyə, Krauze kolbacıqları soyuğa həssasdırlar.

Primatlarda termoresepsiya müxtəlif hissi liflər arasında paylanmışdır. Soyuma əsasən nazik mielinlə örtülmüş A-delta liflər (ad liflər), qızma isə qalın mielinlə örtülmüş C-liflər vasitəsilə hiss edirlər. Reseptorların istilik və ya soyuqluq reseptorlarına aid olub-olmaması həqiqətdə onların həssaslıq zirvələri bədənin hərəkətinə görə nə dərəcədə aşağı və ya nə dərəcədə yuxarı həddə müvafiq olmasıyla müəyyən edilir. Eyni bir termoreseptor temperaturun aşağı düşməsinə və ya yuxarı qalxmasına tez və ya yavaş reaksiya ilə cavab verə bilər.

Dəridə ixtisaslaşmış istilik və soyuqluq reseptorlarının varlığı fikri bir çox tədqiqatçılar qəbul edir. İstilik və soyuqluq reseptorları istinin və soyuğun qradasiyaları təyin edən detektorlardır. İnsanın dəri səthinin çox hissəsində istilik və soyuqluq nöqtələri adlanan kiçik reseptiv sahələr aşkar edilmişdir. Bəzi müəlliflərə görə, insanda soyuqluq nöqtələri istilik nöqtələrindən sayca 5-10 dəfə çoxdur.

Dərinin termohəssaslığı statik və dinamik ola bilər. Uzunmüddətli nisbi sabit hava temperaturu dəridə statik temperatur hissi yaradır. Bizdə dəri temperaturu 36-37°C-dən yuxarı qalxanda, 43-45°C-ə çatanda, sabit istilik hissi, 30°C-ə qədər aşağı düşəndə sabit soyu-

qluq hissi formalaşır. Dərinin istiliyi 43-44°-C-dən yuxarı qalxanda, biz bunu artıq ağrı, yanğı hissi kimi qəbul etməyə başlayırıq. Dərinin temperaturu 20-17°-C-ə qədər aşağı düşəndə, bu da ağrı impulsları yaradır. Termoreseptorların dinamik həssaslığı nisbətən zəif öyrənilmişdir. Göstərilir ki, müxtəlif növ termoreseptorlar qarşılıqlı olaraq biri digərinin həssaslığını dəyişdirə bilər. Belə ki, bir növ termoreseptorda oyanıcılığın artması digər termoreseptorda oyanıcılığın azalması ilə müşayiət oluna bilər. İsti günlərdə səhər və axşam soyuğu deteksiya edən reseptorlar daha fəallaşır.

#### **Lamisə və temperatur hisslərinin mərkəzi mexanizmləri.**

Dərinin mexano və termoreseptor cihazları öz sensor informasiyalarını impuls kodları halında onurğa beyninə nəql edir. Bu impulslar somatosensor siqnalaların tərkib hissəsi olaraq müxtəlif hissi kanallarla nəql olunur. Somatosensor siqnal onurğa beynində iki mühüm vəzifə daşır. Bir halda onlar onurğa beyni səviyyəsində həyata keçən məhəlli reflektor reaksiyaları işə salır. Ayağın diz nahiyəsinə endirilən ağrı stimula qarşı əmələ gələn diz bükücü refleks buna əyani sübutdur. Digər halda somatosensor informasiyalar onurğa beyni üzrə qalxan sinir yolları vasitəsilə baş-beynin müvafiq mərkəzlərinə ötürülür.

Dəridən gələn hissi liflərin əksəriyyəti onurğa beyninin arxa buynuzlarının sensor neyronlarında qurtarır. Arxa buynuzlar çoxqatlı hissi neyron şəbəkələri şəklində təşkil olunmuşdur. Burada sensor neyronların müxtəlif tipləri rast gəlinir. Bəzi neyronlarda müxtəlif tip hissi liflər konversensiya olunur. Belə hesab edilir ki, bu kimi konvergensiya spinal səviyyədə ayrı-ayrı sensor modalıqlar arasında baş verən qarşılıqlı təsirlərin əsasında durur. Bu qarşılıqlı təsirlərdən insana daha çox şamil edilən bir forması lamisə siqnalları ilə ağrı siqnalları arasında baş verir. Çoxlarına məlumdur ki, bədəndə xəstə yerin ətrafında dəriyə yüngül toxunmaq, onu sığallamaq, masaj etmək və ya qıdıqlamaqla ağrını azaltmaq olar. Arxa buynuzlarda sensor informasiyaların qarşılıqlı təsirləri və analiz-sintezi spinal interneuronların fəaliyyəti, onlarda oyanma və ləngimənin dinamik münasibətləri ilə sıx əlaqədardır. İnterneuronları sensor siqnalı gücləndirən və ya tor-

mozlayan «astanalar», «qovuşdurucular» rolu oynayırlar. Hələ keçən əsrin 60-cı illərində Melzak və Uoll ağrıya astana nəzarəti haqqında nəzəriyyə ilə çıxış etmişdir.

Dəridən ötürülən sensor siqnallar mərkəzi sinir sisteminin qalan hissələrinə iki əsas yolla nəql olunur. Onurğa beyninin arxa buynuzlarından dəri reseptorlarının informasiyaları onurğa beyin-talamik qalxan sinir traktı vasitəsilə baş beyinə qədər çatdırılır. Bu traktın bir çox sensor sinir lifləri başlıca olaraq temperatur və ağrı siqnalları nəql edir, onların arasında lamisə siqnalları və oynaqların proprioseptiv informasiyaları daşıyan liflər də vardır. Onlar öz yolunda baş beyin sütunu səviyyəsində retikulyar formasiya neyronlarına çoxlu sayda kolleterallar verir. Retikulyar formasiya neyronları da öz növbəsində polisinqaptik qalxan liflər sistemi əmələ gətirir ki, bu son nəhayətdə talamusla əlaqələndir. Retikulyar neyronların impulsasiyaları bir çox hallarda somatosensor hisslərin «oyanması» və qavranılması proseslərinə rəvac verir. Onurğa beyninin arxa (dorsal) sütunları ilə beyinə qalxan hissi yolların bəziləri medial leminsk (hələqə) tərkibinə daxil olur və daha sonra bu yolla talamusa çatır. Medial leminsk dəriyə toxunma və təzyiq haqqında ən dəqiq informasiyaları ötürür. Leminsk liflər də retikulyar neyronları ilə sinaptik əlaqələr yaradır və bu yolla dəri hisslərinin güclənməsinə yardım edir.

Somatosensor qalxan yollar, onurğa beyin-talamik liflər və leminsk lifləri hamılıqla talamusda qurtarır, talamik rele neyronları ilə çox saylı sinaptik əlaqələrə girirlər. Somatosensor yollar talamusun ventral arxa nüvəsində, leminsk və onurğa beyin-talamik liflər isə talamusun lateral hissəsində qurtarır. Üzün dərisindən sensor siqnalları daşıyan üçlü sinirin nüvəsindən gələn liflər isə talamusun medial hissəsində qurtarır. Primatlardan aşağıda duran məməlilərdə (məsələn, pişikdə) bu qrup talamik neyronlar ventrobazal kompleks adlanır. Beləliklə, talamus dəridən taktil və digər siqnalları qəbul edən və baş beyin yarım kürələri qabığının somatosensor sahələrinə göndərən son beyin instansiyası vəzifəsi yerinə yetirir.

Məməli heyvanların baş-beyin qabığında somatosensor

sahələrin ultrastrukturu və funksional xüsusiyyətləri xeyli geniş öyrənilmişdir. Son təsəvvürlərə görə qabıqda bədənin ayrı-ayrı nahiyyələrindən sensor informasiyaları qəbul edən və ardıcıl olaraq yenidən analiz və sintez proseslərinə məruz qoyan bir neçə somatosensor sahə mövcuddur. Bu sahələrdən hər birisi somatosensor submodallıqlara seçici həssaslıq göstərir. Əldə edilmiş neyrofizioloji faktlara görə qabıqda somatosensor qabıq sahələrində neyronların və sinir liflərinin sütüncuqları şəklində strukturlaşması ilə sıx əlaqədardır. Neyronların bu tip birləşmələri (modulları) ən yayılmış funksional vahidlər kimi tanınırlar. Belə modullar qabığın digər sahələri (görmə qabığı, motor qabığı, assiativ qabıq və s.) üçün də xarakterikdir. Qabığın sensor modulları onun səthinə perpendikulyar olaraq düzülür, onların hər biri 0,3-0,5 mm diametrə malikdir, 10 minə qədər neyron saxlayır. Hər bir tip modul ayrıca spesifik sensor modallığa və ya submodallığa xidmət edir. Onlardan bəziləri oynaqların ətrafında əzələ tarımlığı qeyd edən reseptorların, digərləri dərinin mexanoreseptorlarının, başqaları isə termoseptorların siqnallarına cavab verir.

Somatosensor qabıq sahələri çıxarıldıqda bədənin müxtəlif nahiyyələrində toxunma hissi əmələ gələn yeri dəqiq təyin etmək dəri toxumasına edilən təzyiqin dərəcəsini düzgün qiymətləndirmək, cisim və ya predmetləri barmaqla ləms vasitəsilə tanımaq, onların formasını bilmək kimi qabiliyyətlər çox zəifləyir və ya tamamilə itir. Somatosensor qabığın arxa hissəsində yerləşən 5 və 7 saylı (Brodmann görə) qabıq sahələrində somatosensor impulsasiyaları dekodlaşdıran və şüurlu olaraq qavranılan sensor hissələri formalaşdıran somatosensor assiativ mərkəzlər kimi fəaliyyət göstərir. Dəri duyğuları (lamisə, temperatur duyğusu və s.) bu mərkəzlərdə meydana gəlir.

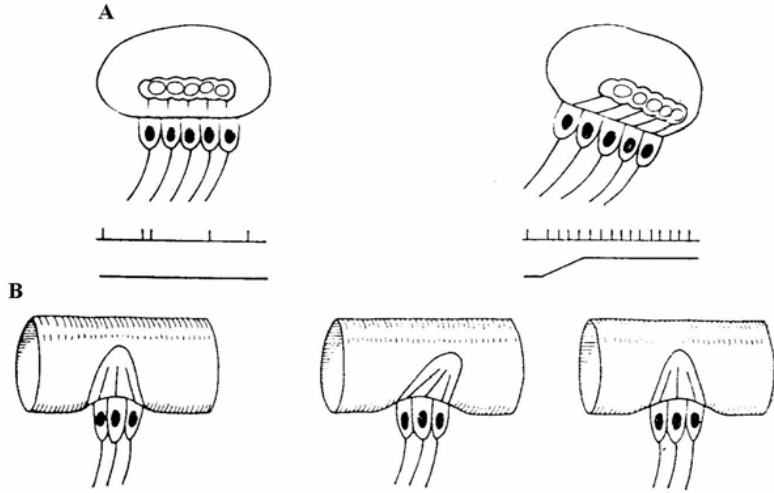
### 8.9. Müvazinət (vestibulyar) sensor sistemi

Bütün heyvan orqanizmləri, o cümlədən insan, məkan və zaman asılılıqları olan, yerdəyişmə və fəal hərəkət tələb edən fiziki mühitdə yaşamağa alışmışdır. Fəal hərəkət edən heyvan

orqanizmləri yaşadıkları fiziki mühitlə öz münasibətlərini tənzimləyəbilən sensor mexanizmlərə malik olmalıdırlar. Heyvan orqanizmi nə qədər fəaldırsa və zəhmətkeşdirsə ona öz bədəninin məkanda müxtəlif hərəkətlərinə görə vəziyyətləri haqqında, başqa sözlə, müxtəlif hərəkətlər zamanı bədənin müvazinəti, xarici və daxili təsirlər zamanı müvazinətin (tarazlığın) dəyişiklikləri haqqında sensor informasiyalar ona bir o qədər zəruridir.

Müvazinəti qoruyub saxlamaqdan ötrü insan və ya heyvan orqanizmi müxtəlif informasiyalara əsaslanır. Bunda görmə, eşitmə, dəri, əzələ və vətər reseptorlarının siqnalları az-çox əhəmiyyət kəsb edir. Bir çox heyvan növləri, eləcə də insan bədənin və onun hissələrinin məkanda (fəzada) vəziyyətləri tənzimləyən xüsusi sensor orqanlara malikdir. Onlar əksər heyvanlarda bədənin baş hissəsində, gözlərin yanında və ya eşitmə orqanı ilə birlikdə lokallaşmışdır.

Heyvanlar aləmində bu orqanların bir neçə tipi inkişaf etmişdir. Onurğasızların yüksək inkişaf etmiş nümayəndələrində müvazinət aparatı kimi statosit və ya makula orqanı fəaliyyət göstərir (şəkil 8.9). Statosit içərisi həlməşik maye ilə dolu kisəcikdir, onun divarlarında tükcüklü sensor hüceyrələrindən ibarət olan sahələr (makulalar) vardır. Sensor hüceyrələrin tükcüklərinin uclarında bərk kristal hissəciklər (statolitlər) saxlayır. Bədən əyildikdə kristallar tükcükləri əyir, bu vəziyyət sensor hüceyrələrdə və onlara bağlı olan sinir liflərində yüksək tezlikli impuls yükləri yaradır. Statosit aparat sürət, xətti təcili, ağırlıq və ya cazibə qüvvəsi (qravitasiya) ilə əlaqədar olan təsirləri qəbul edir. Statosit əsl qravireseptor orqanıdır. Cazibə qüvvəsi canlıların hamısına təsir edir, fəal hərəkət edən heyvanların böyük əksəriyyəti qravireseptorlara malikdir. Statosit qravitasiya təsirləri duyan effektiv müvazinət orqanlarına aiddir.



**Şəkil 8.9.** 1. Statosit və ya makula. 2. Daraqcıqlı kanal.

Heyvanlarda bədənin, onun ayrı-ayrı hissələrinin (baş, qollar, ayaqlar və i.) fəza (məkan) vəziyyətləri haqqında sensor informasiyaları yaradan başqa tip müvazinət orqanı da formalaşmışdır. Bu, içərisi həlməşik maye ilə dolu kanaldır. Sensor hüceyrələr kanalın divarında daraqcıq formasında düzülən tükcüklərə malikdir, tükcüklər kanaldakı maye ilə təmasdadır, bədənin müxtəlif vəziyyətlərində mayedə əmələ gələn ehtizazlar kiprikcikləri əyir və qıcıqlandırır. Kanalda mayenin hərəkət sürəti bədənin hərəkət sürətinə müvafiqdir; bədən hərəkətləri sürətli və ya yavaş olanda daraqcıq tükcüklərinin sinxron əyilmə dərəcələri də bundan asılı olaraq dəyişilir, bədən eyni sürətlə hərəkət edəndə daraqcıq hüceyrələri əyri vəziyyətdən şaquli vəziyyətə keçirlər. Beləliklə, kanal tipli müvazinət orqanı daha çox hərəkətlərin bucaq təcilləri deteksiya etmək üçün uyğunlaşmışdır. Bu tip müvazinət orqanı onurğasızların, ancaq bəzi nümayəndələrində rast gəlinir.

Statosit aparatı ilk dəfə XIX əsrdə Avstriya morfoloqu və fizioloqu Kreydall xərçəngkimilərdə kəşf etmişdir. O dövrdən etibarən statosit tipli qravireseptor mexanizmlər cücülər istisna olmaqla onurğasızların bütün siniflərində aşkar edilmişdir. Cücülərdə statosit yoxdur, onlarda müvazinət hissi proprioepsiya sis-

temi ilə bağlıdır, cücülərdə dayaq-hərəkət aparatlarının bəzi hissi hüceyrələri həmən o statosit və ya kanal tipli müvazinət orqanlarının tükcükləri kimi qurulmuşdur. Burada ixtisaslaşmış sensor tükcüklər (sensillər) öz uclarında səthlər əmələ gətirir, bəzən də bir-birləri ilə qovuşaraq hissi sahənin sıxlığı və genişliyi artırır. Cücünün bütün ekzoskleti xərçəngkimilərdə və ya molyuskalarda olan statosit kimi müvazinət sensor sistemi funksiyası daşıyır. Həşəratda öz bədəninin ən azacıq yerdəyişmələri, hərəkətlərinin sürət və təcili, havada və yerdə müvazinəti qravitasiya qüvvəsi hiss edən sensorlarla yanaşı olaraq fırlanma hərəkətləri deteksiya edən sensorlar da mövcuddur. İkiqanadlılarda bu funksiya arxa qanadların şəkildəyişməsi kimi əmələ gələn qantel formalı tükcüklü sensorlar daşıyır. Həşərat öz uçuşu zamanı tez-tez eniş və yoxuş hərəkətləri icra edir, uçuş istiqamətini dəyişdirdikdə o öz bədən oxu ətrafında fırlanma gərginliyi yaradır, sensorun qıcıqlanması baş verir.

Onurğalılarda əsas müvazinət orqanı yarım dairəvi kanallar və otolitdən (statositin analoqu) ibarətdir, onlar birlikdə vestibulyar aparat adlanır. Təkamül prosesində otolit orqanı ilbiz törəməsinə-əşitmə orqanına mənşə vermişdir. Bütün bu mürəkkəb strukturlar labirint adı almışdır. Labirintin boşluqları membran zarları ilə örtüldüyünə görə ona membran labirintı də deyilir.

Otolit 2 kisəciyə (sakkulus və utrikulus) ayrılır, onlar da tükcüklü reseptor hüceyrələr makullarda qruplaşır. Kisəciklərə açılan yarım dairəvi kanalların genişlənməmiş hissələri (ampulları) tükcüklü reseptor hüceyrələrdən ibarət daraqcıqlara malikdir.

**Vestibulyar reseptorları.** Vestibulyar aparatın sensor hüceyrələri kinosillər və streosillər adlanan mikrokipciklərə malikdir. Kinosil halqavari düzölmüş 9 cüt mikroborucuqdan ibarətdir, streosil sitoplazması və 3 qat plazmatik membranı olan incə çıxıntılardır, onlar əslində mikraxovlara daha çox oxşayırlar. Bu quruluş əlamətləri həm otolitin, həm də yarım dairəvi kanallarının tükcüklü sensor hüceyrələrinə xasdır. Makuladakı tükcüklər otolitlərin səthi ilə təmaslanır. Otolitlər kalsi karbonat ( $\text{Ca}^{2+}\text{CO}_3$ ) duzu kristallarıdır, onlar otolit kisəciyindəki həlməşik

maye kütləsində sıx birləşir, qalın otolit membranı əmələ gətirirlər. Yarım dairə daraqcıqlar həlməşik maye kütləsinə daxil olur, ampulun o biri tərəfinə qədər uzanırlar.

Vestibulyar aparatın reseptorları müxtəlif yönümlüdür. Bəziləri öz tükcükləri ilə radial konfigurasiya əmələ gətirir. İnsan və ya heyvan başını tərpəndə otolidəki və yarım dairə kanalərindəki bu tip reseptorlar təxminən bir cür oyanırlar. Adətən kinosillər sterosillərin bir tərəfində lokallaşır, bütün bu qrup tükcüklər kinosillərə tərəf əyiləndə vestibulyar sensorlar oyanır, əks tərəfə əyiləndə isə tormozlanırlar.

Onurğasızlarda müvazinət sensorları oyanmanı öz aksonları vasitəsilə birbaşa mərkəzi sinir qanqlilərə ötürürlər, onurğalılarda isə vestibulyar sensorlar aksonlardan məhrumdur, onlar oyanmanı kimyəvi sinapslar (neyromediator mexanizm) vasitəsilə hissi sinir uclarına ötürürlər.

Əksər məməlilərdə o cümlədən insanda, vestibulyar siqnallar nisbətən az sayda (təxminən 40 minə yaxın) hissi sinir lifi vasitəsilə nəql olunur, əvvəlcə arxa beyindəki vestibulyar nüvələrə çatır. Buradan vestibulyar siqnallar 3 istiqamətdə yayılırlar.

**Vestibulo-spinal yol.** Onurğa beyinə proyeksiya olunan vestibulyar siqnallar vestibulo-spinal sinir traktı ilə hərəkət edir. Bu trakt medial və lateral şaxələrə ayrılır, medial şaxənin lifləri onurğa beyin ön seqmentlərində, boyun və gövdə əzələləri idarə edən hərəkəti neyronlar ilə sinaptik əlaqələrə girir, lateral şaxənin lifləri isə aşağı ətrafların əzələləri idarə edən onurğa beyin motoneuronları ilə sinaptik əlaqələri yaradırlar. Medial trakt həm də tormozlayıcı hissi liflərdən, lateral trakt isə, ancaq oyadıcı hissi liflərdən ibarətdir. Beləliklə, dəhliz-onurğa beyni yolu bədənin məkanda vəziyyəti müəyyənləşdirən skelet əzələlərin fəaliyyətini geniş səpkidə tənzimləyə bilir. Vestibulyar siqnallar ilk növbədə başın məkandakı vəziyyəti tarazlayan (sabitləşdirən) reflektor sistem formalaşdırır. Baş boyunla, boyun gövdə ilə gövdə isə aşağı ətraflar (ayaqlar) ilə əlaqəlidir və müəyyən məkan vəziyyətləri alır. Başın məkandakı vəziyyəti boyun refleksləri ilə tənzimlənir.

Başın və gövdə ilə ayaqların hərəkətləri arasında boyun hərəkətləri əlaqələndirici rol oynayır. Boyun əzələləri başa bağlı olduğuna görə vestibulyar siqnallar onların reflektor reaksiyaları müxtəlif məkan vəziyyətlərindən normal vəziyyətə qaytarır, bu halda vestibulyar stimulyatorların, təsirləri azalır. Bu tip reflekslər mütləqdir, bir çox hallarda qeyri-iradi xarakter daşıyır. Gövdə və ayaq əzələləri başın məkan vəziyyəti ilə boyun əlaqələri sayəsində müəyyən dəyişkən münasibətdə olur. Bu münasibətlər vestibulyar oyadıcı və tormozlayıcı siqnallar və onurğa beyin hərəkəti refleksləri vasitəsilə tənzimlənir.

**Vestibulo-okulyar yol.** Vestibulyar aparat gözlərin hərəkətləri tənzim etməkdə əsas rol oynayır. Göz müxtəlif tərəflərə hərəkət etməsinə baxmayaraq tor qişada təsvirlər stabil qalır, bu çox vacib şərtidir. Gözün hərəkətləri 6 xarici göz əzələsi vasitəsilə tənzimlənir. Hər iki gözün hərəkətlərinin incə koordinasiyasında başbeynin görmə qabığının frontal sahələrindən vestibulyar sistemin müdaxiləsi olmadan ekstraokulyar motoneuronların efferent təsirləri müəyyən rol oynayır. Lakin gözlərin eyni bir müstəvi, dəyək ki, üfiqi xətt üzrə hərəkətləri, ələlxusus da kompensator hərəkətləri, vestibulo-okulyar relekeslər vasitəsilə tənzimlənir.

**Vestibulo-beyincik yolu.** Vestibulyar sensor liflər beyinciyin qədim payı olan arxiserebelluma daxil olur. Beyincik lateral vestibulyar nüvələri ilə əlaqələri sayəsində bədənin müvazinəti saxlamaqda daha mühüm rol oynayır.

**Vestibulyar qabıq.** Vestibulyar nüvələrindən çıxan az sayda hissiliflər talamusun arxa ventral nüvəsinə məxsus sahəyə daxil olur və burada sinaptik əlaqələrə girirlər. Buradan vestibulyar siqnallar somatosensor qabığın üz tərəfi sahəsində yerləşən kiçik bir zonaya proyeksiya olunur. Bəzi tədqiqatlara görə vestibulyar talamik girişlər qabığın digər sahələri (gövdə və ayaqların fəza vəziyyətləri idarə edən qabıq zonaları, alın və gicgah payları və s.) üçün də xarakterikdir. Vestibulyar qabıq vestibulyar sensor sistemə sıx bağlıdır, bədənin hərəkət və müvazinəti qavramaq və iradi, şüurlu olaraq idarə etmək funksiyası daşıyır.

## 8.10. Eşitmə sensor sistemi. Eşitmə hissi

Bir çox heyvanlarda və insanda eşidilən səslərə həssaslıq, səsləri hiss etmək, qavrayıb tanımaq, özlərinin bəzi hərəkət və davranışlarını eşitmə reaksiyalarına müvafiq olaraq qurmaq və reallaşdırmaq qabiliyyəti əmələ gəlmişdir. Ən geniş mənada eşitmə hissi bu səs hissəsidir.

Heyvanlar aləmində səs hissi başlıca olaraq həşəratlarda (böcəklər, kəpənəklər, ikiqanadlılar, çəyirtkələr və s.) və onurğalılarda inkişaf etmişdir. Eşitmə qabiliyyətinə malik olan heyvan orqanizmləri ondan ən müxtəlif məqsədlər üçün istifadə edir. Səs siqnalları heyvana məkanda yerdəyişmə, başqaları ilə ünsiyyət, fərdlər arasında özününkünü və özgəni tanıma, cüt axtarma, yırtıcıdan qurtulma və başqa məqsədlər üçün gərəkdir. Səs siqnalları həyat üçün çox vacib informasiya mənbəyidir. İnsanlar səs siqnalları və eşitmə hissi sayəsində heyvanlardan fərqli olaraq çox geniş fəaliyyət göstərə bilirlər, insanların nitq qabiliyyəti və mədəniyyətlərinin bir sıra formaları eşitmə hissi ilə sıx əlaqədə inkişaf etmişdir.

**Səsin fiziki təbiəti.** Təbiətdə çoxlu cism və hadisələr, canlıların özləri, onların bəzi hərəkətləri, insanların yaratdıqları və istifadə etdikləri müxtəlif alət və mexanizmlər, maşınlar və qurğular cürbəcür səslərin mənbəyi ola bilər.

Fiziki mənada və ümumi halda səs suyun və ya sıxılmış havanın yayılma dalğalarından ibarət olan enerjili mexaniki qüvvədir. Səslər ən çox hava dalğaları zəminində yaranırlar.

Səslər dalğa uzunluğu və ya tezliyi, ucalığı, tonalılığı, intensivlik və oktava (musiqi səslərdə) kimi parametrlərə malikdir. Səs dalğaları tezliyinə görə çox geniş diapazonda dəyişirlər. Səsin dalğa uzunluğu adətən metr (m) və onun hissələri (sm, mm, dm) ilə, tezliyi Hers (Hs) və ya kiloHers (kHs), enerjisi (intensivliyi) bel (b) və desibel (db), ucalığı oktava ilə ifadə edilir.

İnsan və heyvanlar tərəfindən qəbul edilən səslərin diapozonu çox genişdir. Bu, adətən uzunluğu 400 sm-dən 0,34 sm-ə qədər, tezliyi 20 Hs-dən 100 min Hs-ə və ya 0,002 kHs-dən 100 kHs-ə

qədər olan səs dalğalarıdır.

Əksər həşəratlar ətrafda yaranan aşağı tezlikli səs vibrasiyalarına həssasdırlar. Onların bəzi növləri çox yüksək tezlikli səsləri qəbul etməyə uyğunlaşmışdır. Məsələn, cırcırma tezliyi 200 Hs ilə 50 min Hs, kəpənək 500 Hs ilə 100 min Hs arasında olan səsləri eşidə bilir. Balıqlar 20-2000 Hs, qurbağalar 500-2000 Hs, quşlar 500-5000 Hs, yarasalar 1000-100.000 Hs, gəmiricilər 100-100.000 Hs, suitləri 200-50.000 Hs, delfinlər və balinalar 20-100.000 Hs, insan 20-20.000 Hs tezliyi olan səsləri eşitmək iqtidarındadır.

**Eşitmə reseptorları.** Həşəratlarda alçaq tezlikli səs dalğaları qəbul edən xüsusi reseptorlar inkişaf etmişdir. Onların bir tipi şırımlı tükcüklərdir. Bu, serkalar adlanan artımlarda yerləşən tükcük sensillərə oxşayır. Digər tip reseptorlar conston orqanları adlanır. Onlar həşəratın antenalarının dibində yerləşir, boşluğa malikdir, buradan bir və ya bir neçə sensor hüceyrə-xordosensillər uzanır. Şırımlı tükcüklər və conston orqanları tezliyi təxminən 2000 Hs (və ya 2 kHs) qədər olan səslərə həssasdır. Yüksək tonlu səsləri qəbul edən reseptorlar, ancaq bəzi həşəratlara (çəyirtkələr, cırcıramalar və b.) xasdır. Bu tip reseptorlar timponal orqanlar adlanır. Timponal orqan səsləri onurğalı heyvanların qulaqları kimi qəbul edir, amma quruluşu və funksional xassələrinə görə onlardan fərqlidir. Həşəratın timponal orqanları (qulaqları) bədənin müxtəlif yerlərində: antenalarda (milçəklərdə), döşdə (kəpənəklərdə), qarında (böcəklərdə) və ayaqlarda (çəyirtkələrdə) yerləşir.

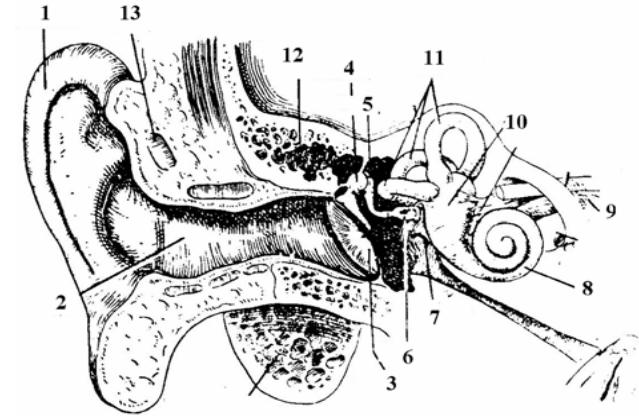
Timponal orqan üzəri nazik kutikula zarı (timponal membran) ilə örtülmüş təbilə bənzər havalı kisəcikdir, onda xordotonal sensillər yerləşir. Səs dalğaları zarı titrətdikdə sensillər bu vibrasiyaları qəbul edir. Hər bir sensil kiprikcikləri olan bipolyar neyrona malikdir, kiprikciklərin timponal membran ilə necə əlaqələnməsindən və membranın necə əlaqələnməsindən və membranın rezonans xassələrindən asılı olaraq həşəratlarda reseptorlar müxtəlif səs tezliklərinə uyğun olaraq sazlanırlar. Müxtəlif tezlikli səsləri qəbul edən reseptorların aksonları birbaşa mərkəzi sinir düyünlərinə daxil olar və burada eşitmə ney-

ropili adlanan sahədə spesifik neyronlarla mono və ya polisinaptik əlaqələrə girirlər. Həşəratlarda eşitmə siqnalları analiz və sintez edən ali integrativ mərkəz baş sinir düyünlərində yerləşən göbələkvarı cisim hesab olunur.

Onurğalı heyvanlarda eşitmə reseptorları mürəkkəb təkamülü yolu keçir. Onlarda eşitmə orqanları müvazinət (vestibulyar) aparatı ilə sıx əlaqədə inkişaf etmişdir. Quşlarda və məməlilərdə eşitmə üzvü xeyli mürəkkəbləşir və öz inkişafının ən yüksək səviyyəsinə çatır. Eşitmə reseptorları vestibulyar sensorlar kimi sensilyar quruluşa malikdir. Bu tip tükcüklü hissi hüceyrələr onurğalılarda ali nümayəndələrinin eşitmə orqanı üçün də xarakterikdir.

**Məməlilərin eşitmə orqanı.** Məməlilərdə o cümlədən insanda, eşitmə orqanı başın sağ və sol tərəflərində yerləşən qulaqlardır. Qulaq 3 əsas hissədən-xarici qulaq, orta qulaq və daxili qulaqdan ibarətdir (şəkil 8.10). İnsanda daxili qulaq uzunluğu 35 mm-ə çatan, 2,5 dəfə burulan və konusvari genələn spiralabənzər sümük kisəcik - ilbiz, vestibulyar otolit və yarım dairəvi kanallar sistemindən ibarətdir.

Xarici qulaq, qulaq seyvanı və xarici qulaq keçəcəyi, orta qulaq isə eşitmə sümükçüklərindən-çəkic, zindan və özəkdən ibarətdir. Xarici və orta qulaq dəhlizləri arasında qulaq pərdəsi (və ya təbil pərdəsi), orta qulaq və daxili qulaq dəhlizləri arasında isə zarlı oval pəncərə yerləşir. İlbizin daxili boşluğu perilympfa mayesi, bazilyar (əsas) membran və onun örtük (tektorial) membranı ilə tutulmuşdur. Bazilyar membran tükcükləri (sensilləri) olan eşitmə reseptorlarına malikdir, onların sərbəst sensilləri tektorial membrana söykənirlər. Eşitmə reseptorları ən çox ilbizin orta nahiyəsində toplanmışdır. Onlar, habelə ilbizin dayaq hüceyrələri sıralara düzülərək ilbizin korti orqanı adlanan strukturu əmələ gətirir. Bazilyar membran ilbizin boşluğu genələn yerdə daralır və əksinə, daralan yerdə genəlir. İlbizin enli tərəfini (əsas) oval pəncərəyə dayayır.

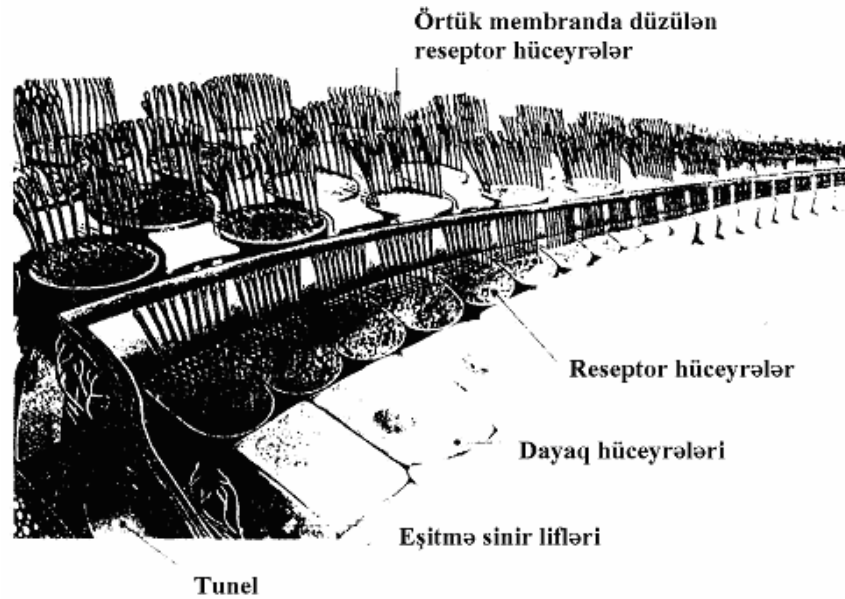


**Şəkil 8.10. İnsanda eşitmə üzvü.** 1. Qulaq seyvanı. 2. Xarici qulaq keçəcəyi. 3. Qulaq pərdəsi. Orta qulaq və eşitmə sümükçükləri. 4. Çəkic. 5. Zindan. 6. Üzəngi. Daxili qulaq. 7. Oval pəncərə. 8. İlbiz. 9. İlbiz siniri (eşitmə siniri), kist. 10. Vestibulyar siniri. 11. Yarım dairəvi kanallar. 12. Məməciyə bənzər çıxıntı. 13. Qıgırdaq.

**Eşitmə resepsiyası.** Xarici qulaq səsləri yığır, səs dalğaları xarici qulaq keçəcəyində təbil pərdəsinə dəyir, onu ehtizaza, rəqsi hərəkətə gətirir, bu rəqslər qulaq pərdəsi ilə təmasda olan orta qulaq sümükçükləri oval pəncərə vasitəsilə ilbizin perilympfasına, bazilyar və tektorial membranlarına yayılır.

Eşitmə reseptorlarının qıcıqlanmaları onların bazilyar membranda düzülmə qaydaları ilə sıx əlaqədardır. İlbiz (və ya korti) kanalına yönəlmə dərəcəsinə görə tükcüklü eşitmə reseptorları 2 tipə ayrılır: xarici tükcüklü hüceyrələr (onlar sayca çoxdur, təxminən 20.000 qədərdir) və daxili tükcüklü hüceyrələr (insanda onların sayı 3500-ə çatır). Birinci tip reseptorlar 3 sırada düzülmüşdür (şəkil 8.11).

Onların sensillərinin ucları U-formada olub və tektorial membranla təmasdadır. Tektorial və bazilyar membran yerdəyişəndə sensillər qıcıqlanır və reseptorlar hüceyrələrdə oyanma prosesləri baş verir.



Şəkil 8.11. Korti orqanının tükcüklü reseptor hüceyrələri.

İlbizin bazilyar membranı mikroskop altında müşahidə edən ilk anatolmlar belə qənaətə gəlmişdilər ki, guya bu membran royalın tarım simləri kimi müxtəlif uzunluğu olan nazik eninə zolaqlardan (tellərdən) ibarətdir, qısa «tellər» yüksək səs tonlarına, uzun, tellər isə alçaq səs tonlarına görə köklənir və müvafiq səs duyğuları oyadır. Bu təsəvvürlərə əsaslanaraq XIX əsrin sonunda fizik və fizioloq Helmhols eşitmənin rezonans nəzəriyyəsini irəli sürür. Helmholsa görə eşitmə membranı hər bir səs tezliyinə müvafiq gələn yerlərə malikdir, membranın bir yerində səs təsirindən əmələ gələn ehtizazlar (rəqlər) fiziki rezonans prinsipi üzrə membranın digər yerlərinə yayılır və beləliklə, müxtəlif səs duyğuları yaranır. Lakin bu nəzəriyyə sonralar tam təsdiq olunmadı. Dyerd Bekesi öz tədqiqatları ilə eşitmənin fiziki mexanizminə xeyli aydınlıq gətirdi, o bu işlərə görə 1961-ci ildə Nobel mükafatı aldı. Bekesi müəyyən etdi ki, səslərin doğurduğu rəqsli hərəkətlər oval pəncərədən bazilyalar

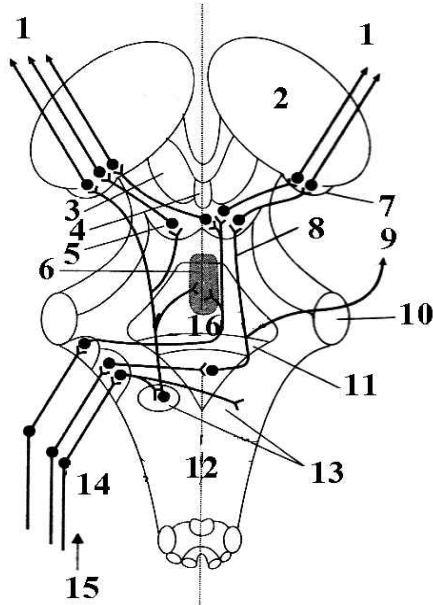
membrana və bu membran boyunca qaçan dalğa formasında ilbizin sivri ucuna qədər yayılır, membranın müəyyən yerində yüksək amplituda malik olur, onun əyrisi dalğanın sürətindən asılı olmayaraq hər bir verilmiş rəqs tezliyi üçün daimidir, stasionardır. Yüksək səs tonlarına xas olan amplitud zirvələri bazilyar membranın dar yerləri, alçaq səs tonlarına müvafiq gələn amplitud zirvələri isə bazilyar membranın gen yerləri üçün xarakterikdir. Beləliklə, daxili qulaqda eşitmə membranları öz struktur və funksional xassələri üzrə elə qurulmuşdur ki, onların müəyyən sahələri və reseptor sıraları bu və ya digər səslərə görə spesifik olaraq saxlana bilər.

### 8.11. Eşitmənin mərkəzi sinir mexanizmi

Eşitmə reseptorlarından oyanma potensialları qeydə alan unikal mikroelektrofizioloji tədqiqatlar göstərmişdir ki, eşitmə reseptorları arasında aydın, yüksək və xarakterik səs tonlarına görə sazlanan sensorlarla yanaşı olaraq alçaq, qeyri-aydın, qarışıq səslərə görə köklənən sensorlar da mövcuddur. Qulaq ilbizindən başlanğıc götürən eşitmə siniri, az sayda liflər saxlayır, eşitmə reseptorları kimi, səs tezliklərinə köklənmə dərəcəsinə görə fərqlənilir. Hər iki qulaqdan beyinə tərəf gələn eşitmə sinir lifləri arxa beyin nahiyəsində ilkin eşitmə mərkəzi olan koxelyar nüvəyə daxil olur və çoxlu şaxələr verir, bu şaxələr yüksək nizamla qurulmuş şəbəkə əmələ gətirir. Tədqiqatçılar göstərmişdir ki, bazilyar membranda eşitmə reseptorlarının bütün tonotipik ardıcılığı olduğu kimi koxelyar nüvədə proyeksiya olunur.

Koxelyar nüvənin hər bir hissəsi ilə arxa beynin müxtəlif mərkəzləri arasında çox zəngin və mürəkkəb əlaqələr mövcuddur. Koxelyar neyronların bəziləri zeytun nüvələri kompleksi ilə ikitərəfli (ipsilateral və kontrateral) əlaqələr əmələ gətirir. Bu məkanda səsləri binaural olaraq təyin edilməsi üçün zəruridir. Dorsal koxelyar neyronlar eşitmə siqnalları orta beyindəki eşitmə mərkəzlərinə-dördtəpəli cismin arxa qabarıqlarına və talamusa yollayır. Eşitmə informasiyaları üçün başlıca talamik rele

funksiyası medial dizcikli cisim icra edir. Somatosensor və görmə sensor sistemlərdə olduğu kimi, rele xarakterli talamik neyronların baş beyin qabığına proyeksiya olunduğu sahələr qabığın ilkin eşitmə mərkəzlərinə müvafiq gəlir. Əvvəllər zənn edirdilər ki, baş-beyin böyük yarımkürələri qabığında, gicgah nahiyəsində bir ilkin eşitmə mərkəzi mövcuddur. Primatlarda, eləcə də insanda baş-beyin qabığına məxsus olan çoxlu eşitmə sahələri (əsasən də gicgah payının dorsal hissəsində) olduğu müəyyən edilmişdir. Belə təsəvvürlər də var ki, eşitmə qabıqda daxili qulaq ilbizinin koxleotipik quruluşu (özünəbənzərliyi və tonotipik mənzərəsi ilbiz boyunca səs tonlarına köklənmə ardıcılığı) əks etdirən «nümayəndəliklər» mövcuddur. Tonotopik «nümayəndəlik» səslərə tezlik göstəricilərinə görə geniş diapazonda reaksiya vermək funksiyasına malik olduğu güman edilir (şəkil 8.12).



**Şəkil 8.12.** Əsas eşitmə yolları (beyin sütununun arxadan görünüşü, beyincik, baş-beyin yarımkürələri çıxarılmış): 1-beyin qabığına (yuxarı gicgah qırışığı), 2-talamus, 3-Yuxarı təpələr, 4-aşağı təpələr, 5-retikulyar formasiya, 6-İlbizin arxa və ön nüvələri, 7-daxili dizəbənsər cism, 8-

yuxarı beyincik yolu, 9-beyinciyn soxulcanı, 10-beyinciyn orta ayağı, 11-eşitmə xətti, 12-uzunsov beyin, 13-yuxarı zeytun, 14-spiralvarı düyün, 15-ilbizdən, 16-IV mədəcik.

## 8.12. Səsin istiqamətinin təyini. Eşitmə duyğusu

Hər iki qulaq eyni cür işləyir, onlar səs mənbəyini səs tonları və başın hər iki tərəfində onları tutma müddətləri arasındakı fərqlərə görə təyin edə bilər. Səsi əvvəlcə səs mənbəyinə yaxın olan qulaq tutur. Alçaq səslər böyük dalğa uzunluğuna malik olduğuna görə başın yanından otub keçə bilər və bir qulaq o biri qulaqdan səsi tez tutur. Əgər səs mənbəyi öndə və ya arxada, bədənin orta xətti üzrə olarsa, onun, hətta minimal yerdəyişməsi həmin səsi tutmağa imkan verir. Bu kimi qabiliyyət insanda yaxşı inkişaf etmişdir. Səsin gəlmə müddətləri arasındakı minimal fərqi duymaq eşitmə siqnallarının eşitmə mərkəzlərində (koxelyar nüvə, yuxarı zeytun nüvələri, dördtəpəli cismin arxa təpələri, qabığın eşitmə zonaları) konvergeniyası və analizi sayəsində mümkündür. Yüksək tezliyi olan səslərin dalğa uzunluğu başın ölçüləri ilə müqayisədə kiçikdir və başdan əks olunur. Bu hal sağ və sol qulaqa gələn səslərin intensivliyində fərq yaradır, insanda qulaqlar bu fərqi tutmağa qadirdir.

İnsanda eşitmə duyğuları yaxşı inkişaf etmişdir. İnsanlar kifayət qədər geniş diapazonda olan səsləri (16Hs-dən 20min Hs-ə qədər, musiqi səsləri şkalasına görə 10 oktavaya yaxın səsləri) qavraya bilirlər. Yaşla əlaqədar olaraq insanın yüksək səs tezliklərinə həssaslığı zəifləyir, ona görə də eşitmə diapazonu yaşlı və ahıl adamlarda get-gedə azalır. Tezliyə görə yaxın olan iki səs arasında ən az fərqi tutmaq bacarığı səsləri fərqləndirmə qabiliyyəti kimi xarakterizə edilir.

Eşitmə həssaslığının mütləq qapısı deyilən anlayış mövcuddur. Bu, səs qıcığı təqdim edilən halların 50%-ində səsin minimal qüvvəsini hiss etmək qabiliyyətidir. Eşitmə həssaslığının minimal və maksimal həddi səsin tezliyindən (dalğa uzunluğundan), eşitmə reseptorları və eşitmə yollarının morfofunksional vəziyyətlərindən, yaşdan və digər faktorlardan asılıdır. İnsanın maksimal eşitmə həssaslığı səslərin 500Hs-dən 4000Hs-ə qədər

olan diapazonundadır. İnsanda nitq sahələri və onların qavranılması bu diapazonda baş verir. 500Hz-dən aşağı tezliyi olan səslərə qarşı həssaslıq insanda azalır. Bu insanı daim alçaq səsləri və küyləri hiss etmək hallarından qismən qoruyur.

### **8.13. Görmə sensor sistemi. Işıq və işığa həssaslıq**

Beyin görmə orqanı vasitəsilə sensor məlumatların 90%-dən çoxunu alır. Gözün torlu qişası elektromaqnit şüalarının dalğa uzunluqları 400-800 nm intervalında olan hissəsini qəbul edir. Görmə orqanının fizioloji rolu, birincisi, bu optik cihaz xarici mühit əşyalarından işığı toplayıb torlu qişada xəyala çevirməkdir, ikincisi isə torlu qişada alınan xəyalları sinir siqnallarına çevirib görmə qabığına nəql etməkdir. Günəşin və qalan kainatın işığı Yer üzündə yaşayan canlı orqanizmlərin həyatında olduqca mühüm rol oynayır. Onların böyük əksəriyyəti günəş şüalarının bilavasitə təsirlərinə məruz qalır. Canlı orqanizmlər cansız cisimlər kimi işıq şüaları əks etdirirlər, Günəş və Kainat işığı, bu əks olunan işıq birlikdə yer üzündə işıqlılıq, işıqlı mühit yaradır.

Təbii işığın spektrində nə çox, nə də az fiziki enerji daşıyan dar bir zona var ki, o görünən işıqdan ibarətdir, ona ağ işıq deyilir. İnsan və heyvanlarda bu işığı görmək üçün xüsusi görmə üzvləri, gözlərin işığa həssas reseptorları (fotoreseptorlar) və görmə prosesi təmin edən spesifik sinir mexanizmləri meydana gəlmişdir. İnsan xarici aləm haqqında informasiyanın 85-90%-i qədəri məhz gözlərinin görmə qabiliyyəti sayəsində əldə edir.

Canlı orqanizmlərin işığa qarşı ən bəsit həssaslığı səpkin (diffuz) işıqlığın ayrı-ayrı çalarları ayırd etmək qabiliyyəti ilə əlaqədardır. Mürəkkəb heyvan orqanizmlərinin böyük əksəriyyəti işıqlığın sürətli dəyişiklikləri və lokal fərqləri hiss etmək və qavramaq qabiliyyətinə malikdir. Bu, görmə sahəsində hərəkətləri, yerdəyişən cansız və canlı obyektləri görmək, təyin etmək, izləmək imkanları yaradır. Bu kimi funksiyalar tələb edir ki, görünən hərəkət və ya obyektlərin obrazları fotoreseptor ekranında mütləq təkrar yaransın və əks olunsun.

Bir çox heyvan orqanizmləri görmə obrazları və təsvirləri

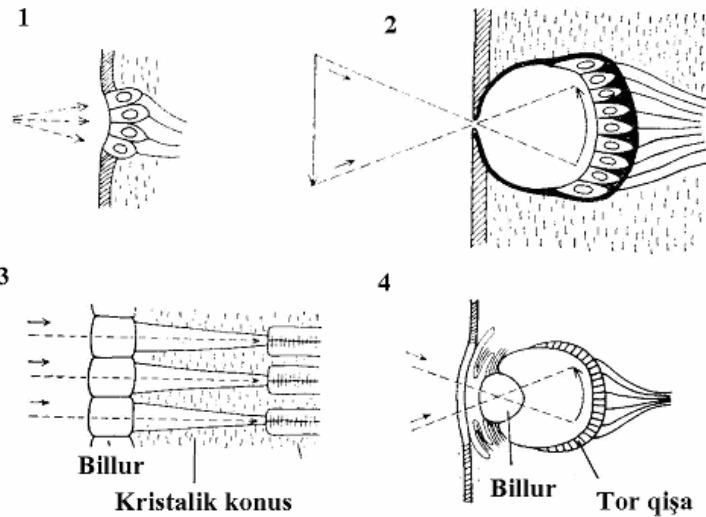
fotoreseptor ekranında, gözün tor qişasında fokuslaşdırmaq, tanımaq və manipulyasiyalara uğratmaq xassələri kəsb etmişdir. Onlar diffuz işıqlığın parlaqlıq və polyarlıqları fərqləndirmək, hərəkət səmti seçmək və naviqasiyada ondan istifadə etmək iqtidarı qazanmışdır.

İbtidai heyvanlar aləmində ətraf mühitin işıqlıq dərəcələri və işıqlığın mənbələrini hiss edə bilən bəsit görmə orqanlarından tutmuş nisbətən mürəkkəb görmə orqanlarına qədər müxtəlif quruluşlarda təşkil olunmuş çeşidli görmə sensor sistemlərə rast gəlmək olar. Həşəratlarda fəaliyyət göstərən çox gözcüklü görmə orqanları (faset gözlər və gözlərin digər formaları) onurğasızlarda işıqlığın müxtəlif xassələri qavramaq bacarığından xəbər verir. Bir sıra onurğasızlarda və onurğalılarda, demək olar ki, hamısında cüt, bilateral (binakulyar) görmə orqanı-gözlər formalaşmışdır. Bu halda iki gözdən gələn görmə siqnalları inteqrasiya olunaraq orqanizmə ətraf mühitin işıqlılığının dərinliyi, genişliyi, yaxın və uzaqlığı duymaq imkanları verir. Bu, işığa həssaslığın, görmənin daha mükəmməl səviyyəsidir. Bir çox heyvan növləri, o cümlədən insan işıq spektrinə məxsus rəngləri duymaq qabiliyyəti nümayiş etdirir, rəngli görmə görmənin ən mürəkkəb və ali forması kimi inkişaf etmişdir.

### **8.14. Fotoresepsiya**

Fotoreseptor hüceyrələr heyvan orqanizminin yalnız müəyyən yerlərində, əsasən də baş hissəsində lokallaşmışdır. İşığı qavramaq üçün ixtisaslaşmış bəsit görmə orqanı ibtidai onurğasızlardan olan bağırsağboşluqlarda rast gəlinir. İşığa həssas hüceyrələrin və orqanların filogenetik inkişaf xətti onurğasızlar aləmində xeyli divergensiyalara məruz qalmış, işığı qəbul edən çuxurcuqlar, daraqcıqlar, kiprikciklərin modifikasiyalarından tutmuş xeyli mürəkkəb quruluşlu gözcüklər və gözlər kimi orqanlara qədər təkamül etmişdir. Aşağıda onurğasızlarda rast gələn gözcük və gözlərin müxtəlif tipləri göstərilmişdir (şəkil 8.13).

Nümunə üçün molyusklarda və buğumayaqlılarda görmə orqanlarına diqqət yetirək. Nautilus molyuskunda göz çox dar dəliyi və az fotosensor hüceyrələri olan sadə kameradan ibarətdir. Işıq şüaları bu dar dəlikdən daxil olur, dəliyin kiçik diametri kameraya işığın ancaq nazik zolağı buraxa bilər. Belə göz yalnız parlaq işıqda görünür. Buğumayaqlılar (xərçəngkimilər, cücülər) işığı çoxlu gözcük kanalları (ommotidlər) vasitəsilə qəbul edən mürəkkəb gözlərə malikdir. Onlara faset gözlər deyilir. Bu tip gözlər kiçik fotoreseptor səthə malikdir, müxtəlif tərəflərə baxan ommotidlər geniş görmə sahəsi yaradır. Hər bir ommotidin qəbul etdiyi azacıq işıq payları reseptor səthdə cəmləşərək tutqun görmə obrazları yaradır. Faset gözlər bəzi üstünlüklərə malikdir. Onlar işıq şüalarının çox geniş diapazonu qəbul edərək görmə obrazları yarada bilirlər.



**Şəkil 8.13.** Onurğasızlarda gözcük və gözlərin müxtəlif formaları. 1. Gözcük. 2. Kamera-obskura tipli göz. 3. Mürəkkəb göz. 4. Billurlu və tor qişalı göz. (Knowels, Dartnall, 1977).

Onurğalılarda təkmil və mürəkkəb quruluş kəsb edən gözlər əmələ gəlmişdir. Qeyd etmək lazımdır ki, onurğalı heyvanların və insanın görmə sistemi morfoloji, fizioloji, neyrofizioloji

baxımdan nisbətən yaxşı öyrənilmişdir.

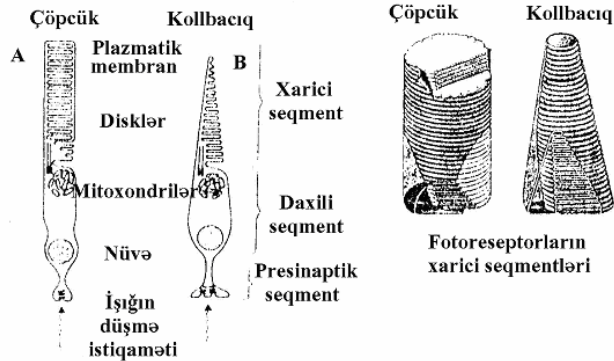
Mürəkkəb kamera quruluşlu gözlərdə fotoreseptorlar göz almaşının tor qişasında, onun ön səthində toplaşmışdır. Tor qişaya göz almaşını arxa tərəfdən, göz kamerasının dib hissəsi boyunca əhatə edir.

Tor qişada 2 tip fotoreseptorlar-çöpcüklər və kolbacıqlar yerləşir. Hər bir fotoreseptorun xarici seqmenti-modifikasiya olunmuş kiprikciyi vardır. Kiprikciklər reseptor hüceyrələrinin plazmatik membranlarının bükülməsi kimi əmələ gələn membran diskləri ilə təchiz olunmuşdur. Hər bir fotoreseptorun kiprikcik seqmenti 1000 və daha çox membran diskə malikdir. Membran diskləri kiprikciklərin distal hissəsində mütəmadi olaraq dağılır, proksimal hissəsində isə yeni membran diskləri əmələ gəlir. Aşağıda torlu qişanın fraqmenti və fotoreseptor hüceyrələrinin sxematik təsviri verilmişdir.

Fotoreseptorların yastı və qapalı diskləri fotopiqmentlər radopsin və ona bənzər maddələr saxlayır. Işığa həssas görmə piqmentləri işığın 400 nanometrədən (nm) 800 nm qədər dalğa uzunluğu olan şüaları enerjisini udur və çevrilmələrə məruz qoyur. Çöpcük fotoreseptorların radopsini işığın 500-505 nanometrlilik dalğalarına, kolbacıq fotoreseptorlarının fotopiqmentləri isə qırmızı (570nm), yaşıl (535 nm) və mavi (445 nm) işıq dalğalarına çox həssasdırlar.

Radopsin (görmə purpuru) zülaldan (opsin) və xromofordan (II-sis retinal) ibarətdir. Işıq fotonları və ya kvantları təsirindən II-sis retinal izomerləşmə prosesinə məruz qalır və trans-retinala çevrilir. Gözün tor təbəqəsinə, fotoreseptorların xarici seqmentlərinə işıq kvantları düşdükdə aşağıdakı ardıcılıqla fotokimyəvi proseslər baş verir (şəkil 8.14).

## 8.15. Gözün quruluşu və optikası



Şəkil 8.14. Məməlilərdə tor qişanın fotoreseptor və neyron quruluşu  
A. Çöpcüklər. B. Kolbacıqlar.

Fizioloji baxımdan mühitdən beyinə daxil olan sensor hissələri 3 yerə – *mexanoreseptor*, *temperatur* və *ağrı hissələrinə* ayırmaq olar. Mexanoreseptor hissiyyətə taktil (təmas, təzyiq, vibrasiya) və proprioreseptiv (postural) – pozanın hissi, statistik vəziyyət və təzyiq zamanı vəziyyət aiddir.

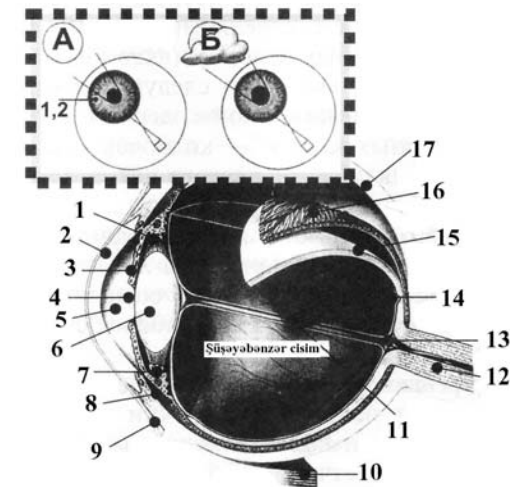
Hissetmənin həssaslıq yaranma yerinə görə – *eksteroseptiv* (daxili orqanlarda yaranmasına görə), *visseral* (daxili orqanlarda yaranmasına) və *dərin* (hissiyat dərinədə yerləşmiş toxumalardan – fəsiya, əzələ, sümük). Somotasensor siqnallar böyük sürətlə, visseral siqnallar yavaş sürətlə verilir.

İnsan və heyvanlarda görmə üzvü bədənin baş hissində, başın üz tərəfində yerləşir, gözlərin belə topoqrafiyası geniş görmə ilə əlaqədar olan müxtəlif davranış aktları üçün olduqca əlverişlidir.

Bir sıra heyvanlarda, o cümlədən insanda gözün quruluşu xeyli mürəkkəbləşmişdir. Görmə siniri vasitəsilə beyinlə birləşən gözdə göz alması, gözü hərəkət etdirən əzələ aparatı və gözü qoruyan kipriklər və gözyaşı vəziləri kimi morfoloji törəmələr inkişaf etmişdir (şəkil 8.15).

1. Radopsinin fotoaktivləşməsi və II-sis retinalın izomerləşməsi;
2. Fotoreseptorun membran dişklərində molekulyar reseptor zülalın – G-zülalın (transdusin) radopsin tərəfindən katalitik fəallaşdırılması;
3. Transdusin zülalı ilə qarşılıqlı əlaqədə fosfodiesteraza fermentin fəallaşması;
4. Tsiklik quanizin monofosfatın (tsGMF) fosfodiesteraza ilə fəallaşdırılması;
5. TsGMF-dən asılı membran  $\text{Na}^+$  kanallarının qapalı vəziyyətə keçməsi;
6. Fotoreseptor hüceyrənin səth membranının ion yüklərinə ( $\text{K}^+$  və  $\text{Na}^+$  ionlarına) görə hiperpolarlaşması, ilkin membran potensialının təsir (fəaliyyət) potensialına, sinir siqnallarına transduksiyası;
7. Fotoreseptorlardan görmə siqnallarının tor qişasının bipolar neyronlarına ötürülməsi.

Bu proseslərin kimyəvi və fizioloji mexanizmləri kəşf edən Corde Uold, Xolden Xartlayn və Raqnar Qranit 1967-ci ildə Nobel mükafatına layiq görülmüşdür.

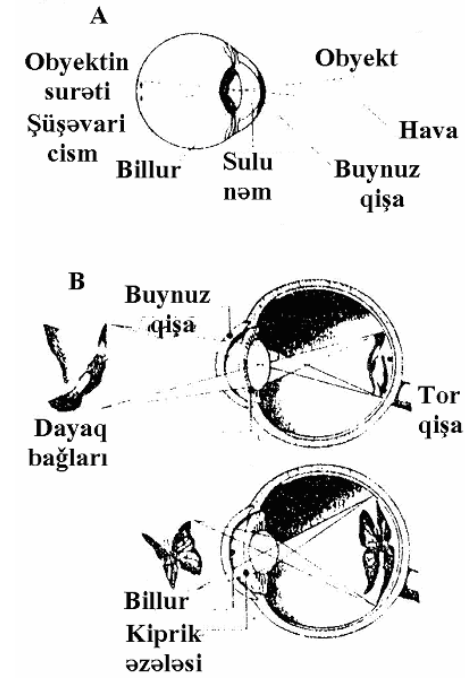


Şəkil 8.15. Göz alması. Bəbək refleksi kəsiyində: 1-bağlar, 2-buynuz

qişa, 3-qüzehli qişa, 4-bəbək, 5-ön kamera, 6-büllur, 7-kirpikli cisim, 8-konyuktiv, 10-göz əzələsi, 11-Şüşəyəbənzər cisim kanalı, 12-görmə siniri, 13-kor ləkə, 14-mərkəzi çuxur, 15-torlu qişa, 16-damarlı qişa, 17-ağlı qişa.

Göz alması mürəkkəb quruluş kəsb etmişdir. O buynuz qişa və konyuktiv, quzehli qişa, ağlı qişa (sklera), damarlı qişa, ön və arxa kamera, billur və şüşəyəbənzər cisimdən, torlu qişadan ibarətdir. Gözün ön və arxa kamerası sulu nəm ilə dolmuşdur. Billur iki tərəfi qabarıq linza kimi qurulmuşdur. Şüşəyəbənzər cisim göz alması boşluğu dolduran şəffaf üzvi kütlədir.

Göz işığı buraxan və sındıran üzvü linzalar sisteminə malikdir. Havanın işıqlığı, cansız və canlı obyektlərdən əks olunan işıq şüaları gözdə ardıcıl olaraq bir neçə işıqsındırıcı bioloji mühitlərdən keçir. Gözün, eləcə də hər bir optik sistemin işıqlandırma qüvvəsi, dioptriya (D) ilə ifadə edilir. 1 dioptriya fokus məsafəsi 1m olan linzanın işıqsındırma qüvvəsinə bərabərdir. Gözün dioptriyasını hesablamaqdan ötrü adətən gözdəki işıq sındırıcı səthlər cəbri olaraq cəmləşdirilir və bir linza kimi qəbul edilir. Bu cür bir linzalı sadələşdirilmiş göz modelində, əgər billur uzaqdakı cisimləri görmək üçün uyğunlaşmışdırsa və mərkəzi fokus nöqtə tor təbəqədən təxminən 17 mm qabaqda yerləşmişdirsə, onda gözün işıqsındırma qüvvəsi 59 dioptriya təşkil edir. Işıq şüalarının kəsişdiyi fokus nöqtə tor qişanın qabığına, arxasına və üzərinə düşə bilər. Bundan asılı olaraq gözdə normal, yaxın və uzaq görmə xassələri meydana gəlir. Tor qişada görünən obyektlərin kiçildilmiş və tərsinə çevrilmiş obrazları əks olunur (şəkil 8.16).



Şəkil 8.16. Gözün quruluş sxemi (A). Gözdə işıq şüalarının proyeksiyası sxemi (B).

Gözün müxtəlif məsafədə yerləşən əşyaları aydın görməyə uyğunlaşmasına *akkomodasiya* deyilir. Gözün akkomodasiyasını oyanan toxumanın akkomodasiyası ilə qarışdırmaq olmaz.

Akkomodasiya büllurun qabarıqlığının və buna müvafiq olaraq işığı sındırma qabiliyyətinin dəyişməsi nəticəsində baş verir. Yaxında olan əşyalara baxdıqda onun qabarıqlığı artır və şüalar bir nöqtədə toplanır.

Gözün akkomodasiya qabiliyyəti əsasən billurdan asılıdır. Billur, ona hər iki ucdan bağlanmış əzələ liflərinin yığılıb-boşalmaları sayəsində öz əyriliyini dəyişdirə bilər. Cavan adamlarda billurun işıqsındırma qüvvəsi 20 dioptriyaadan 34 dioptriya qədər arta bilər. Bu halda billur daha qabarıq formada olur. Billurun akkomodasiya dərəcəsi sabit göstərici deyildir, o tez-tez dəyişilir.

Görmənin itiliyi-gözün əşyaları dəqiq görmə dərəcəsi ilə müəyyənləşir. Görünən obyekt nəzəri olaraq elə ölçüdə olmalıdır ki, ondan əks olunan işıq heç olmazsa tor qişada bir və ya bir neçə fotoreseptoru qıcıqlandırmalıdır. Görmənin itiliyi binokulyar (iki gözlə) görmə və görünən əşyanın 3 ölçülü təsvirinin yaranması və görmə mərkəzlərində onun qiymətləndirilməsi nəticəsində təmin edilir.

**Görmədə gözün hərəkətinin rolu.** Yuxarıda və uzaqda olan, hərəkətli və ya hərəkətsiz əşyaları aydın görmək üçün gözün hərəkəti vacib rol oynayır.

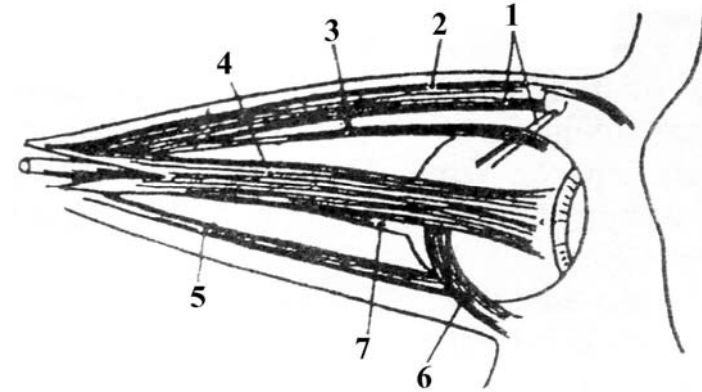
Gözün hərəkəti III, IV, VI cüt kəllə beyin sinirlərinin baş-beyin tərəfindən koordinasiya ilə onun ekvatorundan bir qədər öndə gözə birləşmiş 6 əzələnin köməyi ilə yerinə yetirilir. Bunlar 2 xarici çəp və 4 xarici düz, daxili, yuxarı və aşağı əzələlərdir (şəkil 8.17).

Onlardan xarici və daxili düz əzələlər adlarına uyğun olaraq gözü düz xətlə xaricə və daxilə doğru yönəldir. Yuxarı və aşağı düz əzələlər isə funksiyalarını çəp əzələlərlə müştərək ifa edir.

Yaxın əşyalara baxdıqda görmə oxunun çevrilməsi hər iki daxili düz əzələlərin gərginləşməsi ilə həyata keçirilir. Bu hadisə *konvergeniya* adlanır. Xarici düz əzələlərin köməyi ilə görmə oxunun ayrılmasına isə *divergensiya* deyilir.

Görmə prosesində gözün hərəkətinin mühüm rolu hər şeydən əvvəl onunla müəyyən edilir ki, fasiləsiz görmə üçün xəyalların torlu qişada hərəkəti təmin edilsin.

Gözün əzələləri göz almasının hərəkətində əsas rol oynayır. Əgər gözün düz lateral əzələsi yığılırsa, onda digər gözün düz medial əzələsi boşalır. Yuxarı düz əzələlər bir yerdə işləyir və gözün arxaya, yuxarıya baxma bilməsi üçün hərəkətinə səbəb olur. Aşağı düz əzələ aşağıya baxmağa imkan verir. Yuxarı çəp əzələ gözü aşağı və xaricə, aşağı çəp əzələ isə – yuxarı və daxilə fırlandırır.



**Şəkil 8.17.** Gözün əzələləri: 1-yuxarı çəp, 2-qaşı qaldıran əzələ, 3-yuxarı düz, 4-xarici düz, 5-aşağı düz, 6-aşağı çəp, 7-görmə siniri

### 8.16. Görmə impulslarının gəzi və ötürülmə mexanizmi

Qaranlıqda fotoreseptorların xarici seqmentlərinin  $\text{Na}^+$  və  $\text{K}^+$  kanalları açıq vəziyyətdə olur.  $\text{Na}^+$  ionlarının seqmentləri tərk etməsi və  $\text{K}^+$  ionlarının seqmentlərə daxil olması nəticəsində fotoreseptorlar və onları tor qişanın bipolyar neyronları ilə əlaqələndirən sinapslar səviyyəsində ion qradientlərinin tarazlığı sayəsində membran potensialları formalaşır. Bu cərəyanlar fotoreseptorların daxili seqmentlərindən xarici seqmentlərə və daha sonra fotoreseptiv sinapslara yayılır. Mikroelektrod texnikasının köməyi ilə qeyd edilə bilən bu tip ilkin membran potensialları «qaranlıq cərəyanları» adlanır.

İşıqda fotoreseptorlar oyanırlar. Bu proses fotoreseptorların xarici seqmentlərində kaskad fotokimyəvi çevrilmələr və transmembran nəqliyyat mexanizmlərində baş verən dəyişikliklərlə sıx əlaqədardır.

Prosesin yekun nəticələri kimi konkret olaraq aşağıdakıları qeyd etmək olar. Fotoreseptorun oyanması zamanı onun xarici seqmentində  $\text{Na}^+$  kanalları bağlanır, ion tarazlığı pozulur,  $\text{K}^+$

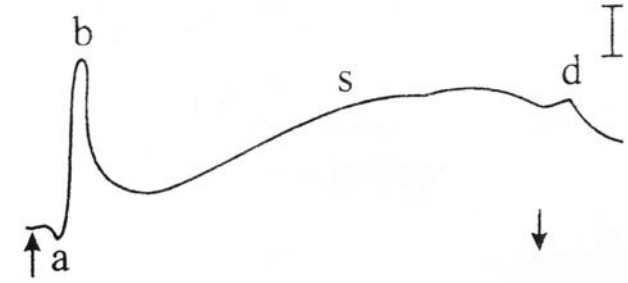
ionlarının qradiyenti artdıqca fotoreseptorda ion yüklərinin hiperpolyarlaşması baş verir, hiperpolyarlaşmış reseptor potensialı yaranır, fotoreseptorun xarici seqmentində sinaptik ucuna qədər yayılır, burada sinaptik neyromediator qlütamatın azad olmasına təsir edir. Bu, tezliklə tor qişanın qanqlioz neyronlarının akson çıxıntılarında yayılan təsir potensialları – görmə sensor siqnallarının generasiyasına səbəb olur. Tor qişanın müxtəlif tip hüceyrələri – fotoreseptorlar, bipolyar və amakrin hüceyrələri, habelə qanqlioz neyronların dendrit zonaları lokal (məhəlli) potensialları generasiya edir, burada təsir potensialları (görmə siqnalları) ancaq qanqlioz neyronların ümumi bioelektrik fəallığı elektoretinoqrama (ERQ) kimi qeydə alınır.

İşıq qıcığının təsirindən görmə reseptorlarında kolbayabənzər və çöpəbənzər hüceyrələrdəki kompleks fotokimyəvi reaksiyalarından sonra görmə sinirində elektrik dalğaları meydana çıxır.

Eksperimentdə elektoretinoqrammanı almaq üçün elektrodun biri buynuz qişaya, digəri əks qütbə – göz almasına yerləşdirilir. Elektrodun birini buynuz qişanın səthinə qoyub, ikincisini buruna yeritmək və ya qulaq seyvanına, ya gözə yaxın yerdə üzün dərisinə toxundurmaqla da ERQ almaq olar.

Heyvanların ERQ-da bir neçə səciyyəvi dalğa ayırd edilir (şəkil 18.18). Birinci dalğa (a) – a-dalğası amplitudası çox böyük olmayan mənfi elektrik dalğası olub, sükunət potensialının azalmasını göstərir. Bu dalğa tez artan və gec sönən böyük amplitudalı müsbət elektrik dalğasına (b) – b-dalğasına keçir. b-dalğasının aşağı düşməsi fonunda çox halda zəifləyən müsbət elektrik s-dalğası müşahidə olunur. İşıq qıcığının kəsilməsi anında yeni müsbət elektrik dalğası d-dalğası meydana çıxır.

İnsanın ERQ-sı a- və b-dalğaları arasında əlavə qısamüddətli x-dalğası müşahidə olunur.



Şəkil 8.18. Elektoretinoqramma (R.Qarnitə görə).

Yalnız kolbayabənzər hüceyrələrə qırmızı işıqla təsir edilərsə, ERQ-da s-dalğası qeyd edilir. ERQ dalğalarının torlu qişanın hansı törəməsində əmələ gəlməsi hələlik tam aydınlaşdırılmamışdır. Bunu müəyyən etmək üçün torlu qişanın ayrı-ayrı qatlarından mikroelektrod metodu ilə potensial qeyd olunmuş və müxtəlif nəticələr əldə edilmişdir. Bəzi tədqiqatçıların fikrincə, səciyyəvi ERQ dalğaları bipolyar hüceyrələrdə yaranır. Digərlərinin rəyinə görə elektoretinoqrammadakı a-dalğası fotoreseptorların xarici üzvüklərinin, b-dalğası xarici nüvə qatının, s-dalğası isə pigmentli epitel hüceyrələrinin oyanmasından meydana çıxır. b-dalğasının amplitudu işıq verilərkən əmələ gəlir. Göz işığının təsirinə nə qədər çox məruz qalarsa, dalğasının amplitudası işıq qıcığının kəsilməsi anında daha yüksək olur.

**Rəngli görmə.** Əksər məməlilərdə rəngli görmə zəif inkişaf etmişdir. Primatlara doğru təkamül xəttində rəngli görmə ikincili görmə reaksiyaları kimi formalaşır və tor qişanın kolbacıq fotoreseptorlarında işığın nisbəti ən geniş spektrinin udulması ilə əlaqədardır.

İşığın rəngləri 3 əsas əlamətinə görə fərqlənirlər: rəngin tonu (çaları), intensivliyi və dolğunluğu. Hər bir rəng əlavə (komplementar) rəng çalarlarına malikdir, o ilkin rənglə tamamilə qarışanda ağ rəng duyğusu verir. Qara rəng duyğusu işıq olmayanda yaranır. Ağ rəngin və ya işıq spektri rənglərinin, yaxud əlavə rəng çalarlarının duyğusu qırmızı, yaşıl və mavi

rənglərin – ilkin (əsas) rənglərin müxtəlif yerdəyişmələri və tənəsübləri sayəsində əmələ gəlir. Rəng qavrayışları görmə sahəsinə düşən obyektlərin rənglərindən də asılıdır. Məsələn, qırmızı rəngli obyekt zəif qırmızı rəngdə işıqlanarsa, onda ya zəif cəhrayı rəngdə, ya da ağ rəngdə görünəcəkdir.

İnsanda və digər ali məməlilərdə gözün tor qişası 3 tip müxtəlif kolbacıq fotoreseptorlar ilə təchiz olunmuşdur ki, onlardan hər birisi işıq spektrinin qırmızı, yaşıl və mavi dalğalarından yalnız birinə reaksiya verən görmə pıqmenti saxlayır. İstənilən rəng duyğusu işığın bu ilkin rəngləri qəbul edən hər 3 tip fotoreseptorun olmasından asılıdır. Gözün rəngli görməni izah edən ilk nəzəriyyələrin əsasları hələ XIX əsrdə Tomas Yanq və Herman Helmholtz tərəfindən irəli sürülmüşdür.

### 8.17. Görmənin mərkəzi mexanizmləri

Fotoreseptorların oyanması tor qişanın qanqlioz neyronlarının aksonlarında qradual sinir impulslarının generasiyası ilə nəticələnir. Bir gözün tor qişasının qanqlioz neyronlarını aksonları (sinir lifləri) bir yerdə bir gözün görmə siniri əmələ gətirir. İnsanda hər iki gözün görmə siniri təxminən 800 minə yaxın lifdən ibarətdir.

Hər iki gözdən başlanğıc olan görmə sinirləri əvvəlcə ayrı-ayrı sinirlər kimi baş beyinə doğru istiqamətlənirlər. Yolda onlar çarpaz (xizam) əmələ gətirir, daha sonra ilkin görmə mərkəzi olan xarici (lateral) dizcikli cismə girən sinir traktlarına ayrılırlar. Çarpazlaşma nəticəsində sol gözün burun tərəfdəki tor qişadan gələn sinir lifləri sağ gözün gicgah tərəfdəki tor qişadan gələn sinir lifləri ilə birlikdə bir görmə traktı əmələ gətirir. Analoji olaraq sağ gözün burun tərəfdəki tor qişadan başlanan sinir lifləri sol gözün gicgah tərəfdəki tor qişadan başlanan sinir lifləri bir yerdə digər sinir traktı əmələ gətirir. Bu qayda ilə formalaşan görmə sinir traktları (lateral) dizcikli cismə daxil olur, görmə sinir liflərinin ucları xarici dizcikli cismin neyronları ilə sinaptik əlaqələrə girir, faktiki olaraq onlar burada qurtarırlar.

Amma görmə siqnalları xarici dizcikli cisim-mahmız sinir traktları görmə sinirlərinin davamı kimi baş-beyin yarımkürələri qabığının görmə sahələrinə daxil olurlar. Bu zaman sağ və sol lateral diz-cikli cisimdən başlanan görmə sinir traktları müvafiq olaraq sağ və sol yarımkürələrinin mahmız qırıqlarında yerləşən görmə sahələrinə doğru nəql olunur.

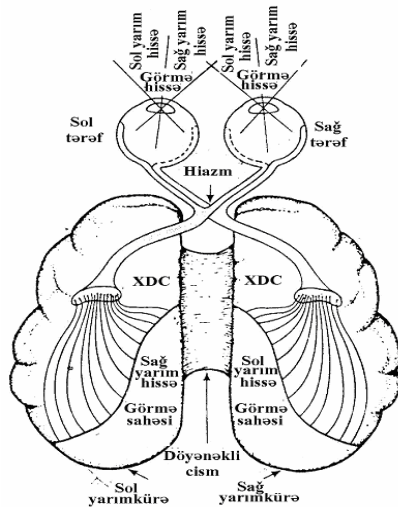
Görmə sinir traktları xarici dizcikli cismə daxil olmamışdan əvvəl və sonra görmə şüalılığı yaradır – onların şaxələri beynin strukturlarına daxil olur, görmə ilə əlaqədar olan bir sıra hərəkət aktları, davranış reaksiyaları, emosional halları idarə edən somatovegetativ mərkəzlərini öz impulsları ilə təmin edirlər. Əksər sensor siqnallar kimi görmə siqnalları talamusdan – sensor impulslarının beyin kollektorundan keçir, onun vasitəsilə fəallaşdırılır və spesifik yollarla baş-beyin böyük yarım kürələri qabığının birincili və ikincili görmə sahələrinə proyeksiya edilir.

**Görmə qabığı.** Baş-beyin böyük yarımkürələrinin ənsə payında mahmız qırıqlığı nahiyəsində birincili və ikincili görmə qabıq sahələri (Brodmann görə, 17, 18 və 19-cu qabıq sahələri) yerləşmişdir. Digər sensor sistemlərdə olduğu kimi, görmə yollarında da dəqiq topoqrafik qayda gözlənilir, tor qişanın, eləcə də görmə sahəsinin xəritəsi olduğu kimi görmə qabığında proyeksiya olunur. Gözün tor qişasının mərkəzi çuxuru, hardakı maksimum görmə istiliyi yaranır, görmə qabığının çox sahəsinə proyeksiya verir. Son neyrofizioloji tədqiqatlara görə qabığın 17-ci sahəsi gözün retinotopik mənzərəsini daha dəqiq surətdə əks etdirir, 18 və 19-cu qabıq sahələri isə görmədə bir növ ikinci dərəcəli rol oynayır, görmə assosativ mərkəzləri funksiyası daşıyır.

Görmə qabığında görmə siqnalının təhlil-tərtib (analiz-sintez) prosesləri çoxpilləli prosesləri kimi təsəvvür edilir. Amerikan neyrofizioloqları Devid Xyubel və Torsten Vizel görmə siqnallarının (görmə informasiyaların) görmə qabıq neyronlarında yenidən işlənməsinin prinsipləri və yolları haqqında yeni faktlar toplanmışdır. Görmə sistemində informasiyaların işlənməsi mexanizmlərinin tədqiqi sahəsində elmi xidmətlərinə görə onlar

1981-ci ildə Nobel mükafatına layiq görülmüşdür.

D.Xyubel və T.Vizelin tədqiqatları göstərmişdir ki, ilkin görmə qabığında işıq şüalarının yalnız sadə əlamətləri (ışıq zolaqları, işığın yönümü və s.) qəbul edən sadə neyronlar, görmə sahəsinin istənilən nöqtəsindən gələn işıq şüalarına reaksiya verən mürəkkəb neyronlar mövcuddur. Daha mürəkkəb neyronlar ancaq müəyyən dalğa uzunluğu və eni olan işıq şüaları, işıq zolaqları, işığın rəngi, işığın tonu (kontrastı), görmə obrazları haqqında siqnallara həssasdırlar. Görmə qabıq neyronları təkcə bu xassələrə görə deyil, habelə görmə siqnallarının sağ və ya sol gözdən qəbul edilməsinə görə də ixtisaslaşmışdır. Görmə neyronları, həmçinin qabığın göz dominantlığı və gözün hərəkətlərə həssaslığı əks etdirən siqnallara üstünlük verilməsi prinsipi üzrə işləyirlər. Elektron mikroskopik və mikroelektroq tədqiqatlar göstərmişdir ki, görmə qabığı işıq şüalarının yönümü və göz dominantlığı müəyyən edən ayrı-ayrı neyroarxitektonik və mieloarxitektonik sütuncuqlar şəklində qurulmuşdur. Hesablamalara görə görmə qabığında hər biri 1000 neyronndan ibarət, diametri 30 mikrondan 50 mikrona çatan bir neçə milyon belə sütuncuq ola bilər.

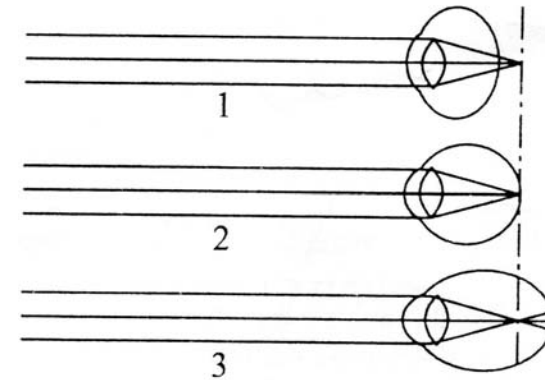


Şəkil 8.19. İnsanda mərkəzi görmə yollarının sxemi.

Sütuncuqlar seriya və ya sıralar üzrə düzülürlər, onlar həm də eni 0,5 mm-ə çatan qarışıq zolaqlar əmələ gətirirlər. Xarici dizikli cisim nüvələrindən görmə qabığına gələn görmə sinir lifləri əvvəlcə sadə neyronların sütuncuqlarında proyeksiya olunurlar, onlar eyni zamanda hər iki tip sütuncuqlara paralel proyeksiyalar verə bilərlər. Görmə qabığı neyronlarında görmə siqnallarının dəqiq analiz və sintezi proseslərinin neyrofizioloji və neyrokimyəvi əsasları hazırda geniş surətdə tədqiq edilir.

### 8.18. Göz refraksiyasının anomaliyaları

Bəbək qüzehli qişanın ortasında yerləşən dəlikdir. Buradan işıq şüaları keçib torlu qişada, əşyanın tərsinə xəyalının alınmasına səbəb olur. Gözdə şüa sındırmanın iki əsas anomaliyası (refraksiyası) vardır: yaxından görmə, başqa sözlə, *miopiya* və uzaqdan görmə – *hipermetropiya*. Bu anomaliyalar, bir qayda olaraq sındırıcı mühitin çağışmazlığından deyil, göz yuvasının dərinliyindən asılı olur (şəkil 8.20).



Şəkil 8.20. Gözün refraksiya sxemi. 1-uzaqdan görmə, 2-normal görmə, 3-yaxından görmə.

**Yaxın görmə.** Əgər gözün boylama oxu bir qədər uzundursa,

onda xəyal torlu qişada deyil, onun önündə şüşəyəbənzər cisimdə yerləşir. Belə göz yaxını görən – *miopik göz* adlanır.

Yaxını görən şəxs uzaqdakı əşyanı aydın görmək üçün gözünün önünə qabarıq şüşə qoymalıdır.

**Uzaqgörmə.** Uzaqgörmə – hipermetropiya yaxıngörmənin əksidir. Uzaq görmədə gözün boylama oxu qısa olur və ona görə də uzaqda yerləşən əşyalardan düşən paralel şüalar torlu qişanın arasında toplanır.

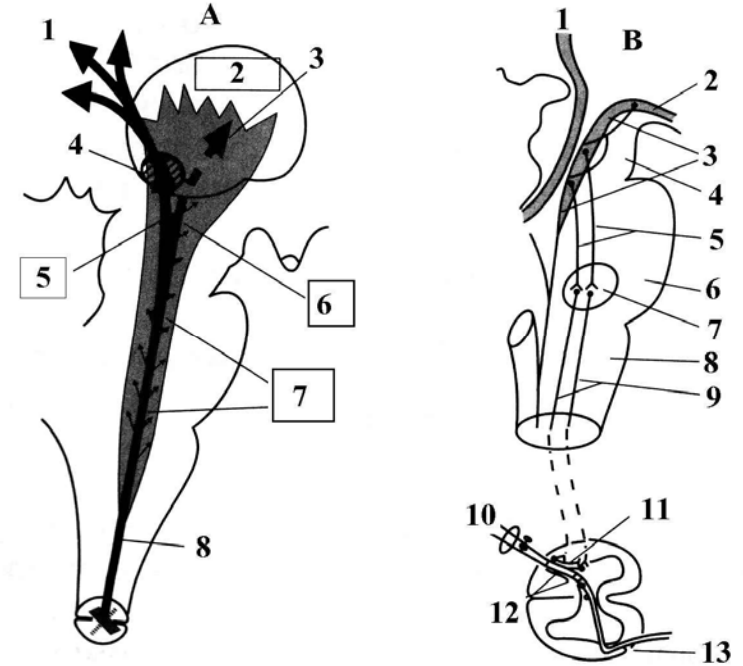
Uzaqgörən adamlarda aydıngörmənin ən yaxın nöqtəsi normaya nisbətən gözdən uzaqda durur. Odur ki, yaxındakı əşyaya baxarkən akkomodasiya qüvvəsi kifayət etmir. Məhz buna görə də uzağı görənlər oxumaq üçün şüasındırmasını gücləndirən ikiqat qabarıqlı eynəkdən istifadə edir.

### 8.19. Ağrı hissiyatı

Ağrı hissi (nosiseptiv hiss) bədənə xarici və daxili reseptorlar bərk qıcıqlananda və ya həddən ziyadə fəallaşanda yaranır. Tez və yavaş baş verən ağrı hissləri əmələ gələ bilər. Eksperimental fiziologiyada və tibbdə bu ağrı növləri müxtəlif adlarla (kəskin ağrı, sancan ağrı, kəsən ağrı, elektrik ağrısı və s.) təsvir edilir. Bu növ ağrılar zamanı reseptor siqnallar mərkəzi sinir sistemində nisbətən nazik hissi sinir lifləri (II qrup liflər) vasitəsilə, saniyədə 6-30 metr sürətlə ötürülür. Yavaş ağrı bir və ya bir neçə saniyə müddətində yaranır və bir neçə dəqiqə ərzində tədricən artır və yavaş yandırıcı ağrı, küt ağrı, xroniki ağrı və s. kimi təsvir edilir. Yavaş ağrı siqnalları beyinə nisbətən qalın sinir lifləri (I qrup liflər) vasitəsilə saniyədə 0,5-2 metr sürətlə ötürülür.

Xarici və daxili mühitin bir sıra stimulları (ışıq, səs, qoxu, təzyiq, toxunma, elektrik cərəyanı, temperatur qıcıqları) ağrı hissi oyada bilər. Kəskin ağrını daha çox mexaniki və temperatur qıcıqları yaradır, yavaş və ya küt ağrı istənilən qıcığın təsirindən yarana bilər. İnteroreseptorların bərk və nisbi bərk qıcıqlanmaları zamanı daxili orqanların müxtəlif dərəcəli ağrıları baş verir. Bəzi tədqiqatçılara görə insan və heyvanların visseral orqanlarında,

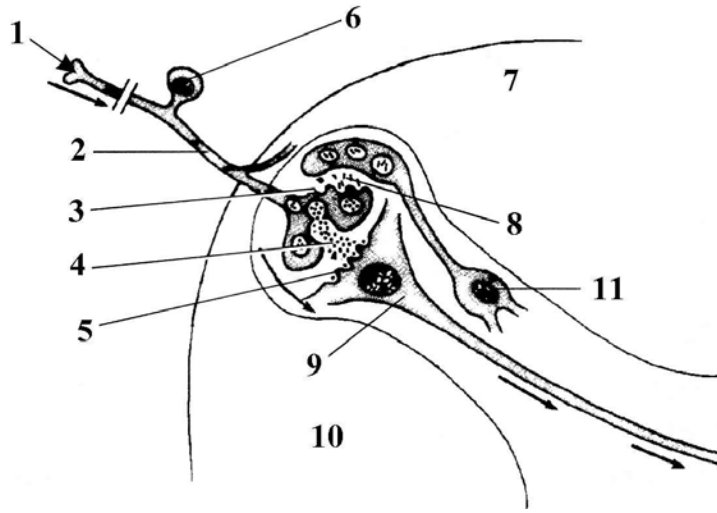
dəri qatlarında, oynaqalarda, arteriya damarlarının divarlarında xüsusi ağrı reseptorları (nosiseptiv reseptorlar) mövcuddur. Bu reseptorlar adətən hissi sinir liflərinin yüksək həssaslığa malik olan sərbəst ucları kimi təmsil olunmuşdur.



**Şəkil 8.21.** Ağrı hissini nəql olunma yolu (A) və antinoseptiv sistem (B). **A:** 1-qabığın somatosensör hissəsinə, 2-talamus, 3-intrallaminar nüvələr, 4-ventrabazal kompleks və arxa nüvə qrupu, 5-tez ağrı lifləri, 6-yavaş ağı lifləri, 7-retikulyar formasiya, 8-ağrı yolları; **B:** 1-üçüncü mədəcik, 2-periventrikulyar nüvələr, 3-su yolu yanı boz maddə, 4-orta beyin, 5-enkefalin neyronlar, 6-körpü, 7-böyük tikiş nüvəsi, 8-uzunsov beyin, 9-Serotoninergik neyronlar, 10-ağrı lifləri, 11-enkefalin neyronlar, 12-peresinaptik ağrı ləngiməsi, 13-ventrolateral somatosensör trakt.

İnsan ağrının yerini, gücünü və müddəti təyin edə bilər, hətta ağrı hissi funksional sistemlərin aktivliyini yatıra bilər. Ağrı reaksiyaları çox fərdidir, ağrıya tab gətirmək, onu azaltmaq, yaxud dəf

etmək onurğa və baş beynin tormozlayıcı, analizəedici funksiyaları ilə əlaqədardır. Antinoseptiv reaksiyalar əvvəlcə onurğa beyninin arxa buynuzlarındakı hissi neyronlar səviyyəsində həyata keçir. Burada ağrı siqnalları baş-beyin şöbələrinə çatana qədər yatırıla bilər.



**Şəkil 8.22.** Ağrı siqnallarının nəql olunma yolu (oxlar). P maddəsi hissi neyronun mərkəzi çıxıntılarında oyanmanı onurğa talamik traktın neyronuna ötürür. Enkefalin opioid reseptorların təsiri ilə aralıq neyron vasitəsilə P maddəsinin sekresiyasını və ağrı siqnallarının nəql olunmasını ləngidir. 1-ağrı reseptorundan, 2-mərkəzi çıxıntı, 3-opioid reseptorlar, 4-P-maddəsi, 5-P-maddəsinin reseptoru, 6-hissi neyron, 7-arxa bağ, 8-enkefalin, 9-onurğa-talamik neyron, 10-yan bağ, 11-ara neyron.

Daha sonra, ağrı impulsları uzunsov beyinlə Varol körpüsü arasındakı böyük tikiş nüvəsi, uzunsov beyin yan hissəsində yerləşən nəhəng hüceyrəli retikulyar formasiya nüvələri, silvi su yolu, III və IV beyin mədəcikləri əhatə edən boz maddə, orta beyin və körpünün yuxarı perpendikulyar sahəsi, talamus və qabığın sensomotor sahələri səviyyəsində yaradıla bilər. Beynin müəyyən sinaptik sahələrində azad olunan neyromediator

serotonin və neuropeptidlər, enkefalinlər, mərkəzi ağrısızlaşdırıcı sistemin neyrokimyəvi komponentləri kimi mühüm əhəmiyyət kəsb edir. Beynin ağrısızlaşdırıcı sisteminin müxtəlif vəsitələri morfinə, opiatlara və opaidlərə (B-endorfinlər, enkaefalinlər və s.) yüksək həssaslıq göstərirlər (şəkil 8.21, 8.22).