

*O'ZBEKISTON RESPUBLIKASI
OLIIY VA O'RTA MAXSUS TA'LIM VAZIRLIGI*

*O'ZBEKISTON RESPUBLIKASI
SOG'LIQNI SAQLASH VAZIRLIGI*

**O.T. ALYAVIYA, SH.Q. QODIROV, A.N. QODIROV,
SH.H. HAMROQULOV, E.H. HALILOV**

NORMAL FIZIOLOGIYA

*O'zbekiston Respublikasi Oliy va o'rta maxsus ta'lim vazirligi
tomonidan tibbiyot oliy o'quv yurtlari talabalari uchun darslik
sifatida tavsiya etilgan*

**Toshkent
O'zbekiston faylasuflari milliy jamiyati nashriyoti
2007**

Hozirgi zamon fanlarining, xususan biologiya va meditsinaning tezlik bilan rivojlanishi fiziologiya fanida juda ko'p yangi kashfiyotlarga sabab bo'lmoqda. Bu esa talabalar uchun zamonaviy usulda yozilgan, yangi ma'lumotlar bilan to'ldirilgan darslik yaratishni taqozo etdi. Yuqoridagilarni va kadrlar tayyorlash milliy dasturi talablarini hisobga olgan holda ushbu darslik yaratildi.

Darslikda fiziologiya fanining klassik ma'lumotlaridan tortib, to zamonaviy tekshirish usullari qo'llanib olingan ma'lumotlarga keltirilgan. Shubhasiz, bunday ma'lumotlar talabalarining bilimini boyitadi, nazariy bilimlarini yaqin kelajakda amaliyotda qo'llash imkoniyatini yaratadi.

Darslik tibbiyot institutlari talabarlari uchun yozilgan bo'lib, undan universitetlarning biologiya va sport-sog'lomlashtirish fakultetlari talabarlari, shuningdek, shifokorlar, aspirantlar, klinik ordinatorlar, magistrlar ham foydalanishlari mumkin.

**Oysha To'rayevna Alyaviyaning
umumiy tahriri ostida**

Taqrizchilar:

A.N. Doniyorov — Toshkent tibbiyot akademiyasining «Normal fiziologiya» kafedrası mudiri, tibbiyot fanlari doktori, professor

L.M. Saldboyeva — Andijon davlat universiteti «Fiziologiya» kafedrası professori, biologiya fanlari doktori

**28.073
N 79**

Normal fiziologiya: Tibbiyot oliy o'quv yurtlari talabarlari uchun darslik/ O.T. Alyaviya. Sh.Q. Qodirov, A.N. Qodirov va boshq.; O'zbekiston Respublikasi oliy va o'rta-maxsus ta'lim vazirligi, O'rta maxsus, kasb-hunar ta'limi markazi. -T.: O'zbekiston faylasuflari milliy jamiyati nashriyoti, 2007. - 382 b.

I. Alyaviya O.T.

BBK 28.073ya73

ISBN 978-9943-319-36-3

KIRISH

Fiziologiya predmeti va o'rganish usullari

Fiziologiya predmeti. Fiziologiya tirik organizm, undagi a'zolar, to'qimalar, hujayralar va hujayra tarkibiy elementlarining hayotiy faoliyati (funktsiyasi) jarayonlarini, organizmning tashqi muhit bilan munosabatini o'rganadi.

Odam organizmi funksiyalarini chuqur o'rganish va shu tariqa faol ta'sir ko'rsatib, ularni zaruriy tomonga yo'naltirish fiziologiyaning asosiy maqsadidir.

Fiziologiya mustaqil bo'lgan va bir-biri bilan bog'langan bir qancha fanlarga bo'linadi. Fiziologiyani avvalo umumiy va xususiy solishtirma va evolutsion, shuningdek, ixtisoslashgan (yoki amaliy) va odam fiziologiyalariga bo'lish mumkin.

Umumiy fiziologiya – muhit ta'siriga tirik organizm javob berishining umumiy qonunlarini, har bir organizmga xos bo'lgan hayotiy jarayonlarni o'rganadi.

Xususiy fiziologiya – to'qimalar (muskul, nerv va b.), a'zolar (miya, yurak, buyrak va b.) va tizimlar (hazm, qon aylanish, nafas va b.) funksiyasini o'rganadi.

Solishtirma fiziologiya – har xil turlarga mansub bo'lgan organizmlar va individual rivojlanishning turli bosqichlarida turgan bir turga mansub organizmlar funksiyasining o'ziga xosligini o'rganadi.

Evolutsion fiziologiya – funksiyalarni tur va individda rivojlanish qonuniyatlarini o'rganadi.

Ixtisoslashgan (yoki amaliy) fiziologiya – bajarayotgan ishiga yoki yashayotgan muhitiga qarab organizm funksiyalarining o'zgarish qonuniyatlarini o'rganadi. Qishloq xo'jalik hayvonlari fiziologiyasi va ba'zan odam fiziologiyasining ayrim qismlari (aviatsion, kosmik, suv osti fiziologiyalari va b.) ixtisoslashgan fiziologiyaga misol bo'lishi mumkin.

Odam fiziologiyasi – amaliy tibbiyotning nazariy asosi hisoblanadi, fiziologik jarayonlarning normal holatini bilgandagina kasallikni davolashda organizm faoliyatining dastlabki holatiga qaytara olishi mumkin.

Fiziologiyaning boshqa fanlar bilan aloqasi. Fiziologiya o'z tadqiqotlarida fizika va kimyo qonunlariga tayanadi va ularning tekshirish usullaridan unumli foydalanadi. Organizmdagi barcha faoliyat modda va energiya almashinuvi, ya'ni kimyoviy va fizikaviy jarayonlarining amalga oshishi bunga sabab bo'ladi. Bu ikki yo'nalish yordamida juda ko'p ma'lumotlar to'plandi, organizmda fizik va kimyoviy jarayonlar o'tishining o'ziga xos qonuniyatlari aniqlandi, bu jarayonlarni o'rganish uchun maxsus texnikaviy usullar ishlab chiqildi va natijada mustaqil biologik fizik va biokimyo fanlari vujudga keldi.

Fiziologiyadagi biofizik yo'nalishning muhim tarmoqlaridan biri – elektrofiziologiya sanalib, bu soha hayvonlar organizmida nerv, muskul to'qimalari qo'zg'alganda ro'y beruvchi elektr hodisalarini o'rganadi.

Fiziologiya morfologik fanlar – anatomiya, gistologiya, sitologiyaga chambarchas (uzviy) bog'liq. Organizm va qismlarining shakli, tuzilishi va ularning funksiyasi o'zaro bog'liq, ularning makroskopik, mikroskopik va submikroskopik tuzilishini va muayyan funktsiya yuzaga chiqarayotgan paytda bu tuzilish o'zgarishini bilmay turib organizm funksiyalarini chuqur o'rganib bo'lmaydi.

Fiziologiya umumiy biologiyaga, evolutsion ta'limotga va embriologiyaga ham tayanadi, chunki har qanday organizm faoliyatini o'rganish uchun uning taraqqiyot tarixi – filogenezi va ontogenezi bilish lozim.

Fiziologiya barcha tibbiyot fanlariga uzviy bog'liq. Sog'lom organizmda ro'y beruvchi fiziologik jarayonlar bilib olingandagina turli kasalliklarda organizmdagi funksiyalarning buzilganligini tushunish, kasalliklarni davolashning to'g'ri yo'llarini belgilash va bu kasalliklardan saqlanish mumkin. Masalan, qon guruhlarning kashf qilinishi, qon quyish kabi tibbiyot uchun muhim tadbirlarga fiziologiya fani asos bo'ldi.

Tibbiyot ham o'z navbatida fiziologiyaga g'oyat ko'p imkoniyatlarni yaratib berdi. Odamning turli kasalliklarini o'rganish ko'pgina normal fiziologik jarayonlar mexanizmini tushunishga va ba'zi a'zolar funksiyasini aniqlashga yordam beradi. Tibbiyot amaliyoti fiziologik eksperiment oldiga yangi vazifalar qo'yadi va shu bilan birga yangi fiziologik dalillarning boy manbayi bo'la oladi.

Fiziologiya psixologiya va pedagogikaga ham bog'liq. I.P. Pavlovning yaratgan oliy nerv faoliyati haqidagi ta'limoti psixologiya va pedagogikaning tabiiy-ilmiy asosidir.

Fiziologik tekshirish usullari. Fiziologiya eksperimental fan. Fiziologiya hayot hodisalarini kuzatib va o'rganib, ularga sifatli va miqdoriy baho berishga, ya'ni (ularni) aniq tasvir qilish va o'lchashga, shuningdek, kuzatish natijalarini hujjatlashga intiladi.

O'lchash uchun ham, asoslash uchun ham tekshirish usuliga mos maxsus asbob va anjomlar kerak. Chunki ko'pgina jarayonlar shu qadar oz bo'lib, shunchalik tez o'tib ketadiki, ularni o'lchash uchun maxsus moslamalar zarurdir. Zamonaviy fiziologiya yuksak darajadagi sezgir apparatlardan foydalanayotganligi organizmni o'rganish imkoniyatlarini g'oyat kengaytiradi.

Mutaxassis fiziologiya jarayonlarini kuzatibgina qolmasdan, balki nima uchun bu jarayon sodir bo'layotganligini ham bilishi zarur. Buning uchun fiziolog maxsus, o'zgarib turadigan sharoitda tajriba, eksperiment o'tkazishi zarur.

Fiziologlar organizmdagi har qanday jarayonlarni tajribada tekshirilayotgan paytda mazkur jarayonni qanday sharoitda vujudga keltirish, kuchaytirish yoki susaytirish mumkinligini aniqlashga intiladilar.

Fiziologik tajriba shakli tekshirish vazifasiga ham bog'liq. Masalan, tashqi muhit ta'siri aniqlanayotganda tekshiriluvchi havoning gaz tarkibi yoki harorati, namligi, yorug'ligi o'zgartirilgan xonaga joylashtiriladi. Bunda tahlil aniq bo'lishi uchun tekshirilayotganda faqat bir omil o'zgartiriladi, faqat bir ta'sir ko'rsatiladi va eksperimentning tekshirilayotgan bir shartidan boshqa hamma shartlari turg'un turgan sharoitda o'tkaziladi.

Organizmdagi biror a'zoning funksiyasi yoki ahamiyatini bilish uchun fiziologlar shu a'zoni yoki uning biror qismini olib tashlashadi (olib tashlash yoki ekstirpatsiya usuli) yoki organizmning yangi joyiga ko'chirib o'tkazishadi (ko'chirib o'tkazish yoki transplantatsiya usuli) va bu muolajadan so'ng, qanday oqibatlar bo'lishini kuzatishadi. A'zo faoliyati nerv tizimi ta'siriga bog'liq ekanligini bilish uchun shu

a'zoga boradigan nerv tolalari qirqiladi (**denervatsiya usuli**). A'zolarning qon-tomir tizimi bilan aloqasini uzish uchun turli qon-tomirlar bog'lab tashlanadi (**ligatura solish usuli**) yoki bir tomirning markaziy qismi ikkinchi tomirning periferik qismiga ulanadi (tomirlar anostomozi usuli). Gavdaning ichkarisida joylashgan va shuning uchun bevosita kuzatib bo'lmaydigan ba'zi a'zolar faoliyatini o'rganish uchun **fistula qo'yish usuli** qo'llaniladi. Yurak, qon-tomirlari, bez yo'llarida o'tkaziladigan bir qator tekshirishlarda ularga ingichka naychalar – kateterlar suqiladi, a'zolar faoliyatini yozib olish uchun bu kateterlar turli maxsus asboblarga ulanadi yoki muayyan moddalar shu kateterlar orqali yuboriladi (**kateterizatsiya usuli**). A'zolar faoliyatini sun'iy qo'zg'atish uchun fiziologlar elektr, mexanik, kimyoviy yoki boshqa biror yo'l bilan ta'sir ko'rsatishadi.

Yuqorida aytib o'tilgan usullar o'tkir va surunkali tajribalarda tatbiq etiladi. **O'tkir tajribalar** (yoki **viviseksiya**) hayvonga narkoz berib yoki uni boshqa usulda harakatsiz qilib, a'zolarning faoliyati o'rganiladi. **Surunkali tajribalarda** fiziologlar hayvonni har xil usulda operatsiya qilib, u tuzalgandan so'ng, tekshira boshlashadi. Bunday hayvonda oylab va yillab tajriba o'tkazish mumkin.

A'zolar funksiyasi organizmidagina emas, balki organizmdan ajratilgan sharoitda ham o'rganiladi. Qirqib olingan (ajratib olingan) a'zo tomirlaridan maxsus eritmalar o'tkaziladi, bu eritmalar tarkibini eksperimentator tartibga solib turadi (perfuziya usuli) va tirik to'qima uchun zarur tashqi muhit muhayyo qilinadi.

Hozirgi paytda odam organizmiga hech qanday shikast yetkazmasdan uning ko'pgina funksiyalarini o'rganish imkoniyatlari paydo bo'ldi. Masalan, badanga elektrodlar qo'yib elektr o'lchash apparatlarini tatbiq etib, a'zolarida sodir bo'layotgan elektr hodisalari o'rganilmoqda.

Fiziologiyaning rivojlanish tarixi haqida qisqacha ma'lumotlar. Odam va hayvon organizmining hayotiy faoliyatini bilishga sivilizatsiya rivojlana boshlagan vaqtdayoq urinib ko'rilgan. Qadimiy Xitoy, Hindiston, Yunon, Rim faylasuflari va shifokorlarining bizning davrimizgacha yetib kelgan asarlarida ba'zi anatomik-fiziologik tasavvurlar uchraydi. Ulardan ayrim to'g'ri fikrlar bilan bir qatorda juda ko'p xayoliy muhokama va yangiliklar ham bor.

Tibbiyot fanining asoschilaridan biri Gippokrat (eramizdan 460–377-y. avval) organizm tizim va funksiyalarini bir butun sifatida tushunish kerak, degan fikrga asos solgan. Xuddi shunday nuqtayi nazami qadimgi Rim anatomi Galen (eramizdan 201–131-y. avval) ham ta'kidlagan. Qadimgi Xitoy, Hindiston, Yaqin Sharq va Yevropa vrachlari orasida uzoq vaqt davomida gumoral nazariya va farazlar ustun turgan.

Tashqi muhitni davriy o'zgarishi va zamon omillarining ahamiyati katta ekanligini Aristotel (eramizdan 384–322-y. avval) ko'rsatib o'tgan. Abu Ali Ibn Sino (980–1037-y.) «Tib qonunlari» asarida odam organizmining faoliyatiga tashqi muhit kuchli ta'sir ko'rsatishiga katta ahamiyat bergan. Faqat fasllarning almashinishigina emas, balki kunning tunga ulanishi ham organizmda o'zgarish keltirib chiqarishligini ta'kidlagan. Ibn Sino bosh miya va ichki a'zolar faoliyati haqida tasavvurga ega bo'lgan. Uning nafas olish mexanikasi, o'pkaning nafas olib, nafas chiqarishda

sust ishtirok etishi to'g'risidagi, nafas olganda o'pkaning kengayishi ko'krak qafasining kengayishiga bog'liq, degan fikrlari hozirgi zamon tushunchalaridan farq qilmaydi.

Fiziologiyaning keyingi rivojlanishi anatomiyaning yutuqlariga tayangan holda bordi. A. Vezaliyning «Odam tanasining tuzilishi haqida»gi izlanishlari fiziologiya fani sohasida yangiliklar kashf qilinishi uchun asos bo'ldi. Hayvonlar to'qimasining tuzilishini bilish, shu to'qima tarkibiy qismining funksiyasini o'rganishga undadi.

Rene Dekart (1596–1650-y.) harakatlanish, berilgan ta'sirning aks etishi – refleks natijasidir, degan g'oyani ilgari surdi. Vilyam Garvey (1578–1657-y.) 1628-yili nashr qildirgan «Hayvonlarda yurak – qon harakatini anatomik tekshirish» nomli mashhur asarida ko'p kuzatishlarga va tajribalarga asoslanib, qon aylanishining katta va kichik doiralari haqida, yurak organizmda qonni harakatga keltiruvchi a'zo ekanligi haqida to'g'ri tasavvur berdi. Qon aylanishining kashf etilishi fiziologiya faniga asos solingan sana hisoblanadi. V. Garvey viviseksiya – o'tkir tajribani ilmiy tekshirish amaliyotiga kiritdi.

M. Malpigi (1628–1694-y.) 1661-yili mikroskop yordamida arteriya va vena qon-tomirlari mayda tomirlar – kapillarlar yordamida tutashgan ekanligini kashf qildi. Bu kapillarlar tufayli organizmda yopiq qon-tomirlar tizimi hosil bo'lishi ma'lum bo'ldi.

F. Majandi (1785–1855-y.) 1922-yili sezuvchi-afferent (markazga intiluvchi) va harakatlantiruvchi-efferent (markazdan qochuvchi) tolalar mavjud ekanligini isbot qildi.

A.P. Valter (1817–1889-y.) 1842-yili nerv tizimini organizmning «ichki» jarayonlariga ta'sirini aniqladi. Xuddi shu yili V. A. Basov (1812–1879-y.) me'daga fastula qo'yish usulini kashf qildi va surunkali tajriba o'tkazishga asos soldi.

Moskva universiteti professori A. M. Filamofitskiy (1802–1849-y.) Rossiya eksperimental fiziologiyasiga asos soldi. Nafas fiziologiyasi, qon quyish, narkozni qo'llash kabi masalalar bilan shug'ullandi.

I.M. Sechenovning (1829–1905-y.) ishlari rus va dunyo fiziologiyasi uchun juda katta ahamiyatga ega. Uni «Rus fiziologiyasining otasi» deb atashadi. Uning dastlabki ilmiy ishlari qonda gazlarning tashilishi va gipoksiyaga bag'ishlangan.

I.M. Sechenov eritrotsitlar gemoglobini faqatgina kislorodni tashimay, balki karbonat angidridni ham tashishini aniqladi. Charchash jarayonini o'rganib faol dam olish ahamiyatini ko'rsatib berdi. 1862-yili markaziy nerv tizimida tormozlanish jarayonini ochgan, 1863-yili «Bosh miya reflekslari» degan mashhur asarini nashr qildi. I.M. Sechenov ushbu asarida bosh miyada ro'y beradigan jarayonlarning, shu jumladan, odamning fikrlashi kabi murakkab jarayonlarni reflektor tabiatiga xos ekanligini ko'rsatdi. I.M. Sechenov shu bilan birga oliy nerv faoliyati fiziologiyasiga asos soldi, fiziologiyaning bu sohasini keyinchalik I.P. Pavlov rivojlantirdi.

I.P. Pavlov (1849–1936-y.) miyaning reflektor faoliyati haqidagi bilimni odam va hayvon oliy nerv faoliyati haqidagi ta'limotni yaratish orqali yangi darajaga ko'tardi. I.P. Pavlov ilmiy faoliyatini uch yo'nalishda olib bordi: «Qon aylanish fiziologiyasi»

(1874–1889-y.), «Hazm fiziologiyasi (1889–1901-y.), «Oliy nerv faoliyati» (1901–1936-y.). U 1904-yili Nobel mukofotiga sazovor bo'ldi. Hayotining oxirgi yillarida (1935-y.) xalqaro fiziologiya kongressida I.P. Pavlov «Dunyo fiziologlari oqsoqoli» degan unvonga sazovor bo'ldi.

Ch.S. Sherington (1856–1952-y.) miyaning o'zaro muvofiqlashtirish tarzlarini ishlab chiqdi. Uning ishlari E. D. Edrianning (1889–1977-y.) elektrofiziologiya ishlari bilan birgalikda 1932-yil Nobel mukofotiga sazovor bo'ldi.

D. Ekkls, E. Xakslı va A. Xodchkinlar neyronlar qo'zg'alishining ion mexanizmini kashf qilganliklari tufayli 1963-yil Nobel mukofotini qo'lga kiritdilar.

O'zbekistonda fiziologiya fanining rivojlanishi 1926-yilda Toshkentda tashkil qilingan Turkiston universiteti bilan bog'liq. O'zbekistonda ilk fiziologik tadqiqotlarga Turkiston universitetining professorlari E.F. Polyakov va I.P. Mixaylovskiylar rahbarlik qilishdilar. Keyinchalik Turkiston (O'rta Osiyo) universitetining professorlari A.I. Izrail va A.S. Shatalinalar hamda Toshkent Tibbiyot instituti «Normal fiziologiya» kafedrasiga mudirlik qilgan professor N. V. Danilovlar rahbarlik qildilar. Ularning rahbarligida respublikamizda bir necha olimlar yetishib chiqdilar. O'zbekiston Fanlar Akademiyasi akademigi, professor A.Yu. Yunusov, Respublikada xizmat ko'rsatgan fan arboblari, professor A.X. Hoshimov va professor A.S. Sodiqovlar shular jumlasidandir.

O'zbekistonda XX asrning 50–60-yillarida yuqori haroratning me'da-ichak faoliyatiga ta'sirini o'rganish ishlari boshlandi. A.Yu. Yunusov, A.S. Sodiqov, G.F. Korotko, Yu.A. Sherbakov, K.R. Rahimov singari olimlar o'z ilmiy izlanishlarini issiq harorat me'daning shira ajratishi va harakatlanishiga, me'da osti bezi ingichka ichak shira ajratish faoliyatiga ta'sir qilish holatlariga bag'ishladilar.

G.F. Korotko rahbarligida Andijon Tibbiyot institutida «Fiziologlarning ilmiy maktabi» yaratildi, ularning ilmiy tadqiqotlari fermentlar gomeostazi va qondagi gidrolitik fermentlar turg'unligini ta'minlash qonuniyatlariga bag'ishlandi.

K.R. Rahimov kavsh qaytaruvchi hayvonlarda ilk bor membrana hazmini o'rgandi. Shuningdek, K.R. Rahimov va E.S. Mahmudovlar o'z ilmiy izlanishlarini, shuningdek, faoliyat ontogenezigiga ham bag'ishladilar.

U.Z. Qodirov hazm a'zolarining o'zaro munosabatlarini o'rganib, o'n ikki barmoqli ichakka o't-saffro chiqishi buzilganda ingichka ichakning sekretor, so'rish va harakat faoliyatlari, me'da osti bezining sekretor faoliyati keskin o'zgarishini ko'rsatdi.

Z.T. Tursunov miya yarim sharlarining po'stlog'i suv-tuz almashinuvida ahamiyati katta ekanligini, hayvonlarni po'stloqsizlantirish yuqori harorat ta'sirida kuzatiladigan suv-tuz almashinuvidagi o'zgarishlarni kuchaytirishini ko'rsatdi.

M.G. Mirzakarimova hazm tizim a'zolari suv-tuz zaxirasi vazifasini bajarishi va yuqori harorat sharoitida organizm suv tanqisligini yengishda shu zaxiradan foydalanishi mumkinligini isbotladi.

V.A. Hojimatov gipotalamo-gipofizar tizimning suv-tuz almashinuvidagi ahamiyatini yana bir bor isbotlab, bu almashinuvning endokrin bezlar tomonidan boshqarilishidagi yoshga aloqador xususiyatlariga aniqlik kiritdi.

R.A. Ahmedov yuqori haroratda tana harorati turg'unligini saqlash faqat

fizikaviy haroratni boshqarishga (issiqlik yo'qotishga) emas, balki kimyoviy harorat boshqarilishiga (issiqlik hosil qilishga) ham bog'liqligini isbot qildi.

T.K. G'ulomov regional (yurak va buyrak) qon aylanishiga yuqori harorat sharoitida ichki a'zolarining refleks ta'sirlarini o'rgangan.

B.Z. Zaripov ovqat hazm qilish fiziologiyasi sohasida ovqat moddalarini ichaklardan so'rilishi jarayonlarini o'rgangan.

Respublikamiz fiziologiyasining tarixi juda qisqa bo'lsa-da, shu davr ichida ko'zga ko'rinarli, samarali yutuqlarga erishildi va bu sohada bir qator yirik mutaxassis olimlar yetishib chiqdilar.

QO'ZG'ALUVCHAN TO'QIMALARNING UMUMIY FIZIOLOGIYASI

Barcha hujayralar ta'sirlarga javoban fiziologik tinch holatdan qo'zg'alish holatiga o'ta oladi. Lekin «qo'zg'aluvchan to'qimalar» atamasi faqat nerv, mushak va bez to'qimalariga nisbatan maxsus qo'llaniladi, chunki bu to'qimalarda qo'zg'alish hujayra membranasi bo'ylab tarqaladigan elektr impulsining yuzaga chiqishi bilan birga davom etadi.

Qo'zg'aluvchanlik deb, tirik hujayraning berilgan ta'sirlarga qo'zg'alish bilan birga javob berilishi tushuniladi. *Qo'zg'alish* – berilgan ta'sirlarga to'qimalarning xususiy (nerv to'qimasidan impulsning o'tishi, mushakning qisqarishi, bezlarning shira ajratishi) va umumiy reaksiyalar (harakat potensialining generatsiyasi, metabolitik o'zgarishlar) bilan javob berishi orqali namoyon bo'ladi.

Tirik to'qimalarda yuzaga keladigan elektr hodisalari, «hayvon elektr» haqidagi ta'limot XVIII asming ikkinchi yarmida vujudga keldi.

L. Galvani «Muskul harakatidagi elektr kuchlari to'g'risidagi traktat» asarida (1791-y.) bu ta'limot haqida ma'lumot berdi. Galvani elektr mashinasi uchqunlarining fiziologik ta'siri, shuningdek, momaqaldiroq vaqtida chaqmoq chaqqanida atmosfera elektrining ta'sirini o'rganish bilan shug'ullanib, o'z tajribalarida baqaning umurtqa pog'onasi bilan birlashgan keyingi oyoq preparatidan foydalandi. Galvani ana shu preparatni hayvonning temir panjarasiga mis ilmoq bilan osib, baqa oyog'i shamolda tebrangan vaqtda uning muskullari panjaraga har gal tekkanda qisqarishiga e'tibor berdi. Galvani shunga asoslanib, baqaning orqa miyasida vujudga kelgan metall o'tkazgichlar (ilmoq va ayvon panjarasi) orqali oyoq muskullariga o'tadigan «hayvon elektr» oyoqning tortib olinishiga sabab bo'lgan, deb xulosa chiqardi.

Galvani tajribalarini A. Volta 1792-yilda takrorladi va Galvani tasvirlagan hodisa «hayvon elektr» emasligini, Galvani tajribasi baqaning orqa miyasida emas, balki turli metallar – mis va ruhdan hosil bo'lgan zanjir tok manbai ekanligini ko'rsatib berdi. Voltaning e'tirozlariga javoban, Galvani endi metallardan foydalanmay tajriba qildi. Baqaning orqa oyoq terisi shilib olinsa, so'ngra quymich nervining ildizlari orqa miyadan chiqqan joyga yaqin shu nerv qirilsa va son bo'ylab boldirgacha ajratilsa, boldirning ochilgan muskullariga o'sha nerv tashlansa, bu muskullar qisqarishini ko'rsatib berdi (*Galvanining ikkinchi tajribasi*). E. Dyubua-Reymon bu tajribani «nerv-muskul fiziologiyasining chin asosiy tajribasi», deb atadi.

XIX asming 20-yillarida galvanometr va boshqa elektr o'lchash asboblari ixtiro qilingandan so'ng, fiziologlar tirik to'qimalarda yuzaga keladigan elektr toklarni maxsus fizik asboblardan yordamida aniq o'lchash imkoniga ega bo'ldilar.

Muskulning tashqi yuzasi ichki qismiga nisbatan musbat zaryadli ekanligini va potensialning tinchlik holatiga xos bo'lgan bu farqi qo'zg'alish paytida keskin kamayishini K. Matteuchi (1838-y.) multiplikator yordamida birinchi marta ko'rsatib berdi. Matteuchi «ikkilamchi qisqarish» degan tajribani o'tkazdi; qisqarayotgan

muskulga ikkinchi nerv-muskul preparatining nervi tekkizilsa, bu preparatning muskuli ham qisqaradi. Matteuchi tajribasi shu bilan izohlanadiki, qo'zg'alish paytida muskulda ro'y beruvchi harakat potentsiallari birinchi muskulga tegib turgan nervni qo'zg'atadigan darajada kuchli bo'ladi, bu esa ikkinchi muskulning ham qisqarishiga sabab bo'ladi.

Tirik to'qimalardagi elektrik hodisalari haqidagi ta'limotni XIX asrning 40–50-yillarida E. Dyubua-Reymon, L. German, Yu. Bernshteyn va boshqalar ham mukammal o'rgandilar va qo'zg'aluvchan to'qimalarda yuzaga chiqadigan elektrik hodisalar hujayra membranasining elektrik xossalriga batamom bog'liq ekanligini to'la-to'kis isbotladilar.

Hujayra membranasining tuzilishi va asosiy xossalari. Zamonaviy tasavvurlarga ko'ra, biologik membrana – barcha tirik hujayralarning tashqi qavatini hosil qiladi. Membrananing o'ziga xos belgisi, bu ularning doimo yopiq maydonni hosil qilib turishidir. Membrananing bunday mikroskopik tuzilishi muhim funksiyalarni amalga oshirishda katta ahamiyatga ega.

1. To'siq (barer) funksiyasi – membrana bu mexanizm yordamida konsentratsion gradiyentlarni yuzaga chiqaradi va o'z navbatida erkin diffuziyalanishga to'sqinlik qiladi. Bunday sharoitda membrana elektrogenez mexanizmlarida ishtirok etadi. Bularga tinchlik potentsialini hosil bo'lish mexanizmi, harakat potentsialining generatsiyasi, bioelektrik impulsining bir xil va har xil tabiatli qo'zg'aluvchan tuzilmalarda tarqalish mexanizmlari kiradi.

2. Boshqarish funksiyasi – bu funksiyaning mohiyati shundan iboratki, hujayra tashqarisidagi biologik faol moddalarning retsepsiyasi natijasida membrnadagi fermentlar faolligining ortishi va ikkilamchi mesenjerlar mexanizmining ishga tushirishi hisobiga hujayra ichi suyuqligi tarkibini va reaksiyalarini boshqarib turadi.

3. Noelektrik tashqi stimullarning (retseptorlarda) elektrik signallarga aylanishi.

4. Neyromediatorlarning sinoptik oxirlariga ajralishi.

Zamonaviy elektron mikroskop yordamida aniqlanishicha hujayra membranasining qalinligi (6–12nm). Kimyoviy tahlillar shuni ko'rsatdiki, membrana asosan lipidlar va oqsillardan tuzilgan, ularning miqdori turli hujayralarda turlichadir. Hujayra membranasidagi molekular mexanizmlarni o'rganilishning qiyinligi shundaki, hujayra membranasini tozalab yoki ajratilib olinganida uning funksiyasi buziladi. Hozirgi vaqtda hujayra membranasining bir necha modellari mavjud bo'lib, bulardan eng ko'p tarqalgani suyuq-qurama modelidir. Bu modelga ko'ra, membrana – ikki qavat fosfolipid molekulalardan tashkil topgan. Molekulalarni gidrofob qismi ichkariga va gidrofil oxirlari esa suv fazasi tomon yo'nalgan bo'ladi. Bunday tizimning ikki fazaga bo'linishiga, ya'ni hujayra ichi va tashqarisiga juda mos keladi.

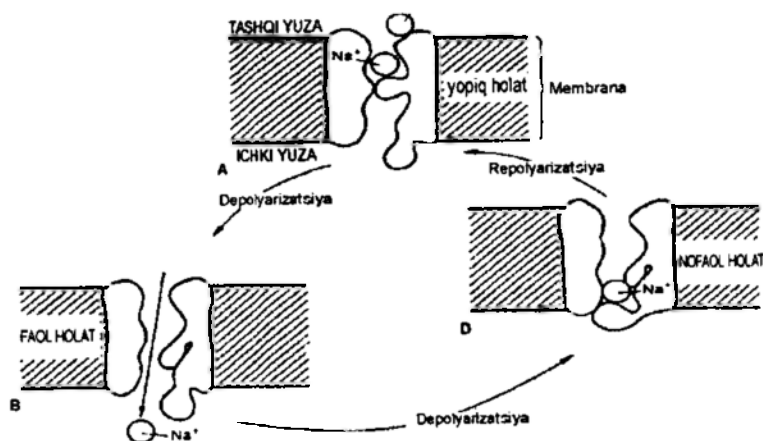
Fosfolipid qavatga globulyar oqsillar kirib turadi va chekka gidrofil qismlari suv fazasiga yo'nalgan bo'lib, bular *integrativ oqsillar* deyiladi va turli funksiyalarni, jumladan retseptor, fermentativ, ion kanallarini hosil qilishda, molekula va ionlarning tashilishida ishtirok etadi.

Ion kanallarining tuzilishi va funksiyalari. Na⁺, K⁺, Ca²⁺, Cl⁻ ionlari hujayra ichiga va tashqarisiga maxsus suyuqlik bilan to'lgan kanallar orqali o'tadi. Kanallar

juda kichik bo'lib (diametri 0,5–0,7 nm), hisoblar shuni ko'rsatadiki, kanallarning umumiy yuzasi membrana umumiy yuzasining juda oz qismini tashkil qiladi.

Hozirgi vaqtda har xil ionlar uchun turli ko'rinishdagi kanallar mavjudligi isbotlangan. Ularning ayrimlariga o'ta xususiy, ayrimlari esa asosiy iondan tashqari, boshqa ionlarni ham o'tkazishi mumkin. Ion kanallari membrananing ikki muhim xossasini ta'minlaydi: bular selektivlik va o'tkazuvchanlikdir.

Selektivlik yoki tanlab o'tkazishni kanaldagi o'ziga xos oqsil tizimlari amalga oshiradi. Ko'pgina kanallarda ionlarning o'tkazilishi membrana potensialining kattaligiga bog'liq bo'ladi. Kanallar o'zining funksional xarakteriga ko'ra bir xil tabiatli emas, bu asosan kanalning kiradigan va chiqadigan sohasiga joylashgan oqsil tizimlarga bog'liq bo'ladi. Ion kanallarining ishlash jarayonini natriy kanali misolida ko'rib chiqamiz. Taxmin qilishlaricha, nisbiy tinchlik holatida natriy kanali yopiq bo'ladi. Hujayra membranasida depolyarizatsiyasining ma'lum darajasida (1-rasm) m-faollashtiruvchi darvozalarning ochilishi kuzatiladi va hujayra ichiga Na^+ ning kirishi kuchayadi, m-darvozalar ochilganidan bir necha millisekundlardan so'ng, h-darvozalarning yopilishi kuzatiladi, bu darvozalar natriy kanallarining chiqish joyida bo'ladigan inaktivatsiya darvozalaridir. Hujayra membranasida inaktivatsiya hodisasi juda tez ro'y beradi va inaktivatsiya darajasi depolyarizatsiyalovchi ta'sirni kattaligiga va ta'sir etish vaqtiga bog'liq bo'ladi.



1-rasm. Natriy kanallari va «darvoza» mexanizmlarining ishlash tarzi:

A – tinchlikda m-faollashtiruvchi darvozalar («m-darvoza») yopiq. B – qo'zg'alganda «m-darvozalar» ochiq. D – depolyarizatsiya davrida «m h- inaktivatsiya darvozalar» yopiq.

Natriy kanallaridan tashqari boshqa K^+ ; Ca^{2+} kanallari ham tanlab o'tkazish xususiyatiga ega.

Xodchkin va Xakslilar kanallarni «mustaqillik» tarzini ochib berdilar, bu

tamoyilga ko'ra, natriy va kaliy kanallari bir-biriga bog'liq bo'lmagan holda faoliyat ko'rsatadilar.

Turli kanallarning o'tkazuvchanligi bir xil emas. Kaliy kanallarida natriy kanallari singari inaktivatsiya jarayoni ro'y bermaydi.

Muhim ion kanallari va qo'zg'aluvchan membranalarda ion oqimlari

Kanal tipi	Funksiyasi	Tok	Kanal blokatori
Kaliyli (tinchlikda)	Tinchlik potensialini hosil qiladi	E_{K^+} (oqim)	TEA
Natriyli	Harakat potensialini hosil qiladi	J_{Na}	TTX
Kalsiyli	Sekin potensiallarni hosil qiladi.	$J_{Ca^{2+}}$	D-600, verapamil.
Kaliyli sekin (to'g'irlanuvchi)	Repolyarizatsiyani ta'minlaydi	E_{K^+} (ushlab qolinishi)	TEA
Kalsiy faollashtiruvchi kaliyli	Ca^{2+} ionlari oqimi hisobiga Repolyarizatsiyaning chegaralanganligi	$E_{K^+ Ca^{2+}}$	TEA

Izoh: TEA-tetraetilammoniy; TTX-tetradotoksin.

Bundan tashqari, kalsiy kanallari faoliyati ham katta qiziqish uyg'otadi. Odatda, ko'pgina holatlarda membrana ichiga kiruvchi kalsiy oqimi yetarli kattalikka ega bo'lmaganligi sababli, hujayra membranasida depolyarizatsiyani chaqira olmaydi. Ko'pgina holatlarda hujayra ichiga tushgan kalsiy «messenjer» yoki ikkilamchi tashuvchi vazifasini bajaradi. Natriy ionlarining hujayra ichiga kirishi natijasida kelib chiqqan hujayra membranasining depolyarizatsiyasi kalsiy kanallarini faollashtiradi. Kalsiy kanallarining inaktivatsiyasi birmuncha murakkab jarayondir. Bir tomondan, hujayra ichida erkin kalsiy konsentratsiyasining ortishi kalsiy kanallarining inaktivatsiyasiga olib keladi. Ikkinchi tomonidan esa, hujayra sitoplazmasi oqsillari kalsiyni o'ziga biriktiradilar, bu o'z navbatida kalsiy oqimini uzoq muddat bir xil kattalikda ushlab turishiga imkon beradi. Bu vaqtda natriy oqimi butunlay sekinlashadi. Yurak hujayralari faoliyatida kalsiy kanallarining ahamiyati juda muhimdir.

Tinchlik potentsiali. Tinchlik holatida hujayraning ichki yuzasi tashqi yuzasiga nisbatan manfiy potensialga ega. Tinch holatda bo'lgan nerv hujayrasi membrana potentsiali taxminan 70–95 mV ga tengdir. Xodchkin va Xakslı nazariyalariga muvofiq, membrana potentsialining kattaligi bir necha omillarga bog'liq: har xil ionlar uchun hujayra membranasining selektiv o'tkazuvchanligi, hujayra sitoplazmasi va sirtida ionlar konsentratsiyasi har xil bo'lishiga, (ionlar assimetriyasi), ionlar faol transportini ishlash prinsipiga va h. k. Lekin bu omillar bir-biri bilan uzviy bog'liqdir. Bu potentsiallar farqi *tinchlik potentsiali* yoki *membrana potentsiali* deb ataladi. Tinchlik potentsialini faqat mikroelektrodlar yordamida aniqlash mumkin, bu

elektrodlar hujayra ichidagi potentsiallarni sezishga mo'ljallangan. Mikroelektrod – shisha naychadan cho'zib yasalgan ingichka kapillar, ya'ni kichik tomizgichdan iborat. Kichik tomizgich uchining diametri taxminan 0,5 *mk*. Kichik tomizgichga tuz eritmasi (3 *M*KSI) to'ldiriladi, eritmaga esa metall elektrod botiriladi va o'zgarmas tokning kuchaytirgichi ossillograf bilan birlashtiriladi. Mikroelektrod hujayrani qoplovchi membranasini teshib o'tishi bilanoq, ossillograf nuri boshlang'ich holatdan darhol pastga burilib, yangi sathda qaror topadi va hujayraning yuzasi bilan protoplazmasi o'rtasidagi potentsiallar o'zgarishini ko'rsatadi. Hujayra membranasiga mikroelektrod shikast yetkazilmasdan kiritilsa, hujayra bir necha soatgacha faoliyat ko'rsata oladi.

Tinchlik potentsialining kelib chiqish mexanizmi. Tinchlik potentsiali tabiatini tushuntirishda turli nazariyalarga murojaat etiladi. Bu muammo haqida hozirgi tasavvurlarni birinchi bo'lib, yaratganlardan biri V. Yu. Chagovesdir. U 1896-yilda «Bioelektrik jarayonlarining ion tabiati» haqidagi fikrni bayon qildi va shu potentsiallarning kelib chiqishini izohlash uchun elektrolitik dissotsiya nazariyasini tatbiq etishga urinib ko'rdi. Keyinchalik Yu. Bernshteyn «Membrana-ion nazariyasi»ni olg'a surdi. Bu nazariyani A. Xodchkin va A. Xaksli (1952-y.) takomillashtirib, tajribalarida isbotlab berdilar. Hozirgi kunda bu nazariyani ko'pchilik olimlar e'tirof etadilar. Membrana-ion nazariyasiga muvofiq, potentsiallar hujayraning ichida va sirtida « K^+ , Na^+ , Cl^- » ionlari konsentratsiyasining har xilligidan va membrana bu ionlarning turlicha o'tkazuvchanligidan kelib chiqadi.

Nerv va muskul hujayralarining sirtidagi suyuqlikka nisbatan protoplazmasida kaliy ionlari 20–50 baravar ko'proq, natriy ionlari 8–10 baravar kamroq va xlor ionlari esa 50 baravar kamdir. Bu holatning sababi shundaki, hujayra membranasida qo'zg'almagan paytida kaliy ionlarini yaxshi o'tkazadi va aksincha natriy ionlarini yomon o'tkazadi. Bu natriy va kaliy izotoplari yordamida o'tkazilgan tajribada isbotlangan.

Membrana potentsialining kelib chiqish mexanizmini Bernshteyn-Xodchkin nazariyasi bo'yicha quyidagi model-tajribada ko'rib chiqamiz. Sun'iy yarim o'tkazuvchan membrana bilan ajratilgan idishning o'ng yarmiga konsentrlangan K_2CO_3 eritmasi to'ldiriladi, chap yarmiga esa kamroq konsentratsiyali kaliy sulfat eritmasi solinadi. Idishning ajratib turgan membrana teshiklari musbat zaryadli K^+ ionlarini bimalol o'tkazadi, lekin manfiy zaryadli CO_3^{2-} ionlarini o'tkazmaydi. Konsentratsiya gradiyenti (tafovut) borligi sababli K^+ ionlari membrana orqali idishning o'ng yarmidan chap yarmiga diffuzlanib bimalol o'ta boshlaydi. Bunga qarama-qarshi o'laroq, membrana orqali o'ta olmagan manfiy zaryadli ionlar, ya'ni SO_4^{2-} ionlar membranasining o'ng yuzasida to'plana boshlaydi. Ular manfiy zaryad bilan K^+ ionlarini elektrostatik yo'l bilan ushlab turadi. Buning natijasida membrana qutblanadi; uning ikki yuzasi o'rtasidagi potentsiallar farqi yuzaga chiqadi.

Membrana sirti va ichki tomonlarida K^+ ionlarining konsentratsiyasi farqi tinchlik potentsiali miqdorini belgilab beruvchi asosiy omil ekanligi hozirgi kunda ma'lum. Membrana orqali diffuz potentsiallar farqi Nernstning quyidagi formulasi yordamida hisoblab topiladi:

$$E_n = \frac{RT}{nF} \ln \frac{[K^+]_i}{[K^+]_o}$$

E_n – muvozanatlashgan potentsiali;

R – gaz doimiyligi;

T – absolyut harorat;

n – ion valentligi;

F – Faradey doimiyligi;

K_o va K_i – hujayra sirti va ichida K^+ ionlarining konsentratsiyasi.

K^+ ionlari konsentratsiyasining farqi nerv tolasidagi tinchlik potentsialining miqdorini belgilab beruvchi asosiy omil ekanligini, A. Xodchkin (1962-y.) va uning hamfikrlari kalmar degan molyuskaning gigant nerv hujayralari protoplazmasini, tuz eritmalari bilan almashtirish usuli asosidagi tajribalarida isbotlashdi. Diametri qariyb 1 mm bo'lgan toladan protoplazma sekin-asta siqib chiqarildi va tolaning puchayib qolgan qobig'iga sun'iy tuz eritmasi to'ldirildi. Bu eritmadagi kaliy ionlari konsentratsiyasi hujayra ichidagi K^+ ionlari konsentratsiyasiga yaqin bo'lgan taqdirda membrananing ichki va tashqi tomoni o'rtasidagi potentsiallar farqi normal tolaning tinchlik potentsialiga taxminan (50–80 md) baravar bo'lib chiqdi. Ichki eritmaning K^+ ionlari konsentratsiyasining kamayishi natijasida tinchlik potentsiali kamaydi va hatto o'zgarib ketdi.

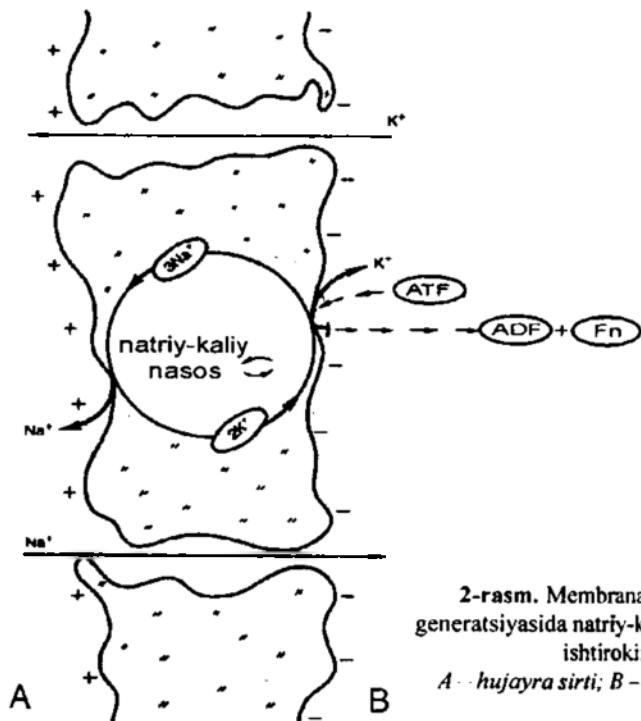
Tinchlik potentsialining kelib chiqishida K^+ ionlari bilan birga Na^+ ionlari ham ishtirok etadi. Hujayra sirtidagi suyuqlikda Na^+ ionlari konsentratsiyasi ortiqroq bo'lib, undan protoplazmaga diffuziyalanib o'tadi. Tinchlik holatida membrana natriy ionlarini juda kam o'tkazganligidan Na^+ ionlarining diffuziyasi juda ham qiyinlashgan bo'ladi. Shunga qaramay, Na^+ ionlari membrana orqali protoplazma ichida diffuziyalanar ekan, musbat zaryadlarni olib kiradi, natijada K^+ ionlarining hujayradan diffuziyalanib chiqishi tufayli vujudga keladigan tinchlik potentsialining miqdori birmuncha kamayadi. Aksari nerv hujayralari va tolalaridagi tinchlik potentsiali 90 mv bo'lish o'rmi 60–70 mv bo'lishi ham shu holat bilan izohlanadi. Tinchlik potentsialini faqat K^+ ionlari vujudga keltirganida edi, bu miqdor 90 mv bo'lishi kerak edi.

Shunday qilib, nerv tolalari va hujayralaridagi tinchlik potentsialining miqdori vaqt birligida hujayradan tashqariga diffuziyalanib chiquvchi musbat zaryadli K^+ ionlari soni bilan tashqaridan membrana orqali hujayraga diffuziyalanib kiruvchi musbat zaryadli Na^+ ionlari soni o'rtasidagi nisbat bilan belgilanar ekan. Bu nisbat qancha yuqori bo'lsa, tinchlik potentsialining miqdori ham shuncha katta bo'ladi.

Membrana tinch turgan vaqtda faqatgina kaliyni yaxshi o'tkazibgina qolmay, balki muskul tolalarida xlor ionlarini ham yaxshi o'tkazadi. Xlor ionlarini yaxshi o'tkazadigan hujayralarda membrana potentsialining yuzaga chiqishida ikkala ion (xlor va kaliy) birday ishtirok etadi.

Hujayra ichida natriy ionlarining past konsentratsiyasini, kaliy ionlarining esa yuqori konsentratsiyasini ushlab turuvchi muhim mexanizm – bu natriy-kaliy

nasosidir (2-rasm). Ma'lumki, hujayra membranasida tashuvchi tizim mavjud bo'lib, ular hujayra sitoplazmasida Na^+ ionlarining uchtasini hujayra sirtiga olib chiqsa, hujayra sirtida joylashgan K^+ ionlarining ikkitasini biriktirib, hujayra sitoplazmasiga olib kiradi. Tashuvchilarni energiya bilan ATF ta'minlaydi. Natriy-kaliy nasosining bunday faoliyati quyidagi natijalarga olib keladi:



1. Hujayra ichida K^+ ionlarining yuqori konsentratsiyasi ushlanib turiladi, bu o'z navbatida membrana potentsiali kattaligini ta'minlaydi.
2. Hujayra ichida Na^+ ionlarini past konsentratsiyasi ushlanib turilsa, bu bir tomondan, harakat potentsiali generatsiyasini ta'minlasa, ikkinchi tomondan hujayraning normal osmolyarligi va hajmini ham ta'minlaydi.
3. Na^+ ion konsentratsion gradiyenti doimiyligini ushlab turishi bilan natriy-kaliy nasosi hujayra membranasida orqali aminokislota va qandning tashilishini ham ta'minlaydi.

Shunday qilib, hujayra membranasidagi tinchlik potentsialining miqdori vaqt birligi ichida hujayradan tashqariga diffuziyalanib chiquvchi musbat zaryadli K^+ ionlari soni bilan tashqaridan membrana orqali hujayraga diffuziyalanib kiruvchi musbat zaryadli Na^+ ionlari soni o'rtasidagi nisbat bilan belgilanadi. Bu nisbat

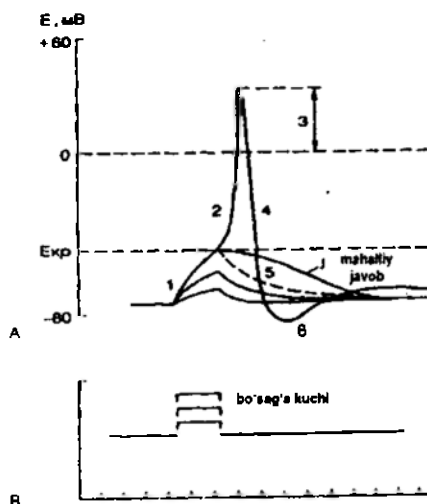
qancha yuqori bo'lsa, tinchlik potensialining kattaligi ham shuncha katta bo'ladi va aksincha.

Harakat potentsiali. Nerv va muskul tolasiining bir qismiga yetarlicha kuchli ta'sirlovchi vosita (masalan, elektr toki) bilan ta'sir etilsa, shu qismda qo'zg'alish vujudga keladi, uning eng muhim ko'rinishlaridan biri – tinchlik potentsiali o'zgarib, harakat potentsiali vujudga kelishidir. Harakat potentsialini ikki xil usulda: tolaning tashqi yuzasiga qo'yilgan elektrodlar yordamida (hujayra sirtidan) va protoplazma ichiga kiritilgan mikroelektrodlar yordamida (hujayra ichidan) qayd qilish mumkin. Potensialni hujayra sirtidan yozib olinganida tolaning qo'zg'algan qismi yuzasi sekundning mingdan bir necha ulushiga to'g'ri keladigan juda qisqa vaqt ichida tinch turgan qo'shni qismiga nisbatan manfiy elektr zaryadli bo'lib qoladi. Hujayra ichidan mikroelektrodlar yordamida potentsiallar farqini yozib olish shuni ko'rsatadiki, harakat potentsialining amplitudasi tinchlik potentsialining amplitudasiga nisbatan 30–55 *mv* ortiq ekan. Bu ortiqlikning sababi shundaki, qo'zg'alish paytida tinchlik potentsiali yo'qolib ketmaydi, balki teskari belgili potentsiallar farqi vujudga keladi, shuning natijasida membrananing tashqi yuzasi ichki yuzasiga nisbatan manfiy zaryadli bo'lib qoladi.

Yakka stimuli ta'sirida membranadagi potentsiallar farqi tez pasayib, nolga tushib qoladi. Shundan keyin potentsiallar farqi yana vujudga keladi, lekin u teskari belgili bo'ladi. Membrananing ichki tomoni tashqi tomoniga nisbatan musbat zaryadli bo'lib qoladi. Potensialning bunday o'zgarishi 30 *mv* ga yetgach, tiklanish jarayoni boshlanadi: natijada membrana potentsiali boshlang'ich miqdoriga qaytadi.

Harakat potentsialining egri chizig'ida (3-rasm) ko'tariluvchi va tushuvchi fazalari tafovut qilinadi. Ko'tariluvchi fazada qutblanish barham topganligi uchun bu faza «depolyarizatsiya fazasi» deb ataladi. Qo'zg'aluvchan hujayralarda reversiya ampliturasi membrana holatini xarakterlaydi, bundan tashqari, u hujayra ichi va sirti muhiti tarkibiga ham bog'liq bo'ladi. Reversiyaning cho'qqisida harakat potentsiali

muvozanatlashgan natriyli potentsialga yaqinlashadi, shu sababli membrana zaryadining belgisi o'zgaradi. Tushuvchi fazada membrananing qutblanishi tinchlik darajasiga qaytadi, shuning uchun bu faza «repolyarizatsiya fazasi» deb ataladi.



3-rasm. Yakka hujayrada harakat potentsiali va uning fazalari:

- 1 – mahalliy javob;
- 2 – tez depolyarizatsiya;
- 3 – reversiya;
- 4 – repolyarizatsiya;
- 5 – manfiy izli potentsial;
- 6 – musbat izli potentsial.

Nerv va skelet muskul tolalarida harakat potentsiali 0,3–3 ms davom etadi, ayni vaqtda repolyarizatsiya fazasi depolyarizatsiya fazasiga nisbatan hamisha uzoqroq bo'ladi. Nerv va muskul tolasi 10° sovitilganda, harakat potentsiali, ayniqsa tushuvchi fazasi taxminan 3 baravar uzoqroq davom etadi.

Iz potentsiallari. Harakat-potentsiali iz potentsiallari bilan davom etadi. Ularni birinchi bo'lib, D. S. Voronov qayd qilgan, keyinchalik esa J. Erlanger va G. Gas-ser, shuningdek, boshqalar ham mukammal o'rgandilar. Iz potentsiallar ikki xil ko'rinishda namoyon bo'ladi: manfiy va musbat izli potentsiallar. Ularning amplitudasi bir necha millivoltidan oshmaydi. Iz potentsiallari bir necha millisekunddan bir necha o'n sekundgacha davom etadi. Ular qo'zg'alish tamom bo'lgach, nerv va muskul tolalarida sekin davom etuvchi tiklanish jarayonlari bilan bog'liqdir. Harakat potentsiali va manfiy izli potentsiali o'rtasidagi o'zaro munosabatlarni ko'rib chiqaylik. Keltirilgan yozuvdan ko'rinadiki, repolyarizatsiya fazasi uzoqligi jihatdan teng bo'lmagan ikki qismga ajratiladi. Membrana repolyarizatsiyasi dastlab tez borib, keyin sekinlashadi va asta to'xtaydi. Bu vaqt manfiy izli potentsiali boshlanishiga to'g'ri keladi. Membrana qisqa muddat davomida qisman depolyarizatsiyalanib qoladi, taxminan 15 msek davom etadi va shundan so'ng, membrana potentsiali dastlabki miqdor 85 mv gacha to'la tiklanadi. Manfiy iz potentsialni ko'pincha membrananing iz depolyarizatsiyasi ham deb ataydilar.

Musbat izli potentsial membrananing o'ta qutblanishida, ya'ni normal qutblanishning kuchayishida – (*giperpolyarizatsiyasida*) ifodalanadi. Bu potentsial miyelensiz nerv tolalarida, ayniqsa, yaqqol namoyon bo'ladi. Tajriba sharoitida nerv tolasi ichiga tetra etil ammoniy (TEA)–kaliy kanallarini blokatori yuborilsa, repolyarizatsiya jarayoni pasayadi. Tabiiy sharoitlarda, ushlanib qolgan kaliy oqimi, harakat potentsialining generatsiyasidan so'ng, hujayra membranasining giperpolyarizatsiyasini ta'minlaydi, ya'ni musbat izli potentsialni yuzaga chiqaradi. Bundan tashqari, musbat izli potentsiali natriy-elektrogen nasos faoliyati natijasida ham vujudga kelishi mumkin.

Mielinli nerv tolalarida iz potentsialining o'zgarishlari murakkabroq: manfiy iz potentsiali ko'pgina hollarda musbat iz potentsiali bilan almashinadi, ba'zan esa yangidan manfiy zaryadli potentsiallar vujudga keladi, so'ngra tinchlik potentsiali to'liq qayta tiklanadi.

Harakat potentsiali vujudga kelishining ion mexanizmi. Qo'zg'aluvchan membranalarda harakat potentsiali vujudga kelishining sababi shuki, membrananing ion o'tkazuvchanligi o'zgaradi.

Yuqorida ko'rib o'tganimizdek, harakat potentsiali kattaligining ortib borishi va membrana zaryad belgisining o'zgarishi, hujayra ichiga natriy kirishi bilan bog'liqligini birinchi bo'lib, 1952-yilda A. Xodchkin, B. Kats va A. Xakslilar o'zlarining harakat potentsiali kelib chiqishini natriy nazariyasida ko'rsatib berdilar. Hujayra ta'sirlanganda membrana Na^+ ionlari uchun o'tkazuvchanligi K^+ ionlariga nisbatan taxminan 20 baravar ortadi. Shu sababli tashqi eritmadan protoplazmaga o'tadigan musbat zaryadli Na^+ ionlarining oqimi tashqariga chiqayotgan K^+ ionlari oqimiga nisbatan ancha ortib ketadi. Buning natijasida, membrana qayta zaryadlanadi: tashqi

yuzasi ichki yuzasiga nisbatan manfiy zaryadli bo'lib qoladi. Hozir aytilgan ionlar harakatidagi o'zgarishlar harakat potensialining egri chizig'ida ko'tariluvchi tarmoq shaklida qayd qilinadi (depolyarizatsiya). Membrananing Na^+ ionlariga o'tkazuvchanligi juda qisqa vaqt davom etadi. Shundan keyin, hujayra tiklanish jarayoni ro'y beradi, natijada membrana Na^+ ionlarini yana yomon o'tkaza boshlaydi, aksincha K^+ ionlarini yaxshiroq o'tkaza boshlaydi.

Membrananing Na^+ ionlarini kamroq o'tkazishiga olib keladigan jarayonlar *inaktivatsiya* deb ataladi. Na^+ ionlari aynan inaktivatsiya tufayli, Na^+ oqimining protoplazmaga kirishi keskin kamayib ketadi, bu holat o'z navbatida musbat zaryadli K^+ ionlari oqimini kuchaytirib yuboradi. Bu ikki jarayon natijasida membrana yana qayta qutblanadi, tashqi yuzasi ichki yuzasiga nisbatan yana musbat zaryadli bo'lib, qoladi. Bu o'zgarishlar harakat potensialining egri chizig'iga tushuvchi tarmoq tarzida qayd qilinadi (repolyarizatsiya).

Iz potentsiallarining yuzaga chiqishida Na^+ va K^+ ionlariga nisbatan membrananing oz yoki ko'p o'tkazuvchanligi bilan bog'liqdir. Masalan, harakat potentsiali tamom bo'lgach, birmuncha vaqt boshlang'ich miqdordan ko'ra ko'proq K^+ ionlarini membrana orqali o'tkazib turishi sababli, musbat izli potentsiali yuzaga keladi. Protoplazmadan chiquvchi K^+ ionlar oqimining kuchayishi esa membrananing iz giperpolyarizatsiyasiga olib keladi. Harakat potentsiali tamom bo'lgach, birmuncha vaqt boshlang'ich miqdordan ham ko'proq Na^+ ionlarini membrana orqali o'tib turishi sababli manfiy izli potentsiali kelib chiqadi, degan taxminlar mavjud.

Molyuska kalmarning gigant nerv tolalari ustida sun'iy tuz eritmalari bilan perfuziya qilingan tajribalar harakat potentsiali kelib chiqishi natriy nazariyasi to'g'riligini batamom tasdiqladi. Aksoplazma kaliy ionlariga boy eritma bilan almashtirilganda, tola membranasini tinchlik potentsialini normal saqlash bilan chegaralanib qolmay, normal amplitudali yuz minglab harakat potentsiallarini ham uzoq vaqt vujudga keltirib turishi aniqlandi.

Hujayra ichidagi eritmada K^+ ionlari qisman Na^+ ionlari bilan almashtirilsa va hujayra ichi va sirti o'rtasida Na^+ ionlarining konsentratsiyalari farqi shu tariqa kamaytirilsa, harakat potentsiali kamayadi. Agar hujayra ichidagi K^+ ionlari butunlay Na^+ ionlari bilan almashtirilsa, tola harakat potentsiali hosil bo'lishi imkoniyatidan butunlay mahrum bo'ladi. Yana boshqa tajribalar ham yuqoridagi fikrlarni tasdiqlaydi. Agar hujayra tashqarisidagi eritmada Na^+ ionlari konsentratsiyasi kamaytirilsa, u holda harakat potentsiali yuzaga chiqmaydi, yana analogik holat yuz beradi, hujayra tashqarisidagi eritmaga natriy kanallarining blokatori-TTX (tetradotoksin) eritmasi perfuziyalansa, harakat potentsiali yuzaga chiqmaydi. Yuqoridagi tajribalardan ko'rinib turibdiki, tinchlik holatida ham, qo'zg'alish paytida ham potentsiallar farqi hujayra membranasida ro'y berishiga hech shubha qolmaydi. Membrana ichi va sirtidagi Na^+ va K^+ ionlari konsentratsiyasining farqi tinchlik va harakat potentsiallari vujudga keltiradigan harakatlantiruvchi kuch ekanligi ma'lum bo'ldi.

Ta'sir etish qonunlari. Hujayra membranasidan Na^+ ionlarining o'tishini amalga oshiradigan har qanday ta'sir qo'zg'aluvchan to'qimani ta'sirlovchisi bo'lib

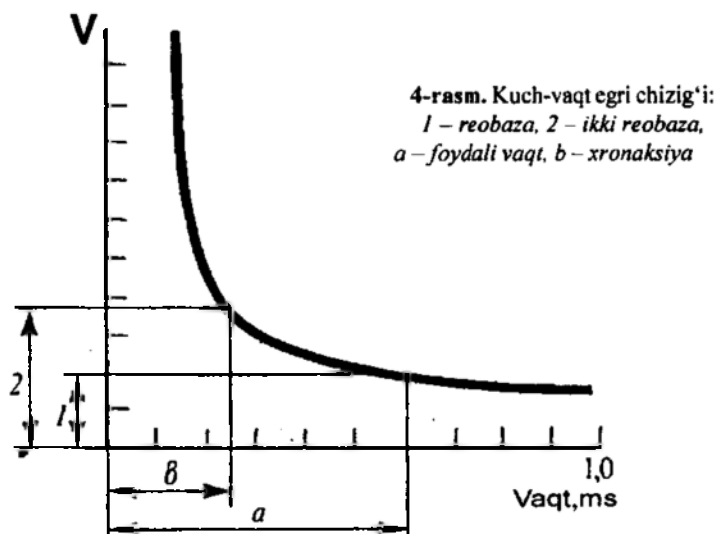
hisoblanadi. Mexanik ta'sirlar (chimchilash, urish, qirqish), elektr toki, qattiq sovitish yoki isitish, kislotalar, ishqorlar, konsentrlangan tuz eritmaları va boshqalar har qanday qo'zg'aluvchan to'qima uchun ta'sirlovchi bo'la oladi.

Yuqorida ko'rsatilgan hamma ta'sirlovchilar ichida elektr toki alohida o'rin tutadi, chunki, birinchidan uning kuchi, davomiyligi va ortib borish tirikligini oson va aniq dozalash mumkin, ikkinchidan, u tirik to'qimaga deyarli ziyon yetkazmaydi. Laboratoriya sharoitida va ba'zi klinik tadqiqotlarni o'tkazishida turli shakldagi stimullar: to'g'ri burchakli, sinusoidal, chiziqli, induksion zarbi va shunga o'xshash elektr stimullar qo'llaniladi. Barcha elektr stimullarning to'qimaga ta'sir etish mexanizmi aytarli bir xil. Ta'sirlovchi qo'zg'alishni vujudga keltirilishi uchun uning kuchi, davomiyligi va ortib borish tikligi yetarli bo'lishi kerak. Shu parametrlarni har birini ko'rib chiqamiz.

Bo'sag'a kuchi. Qo'zg'aluvchan to'qimaga ta'sir etib, unda harakat potentsialini yuzaga chiqarish uchun zarur bo'lgan eng kam ta'sir kuchi bo'sag'a (ta'sir bo'sag'asi) kuchi deb ataladi. Bo'sag'a kuchining mutlaq miqdori to'qimalarning xossalari va fiziologik holatiga, shuningdek, ta'sir berish usullariga ham bog'liq bo'ladi. Elektr toki bilan to'qimani ta'sirlashda ikki xil usuldan foydalaniladi: hujayra sirtidan va hujayra ichidan ta'sir etish. Birinchi usulda, ikkala elektrod hujayra sirtiga qo'yiladi, ta'sir ettirilgan tok to'qimaga anod sohasidan kirib, katod sohasidan chiqib ketadi, bu usulni kamchiligi shundaki; tok to'qimada ancha tarmoqlanadi: tokning faqat bir qismigina membrana orqali o'tadi, bir qismi esa hujayralararo bo'shliqdan o'tadi. Shu sababli, ta'sirlanishda qo'zg'alish vujudga kelishi uchun haqiqatda zarur miqdordan ko'ra ko'proq tok kuchi olish zarur bo'ladi.

Ta'sirlanishning ikkinchi usuli aniqroq bo'lib, unda hujayra ichiga elektrod kiritiladi (uchining diametri 0,5 mm ga teng elektrod kiritiladi), ikkinchisi esa hujayra sirtiga taqaladi. Bu holatda tutashtirilgan tokning hammasi membrana orqali o'tadi, bo'sag'a kuchi miqdori birmuncha aniq bo'ladi. Turli hujayralarda bu kattalik har xil bo'ladi.

Ta'sirning foydali vaqti. Membranada qo'zg'alishni yuzaga keltirish uchun to'qimaga elektr toki ta'sir etib turadigan minimal vaqt tokning kuchiga teskari proporsionaldir (4-rasm). Agar abssissa o'qiga elektr stimulning ta'sir etish uchun ketgan minimal vaqt millisekundlar hisobida, ordinata o'qiga esa tok kuchi qiymatlari qo'yilsa, kuch-vaqt egri chizig'i olinadi. Bu egri chiziqni L. Goorveg, G. Veyss, L. Lapik so'nggi vaqtda D. N. Nasonovlar turli qo'zg'aluvchan to'qimalar ustidagi tajribalarda o'rganganlar. Qo'zg'alishni yuzaga chiqaradigan minimal tok kuchini Lapik - reobaza deb atadi. Bir reobazaga teng tok berilganda, membranada harakat potentsialini yuzaga chiqarish uchun zarur bo'lgan minimal vaqt *foydali vaqt* deb ataladi. Tokning kuchaytirilishi ta'sirning minimal vaqtini qisqartirishga olib keladi, ammo chegarasiz kuchaytirib bo'lmaydi.



Foydali vaqt (OC) ni aniqlash ancha mushkul, chunki reobaza miqdori oz-ozdan o'zgarib turadi. Bu o'zgarishlar sokinlikda membrananing funksional holatdagi o'zgarishlarni aks ettiradi. Shuning uchun L. Lapik boshqa shartli kattalikni taklif etdi va uni *xronaksiya* deb atadi. Xronaksiya – qo'zg'aluvchan to'qimaga ikki reobaza tok kuchi bilan ta'sir etib turganda, uni qo'zg'atish uchun zarur bo'lgan qisqa vaqtdir (OD). Xronaksiyani aniqlash usuli–xronaksimmetriya deb ataladi. Bu usul faqatgina tadqiqotlardagina emas, balki klinik amaliyotda ham muhim ahamiyatga ega. Umuman olganda, xronaksimmetriyadan insonlarning nerv–muskul tizimiga funksional baho berishda umumli foydalaniladi. Ulardagi organik o'zgarishlar mushak va nerv to'qimalarda xronaksiya kattaligining oshishi bilan kechadi, bu o'z navbatida katta diagnostik ahamiyati bilan ham xarakterlidir.

Ta'sir kuchining ortib borish tikligi. Nerv yoki muskul ta'sirlanishining bo'sag'a miqdori stimurning qancha vaqt ta'sir etishigagina emas, balki stimul kuchining ortib borish tikligiga ham bog'liq. Ta'sir bo'sag'asi to'g'ri burchak shaklidagi tok zarblaridan eng kam miqdorda bo'ladi, bunday tok zarblari kuchining maksimal darajasi tez ortib borishi bilan farqlanadi. To'g'ri burchak shaklidagi tok zarblari o'rni ga chiziq yoki eksponensial ravishda ortib boruvchi stimullar tatbiq etilsa, bo'sag'alar kattaroq bo'lib chiqadi, tok kuchi qancha sekin ortib borsa, bo'sag'alar shuncha ko'proq oshib boradi.

Tokning ortib borish tikligi bir qadar minimal miqdordan pastroq kamayganda tok qaysi oxirgi kuchigacha oshirilmasin, harakat potentsiali mutlaqo paydo bo'lmaydi. Buning sababi shuki, ta'sir kuchi orttirilgan vaqtda to'qimada faol o'zgarishlar ro'y berib ulguradi, bu o'zgarishlar esa bo'sag'ani oshirib, qo'zg'alishning kelib chiqishiga to'sqinlik qiladi.

Qo'zg'aluvchan to'qimaning sekin ortib boruvchi ta'sirga shunday moslashish hodisasi *akkomodatsiya* deb ataladi. Akkomodatsiya tezligi qancha yuqori bo'lsa, ta'sirlovchi kuchidan mahrum bo'lmash uchun stimul o'shancha tik ortib borishi mumkin.

Elektr tokining qo'zg'aluvchan to'qimalarga ta'siri. Eksperimental fiziologiyada qo'zg'aluvchan to'qimalar xususiyatlarini o'rganishda, klinik amaliyotda bemorlarga tashxis qo'yishda hamda davolash maqsadlarida elektr tokidan keng foydalanadilar. Shu munosabat bilan elektr tokini qo'zg'aluvchan to'qimalarga ta'sir etish mexanizmini batafsil ko'rib chiqamiz. Qo'zg'aluvchan to'qimalarni javob reaksiyasi tokning ta'sir etish shakliga (doimiy yoki o'zgaruvchan), ta'sir etish davomiyligiga hamda tokning ortib borish tikligiga bog'liq bo'ladi.

O'zgarmas elektr toki qo'zg'aluvchan to'qimaga qutbli ta'sir ko'rsatadi. Mikroelektrodlar yordamida o'tkazilgan tajribalar shuni ko'rsatadiki, katod ostida hujayra membranası depolyarizatsiyaga uchrasa, anod ostida giperpolyarizatsiyalanadi. Birinchi holda, kritik potensial bilan membrana potentsiali o'rtasidagi farq kamayadi, buning natijasida katod ostida qo'zg'aluvchanlik ortadi, anod ostida esa qarama-qarshi hodisa yuz beradi, ya'ni qo'zg'aluvchanlik pasayadi. Bu hodisalarni kashf etgan E. Pflyuger tajribada quyidagilarni isbot qildi: Pflyuger elektrodlardan biri ostidagi nervni shikastladi, ikkinchi elektrodni esa nervning shikastlanmagan qismiga o'rnatdi. Katod nervning shikastlanmagan qismiga tekkanida qo'zg'alish tokning ulanish paytida kelib chiqdi; katod nervning shikastlangan qismiga o'rnatilib, anod esa nervning shikastlanmagan joyida turganda, qo'zg'alish tokning uzish paytidagina kelib chiqdi. Tokni uzish paytida, ya'ni anod ostida qo'zg'alish yuzaga keladigan paytda ta'sir bo'sag'asi tokni ulash paytida, ya'ni katod ostida qo'zg'alish vujudga keladigan paytga nisbatan ancha yuqori bo'ladi. Keyinchalik ta'sirning qutb qonuni, deb atalgan bu hodisalar bevosita ham tasdiqlandi, bunda to'qimaning o'zgarmas tok qutblariga bevosita bog'langan joyida harakat potentsiallari yozib olindi.

O'zgarmas tokning katodi bilan anodi nerv tolasiga bevosita ulanadigan joyda membrana potentsiali o'zgarib qolmaydi. Bu o'zgarishlar qutblardan birmuncha narida ro'y beradi, lekin katod va anoddan uzoqlashgan sari potentsialning o'zgarish miqdori sekin-asta kamayib boradi.

Potensialning qutblar yaqinidagi bunday o'zgarishlari *elektrotonik o'zgarishlar* deb ataladi. Katod oldidagi o'zgarishlar *katelektrotonik o'zgarishlar*, anod oldidagi o'zgarishlarni esa *anelektrotonik o'zgarishlar* deb yuritiladi. Membrana potentsialining kat va anelektrotonik o'zgarishlari to'qimaning unga berilgan tokka faol javob qaytarishi bilan bog'liq emas, ular sof fizik tabiatli bo'lib, potentsialning sust o'zgarishlari deb atalsa, maqsadga muvofiq bo'ladi.

Depolyarizatsiyaning kritik darajasi. Katod ostida nerv tolasidagi membrana potentsialining o'zgarishlarini qayd qilish shuni ko'rsatdiki, membrana depolyarizatsiyasi kritik darajaga yetgan paytda harakat potentsiali vujudga keladi.

Depolyarizatsiyaning kritik darajasi qo'llanilgan stimurning xarakteriga,

elektrodlarning joylanishiga va boshqa shu kabi holatlarga bog'liq bo'lmay, faqat membrananing o'z xossalari bog'liqdir.

Turli kuchdagi uzun stimul (A) bilan kalta stimullar (B va D) ta'sirida nerv tolasidagi membrana potentsialining o'zgarishlarini qayd qilgan yozuv rasmda keltirilgan. Membrananing tinchlik potentsiali 80 mv dan kritik miqdor 60 mv ga tushgan paytda barqaror harakat potentsialining kelib chiqishi rasmda ko'rinib turibdi. Bunda membrana depolyarizatsiyasining ro'y berish tezligi bilan farq qildi.

Tok kuchi kam bo'lganida membrana depolyarizatsiyasi sekin-asta taraqqiy etdi, shu sababli harakat potentsialining kelib chiqishi uchun stimul uzoqroq ta'sir etishi kerak edi. Tok kuchi ortganda depolyarizatsiyaning taraqqiy etish tezligi ham oshib bordi va stimulning ta'sir etadigan minimal vaqti shunga yarasha kamaydi. Bundan anglashiladiki, ta'sirning minimal vaqti katod ostidagi membrana depolyarizatsiyasining kritik miqdorga yetishi uchun zarur va yetarli vaqtdir.

Tokning shu kuchida membrana depolyarizatsiyasi qancha katta tezlik bilan taraqqiy etsa, foydali vaqt o'shancha qisqa bo'ladi yoki aksincha. Shu tok kuchida katod ostidagi depolyarizatsiyaning taraqqiy etish tezligi, birinchidan, membrananing doimiy vaqti RC (R – membrananing qarshiligi va S – sig'imi) ikkinchidan, natriy ionlarini o'tkazuvchanlikning ortib borish tezligiga bog'liq.

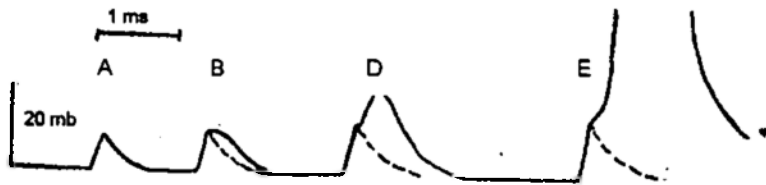
Boshqacha aytganda, ta'sirning foydali vaqti membrananing passiv elektr xossalari – sig'imi va qarshiligi bilan, shuningdek, membrananing ion o'tkazuvchanligini o'zgartiradigan faol mexanizmning xossalari bilan aniqlanadi.

Lokal javob. Qo'zg'aluvchan to'qima bo'ylab tarqala oladigan harakat potentsiali ta'sirga javob berishining yagona shakli emas. Qo'zg'aluvchan har qanday to'qimada harakat potentsiali bilan bir qatorda mahalliy, tarqalmaydigan javob olishi ham mumkin, buning uchun bo'sag'adan past stimullardan foydalanish kerak.

Tok kuchi yanada ortib, bo'sag'aga yaqinlashgan sayin katod ostidagi membrananing passiv depolyarizatsiyasiga bo'sag'adan past faol depolyarizatsiya *lokal javob* shaklida qo'shiladi.

Lokal (mahalliy) javob o'z xossalari ko'ra harakat potentsialidan keskin farq qiladi. Lokal javobning kelib chiqadigan aniq bo'sag'asi yo'q. U «bor yoki yo'q» qonuniga bo'ysunmaydi, aksincha u kuch qonuniga bo'ysunadi. Bu shunday ifodalanadiki, lokal javob amplitudasi harakat potentsialidan farq qilib, berilgan stimulning kuchiga bog'liq, stimul qancha yuqori bo'lsa, lokal javob ham shuncha katta bo'ladi. Lokal javob paytida to'qimaning qo'zg'aluvchanligi ortgan bo'ladi, harakat potentsiali esa qo'zg'aluvchanligining kamayishi bilan davom etadi.

Harakat potentsiali kabi lokal javob ham membrananing natriy ionlari o'tkazuvchanligining ortishidan va hujayra ichiga kiradigan shu ionlar oqimining kuchayishidan kelib chiqadi. Lekin, lokal javobda membrananing natriy ionlarining o'tkazuvchanligi kam oshadi va shuning uchun harakat potentsiali yuzaga chiqmaydi. Depolyarizatsiya kritik darajaga yetgandagina lokal javob harakat potentsialiga aylanadi.



5-rasm. Nerv tolasida lokal javob:

A, B va D – bo'sag'adan past tok qisqa vaqt ta'sir etilganda nerv tolasida membrana potentsialining o'zgarishlari.

«Bor yoki yo'q» qonuni. Bu qonuniyatni birinchi bo'lib, G. Boudich baqa yuragini tekshirib kashf etgan. Keyinchalik bu qonuniyat boshqa qo'zg'aluvchan to'qimalarda ham kuzatilgan. Bu qonunga ko'ra, ta'sir bo'sag'adan past ta'sirlar qo'zg'alishiga sabab bo'lmaydi bu – «yo'q» qonuni, bo'sag'a stimullariga qo'zg'alish darhol maksimal kattalikka yetadi, bu – «bor» qonuni va ta'sir yanada kuchaytirilganda ham «effekt» oshmaydi.

Bu qonunga asosan «yo'q» bo'sag'adan past stimulg qo'zg'alish butunlay kelib chiqmasligini bildiradi, deb faraz qildilar. «Bor» bo'sag'aga esa qo'zg'aluvchan to'qima potentsial imkoniyatlarini batamom tugatganligining ifodasi, deb qaraldi. Keyinchalik mikroelektrodlar bilan olib borilgan tadqiqotlar, ta'sir etuvchi stimul kuchi bo'sag'aga yaqin bo'lganda, shu ta'sirlangan qismida tarqalmaydigan mahalliy (lokal) javob yuzaga chiqishi aniqlandi.

Bundan tashqari, nerv va muskul tolasidagi harakat potentsiali yuksalib yeta oladigan maksimum «bor»ning miqdori ham o'zgaruvchan emas, qo'zg'aluvchan to'qimalarning funksional holatiga qarab u ma'lum chegaradan ortib yoki kamayib turadi. Bunga sabab, tirik hujayrada membrana depolyarizatsiyasining taraqqiy etishini faol ravishda to'xtatib turadigan jarayonlar ro'y beradi. Birinchidan, inaktivatsiya jarayoni membrananing Na^+ ionlarining o'tkazuvchanligini kamaytiradi, ikkinchidan, membrananing K^+ ionlarining o'tkazuvchanligining oshiruvchi jarayon yuz beradi. Membrananing natriy ionlarini o'tkazuvchanligining ortishiga qanday bo'lmasin to'sqinlik qilinsa yoki aksincha, kaliy ionlarining o'tkazuvchanligi osonlashtirilsa, harakat potentsialining amplitudasi kamayadi. Membrananing ionlarni o'tkazuvchanligi qarama-qarshi tomonga o'zgarsa, harakat potentsialining amplitudasi ortib ketadi.

Nerv tolasiga kokain, novakain, uretan kichik miqdorda ta'sir etilganda harakat potentsialining amplitudasi kamayishi bilan bir qatorda, «bor yoki yo'q» qonuni ham buziladi. Bu shunday ifodalanadiki, nerv tolasining ta'sirga beradigan javoblari lokal javob bilan normal harakat potentsiali o'rtasidagi oraliq shakliga kiradi. Intakt nerv tolasida tok kuchi ortganda faqat lokal javoblar ortadi, lekin potentsiallarining amplitudasi ta'sirlovchi stimulning kuchiga bog'liq bo'lmaydi. Bunga qarama-qarshi o'laroq, kuchsiz narkozlangan nerv tolasida yoki zaif tok katodi ta'sir etib turgan

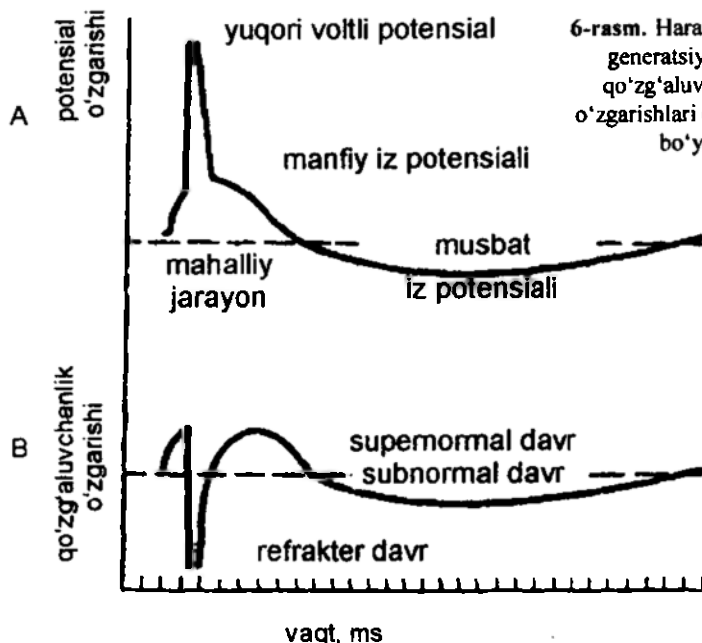
tolada bo'sag'a ta'siri ostida kelib, hiqadigan harakat potentsiallari kichik amplitudali bo'ladi, ammo stimullar kuchiga ortib borishi bilan bu potentsiallar sekin-asta kattalashib boradi.

Shuning uchun «bor yoki yo'q» qonuniga qo'zg'aluvchan to'qimaning ta'sirga javob berishining umumiy qonuni deb qaralmasdan, tarqaluvchi harakat potentsialining xususiyatlarini ta'riflab beruvchi qoida, deb qarash maqsadga muvofiq bo'ladi.

Qo'zg'alishda to'qima qo'zg'aluvchanligining o'zgarishlari. Hujayra membranasida harakat potentsialining yuzaga chiqishi qo'zg'aluvchanlik ko'p fazali o'zgarishlari bilan birga boradi. Bu o'zgarishlarni o'rganish uchun ikkita qisqa, ammo kuchli elektr stimul beriladi, qo'zg'aluvchan to'qima hujayra membranasiga bu stimullar ketma-ket uzatiladi va harakat potentsiali qayd qilinadi.

Harakat potentsialining avjiga chiqish davri *mutlaq refrakter* fazaga to'g'ri keladi, bu fazada qo'zg'aluvchanlik butunlay yo'qoladi. Bu fazada ikkinchi ta'sir har qancha kuchli bo'lsa ham, yangi harakat potentsialini keltirib chiqara olmaydi. Bu fazaning kelib chiqishiga harakat potentsiali generatsiyasi jarayonida natriy tizimining inaktivatsiyasi va kaliy ionlarining o'tkazuvchanligi ortishi sabab bo'ladi. Mutlaq refrakter faza davomiyligi turli qo'zg'aluvchan to'qimalarda har xil bo'ladi (nerv tolalarida 0,5 ms, yurak muskullarida 250–300 ms).

Hujayra membranasida repolyarizatsiyasi natriy ion kanallarini reaktivatsiyaga uchratadi, shu bilan birga kaliy ionlarining o'tkazuvchanligi pasayadi. Bu *nisbiy*



6-rasm. Harakat potentsiyali generatsiyasi vaqtida qo'zg'aluvchanlikning o'zgarishlari (B. I. Xodorov bo'yicha).

refrakter fazaga mos keladi. Bu fazada to'qima qo'zg'aluvchanligi asta-sekin ortib boradi. Bu faza nerv tolalarida 5–10 ms davom etadi. Qo'zg'aluvchan to'qima bu fazada kuchli ta'sirga javob qaytara oladi, ammo harakat potensialining amplitudasi keskin kamaygan bo'ladi.

Qo'zg'aluvchan to'qimalar tadqiqot qilinganda mahalliy javob hamda manfiy izli potentsiali davrida bo'sag'a osti stimullarga ham to'qimada harakat potensialini generatsiyasi kuzatiladi. Bu faza *supernormal* yoki *ekzaltatsiya* fazasi deb ataladi. Qo'zg'aluvchan to'qimalardagi iz depolyarizatsiyasini kuchaytiradigan, uzaytiradigan ta'sirlar, masalan, zaharlanish *supernormal* fazasini kuchaytiradi va uzaytiradi. Iz potentsiali yo'q nerv tolalarda bu faza ham bo'lmaydi. Bu fazaning davomiyligi 30 ms ni tashkil etadi. Qo'zg'aluvchan membranani izli gipernolyarizatsiya davrida *subnormal* faza boshlanadi bu holat qo'zg'aluvchanlikning pasayishi bilan namoyon bo'ladi.

Labillik. Qo'zg'aluvchanlikni baholashda ta'sir bo'sag'asi foydali vaqt, xronaksiyalardan tashqari labillik tushunchasi ham ishlatiladi. Labillik yoki funksional chaqqonlik tushunchasini birinchi bo'lib, fanga N. Ye. Vvedenskiy kiritgan. *Labillik* yoki *funksional chaqqonlik* deganda N. Ye. Vvedenskiy «mazkur apparatning fiziologik faoliyatiga hamroh bo'ladigan elementar reaksiyalarning ozmi-ko'pmi tezligi» ni tushungan.

N. Ye. Vvedenskiy fikriga ko'ra, tez-tez beriladigan ta'sirlarga qo'zg'aluvchan to'qima 1 sekundda qancha ko'p harakat potentsiali bilan javob bera olsa, o'sha labillik o'lchovi hisoblanadi.

Qo'zg'aluvchan to'qimaning labilligi uning mutlaq refrakter davri bilan aniqlanadi. Olimlar avvaliga ritmik qatorda impulslar o'rtasidagi minimal interval mutlaq refrakter davrining uzunligiga aniq mos kelishi kerak, deb hisoblashar edi. Ammo stimullar mutlaq refrakter davrga teng interval bilan kelib turganda faqat ikkita impuls hosil bo'ladi, uchinchi impuls esa to'qimaning ta'sirlangan joyida depressiya avj olishi tufayli tushib qoladi. Shu sababli stimullar qatorida ta'sir ritmini yuzaga chiqarish uchun shu stimullar o'rtasidagi interval mutlaq refrakter davridan birmuncha ortishi kerak.

Organizmida ixtiyoriy harakatlarni vujudga keltiruvchi nerv tolalaridan o'tadigan impulslar soni bir sekundda 50 dan oshmaydi, labilligi eng yuqori eshituv nervining sezuvchi tolalari va tormozlovchi Renshou hujayralarda ular o'tkazishi mumkin bo'lgan impulslar soni bir sekundda 1000 dan ortiqroqdir.

Turli organizmlarda va hatto bir organizmning o'zida ham harakatlanuvchi nerv tolalari labillik jihatidan bir-biridan ancha farq qiladi, lekin shunday bo'lsa ham, bu labillik hamisha tegishli muskul tolalarining labilligidan ancha yuqori bo'ladi. Qo'zg'alishni nervdan muskulga o'tkazadigan sinaps apparatining labilligi yanada kamroq.

Nerv yoki muskulning ritmik ta'sirlanish jarayonida ham labillik o'zgarishi mumkin, chunki qo'zg'alish to'liqlari ritmik qatorda o'zaro ta'sir etib turadi. Bu o'zaro ta'sir ba'zan labillikning kamayishiga sabab bo'lsa, ba'zan, aksincha, labillikni oshirib yuboradi.

Labillikning shu tariqa ortishiga yoki A. A. Uxtomskiy ta'biri bilan aytganda, ritmning o'zlashtirilishiga, baqaning yakkalangan nerv tolasida G. Meves qilgan tajribani misol qilib keltiraylik. Baqaning yakka nerv tolasi sekundiga 460 chastotali ritmik stimullar bilan ta'sirlanadi. Har bir stimulg javoban, harakat potentsiali vujudga keldi. So'ngra stimulyatsiya chastotasi oshirilib, sekundiga 740 ga yetkazildi. Dastlab tola faqat har bir ikkinchi stimulg javob qaytardi, ya'ni ta'sirlar ritmining transformatsiyasi ro'y berdi. Lekin shunday ta'sir bir necha sekund davom ettirilgach, tola o'ziga berilgan ritmni o'zlashtira boshladi va javob berish chastotasi oshib, sekundiga 740 impulsiga yetdi.

Modda almashinuvidagi qaysi jarayonlar qo'zg'alishi vaqtida membrana orqali o'tgan Na^+ ionlarining protoplazmadan tashqi eritmaga faol ravishda chiqarilishini ta'minlasa, ritmning o'zlashtirilishi o'sha jarayonlarning tezlashuviga bog'liq.

Neyronlar fiziologiyasi.

Neyronlarning morfofunktsional sinflanish va ularning tuzilishi. Markaziy nerv tizimining struktura va funksional birligi bu nerv hujayrasi – neyrondir. Neyronlar – ixtisoslashgan hujayralar bo'lib, ular informatsiyalarini qabul qilish, qayta ishlash, kodlash, saqlash va uzatish hamda ta'sirlarga beriladigan reaksiyalarni tashkil etish, boshqa neyronlar bilan o'zaro aloqa o'rnatish xususiyatlariga egadirlar. Neyronlarning yana o'ziga xos xususiyati shundan iboratki, ular elektrik impulsni hosil qiladi va axborotlarni nerv oxirlari maxsus tuzilmasi – sinapslar yordamida ijrochi a'zoga uzatib beradi.

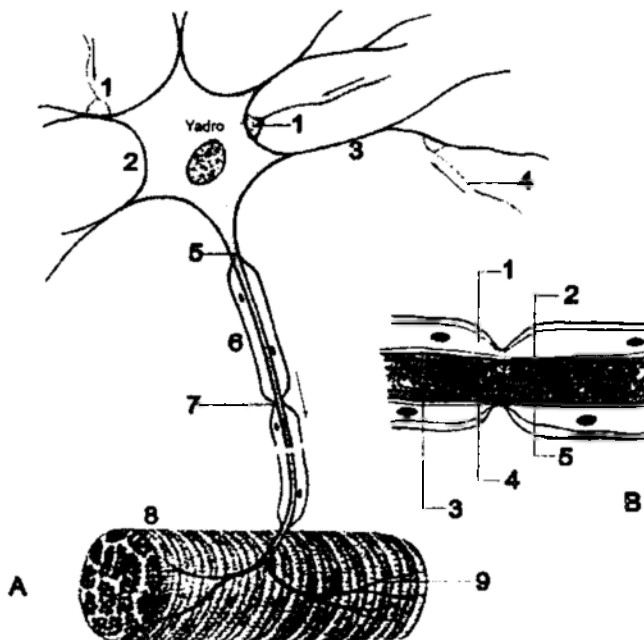
Neyronlar kattaligi 6 *mkm* dan 120 *mkm* gacha bo'ladi. Inson miyasida esa 10^{11} ta gacha neyronlar bo'ladi. Bitta neyronda 10000 tagacha sinapslar bo'lishi aniqlangan. Agar shu elementlarni axborotlarni saqlovchi yacheykalar deb hisoblasak, insonning markaziy nerv tizimi 10^{19} birlikdagi axborotni saqlashi mumkin, buning ma'nosi shuki, insoniyat yiqqan barcha bilimni o'zida saqlash imkoniyatiga ega, biroq inson miyasi bu axborotlarning barchasini xotiradan chaqirib olish yoki eslay olish qobiliyatiga ega emas.

Neyronning tuzilishi neyronda funksional jihatdan quyidagi qismlari tafovut qilinadi: *qabul qiluvchi qism* – dendritlar, neyron tanasining membranasi; *integrativ qism* – soma, akson bo'rtig'i, akson; *uzatuvchi qism* – akson bo'rtig'i va akson.

Neyron tanasi – soma, axborot funksiyasidan tashqari, trofik funksiyani ham amalga oshiradi. Agar somadan dentrit yoki aksonni qirqib qo'yilsa, bu qirqilgan sohadan quyidagi joylashgan o'simtalar sinapslar bilan birgalikda halok bo'ladi. Soma, shuningdek, dendrit va aksonni o'sishini ta'minlaydi.

Somaning ko'p qavatli membranasi bo'lib, membrana elektrotonik potentsialning hosil bo'lishi va akson bo'rtig'i tomon tarqalishini ta'minlaydi. Neyronlar o'zining axborot funksiyasini bajarishida, membranasi o'ziga xos tuzilishga ega ekanligi bilan katta ahamiyatga ega. Neyron membranasi qalinligi 6 *nm* ni tashkil qiladi va ikki qavat lipid molekulalaridan tashkil topgan. Membrana oqsillari bir necha funksiyalarni amalga oshiradilar, oqsil-nasoslar «hujayrada ion va molekulalarni» konsentratsion gradiyent (tafovut)ga qarshi o'tishini ta'minlaydi, ion kanallarini hosil qiladi va membranani tanlab o'tkazuvchanligini ta'minlaydi. Retseptor oqsillar

kerakli molekullarni taniydi va ularni qayd qiladi. Membranada joylashgan fermentlar neyron yuzasida ketadigan kimyoviy reaksiyalarni tezlashtiradi. Ko'p hollarda bir oqsil ham retseptor, ham ferment va nasos vazifasini bajarishi mumkin. *Ribosomalar* – yadro yaqinida joylashib, t-RNK matritsalarida oqsilni sintez qiladi. Ribosomalar plastinkali kompleks (Golji apparati)ni endoplazmatik turi bilan birgalikda bazofil moddani hosil qiladi.



7-rasm. Neyron va uning tarkibi:

A – nerv hujayrasi, akson, muskul: 1 – sinaps; 2 – neyron tanasi; 3 – dendrit;
4 – afferent tola; 5 – akson; 6 – mielin qobig'i; 7 – Ranv bo'g'ig'i; 8 – muskul;
9 – motoneyron oxiri. B – nerv tolasining tuzilishi: 1 – Shvann hujayrasi; 2 – membrana;
3 – mitoxonndriya; 4 – neyrofibrillalar; 5 – aksoplazma.

Bazofil modda (tigroid modda) – naysimon tarkibga ega bo'lib, mayda donachalar bilan qoplangan. RNK saqlaydi va hujayrada oqsil komponentlarini sintezida ishtirok etadi. Neyronlarning uzoq vaqt qo'zg'alishi natijasida, hujayrada bazofil moddani zaxirasi tugaydi, bu o'z navbatida maxsus oqsillarning sintezini to'xtashiga olib keladi.

Golji apparati – neyron organellasi bo'lib, yadroni to'rkabi o'rab turadi. Golji apparati hujayrada neyresekretor va boshqa biologik faol moddalarning sintezida ishtirok etadi.

Lizosomalar va ularning *fermentlari* – neyronda ayrim moddalarning gidrolizini ta'minlaydi.

Neyron pigmentlari – melonin va lipofussin o'rta miyaning qora moddasida, adashgan nervning yadrolarida va simpatik tizim hujayralarida joylashadi.

Mitoxondriyalar – neyronning energetik ehtiyojini ta'minlaydi. Ular hujayra ichi nafasida muhim ahamiyat kasb etadi. Neyronlar zo'r berib ishlaganda ularning miqdori ortadi.

Neyrotrubkalar – neyron somasiga kirib turib, axborotlarni saqlashda va uzatishda ishtirok etadi.

Neyron yadrosi – teshikli, ikki qavatli membrana bilan o'ralgan bo'ladi. Teshiklar orqali nukleoplazma va sitoplazmalar o'rtasida moddalar almashinuvi ro'yobga chiqadi.

Yadroda genetik material bo'lib, bu apparat hujayraning shakllanishini, boshqa hujayralar bilan aloqasini ta'minlaydi.

Yadrochada – ko'p miqdorda RNK bo'ladi va yupqa qavat DNK bilan qoplangan bo'ladi.

Dendritlar – neyronning asosiy qabul qiluvchi maydoni bo'lib, dendrit membranasi va hujayra tanasining sinaptik qismi, elektr potentsiali o'zgarishi bilan kechadigan nerv oxiridan ajraladigan mediatorlarga sezgirdir. Odatda, neyronda birmuncha shoxlangan dendritlar bo'ladi. Bunday shoxlanishning ahamiyati shundan iboratki, neyron axborot tizim bo'lganligi uchun axborotlar kirishi ko'proq bo'lishini ta'minlaydi.

Akson – neyronning o'simtasi bo'lib, uning eng muhim funksiyasi dendritlar tomonidan yig'ilgan, tanasida qayta ishlangan va akson bo'rtig'i orqali o'tkaziladigan axborotlarni ishchi a'zolariga o'tkazib berishdan iboratdir. Har bir neyronda akson diametri doimiydir, akson oxiri tarmoqlangan bo'lib, bu joyda mitoxondriya va sekretor birikmalar ko'p bo'ladi.

Neyron ko'rinishlari: neyronning tuzilishi uning qanday vazifani bajarishiga bog'liq bo'ladi. Neyron tuzilishiga ko'ra uch ko'rinishga bo'linadi: unipolyar, bipolyar va multipolyar.

Haqiqiy unipolyar neyronlar uch shoxlik nervning mezensefal yadrosida joylashadi. Bu neyronlar chaynov muskullarining proprioretseptiv sezuvchanligini ta'minlaydi.

Bundan tashqari, psevdounipolyar neyronlarni ham e'tirof etadilar. Aslini olganda, bunday neyronning ikkita o'simtasi bo'ladi (bittasi periferiyadan, ya'ni retseptordan kelsa, ikkinchisi markaziy nerv tizimida bo'ladi). Ikkala o'simta hujayra tanasining oldida birlashib, bitta o'simtani hosil qiladi. Ular og'riq, harorat, tashqi proprioretseptiv, baroretseptiv signallarni qabul qilishni ta'minlaydi.

Bipolyar neyronlarda bitta akson va bitta dendrit bo'ladi. Bunday neyronlar asosan, ko'ruv, eshituv va hid biluv tuzilmalarining periferik qismlarida uchraydi.

Multipolyar neyronlarda bir nechta dendrit va bitta akson bo'ladi. Hozirgi kunda 60 dan ortiq multipolyar neyronlar turlari mavjud.

Neyronda modda almashinuvi. Nerv hujayrasiga kerakli oziq moddalar suvli eritmalar tarzida kirib, metabolitik mahsulotlar ham hujayradan suvli eritmalar tarzida ajratib chiqariladi.

Neyron oqsillari plastik va axborot maqsadlariga ishlatilsa, lipidlar esa energetik va plastik maqsadlarga sarflanadi.

Neyron karbonsuvlari asosiy energiya manbai bo'lib hisoblanadi. Glukoza nerv hujayrasiga kirib, glikogenga aylanadi, kerakli vaqtda hujayrani o'zidagi fermentlar ta'sirida yana glukozaga aylanadi, lekin glikogen zaxirasi neyronlarning butun energetik ehtiyojini qondira olmaydi, neyronlar uchun asosiy energiya manbai qondagi glukoza bo'lib hisoblanadi.

Nerv to'qimasida kaliy, natriy, kalsiy va magniy tuzlari ko'p. Kationlardan K^+ , Na^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} ko'p uchrasa, anionlardan esa Cl^- , HCO_3^- ko'p bo'ladi. Bulardan tashqari neyronlar turli mikroelementlarga ham boy bo'ladi. Ularning biologik faolligi yuqori bo'lganligi sababli fermentlarni faollashtiradi. Mikroelementlarning miqdori neyronlar funksional holatiga bog'liq bo'ladi.

Energiya almashinuvi neyron tinch turganda va qo'zg'alganda turlicha bo'ladi. Hujayradagi nafas koeffitsientining ortishi bu narsani isbotlaydi, tinch holatda u 0,8 ga teng bo'lsa, neyron qo'zg'alganda u 1,0 ga teng bo'ladi. Qo'zg'alish paytida neyronning kislorodga ehtiyoji 100% ga ortadi, qo'zg'alishdan so'ng, neyron sitoplazmasidagi nuklein kislotalarning miqdori esa 5 marotabaga ozayib ketadi.

Neyronlarning sinflanishi: 1. Akson oxirlaridan ajratib chiqariladigan mediatorlariga ko'ra neyronlar: xolinergik, peptidergik, noradrenalinergik, dofaminergik va boshqalarga bo'linadi. 2. Ta'sirlarning sezuvchanligiga qarab mono-, bi-, polisensor neyronlarga bo'linadi.

Monosensor neyronlar po'stloqning birlamchi proyeksion sohalarida joylashgan bo'lib, ular faqat muayyan sensor tizimidagi signallarga javob beradi.

Bisensor neyronlar po'stloqning ikkilamchi proyeksion sohalarida joylashib, ham o'zini ham boshqa sensor tizimidagi signallarni qabul qiladi.

Polisensor neyronlar, ko'pincha miyaning assotsiativ sohasida joylashgan bo'ladi, ular eshituv, ko'ruv, hid biluv va boshqa retseptiv tizimlardan kelayotgan signallarga javob beradi.

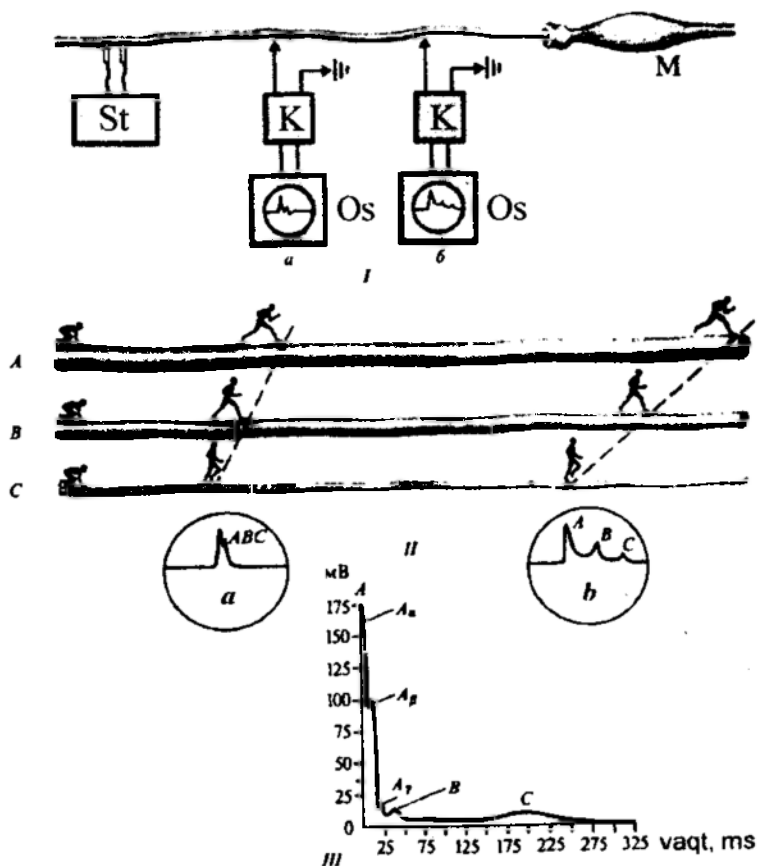
Neyronlar funksional jihatdan 3 turga bo'linadi: afferent, interneuron (oraliq) va efferent. Birinchisi markaziy nerv tizimining yuqori tizimlariga axborotni o'tkazib tursa, ikkinchisi markaziy nerv tizimida neyronlar orasidagi o'zaro munosabatni ta'minlaydi, uchinchisi esa markaziy nerv tizimi (MNT)ning quyi tizimlariga, MNT dan tashqarida joylashgan nerv tugunlarga va ishchi a'zolarga axborotlarni yetkazib turadi. Afferent neyronlar funksiyasi retseptorlar funksiyasi bilan o'zaro bog'langan bo'ladi.

Retseptorlar. Retseptor va generator potentsiallar. Ta'sirlarni qabul qiladigan nerv oxirlari yoki tashqi muhitdagi muayyan o'zgarishlarga reaksiya ko'rsatadigan ixtisoslashgan tuzilmalari *retseptorlar* hisoblanadi. Retseptorlar adekvat ta'sirlovchilarga nisbatan o'ta sezgir bo'ladi. Ular 4 guruhga bo'linadi: mexano-, termo-, xemo- va fotoretseptorlarga. Retseptor potentsiali retseptor ta'sirlanganda uning membranasining depolyarizatsiyaga uchrashi va o'tkazuvchanligining ortishi natijasida yuzaga chiqadi.

Yuzaga chiqqan retseptor potentsiali *generator potentsiali* hosil bo'ladigan joy,

akson bo'rtig'iga elektrotonik tarqaladi. Generator potensialni akson bo'rtig'ida hosil bo'lishiga sabab, neyronning shu qismi boshqa qismlaridan qo'zg'aluvchanligining yuqoriligi va qo'zg'alish bo'sag'asi pastligidadir. Generator potensiallarni hosil bo'lishi nerv impulsini hosil qiladi.

Afferent, inter - va efferent neyronlar. Afferent neyronlar axborotni qabul qiluvchi bo'lib, tarmoqlangan to'r hosil qilib turadi. Orqa miyaning orqa sohasidagi shoxlarida joylashgan afferent sezuvchi neyronlar, maydaroq o'lchamda, lekin dentrit o'simtalariga boy bo'ladi, oldingi shoxlarda joylashgan efferent neyronlarning somasi esa kattaroq o'lchamda, biroq dendritlarining soni oz va kam tarmoqlangan bo'ladi.



8-rasm. Har xil turdagi nerv tolalarida qo'zg'alishning o'tish tezligi:
I – II – tajriba chizmasi: a – ta'sirlanayotgan sohaga yaqin turgan yozib olish moslamasi;
b – ta'sirlanayotgan sohadan uzoq turgan yozib olish moslamasi; III – A, B, C turdagi
nerv tolalarida qayd qilingan harakat potensiallarining nisbati (Gasser va Erlangerlar
bo'yicha, 1937-y.).

Inter (oral) neyronlar afferent neyronlardan olingan axborotlarni qayta ishlaydi, so'ngra boshqa interneuronlar yoki efferent neyronlarga uzatadi. *Efferent neyronlar* nerv markazlaridan axborotlarni ishchi a'zolariga yoki MNTning boshqa nerv markazlariga uzatadi. Masalan, bosh miya po'stlog'ining harakat sohasidagi efferent neyronlar – piramida hujayralar orqali miyaning oldingi shoxidagi motoneuronlarga impuls yuboradi. Efferent neyronlarning boshqa neyronlardan farqi shundan iboratki, ular uzun aksonga ega bo'lib, qo'zg'alishni yuqori tezlik bilan o'tkazishidir. Orqali miyaning barcha tushuvchi (piramida, rubrospinal, retikulo-spinal va h. k.) yo'llarini MNTning mos keluvchi bo'limlarining efferent neyron aksionlari hosil qiladi. Avtonom nerv tizimi, adashgan nerv yadrolari, orqali miyaning yon shoxlari neyronlari ham efferent neyronlar qatoriga kiradi.

D. Erlanger va X. Gasserlar (1937-y.) birinchi bo'lib, nerv tolalarini qo'zg'alishlar o'tkazish tezligi va ularning diametriga qarab sinfladilar. Aralash nervning tolalarida qo'zg'alishlar turlicha tezlikda o'tkazishini hujayra tashqarisiga elektrod qo'yib tekshirish mumkin. Tolalardagi potentsiallar turlicha tezlikda o'tganligi sababli, potentsiallar alohida-alohida yozib olinadi.

Nerv tolalardan qo'zg'alishlarning o'tish tezligi

Tola guruhlari	Tola diametri, mkm	O'tish tezligi, m/s
A		
A α	12–22	70–120
A β	8–12	40–70
A γ	4–8	15–40
A δ	1–4	5–15
B	1–3	3–14
C	0,5–1,0	0,5–2,0

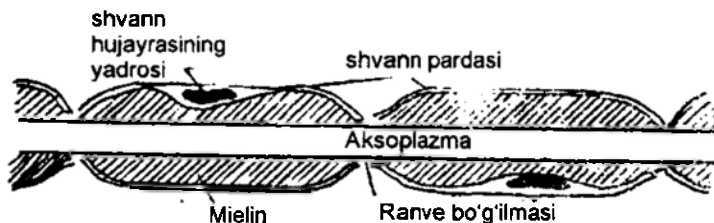
Impulsning o'tish tezligi bilan nerv tolasining diametri o'rtasida taxminan proporsional bog'lanish borligi, ya'ni nerv tolalari qancha yo'g'on bo'lsa, qo'zg'alishni o'shancha tezroq o'tkazishi batafsil tekshirishda aniqlandi. Nerv tolalarida qo'llanishlarni o'tkazish tezligiga qarab 3 turga: A, B, C. A ko'rinishidagi tolalar o'z navbatida 4 guruhga: A α , A β , A γ , A δ bo'linadi.

A ko'rinishidagi tolalar mielin pardasi bilan o'ralgan. Bunday tolalar qo'zg'alishni orqali miyaning harakatlantiruvchi nerv markazlaridan skelet muskullariga (harakatlantiruvchi tolalar) va muskul retseptorlaridan tegishli nerv markazlariga o'tkazadi. B ko'rinishidagi tolalarga mielinli tolalar, avtonom nerv tizimining preganglionar tolalari kiradi. B ko'rinishidagi tolalarda harakat potentsialining uzunligi A tipdagi tolalar harakat potentsialining uzunligidan taxminan 2 baravar uzun.

C ko'rinishidagi tolalarga juda ingichka mielinli nerv tolalari kiradi. C ko'rinishidagi tolalarning ko'pchiligi simpatik nerv tizimining postganglionar tolalariga kiradi. Og'riq retseptorlaridan, shuningdek, sovuq, issiq, bosimni sezuvchi

ba'zi retseptorlardan qo'zg'alishlarni o'tkazishda qatnashuvchi nerv tolalari ham C tipdagi tolalarga kiradi.

Nerv tolalarida qo'zg'alishning tarqalishi. Nerv o'zani bir yoki bir necha nerv tolalaridan iborat, ular umumiy perinerval parda bilan qoplangan. Nerv tolalari nerv hujayralarining o'siqlari hisoblanadi. Ular mielinli va mielinsiz tolalarga bo'linadi. Mielinli tolalar somatik nerv tizimining, ya'ni sezgi a'zolari va skelet muskullariga boradigan sezuvchi va harakatlantiruvchi nervlarning tarkibiga kiradi. Mielinsiz tolalar umurtqali hayvonlarda, asosan, vegetativ nerv tizimida uchraydi.



8-rasm. Mielin nerv tolasining tuzilishi.

Mielinli nerv tolasida 8-rasmga ko'rsatilganidek, o'q silindrdan va shu silindrni qoplovchi mielinli hamda Shvann pardalaridan tashkil topgan. O'q silindr membrana va aksoplazmaga ega. Aksoplazmadan juda ingichka neyrofibrillalar o'tgan, shu neyrofibrillalar orasida esa bir talay mitoxondriyalar va mikrosomalalar bor. Mielin qavat Shvann hujayra o'q silindrni ko'p marta aylanib o'rashidan hosil bo'ladi. U 80 % lipidlardan va 20 % oqsillardan tashkil topgan. Mielin pardasi har 1–2 mm da uziladi. O'q silindrning mielinsiz qismlari (ulaming kengligi 0,1–0,2 mm) Ranve bo'g'imlarida bo'lmaydi. Ularning o'q silindri faqat Shvann pardasi bilan qoplangan. Mielinli nerv tolalaridan qo'zg'alishlarning o'tishi mielinsiz nerv tolalaridan farq qiladi.

Nervlarda qo'zg'alashining o'tkazilish qonunlari. Nerv tolalarida qo'zg'alishning o'tkazilishi o'rganilganda shu jarayonining kechishidagi bir necha qoida (qonun) aniqlangan.

Nervning anatomik va fiziologik uzluksizligi qonuni. Nerv tolasidan qo'zg'alishning o'tkazilishi uchun o'q silindrning qo'zg'aluvchan membranasi anatomik va fiziologik jihatdan butun bo'lishi shart. Agar nerv tolasini qirqib, anatomik butunligi buzilsa, qo'zg'alishlarning o'tishi to'xtaydi. Nervni qirqib qo'yishgina emas, balki o'q silindr membranasini har qanday yo'l bilan ta'sirlab, shikastlash, masalan, nervni bog'lab qo'yish yoki nerv tolalarni haddan tashqari taranglash natijasida qo'zg'alish o'tkazilmaydigan bo'lib qoladi. Bundan tashqari nerv impulsining generatsiyasiga halal beruvchi ta'sirlarda ham nerv qo'zg'alishlarini o'tkaza olmay qoladi. Masalan, nervni haddan tashqari sovitish yoki isitish, qon kelishini to'xtatish va h. k.

Shunday dalillarga asoslanib nerv tolalarining anatomik va fiziologik uzluksizligi bo'lgandagina qo'zg'alish o'tishi mumkin, degan qonun ta'riflab beriladi.

Ikki tomonlama o'tkazish qonuni. Nerv tolasiga ta'sir etilganda qo'zg'alish ikki tomonlama uzatiladi, ya'ni markazdan qochuvchi yo'nalishda ham, markazga intiluvchi yo'nalishda ham tarqaladi. Bu quyidagi tajribada isbot etiladi. Nerv tolasiga ikki juft A va B elektrod qo'yib, ular ikkita elektr o'lchov asbobiga ulanadi. Nerv tolasining shu ikkala elektrod oralig'idagi qismiga ta'sir etiladi. Qo'zg'alishlar ikki tomonlama o'tganligi natijasida ikkala asboblarda ham qo'zg'alishni qayd etadi. Nervning ikki tomonlama o'tkazilishi faqat laboratoriya fenomeni emas. Tabiiy sharoitlarda, harakat potentsiali hujayra tanasidan o'simta-akson boshlanish (boshlang'ich segment) joyida vujudga keladi va boshlang'ich segmentdan qo'zg'alishlar ikki tomonlama: aksondan nerv oxiriga tomon va hujayra tanasiga va uning dendritlari tomon o'tkaziladi.

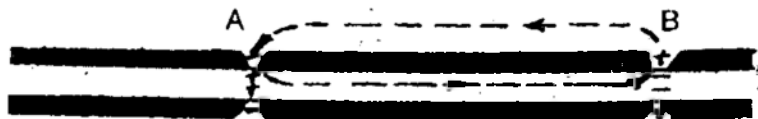
Qo'zg'alishning nervdan ajratilib o'tkazilish qonuni. Har qanday periferik nerv o'zani bir talay harakatlantiruvchi, sezuvchi va vegetativ nerv tolalaridan iborat. Bu tolalar orqali bir vaqtning o'zida chastotasi bo'yicha farq qiladigan turli yo'nalishdagi impulslar o'tadi va bu tolalar bir-biridan juda uzoqda turgan bir talay periferik tuzilmalarni idora qiladi.

Agar impuls nervning har bir tolasida alohida tarqalib, bir toladan ikkinchi tolaga o'tmasagina periferiyadagi barcha a'zo va to'qimalar normal ishlay oladi. Tolalarni qoplagan Shvann va mielin pardalar yuqori elektr qarshilikka ega bo'lganligi uchun tolalarni ajratib turadi.

Bu qonunni isbotlash uchun baqaning orqa miya ildizlari ajratiladi. Bu ildizlar qo'shib, muskulni innervatsiyalayvchi o'zan hosil qilinadi. Butun nerv o'zani elektr toki bilan ta'sirlansa, muskulning hamma qismi qisqaradi. Nerv o'zanini tashkil qiluvchi ildizlar alohida-alohida ta'sirlansa, faqat shu ildiz tarkibidagi tola innervatsiyalayvchi muskulning qismigina qisqaradi.

Mielinsiz va mielinli nerv tolalarida qo'zg'alishning o'tkazilishi. Mielinsiz nerv tolalarida qo'zg'alish butun membrana bo'ylab, uzluksiz ravishda, qo'zg'algan bir qismdan ikkinchi qismga tarqaladi.

Mielinli tolalarda harakat potentsiali tolaning faqat mielin pardasi bilan qoplanmagan sohalari orqali «sakrab-sakrab» o'tadi. Kato (1924-y.) va Takson (1953-y.) lar baqaning mielinli yakka nerv tolalarida bevosita elektrofiziologik tadqiqotlar o'tkazdilar. Mielinli tolalarda Ranv bo'g'imlaridagi harakat potentsiali vujudga kelishini, tolaning mielinli qismlari amalda qo'zg'almasligini ko'rsatib berishdi. Ranv bo'g'imlarida natriy kanallarining joylashish zichligi juda yuqoridir. Membrananing 1 mkm^2 yuzasida 12000 ga yaqin natriy kanallari mavjud, bu kalmarning gigant aksoni membranasidagiga nisbatan 200 baravar ko'pdir.



9-rasm. Mielinli nerv tolasida qo'zg'alishning bir bo'g'ilmadan ikkinchi bo'g'ilmaga tarqalishi.

Bir Ranv bo'g'ilmadan ikkinchi Ranv bo'g'ilmaga harakat potentsiali «sakrab» o'tishi uchun har bir bo'g'ilmada harakat potentsialining amplitudasi qo'shni bo'g'ilmani qo'zg'atish uchun zarur minimal miqdordan 5–6 baravar ortiq bo'lishi shart. Harakat potentsiali amplitudasining bo'sag'aga bunday munosabati harakat potentsialining ishonchli o'tkazilish omili deb ataladi. Buni Tasaki ko'rsatib berganligi uchun Tasaki omili deb ham ataladi.

Tinchlik holatida barcha Ranv bo'g'ilmalarida membrananing tashqi yuzasi musbat zaryadli bo'ladi, qo'shni Ranv bo'g'ilmalari o'rtasida potentsiallar farqi kuzatilmaydi. Qo'zg'alish paytida A bo'g'ilma membranasining yuzasi qo'shni B bo'g'ilma membranasining yuzasiga nisbatan manfiy elektr zaryadli bo'lib qoladi. Shuning natijasida elektr toki vujudga kelib, tola atrofidagi to'qimalararo suyuqlik, membrana va aksoplazma orqali yuradi va B bo'g'ilmani qo'zg'atib, membrananing qayta zaryadlanishiga sabab bo'ladi. A bo'g'ilmada esa qo'zg'alish davom etadi va bu bo'g'ilma vaqtincha mutlaq refrakter holatda bo'ladi. Shu sababli B bo'g'ilma faqat navbatdagi C bo'g'ilmani qo'zg'alish holatiga keltira oladi va hokazo.

Qo'zg'alishning mielinli tolalardan sakrab-sakrab o'tkazilishida ikkita afzallik bor. Birinchidan, bu o'tkazilish energiya sarfi nuqtayi nazaridan tejimli, chunki faqat membrana yuzasining 1 % ini tashkil qiluvchi Ranv bo'g'ilmalari qo'zg'aladi. Ikkinchidan, qo'zg'alishning o'tish tezligi mielinsiz tolalardagiga nisbatan ancha yuqori. Shu sababdan mielinli tolalar nerv tizimining muhim faoliyatlarini aniq va tez boshqarilib turishini ta'minlovchi qismlarida ko'p bo'ladi.

Nervning nisbiy charchamaslik qonuni. N. Ye. Vvedenskiy birinchi marta havo atmosferasida nerv ko'p (qariyb 8 soat) soatlab uzluksiz ta'sirlanganda ham qo'zg'alishlarni o'tkazish qobiliyatini saqlab qolganligini ko'rsatib berdi. Havo atmosferasida nerv charchamasligi yoki kam charchashi shundan ko'rinib turibdi. Nervning nisbiy charchamasligi qisman shunga bog'liqki, nerv qo'zg'alganda birmuncha kam energiya sarflaydi. A. Xilning ma'lumotlariga ko'ra, baqaning 12-juft nervi maksimal darajada ta'sirlanganda tinchlikdagi holatiga nisbatan faqatgina 20–100 % ortiq issiqlik chiqaradi. Bu ko'rsatkich muskul qo'zg'alganda chiqadigan issiqlikka nisbatan juda arziyas darajada.

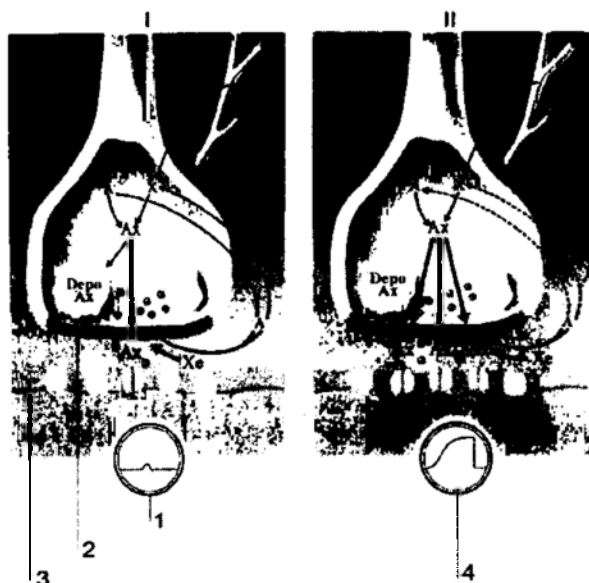
Nerv soatlab qo'zg'alib turganda ham undagi resintez jarayonlari qo'zg'alish paytidagiga nisbatan kam energiya sarfini qoplay oladi. Nerv tolasi qo'zg'algan paytida energiya sarfi asosan natriy-kaliy kanallar ishiga sarflanadi, ayniqsa Ranv bo'g'ilmalarida ko'p energiya sarflanadi.

Sinapslar fiziologiyasi. Sinaps – nerv tolasidan va uning tomonidan innervatsiyalanuvchi hujayra – muskul, nerv yoki bez hujayralariga qo'zg'alishning o'tishini ta'minlovchi mustaqil tuzilma – aloqaga aytiladi.

Sinaps murakkab tuzilishga ega, u uchta asosiy element: presinaptik membrana, postsinaptik membrana va sinaps yorig'idan iborat ekanligini elektron mikroskopik tadqiqotlar ko'rsatib berdi.

Nerv oxirini qoplovchi membrana *presinaptik membrana* deb ataladi. Nerv oxirida neyrosekretor apparat bor. Innervatsiyalanadigan hujayrani qo'zg'atuvchi yoki tormozlovchi mediator nerv oxiridan ajralib chiqadi. Tinchlikda mediator

pufakchada bo'ladi. Presinaptik membrana depolyarizatsiyalanganda bu pufakchalar yorilib, mediator yuzaga chiqadi va sinaps yorig'iga quyiladi. Bu yoriq tarkibi jihatidan qon plazmasiga o'xshab ketadigan hujayralararo suyuqlik bilan to'la. Mediator yoriqdan tez diffuziyalanib chiqib, innervatsiyalanadigan hujayraning membranasiga ta'sir etadi. Hujayra membranasining nerv oxiriga bevosita chegaradosh qismi *postsinaptik membrana* deb ataladi. Postsinaptik membrana o'z xossalariga ko'ra, mediatorlarga nisbatan juda yuksak kimyoviy sezgirlikka moyil bo'ladi.



10-rasm. Tinch (I) va qo'zg'algan (II) holatdagi sinapslarda bo'layotgan jarayonlar (L. Shelsin bo'yicha, 1980-y.):

1 – kichik (miniatyura) potensial; 2 – presinaptik membrana; 3 – postsinaptik membrana; 4 – QPSP; A – atsetat, X – xolin, Xe – xolinesteraza.

Sinapslarning sinflanishi.

1. Joylashgan o'rniga ko'ra: nerv-mushak, neyroneyronal sinapslarga bo'linadi, oxirgisi o'z navbatida aksosomatik, aksoaksonal, aksodendritik, dendrosomatik sinapslarga bo'linadi.

2. Ta'sir etish tabiatiga ko'ra: qo'zg'atuvchi va tormozlovchi sinapslarga bo'linadi.

3. Signalni uzatish uslubiga ko'ra: elektrik, kimyoviy, aralash sinapslar tafovutlanadi.

Elektrik sinapslar – bu sinapslar morfologik jihatdan membrana qismlarini bir-

biriga yaqinlashuvdan hosil bo'ladi. Ularning sinaptik yorig'i uzluksiz bo'lmaydi, balki, sinaptik to'la tegib turuvchi ko'prikchalar bilan bo'lingan bo'ladi. Bu ko'prikchalar hujayra membranalarini o'ta yaqinlashishidan (sutemizuvchilarda 0,15–0,2 nm ni tashkil qiladi) hosil bo'ladi. Bu sohada ionlar kanali hosil bo'ladi. Elektrik sinapslar qo'zg'alishlarni bir tomonlama o'tkazadi. Buni sinapslarda elektr potentsiallarni yozib olish orqali isbot qilish mumkin. Afferent tolalar ta'sirlanganda sinaps membranasida depolyarizatsiya kuzatiladi, efferent tolalar ta'sirlanganda esa – giperpolyarizatsiya kuzatiladi. Biroq, sinaps joylashgan neyronlar bir xil funksiyani bajarsa, qo'zg'alishlarni ikki tomonlama o'tkazadi (masalan, agar sinaps ikkita sezuvchi neyronlar orasida joylashsa). Sinapslar har xil funksiyalar bajaradigan neyronlar orasida (sensor va motor) joylashsa, qo'zg'alishlarni faqat bir tomonlama o'tkazadi.

Elektrik sinapslarning vazifasi organizmdagi tez reaksiyalarning yuzaga chiqishini ta'minlaydi, ayniqsa, hayvonlarda xavfdan qochish yoki xavfdan qutulishni ta'minlovchi tuzilmalar bunday sinapslarga boy bo'ladi. Elektrik sinapslar sekin charchaydi, tashqi va ichki muhit ta'sirlariga chidamlilik darajasi yuqori. Bu sinapslarning bunday xususiyati organizmdagi tez reaksiyalarni yuzaga chiqarishni ta'minlaydi.

Kimyoviy sinapslar. Kimyoviy sinapslarda presinaptik membrana, akson yo'nalishi bo'yicha kengaygan bo'ladi. Presinaptik membranada agranulyar va granulyar pufakchalar bo'lib, ularda mediatorlar saqlanadi. Mayda granulyar pufakchalarda noradrenalin, yirik granulyar pufakchalarda boshqa katexolaminlar saqlanadi. Agranulyar pufakchalarda atsetilxolin saqlanadi. Glutamin va asparagin kislotalari ham mediator vazifasini bajarishi mumkin.

Presinaptik membrana uzoq muddat ta'sirlansa, pufakchalardagi mediatorlar zaxirasi batamom tugaydi. Nerv oxiriga impuls kelishiga javoban ajralib chiqqan mediator postsinaptik membrananing Na^+ ioni o'tkazuvchanligini keskin oshiradi. Postsinaptik membrananing ion o'tkazuvchanligi ortganligi shu membrananing depolyarizatsiyasiga sabab bo'ladi. Postsinaptik membrana depolyarizatsiyasi qo'zg'atuvchi postsinaptik potentsialining (KPSP) generatsiyasiga sabab bo'ladi.

Qo'zg'alishning 0,5 ms davomida to'xtalib o'tishi va postsinaptik potentsialning yuzaga chiqishi kimyoviy sinapslarga xosdir. Postsinaptik membrana qo'zg'alganda, u yerda depolyarizatsiya kuzatiladi, tormozlanganida esa uning giperpolyarizatsiyasi yuzaga chiqadi, buning natijasida tormozlovchi postsinaptik potentsial (TPSP) vujudga keladi.

Neyronlarda KPSP – atsetilxolin, noradrenalin, dofamin, serotonin, glutamin kislota va R modda ta'sirida vujudga kelsa, TPSP sinapslarda glitsin, gamma-aminomoy kislotalari (GAMK) ta'sirida yuzaga chiqadi.

Kimyoviy sinapslarda qo'zg'alishlar o'tishining muhim tomoni shundan iboratki, presinaptik qismida harakatlanayotgan nerv impulsi sinaptik yoriqqa yetib kelganida butunlay o'chadi, lekin nerv impulsi presinaptik membranada funksional o'zgarishlarni chaqirib ulguradi, buning natijasida uning yuzasida sinaptik pufakchalar to'planadi va ular sinaptik yoriqqa o'z mediatorlarini ajratadi.

Kimyoviy sinapslar qo'zg'alishni bir tomonlama o'tkazadi, bu hodisa

quyidagicha izohlanadi. Nerv oxiridan chiqqan mediator muskul tolasining, bez hujayrasining yoki nerv hujayrasining postsinaptik membranasini qo'zg'atadi. Muskul tolasida, nerv yoki bez hujayrasida vujudga keluvchi harakat potentsiali esa, sinaps yorig'i borligidan, nerv oxirlarini va nerv tolalarini qo'zg'ata olmaydi.

Tormozlovchi sinapslarda bu jarayon quyidagicha amalga oshiriladi: nerv oxiri depolyarizatsiyalanganidan so'ng, sinaptik yoriqqa maxsus tormozlovchi mediatorlarning chiqishi sodir bo'ladi. Ular postsinaptik membranada diametri 0,5 nm gacha bo'lgan kanallarni ochadi. Bu kanallar Na^+ ionlarini o'tkazmaydi, lekin K^+ ionlarini yaxshi o'tkazadi. Buning natijasida postsinaptik membrana giperpolyarizatsiyalanadi, natijada tormozlovchi postsinaptik potentsial yuzaga chiqadi. Turli nerv tuzilmalarida tormozlovchi mediator vazifasini turli biologik faol moddalar amalga oshirishi mumkin: molluskaning nerv tugunlarida atsetilxolin tormozlovchi mediator vazifasini bajarsa, yuqori rivojlangan hayvonlar MNT da – glitsin, GAMK tormozlovchi mediator vazifasini o'taydi.

Nerv – muskul sinapslarda qo'zg'alishni nerv oxirlaridan muskul tolasiga, atsetilxolin mediator yordamida o'tkazib beradi. Bu sinapslarda presinaptik membrana – nerv oxirlari hisoblanadi, sinaptik yoriq, postsinaptik membrana esa muskul tolasiga tegishli bo'ladi. Presinaptik membranada pufakchalarda atsetilxolin hosil bo'ladi va to'planadi. Elektr impulsi akson bo'ylab, presinaptik membranaga yetib kelganda, uning membranasini atsetilxolinga nisbatan o'tkazuvchan bo'lib, qoladi. Presinaptik membrananing depolyarizatsiyasi natijasida, uning Ca^{2+} kanallari ochiladi. Buning natijasida Ca^{2+} ionlari sinaptik yoriqdan presinaptik membrana ichiga kiradi. Bu vaqtda atsetilxolin sinaptik yoriqqa tusha boshlaydi va postsinaptik membranada joylashgan retseptorlarga ta'sir etadi. Qo'zg'algan retseptorlar membrananing lipid qavatiga qaragan oqsil kanallarini ochadi. Ochiq kanallar orqali muskul hujayralariga Na^+ ionlari kiradi va muskul hujayralari depolyarizatsiyaga uchraydi, natijada oxirgi plastinka potentsiali vujudga keladi. Hosil bo'lgan potentsial mushak tolalarida harakat potentsialini keltirib chiqaradi. Nerv-muskul sinapsi qo'zg'alishni faqat bir tomonlama o'tkazadi. Xulosa qilib, nerv-muskul sinapsida qo'zg'alish o'tishi jarayonini chizma tarzida quyidagicha ifodalash mumkin: nerv impulsi ! nerv oxiridan mediatorning – atsetilxolinning ajralib chiqishi ! atsetilxolinning postsinaptik membranadagi xolinoretseptorga ta'sir etishi ! postsinaptik membranada ion o'tkazuvchanligining ortishi ! postsinaptik potentsialning paydo bo'lishi ! muskul tolasini bo'ylab tarqaluvchi harakat potentsialining yuzaga kelishi.

Sinapslardan qo'zg'alishning o'tish tezligi nerv tolalaridan qo'zg'alishlarning o'tish tezligidan ancha past, buning sababi shundaki, avvalo presinaptik membranani faollantirish uchun ancha vaqt sarflanib, u orqali kalsiy ionining o'tishi, so'ngra esa atsetilxolinni sinaptik yoriqqa tushishi va postsinaptik membranani depolyarizatsiyaga uchratish uchun vaqt sarflanadi.

Qo'zg'alishning sinaps orqali o'tishining o'ziga xosliklari mavjud:

1. Sinapsning presinaptik qismida mediatorning mavjudligi.
2. Har bir sinapsning o'ziga xos maxsus mediator borligi.

3. Mediatorlar ta'sirida postsinaptik membrananing de- yoki giperpolarizatsiya holatiga o'tishi.

4. Postsinaptik membranaga retseptorlarni tormozlovchi maxsus moddalarning ta'sir qilish ehtimolligi borligi.

5. Mediatorlarni parchalovchi fermentlar ta'sirida postsinaptik potentsiali davomiyligining o'zgarishi.

6. Postsinaptik membranada mediator «kvantlari» ta'sirida kichik potentsiallar qo'shilishidan postsinaptik potentsialning vujudga kelishi.

7. Mediatorlarning ta'sir etish faol fazasining davomiyligi, ularning xossalriga bog'liqligi.

8. Qo'zg'alishning bir tomonlama o'tishligi.

9. Mediator «kvant»larini sinaptik yoriqqa ajralish tezligining ortib borishi, akson bo'ylab impulsni kelish chastotasiga to'g'ri proporsionalligi.

10. Sinapsning charchashi, yuqori chastotali stimullar ta'sirida vujudga kelishi.

Bu holdagi charchashning sababi, mediator zaxirasining tugashi yoki presinaptik membranada mediatorlarning o'z vaqtida qayta sintezining amalga oshmasligi hisoblanadi, bundan tashqari postsinaptik membrananing turg'un depolyarizatsiyasi ham sabab bo'lishi mumkin (pessmal tormozlanish).

Sinapslar mediatorlari shunday moddalarki, ularning maxsus inaktivatorlari mavjud. Masalan, atsetilxolinni atsetilxolinesteraza inaktivatsiyalasa, noradrenalinni monoaminoksidaza tomonidan inaktivatsiyalanadi.

Ishlatilmagan mediator va uning fragmentlari sinapsning presinaptik qismiga qayta so'riladi va keyinchalik ishlatiladi.

Qon va postsinaptik membranadagi ayrim kimyoviy moddalar ta'sirida sinaps holati o'zgaradi, natijada u faolligini yo'qotishi mumkin. Prostaglandinlar sinapsdagi mediatorlar sekretsiasini tormozlaydi. Xemoretseptorlarni blokadalovchi moddalar, sinaps o'tkazuvchanligini buzadi. Masalan, botulin toksini. Tubokurarin, atropin, strixnin va pikrotoksinlar sinapsdagi retseptorlarni blokadalab qo'yadi, buning natijasida sinaptik yoriqqa tushgan mediator o'zining retseptori bilan birika olmaydi.

Nerv-muskul sinapsida normada atsetilxolin postsinaptik membranaga juda qisqa vaqt ($1-2\text{ ms}$) ta'sir etadi, so'ngra darhol atsetilxolin-estereza tomonidan parchalanadi. Agar bunday hol sodir bo'lmasa, atsetilxolin yuzlab millisekundlar davomida parchalanmaydi, uning membranaga ta'siri to'xtaydi, membrana depolyarizatsiyalanmay, balki giperpolarizatsiyalanadi va qo'zg'alishning bu sinaps orqali o'tishi blokadalaniadi.

Kichik postsinaptik potentsiallar. Harakatlantiruvchi nerv oxirlarida qo'zg'algandagina emas, balki tinchlik holatida ham atsetilxolin ajralib turadi. Farqi shuki, tinchlik holatida sinaps yorig'iga ozgina atsetilxolin chiqadi. Ayni paytda ajralib chiqadigan ozgina mediator-atsetilxolin «kvantlari» ta'sirida postsinaptik membrana kuchsiz depolyarizatsiyalanadi, buning natijasida kichik (miniatyura) potentsiallar yuzaga keladi. Bu kichik potentsiallar amplitudasi qariyb $0,5\text{ mv}$, ya'ni harakat potentsialining amplitudasiga nisbatan taxminan $50-80$ baravar kam. Kichik potentsiallar faqat nerv-muskul sinapsidagina emas, balki MNT dagi boshqa sinapslarda ham kuzatilgan.

Nerv-muskul sinapsiga kurarening ta'siri. Shunday moddalar ham borki, ular xolinoretseptorlar bilan atsetilxolindan ham mahkamroq bog' hosil qiladilar. Ularga kurare va boshqa ba'zi birikmalar (d-tubo-kuranin, diplatsin, flaksedil va b.) kiradi. Ular muskulga ta'sir etgach, xolinoretseptiv substansiya blokadanib qoladi va natijada nerv impulsi ham, sun'iy yo'l bilan quyilgan atsetilxolin ham muskul tolasini qo'zg'ata olmaydi.

Yaqingacha nerv-muskul sinapsiga kurarening ta'sir etishini o'rganish faqatgina nazariy ahamiyatga ega edi, xolos. Biroq, jarrohlikning tez rivojlanishi munosabati bilan tabiiy nafas olishni to'xtatib qo'ygan holda operatsiyalar qilish imkonini beradigan vositalarni qidirish zaruriyati tug'ildi. Shundan so'ng, kurare va uning hosilalaridan keng va samarali foydalanila boshlandi.

Hozir ko'krak va qorin bo'shlig'idagi ko'pgina operatsiyalar klinikada kurarega o'xshash ta'sir etuvchi preparatlar bilan nerv-muskul blokadasini fonida sun'iy nafas oldirish sharoitida o'tkazilmoqda.

Xolinoretseptorlar bilan yanada kuchli bog' hosil qiluvchi toksin – bu ilon zahari toksinidir.

Nerv-muskul sinapsi charchaganda o'tkazilishning buzilishi. Nerv tolalari uzoq ta'sirlanganda muskul, ayniqsa, nerv charchashi tufayli qo'zg'alishlarni o'tkazish qobiliyatidan mahrum bo'lishidan ancha oldin nerv-muskul birlashmasining impuls o'tkazishi buziladi. Buning sababi shundaki, nerv uzoq ta'sirlanganda nerv oxirlaridagi zaxira keskin darajada kamayadi, shu sababli har bir impulsga ajralib chiqadigan atsetilxolin miqdori kamayadi va shunga yarasha postsinaptik potentsiallar ham bo'sag'adan past darajasigacha kamayadi. Bundan tashqari, nerv uzoq vaqt ta'sirlansa, postsinaptik membranani atsetilxolonga bo'lgan sezgirliги kamayadi.

Muskullar fiziologiyasi. Inson tanasining fazodagi harakatini, ko'z harakatini, qon-tomirlar va yurak faoliyatini hamda hazm qilish trakti faoliyatini amalga oshirishda ikki asosiy turdagi muskullarning ahamiyati kattadir. Bular silliq va ko'ndalang targ'il (skelet va yurak ko'ndalang targ'il muskullari) muskullaridir. Ular bir-biridan tuzilishi va fiziologik xossalari jihatidan farq qiladilar, lekin bu ikkala turdagi muskullarda, qisqarishning molekular mexanizmida umumiy o'xshashliklar juda ko'p.

Yurak muskullarining funksiyasi «Yurak va qon aylanish» bobida ko'zdan kechiriladi. Bu bobda faqat skelet muskullar bilan silliq muskullarning tuzilishi, funksiyasi va fiziologik xossalari ko'rib chiqish bilan chegaralanamiz.

Skelet muskullari. Skelet muskul tolalarining sinflanishi. Umurtqali hayvonlarda va jumladan insonlarda skelet muskuli, o'zining tuzilishi va funksional jihatidan bir-biridan farq qiluvchi muskul tolalarining bir necha turlaridan tashkil topgan. Hozirgi kunda 4 turdagi muskul tolalari tafovut qilinadi:

1. *Sekin davriy oksidlanuvchi turdagi muskul tola.* Bu tolalar mioglobini oqsiliga juda boy bo'ladi, u O₂ biriktirib olish xususiyatiga ega (o'zining xususiyatiga ko'ra gemoglobinga yaqindir). Agar mushak asosan shunday tolalardan tashkil topsa, uning to'q qizil rangi hisobiga qizil ko'rinadi va bunday muskullarni qizil muskullar

deb ham ataydilar. Bu muskullar inson va hayvonlarning holatini ushlab turishda ahamiyatlidir. Bunday muskul tolalarining charchashi sekin yuzaga chiqadi, buning sababi shuki mazkur tolalar mioglobini va mitoxondriyalarga juda boydir. Charchashdan keyingi tiklanish ham tez ro'yobga chiqadi.

2. *Tez davriy oksidlanuvchi turdagi* muskul tola. Bunday tolalardan tashkil topgan muskullar tez qisqarish xususiyatiga ega bo'ladi, charchash esa uzoq vaqt deyarli sezilmaydi. Bu holat quyidagicha izohlanadi: birinchidan, tolalarda mitoxondriyalar ko'pligi bo'lsa, ikkinchidan esa oksidlanish fosforlanish yo'li bilan ko'p miqdorda ATF ning hosil bo'lishidir. Bunday tolalarning asosiy vazifasi tez va kuchli harakatlarni yuzaga chiqarishdagi ishtirokidir.

3. *Tez davriy glikolitik oksidlanish turidagi* muskul tola. Bunday tolalarning xarakterli tomoni shundaki, ulardagi ATF glikoliz hisobiga hosil bo'ladi. Boshqa tolalarga nisbatan kamroq mitoxondriya ushlaydi. Bu turdagi tolalardan tashkil topgan mushaklar tez va kuchli qisqaradi, lekin tez charchaydi. Bunday tolalarda mioglobini bo'lmaydi, shu sababdan bunday tolalar oqish rangda bo'ladi, shuning uchun bunday muskullarni oq muskullar deb ham ataydilar.

4. *Tonik tolalar.* Yuqorida ko'rsatilgan tolalardan farqi shundaki, tonik tolalarda harakatlantiruvchi akson juda ko'plab sinaptik aloqalarni hosil qiladi. Tolalarning qisqarishi sekin amalga oshadi, chunki miozin ATF azasining faolligi juda past bo'ladi. Tolaning bo'shashishi ham o'z navbatida sekin amalga oshadi. Bu turdagi muskul tolasi izometrik tartibda juda yaxshi ishlaydi. Bu mushak tolalari harakat potensialini generatsiyalamaydi va «bor yoki yo'q» qonuniga ham bo'ysunmaydi. Insonlarda bunday turdagi muskul tolalari ko'zning tashqi muskullari tarkibida ko'p bo'ladi.

Muskul tolalarining tuzilishi va funksiyasi o'rtasida bog'lanish mavjud. Tadqiqotlarda ko'rsatilishicha, tez davriy tolalarda sarkoplazmatik to'r yaxshi rivojlangan, T-tizim ham yaxshi tarmoqlangan. Sekin davriy tolalarda esa sarkoplazmatik to'r unchalik rivojlanmagan, T-tizim ham yaxshi tarmoqlanmagan. Bundan tashqari, sarkoplazmatik to'rdagi kalsiy nasoslarining faolligi ham har xil: tez tolalarda uning faolligi ancha yuqori, bu esa mushak tolalarining tez bo'shashishini ta'minlaydi. Ko'plab skelet muskullarida bajaradigan funksiyasidan kelib chiqib, u yoki bu muskul tolasi ko'p bo'ladi.

Skelet muskullarining funksiyalari va xossalari. Insonlarda skelet muskuli tayanch-harakat apparatining asosiy qismini tashkil qiladi va bunda skelet muskullari quyidagi funksiyalarni bajaradi:

1. Inson gavdasini muayyan holatda ushlab turishini ta'minlaydi.
2. Tananing fazodagi harakatida ishtirok etadi.
3. Gavdaning ayrim a'zolarini bir-biriga nisbatan siljishini ta'minlaydi.
4. Muskullar energiya manbasi bo'lib xizmat qiladi.

Skelet muskullarining fiziologik xossalari.

1. *Qo'zg'atuvchanlik* – berilgan ta'sirlarga ion o'tkazuvchanligi va membrana potentsiali o'zgarishi bilan javob berish xossasiga aytiladi. Tabiiy sharoitlarda, motoneyronlardan sinaps yorig'iga ajralib chiqadigan asetilxolin mediatori ta'sirlovchi

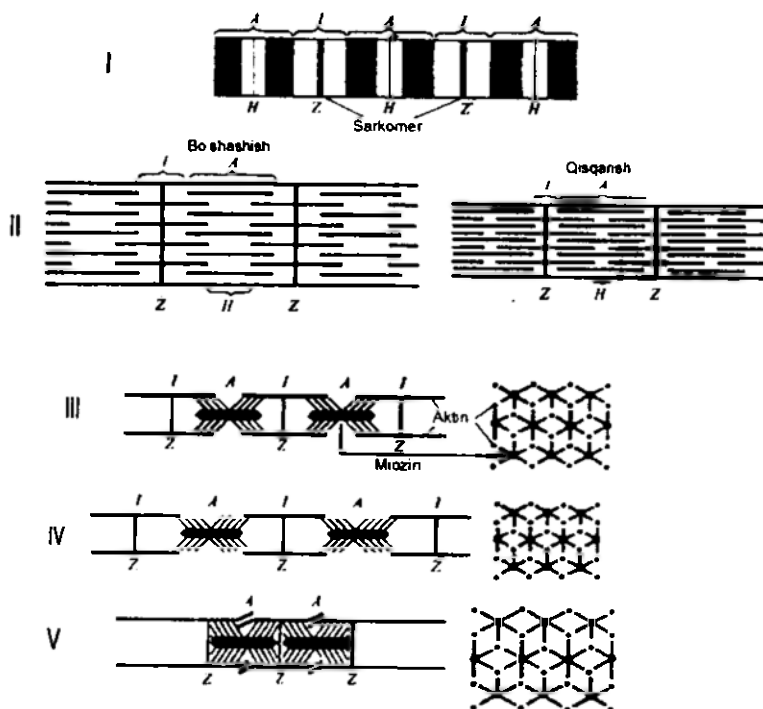
bo'lib, hisoblanadi. Laboratoriya sharoitida ko'pincha ta'sirlovchi sifatida elektr tokidan foydalaniladi. Elektr bilan ta'sirlanganda avvaliga nerv tolalari qo'zg'aladi va nerv oxirlarida atsetilxolin mediator ajralib chiqadi, bu holda muskulni vositali ta'sirlanish kuzatiladi. Bundan ko'rinib turibdiki, muskulga nisbatan nerv qo'zg'aluvchidir.

2. *O'tkazuvchanlik* – muskul tolasi bo'ylab harakat potensialini o'tkazishidir.

3. *Qisqaruvchanlik* – muskul qo'zg'alganda, uning kaltalanishi yoki taranglanishi tushuniladi.

Muskulning qisqarish mexanizmi. Skelet muskuli shunday murakkab tizimki, u kimyoviy energiyadan mexanik energiya va issiqlik hosil qiladi. Hozirgi kunda bunday «hosil» qilishning molekular mexanizmi yaxshi o'rganilgan.

Skelet muskullarining tuzilishi. Muskul tolasi o'zida maxsus qisqartiruvchi apparat – miofibrillalarni ushlovchi membrana bilan o'ralgan ko'p yadroli tuzilmadir. Mushak tolasiining muhim tarkibiy komponentlari: mitoxondriya, sarkoplazmatik retikulum va ko'ndalang naycha T-tizimdir.



II-rasm. Muskul tolalari (I) va miofibrillalarning (II) tuzilishi:

A – anizotrop disk, I – izotrop disk, N va Z plastinkalari. Aktin va miozin ipchalarini sirpanish jarayoni, chapda ipchalarni bo'ylanma va o'ngda ko'ndalang kesimi (Dj.

Bendoll bo'yicha, 1970): III – miofibrillalar bo'shashgan holda, IV – miofibrillalar cho'zilgan holda, V – miofibrillalar qisqargan holda.

Muskul hujayrasining qisqartiruvchi apparatining funksional birligi sarkomer hisoblanadi. Sarkomerlar bir-biridan Z-plastinkalar yordamida ajralib turadi. Sarkomerlar miofibrillada ketma-ket joylashgan, shuning uchun sarkomerlarning umumiy qisqarishi miofibrillalarning qisqarishiga va mushak tolalarining umumiy qisqarishiga olib keladi. Diametri 1 *mkm* va diametri 6–8 *nm* chamasidagi muskul tolasining miofibrillalari o'rta hisobda 2500 protofibrillalardan tuzilgan. Protofibrillalar esa *aktin* (molekular og'irligi 42000) va *miozin* (molekular og'irligi 500 000) oqsillaridan tashkil topadi. Miozin iplari aktin iplariga qaraganda ikki baravar yo'g'ondir. Muskul tolasi tinch turganda miofibrillalardagi tolalar shunday joylashadiki, ingichka uzun aktin iplarining uchlari yo'g'onroq miozin iplari orasidagi yoriqlarga kirib turadi.

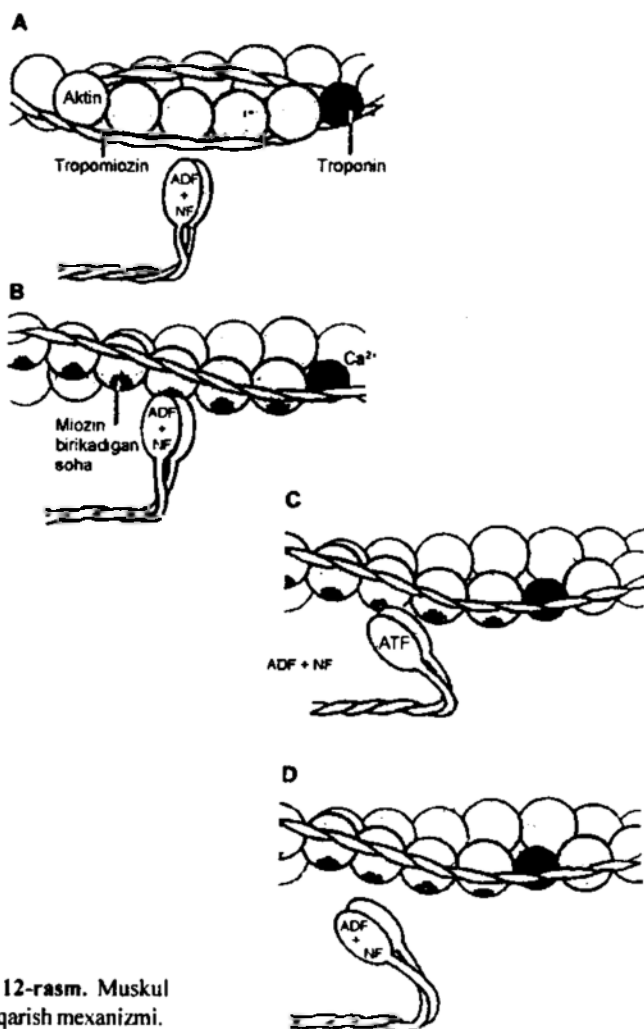
Aktin spiraling bo'ylanma ariqchasida *tropomiozin* oqsili molekulasi joylashadi. Har 40 *nm* oraliqda tropomiozinga boshqa oqsil *troponin* birikkan bo'ladi. Troponin va tropomiozin aktin va miozinlarning muloqotida katta ahamiyat kasb etadi.

Ko'ndalang-targ'il muskuldagi miofibrillalar birin-ketin kelgan polarizatsiyalangan (yorug'likni turli ravishda sindiradigan) disklardan iborat. Yorug'likni ikki marta sindiradigan disklar oddiy mikroskopda qoramtir ko'rinadi. Bular *anizotrop* disklar deyiladi. Tolaning bu disklarga yondosh qismlari yorug'liklarni bir yuzada sindiradi, mikroskopda tiniq ko'rinadi va *izotrop* disklar deyiladi. Anizotrop disklar A harfi bilan, izotrop disklar esa I harfi bilan belgilanadi. Anizotrop disk o'rtasida yorug'lik N harfi bilan belgilangan hoshiyani ko'ramiz. Elektron mikroskopda N hoshiyasi o'rtasidan M-chiziq o'tganligini ko'ramiz. Bu M-chiziqni miozin ipchalari birikib turadigan membrana hosil qiladi. Izotrop disk o'rtasidan qoramtir Z chiziq yupqa membrana o'tgan, miofibrillalar shu membranaga birikadi.

Mikroelektrodlar yordamida Z plastinka sohasiga elektrik ta'sir berilsa, sarkomer qisqarishi kuzatiladi. Bunda A disk sohasi o'zgarmaydi, lekin N va I sohalar kichrayadi. Ko'rinib turibdiki, qisqarish paytida miozin ipchasining uzunligi o'zgarmas ekan. Shunga o'xshash holat muskul cho'zilganda ham kuzatiladi, ya'ni aktin va miozin ipchalari uzunligi o'zgarmaydi. Tajribadan olingan natijalarga ko'ra, muskul qisqarganda aktin va miozin ipchalarining bir-biri orasiga kirib turgan sohasi o'zgarar ekan. Shularga asoslangan holda, G. Xakslı va A. Xakslılar muskul qisqarish mexanizmining oqsil ipchalari sirpanish nazariyasini yaratdilar. Bu nazariyaga asosan muskul qisqarganda aktin ipchalarining miozin ipchalari bo'ylab sirpanishi hisobiga sarkomerning kichrayishi sodir bo'ladi.

Muskulning qisqarish mexanizmi. Harakatlantiruvchi motoneyronidan qo'zg'alish muskul tolasiga atsetilxolin (AX) mediatorı yordamida o'tadi, AX ni xolinoretseptorlar bilan muloqoti, oxirgi plastinkada atsetilxolinni sezuvchi kanallarning faollashuvi va 60 *mv* kattalikdagi oxirgi plastinka potensialini yuzaga chiqaradi. Oxirgi plastinkada hosil bo'lgan potensial, shu qismga tegib turgan muskul tolalari membranasi uchun ta'sir etuvchi elektr toki manbayiga aylanib qoladi. So'ngra bu potensial 36°C haroratda 3–5 *m/s* tezlikda tarqaladi. Shunday

qilib, muskullar qisqarishida harakat potensialining generatsiyasi birinchi bosqichni tashkil qiladi.



12-rasm. Muskel qisqarish mexanizmi.

Ikkinchi bosqichda harakat potentsiali muskul tolalarining ichi tomon tarqaladi. Buning natijasida muskulni qisqartiruvchi apparati bilan membrana yuzasi o'rtasida bog'lanish kuzatiladi. T-sistema ikki qo'shni sarkomerni sarkoplazmatik retikulum sistemalari o'rtasidagi aloqani yuzaga chiqaradi. Aloqa joyida elektr stimulyatsiyasi

fermentlarning faollashuviga va inozitoltrifosfat hosil bo'lishiga olib keladi. Inozitoltrifosfat sistemalardan kalsiy chiqishini tezlashtiradi va natijada Ca^{+2} hujayra ichidagi konsentratsiyasi 10^7 dan 10^5 M gacha ortadi.

Hujayra ichida Ca^{+2} ionlarining ortishiga yo'naltirilgan jarayonlar majmuasi muskul qisqarish mexanizmidagi uchinchi bosqichni tashkil qiladi. Hujayra ichida Ca^{+2} ionlar konsentratsiyasining ortishi, tropomiozinni aktin iplari yuzasida siljishiga olib keladi, bu vaqtda aktin iplarining faol markazi ozod bo'ladi va bu qism bilan miozinning ko'ndalang ko'priklari birlashadi. Tropomiozinning bunday siljishi troponin molekulasi bilan konformatsion o'zgarishi bilan bog'liqdir. Bundan shu narsa ma'lum bo'ldiki, aktin va miozinni o'zaro munosabatida Ca^{+2} ionining ishtiroki troponin va tropomiozin orqali ro'yobga chiqarilgan. Muskulning qisqarish mexanizmidagi kalsiy ionining ahamiyati ekvorin oqsilidan foydalanib o'tkazilgan tajribalarda isbotlangan, bu oqsil kalsiy ionini bilan birikmasi o'zidan nur chiqaradi.

Shunday qilib, Ca^{+2} ionlarining troponin bilan muloqoti muskul qisqarishining to'rtinchi bosqichini tashkil qiladi.

Muskul qisqarishining beshinchi bosqichida miozin boshchasi o'z o'qi atrofida aylana boshlaydi va u aktinning bir necha faol markazlari bilan o'zaro birikadi. Miozin boshchasining aylanma harakati ko'ndalang ko'priklarning tarangligini oshiradi. Muskul qisqarishi rivojlanishining har bir lahzasida, ko'ndalang ko'priklarning boshchasi aktin filamenti bilan bog'langan bo'ladi, boshqasi esa erkin bo'ladi, shu tariqa, ularning aktin filamenti bilan bunday bog'lanishi ketma-ket ravishda ro'yobga chiqaveradi. Bu esa muskul qisqarishini bir me'yorda kechishini ta'minlaydi.

Ko'ndalang ko'priklarning boshchasi ketma-ket bunday aktin filamenti bilan bog'lanishi va uzilishi, nozik va yo'g'on oqsil iplarini bir-biriga nisbatan sirpanib siljishini ta'minlaydi, bu o'z navbatida sarkomer o'lchamining kichrayishiga, oxir-oqibat muskul uzunligining qisqarishiga olib keladi va bu holat muskul qisqarishining oltinchi bosqichini tashkil qiladi. Yuqorida bayon etilgan bosqich jarayonlar majmuasi, oqsil iplarining sirpanish nazariyasi mohiyatini ko'rsatib beradi.

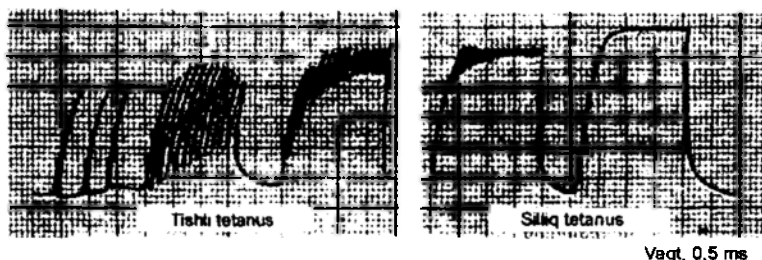
Muskulning bo'shashishi sust jarayon bo'lib, kalsiy ionlari miofibrillalar orasidan chiqib ketgandan so'ng, aktin va miozin iplari muloqoti to'xtaydi, natijada muskul tolalari elastikligi tufayli dastlabki holatiga qaytadi.

Shunday qilib, mushak tolasi qisqarishi va bo'shashishiga olib keluvchi, ketma-ket ro'y beruvchi jarayonlarni quyidagicha tasvirlash mumkin: ta'sirlash > harakat potensialining yuzaga chiqishi > uni hujayra membranasi bo'ylab va muskul tolasi ichkarisiga o'tkazilishi > sarkoplazmatik retikulumning yon sistemalaridan Ca^{+2} ajralib chiqishi va miofibrillalar tomon diffuziyasi > aktin va miozin oqsil iplarining bir-biriga «sirpanib» harakat qilishi > kalsiy nasoslarining faollashuvi > sarkoplazmada erkin Ca^{+2} ionlarini konsentratsiyasining pasayishi > miofibrillalarning bo'shashi.

Muskulning qisqarish turlari. Muskul berilgan yakka ta'sirlarga *muskul yakka qisqarishi* bilan javob beradi. Yakka qisqarish uch davrda sodir bo'ladi: qisqarishning latent davri, qisqarish va bo'shashish davrlari. Latent davr mushak

tolasi membranasining qo'zg'alishi, tola ichidagi T-tizim bo'ylab harakat potensialining tarqalishi, inozitol uch fosfatning hosil bo'lishi, hujayra ichida kalsiy konsentratsiyasining oshishi, ko'ndalang ko'priklarning faollashishi uchun ketgan vaqt bilan ifodalanadi. Muskul qisqarishini miografik qayd qilishining oddiy usulida latent davri 0,02 sekundni tashkil qiladi.

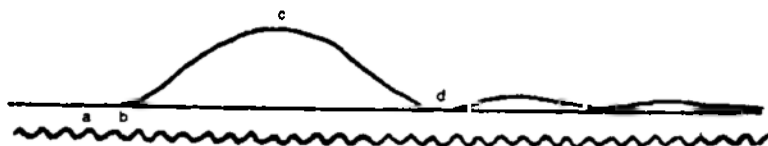
Qisqarish davri yoki taranglikning ortishi. Muskul tolalarining erkin qisqarishi kuzatilsa, bu holda izotonik qisqarish kuzatiladi. Bunda muskulning tarangligi deyarli o'zgarmaydi, faqat muskul tolalarining uzunligi o'zgaradi. Bunday qisqarishga *izotonik* qisqarish deyiladi. Agar muskul tolasi ikki tomondan mahkamlanib unga ta'sir berilsa, u holda erkin qisqara olmaydi. Bunday qisqarishga *izometrik* qisqarish deb ataladi.



13-rasm. Tetanik qisqarish turlari.

Agar bu qisqarish turini to'raligicha tahlil qilsak, qisqarish davomida muskul tolasining uzunligi haqiqatdan ham o'zgarmaydi, biroq, sarkomer o'lchami o'zgaradi, bu holat aktin va miozin oqsil iplarini bir-biriga nisbatan «sirpanib» kirishidan vujudga keladi. Bu holatda yuzaga kelgan taranglanish, tola ichida joylashgan elastik elementlarga uzatiladi. Elastik xususiyatni miozin iplarining ko'ndalang ko'priklari, aktin iplari, Z-plastinka, uzunasiga joylashgan sarkoplazmatik retikulum va muskul tolasining sarkolemmasi namoyon qiladi. Inson organizmida sof holdagi izotonik yoki izometrik qisqarishlar uchramaydi. Taranglikning rivojlanishi muskul tolasining uzunligini qisqarishi bilan namoyon bo'ladi. Qisqarishning bunday turi – *auksotonik* + deyiladi.

Bo'shashish davri miofibrilladagi $-Ca^{+2}$ ionlarining konsentratsiyasi kamayganda, miozin boshchasi aktin filamentlaridan uziladi va natijada bo'shashish yuzaga keladi.



14-rasm. Skelet muskulining yakka qisqarish egri chizig'i:

a - ta'sir etish vaqti, *a-b* - latent davri, *b-c* - kaltalanish davri, *c-d* - bo'shashish davri.

Skelet muskulining yakka qisqarish balandligi ta'sir kuchiga bog'liq. Bo'sag'a kuchi bilan ta'sir etilganda qisqarish arang seziladi, ta'sir kuchi orttirilganda qisqarish kuchayadi (submaksimal qisqarish), ma'lum balandlikka yetgan ta'sir kuchi orttirilganiga qaramay, muskulning qisqarish balandligi o'zgarmay qolaveradi (maksimal qisqarish). Buning sababi shuki, muskul bir talay tolalardan tuzilgan. Muskul tolalarining har biri «bor yoki yo'q» qonuniga muvofiq reaksiya ko'rsatadi, ammo hamma tolalarning qo'zg'aluvchanligi bir xil bo'lmaganligi uchun kuchsiz ta'sirga ularning bir qismi qo'zg'aladi. Maksimal qo'zg'alishda esa muskulning hamma tolalari qisqaradi

Qisqarishlarning qo'shilishi (summatsiya) va tetanus. Tabiiy sharoitda organizmda skelet muskulining yakka qisqarishi uchramaydi. Nerv tizimidan odatda alohida ta'sirlar emas, balki uzluksiz tez keluvchi bir qancha nerv impulslari kelib turadi

Qisqarishlar summatsiyasini kuzatish uchun muskulga ikkita yakka ta'sir beriladi. Ta'sirlar o'rtasidagi interval shunday bo'lishi kerakki, ikkinchi ta'sir muskulning qisqarishi yoki muskul tarangligining ortishi davrida berilishi shart, bunda ketma-ket yakka qisqarishlar summatsiyalanadi, natijada yakka stimulga javoban, amplitudasi yuqori bo'lgan qisqarish yuz beradi. Agar muskul tolasiga berilayotgan navbatdagi stimul muskulning qisqarish davriga to'g'ri kelsa, unda yakka qisqarishlarning to'la qo'shilishi ro'y beradi, bunday holat *silliq tetanus* deb ataladi.

Tetanus – bu muskullarning kuchli va davomli qisqarishidir. Bu holatni quyidagicha tushuntiradilar: hujayra ichidagi kalsiy konsentratsiyasining ortishi, aktin va miozin o'rtasidagi munosabatni amalga oshiradi va ko'ndalang ko'priklarni yordamida muskul kuchining generatsiyasi uzoq davom etadi.

Chastotasi nisbatan past bo'lgan ritmik impulslar muskulga ta'sir qilganda tishli tetanus sodir bo'ladi. Bu holda qisqarishlar summatsiyasi yuz beradi, lekin bunday summatsiya chala summatsiya deyiladi. Tetanik ta'sir to'xtatilgach, muskul tolalari avvaliga to'la bo'shashmaydi, keyingina tiklanadi. Bu hodisa tetanusdan keyingi yoki qoldiq kontraktura deb ataladi.

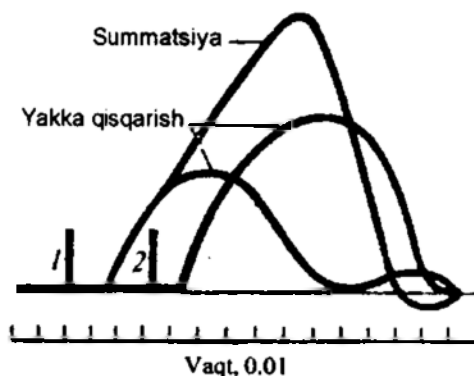
Tetanus qisqarishlari qo'shilishining mexanizmi. Tetanik qisqarish balandligi yakka qisqarishning maksimal amplitudasidan ancha ortiq bo'ladi. Gelmgols (1847-y.) fikricha, navbatdagi har bir impulsda muskul shu payt bo'shashib turganday kaltalanadi, deb faraz qildi va bu jarayonga superpozitsiya, ya'ni «qisqarishlarning taxlanishi» deb nom berdi.

Ammo keyingi tadqiqodlar shuni ko'rsatdiki, tetanusda superpozitsiya hodisalarini ikkita mexanik effektini oddiy qo'shilishi deb qarab bo'lmaydi. Ketma-ket keluvchi ikki ta'sir effekti yakka qisqarishlarning arifmetik yig'indisiga teng bo'lmaydi, bu yig'indidan goh katta, goh kichik bo'lishligi hozirda ma'lum. Bundan shuni anglash qiyin emas, ya'ni qo'zg'alishning har bir avvalgi to'lqinidan keyin muskulning yangidan qisqarish xossasi ancha o'zgaradi.

N. Ye. Vvedenskiy qo'zg'alish va qisqarishning har bir to'lqini to'qimada o'ta qo'zg'aluvchanlik shaklida iz qoldiradi, deb tushuntirdi. Ikkinchi ta'sir muskulning qo'zg'aluvchanligi oshib turgan paytda kelsa, ikkinchi qisqarish amplitudasi, ritmik

ta'sirlarda tetanik qisqarish amplitudasi ham yakka qisqarishdagiga nisbatan kattaroq bo'ladi.

Ye.B. Babskiyning fikricha, muskulda tetanik qisqarishga asos bo'ladigan o'zgarishlar bu muskulda har bir yangi qisqarishda adenozin uch fosfat kislotasining ajralib chiqishiga bog'liq. Ta'siming navbatdagi to'liqini boshlanguncha ATF to'la parchalanib ulgurmaydi. Bu modda oz konsentratsiyada ham muskul qo'zg'aluvchanligi va qisqaruvchanligiga katta ta'sir ko'rsatadi, natijada muskulga kelayotgan navbatdagi har bir impuls avvalgilarga nisbatan kattaroq natija bera oladi.



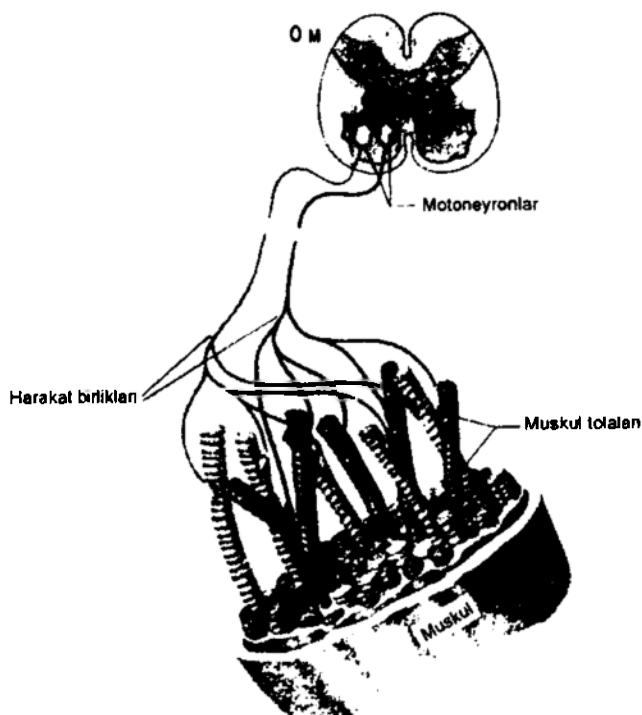
15-rasm. Yakka qisqarishlarning qo'shilishi (summatsiya):
 T_1 ; T_2 – birinchi va ikkinchi ta'sirlar.

Motor birligi. Muskul tolalari skelet muskulining funksional birligi bo'la olmaydi. Bu vazifani neyromotor yoki motor birligi amalga oshiradi. Orqa miyaning oldingi shoxlaridagi harakatlantiruvchi har bir motor nerv tolasi muskulning bitta tolasini emas, balki muskul tolalarining butun bir guruhini innervatsiya qiladi. Bu guruh harakatlantiruvchi neyron bilan birgalikda motor birligi deb ataladi. Motor birligi tarkibiga kiradigan muskul tolalarining soni turlicha, bu muskulning bajaradigan vazifasidan kelib chiqadi.

Odamning turli muskullarida motor birlik tarkibiga kiruvchi muskul tolalarining soni 10 tadan 3000 tagacha boradi. Aniq harakatlarni bajaruvchi tez muskullarning motor birligida tolalar soni ancha kam bo'ladi. Masalan, ko'z va qo'l barmoqlarining muskullarida motor birliklari 10–25 ta, bunga qarama-qarshi o'laroq, gavda holatini to'g'rilashda qatnashadigan va aniq nazoratga ehtiyoj sezmaydigan sust muskullarning motor birligida 2000 tagacha tola bor.

Harakatlantiruvchi nerv tolalari bo'ylab muskulga kelgan harakat potentsiali motor birligining tarkibiga kirgan muskul tolalarni bir vaqtda qo'zg'atadi. Sog'lom odamlar muskullari bo'shashgan davrda, elektr faollikka ega bo'lmaydi, muskullarning biroz taranglanishi esa (masalan, gavda holatini to'g'rilashda) mo-

tor birliklarida sekundiga 5–10 chastotali razryadlar hosil bo'ladi, muskul qisqarishining kuchi ortishi bilan impulslar chastotasi ham shunga muvofiq ortib boraveradi.



16-rasm. Harakat birligining tuzilishi.

Insonlar skelet muskulida ikki xil: tez va sekin motor birliklari tafovut etilib, ular sekin va tez muskul tolalaridan tashkil topadi. Sekin motor birliklarida muskul qisqarishining davomiyligi 100 ms va undan ko'p bo'lsa, tez motor birlikda esa – 10–30 ms ni tashkil qiladi. Shunday muskullar borki, ular faqat tez motor birliklaridan tashkil topgan bo'ladi (masalan, ko'z olmasining muskullari). Bundan tashqari, faqat sekin motor birliklaridan tashkil topgan muskullarni ko'rsatishimiz mumkin (masalan, boldir muskullari). Lekin, ko'pgina muskullar aralash, ya'ni ham sekin, ham tez motor birliklaridan tashkil topadi.

Motor birliklarining fiziologik xossalari ular tarkibidagi tolalarning qisqarish tezligiga bog'liq. Asosan, sekin motor birliklaridan tashkil topgan boldir muskul unga ta'sir qiluvchi impulslar chastotasi sekundiga 10–15 marta bo'lganda silliq tetanik tarzda qisqaradi. Tez motor birliklardan tashkil topgan barmoq muskullarining tetanik holda qisqarishi uchun chastotasi yuqoriroq, taxminan sekundiga 50 marta bo'lgan impulslar zarur.

Muskul tolalarda tinchlik potentsialining kattaligi –90 *mv*, harakat potentsiali esa –120 –130 *mv* ga teng, harakat potentsialining davomiyligi 1–3 *ms* ni tashkil qiladi.

Skelet muskullarining tonusi. Muskullar tinchlik holatida ham batamom bo'shashmaydi, bir qadar taranglikni saqlab qoladi, bunday holat tonus deyiladi. Tonusning tashqi ifodasi shuki, muskullar ma'lum darajada elastik bo'ladi. Elektrofiziologik tekshirishlar shuni ko'rsatadiki, skelet muskullarining tonusi muskulga katta interval bilan ketma-ket keluvchi nerv impulslariga bog'liqdir. Ana shu impulslar orqa miyaning motoneyronlarida vujudga keladi, bu motoneyronlar faolligini esa yuqoriroqdagi markazlardan, shuningdek, periferiyadagi muskullarning tolalaridagi cho'zilish retseptorlaridan, muskul gulavasidan keluvchi impulslar ushlab turadi.

Muskul gulavasining sezuvchi impulslari orqa ildizlar orqali miyaga kiradi, shu ildizlarni qirqib qo'yish natijasida muskulning batamom bo'shashib qolishi skelet muskullarining tonusi refleksi yo'li bilan kelib chiqishini ko'rsatadi.

Muskulning charchashi. Hujayra, a'zo va butun organizm ish qobiliyatining vaqtincha kamayishi va dam olishdan keyin esa tiklanadigan holat charchash deyiladi. Ozgina yuk osilgan muskulga uzoq vaqt elektr stimullar bilan ta'sirlansa, shu muskul qisqarishlarining amplitudasi asta-sekin nolga yetgunicha kamayib boradi. Bu holatni egri chiziq bilan tasvirlansa, charchash egri chizig'i olinadi. Muskul charchaganda qisqarishlar amplitudasi o'zgarishi bilan bir qatorda qisqarishning latent davri uzayadi, bundan ma'lumki, qo'zg'aluvchanlik pasayadi.

Bunday o'zgarishlar muskul ishlay boshlagandan keyin darhol yuz bermaydi, balki bir qadar vaqt o'tadi, bu davr mobaynida qisqarishlar amplitudasi ortadi va muskulning qo'zg'aluvchanligi ham bir qadar ortadi. Bunday paytda muskul ta'sirning muayyan ritmi va kuchida ishlashga moslashib qoladi, ya'ni «o'rganadi». Ta'sir yanada uzoq davom etsa muskul tolalari charchaydi.

Organizmdan ajratib olingan muskulga uzoq ta'sir etilganida ish qobiliyatining pasayishiga ikkita asosiy sabab bo'ladi. Birinchisi, muskul uzoq vaqt ishlab turganda modda almashinuvi chiqindilari to'planadi, bular esa muskul tolalarining ish qobiliyatini pasaytiradi. Shu bilan birga kaliy ionlari tolalardan tashqariga – hujayra atrofiga to'planib, qo'zg'aluvchan membrananing harakat potentsiallarini vujudga keltirish qobiliyatini susaytiradi.

Organizmdan ajratib olingan muskul charchashining ikkinchi sababi, muskulda energiya zaxirasining sekin-asta kamayishidir. Ajratib olingan muskul uzoq ishlaganda glikogen zaxiralari keskin darajada kamayadi, qisqarish uchun zarur bo'lgan ATF, kreatinfosfatning resintez jarayonlari buziladi.

Ajratib olingan muskulda, biz yuqorida tahlil qilgan charchashga olib keluvchi sabablarni tirik organizm ishlab turganda yuz beradigan charchashga olib keluvchi sabablarga solishtirib bo'lmaydi. Buning sababi, organizmda muskulning uzluksiz qon olib turishida, qon bilan oziq moddalarning kelib turishida va modda almashinuvi chiqindilarining chiqib ketishi bilan izohlanadi. Asosiy tafovut shundaki, organizmda nervdan muskulga qo'zg'atuvchi impulslar kelib turadi. Nerv-

muskul birlashmasi muskul tolalariga nisbatan tezroq charchaydi va shu munosabat bilan nervdan muskulga qo'zg'alishlar o'tmay qolishi sababli muskul uzoq ishlab, toliqishdan saqlanadi.

Butun organizmda nerv markazlari ish vaqtida nerv-muskul birlashmasidan ham ilgariroq charchaydi. Organizmdagi charchash jarayonining kelib chiqishida nerv markazlari holati o'zgarishining ahamiyati katta ekanligini ko'rsatuvchi ishonchli dalillar bor. Masalan, tekshirilayotgan kishiga «yengilgina savatni ko'tarib turibsan», deb ishontirilsa, u og'ir qadoq toshli savatni ko'tarib tura oladi. Yengil savat ko'tarib turgan kishiga «og'ir qadoq toshli savat tutqazildi», deb ishontirilsa, aksincha u tez charchaydi.

Yuqorida bayon etilgan faktlardan anglashiladiki, organizmdan ajratib olingan skelet muskuliga bevosita ta'sir etilganda, uning charchashi, harakatlantiruvchi nervga ta'sir etilganda nerv muskul birlashmasida charchash va tabiiy faoliyat sharoitida butun organizmdagi harakat apparatining charchashi faqat tashqi ifodasi bilan bir-biriga o'xshaydi, ularda muskullar qisqarishining kuchi va amplitudasi pasayadi, lekin kelib chiqish mexanizmi jihatidan esa bir-biridan katta farq qiladi.

Qisqarish jarayonida issiqlik hosil bo'lishi va qisqarish energiyasi. Gelmgols va Danilevskiylar XIX asrning ikkinchi yarmidayoq muskul ishlayotgan paytida issiqlik ajratib chiqishini ko'rsatib berdilar.

Xill va uning safdoshlari yuksak darajada sezuvchan asboblardir yordamida muskul bilan nervning tinchlik holatida hamda qo'zg'algan paytida hosil bo'lgan issiqlikni qayd qildilar va o'lchadilar. Xill issiqlik hosil bo'lishining kelib chiqishi va issiqlik ajralish vaqtining avj olishiga qarab ikkita davrga bo'ldi. Birinchi davr ikkinchisidan 1000 marotaba qisqa bo'lib, bu davrning boshlang'ich issiqlik hosil bo'lish davri deb atadilar. Bu davr muskul qo'zg'algandan tortib to muskulning bo'shashishigacha davom etadi. Boshlang'ich issiqlik hosil bo'lish davri o'z navbatida bir necha qismga bo'linadi: a) faollashish issiqligi; b) qisqarish issiqligi; d) bo'shashish issiqligi.

Faollashish issiqligi – ta'sir berilganidan keyin muskul tolalari qisqarguncha ajralib chiqadi. Shu sababli issiqlikning bu qismi muskulni qo'zg'almagan holatdan faol holatga o'tkazuvchi kimyoviy jarayonlarning issiqlik effekti deb qaraladi.

Qisqarish issiqligi – muskulning qisqarish jarayoni paytida ajralib chiqadi. Muskulning qattiq cho'zib, qisqarishiga to'sqinlik qilinsa, bu issiqlik ajralib chiqmaydi.

Bo'shashish issiqligi – muskul bo'shashgandan so'ng ajralib chiqadigan issiqlik qismidir. Agar muskul qisqarish davomida yuk ko'targan bo'lsa, qisqarib bo'lgach, issiqlik ko'proq ajralib chiqadi.

Issiqlik hosil bo'lishining ikkinchi davri, muskul bo'shashgandan so'ng, bir necha daqiqa davom etadi va kech qoluvchi yoki tiklanuvchi nomi bilan ataladi. Bu davr issiqlik hosil bo'lishi ATF resintezini ta'minlovchi kimyoviy jarayonlarga bog'liq. Xillning ta'kidlashicha, bu davrda oldingi davrdan farqli o'laroq, 90 % i tiklanuvchi issiqlik oksidlanish jarayonida hosil bo'ladi va issiqlikning atigi 10 % i moddalar almashinuvining anaerob jarayonlarida yuzaga keladi. Tiklanuvchi issiqlik

o'zining kattaligi bo'yicha, muskul qisqarganda ajralib chiqadigan issiqlikning kattaligi bilan tengdir. ATF resintezida va pirouzum kislotaning oksidlanish jarayonlarining ahamiyati kattadir. Muskul monoyodatsetat kislotasi bilan zaharlansa, sut va pirouzum kislotalarining glikoliz yo'li bilan hosil bo'lishini to'xtaydi. Bu holatda kechikuvchi issiqlik hosil bo'lishi va ATF resintezi, hatto kislorod yetarli bo'lganda ham deyarli barham topadi.

Muskullar ishi va kuchi. Skelet muskulining asosiy vazifasi ish bajarishdadir. Eksperimental va klinik fiziologiyada muskul ishini va kuchini bilish katta ahamiyatga ega.

Muskul ishi u ko'targan yukning muskul qisqarish kattaligiga ko'paytmasi bilan o'lchanadi, ya'ni kg/m yoki $gramm/sm$ larda ifodalanadi:

$$A = F \cdot S$$

Agar muskul yuksiz qisqarsa (izotonik rejimda) u holda mexanik ish nolga teng bo'ladi. Muskul ko'tara olmaydigan darajada yuk osilsa va u qisqara olmasa, bu holda ham mexanik ishning qiymati nolga teng bo'ladi. Yukning kattaligi muskulning qisqarish darajasi va bajaradigan ishining o'rtasida bog'lanish bor. Bir qadar o'rtacha yuk berilganda muskul ko'proq ish bajarganligi o'tkazilgan tajribalardan ma'lum bo'ldi.

Muskul kuchini o'lchash uchun u ko'tara oladigan maksimal yuk aniqlanadi. Bu kuch juda katta bo'lishi mumkin. Masalan, itning jag' muskullari gavda vazniga nisbatan 8–9 baravar ortiq yukni ko'tara olishi aniqlangan. Bir xil sharoitda muskul kuchi uning uzunligiga bog'liq bo'lmay, balki ko'ndalang kesimiga bog'liq: muskulning fiziologik ko'ndalang kesimi, ya'ni muskuldagi hamma tolalar ko'ndalang kesimlarining yig'indisiga to'g'ri proporsional. Agar tolalar kesimlarining yig'indisi qancha katta bo'lsa, u ko'tara oladigan yuk shuncha katta bo'ladi.

Tolalari uzunasiga ketgan muskullardagina fiziologik ko'ndalang kesim geometrik ko'ndalang kesimga mos keladi, tolalari qiyshiq yotgan muskullarda tolalar ko'ndalang kesimlarning yig'indisi muskulning geometrik ko'ndalang kesimidan ancha ortiq bo'ladi.

Shu sababli tolalari qiyshiq yotgan muskulning kuchi tolalari uzunasiga yotgan xuddi shunday qalinlikdagi muskulning kuchidan ancha ortiq bo'ladi. Muskul kuchini topish uchun u ko'tara oladigan maksimal yuk fiziologik ko'ndalang kesimning kvadrat santimetrlari soniga bo'linadi, kg/sm^2 hisobidan ifodalanagan absolyut kuch odamning boldir muskulida 5,9, yelka muskulida 8,1, chaynov muskulida 10 ga teng bo'ladi. Odamlardagi muskullarning aksariyati patsimon tuzilgan. Patsimon muskulning fiziologik ko'ndalang kesimi katta, shuning uchun ham kuchi ortiq bo'ladi.

Silliqlik muskullar. Silliqlik muskullar ichki a'zolar, qon-tomir va limfa tomirlar devorida va terida uchraydi. Morfologik jihatdan skelet va yurak muskullaridan farq qiladi, ularda targ'illilik bo'lmaydi.

Silliqlik muskullarning sinflanishi. Silliqlik muskullarni ikki xili: *visseral* va *multiunitar* xillari mavjud va ular o'ziga xos xususiyatlari bilan farqlanadi. Visseral

silliqliq muskullar barcha ichki a'zolarida, qon va limfa tomirlarda, terida hamda hazm bezlarining chiqaruv yo'llarida uchraydi. Multiunitar silliq muskullarga kipriksimon muskul va ko'zning qorachiq muskuli kiradi.

Silliqliq muskullarning bunday bo'linishi harakatlantiruvchi innervatsiyani har xil zichlikda ekanligiga asoslangan. Visseral silliq muskullarda harakatlantiruvchi nerv oxirlari ayrim muskul hujayralarida bo'ladi, xolos. Lekin bunday bo'lishiga qaramay, nerv oxirlari orqali muskulga o'tgan qo'zg'alish, barcha muskul hujayralariga tez tarqaladi, chunki ikki qo'shni miotsitlar orasida neksuslar mavjud. Neksuslar yordamida potentsiallar bitta muskul hujayrasidan ikkinchisiga tez tarqaladi. Shuning uchun nerv impulsleri kelganda visseral silliq muskullar bir vaqtda qisqaradi.

Silliqliq muskulning tuzilishi. Silliqliq muskullar yoyiq shakldagi hujayralardan tashkil topgan, ularning uzunligi o'rtacha 100 *mkm*, diametri esa 3 *mkm* ni tashkil qiladi. Hujayralar o'rtasida yuqorida aytilganidek, neksuslar bo'lib, ular qo'zg'alishni bir hujayradan ikkinchisiga o'tkazishda ahamiyati kattadir. Silliqliq muskullarda ham tartibsizroq joylashgan aktin va miozin oqsil iplari mavjud. Skelet muskullariga nisbatan sarkoplazmatik retikulum ham kam rivojlangan.

Silliqliq muskullarning xossalari va funksiyalari. Elektrik faolligi. Visseral silliq muskullarda membrana potentsiali turg'un bo'lmaydi. Membrana potentsialining bunday turg'un bo'lmashligi tufayli, nerv ta'sirlariga qaramay, muskulda qisqarishlar muntazam bo'lmaydi. Bu holat muskullarni doimo qisman qisqarib turishiga olib keladi, ya'ni muskullarni ma'lum bir tonusda ushlab turadi. Silliqliq muskullarning tonusi kovak a'zolarida joylashgan sfinkterlarda, ya'ni o't va siydik pufagida, oshqozonning o'n ikki barmokli ichakka o'tish sohasida, ingichka ichakning yo'g'on ichakka o'tish joyida va boshqa joylarida, ayniqsa yaxshi namoyon bo'ladi.

Silliqliq muskul hujayralarining membrana potentsiali tinchlik potentsialining haqiqiy kattaligini aks ettirmaydi. Membrana potentsiali kamaysa, muskul qisqaradi, ortsa, aksincha, muskul bo'shashadi. Nisbiy tinchlik holatida hujayradagi membrana potentsiali o'rtacha – 50 *mv* ni tashkil qiladi. Bu muskullarda harakat potentsiali ham o'zgarib turadi. Silliqliq muskullarda harakat potentsialining davomiyligi 50–250 *ms* ni tashkil qiladi va har xil shaklda namoyon bo'ladi. Silliqliq muskullarda harakat potentsialining vujudga kelishida Ca^{+2} ionining ahamiyati juda katta. Silliqliq muskullarning kalsiy kanallari faqat Ca^{+2} ionlarinigina o'tkazib qolmay, boshqa ionlar Ba^{+2} , Mg^{+2} va Na^{+} larni ham o'tkazadi. Harakat potentsiali vujudga kelgan paytda Ca^{+2} ionlarining hujayra ichiga kirishi, muskul tonusini ushlab turishda hamda muskul qisqarishi uchun ham zarur bo'ladi. Kalsiy kanallarini berkilishi, ichki a'zo va qon-tomirlar hujayra sitoplazmasiga Ca^{+2} ionlarining kirishini chegaralaydi, bunday holatdan tibbiyot amaliyotida hazm yo'li harakatini o'zgartirishda va gipertoniya kasalliklarini davolashda keng foydalaniladi.

Silliqliq muskullar avtomatiyasi. Silliqliq muskullarning skelet muskullaridan farq qiladigan xarakterli tomoni shuki, silliq muskul avtomatiya xossasiga egadir.

Me'da, ichak, o't pufagi, siydik yo'llari va boshqa bir qancha organlarning silliq muskullarini tekshirganda ularning o'z-o'zidan qisqarishi kuzatilgan.

Silliqliq muskullarning avtomatiyasi tabiati yurak muskullari avtomatiyasiga

o'xshash. Ichak devorining nerv chigallaridan xalos qilingan muskul bo'laklari ustidagi tajribalar avtomatiyaning miogen tabiatiga ega ekanligini isbot qildi. Ringer-Lokk eritmasiga shunday muskul bo'lagi solinganda ular avtomatik ravishda qisqara oladi. O'sha muskul bo'laklarida nerv hujayralarining yo'qligi gistologik tekshirishda aniqlangan.

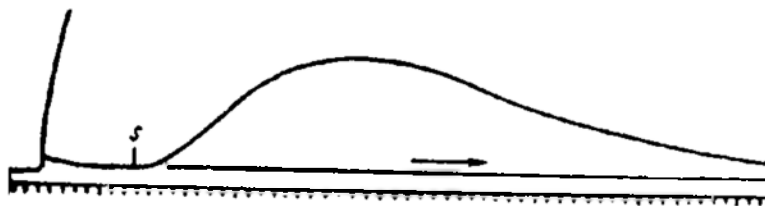
Silliq muskul tolalarida membrana potensialining quyidagi (o'z-o'zidan) spontan tebranishlari tafovut qilinadi: 1) depolyarizatsiyasining sust to'lqinlari – sikl uzunligi bir necha minut va amplitudasi 20 mv chamasi; 2) harakat potentsiallari yuzaga kelishidan oldin potensialning kichik tez-tez tebranishlari; 3) harakat potentsiallari.

Plastiklik – silliq muskulning yana muhim xossalardan biri bo'lib hisoblanadi, ya'ni cho'zilishdan keyingi o'z tarangligini o'zgartirmay saqlay olish qobiliyatidir.

Plastikligi kam skelet muskuli bilan plastik silliq muskul o'rtasidagi tafovutni aniqlash uchun ularga yuk osiladi, muskul yukning hisobiga cho'ziladi, shundan so'ng, yuklar olib tashlanadi. Yuk olingandan so'ng, skelet muskuli darhol qisqaradi, ya'ni dastlabki holatiga qaytadi. Bunga qarama-qarshi o'laroq, silliq muskul biror ta'sir tufayli faol ravishda qisqarmaguncha yuk olingandan keyin ham cho'zilganicha qolaveradi.

Plastiklik xossasi kovak a'zolar, masalan, qovuq devoridagi silliq muskullarning normal faoliyati uchun juda katta ahamiyatga egadir: qovuq devorlaridagi silliq muskullar plastik bo'lganligi uchun qovuq ozmi-ko'pmi to'lganda ichidagi bosim nisbatan kam o'zgaradi.

Xulosa qilib aytganda, silliq muskullarning plastikligi ichki a'zolarining normal faoliyat ko'rsatishlarini ta'minlaydi.



17-rasm. Baqa oshqozonining silliq muskuliga yakka ta'sir berilganda qisqarishi (o'ngda) va taqqoslash uchun boldir muskulini qisqarishi (chapda).

Silliq muskulning qisqarishi. Silliq muskulga berilgan yakka ta'sir kuchi katta bo'lganda silliq muskul qisqarishi mumkin. Bu muskulning yakka qisqarish yashirin davri skelet muskulnikiga qaraganda kattaroq bo'ladi, masalan, quyonning ichak muskullarida 0,25–1 soniyagacha yetadi. Muskulning qisqarish davri ham uzoqroq bo'ladi, masalan, baqa oshqozonida 1 daqiqagacha yetadi.

Silliq muskullarda qisqarish sekin ketadi, biroq kam berilayotgan stimullarga ham (baqa oshqozoni uchun minutiga 10–12 ta'sir yetarli) uzoq muddat turg'un qisqarib tura oladi, skelet muskuldagi tetanusni eslatadi. Muskulning bunday uzoq turg'un qisqarib turish chog'ida juda kam energiya sarflanadi, bu skelet muskulda yuz beradigan tetanusdagi asosiy xarakterli farqidir.

Silliq muskulning qisqarish mexanizmi skelet muskulning qisqarish mexanizmidan farq qiladi. Bu farq shunda ko'rinadiki, silliq muskul miozini ATF aza faolligini namoyon qila olishi uchun u fosforlangan holatida bo'lishi kerak.

Miozinning fosforlanishi va defosforlanishi skelet muskulida ham ro'y beradi, lekin bu muskulda miozinning ATF aza faolligini namoyish qilishi uchun fosforlanish muhim emas. Silliq muskullarda miozin fosforlanish mexanizmi quyidagicha amalga oshadi: Ca^{+2} ioni kalmodulin bilan birikadi (kalmodulin - Ca^{+2} ioni uchun retseptor oqsili). Hosil bo'lgan kompleks miozin zanjiridagi ferment kinazani faollaydi, bu o'z navbatida miozinning fosforlanish jarayonini katalizlaydi. Keyin aktin miozin tomon sirpanadi. Shuni aytish kerakki, silliq muskulning qisqarishini ishga tushiruvchi mexanizm bu Ca^{+2} ionining kalmodulin bilan kompleks hosil qilishidir, skelet va yurak muskullarida esa ishga tushiruvchi mexanizm asosida Ca^{2+} ionining troponin bilan birikishi yotadi.

II

MARKAZIY NERV TIZIMINING UMUMIY FIZIOLOGIYASI

Nerv tizimining asosiy funksiyasi tashqi va ichki muhitdan kelayotgan axborotlarni qabul qilish, ularni tahlil qilib, organizmni o'zgarib turuvchi tashqi muhit sharoitlariga uzluksiz moslashib borishini ta'minlash hisoblanadi. Markaziy nerv tizimi organizm a'zolarini o'zaro bir-biri bilan bog'laydi, ular faoliyatini mukammal boshqaradi. Nerv markazlaridan buyruq signallari alohida nerv tolalari orqali ijrochi a'zolar faoliyatini ta'minlaydi. Buyruq qanchalik to'g'ri bajarilganligi haqidagi axborot qayta bog'lanish tarziga ko'ra markazga borib uning ishini nechog'li maqsadga muvofiqligini bildiradi. Shunday qilib, markaziy nerv tizimi organizmdagi barcha jarayonlarni birlashtirib odam va hayvonlarni tashqi muhit bilan o'zaro aloqasini ta'minlovchi xulq-atvor reaksiyalarini belgilaydi.

Nerv tizimining refleks faoliyati. Markaziy nerv tizimi faoliyatining asosiysi reflekslar shaklida namoyon bo'ladi. Refleks deb, organizmni ta'sirlarga markaziy nerv tizimi ishtirokida bergan javob reaksiyasiga aytiladi. Reflekslar yordamida organizmning turli qismlari orasidagi o'zaro aloqa amalga oshadi, a'zolar faoliyati bir-biriga moslanadi va umuman olganda organizmni bir butun gormonik holatda doimo o'zgarib turuvchi tashqi muhit sharoitlariga moslashuvi ta'minlanadi.

Yangi eraning II asrida rim vrachi Galen nerv tizimi tuzilishini o'rganib odam harakatlarini ixtiyoriy va ixtiyorsiz guruhlariga ajratgan.

Buyuk fransuz mutafakkiri R. Dekart birinchi bo'lib, ixtiyorsiz harakatlarning refleks tabiatdaligini aytgan. Masalan, u barmoqqa igna sanchilganda sezgi uchlaridan qo'zg'alish nervlar orqali miyaga borib, u yerdan nervlar orqali muskullarga kelishini tushuntirib bergan. Dekart odamni ruhiy hayoti moddiy qonunlarga bo'ysunmaydi uni qandaydir boshqa kuch boshqaradi deb izohlagan. Bu Dekartning dualizmi edi.

18-asrda chex olimi I. Proxaska fiziologiyaga «refleks» atamasini kiritdi. Keyinchalik refleks ta'limoti rus olimi I.M. Sechenov tomonidan rivojlantirildi. U o'zining «Bosh miya reflekslari» asarida organizmdagi barcha harakatlar reflekslar asosida amalga oshadi, shu jumladan ruhiy jarayonlarning asosida ham reflekslar turadi deb aytgan.

Keyinchalik I.P. Pavlov shartli reflekslarni hosil qilish yo'li bilan hayvonlarning xulq-atvori ham reflekslar bilan bog'liqligini tajribada isbotlagan.

Reflekslar doimo refleks yoyida amalga oshadi. Refleks yoyi beshta elementlardan iborat bo'ladi (18-rasm).

Sezuvchi qism yoki retseptorlar maydoni qo'zg'alganda qo'zg'alish sezuvchi nervlar orqali markazga borib, u yerda tahlil qilinib tegishli javob reaksiyasi harakatlantiruvchi nerv tolalari orqali ishchi a'zoni funksional holatini o'zgartiradi. Demak, refleksni yuzaga keltiruvchi qo'zg'alishni bosib o'tgan yo'lga refleks yoyi deb ataladi.

Retseptorlar maydoni deganda retseptorlar bor terini, ko'zning to'r pardasini, bo'g'imning ma'lum bir yuzasi tushuniladi. Retseptor maydoni qo'zg'atilsa, shu maydon bilan bog'liq refleks reaksiyasi yuzaga chiqadi. Masalan, shox parda qo'zg'atilsa ko'zni yumish, burun bo'shlig'ini shilimshiq pardasi qo'zg'atilsa aksirish refleksi yuzaga keladi. Shunday qilib, retseptor maydoni deganda, refleks amalga oshirishda ishtirok etadigan sezuvchi nervlar boshlanadigan joy tushuniladi.

Turli sezgi tizimlarining retseptor maydonlari tananing har xil qismlarida joylashgan. Ko'rish – to'r pardada, eshitish kortiyev a'zoda va h. k.

Reflekslarning retseptor maydonlari ko'p hollarda bir-biriga o'tib ketadi. Bunda ular turli afferent nervlar bilan bog'lanadi. Reflekslarning retseptor maydonining kattaligi har xil bo'ladi. Bosh miya yarim sharlari po'stlog'i bilan bog'liq reflekslarning retseptor maydoni eng katta bo'ladi.



18-rasm. A – vegetativ, B – somatik refleks yoylari.

1. Sezuvchi qism-retseptorlar. 2. Markazga intiluvchi qism-sezuvchi – afferent nervlar. 3. Markaziy, oraliq neyron. 4. Markazdan qochuvchi, efferent neyron. 5. Ishchi a'zo-effektor.

Turli xil reflekslarning refleks yoyini hosil bo'lishida har xil sondagi neyronlar ishtirok etadi. Buni sxematik quyidagicha tasavvur etish mumkin (18-rasm).

Agar refleks yoyining hosil bo'lishida ikkita nerv hujayrasi ishtirok etsa, sezuvchi neyrondan qo'zg'alish bevosita harakatlantiruvchi neyronga o'tkaziladi, undan ishchi a'zoga beriladi. Bunday refleks yoyini monosinaptik refleks yoyi deyiladi (18-rasm). Uchta yoki undan ko'p neyronlar ishtirokida hosil bo'gan refleks yoylarini polisinaptik refleks yoylari deb ataladi. Deyarli ko'p hollarda qo'zg'alish afferent neyronidan efferent neyronga oraliq neyronlar orqali o'tadi. Oraliq neyronning mavjudligi tufayli bitta efferent neyron turli afferent neyronlardan axborotlarni qabul qilib olishi mumkin. Shu sababli bitta refleksni turli retseptor maydonlarini qo'zg'atib keltirib chiqarish mumkin. Afferent neyronni efferent neyron bilan ikkita va undan ko'p oraliq neyronlar orqali birikishi murakkab o'zaro aloqalarni amalga oshiradi. Bu o'z navbatida bir butun organizmni uzluksiz o'zgarib turuvchi tashqi muhit sharoitlariga moslashishini ta'minlaydi.

Reflekslarning sinflanishi. Odam va hayvonlarda juda ko'p reflekslar o'rganilgan. Barcha reflekslarni qaysidir bir xususiyatiga ko'ra alohida guruhlariga ajratiladi. Biologik ahamiyatiga ko'ra barcha reflekslarni *ovqatlanish, himoyalash, tusmollash-o'rganish, jinsiy* va boshqa reflekslarga bo'linadi. Individdni ovqatga bo'lgan ehtiyojini qondirishga yo'naltirilgan barcha harakatlarni ovqatlanish reflekslariga kiritiladi.

O'zini va o'ziga yaqinlarni jabrlanib qolishdan saqlovchi harakatlar – *himoya reflekslaridir.*

O'rganish reflekslari yordamida yangi narsa o'rganiladi. Jinsiy reflekslar o'ziga o'xshaganni yaratish va voyaga yetkazishga qaratiladi.

Retseptorlarning joylanish joyiga ko'ra – teri, ko'rish, eshitish, hidlash reflekslari mavjud. Bularning barini *ekstreoretseptorli reflekslar* deb ataladi; ichki a'zolaridagi retseptorlardan boshlanadigan reflekslarni *interoretseptorli*, muskul, pay va bo'g'imlardagi retseptorlar ishtirokida yuzaga keladigan harakatlarni *proprietseptorli* reflekslar deyiladi.

Reflekslarning javob reaksiyalariga ko'ra reflekslarni *harakatlantiruvchi va sekretor*, ya'ni shira ishlab chiqaruvchi reflekslarga bo'linadi. Harakatlanuvchi reflekslarda javob reaksiyasi muskul qisqarishi orqali amalga oshadi, sekretor – shira chiqaruvchi reflekslarda javob reaksiyasi bez to'qimalaridan suyuqlik chiqishi bilan ko'rinadi.

Refleksni amalga oshiruvchi nerv markazini markaziy nerv tizimining qaysi bo'limida joylashganligiga ko'ra reflekslarni *orqa miya, uzunchoq miya, o'rtamiya, miyacha, oraliq miya* va *po'stloq* reflekslariga bo'linadi.

Hosil bo'lishiga ko'ra reflekslarni *shartsiz* va *shartli* reflekslarga bo'linadi. Bu reflekslarning xususiyatlari keyinroq to'la bayon qilinadi.

Nerv markazlari va ulardan qo'zg'alishning o'tish xususiyatlari. Nerv markazi deganda, markaziy nerv tizimining turli darajalarida joylashgan organizmning funksiyasini boshqarishda o'zaro kelishib faoliyat ko'rsatadigan nerv tuzilmalari yig'indisiga aytiladi. Aniq bir refleksning amalga oshirishini tashkil qiluvchi markaziy neyronlar guruhi ham nerv markazi deyiladi. Nerv markazi tushunchasiga ham anatomik, ham fiziologik ma'no beriladi. Anatomik tasavvur qilinganda markaziy

nerv tizimining ma'lum joyida to'plangan neyronlar tushunilgan. U joyni elektr toki bilan qo'zg'atish yoki kesib tashlash orqali funksional ahamiyati aniqlanadi.

Surunkali tajribalar natijasida nerv markazi haqida tasavvur tobora kengayib borib, u yoki bu funksiyani amalga oshirishini ta'minlovchi neyronlar guruhlarini markaziy nerv tizimining turli darajalarida joylashgan bo'lib, har bir darajadagi nerv markazi amalga oshirilayotgan funksiyani qaysidir bir elementini ta'minlaydi. Shu sababli nerv markazi markaziy nerv tizimining kichik bir chegaralangan joy degan tasavvur o'rimga, fiziologik nuqtayi nazarda nerv markazi deganda – bu nerv elementlari guruhlarini funksional birikishidan hosil bo'lgan tuzilma tushunilib, uning maqsadi murakkab refleks faoliyatini bajarish hisoblanadi. Rus olimi A. A. Uxtomskiy bunday tuzilmani «yulduzlardan» iborat «yulduz» turkumi deb atagan. Bunday fiziologik birlashmaga misol qilib nafas markazini keltirishimiz mumkin, uning elementlari orqa, uzunchoq, o'rta, oraliq miyada va katta yarim sharlar po'stlog'ida joylashgan. Barcha elementlar birlashib bir-birlarini to'ldirib nafas tizimi ishini organizm holati va ehtiyojiga mos holda ishlashini tashkil etadi.

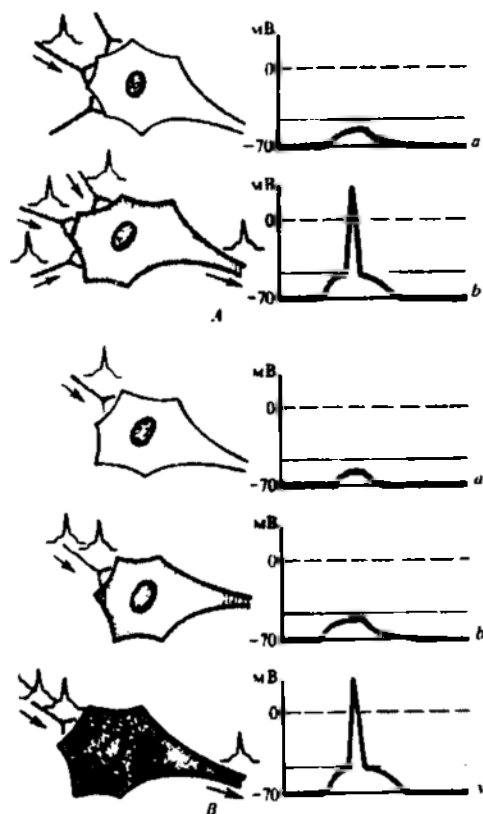
Nerv markazlari ishida bir qator umumiy xususiyatlar mavjud bo'lib, ularni o'rganish N. Ye. Vvedenskiy, Ch. Sherrington, A. A. Uxtomskiy va boshqalar tomonidan boshlangan. Ularning bu xususiyatlari asosan qo'zg'alish va tormozlanish jarayonlari bilan bog'liq. Nerv markazlarini hosil qiluvchi neyronlar zanjirining tuzilishi va sinapslardan qo'zg'alishning o'tishi markazning xossalari belgilaydi.

Qo'zg'alishning bir tomonlama o'tishi. Nerv tolasi afferent yoki efferent tola bo'lishiga qaramasdan qo'zg'alishni ikki tomonga o'tkazadi. Refleks yoyida qo'zg'alish retseptor neyrondan oraliq neyronlar orqali effektor neyronga qarab o'tadi.

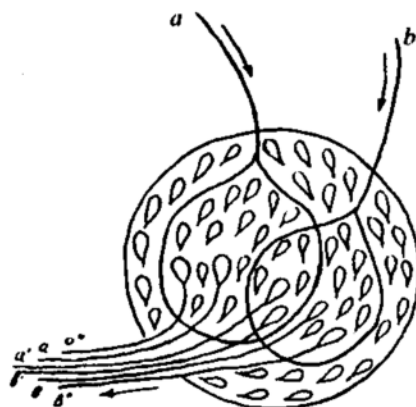
Nerv markazidan qo'zg'alishni bir tomonlama o'tishini orqa miya reflekslari misolida yaqqol ko'rish mumkin. Agar tajribadagi hayvonning orqa miya orqa ildizlari qirqilib markazga intilgan qismi qo'zg'atilsa, oldingi ildizlarda elektr potentsiallarini qayd qilish mumkin. Agar oldingi ildizlar qo'zg'atilsa orqa ildizlarda elektr potentsiallari yuzaga kelmaydi. Demak, nerv markaziga qo'zg'alishlar alohida yo'ldan kirib, alohida yo'ldan chiqib ketadi. Nerv markazlaridan qo'zg'alishning bir tomonlama o'tishi markazdagi neyronlarni bir-birlari bilan sinapslar orqali birikkanligi hisoblanadi. Sinapslar qo'zg'alishni bir tomonlama presinaptik membranadan postsinaptik membrana yo'nalishda o'tkazadi.

Qo'zg'alishning sekinlab o'tishi. Qo'zg'aluvchi retseptorlarni ta'sir etgandan keyin organizm javob reaksiyasini yuzaga kelishi uchun ketgan vaqt refleks vaqti deb ataladi. Bu vaqt ichida retseptorlar qo'zg'aladi, qo'zg'alish markazga intiluvchi nerv tolalari orqali markazga o'tkaziladi, qo'zg'alish markazdagi bir xil neyronlardan boshqa xil neyronlarga o'tkaziladi, qo'zg'alish markazdan qochuvchi nerv hujayralariga o'tkaziladi, qo'zg'alish markazdan qochuvchi neyronlardan ijrochi a'zoga o'tkaziladi va uning qo'zg'alishi natijasida refleks yuzaga keladi.

Refleks yoyida qo'zg'alishning o'tish tezligini aniqlash uchun orqa miya ildizlari bilan ishlash eng qulay hisoblanadi. Orqa miyaning orqa ildizini qirqib markaziy qismi qo'zg'atilsa o'sha segmentdagi oldingi ildiz taxminan 1,5 ms latent vaqtdan



19-rasm. Summatsiya:
A – fazodagi summatsiya;
B – ketma-ket
summatsiya.



20-rasm. Okklyuziya hodisalarini
tushuntirib beradigan chizma (Ch.
Sheringtongan). Doira ichida ko'p sonli
motor hujayralar tasvirlangan. Olti
hujayra o'zidan boshlanuvchi aksionlari
bilan ko'rsatilgan.

keyin javob reaksiyasini qayd etish mumkin. Bu reaksiyasini monosinapsli javob reaksiyasi deb ataladi. Keyinchalik polisinafsli javob reaksiyalari ham yuzaga keladi. Qo'zg'alishni refleks yoyida o'tish vaqtidan nerv tolalari orqali o'tishi uchun sarflangan vaqtni chiqarib tashlansa, markaziy sekinlanish vaqti topiladi.

Turli xil reflekslarni yuzaga kelish vaqti har xil bo'ladi. Masalan, tizza refleksini yuzaga kelishiga 20–24 ms vaqt ketadi. Shundan 3 ms vaqt qo'zg'alishni markazdan o'tishiga sarflanadi. Shunday qilib nerv markazlarida qo'zg'alishni o'tkazuvchi ketma-ket sinapslarning soni qancha ko'p bo'lsa, ular orqali qo'zg'alishning o'tishiga shuncha ko'p vaqt sarflanadi.

Qo'zg'alishlarning qo'shilishi, yig'ilishi (summatsiyasi). Qo'zg'alishlarning nerv markazida yig'ilishini birinchi marta 1863-yili rus olimi I.M. Sechenov aniqlagan. Qo'zg'alishlar nerv markazlarida yig'ilishining ikki turi bor: vaqtli va fazoviy. Ko'pchilik hollarda refleksni yuzaga keltirish uchun bitta ta'sir yetarli bo'lmaydi. Orqa miyali maymunda qadamlab yurish refleksini orqa oyoqlarini yakka kuchsiz ta'sirlash yo'li bilan yuzaga chiqarib bo'lmaydi. Ta'sirlash kuchini o'zgartirmasdan o'sha retseptor maydoni ketma-ket ritmik qo'zg'atilsa, orqa oyoqlarini navbatma-navbat bukib yozish reaksiyalarini ko'rishimiz mumkin. Bu *vaqtli yig'ilishga* misol bo'ladi.

Ketma-ket ta'sirlarga javob reaksiyasining yuzaga kelishini quyidagicha tushuntiriladi. Dastlabki ta'sir postsinaptik potentsialni keltirib chiqaradi, u neyronni qo'zg'atish uchun yetarli bo'lmaydi. Keyingi kelayotgan ta'sirlar soni talabga mos bo'lsa membrananing depolyarizatsiyasini kritik nuqtaga ko'taradi va neyronning qo'zg'alish reaksiyasini yuzaga chiqaradi (19-rasm).

Orqa miyali maymunlarda yurish refleksini pog'ona osti kuchi bilan retseptor maydonining bir necha joyini bir vaqtda qo'zg'atish orqali kuzatish mumkin, alohida bir joyga ta'sir etilsa refleks yuzaga kelmaydi.

Bir qancha joyni bir vaqtda pog'ona osti kuchiga teng qo'zg'atuvchilar yordamida ta'sirlashdan yuzaga kelgan javob reaksiyasi qo'zg'alishlarni *fazoviy yig'ilish* natijasi hisoblanadi. Fazoviy yig'ilishda turli joylardan kelayotgan ta'sirlar neyronning tanasiga alohida-alohida sinapslar orqali kelib membranasida yig'ilib uni qo'zg'atadi va tegishli javob reaksiyasini yuzaga chiqaradi.

Okklyuziya. Ikkita retseptor maydonini bir vaqtda qo'zg'atganda yuzaga kelgan javob reaksiyasining kattaligi alohida maydonlarni qo'zg'atish natijasida hosil bo'lgan javob reaksiyalarining qo'shilishidan hosil bo'lgan kattalikdan oz bo'ladi (20-rasm).

Bu hodisa mexanizmini quyidagicha tushuntiriladi. Birinchi retseptor maydondan kelayotgan signallar ular bilan bog'liq bo'lgan barcha neyronlarni qo'zg'atadi. Ikkinchi retseptor maydoni qo'zg'atilganda u bilan bog'liq neyronlar ham qo'zg'aladi. Biroq ayrim neyronlar ikkala retseptor maydoni bilan bog'langan bo'lganligi sababli, javob reaksiyasi algebraik yig'indidan oz bo'ladi. Nerv markazlaridagi bu hodisa *okklyuziya* deb ataladi.

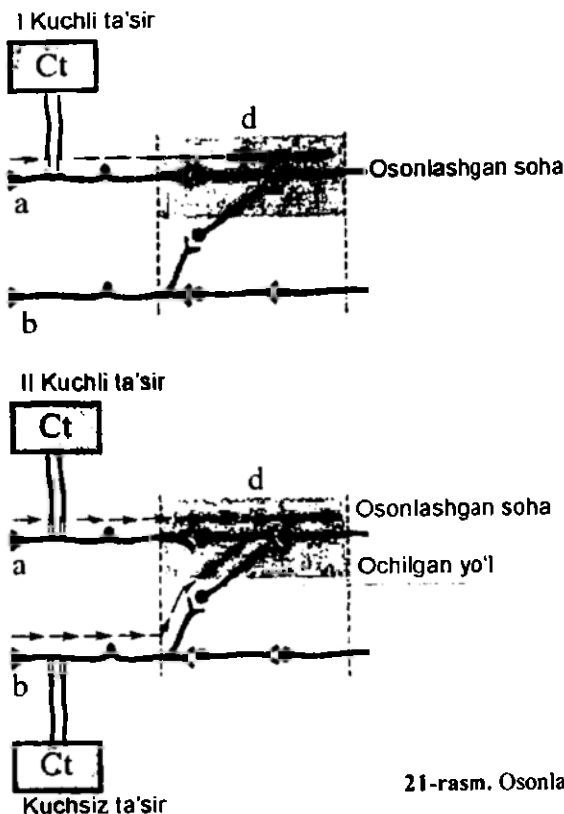
A va B – periferiyadan motor neyronlarga qo'zg'alishlar olib keladigan nerv tolalari. A tola yoki B tola maksimal ta'sirlanganda 4 neyrondan impulsning razryadlari vujudga keladi. Shu neyronlardan ikkitasi ikkala toladan qo'zg'aladi.

Qo'zg'alishlarni markazdan o'tishining yengillanishi (osonlanishi). Ayrim hollarda ikkita retseptor maydoni bir vaqtda qo'zg'atilsa javob reaksiyasining kattaligi retseptor maydonlarini alohida qo'zg'atishdan hosil bo'lgan javoblar

yig'indisidan katta bo'ladi (21-rasm). I ta'sir va reflektor yoyining qo'zg'alishi (a); b – qo'zg'almagan reflektor yoy; d – osonlashish sohasining shakllanishi; II – (b) reflektor yoyining qo'zg'atilishi va osonlashish sohasiga yangi «yo'l ochilish»i.

Rasmda ikkita retseptor maydoni keltirilgan, ularning har birini alohida qo'zg'atish refleksi yuzaga keltiradi. Retseptor maydonlaridan borayotgan tolalarning ayrimlari umumiy neyronlarda tugallangan. Alohida retseptor maydoni qo'zg'atilganda borayotgan ta'sirlar umumiy neyronlarni qo'zg'ata olmaydi. Natijada javob reaksiyasi kuchsizroq bo'ladi. Ikkala retseptor maydoni bir vaqtda qo'zg'atilsa ijrochi a'zoning javob reaksiyasi, retseptor maydonlarini alohida qo'zg'atishlari natijasidagi javob reaksiyasini arifmetik yig'indisidan ko'proq bo'ladi. Bu hodisa nerv markazidan yengillanish nomini oldi.

Posttetanik potentsiatsiya. Refleks javob reaksiyasining kattaligi undan oldingi ta'sirlashga bog'liq. Agar nervni kam chastotali impulslar bilan qo'zg'atsak tegishli darajadagi javob reaksiyasini kuzatamiz. Biroq shu nervni ko'p chastotali (300–600 imp. s) ta'sirlar bilan qo'zg'atib keyin yana kam chastotali dastlabki ta'sirlar bilan qo'zg'atsak, refleksning javob reaksiyasi dastlabki javobdan keskin ortiq bo'ladi. Bu hodisani posttetanik potentsiatsiya deb ataladi.

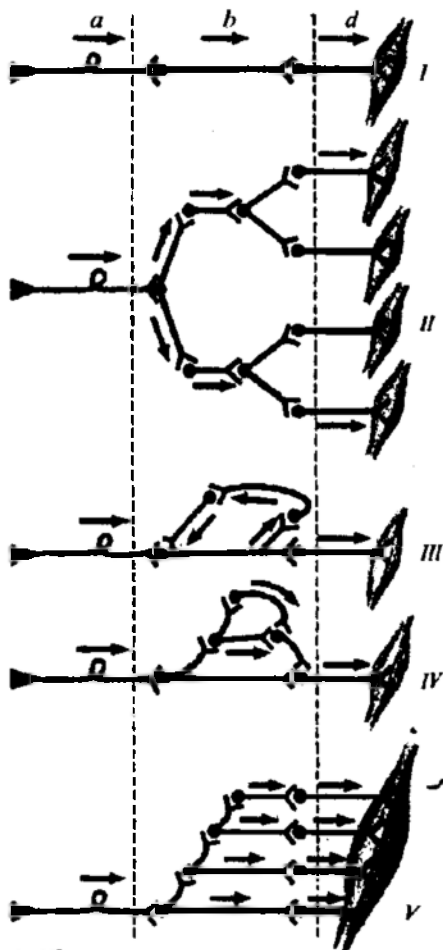


21-rasm. Osonlashish, «yo'l ochilish».

Qo'zg'atish ritmlarining transformatsiyalanishi. Nerv markazidan o'tayotgan impulslar o'z ritmini o'zgartira oladi. Nerv markazidagi neyronlarning ayrimlari yuqori chastota bilan javob bersa, ayrimlari past chastota bilan javob beradi. Ulardan ayrimlari esa impulslar ritmini kuchaytirib javob beradi. Impulslar sonini kamaytirish yoki orttirishni transformatsiya deyiladi. Transformatsiya natijasida nerv markazi bilan bog'liq funksiyaning optimal sharoitda amalga oshishi ta'min etiladi.

Buni quyidagi rasmdagi chizma bilan tushuntirish mumkin (22-rasm).

Faoliyat izi. Aksariyat hollarda qo'zg'atuvchining ta'sir qilish vaqtiga qaraganda refleksni javob reaksiyasi vaqti uzoqroq davom etadi. Qo'zg'atuvchining kuchi va ta'sir qilish vaqti qanchalik ko'p bo'lsa javob reaksiyasi shuncha uzoq davom etadi, ya'ni nerv markazi uzoqroq qo'zg'aladi. Hozirgi vaqtda ko'pchilik olimlar nerv markazida qo'zg'alishni uzoqroq davom etishini impulslarni markazdagi neyronlar zanjirida aylanish bilan izohlashmoqda.



22-rasm. MNSda neyronlar bog'lanishining turlari (spinal reflektor yoylari):
 I – reflektor yoyining to'g'ri chizmasi, II – neyronlar multiplikatsiyasi, III – neyron tuzog'i (neyron halqasining xotira asosi), IV – impulslar transformatsiyasini tashkil qiluvchi oraliq neyronlar nisbati, V – orqa miyaning boshqa segmentlaridagi neyronlarga ham impulslarning tarqalishi (irradiatsiya); a – sezuvchi, b – oraliq va d – harakatlantiruvchi neyronlar.

Chizmadan ko'rinib turibdiki retseptor maydoni qo'zg'algandan keyin, qo'zg'alish birinchi neyronni qo'zg'atadi, u o'z navbatida ijrochi a'zoni, qo'zg'atadi. Birinchi neyronning aksoni yon shoxlari orqali 2,3 neyronlarni qo'zg'atadi. Ikkinchi neyrondan qo'zg'alish birinchi va beshinchi neyronga boradi. Uchinchi neyrondan to'rtinchi neyronga boradi. To'rtinchi va beshinchi neyronlardan yana birinchi neyronga keladi. Shunday qilib, qo'zg'alish markazdagi neyronlar zanjirida aylanishi hisobiga nerv markazi qo'zg'algan holatda bo'ladi. Faoliyat izi markaz ishini yengillatish uchun muhim ahamiyatga ega.

Nerv markazlarining charchashi. Nerv tolalari nisbatan charchamaydi. Nerv markazlari esa juda tez charchaydi. Agar uzoq vaqt bitta harakatni to'xtovsiz takrorlasak, harakatlanish kuchi asta-sekin susayib oxiri to'xtab qoladi, ya'ni harakatni amalga oshirayotgan muskullar qisqarmay qoladi. Shu holatda muskulning o'zini bevosita yoki unga kelayotgan harakatlantiruvchi nerv qo'zg'atilsa muskul qisqaradi. Shundan ma'lum bo'layaptiki refleks yoyida charchash nerv markazida yuzaga keladi. Charchashni kelib chiqishini markazdagi sinapslardan qo'zg'alish o'tishining qiyinlashishi bilan tushuntiriladi. Bunga sabab mediator zaxiralarining ozayishi, hujayralarining energiya resurslarini kamayishi va postsinaptik membranani mediatorga sezgiriligining pasayishi deb ko'rsatish mumkin.

Turli nerv markazlarining charchash tezligi har xil bo'ladi. Tana holatini belgilaydigan tonik reflekslarning nerv markazlari eng sekin charchaydi. Ixtiyoriy tez harakatlarni boshqaruvchi nerv markazlari nisbatan tez charchaydi.

Nerv markazlarining tonusi. Ko'pchilik reflekslarning nerv markazlarini elektrofiziologik o'rganish natijalariga ko'ra tinch holatda ham markazning ayrim neyronlari qo'zg'algan holatda bo'ladi. Bunday holatni nerv markazlarining tonusi deb ataladi. Nerv markazi bilan bog'liq ijrochi a'zolarga efferent tolalar orqali siyrak impulslar borib turadi va ularni ham tonusi ta'minlanadi.

Nerv markazlari tonusining periferik a'zolarga ta'sirini baqalarda oson kuzatiladi. Orqa miyaning oldingi ildizlari kesilsa, baqaning oyoqlari ipga o'xshab osilib qoladi, muskullari bo'shashgan holatga tushadi. Bu orqa miyani muskullarga ta'siri yo'qolganidan darak beradi. Nerv markazlarining tonusi o'z navbatida retseptorlardan borayotgan afferent impulslar ta'sirida yuzaga keladi. Buni ham baqada kuzatishimiz mumkin. Agar baqa orqa miyasining oldingi ildizlarini butun qoldirib, orqa ildizlari qirqilsa periferiyadan borayotgan afferent impulsni to'xtab qolish sababli muskul tonusi yo'qoladi. Demak, afferent impuls nerv markazining tonusini ta'minlab, ijrochi a'zolarning tonusini ham ushlab turadi.

Uzunchoq miya, o'rta miya va oraliq miyadagi markazlarining muskullarni tonusiga ta'siri ayniqsa sezilarli. Mushuklarda bosh miya to'rt tepaligining oldingi do'mboqlari sohasidan qirqilsa yozuvchi muskullarning tonusi keskin ortib ketadi.

Oraliq miyani butun qoldirib, miya yarim sharlari olib tashlansa, hayvon muskullarining «mumga» o'xshash holati yuzaga keladi. Hayvonlarning oyoq va qo'llarini istalgan holatga solib, shu holatda soatlab charchamay turishini kuzatish mumkin. Bunday holatni plastik tonus deb ataladi.

Ayrim zaharlar ta'sirida gipnoz va kasalliklar davrida plastik tonus kelib chiqadi. Odamda plastik tonus nerv tizimining katalepsiya degan maxsus holatiga xos. Bu holatda odam qandaydir g'ayritabiiy tana holatida bir necha soatlab qotib qoladi.

Tonik reflekslar harakatlanishni amalga oshirishda muhim ahamiyatga ega.

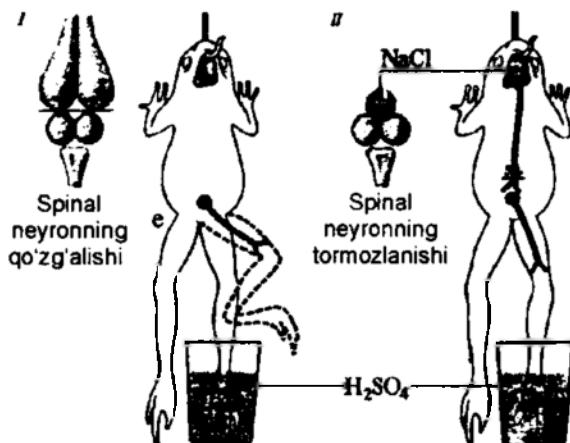
Nerv markazlarining ishiga ba'zi kimyoviy moddalarning ta'siri. Nerv markazlari qon va to'qima suyuqligining kimyoviy tarkibini o'zgarishiga juda sezgir. Nerv markaziga kislorod kelishining kamayishi juda tezda uning qo'zg'aluvchanligi yo'qotadi va nerv hujayralarining o'lishiga olib keladi. Buni bosh miyada qon quyilishidagi o'zgarishlarda ko'rish mumkin.

Strixnin degan modda nerv markazlarining qo'zg'aluvchanligini tormozlovchi sinapslarning faoliyatini to'xtatish hisobiga orttiradi. Xloroform va efir dastlab nerv markazlari qo'zg'aluvchanligini orttiradi, so'ng pasaytiradi. Apomorfina asosan qusish markazini, lobelin-nafas, bosh miya markazini qo'zg'atadi. Korozol bosh miya po'stlog'ini harakatlantiruvchi bo'limini qo'zg'atib epilepsiyaga xos poytortishni keltirib chiqaradi va h. k.

Har xil nerv markazlarining kimyoviy moddalarga sezgirligi turlicha. Masalan, kislorodning 5–6 minut yetishmasligi po'stloq hujayralarining o'lishiga olib keladi, miya o'zani hujayralari kislorod yetishmasligiga 15–20 minut chidasa, orqa miya neyronlari 20–30 minut qon oqishi to'xtagandan keyin ham funksiyalari qayta tiklaydi.

Markaziy nerv tizimida tormozlanish hodisasi. Adashgan nervni kuchli qo'zg'atilsa yurak urishlar to'xtashini, kuchsizroq qo'zg'atilganda yurak urishlari soni kamayganligini aka-uka Veberlar 1845-yilda tajribada ko'rsatgan. Bu tormozlanish jarayonini fiziologiyada birinchi aniqlanishi edi. Tormozlanish nerv tizimidagi faol jarayon hisoblanib, qo'zg'alish ta'sirida boshqa qo'zg'alish yo'qqa chiqariladi. Harakatlarni koordinatsiyalashda, vegetativ funksiyalarni boshqarishda, oliy nerv faoliyati jarayonlarini amalga oshirishda tormozlanish markaziy nerv tizimida muhim ahamiyatga ega. Markaziy nerv tizimida tormozlanish hodisasini ko'rsatuvchi I.M. Sechenovning buyuk tajribasi quyidagicha o'tkazilgan. Baqa bosh miyasini ochib ko'ruv bo'rtiqlarini osh tuzi kristali bilan qo'zg'atilsa orqa miya reflekslarining tormozlanishi kuzatiladi (23-rasm).

23-rasm. «Sechenov tormozlanishi».
Tajriba chizmasi: I – miya yarim sharlari olib tashlangan baqada refleks vaqtini aniqlash, II – ko'ruv do'mbog'i sohasiga NaCl kristali qo'yilgandan so'ng, refleks vaqtining uzayishi.

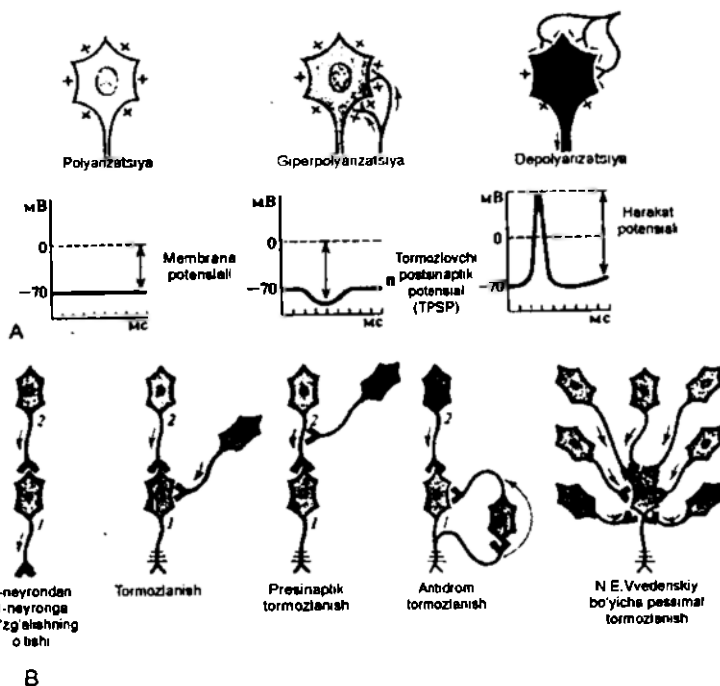


Tormozlanish hodisasi keyinchalik markaziy nerv tizimining deyarli barcha bo'limlarida mavjudligi tajribalarda aniqlandi.

Masalan, sutemizuvchilarda oraliq miyaning retikulyar formatsiyasi qo'zg'atilganda bosh miya yarim sharlarida tormozlanish yuzaga keladi. Dumli tanani qo'zg'atish bir butun organizmni tormozlaydi, boshlangan ixtiyoriy harakatlar to'xtab qoladi, turli analizatorlardan kelayotgan signallarni qabul qilish buziladi.

Bosh miya yarim sharlar po'stlog'i, po'stloq osti tuzilmalariga to'xtovsiz tormozlovchi ta'sir ko'rsatib turadi.

Markaziy nerv tizimida qo'zg'alish va tormozlanish jarayonlari orasida kurash ketadi. Bu kurash natijasida yo'q'alg'ish holati yoki markaziy tormozlanish holati yuzaga keladi.



24-rasm. A – Neyronning ehtimoliy holatlari;
B – MNSdagi taxmin qilingan tormozlanish turlari.

Tormozlanish jarayonining mexanizmiga qarab postsinaptik, presinaptik, pessimal va qo'zg'alishdan keyingi tormozlanish turlari farqlanadi. Tormozlanish jarayonining rivojlanishida tormozlovchi neyronlarning ahamiyati katta.

Tormozlovchi neyronlar qanchalik kuchli qo'zg'alsa, uning aksoni tugagan membrana shuncha kuchli giperpolyarizatsiyalanadi. Bitta neyron ham

qo'zg'atuvchi, ham tormozlovchi sinapslar joylashadi. Agar tormozlovchi sinapslardan ta'sirlar qo'zg'atuvchi sinapslardan oldin neyronga kelsa, qo'zg'alish samarasi tormozlanish samarasiga nisbatan sust rivojlanadi yoki mutlaqo rivojlanmaydi. Markaziy nerv tizimida postsinaptik membranani giperpolyarlovchi yoki tormozlovchi mediatorlik vazifasini aminokislotalar, serotonin va gamma-aminomoy kislota bajaradi (24-rasm).

Presinaptik tormozlanish. Postsinaptik tormozlanish jarayoni ochilgandan keyin, tormozlanish jarayoni doimo postsinaptik membrananing giperpolyarlanishi bilan bog'liq, bo'lmasdan qo'zg'atuvchi sinapslar faoliyatining susayishi bilan bog'liq holda yuz berishi aniqlanadi. Bu holat akson-akson sinapslarida yuz beradi.

Presinaptik tormozlanish akson presinaptik qismining depolyarizatsiyalanishi natijasida u yerdan o'tayotgan qo'zg'alish kuchi susayib unga ajraladigan mediatorning miqdori ozayadi. Agar akson kuchli depolyarizatsiyalansa undan qo'zg'alish mutlaqo o'tmay qoladi (24-rasm).

Pessimal tormozlanish. Sinapsga yuqori chastotali impulslar kelib tursa, postsinaptik membrana kuchli depolyarizatsiyalanib ta'sirlarga javob bera olmay qoladi. Bunday tormozlanishni adabiyotlarda Vvedenskiy bo'yicha tormozlanish deb ham ataladi. Pessimal tormozlanish markaziy neyronlarning haddan tashqari qo'zg'alishidan himoya qilib turadi.

Qo'zg'alishdan keyingi tormozlanish. Kuchli qo'zg'alishdan keyin neyron membranasi dastlabki holatigacha qaytmasdan undan ortiqroq, ya'ni giperpolyarlanadi. Buni iz giperpolyarizatsiyasi deb ataladi. Shunday holatda kelayotgan ta'sirlarga javoban hosil bo'layotgan qo'zg'aluvchi postsinaptik potensial membrana depolyarizatsiyasini kritik nuqtagacha yetkaza olmaydi, natijada tarqaluvchi qo'zg'alish yuzaga kelmaydi.

Tormozlovchi neyronlar. Bu neyronlar markaziy nerv tizimining turli bo'limlarida topilgan. Ularga misol qilib orqa miyadagi Renshou hujayralarini ko'rsatish mumkin. Orqa miyani harakatlantiruvchi neyronlarining aksonlari yon shoxlari orqali Renshou hujayralariga birikadi. Renshou hujayralarining aksonlari o'sha harakatlantiruvchi neyronlarda tugaydi. Harakatlantiruvchi hujayrada hosil bo'lgan qo'zg'alish to'g'ri yo'l orqali muskulga boradi, yon shoxlari orqali esa tormozlovchi neyronni qo'zg'atadi. Tormozlovchi neyron sinaps orqali harakatlantiruvchi hujayrani tormozlaydi. Bu turdagi tormozlanishni qaytar tormozlanish deb ataladi (24-rasm).

Refleks jarayonlarining koordinatsiyasi. Organizmda sodir bo'ladigan har qanday harakat turli xil reflekslarni o'zaro bir-biriga ta'siri natijasi hisoblanadi.

Markaziy nerv tizimidagi neyronlar va nerv jarayonlarining o'zaro kelishib, uyg'unlashib ishlashini *koordinatsiya* deb ataladi.

Reflekslar o'zaro ta'sirining morfologik asosi nerv tizimida oraliq neyronlarning mavjudligi hisoblanadi. Oraliq neyronlar bir nechta refleks yoylari yo'llari tarkibiga kirishi mumkin.

Reflekslarni o'zaro ta'siri natijasida javob reaksiyasi kuchayishi yoki susayishi mumkin.

Masalan, og'iz bo'shlig'idagi tagtil va ta'm bilish retseptorlarini qo'zg'atilsa,

so‘lak ajarlalish refleksi kuchayadi va yutish refleksi hamda nafas olish refleksini tormozlaydi.

Reflekslarning o‘zaro uyg‘unlashuvi yoki koordinatsiyalanishi bir qator mexanizmlar orqali amalga oshadi.

Konvergensiya. Ko‘p hollarda turli nerv yo‘llari orqali kelayotgan qo‘zg‘alish impulsari bitta oraliq yoki efferent neyronga keladi. Ya‘ni bitta neyronga konvergensiyanadi. Markaziy nerv tizimida konvergensiya jarayonining mavjudligi turli yo‘llardan kelayotgan axbortni bir joyga to‘planishi, organizmni zarur javob reaksiyasini tayyorlashni osonlashtiradi. Nerv markazlarining okklyuziya yig‘ilish va osonlanishi xususiyatlari konvergensiya jarayoni bilan bog‘liq.

Qo‘zg‘alishlarning irradiatsiyalanishi. Nerv markaziga kelayotgan ta’sirlar kuchli va uzoq davom etsa, o‘sha markazdagi neyronlamigina qo‘zg‘atib qolmasdan, boshqa markazlardagi neyronlarni ham qo‘zg‘atadi. Markaziy nerv tizimida qo‘zg‘alishni shu tariqa tarqalishini *irradiatsiya* deb ataladi.

Nerv jarayonlarining markaziy nerv tizimida tarqalishi irradiatsiyalanish tartibsiz to‘lqinsimon bo‘lmasdan, tanlab tarqalish xususiyatiga ega. Masalan, bosh miyasizlantirilgan baqa yetarli darajada sovitilsa va uning bir oyog‘i elektr toki bilan qo‘zg‘atilsa dastlab baqa o‘sha oyog‘ini bukadi, keyin ikkinchi oyog‘ini, undan so‘ng, qo‘zg‘atilayotgan oyog‘i tomondagi oldingi oyog‘ini va eng oxiri qarama-qarshi tomondagi oldingi oyog‘ini harakatlantiradi.

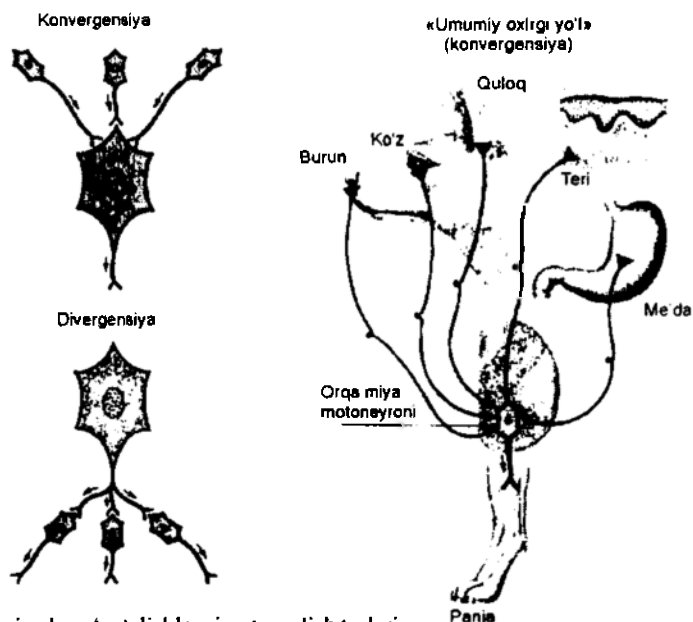
Markaziy nerv tizimida qo‘zg‘alishning irradiatsiyalanib ketishga tormozlovchi Renshou hujayralari to‘sqinlik qiladi.

Resiprok (payvasta) innervatsiya. I.M. Sechenov va V. V. Pashutin (1865) tananing bir tomonidagi nerv to‘plamlari qo‘zg‘atilganda qarama-qarshi tomondagi refleks reaksiyalarining tormozlanganligini kuzatishgan. Qo‘zg‘alish va tormozlanishni bunday resiprok aloqasi keyinchalik rus olimi V. N. Vvedenskiy, ingliz olimi Ch. Sherrington va boshqalar izlanishlari uchun turtki bo‘ldi.

Ch. Sherrington bosh miyasizlantirilgan hayvonning orqa miyasida yurishda ishtirok etuvchi muskullarning markazlarida resiprok aloqalarni kuzatdi. Masalan, orqa miyali mushukning oyoq terisi elektr toki bilan qo‘zg‘atilsa oyog‘ini bukadi, ya‘ni bukuvchi muskullar qisqaradi, shu vaqtda yozuvchi muskullar bo‘shashadi. qarama-qarshi oyog‘ida esa yozuvchi muskullar qisqarib bukuvchi muskullar bo‘shashadi. Bu hodisani quyidagicha tushuntirish mumkin; bir oyoqni bukib muskullarning markazi qo‘zg‘alganda yozuvchi muskulning markazi tormozlanadi, ikkinchi oyoqni yozuvchi muskullar markazi qo‘zg‘alib, bukuvchi muskullarning markazi tormozlanadi.

Qo‘zg‘alish va tormozlanish jarayonlarining resiprok aloqasini markaziy nerv tizimining barcha bo‘limlarida kuzatiladi.

Induksiya. Nerv markazlari orasidagi o‘zaro bir-biriga ta’siri induksiya tarziga asoslanadi. Induksiyaning bir vaqtda va ketma-ket shakllari mavjud. Bir vaqtda yuzaga keladigan induksiya manfiy va musbat bo‘ladi. Manfiy induksiya kuchli shovqinni bosh miya yarim sharlari ko‘ruv po‘stlog‘i faolligining susayishini misol qilish mumkin yoki ayrim odamlarda kuchli shovqin og‘riqni susaytirgani kuzatilgan.



25-rasm. Orqa miyada qo'zg'alishlarning tarqalish turlari.

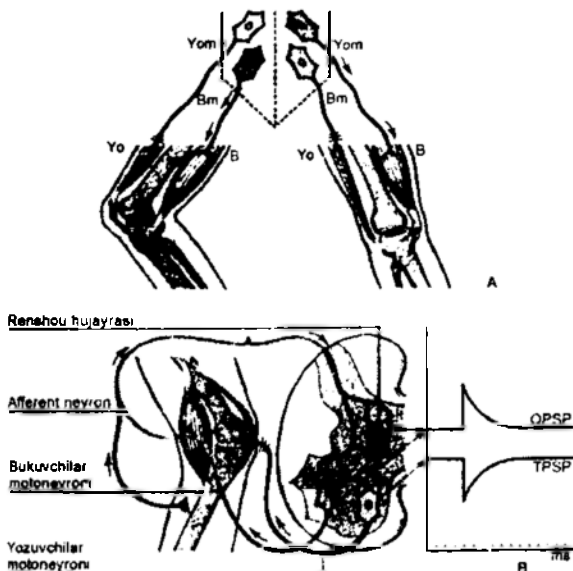
Musbat induksiyada o'zaro ta'sir qilayotgan markazlarning faolligi ortadi. Masalan, shirin hidlardan nafas olish hidlov markazining faolligini oshiradi, shu vaqtda ayirish analizatorlar neyronlarining faolligi ortadi.

26-rasm. Retsiprok tormozlanish (Ch. Sherrington bo'yicha, 1897).

A – oyoqlarning holati (o'ng oyoq bukilgan, chap oyoq yozilgan);

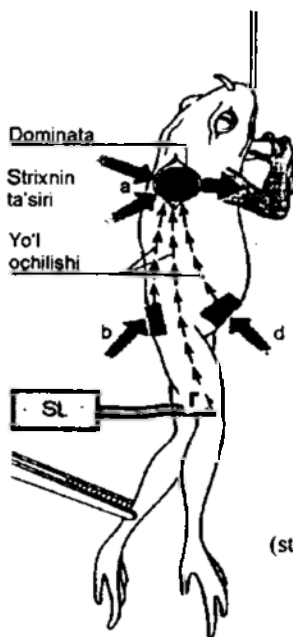
B – tormozlanishning taxmin qilingan mexanizmi (bukuvchi muskulga borgan qo'zg'alish bir vaqtning o'zida Renshou hujayrasi orqali yozuvchi muskullar motoneyronini tormozlaydi).

Yom – orqa miyadagi yozuvchi muskullar markazi, Bm – bukuvchi muskullarning orqa miyadagi markazi, Yo – yozuvchi muskullar, B – bukuvchi muskullar.



Musbat ketma-ket induksiyada tormozlangan markaz qo'zg'aladi, manfiy ketma-ket induksiyada esa aksincha bo'ladi.

Dominanta. Dominanta so'zi rus olimi A. A. Uxtomskiy tomonidan 1923-yili fiziologiya faniga kiritilgan. Markaziy nerv tizimida qaysidir bir nerv markazi boshqa markazlardan faoliyatda ustunlik, ya'ni dominantlik qiladi.



27-rasm. Dominanta prinsipi (A. Uxtomskiy bo'yicha 1923-y.);

a – oldingi oyoqlar bukuvchi markazlari dominantligi (strixnin ta'sir qilinganda), b, d, e – retseptiv maydonlari qo'zg'atilganda dominantlikning kuchayishi.

Dominant markaz yuqori qo'zg'aluvchanlikka ega bo'lib, turg'un va davomli qo'zg'algan bo'ladi. Dominant markaz o'zidan kuchsizroq qo'zg'algan markazlardan qo'zg'alishni o'ziga tortib olish xususiyatiga ega. Natijada dominant markaz bilan bog'liq funksiya kuchayadi. Masalan, och hayvon ovqatlanayotganda terisining xohlangan joyi elektr toki bilan qo'zg'atilsa, og'riqdan qochish o'miga ovqatlanishni tezlatadi. Ekzogen endogen va sun'iy dominantlar bo'lishi mumkin. Sovuq sharoitda baqalar orqa oyoqlarini tanasiga iloji boricha yopishtirib olishadi. Shunday sharoitda baqaga har qanday tashqi ta'sir oyoqlarini yanada kuchliroq bukushiga olib keladi. Buni ekzogen dominanta deb ataladi.

Bahor oylarida jinsiy gormonlar ta'sirida erkak baqalar oldingi oyoqlari bilan urg'ochilarni quchoqlash refleksi kuchayadi. Shunday holatda baqa terisi ta'sirlansa himoyalaniish o'miga dominant quchoqlash refleksi kuchayadi. Bunday dominant holat jinsiy gormonlarni oldingi oyoqlaridagi muskullarni boshqaruvchi nerv markaziga ta'siri natijasida kelib chiqadi. Buni endogen dominanta deb ataladi.

Bosh miya yarim sharlar po'stlog'ining oldingi oyoqni harakatlantiruvchi qismi

o'zgarmas tokni anodi bilan ta'sir qilib, sun'iy dominantani keltirib chiqarish mumkin. Shunday holatda xohlagan oyoqni qo'zg'atilsa o'ziga xos javob reaksiyasi kelib chiqmasdan anod toki ta'sir qilayotgan oldingi oyoq harakatga keladi.

Umumiy oxirgi yo'l. Organizmning turli javob reaksiyalarini kelib chiqishida orqa miyaning bir guruh motoneyronlari ishtirok etadi. Bu holatni Ch. Sherrington harakat reaksiyalarining «umumiy oxirgi yo'li» deb atadi. Orqa miyaning bir guruh motoneyronlari turli xil reflekslarni amalga oshishida qatnashadi. Masalan, yurish, ma'lum bir tana holatini ushlab turish, himoyalash reaksiyalari bir guruh motoneyronlar ishtirokida yuzaga keladi. Bularning barchasi bir guruh motoneyronlar bir nechta refleks yoyi tarkibiga kirishini ko'rsatayapti. Ch. Sherrington umumiy oxirgi yo'l tarzini oddiy voronkaga o'xshatgan. Voronkaning keng qismidan axborot kirib tor qismidan chiqib ketadi.

Markaziy nerv tizimida sezuvchi neyronlarning harakatlantiruvchi neyrondan 5 marta ko'pligi umumiy oxirgi yo'l tarzining morfologik asosi hisoblanadi. Nerv, markaz bilan bog'liq a'zoning ehtiyojidan kelib chiqib markaz o'zining funksiyasini o'zgartirishi mumkin. Nerv markazining bu xususiyatini A. Bets «plastiklik» deb atadi. Agar itni operatsiya qilib diafragma va oyoq'iga borgan nervlari kesilib almashtirib tikilsa, ya'ni diafragma nervining markaziy qismi oyoq nervining periferik qismiga va oyoq nervini diafragma nervining periferik qismiga ulansa, ma'lum vaqt o'tgandan keyin diafragma va oyoqning harakati to'la tiklanadi. Demak, diafragma va oyoq harakatini boshqaruvchi nervlarning markazlari o'z funksiyalarini ular bilan bog'liq a'zolar ehtiyojiga sozladilar.

III

MARKAZIY NERV TIZIMI (XUSUSIY QISM)

Markaziy nerv sistemasi yagona va puxta mexanizm bo'lib, ishlaydi. Shu tufayli odatdagi fiziologik sharoitda turli ta'sirlarga javoban organizm ko'rsatadigan reaksiyalar xulq-atvor (yurish-turish)ning integratsiyalangan yaxlit butun aktlariga o'xshaydi. Shunday har bir aktda uch komponent: *sensor (sezuvchi)*, *motor (harakatlantiruvchi)* va *vegetativ* komponentlarni ajratish mumkin. Retseptorlardan markaziy nerv sistemasiga impulslar kelishi sensor komponentini ta'minlaydi, motor komponentni skelet muskullari yuzaga chiqaradi va motoneyronlarning impulsleri boshqaradi, vegetativ komponent ichki a'zolar faoliyatini, tomirlar diametri, moddalar almashinuvi va gavda to'qimalari funksiyalari holatini boshqarilishdan iborat. Organizmning sensor va motor funksiyalari ko'pincha birlashtirilib, *somatik funksiyalar* deb ataladi.

Markaziy nerv tizimining funksiyalarini tekshirish usullari.

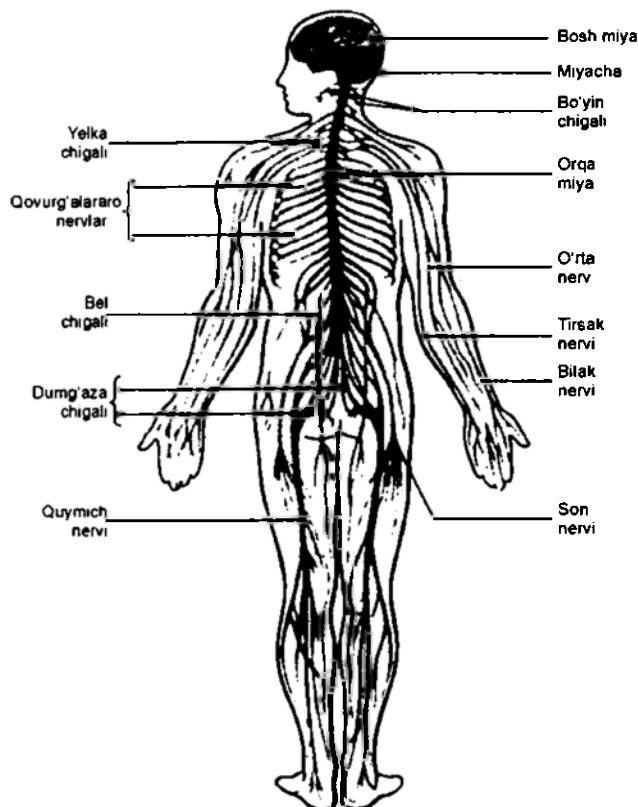
Olib tashlash (ekstirpatsiya) va qirqib qo'yish. Markaziy nerv sistemasining turli qismlari olib tashlash (ekstirpatsiya) va qirqib qo'yish usullari eksperimental-fiziologik tadqiqotlarda qadimdan qo'llanib kelayotgan usullardir. Ular bosh miya bilan orqa miyadagi har xil bo'limlarning funksional ahamiyati to'g'risida bir qadar

ma'lumot beradi va o'tkir tajribalardan ham, xronik tajribalarda ham qo'llanaveradi. Shu usullardan foydalanib, fiziolog operatsiyadan keyin markaziy nerv sistemasining qaysi funksiyalari yo'qolishini va qaysi funksiyalari saqlanishini bilib oladi.

Miyani ko'ndalanggiga qirqib markaziy nerv sistemasining yuqoriroqdagi qismlari funksiyasi ham o'rganiladi. Masalan, markaziy nerv sistemasining pastroqdagi bo'limlaridan ajratilgan (uzunchoq miya sohasidan qirqilgan) bosh miyaning elektr faolligini va ajratilgan (oraliq miya sohasidan qirqib qo'yilgan) katta yarim sharlarni elektr faolligini F. Bremer o'rgangan.

Olib tashlash va qirqib qo'yish usullari – markaziy nerv tizimidek murakkab va nozik tuzilgan mexanizmga ta'sir etishning g'oyat qo'pol usullaridir. Eksperimentator bu usulni tatbiq etganda bir qancha hodisalarga duch keladi, ana shu hodisalar operatsiyadan keyin kuzatiladigan natijalarni baholashda to'sqinlik qiladi. Dastlabki kunlarda operatsion jarohat (to'qimalarning kesilishi, yallig'lanishi, og'riq) markaziy nerv tizimining funksiyalarini susaytiradi. Keyinchalik miyaning qirqilgan yoki olib tashlangan joyida yamoq to'qimasi o'sib, tevarak-atrofdagi nerv to'qimasiga salbiy ta'sir ko'rsatadi. Masalan, katta yarim sharlarning ayrim

qismlari olib tashlanganda yamoq hosil bo'lishi va uning salbiy ta'sir ko'rsatishi sababli ba'zan tutqanoq (epilepsiya) tutadi.



28-rasm. Markaziy va periferik nerv tizimlari.

Miyaning katta qismlarini olib tashlash bilan bir qatorda nerv markazlariga mahalliy (cheklangan) shikast yetkazish ham qo'llaniladi. Ilgari shu maqsadda igna sanchish yoki skalpel urish kabi mexanik shikastlar yetkaziladi. Hozir nerv markazlariga shikast yetkazish uchun miyaga ingichka elektrodlar kiritilib, o'zgaras tok beriladi va to'qimalar shu tariqa elektroliz yo'li bilan yemiriladi. Shuningdek, miyaning turli bo'laklari muzlatib qo'yiladi yoki termokoagulyatsiya qilinadi. Markaziy nerv sistemasining kichik bir qismiga shikast yetkazish uchun, yana tashqaridan kuchli fizik omil aniq yo'naltiriladi, shu omil ta'sirida nerv sistemasi yemiriladi.

Markaziy nerv tizimining muayyan qismlarini yemirish uchun rentgen nurlari yoki ultratovush tebranishlari bir necha kambar qalin tutam qilinib, bir nuqtaga yo'naltiriladi. Shu maqsadda rentgen naychalari yoki ultratovush generatorlari hayvon boshi tepasida shunday joylashtiriladiki, ulardan chiqayotgan elektr nurlari yoki ultratovush tebranishlari quvvatli bo'lib, va tor bir nuqtaga yo'nalib, miyaning muayyan bir nuqtasida to'planadi. Miya to'qimasining bir kub millimetr va hatto undan ham kichikroq bo'lagiga shu tariqa yetkazish mumkin.

Ultratovush ta'siriga mielin pardalari ko'proq sezgir bo'ladi, shu sababli nerv yo'llariga shunday ta'sir etiladiki, unda nerv hujayralari shikastlanmaydi.

Markaziy nerv tizimining aniq muayyan qismlarini yemirish uchun kuchli sinxrotsiklotron yordamida olingan proton nurlanishining kambar tutamlari ham qo'llanilgan (tutamning diametri qilday ingichka bo'lishi mumkin). Proton nurlanishini ma'lum jadallikda bo'lganda teri va suyak to'qimasi shikastlanmagani holda shu nurlanishga anchagina sezgir nerv to'qimasi yemirilaveradi.

Miyaning turli qismlarini olib tashlash, nerv yo'llarini qirqib qo'yish va ayrim nerv markazlarining yolg'iz o'zini yemirish usullari hayvonlar ustidagi tajribadagina emas, odamda neyroxirurgiya klinikasida davolash tadbirlari sifatida ham qo'llaniladi. Bunday operatsiyaning natijalari ko'pincha fiziologiya uchun ham muhim ma'lumotlar beradi.

Ta'sir etish usuli.

Elektr bilan ta'sir etish. Elektr bilan ta'sir etish metodikasi markaziy nerv sistemasining funksiyalarini tekshirishda asosiy usullardan biri hisoblanadi. Bosh miya katta yarim sharlari po'stlog'ining muayyan qismlariga kuchsiz elektr toki berilganda hayvonlarning turli harakat reaksiyalari yuzaga chiqishini 1870-yilda Frintch bilan Gitsig, so'ngra V. Ya. Danilevskiy, V. M. Bexterev va boshqa ko'p tadqiqotchilar ko'rsatib berishdi. Katta yarim sharlarning muayyan qismiga ta'sir etish yo'li bilan ayrim muskul guruhlarini qisqartirish va hatto bir muskulning yakka qisqarishlarini yuzaga chiqarish mumkin.

Elektr bilan ta'sir etish usuli hayvonlar ustidagi tajribada sinab ko'rilgach, odamdagi neyroxirurgiya operatsiyalari ham tatbiq etildi. Xirurg shu metodikadan foydalanib, bosh miya po'stlog'ining turli qismlari qanday funksional ahamiyatini aniqlaydi. Bunday operatsiyalar vaqtida bemor mahalliy og'riqsizlantirish sharoitida bo'lib, es-hushi saqlangani uchun elektr bilan ta'sir etish vaqtida qanday sezzilar kelib chiqayotganini aytib bera oladi. Elektrodlar katta yarim sharlar po'stlog'ining

qaysi qismiga qo'yilishiga qarab, odam gavdasining turli qismlarida issiq, sovuq, sanchish, jimirlash sezgilarini, shuningdek, yorug'lik, tovush, hid sezgilarini payqab oladi. Sezgi xarakteri *modalligi* miyaning ta'sirlanadigan joyiga bog'liq.

Kimyoviy ta'sir etish. Markaziy nerv sistemasining funksiyalarini o'rganish uchun kimyoviy ta'sir etish usulini birinchi marta I.M. Sechenov o'zining tajribasida tatbiq etgan va ko'ruv do'mboqlari sohasiga NaCl kristalini qo'yib ta'sir etilganda spinal reflekslar tormozlanishini isbot etgan.

Orqa miya bilan bosh miyaning turli qismlariga kimyoviy ta'sir etish uchun ko'p tadqiqotlarda har xil moddalar, masalan, tirishtiradigan moddalar, narkotiklar va shu kabilarning mahalliy ta'siridan foydalaniladi. Neyrofiziologik tadqiqotlarda strixnik yuborish usuli ayniqsa keng qo'llaniladi.

Shu maqsadda sathi bir necha kvadrat millimetr keladigan bir parcha filtr qog'ozini strixnin eritmasiga ho'llab, miyaning ochilgan yuzasiga qo'yiladi yoki shu eritmadan bir tomchisi po'stloq ostidagi yadrolarga yoki miya stvoliga kiritiladi. Strixnin tormozlovchi sinapslarni zaharlab qo'yadi, shunga ko'ra afferent impulsarga javoban reflektor reaksiyalar keskin darajada oshadi. Dyusser-Debarenn sensor funksiyalari joylashishini aniqlash uchun *strixnik uzatish usulini* tatbiq etgan. Katta yarim sharlar po'stlog'ining muayyan bir qismi zaharlanganda yoki strixnin eritmasi ko'ruv do'mboqlarining turli qismlariga kiritilganda miyaning strixnindan zaharlangan qismlariga impuls yuboradigan teri bo'laklaridan tagtil sezgirlik oshadi.

So'nggi yillarda markaziy nerv tizimiga turli moddalarni kiritish uchun *elektroforez mikroinyeksiyasi* degan usul qo'llanilmoqda. Tekshiriladigan nerv markaziga shu maqsadda tekshiriladigan eritma to'ldirilgan juda ingichka mikropipetka kiritiladi. Pipetka teshigi juda tor bo'lgani uchun yuza tortish kuchlari eritmaning qaytib chiqishiga to'sqinlik qiladi; shu sababli moddani to'qimaga kiritish uchun elektroforez usuli qo'llaniladi. Mikropipetkaning kengroq tashqi uchiga bir elektrod kiritiladi, pipetkaning ikkinchi uchi esa gavda yuzasiga taqaladi. Kuchsiz o'zgarma tokni elektrodlardan o'tkazib, pipetkaga to'ldirilgan modda eritmasi to'qimaga qiritiladi. Bu modda kation bo'lsa, mikropipetkadagi elektrod anodga ulangan taqdirdagina u (modda eritmasi) to'qimaga kiradi. Modda anion bo'lsa, mikropipetka ichidagi elektrod katodga ulangan taqdirdagina u (modda eritmasi) to'qimaga kiradi.

Stereotaksis texnikasi. Elektrodlar, mikropipetkalar, miniatura holdagi termoparalar va bosh mikroasboblarni ichkarida yotgan miya strukturalariga aniq kiritish uchun stereotaksis texnikasi tatbiq etiladi. U neyrofiziologik tadqiqotlarning imkoniyatlarini ancha kengaytirib yuboradi.

Stereotaksis usuli bosh miyadagi turli tarkibiy qismlarning kalladagi muayyan qismlarga nisbatan joylashuvini batafsil anatomik tekirishishga asoslanadi. Miya tarkibiy qismlarining joylashishi uch koordinatali maxsus sistemada ifodalanadi, shu sistemadan foydalanib, ayrim nerv markazlarining fazodagi o'rni aniqlanadi. Usulning nomi grekcha stereos (hajmli) va taksis (joylashud) so'zlaridan olingan. Usulni anatom D. M. Zernov birinchi marta 1889-yildayoq taklif etgan, so'ngra uni neyroxirurg V. Xorsley va injener R. Klark, ulardan keyin esa S. Renson mukammal ishlab chiqqan.

Elektrofiziologik usullar. Markaziy nerv sistemasidagi turli bo'limlarning holati va faoliyatini o'rganishda bioelektr hodisalarini qayd qilish yo'li bilan ayniqsa qimmatli natijalar olingan. Bunday tadqiqotlar hayvonlar ustidagi o'tkir tajribalarda ham, surunkali tajribalarda ham, shuningdek, odamdagi neyroxirurgiya operatsiyalarda va tashxisli muolajalarda ham o'tkaziladi. Bularning hammasida elektrodlar tatbiq etiladi. Ular bosh terisiga yoki bosh miya orqa miyadagi biror bo'limning ochilgan yuzasiga qo'yiladi. Ichkariroqdagi nerv markazlariga elektrodlar stereotaksis apparatlari yordamida yaqinlashtiriladi.

Tadqiqotning vazifasiga qarab elektrodlar o'lchovi va shakli har xil bo'lishi mumkin. Elektr potentsiallarini hujayralarining cheklangan bir guruhidan ajratib olish kerak bo'lsa, qalinligi bir necha mikron keladigan metallar yoki shisha elektrodlar qo'llaniladi. Metall elektrodlar uchidan tashqari hamma qismi lok qoplangan ingichka simdan iborat; shisha elektrodlar KSI ning uch molyar eritmasi to'ldirilgan mikropipetkalardir. Elektr potentsiallari monopolyar, shuningdek, bipolyar yo'l bilan ajratib olinadi. Monopolyar yo'lda bir elektrod markaziy nerv tizimining tekshiriladigan qismiga yaqinlashtiriladi, ikkinchi – kattaroq elektrod esa birinchi elektroddan uzoqqa, odatda teri yuzasiga joylashtiriladi. Bipolyar yo'lda ikkala elektrod markaziy nerv tizimining tekshiriladigan qismiga qo'yiladi.

Markaziy nerv tizimining holatini tekshirish uchun uning ba'zi kasalliklarida hozir bemor miyasining turli qismlariga bir talay ingichka oltin yoki platina simlar – elektrodlar kiritiladi, bu elektrodning uchlari kalla yuzasiga chiqarib qo'yiladi. Shu yo'l bilan miyaning turli qismlaridagi elektr faolligining xarakteriga qarab, patologik o'choq joylashishi haqida fikr yuritiladi (Grey Uolter, N. P. Bextereva). Shundan keyin miyaning zararlangan qismiga sim elektrod kiritib, o'zgaras kuchli tok beriladi va patologik o'choq shu tariqa elektroliz yo'li bilan yemiriladi.

Markaziy nerv sistemasi elektrofiziologik usullar bilan tekshirilganda fon yoki spontan elektr faolligi qayd qilinadi va uning turli afferent ta'sirlar bilan o'zgarishi aniqlanadi. Pereferiyaga impuls olib boriladigan, markazdan qochuvchi nervlarda yoki markaziy nerv sistemasining bir bo'lagidan boshqa bo'laklariga impuls o'tkazuvchi markaz ichidagi o'tkazuvchi yo'llarda elektr impulsatsiya ham o'rganiladi.

Tashqaridan biror ta'sir bo'lmaganda ham markaziy nerv sistemasining hamma bo'limlarida *fon elektr faolligi* kuzatiladi. Shu sababli bu elektr faolligini ko'pincha *spontan elektr faolligi* deb atashadi. U doimo ro'y beruvchi ritmik elektr tebranishlarida namoyon bo'ladi. Baqaning uzunchoq miyasidan elektr potentsiallarini ajratib olgan I.M. Sechenov shu spontan tebranishlarni birinchilardan bo'lib aniqlagan edi. Chastotasi sekundiga 10 dan 40 gacha bo'lgan va amplitudasi hujayradan tashqariga elektrod qo'yishda 100 *mkv* keladigan elektr potentsiallari ayirmasining tebranishlari nerv markazlarining spontan faolligi uchun xarakterlidir. Markaziy nerv sistemasining holatiga qarab tebranishlar chastotasi va amplitudasi o'zgaradi.

To'lqinsimon elektr faolligi – neyronlar va sinapslarda ro'y beruvchi har xil elektr jarayonlarining yig'indi ifodasidir. Shuning uchun elektr faolligini tekshirishga

asoslanib, miyaning tekshirilayotgan tarkibiy qismidagi intim jarayonlarni aniq tasavvur qilib bo'lmaydi.

30-yillardan boshlab, E. Edrian ishlaridan keyin, retseptorlar yoki afferent nervlar ta'sirlanganda ro'y beruvchi afferent impuls'larga javoban markaziy nerv sistemasining muayyan qismi – orqa miya, miyacha, ko'ruv do'mboqlari, katta yarim sharlar po'stlog'ining turli qismlarida kelib chiqqan elektr reaksiyasi keng tadqiq etilmoqda. Bu elektr reaksiyasi *yuzaga chiqarilgan potentsial* deb ataladi. Yuzaga chiqarilgan potentsiallarni qayd qilib, miyaning turli tarkibiy qismlariga axborot o'tadigan yo'llarni va ta'simi qabul qiluvchi sensor sistemalar joylashishini yetarlicha aniq tekshirish mumkin.

Retseptorlarning muayyan guruhidan afferent impuls'lar oladigan nerv markazlarida yuzaga chiqarilgan potentsiallar amplitudasi kattaroq, latent davri esa kaltaroq bo'ladi.

Shu nerv markazlarida yuzaga chiqarilgan potentsiallar birlamchi javoblar deb ataladi. Afferent nervga yakka elektr stimuli berilganda turli nerv markazlarida ro'y bergan birlamchi javoblarning egri chiziqlari ko'rsatilgan. Xarakterli birlamchi javob qoida o'laroq 400–600 *mkv* amplitudali ikki davrli potentsialdan iborat. Avval 10–12 *msek* uzunlikdagi musbat tebranish qayd beradi. Birlamchi potentsiallar muayyan mintaqaga tarqaladi, muayyan sensor signallari keladigan mintaqani shu tufayli aniq bilish mumkin. O'sha mintaqadan (*Maksimal faollik fokusidan*) uzoqlashgan sayin ajratib olinadigan potentsiallar xarakteri o'zgaradi: javobning latent davri uzayadi, ayrim fazalarning amplitudasi kamayadi, uzunligi oshadi, qo'shimcha tebranishlar kelib chiqadi.

Afferent nerv turli vaqt oralig'ida ketma-ket ikki elektr stimuli bilan ta'sirlanganda birlamchi javoblarni qayd qilib, birlamchi javob ajratiladigan neyronlardagi refrakter davr uzunligini o'lchash mumkin. Turli nervlar yoki retseptorlar turli izchillik bilan ta'sirlansa, neyronlarning bir guruhiga har xil impuls'lar kelishini aniqlash, ya'ni afferent yo'llar konvergentsiyasi bor-yo'qligini bilish mumkin. Har xil afferent signallarni qabul qiluvchi neyronlarning o'zaro ta'sirini ham shu usulda o'rgansa bo'ladi.

Kaltaroq latent davr bilan ro'y beruvchi javoblardan tashqari, nerv markazlarida, jumladan katta yarim sharlar po'stlog'ining turli sohalarida *ikkilamchi javoblar* deb ataladigan kechroq ro'y beruvchi bir qancha javoblar kuzatiladi. Ikkilamchi javoblar, qoida o'laroq, murakkabroq konfiguratsiyasi va uzunroq latent davri bilan birlamchi javoblardan farq qiladi. Ular narkoz berilmagan hayvonlarda ayniqsa ravshan qayd qilinadi.

Ayrim neyronlar faolligini va sinapsdan impuls o'tish mexanizmini o'rganish uchun hujayra ichidagi potentsiallarni mikroelektrodlar yordamida ajratib olish usuli qo'llaniladi.

Orqa miya. Orqa miya ikkita asosiy vazifani: *reflektor vazifa* va *o'tkazuvchi yo'l vazifasini* bajaradi. Orqa miyaga teri yuzasidagi eksteroretseptorlardan, tana bilan qo'l-oyoqning proprioretseptorlaridan va visseroretseptorlaridan impuls'lar kelib turadi (adashgan nervlar orqali markaziy nerv sistemasiga keluvchi

visseroretseptiv impulslar bundan mustasno). Orqa miya barcha skelet muskullarini innervatsiyalaydi, bosh miya nervlaridan innervatsiyalanadigan bosh muskullarigina bundan mustasno. Orqa miya gavdadagi barcha murakkab harakat reaksiyalarini yuzaga chiqarishda qatnashadi. Ulardan ko'plari orqa miyaning reflektor vazifani bajarish natijasi bo'lishi mumkin, boshqa reaksiyalar esa markaziy nerv sistemasining yuqoriroqdagi bo'limlari yuzaga chiqaradigan reflekslar natijasida kelib chiqadi. Bu holda orqa miya faqat impulsni o'tkazuvchi yo'l hisoblanadi.

Retseptorlardan orqa miyaga keluvchi axborot orqa miyaning orqa va yon qismlaridagi ko'pgina o'tkazuvchi yo'llar orqali miya o'zanining markazlariga o'tadi va miyacha hamda katta yarim sharlar po'stlog'iga yetib boradi. Markaziy nerv sistemasining yuqoriroqdagi bo'limlaridan orqa miyaga esa impulslar oldingi va yon ustunlarning o'tkazuvchi yo'llari orqali keladi: bu impulslar orqa miya oraliq va motor neyronlarini qo'zg'atadi yoki tormozlaydi, natijada skelet muskullari va ichki a'zolarining faoliyati o'zgaradi. *Orqa miyaning o'tkazuvchi yo'l funksiyasi* muhim funksiya bo'lib, periferik retseptorlardan bosh miyaga va undan effektor apparatlarga impuls o'tkazishda katta ahamiyat kasb etadi.

Orqa miya ildizlarining funksiyalari. Orqa miya ildizlaridan o'tuvchi nerv tolalari orqa miyani periferiya bilan bog'laydi. Afferent impulsni o'sha ildizlar orqali orqa miyaga kiradi va undan periferiyaga efferent impuls ketadi. Orqa miyaning ikkala tomonidan 31 juftdan oldingi va orqa ildizlar bor.

Orqa miya ildizlarining vazifalari qirqib qo'yish hamda ta'sir etish usullari bilan aniqlangan va bioelektr potentsiallarini qayd qilish yo'li bilan tasdiqlangan. Orqa miyaning oldingi ildizlarida markazdan qochuvchi, efferent tolalar, orqa ildizlarida esa markazga intiluvchi afferent tolalar bor. Bu orqa miya ildizlarida efferent tolalarining taqsimlanish qonuni yoki Majandi qonuni deb atalgan (tegishli mushohadani fiziolog Majandi birinchi marta tasvir etgan).

Baqa yoki boshqa har qanday hayvonning barcha oldingi ildizlari bir tomonlama qirqib qo'yilgach, gavdaning tegishli tomonidagi reflektor harakatlar yo'qoladi-yu, ammo sezuvchanligi saqlanadi. Orqadagi ildizlarni qirqib qo'yishdan keyin harakat qobiliyati yo'qolmaydi, ammo tegishli ildizlardan innervatsiyalanadigan gavda qismlarida sezuvchanlik yo'qoladi.

Oldingi va orqadagi ildizlarning funksional ahamiyatini I. Myuler yaqqol isbot etgan. U baqa orqa miyasining bir tomondagi oldingi ildizlarini, ikkinchi tomondagi orqa ildizlarini (keyingi oyoqlar shu ildizlardan innervatsiyalanadi) qirqib qo'ydi. Gavdaning oldingi ildizlari qirqib qo'yilgan tomonidagi oyoq shalvirab qoldi, shu oyoqqa ta'sir etilganda esa gavdaning boshqa qismlari, jumladan qarama-qarshi oyoq harakatlanaveradi. Orqadagi ildizlar qirqib qo'yilgan ikkinchi tomondagi oyoq esa gavdaning boshqa qismlariga ta'sir etilganda harakatga keladi-yu, o'ziga ta'sir etilganda qimirlamay turaveradi, chunki undagi sezuvchanlik batamom yo'qolgan edi.

Skelet muskullarining motor nervlaridan tashqari, boshqa va efferent nerv tolalari: tomirlarni harakatlantiruvchi va sekretor tolalari, shuningdek, silliq

muskullarga boruvchi tolalar oldingi ildizlardan o'tishi keyinchalik ko'rsatib berildi. Ularning hammasi efferent tolalar bo'lgani uchun bu tolalarning mavjudligi Majandiy qonuniga zid kelmaydi.

Oldingi ildizlarga ta'sir etilganda ko'pincha og'riq sezilishi yuzaki qarashda paradoksal omilga o'xshaydi. Ammo bu omil Majandiy qonuniga zid kelmaydi, chunki orqadagi ildizlardan o'tuvchi tolalardan bir qismi oldingi ildizlarga burilib, orqa miya pardalariga boradi va ularni sezuvchi nerv oxirlari bilan ta'minlaydi. Boshqa hamma afferent nervlar kabi, ular ham orqa miyaga uning orqadagi ildizlari orqali kiradi. Orqadagi ildizlardan bir nechtasini qirqib qo'yib va shundan keyin tegishli oldingi ildizlarga ta'sir etib, bunga ishonish mumkin: ayni vaqtda *qaytar sezuvchanlik* degan og'riq sezgilari kuzatilmaydi.

Oldingi ildizlar tarkibiga kiradigan tolalar oldingi shoxlardagi motor hujayralarning, shuningdek, orqa miyaning ko'krak segmenti bilan bel sigmentidagi yon shoxlarda joylashgan va vegetativ nerv sistemasiga kiradigan hujayralarning aksonlaridan iborat. Orqadagi ildizlarni hosil qiluvchi tolalar umurtqalararo spinal gangliylardagi bipolyar hujayralarning o'siqlaridir.

Orqa miya ildizlaridan o'tuvchi tolalar o'zidan boshlanadigan neyronlarning tanalari qayerda yotganligi quyidagi tajribalar bilan aniqlanadi: orqa miya ildizlari qirqib qo'yiladi yoki kulrang moddasining ma'lum bir qismiga shikast yetkaziladi, bir necha kundan keyin esa gistologik preparatlar tayyorlab, nerv tolalarining ayniganligi (degeneratsiyasi) qayd qilinadi.

Orqa miyaning orqa ildizi orqa miya tugunining pastrog'idan qirqib qo'yilsa, periferiyaga boruvchi tolalar ayniydi, o'sha tugunning yuqorirog'idan qirqilganda esa orqa miyaga kiruvchi tolalar ayniydi. Orqa miya tuguni sohasidagi nerv tolalari aynimaydi, bu orqa ildizlarning tolalari o'zidan boshlanadigan nerv hujayralarining tanalari shu yerda ekanligidan guvohlik beradi. Oldingi ildizlarning tolalari qaysi bosqichda qirqib qo'yilishidan qat'i nazar, shu qirqilgan joydan periferiyaga tomon ayniydi, oldingi yoki yon shoxlarga shikast yetkazilganda ham bu tolalar ayniydi. Bu oldingi ildizlardan o'tuvchi tolalar o'zidan boshlanadigan neyronlarning tanalari oldingi yoki yon shoxlarda joylashganligini ko'rsatadi.

Orqa miya ildizlarida impulsni turlicha tezlik bilan o'tkazuvchi har xil (yo'g'on, ingichka) nerv tolalari bor.

Orqa ildizlardagi yo'g'on (12–22 mkm) tolalar A α tipga mansub bo'lib, muskul duglarining yadro xaltasidan va paylardagi Goldji tanachalaridan keladigan afferent impulsni o'tkazuvchi yo'llar hisoblanadi. Shu tolalardan o'tuvchi impulslar muskulning cho'zilishiga javoban ro'y beruvchi miotatik reflekslarni yuzaga chiqaradi. O'rtacha yo'g'onlikdagi (5–12 mkm) tolalar A α va A β tipga mansub bo'lib, orqadagi ildizlardan o'tadi, ular tagtil retseptorlardan va yadro xaltasidan chetdagi (periferiyadagi) muskul duglarining retseptorlaridan boshlanadi. Bunday tolalar kavak ichki azolari (qovuq, meda, ingichka va yo'g'on ichak, to'g'ri ichak va h. k.)ning retseptorlaridan ham boshlanadi. A α va A β tipdagi afferent tolalar mexanoretseptorlardan impuls olib keladi. Bu tolalar orqa miyaga kirgach, orqa ustunlarga o'tib orqa miyaning yuqoriroq va pastroq segmentlaridagi kulrang

moddada joylashgan kiritma (komissural) neyronlarga kollateral beradi. Bu guruhning ozgina afferent tolalaridan o'tuvchi impulslar orqa miyaning bir talay neyronlarini qo'zg'ata oladi. Retseptorlardan ma'lum bir miqdori ta'sirlanganda, masalan, barmoqqa igna sanchilganda muskullarning katta bir guruhi shu tariqa qisqarib, qo'l yoki oyoqning bukulishiga sabab bo'ladi. Orqadagi ildizlarning eng ingichka (diametri 2–5 mkm) tolalari A» tipga mansub bo'lib, termoretseptorlardan va og'riq retseptorlardan impulslar olib keladi. Og'riq retseptorlardan keluvchi impulslar S tipga mansub tolalar (mielinsiz ingichka tolalar) orqali ham orqa miyaga kiradi.

Oldingi ildizlardan ham turli tipdagi efferent nerv tolalari o'tadi. Ularda shunday tolalar bor: 1) yo'g'on tolalar (diametri o'rta hisobda 16 mkm) Aα mansub bo'lib, skelet muskullarga impulslar olib keladi; 2) ingichka tolalar (diametri o'rta hisobda 8 mkm) Aα tipga mansub bo'lib, muskul dugining qisqaruvchi elementlarini innervatsiyalaydi va 3) preganglionar simpatik tolalar, V tipga mansubdir.

Orqa ildizlar qirqib qo'yilgach, sezuvchanlik yo'qolishi bilan bir qatorda, harakat funksiyasi ham buziladi. Orqa miyaning barcha orqa ildizlarini ikkala tomondan qirqib qo'yib (ular itning keyingi oyoqlarini innervatsiyalaydi), oldingi ildizlari beshikast qoldirilsa, hayvon operatsiyadan keyingi dastlabki vaqtda shu oyoqlari bilan yura olmaydigan bo'lib, qoladi. Bir necha vaqt o'tgach sezuvchanlikdan mahrum bo'lgan keyingi oyoqlar yana harakatga keladi-yu, bu harakat anormal: shart-shurt, keskin bo'ladi; keyingi oyoqlar haddan tashqari qattiq bukilib, yoziladi. Bunday harakatlar *ataktik harakatlar* deb ataladi. Ular odam orqa miyasining ko'tariluvchi yo'llar shikastlanadigan kasalliklarida ham uchraydi (*orqa miya ataksiyasi*).

Avvalo harakat apparatining retseptorlaridan, ya'ni proprioretseptorlardan, shuningdek, terining eksteroretseptorlaridan miyaga afferent impulslar kelmay qolishi sababli harakatlar koordinatsiyasi buziladi. Harakatning har bir muayyan paytida harakat apparatining holati haqida axborot kelmay qolishi shunga sabab bo'ladiki miya harakatni kontrol (nazorat) qilish, harakat xarakterini baholash va biror harakatning barcha bosqichlarida unga tuzatishlar kiritish qobiliyatidan mahrum bo'ladi. Garchi efferent impulslar miyadan muskullarga borib, ularni qisqartira olsa ham, bu jarayon nazorat qilinmaydi va boshqarilmaydi, chunki *qaytar bog'lanish* yo'q, busiz esa harakatlarni boshqarish, aniq va tekis harakatlarni bajarish mumkin bo'lmaydi. Shuning uchun ham qo'l terisiga sovuq ta'sir etgan yoki retseptorlarni falaj qiladigan zahar – kokain teri ichiga kiritilgan sezuvchanlikning kamayishi yoki yo'qolishi, ya'ni anesteziyadan keyin qo'lning aniq harakatlarini talab etadigan biror harakatlari, masalan, pianino chalish yoki xat yozish buziladi. Sezuvchanlikning yo'qolishi bundan tashqari, muskul tonusining susayishiga sabab bo'ladi.

Oldingi va orqa ildizlar tolalarining periferiyada taqsimlanishi. Ch. Sherrington ildizlarni kesib qo'yib o'tkazgan tajribalarida ko'rsatib berilganidek, orqa miyaning har bir segmentidan har tomonda bittadan orqa ildiz boshlanadi, shu segment gavdaning uchta ko'ndalang bo'lagi – metamerini innervatsiyalaydi (bir metamer orqa miyaning segmentiga mos keladi, ikkinchisi uning ustida,

uchinchisi ostida yotadi). Har bir metamer orqa miyaning ustma-ust o'tuvchi uchta ildizidan sezuvchi tolalar oladi. Shu sababli bir ildiz qirqib qo'yilganda hayvonning tegishli metameridagi sezuvchanlik to'la yo'qolmaydi. Bordi-yu, barcha orqa ildizlarining bittasidan boshqa hammasi orqa miya bo'ylab qirqib qo'yilsa, sezuvchanlik bir metamerda emas, uchta metamerda saqlanadi, shu bilan birga o'rta metamerdagi sezuvchanlik deyarli o'zgarmay turaveradi, qo'shni metamerdagi sezuvchanlik esa birmuncha pasayadi. Bu ma'lumotlar shundan guvohlik beradiki, periferiyada afferent nerv tolalarining tarqalish zonaları bir-birini yopib o'tadi. Bu so'nggi vaqtda elektrofiziologik tadqiqotlarda isbot etildi. Gavdaning yonma-yon uchta metameridagi teriga ta'sir etilgan hadeb bir orqa ildizda afferent impulslar oqimi kuzatilishi o'sha tadqiqotlarda ko'rsatib berildi.

Rasmdagi harf va raqamlar orqa miya segmentlarini ko'rsatadi: S – bo'yin, T – ko'krak, L – bel, S – dumg'aza segmentlari.

Odam terisidagi segmentar sezuvchanlik innervatsiyasining taqsimlanish sxemasi ko'rsatilgan.

Harakat sistemasiga kelganda, segmentar innervatsiya faqat qovurg'a aro muskullar uchun isbot etilgan. Qolgan muskullar bir necha metamerga mansub bo'lib, bir necha ildizdan o'tuvchi toladan innervatsiyalanadi.

Spinal shok. Hayvonlar ustidagi tajribalarda orqa miyani turli bosqichlarda to'la yoki qisman qirqib qo'yib, uning reflektor funksiyasi o'rganiladi.

Sutemizuvchi hayvonlarda orqa miyani mumkin qadar yuqoridan qirqib qo'yib (4–5 bo'yin segmentining ro'parasidan qirqib qo'yish mumkin) hayvonning uzoq vaqt omon qolishiga erishsa bo'ladi. Orqa miyani bu segmentlarining yuqorisidan qirqib qo'yish natijasida nafas olishi to'xtab, hayvon o'lib qoladi, chunki bu holda diafragma nervlarining orqa miyadagi (spinal) yadrolariga nafas markazidan impulslar kelmay qoladi. Orqa miya 4 – buyin segmentining pastrog'idan qirqib qo'yilsa, diafragmal tipdagi nafas olish saqlanib qoladi (diafragma nervi 3 – 4 bo'yin segmentidan boshlanadi), shu sababli o'pka ventilyatsiyasi yetarli hajmda ro'y berishi mumkin. Orqa miya yuqoriroqdan qirqib qo'yilganda faqat sun'iy nafas oldirish yo'li bilan hayvonni o'limdan saqlab turish mumkin.

Orqa miya ko'ndalanggiga to'la qirqib qo'yilgach spinal shok keliib chiqadi. *Spinal shok* shundan iboratki, orqa miyaning qirqib qo'yilgan joyidan pastroqdagi barcha nerv markazlarining qo'zg'aluvchanligi juda ham pasayadi va reflektor funksiyalari susayadi. Orqa miyaning qirqib qo'yilgan joyidan yuqoriroqdagi nerv markazlari esa ishlayveradi. Masalan, orqa miya diafragma nervining chiqqan joyidan salgina pastroqdan qirqib qo'yilsa, shu joydan pastdagi nerv markazlari yuzaga chiqaradigan spinal reflekslar (orqa miya reflekslari) susayadi. Shu bilan birga diafragmaning nafas harakatlari davom etaveradi. Aftidan, uzunchoq miyadagi nafas markazi diafragmani innervatsiyalovchi motoneyronlarga ritmik impulslar yuborishni davom ettiradi. It orqa miyasi bo'yin segmentlarining ro'parasidan qirqib qo'yilgach, tana va qo'l-oyoqning ta'sirlanishiga javoban ro'y beruvchi barcha harakat reflekslari yo'qoladi, shuningdek, siydik chiqarish va defekatsiya kabi biror reflektorlar ham yuzaga chiqmaydi, tomirlarning kengayishi sababli arterial bosim

29-rasm. Odam orqa miyasidagi orqa ildizlar nerv tolalarining taqsimlanish chizmasi (Forsterdan).

pasayib ketadi, bu orqa miyadagi tomir harakatlantiruvchi markazlarning shok bo'lish natijasidir. Operatsiya qilingan itda skelet muskullarining reflektor qisqarishlari bir necha soatdan keyin tiklana boshlaydi: arterial bosim bir necha kundan keyin normal darajaga keladi: siydik chiqarish va defekatsiya reflekslari bir necha haftadan keyin tiklanadi: og'rituvchi ta'sirga javoban arterial bosimning ko'tarilishidan iborat tomir toraytiruvchi reflekslar paydo bo'ladi. Xuddi, shuningdek, odamning pichoqlanishi yoki o'q tegishi natijasida (tekkan o'q yoki metall parchalari va suyak bo'laklari orqa miya kanaliga kirib ketadi) orqa miyasi uzilib qolganda yoki ko'ndalangiga kesilganda ham, bir necha hafta va oylarda keyin orqa miyaning ba'zi reflekslari tiklanadi.

Shok hodisalarining og'irligi va reflektor funksiyalarning qanchalik buzilishi, ularni qancha davom etishi turli hayvonlarda turlicha bo'ladi. Shok hodisalari odam va maymunlarda yaqqolroq ko'rinadi. Masalan, maymun orqa miyasi ko'krak umurtqalari ro'parasidan qirqib qo'yilgach, tizza refleksi bir sutka va undan ko'proq vaqt mobaynida yuzaga chiqmaydi, holbuki, quyonda bu refleks atigi 15 minut yuzaga chiqmay turadi. Demak, hayvonning markaziy nerv sistemasi qancha yuqori bosqichda tursa, orqa miyaning reflektor faoliyatini markazdan kontrol qilish mexanizmi o'shancha ko'proq rivojlangan bo'ladi.

Spinal shok fenomenining mohiyatini tushunmoq uchun ikkita faktning prinsipial ahamiyati bor: birinchidan, orqa miyaning qirqilgan joyidan pastroqdagi nerv markazlaridagi shok kelib chiqadi, ikkinchidan, orqa miya birinchi marta qirqib qo'yilgan joyining pastrog'idan orqa miya funksiyalarining tiklanish davrida ikkinchi marta qirqilsa, odatda spinal shok hodisalari takror vujudga kelmaydi. A. Shvars bilan Ch. Sherrington shularga asoslanib, spinal shok fenomenini markaziy nerv sistemasining yuqoriroqdagi bo'limlaridan orqa miyaga impulslar kelmay qolishi bilan izohlashdi. Miya o'zanining retikulyar formatsiyasidagi neyronlardan orqa miyaga kelib, uni faollashtiruvchi impulslarning yo'qolishi spinal shokning kelib chiqishida katta ahamiyatga egadir.



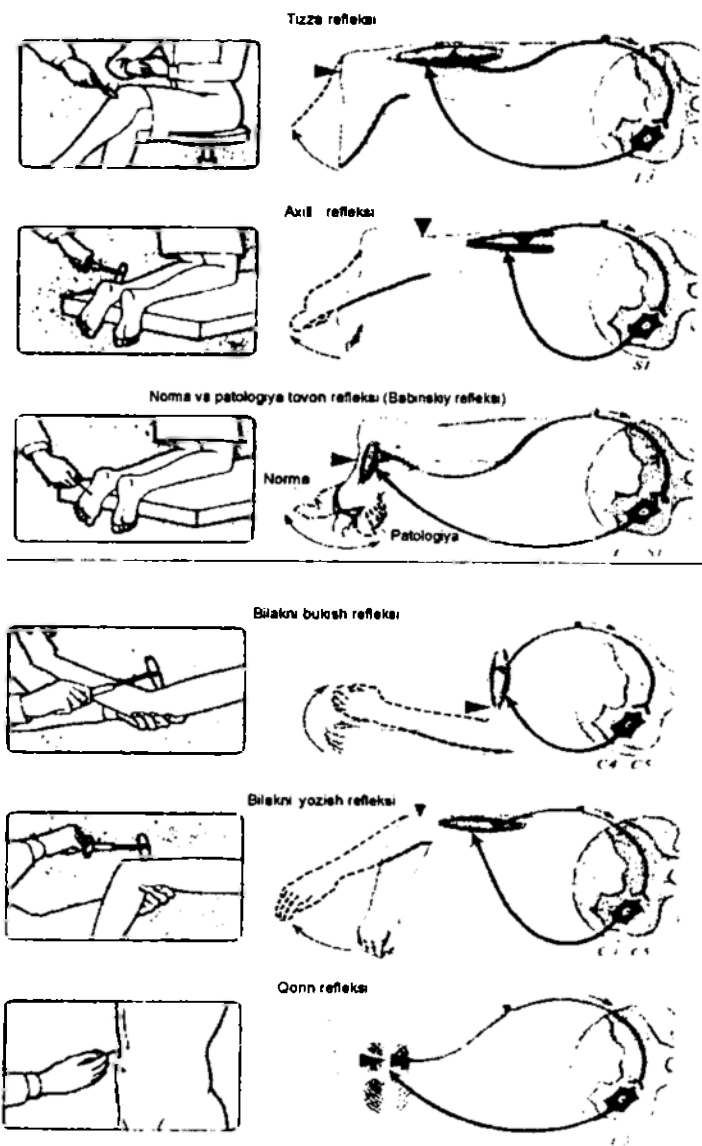
Orqa miyani qirqib qo'yish uzoq davom etuvchi kuchli ta'sir bo'lib, spinal reflekslarning tormozlanishiga sabab bo'ladi, spinal shok esa shuning oqibatida kelib chiqadi, degan faraz ko'p marta bayon qilindi. Reflektor funksiyaning tiklanish davrida orqa miyani takror qirqib qo'yishni bu funksiyaga ta'sir etmasligi hozirgina aytilgan farazni rad etadi. Bundan tashqari, orqa miyaning bir yoki bir necha segmentini sovitish («sovuq bilan qirqib qo'yish») tajribalari orqa miyani qirqib qo'yish bilan bog'langan ta'sir oqibatida spinal shok kelib chiqadi, degan tasavvurga qarshi so'zlaydi. Orqa miyaning bir yoki bir necha segmenti sovitilganda shikastlanmagani holda spinal shok kelib chiqaveradi.

Spinal shok hodisalari yo'qolgach, uzoq vaqtdan keyin *giperrefleksiya* kuzatiladi, ya'ni reflektor faoliyat keskin darajada kuchayib qoladi. Masalan, orqa miyasi shikastlangan kishida ommaviy reflekslar degan reflekslar qayd qilingan: bir oyoq panjasiga ta'sir etilganda kishi ikkala oyog'ini tortib olgan, unda terlash, siydik chiqarish va defekatsiya reflekslari yuzaga chiqqan. Orqa miya qirqib qo'yilgach bosh miyadan tormozlovchi ta'sirlar kelmay qolishi, jumladan retikulyar formatsiyadan orqa miyani tormozlovchi impulsar kelmay qo'yishi oqibatida *giperrefleksiya* kelib chiqadi. Tormozlovchi ta'sirlarning kelmay qolishiga aloqador effektlar spinal shok hodisalari sekin-asta yo'qolgandan keyingina yuzaga chiqishi mumkin.

Orqa miya reflekslari (spinal reflekslar). Terining og'rutilishiga, masalan, igna sanchilishiga javoban ro'y beruvchi *bukish reflekslari (fleksor reflekslar)* orqa miya ko'ndalangiga to'la qirqib qo'yilgach boshqa reflekslardan ertaroq tiklanadi. Bukish refleksi to'la tiklanganda oyoqni bukuvchi muskullar qisqarishi bilan bir vaqtda resiprok (payvasta) tormozlanish natijasida yozuvchi muskullar bo'shashadi. Ayni vaqtda qarama-qarshi *kontralateral* – oyoqni yozuvchi muskullar qisqarib, bukuvchi muskullar bo'shashadi. Terining turli qismlariga ta'sir etib, bukish refleksini yuzaga chiqarish mumkin. Ayni vaqtda javob reaksiyasining xarakteri har xil bo'lishi, ya'ni unda turli muskul guruhlari qatnashishi mumkin. Bir reflektor aktning ta'sir joyiga bog'liq bo'lgan xususiyatlari refleksning *mahalliy belgilari* deb ataladi.

Spinal hayvonda oyoq panjalarining kaft yostiqlchalari sal-pal bosilganda *yozish refleksini*, tananing yon yuzasiga ta'sir etilganda *qashish refleksini*, shuningdek, muskul payiga urilganda shu muskulning cho'zilishiga javoban bir qancha *miotatik reflekslarni* ham kuzatish mumkin. Ayrim hollarda kuchli ta'sirga javoban almashinish (otdacha) fenomeni kelib chiqishi tufayli (kuchli ta'sir bukish refleksini yuzaga chiqaradi) oyoqning ritmik harakatlari vujudga keladi. Spinal iming tanasi osib qo'yilganda oyoqlaridan birining panjasi bosilsa, to'rttala oyoqni bosib qadamlash tipidagi reflektor harakatlar kelib chiqadi (*Filippson refleks*). Ichki organlarning ba'zi reflekslari: siydik chiqarish defekatsiya, tomir harakatlantirish reflekslarini ham orqa miya markazlari yuzaga chiqaradi.

Orqa miya yuqoriroqdan qirqib qo'yilib, markaziy nerv sistemasining yuqoriroqdagi bo'limlaridan ajratib qo'yilgach, boya aytilgan reflekslarning hammasi saqlanib turgani uchun bu reflekslarning markazlari orqa miyaning qirqilgan joyidan pastroqda, degan xulosa chiqishi tabiiy: orqa miyaning ko'pchilik qismi



30-rasm. Odamlardagi muhim klinik reflekslar va ular markazlarining orqa miyada joylanishi.

yuqoridagi ko'krak segmentlaridan boshlab pastdagi bel segmentlarigacha umurtqa pog'onasining kanalidan sitib chiqarilgach orqa miyaning barcha reflekslari yo'qoladi. Orqa miyaning muayyan qismlari yemirilganda yoki ularga mos keluvchi orqa miya ildizlari qirqib qo'yilganda ham muayyan reflekslar yo'qoladi.

Odamning orqa miyasi uzilgach bir necha vaqtdan keyin bukish reflekslaridan tashqari, *tizza refleksi* va *Axill refleksi* yaqqol ko'rinadi. Tizza refleksi shundan iboratki, son to'rt bosh muskulining payiga urilganda oyoq tizza bo'g'imidan yoziladi. Axill refleksi shundan iboratki, axill payiga urilganda oyoq boldir-panja bo'g'imidan yoziladi. Bu reflekslar «spinal» odamda ayniqsa kuchaygan bo'ladi. Odam orqa miyasi to'la uzilgandan keyin bir necha vaqt o'tgach *siydik chiqarish* va *defekatsiya reflekslari* tiklanadi, qovuq va to'g'ri ichak ma'lum darajada cho'zilgach shu reflekslar yuzaga chiqadi. Erkakning jinsiy olati ta'sirlanganda *reflektor ereksiya* va *eyyakulyatsiya* kelib chiqishi, ya'ni jinsiy olat bo'rtib, urug' otishi mumkin.

Orqa miyasi uzilgan odamda qo'zg'alish jarayoni orqa miyaga keng yoyilgani sababli barcha spinal reflekslar normal chegaralanganlik va joylashganlik xususiyatlaridan mahrum bo'ladi. Bu miya o'zanining tormozlovchi ta'siri kelmaganligi sababli reflektor reaksiyalar koordinatsiyasi juda buzilganligini ko'rsatadi. Har qalay orqa miyadagi koordinatsiya hayvondagiga nisbatan odamda kamroq rivojlangan, chunki markaziy nerv sistemasining yuqoriroqdagi bo'limlarida ro'y beruvchi koordinatsiya jarayonlari kattaroq ahamiyat kasb etadi.

Odam orqa miyasining chekli ayrim qismlari zararlanganda shu qismlarning joylashishiga qarab turli reflekslar yo'qolishini kuzatsa bo'ladi. Masalan, orqa miyaning ko'krak segmentlaridan bir nechta zararlanganda ko'krak va qorinning tegishli metamerlarida teri sezuvchanligi yo'qolib, ter ajratish va tomir harakatlantirish reaksiyalari yuzaga chiqmaydi, shuningdek, ayrim muskul guruhlarining harakat falaji ro'y beradi. Bunday ko'pgina mushohadalar orqa miya markazlarining nisbiy segmental tartibda joylashganligidan guvohlik beradi.

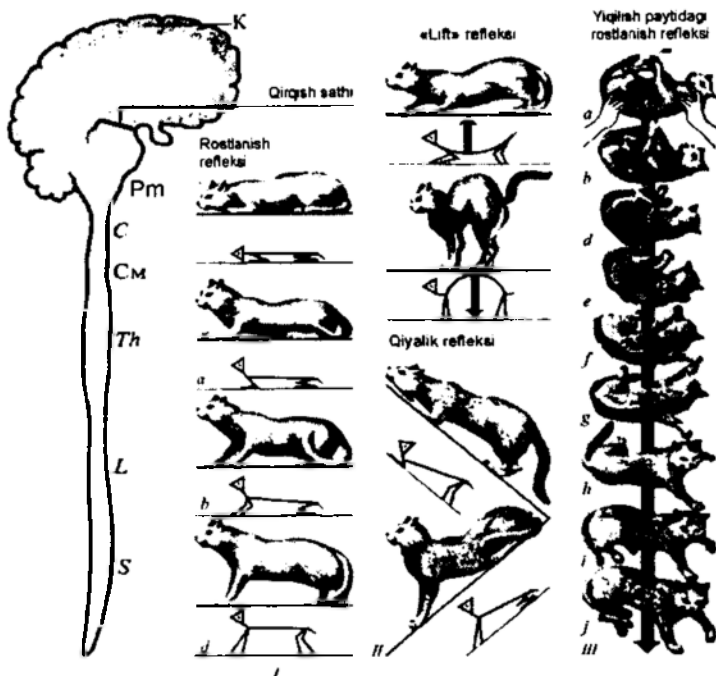
Orqa miyadagi bir qancha markazlarning segmentar joylashishini qayd qilar ekanmiz, butun orqa miyaning funksional butunligini ta'minlaydigan segmentlararo aloqalar orqa miyada ko'p ekanligini ta'kidlab o'tmoq kerak.

Vegetativ nerv sistemasiga mansub bo'lgan bir qancha effektor markazlar: ko'z muskullarining spinal markazi, tomir harakatlantirish va ter ajratish markazlari, siydik-tanosil organlari bilan to'g'ri ichak funksiyalarini boshqarish markazlari va hokazolar ham orqa miyada bu markazlarning joylanishi vegativ funksiyalarning boshqarilishi haqidagi bobda ko'zdan kechiriladi.

Uzunchoq miya va Varoliy ko'prigi (keyingi miya). Uzunchoq miya bilan Varoliy ko'prigi *keyingi miya* degan umumiy nom bilan birlashtiriladi. Ular o'rta miya bilan birga *miya o'zanini* hosil qiladi. Miya o'zanining tarkibiga bir talay yadrolar hamda ko'tariluvchi va tushuvchi yo'llar kiradi. Miya o'zanidagi to'rsimon tuzilma – *retikulyar formatsiyaning* muhim funksional ahamiyati bor.

Miya o'zani anatomik va funksional jihatdan orqa miya, miyacha va katta yarim sharlar bilan bog'langan. Murakkab koordinatsiyali ko'pgina harakat reflekslarining

yoylari miya o'zanida tutashadi. Nafas olish yurak faoliyati, tomirlar tonusini boshqaradigan hayot uchun muhim markazlar miya o'zanidadir. Hazm a'zolari va boshqa bir qancha a'zolarining funksiyalarini idora etuvchi markazlar ham miya o'zanida.



31-rasm. Harakat funksiyalarini bajarishda o'rta miyaning ahamiyati:
I – Tik holatiga o'tish, II va III – statokinetik reflekslar; a, i – refleks bosqichlari.

Miya o'zanining fiziologiyasini eksperimental yo'l bilan o'rganishda uchraydigan katta qiyinchilik shundan iboratki, hayvonlarning miya o'zani qirgilib qo'yilganda turli funksiyalar buziladi, chunki hayvonlarning har xil turlarida miyaning shunga mos keluvchi bo'limlari turlicha ahamiyat kasb etadi. Modomiki shunday ekan, odam miya o'zanining fiziologiyasini tushunmoq uchun turli kasalliklarda funksiyalar buzilishini klinikada kuzatish muhim ahamiyatga egadir. Turli kasalliklarda miya o'zani yadrolari yoki o'tkazuvchi yo'llar zararlanadi.

Keyingi miyaning o'tkazuvchi yo'llari. Orqa miyadan bosh miyaga bosh miyadan orqa miyaga boradigan barcha nerv impulslari Varoliy ko'prigi bilan uzunchoq miyadan o'tadi. Bu impulslardan ba'zilar keyingi miyada yangi neyronga

kiradi, bu neyron esa impulsni markaziy nerv sistemasining yuqoriroqdagi bo'limlariga o'tkazadi. Goll va Burdax tutamlaridan o'tadigan impuls shunday bo'ladi. Bir qancha o'tkazuvchi yo'llar, masalan, lateral kortikospinal trakt, Goll va Burdax yadrolaridan boshlanuvchi afferent yo'llar keyingi miyada kesishadi (uzunchoq miyaning ko'tariluvchi yo'llari medial qovuzloq sohasida kesishadi). O'tkazuvchi yo'llardan ba'zilarining tolalari kiritma va motor neyronlarda sinaps hosil qilib, keyingi miyada tugaydi. Masalan, impulsni katta yarim sharlar po'stlog'idan bosh miya nervlarining harakatlantiruvchi yadrolariga o'tkazuvchi *kortiko-bulbar trakt* keyingi miyada tugaydi. Orqa miya neyronlarining holatini va faoliyatini o'zgartiruvchi impulsni orqa miyaga o'tkazadigan ba'zi tushuvchi yo'llar keyingi miyadan boshlanadi. Masalan, kortiko-spinal yo'llar va vestibulo-spinal tutam shunday.

O'tkazuvchi yo'llarning keyingi miyadagi yo'lini bilish keyingi miyaning turli qismlari shikastlanganda funksiyalarning buzilish mexanizmi haqida tasavvur olishga imkon beradi. Keyingi miyaning bir tomonlama zararlanganini ko'rsatuvchi xarakterli belgi *alternatsiyalovchi falajlar*dir. Bu falajlar shundan iboratki, keyingi miyaning zararlangan tomonidagi bir yoki bir necha serebral nerv (bosh miya nervi) ning harakat falaji bilan bir qatorda gavdaning qarama-qarshi tomonidagi motor funksiyalari va sezuvchanlik ham buziladi. Buning sababi shuki, spinal yo'llar yo orqa miyaning o'zida, yoki keyingi miyada kesishadi, bosh miya nervlari esa bu yerda kesishmaydi.

V–XII serebral nervlarning yadrolari bilan bog'langan reflektor yo'ylar keyingi miyada tutashadi. Shu bosh miya nervlari orqali keluvchi afferent impuls keyingi miyada kiritma va motor neyronlarga o'tadi.

Uzunchoq miyaning funksiyalari. Uzunchoq miyada oddiyroq, shuningdek, murakkabroq reflekslarning markazlari bor, bu reflekslarning yuzaga chiqishida har xil muskul guruhlar, tomirlar va ko'pgina ichki organlar qatnashadi. Bu refleks orqa miyada, shuningdek, til-halqum, eshituv, vestibulyar nerv, uchlik nerv va adashgan nervning retseptor sistemalaridan keluvchi impulsarga javoban kelib chiqadi. Yo'ylari keyingi miya orqali o'tadigan refleks orqa miya reflekslariga nisbatan mukammalroq va murakkabroq koordinatsiyalangan reflekslardir. Bunga, masalan, gavda vaziyatining tonik reflekslari kiradi. Keyingi miyaning ko'pgina murakkab reflektor faoliyatini bajarishida turli neyronlar muayyan tartibda qo'zg'alib qatnashadi. Yutish va aksa urish reflekslari bunday reflekslarga misol bo'la oladi.

Uzunchoq miya nafas olish, yurak faoliyatini tomirlar holati, terlash, hazn a'zolari funksiyalarini idora etishda muhim ahamiyatga egadir. Shu barcha funksiyalarning markazlari uzunchoq miyada.

Ba'zi markazlar – nafas markazi, yurak faoliyatini idora etuvchi markaz, tomir harakatlantiruvchi markazning xususiyati shuki, ularni periferiyadan keluvchi nerv impulsari ham, markazlarga bevosita ta'sir etuvchi kimyoviy ta'sirlovchilar ham refleks yo'li bilan qo'zg'atadi.

Bu yerda biz asosan skelet muskullarining faoliyati bilan bog'langan uzunchoq miya markazlari va reflekslarini ko'zdan kechiramiz. Vegetativ nerv sistemasidan

innervatsiyalanadigan ichki a'zolar va tomirlarning boshqarilishida uzunchoq miyaning qanday ahamiyat kasb etishini quyida ko'rib o'tamiz.

Nafas markazi uzunchoq miyaning turli qismlaridagi neyronlarning bir necha guruhidan vujudga kelib, yagona funksional tizim hisoblanadi. Nafas markazi Varoliy ko'prigining yuqori chegarasi bilan uzunchoq miyaning pastki qismi o'rtasida retikulyar formatsiyaga tegishli sohada joylashgan. Nafas markazini ayrim yadroga o'xshash mustaqil anatomik tuzilma deb hisoblash kerakmi yoki nafas harakatlarini idora etishga ixtisoslashgan retikulyar formatsiya bo'lagi deb qarash kerakmi, bu to'g'ridan hanuz yakdil fikr yo'q. Umuman olganda nafas markazining eng muhim qismlari *pnevmotaksis*, *ekspirator* va *inspirator* markazlardir, bu markazlarning funksiyalari yuqorida aytib o'tilgan edi. Impulslar nafas markazidan orqa miyaning diafragmani va qovurg'a aro muskullarni innervatsiyalovchi motoneyronlariga keladi. Xuddi shuning uchun ham orqa miyani 4-bo'yin segmentining yuqorisidan qirqib qo'yish natijasida nafas olish to'xtaydi (orqa miyaning 4-bo'yin segmentidan yuqoridagi neyronlarning o'siqlari diafragma nervini hosil qiladi).

Nafas markazining ritmik faoliyati uzunchoq miya bilan orqa miyadagi boshqa markazlar holatiga ta'sir etadi. Yurak faoliyatini idora etuvchi markaz bilan nafas markazi o'rtasidagi bog'lanish ayniqsa yaqqol ko'rinadi. *Nafas olish – yurak refleksi*, yoki *nafas aritmiyasi* shu bog'lanish natijasidir. Bu refleks shundan iboratki, nafas chiqarishning oxirida navbatdagi nafas olishdan oldin yurak faoliyati to'g'ri davriylik bilan sekinlashadi. Orqa miya markazlari bilan nafas markazi o'rtasidagi bog'lanish L.A. Orbeli bilan K.I. Kuntsman tajribasida ko'rsatib berildi. Itning bir oyoq panjasi *deafferentatsiyalangach*, ya'ni shu oyoqdan orqa miyaga impuls o'tkazuvchi orqa ildizlar qirqib qo'yilgach, keyingi oyoq itning nafas olish ritmiga muvofiq harakatlanganini L.A. Orbeli bilan K.I. Kuntsman kuzatishgan.

Deafferentatsiya orqa miyaning tegishli qismlaridagi tormozlanish jarayonlarini izdan chiqargan, shunga ko'ra orqa miyaning motor markazlari nafas markazidan retikulo-spinal yo'llar orqali o'ziga keluvchi impulslarga qo'zg'alish bilan reaksiya ko'rsatgan.

O'pka, nafas yo'llari va nafas muskullarining retseptorlaridan nafas markaziga keluvchi afferent impulslar retikulyar formatsiya faolligini muayyan darajada saqlashda ahamiyatli. Binobarin, nafas olishni idora etishdagina emas, retikulyar formatsiya faollashtiruvchi ta'sir etgani uchun butun markaziy nerv sistemasining faoliyatida ham ahamiyatlidir.

Uzunchoq miya yadrolari ovqat chaynash emas (so'rish), yutish, qusish, aksa urish, yo'talish, ko'zni uchirish va boshqa reflektor aktlarni bajarishda qatnashadi. Bu reflekslar bosh miyaning katta qismi bo'lmay turib tug'ilgan bolalar (anensefalar)da ham kuzatiladi.

Emish (so'rish) harakatlari yangi tug'ilgan bolaning labiga tegilganda namoyon bo'ladi. Bu refleks uchlik nervining sezuvchi oxirlari ta'sirlanganda yuzaga chiqadi, qo'zg'alish uchlik nevdan uzunchoq miyada yuz nervi bilan til osti nervining motor yadrolariga o'tadi.

Ovqat chaynash og'iz bo'shlig'idagi retseptorlarning ta'sirlanishiga javoban refleks yo'li bilan yuzaga chiqadigan harakat akti bo'lib, pastki jag'ning yuqori

jag'ga nisbatan siljishidan iborat. R. Magnusning ma'lumotlariga qaraganda ovqat chaynash markazi uzunchoq miyada, shuning uchun bulbar hayvonlarda ovqat chaynash refleksini yuzaga chiqarish mumkin. Talamus va miya po'stlog'ining motor zonalarini butun bo'lgandagina ovqat chaynash akti nozikroq boshqariladi.

Ovqat yutish murakkab koordinatsiyalangan reflektor akt bo'lib, uning yuzaga chiqishida og'iz bo'shlig'i, halqum va qizilo'ngach bosh qismining ko'pgina muskullari qatnashadi. Ovqat yutish akti ikki fazadan iborat: 1) ovqat luqmasi shakllanib, halqum bo'shlig'iga yaqinlashtiriladi; 2) ovqat yutilib, halqum muskullari qisqaradi, ayni vaqtda tanglay pardasi ko'tariladi, hiqildoq usti tog'ayi (epiglottis) esa pastga tushadi. Bu mexanizmning birinchi qismi ixtiyoriy ravishda, ikkinchi qismi ixtiyorsiz shartsiz refleks yo'li bilan boshqariladi.

Ovqat yutish aktida uchlik nerv, til-halqum nervi va adashgan nervning afferent sistemalari qatnashadi. Ovqat yutish markazi shu reflektor aktini yuzaga chiqaruvchi ko'pgina yadrolarning funksional birlashmasidan iborat.

Qusish halkum va me'da retseptorlari ta'sirlanganda, shuningdek, vestibuloretseptorlar va boshqa ba'zi retseptorlar ta'sirlanganda kelib chiquvchi reflektor aktdir. Shu retseptorlardan afferent tolalar orqali uzunchoq miyaga keluvchi impulslar uzunchoq miyadagi, shuningdek, orqa miyadagi ko'pgina effektor neyronlarga boradi.

Refleks yo'li bilangina emas, uzunchoq miyaning qismlariga o'sma, yallig'lanish jarayonining ta'sir etishi yoki kalla ichidagi bosimning oshishi natijasida ham kishi qusishi mumkin. Qonda erigan moddalar, masalan, mikroba toksinlari va teri ostiga kiritilganda qustiruvchi ba'zi dorilar (apomorfina) qusish markaziga gumoral yo'li bilan ta'sir etishi ham mumkin.

Qusish vaqtida me'daga kirish yo'li ochiladi, ichak muskullari va me'da devorlari qisqaradi, qorin pressi va diafragma muskullari, halqum, hiqildoq, til va og'iz muskullari qisqaradi, so'lak va ko'z yoshi chiqadi.

Qusish vaqtida markaziy nerv sistemasidagi ko'pgina markazlarning holati o'zgaradi, chunki unda miya o'zanining retikulyar formatsiyasi ham qatnashadi. Retikulyar formatiya ko'p markazlar bilan bog'langani uchun uzunchoq miya bilan orqa miyaning turli qismlaridagi neyronlar faoliyatini funksional jihatdan birlashtiradi va kelishtiradi, yuqoriroqdagi markazlarning holatini o'zgartiradi.

Aksa urish refleks yo'li bilan nafas chiqarishdan iborat murakkab akt bo'lib, uchlik nervning burundagi retseptorlari ta'sirlanganda kelib chiqadi. Aksa urish boshlanganda yumshoq tanglay ko'tarilib, burunning ichki teshigini berkitadi, so'ngra nafas chiqarish muskullari qisqarib, ko'krak bo'shlig'idagi bosimni oshiradi, shundan so'ng, burun teshigi to'satdan ochiladi va butun havo burun orqali zo'r berib chiqib, burun shilliq pardasiga ta'sir etayotgan moddani olib ketadi. Aksa urish aktida til-halqum nervi, adashgan nerv, til osti nervi va ba'zi spinal nervlarning afferent tolalari qatnashadi.

Aksa urish kabi yo'tal ham himoyaviy nafas refleksi bo'lib, hiqildoq, kekirdak (traxeya) va bronxlarning shilliq pardasi ta'sirlanganda kelib chiqadi. Aksa urishga qarama-qarshi o'laroq, yo'talda burun teshigi berkilmaydi, balki ovoz yorig'i

yumiladi. O'pkada zarur bosim vujudga kelgach, ovoz yorig'i to'satdan ochiladi va ta'sir etayotgan moddani kuchli havo oqimi olib chiqadi. Yo'talish aktida, aksa urish aktidagi kabi, efferent tolalar qatnashadi, afferent signallar esa adashgan nerv tolalari orqali o'tadi.

Ko'zning pիրpirashi ham himoya refleksi bo'lib, ko'zning shox pardasi bilan konyunktivasi ta'sirlanganda kelib chiqadi, bu pardalar uchli nervning afferent tolalaridan innervatsiyalanadi. Ulardan keluvchi impulslar uzunchoq miyada yuz nervining harakatlantiruvchi yadrosiga o'tadi (yuz nervining tolalari ko'zning doiraviy muskulini innervatsiyalaydi), natijada ko'z qovoqlari yumiladi.

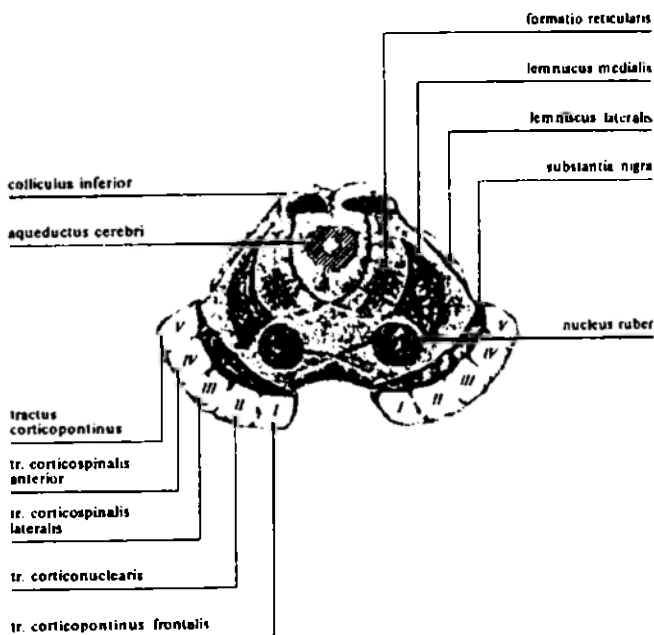
Yuqorida sanab o'tilgan barcha reflektor aktlardan tashqari, uzunchoq miya tevarak-atrofdagi olamda yo'l topish (oriyentirovka)ga va muskullar tonusini boshqarishga imkon beradigan reflektor mexanizmlarda qatnashadi. Tegishli reflekslarni yuzaga chiqaradigan afferent impulsleri V–XII serebral nervlar (jumladan, vestibulyar nervlar) orqali, shuningdek, yuz, bo'yin, qo'l-oyoq va tana muskullarining retseptorlaridan impuls o'tkazuvchi spinal nervlar (orqa miya nervlari) orqali keladi.

Shu tariqa uzunchoq miyasi bilan Varoliy ko'prigi butun qolgan bulbar hayvon tashqi ta'sirlarga javoban spinal hayvondan murakkabroq reaksiyalarni yuzaga chiqara oladi. Bu hayvonlarda barcha asosiy hayotiy funksiyalar mukammalroq markaz bilan birlashgan va ko'proq koordinatsiyalangan.

O'rta miya. O'rta miyada to'rt tepalik yadrolari (ular Silviy suv yo'lining ustida qopqoq-testum sohasida joylashadi), qizil yadro (nucleus ruber), ko'zni harakatlantiruvchi va g'altak nervlarning yadrolari (ular Silviy suv yo'lining ostida, o'rta miyaning markaziy qismida) va qora substansiya- substantia nigra (o'rta miya asosida) bor. Talamusga, katta yarim sharlarga va miyachaga impuls olib boradigan barcha ko'tariluvchi yo'llar va uzunchoq miya bilan orqa miyaga impuls yetkazib beradigan tushuvchi yo'llar o'rta miya orqali o'tadi. Uzunchoq miyadagi kabi, o'rta miyada ham retikulyar formatsiya neyronlari bor.

O'rta miya yadrolarining funksiyalari. O'rta miya yadrolari bir qancha muhim reflektor funksiyalarni bajaradi.

To'rt tepalikning orqa do'mboqlari birlamchi eshituv markazlari bo'lib, tovush kelayotgan tomonni chamalab bilish reflekslarining yuzaga chiqishida: hayvonlarning qulog'ini ting qilishida, boshi va gavdasini yangi tovush kelayotgan tomonga burishida qatnashadi.



32-rasm. O'rta miya (to'rt tepalik sohasidan kesilgan).

O'rta miyasi butun qolgan hayvondagi chamalash refleksida harakat reaksiyalari bilan bir qatorda ba'zi vegetativ reflekslar ham kuzatiladi; yurak faoliyatini ritmining o'zgarishi, arterial bosimning o'zgarishi va hokazolar shu jumladandir.

To'rt tepalik yadrolari «soqchilik» refleksining yuzaga chiqishida qatnashadi. Bu refleksning organizm uchun ahamiyati shuki, u organizmni to'satdan yangi ta'sirga reaksiya ko'rsatishga tayyorlaydi. Bu murakkab refleksning muhim komponenti shuki, muskul tonusi qayta taqsimlanadi. Bu esa bukuvchi muskullar tonusi oshib, hayvonning qochib ketishiga yoki hujum qilishiga yordam beradi. To'rt tepalik sohasi zararlangan kishi bexos ta'sirga javoban tez reaksiya ko'rsata olmaydi.

Qora substansiya (substantia nigra) ovqat yutish va chaynash reflekslari kabi murakkab aktlarning koordinatsiyalanishiga bevosita dahldor. Qora substansiyaga elektr toki bilan ta'sir etilganda ovqat yutish harakatlari yuzaga chiqib, nafas olish tegishlicha o'zgaradi. Qora substansiya plastik tonusni boshqarishda qatnashadi va qo'l barmoqlarining juda aniq bajariladigan mayda harakatlarini yuzaga chiqarishda va binobarin, tonusning nozik boshqarilishda ahamiyat kasb etadi, degan ko'rsatmalar ham bor.

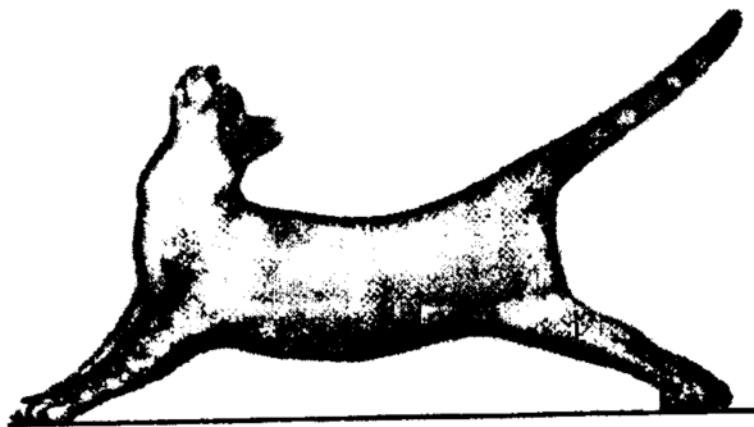
Boshqa hayvonlarga nisbatan odamda qora substansiya ko'proq rivojlanganligini, aftidan, shu bilan tushuntirsa bo'lar. O'rta miyaning shu qismi (qora substansiya) zararlanganda muskullar tonusi oshib ketadi, ya'ni gipertonus ro'y beradi. Ammo, bu gipertonusni faqat qora substansiyaning ahamiyati bilan izohlab bo'lmaydi, chunki u shikastlangan taqdirda muskullar tonusining boshqarilishiga bevosita dahldor bo'lgan qizil yadro va retikulyar formatsiya bilan aloqasi uziladi.

O'rta miyasi butun turgan *mezensefal hayvon* bulbar hayvondan farq qilib, muskullar tonusi normal taqsimlangan bo'ladi, bunday (mezensefal) hayvon normal fazasini (vaziyatini) tiklay va saqlay oladi. Bu asosan, o'rta miyadagi qizil yadro va retikulyar formatsiyaning funksiyalaridan kelib chiqadi.

Deserebratsion rigidlik. Mushuk yoki quyonning miya o'zani uzunchoq miya yuqorisidan qirqilib, qizil yadrolar shu chiziqdan yuqorida qoldarilsa (bunday operatsiya *deserebratsiya* deb ataladi), gavda muskullarining *deserebratsion rigidlik* degan maxsus holati vujudga keladi (Ch. Sherrington). Bu holat yozuvchi muskullar tonusining keskin darajada ortishi bilan ta'riflanadi. Hayvon qo'l-oyoqlarini rosa uzatib, boshini orqasiga qayiradi, dumi ko'tarilib turadi. Hayvonning oyoqlarini bo'g'imlaridan bukmoq uchun anchagina kuch sarflash kerak bo'ladi. Oyoqlarni zo'rlik bilan bukish to'xtatilgach, ular yana yoziladi. Deserebratsion rigidlik holatidagi hayvonni tikka turg'azib qo'yish mumkin. Gavda og'irlik markazi o'qi tayanch tekisligining o'rta nuqtasidan o'tsa, hayvon oyoqlarini cho'zib, qimirlamay tikka turaveradi.

Yaqin vaqtlargacha desebratsion rigidlikning kelib chiqishini faqat qizil yadroning zararlanishiga va undan muskullar tonusini idora etadigan orqa miyaning segmentar apparatlariga boshqaruvchi ta'sir bormay qo'yishiga bog'lashardi.

Desebratsion rigidlikning kelib chiqishida qizil yadrodan tashqari uzunchoq miya bilan o'rta miyaning retikulyar formatsiyasi ham muhim ahamiyat o'ynashi endilikda ko'rsatib berildi. *Qizil yadrolar* katta yarim sharlar po'stlog'idan, po'stloq ostidagi yadrolardan va miyachadan impulslar olib turadi. Ular *ekstrakortikospinal* yo'lining oraliq o'choqlaridan biri bo'lib, orqa miyaning neyronlariga rubrospinal trakt orqali tuzatuvchi impulslar yuborib turadi. Qizil yadrolar miya o'zanining retikulyar formatsiyasiga ko'p tomonlama bog'langan bo'lib, shu formatsiya bilan birgalikda muskullar tonusini idora etadi. Uzunchoq miyaning yuqori qismidagi retikulyar formatsiya bilan qizil yadro o'rtasidagi bog'lanishning buzilishi, aftidan desebratsion rigidlikning kelib chiqishiga asosiy sababdir. Uzunchoq miya rombsimon chuqurchaning pastki chegarasi qirqib qo'yilgach desebratsion rigidlik yo'qoladi, bu esa desebratsion rigidlikda miya o'zanining shu qismidagi retikulyar formatsiya ahamiyat kasb etishini ko'rsatadi.



33-rasm. Deserebratsion rigidlik (taranglik). Miya o'zanini qizil yadroning quyi qismidan kesib qo'yilgandagi holati.

Deserebratsiyadan keyin muskullar tonusi refleks yo'li bilan ortadi. Buni shundan bilish mumkinki, keyingi oyoqlardan birini innervatsiyalovchi orqa ildizlar qirqib qo'yilgach, shu oyoq muskullarini rigidligi yo'qoladi.

Keyingi oyoq muskullarida rigidlik kelib chiqishida shu muskul proprioretseptorlaridan keluvchi impulslar katta ahamiyatga egadir. Bo'yin muskullarining proprioretseptorlaridan va vestibuloretseptorlardan markaziy nerv sistemasiga impulslar kelishi natijasida oldingi oyoqlar rigidligi kelib chiqadi. Shu retseptorlardan keluvchi impulslar tonik reflekslarda ayniqsa muhim ahamiyat kasb etishi quyida ko'rsatib beriladi.

Odanning o'rta miyasi shikastlanmasdan miya o'zanining yuqoriroqdagi qismlari va po'stloq ostidagi yadrolar zararlanganda ko'pincha rigidlik paydo bo'ladi. Odam qo'lining rigidligi mushuk yoki itdagi kabi yozuvchi muskullar emas, balki bukuvchi muskullar tonusining oshganligidan namoyon bo'ladi.

Miya o'zanining tonik reflekslari. Miya o'zanining – bulbar bo'limning va ayniqsa mezensefal bo'limning eng muhim funksiyasi shuki, u gavdaning fazodagi vaziyatiga qarab *muskullar tonusini qayta taqsimlaydi*. Muskullar tonusi refleks yo'li bilan qayta taqsimlanib, gavda muvozanatining saqlanishini ta'minlaydi.

R. Magnus xilma-xil tonik reflekslarning jami yig'indisini ikkita guruhga bo'ldi: 1) gavdaning fazodagi muayyan vaziyatini taqozo qiladigan *statik reflekslar*, 2) gavdaning surilishi bilan yuzaga chiqadigan stato-kinetik reflekslar. Statik reflekslarning o'zi ikkita katta guruhga ajratiladi. Birinchi guruhi gavdaning muayyan vaziyatini yoki fazasini ta'minlaydi va *vaziyat reflekslari* yoki *pozatonik reflekslar deb* ataladi. Ikkinchi guruh gavdaning g'ayritabiiy vaziyatdan normal vaziyatga qaytishini ta'minlaydi va *rostlash reflekslari deb* ataladi.

Vaziyat reflekslarida tonus qayta taqsimlanadi, masalan, qo'l yoki oyoqning yozuvchi muskullari tonusi kamayib, bukuvchi muskullar tonusi oshadi. Bunday

reflekslarni *uzunchoq miya markazlari* yuzaga chiqaradi. Gavda vaziyati reflekslarining kelib chiqishida vestibulyar apparat retseptorlaridan va bo'yin muskullarining proprioretseptorlaridan keluvchi afferent impulslar katta ahamiyatga ega.

Uzunchoq miyaning tonik reflekslarida labirintlarning ishtiroki. Tonik reflekslarda labirintlarning ahamiyati borligini R. Magnus bilan A. de-Kleyn quyidagi tajribada ko'rsatib berishdi. Deserebratsiyalangan hayvonning bo'yiniga gipsli boylam shunday kiygizildiki, hayvon boshi tanasiga nisbatan doimo bir vaziyatda turaverdi va shu tariqa, bo'yin muskullarining proprioretseptorlari ta'sirlana olmaydigan qilib qo'yildi. So'ngra hayvon ikkala chakkasidan o'tuvchi o'q tevaragida aylantirib turildi. Hayvon orqa tomonini pastga qaratib yotsa, yozuvchi muskullar tonusi maksimal darajaga yetdi; hayvon orqasini yuqoriga qilib yotsa, yozuvchi muskullar tonusi kamaydi. Bu holda gavdadagi hamma qismlarning nisbiy vaziyati o'zgarmagani holda faqat og'irlik kuchining gavdaga nisbatan yo'nalishi o'zgardi, bundan anglashiladiki, tonik refleks yerning tortish yo'nalishining o'zgarishiga sezgir retseptorlarda, ya'ni vestibulyar apparat retseptorlarida boshlanadi.

Darhaqiqat, bu tajribalar deserebratsiyalangan, labirintlari yemirib qo'yilgan hayvonlar ustida qilinsa, ular aylantirilganda tonus taqsimoti hech bir o'zgarmaydi.

Uzunchoq miyaning tonik reflekslari bo'yin muskullari proprioretseptorlarining ishtiroki. Labirinti yemirilgan hayvonlar boshining vaziyati tanasiga nisbatan o'zgartirilsa, tonik reflekslarni aniqlash mumkin. Boshning tanaga nisbatan vaziyati o'zgarganda bo'yin muskullarining proprioretseptorlari ta'sirlanadi, shu sababli har xir muskul guruhlaridagi tonus refleks yo'li bilan qayta taqsimlanadi. Bosh orqaga engashtirilganda oldingi oyoqlarni yozuvchi muskullar tonusi oshib, keyingi oyoqlarni yozuvchi muskullar tonusi kamayadi. Bosh ko'krak qafasiga engashtirilganda oldingi va keyingi oyoqlardagi muskullar tonusining teskari o'zgarishlari ro'y beradi. Bosh burilganda muskullar tonusi quyidagicha o'zgaradi: bosh qay tomonga burilgan bo'lsa, o'sha tomondagi oldingi oyoqni yozuvchi muskullar tonusi va qarama-qarshi tomondagi oyoqni bukuvchi muskullar tonusi oshadi. Bunday reflekslar bo'yin muskullarining proprioretseptorlariga bog'liq; orqa miya bo'yin segmentlarining orqa ildizlari qirqib qo'yilsa, tonus qayta taqsimlanmaydi.

Yuqorida tasvir etilgan tonik reflekslar deserebratsiyalangan hayvonlarda yaxshiroq ko'rinadi, ularda miyaning yuqoriroqdagi bo'limlaridan keluvchi pulslar manzarani murakkablashtirmaydi. Yangi tug'ilgan bolalarda miyaning yuqoriroqdagi bo'limlari kasallangan, masalan, miyaga qon quyilgan yoki bosh istisqosi kelib chiqqan bo'lsa, haqiqiy deserebratsiya namoyon bo'ladi, bunday hollarda yuqoridagicha reflekslar kuzatilgan. Miyasiga qon quyilib, gavdasining yarmi falajlangan, ya'ni *gemiplegiya* bo'lgan katta yoshli kishilarda ham ba'zan shunday reflekslar kuzatiladi.

Operatsiya qilinmagan normal hayvonda ham muskullar tonusi yuqorida

aytilganga o'xshash qayta taqsimlanadi. Mushuk boshi tepasida bir parcha go'sht ushlab turilsa, boshini ko'taradi, ayni vaqtda oldingi oyoqlari yoziladi, keyingi oyoqlari bukiladi va mushuk sakrash uchun qulay vaziyatni oladi. Mushukning boshi oldiga tarelkada sut qo'yilsa, u boshini engashtiradi, shunga ko'ra oldingi oyoqlari picha bukiladi va keyingi oyoqlari picha yoziladi; muskullar tonusining shunday qayta taqsimlanishi natijasida mushuk sutni icha boshlaydi. Sichqon qitir-qitir qilganda mushuk boshini o'ngga bursa, shu harakat tufayli mushuk gavdasining o'ng tomonidagi yozuvchi muskullar tonusi oshib (bu esa eng yaxshi tayanch beradi), qarama-qarshi tomondagi yozuvchi muskullar tonusi kamayadi. Tonusining bunday qayta taqsimlanishi chap tomondagi oyoqlarning yanada harakatlanishiga va binobarin tananing o'ngga, ya'ni sichqon o'tayotgan tomonga burilishiga imkon beradi.

Magnus aniqlagan qonuniyatlar odam sport va gimnastika mashqlarini bajargan vaqtda ham kuzatiladi; bu qonuniyatlarni to'g'ri tatbiq etish ko'proq ratsional mashq qilish uchun ahamiyatli. Sport fiziologiyasining «boshning yetakchi ahamiyati tarzi» degan prinsipi o'sha qonuniyatlarga asoslanadi. Bunga muvofiq, gavda harakatlaridan ilgari bosh tegishli harakatlansa, gavda harakatlari osonlashadi. Bosh tegishli harakatlanganda tana va qo'l-oyoq muskullarining tonusi muayyan harakatni bajarish uchun eng maqbul tarzda taqsimlanadi. Masalan, konki uchganda yugurish yo'likalarida burilish vaqtida bosh tegishli tomonga burilishi lozim. Shtangani siltab ko'targanda shtanga ko'taruvchi qo'lni yon tomonga burish va boshni bir muncha orqaga engashtirish harakatni osonlashtiradi. Fiziologiya nuqtayi nazaridan bosh noto'g'ri vaziyatda bo'lsa, ba'zi gimnastika mashqlari qiyinlashadi va hatto bajarish mumkin bo'lmay qoladi.

Rostlanish reflekslari. Tonik rostdash yoki to'g'rilash reflekslarini o'rta miya yuzaga chiqaradi va binobarin, bulbar hayvonlarda bunday reflekslar bo'lmaydi. Miyani to'rt tepalik yuqorisidan qirqib qo'yish operatsiyasidan keyin hayvon bir necha vaqt o'tgach boshini, so'ngra esa butun tanasini ham ko'tarib, oyoqqa turadi, ya'ni tabiiy vaziyatini oladi. Bunday reflekslar faqat o'rta miyasi butun hayvonlarda kuzatiladi. Bu reflekslarning yuzaga chiqishida labirintlar, bo'yin muskullari va gavdaning teri yuzasidagi retseptorlar ishtirok etadi.

Hayvon yonlama yotgan bo'lsa, boshini ko'taradi va bosh tepasi yuqoriga qaragan tabiiy vaziyatni oladi. Og'irlik kuchining g'ayri tabiiy yo'nalishi tufayli vestibulyar apparat retseptorlarining ta'sirlanishi natijasida hayvon boshi refleks yo'li bilan ko'tarilib, tabiiy vaziyatni oladi. Ammo vestibulyar apparat yemirilgan taqdirda gavda biror qattiq yuzada yonlama yotsa, bosh rostlanadi, ayni vaqtda faqat bir tomondagi teri retseptorlari ta'sirlanadi. Bu holda bir tomondagi ta'sirlanishiga javoban bosh refleks yo'li bilan rostlanadi. Bunda bir tomondagi teri nervlarining ta'sirlanishi quyidagicha isbot etiladi: yonlama yotgan hayvon ustiga ozgina yukli taxta qo'yilsa, ikkala tomondagi teri nervlari simmetrik ravishda ta'sirlanib, bosh yana pastga tushadi. Taxta olib qo'yilgach va bir tomondagi teri yana ta'sirlangach bosh tag'in refleks yo'li bilan ko'tariladi.

Boshning ko'tarilishi rostdash reflekslarining faqat birinchi fazasini tashkil etadi.

Ikkinchi fazasi boshdan keyin tananing refleksi yo'li bilan rostlanishidan iborat. Bu refleksi ham ikki tomonlama boshlanadi: bo'yin muskullaridagi proprioretseptorlarning va tana terisidagi retseptorlarning ta'siranishidan kelib chiqadi.

Deserebratsiyalangan hayvon yonlama yotganda birinchi davr tufayli boshini ko'tarsa, bo'yin muskullarining proprioretseptorlari ta'sirlanadi va shunga javoban tanani rostlovchi muskullar qisqaradi. Shunday qilib, avval bosh ko'tariladi, keyin boshning ko'tarilishi oqibatida tana ko'tariladi va hayvon normal vaziyatni oladi.

Hayvon yotganicha boshini bog'lab, rostlanishiga imkon berilmasa, tanasi baribir rostlanaveradi, endi bo'yin muskullaridagi proprioretseptorlarning ta'sirlashidan qat'i nazar, hayvon gavdasining qaysi tomonida yotgan bo'lsa, o'sha tomonidagi terining bir yoqlama ta'sirlanishi tufayli tana rostlanadi. Buni yuqorida aytilgan tajribaga o'xshash tajriba bilan isbot etish mumkin: hayvon ustiga taxta qo'yilsa, ikkala tomondagi terining ta'sirlanishi tufayli tanani rostlash refleksi yuzaga chiqmaydi.

Shunday qilib, boshni ham, tanani ham rostlaydigan ikkita mexanizm bor: birinchi mexanizmida vestibulyar apparat retseptorlari va teri retseptorlari ta'sirlansa, ikkinchi mexanizmida bo'yin muskullarining proprioretseptorlari va tana terisidagi retseptorlar ta'sirlanadi. Bu tonik reflekslarning markazlari o'rta miyada bo'lib, ularning yuzaga chiqishida qizil yadro faol ishtirok etadi.

Vestibulyar apparat retseptorlaridan va bo'yin muskullarining proprioretseptorlaridan keluvchi impulsar boshning turli vaziyatlarida ko'zning burilishiga ham sabab bo'ladi.

Stato-kinetik reflekslar. Gavda aylantirilganda yoki gavdaning ayrim a'zolari bir-biriga nisbatan siljiganda stato-kinetik reflekslar kelib chiqadi.

Gavda aylantirilganda boshning quyidagi harakatlari kuzatiladi: bosh avvalo gavdaning aylanayotgan tomoniga qarama-qarshi tomonga qarab mumkin qadar sekin-asta aylanadi, so'ngra tez harakatlanib, tanaga nisbatan normal vaziyatni oladi; shundan keyin bosh qarama-qarshi yo'nalishda tag'in sekin aylanadi va yana tez buriladi va hokazo. Boshning bunday harakatlari *bosh nistagmi* deb ataladi.

Gavda aylantirilganda ko'z shunga o'xshash reaksiya ko'rsatadi, ya'ni gavda qarama-qarshi tomonga sekin-asta buriladi va tezlik bilan boshlang'ich vaziyatga keladi.

Gavda harakatlarida ayrim a'zolar vaziyati o'zgarib, tana va qo'l oyoqlardagi muskullar tonusi qayta taqsimlanadi. Masalan, it bir oyog'ini ko'tarsa, qolgan uch oyog'idagi tonus kuchayadi, shu tufayli it tikka turganda gavda vaziyati barqaror bo'lib, qoladi.

Hayvonlarda stato-kinetik reflekslar o'rta miya yadrolarining muqarrar ishtiroki bilan yuzaga chiqadi.

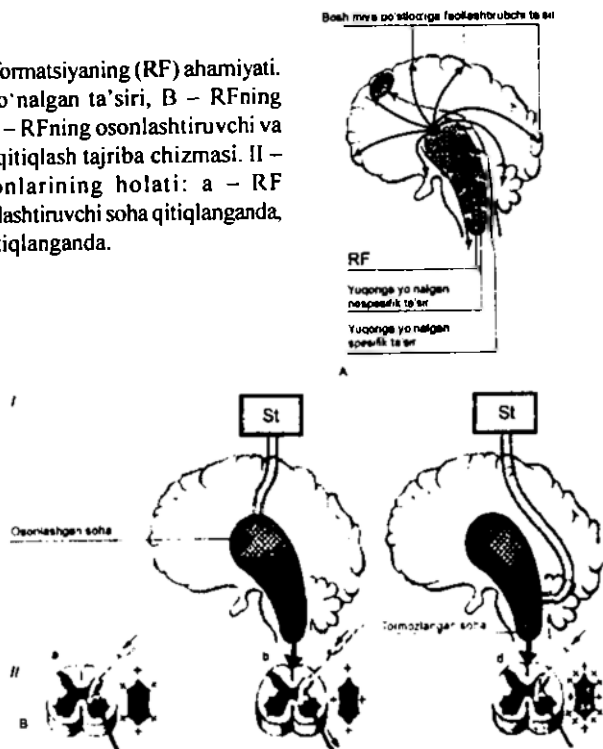
Miya o'zanining retikulyar formatsiyasi. Miya o'zanining markaziy qismida turli tipdagi katta-kichik hujayralarning diffuz to'plamlaridan tarkib topgan tuzilma anatomiya nuqtayi nazaridan ajratiladi, ulardagi hujayralar turli yo'nalishda yotgan bir talay tolalar bilan qalin o'raladi. Bu sohadagi nerv to'qimasining mikroskopdagi tashqi ko'rinishi to'rga o'xshaydi, shuning uchun uning tuzilishini o'tgan asrning

ikkinchi yarmida birinchi marta tasvirlagan O. Deyters to'rsimon formatsiya yoki *retikulyar formatsiya* deb atadi. Retikulyar formatsiyaning tuzilishini V. M. Bexterev bilan Ramon Kaxal mukammal tasvirlashgan. Strukturalari jihatdan retikulyar formatsiyaga yaqin turadigan yadrolar talamusda ham bor; bu yadrolardan miya po'stlog'iga boruvchi nerv tolalari g'ayri maxsus (nospetsifik) yo'llarni hosil qiladi.

Retikulyar formatsiyaning fiziologik ahamiyatini yaqindagina aniqlandi, buning uchun retikulyar formatsiyaning turli qismlarini tajribada yemirib yoki ta'sirlab va ulardan boshlanuvchi nerv yo'llarini qirqib qo'yib, katta yarim sharlar va orqa miyadagi elektr faolligining o'zgarishlari tekshirib ko'rildi. Retikulyar formatsiyaning turli qismlariga ta'sir etish uchun eng ingichka elektrodlar qo'llaniladi va bu elektrodni kiritish uchun stereotaksis usulidan foydalaniladi.

Markaziy nerv sistemasining hamma bo'limlaridagi tonus va qo'zg'aluvchanlikni boshqarishda retikulyar formatsiyaning katta ahamiyati borligi aniqlandi. Retikulyar formatsiya tushuvchi retikulo-spinal yo'llar orqali orqa miyaning reflektor faoliyatini faollashtira oladi, shuningdek, tormozlay oladi, ko'tariluvchi yo'llar orqali esa katta yarim sharlar po'stlog'ini faollashtira oladi, retikulyar formatsiyadan va talamusning nospetsifik yadrolaridan keluvchi impulslar katta yarim sharlar po'stlog'ini tiyrak holda saqlab turadi. Retikulyar formatsiya ta'sirida reflektor reaksiyalar kuchliroq va aniqroq bo'lib, qoladi.

34-rasm. Retikulyar formatsiyaning (RF) ahamiyati. A – RFning yuqoriga yo'nalgan ta'siri, B – RFning pastga yo'nalgan ta'siri. I – RFning osonlashtiruvchi va tormozlovchi sohalarini qitiqlash tajriba chizmasi. II – orqa miya motoneyronlarining holati: a – RF qitiqlanmaganda, b – osonlashtiruvchi soha qitiqlanganda, d – tormozlovchi soha qitiqlanganda.



Retikulyar formatsiyaning ko'tariluvchi va tushuvchi yo'llar orqali ta'sir etishiga imkon beradigan faolligiga sabab shuki, unga har xil afferent yo'llarning kollateralari orqali impulslar kelib turadi. Shu tufayli retseptorlarning turli-tuman ta'sirlanishi retikulyar formatsiya holatiga ta'sir etadi. Uni hosil qiluvchi neyronlar, bundan tashqari, har xil kimyoviy moddalar – gormonlarga va modda almashinuvida hosil bo'ladigan ba'zi bir moddalarga yuksak darajada sezuvchan. Retikulyar formatsiyaga miyacha va katta yarim sharlar po'stlog'ining efferent markazlaridan ham impulslar kelib turadi.

Ko'tariluvchi afferent impulslar ham, tushuvchi afferent impulslar ham retikulyar formatsiya sohasida o'zaro ta'sir etadi. Impulslar berk halqa neyron zanjirlari orqali ham aylanib yurishi mumkin. Shunday qilib, retikulyar formatsiya neyronlari doimo qo'zg'alish holatida bo'ladi, shu tufayli markaziy nerv sistemasining turli qismlari tonus faoliyatga muayyan darajada tayyor bo'lib turadi.

Retikulyar formatsiyaning muhim ahamiyat kasb etishini qayd qilish bilan birga, uning qo'zg'alish darajasini katta yarim sharlar po'stlog'i idora etishini uqtirmoq kerak. Katta yarim sharlar po'stlog'idan keluvchi impulslar retikulyar formatsiyaning faolligini nazorat qila oladi.

Retikulyar formatsiyaning orqa miyaga va proprioretseptorlarga ta'siri. Ko'ruv do'mboqlariga osh tuzining kristallari bilan ta'sir etilsa, orqa miya reflekslari susayishini I.M. Sechenov baqalar ustidagi tajribada ko'rsatib berganiga 100 yildan oshdi. I.M. Sechenov o'z tajribalariga asoslanib, ikkita katta kashfiyot qildi. Bularidan biri – tormozlanish jarayonining kashf etilishi darrov e'tirof qilindi. Ikkinchisi – retikulospinal ta'sirlarning kashf etilishi faqat so'nggi 20 yilda G. Megun va hamkorlarining ishlaridan keyin keng e'tirof etildi.

Hayvon uzunchoq miyasidagi retikulyar formatsiya bo'laklariga elektr toki bilan ta'sir etilsa, orqa miya reflekslari tormozlanishini hayvon deserebratsiya qilingandan keyin esa muskullar regidligi kamayishini G. Megun va R. Reynis ko'rsatib berishdi. Bir tomondagi retikulyar formatsiyaga kuchsiz tok bilan ta'sir etilganda esa orqa miyaning faqat o'sha tomondagi neyronlari tormozlanadi. Kuchliroq tok bilan ta'sir etilganda orqa miyaning ikkala tomonidagi neyronlar tormozlanadi; bukish reflekslari, shuningdek, yozish reflekslari tekshirilganda tormozlanish jarayoni kuzatiladi. Uzunchoq miyaning ventromedial qismi ta'sirlangandagina shunday natija kelib chiqadi. Miya o'zanining boshqa qismlariga ta'sir etilganda bunday hodisalar ro'y bermaydi.

Orqa miyaning o'tkazuvchi yo'llarini qirqib qo'yish retikulyar formatsiya neyronlaridan kelib orqa miya reflekslarini susaytiradigan tolalarning yo'lini aniqlashga imkon berdi. Bu tolalar Renshou hujayralariga ta'sir etib, ularning motoneyronlariga tormozlovchi effektini kuchaytiradi. Bundan tashqari, retikulyar formatsiyadan keluvchi impulslar motoneyronlarning faolligini bevosita tormozlay oladi ham.

Retikulyar formatsiya bo'laklariga qisqa vaqt ta'sir etilgach, orqa miyaning reflektor faoliyati osonlashadi. Shunga asoslanib, retikulyar formatsiyada orqa miyaning hujayralarini faollashtiruvchi neyronlar bor deb faraz qilishdi. Miya

o'zanining turli qismlariga ta'sir etish ustidagi tajribalar bu farazni tasdiqladi. Oraliq miyada gipotalamusda, o'rta miya bilan Varoliy ko'prigi qopqog'ining kulrang moddasida va uzunchoq miyada retikulyar formatsiyaning ta'sirlanib orqa miya refleklarini tormozlaydigan qismlaridan periferik tomonda orqa miyaning reflektor funksiyasini kuchaytiradigan neyronlar bor ekan. Retikulyar formatsiyaning shu qismlariga ta'sir etilsa, katta yarim sharlar po'stlog'ining ta'sirlanishi tufayli yuzaga chiqqan orqa miya reflekslari va skelet muskullarining qisqarishi kuchayadi. Orqa miya neyronlarini faollashtiruvchi impulslar o'tadigan yo'llarni ko'zdan kechirish ularning retikulo-spinal trakt tolalari ekanligini ko'rsatdi. Ayni vaqtda faollashtiruvchi va tormozlovchi tolalar har xil ekanligi aniqlandi. Retikulyar formatsiyaning faollashtiruvchi tolalari reflektor yoylarning kiritma neyronlarida tugaydi. Renshou hujayralarining tormozlovchi impulsleri kamayib, motoneyronlar qo'zg'aluvchanligi oshganligi tufayli retikulyar formatsiya ta'sirida orqa miya reflekslarining osonlashuvi ehtimol.

Retikulyar formatsiya reflektor harakatlarga (*fizik reflekslarga*) ta'sir etibgina qolmay, skelet muskullarining tonusiga (*tonik reflekslarga*) ham ta'sir etadi.

Orqa miya yuqoriroqdan qirqib qo'yilganda retikulyar formatsiya faollashtiruvchi va tormozlovchi ta'sir ko'rsata olmaydi, bu esa spinal shokning va keyinroq ro'y beradigan giperrefleksiyani sabablaridan biri bo'lsa kerak.

Deserebratsion rigidlikning kelib chiqishida retikulyar formatsiyaning roli tajribada isbot etilgan. Miya o'zani uzunchoq miya yuqorisidan qirqib qo'yilsa, bulbar retikulyar formatsiyaning orqa miya markazlarini tormozlovchi neyronlari faolligini susaytiradigan impulsler kelmay qoladi. Ayni vaqtda Varoliy ko'prigining qopqog'i sohasidagi faollashtiruvchi neyronlarga vestibulyar yadrolardan va orqa miyadan afferent impulsler kelaveradi. Shunday qilib, retikulyar formatsiyaning tormozlovchi va faollashtiruvchi impulsleri o'rtasidagi muvozanat buzilib, faollashtiruvchi impulsler ortib ketadi. Natijada skelet muskullarining, ayniqsa yozuvchi muskullarning tonusi keskin darajada oshib qoladi. Varoliy ko'prigi qopqog'i sohasidagi faollashtiruvchi retikulyar formatsiya bo'laklari yemirilganda deserebratsion rigidlik ro'y bermaydi.

O'rta miyaning ba'zi qismlari shikastlanganda asosan bukuvchi muskullar rigidligi ro'y beradi. O'rta miyaning retikulyar formatsiyasi ozgina zararlanganda faqat bir oyoq rigidligi kelib chiqishi mumkin.

Retikulyar formatsiya muskul tonusiga ta'sir etish mexanizmi R. Granit ishlari tufayli ma'lum bo'lib qoldi. Orqa miyaning gamma-motoneyronlari faolligi retikulyar formatsiya ta'sirida o'zgarishini R. Granit ko'rsatib berdi. Gamma-motoneyronlar muskul yoylarining periferik qismlaridagi muskul tolalarini innervatsiyalaydi. Ularning shunday nom bilan atalganiga sabab shuki, gamma-efferentlar degan aksonlari A α tipdagi ingichka tolalar bo'lib, qo'zg'alishni skelet muskullarining motor tolalariga nisbatan sekinroq o'tkazadi.

Yuqorida aytilganidek, gamma-efferentlari muskul yoylaridagi muskul tolalarining qisqarishiga sabab bo'lib, ularni taranglaydi va muskul yoylarining yadro xaltasidagi retseptorlardan afferent impulsler kelishini shu tariqa kuchaytiradi.

Muskul yoylaridan afferent impulslar orqa miyaga doim kiraverib, alfa-motoneyronlarni qo'zg'atadi, bu esa muskullar tonusining sababi hisoblanadi. Orqa miyaning orqa ildizlari qirqib qo'yilganda muskul tonusining yo'qolishi muskul tonusida afferent impulsning ahamiyati borligini ko'rsatadi. Muskul yoylarida afferent impulslar kelib turishini esa o'z navbatida gamma-motoneyronlar idora etadi.

Shunday qilib, orqa miya neyronlari bilan skelet muskullari o'rtasida murakkab o'zaro munosabatlar va qaytar aloqalar bor. Bu o'zaro munosabatlarni retikulyar formatsiya idora etadi, u gamma-motoneyronlarga ta'sir etib, muskul yoylaridan keluvchi afferent impulslar oqimini o'zgartiradi va shu bilan muskullar tonusiga ta'sir etadi.

Muskullar tonusini o'rta miya qopqog'i ikkita retikulo-spinal yo'l tez o'tkazuvchi va sekin o'tkazuvchi yo'llar orqali idora etadi. Ildam harakatlarni nazorat qiluvchi impulslar birinchi (tez o'tkazuvchi) yo'ldan, sust tonik qisqarishlarni nazorat qiluvchi impulslar esa ikkinchi (skelet o'tkazuvchi) yo'ldan o'tadi.

Retikulo-spinal mexanizmlarni bosh miya katta yarim sharlari po'stlog'i va miyacha doimo nazorat qilib turadi.

Retikulyar formatsiya bilan katta yarim sharlar po'stlog'i o'rtasidagi (retikulo-kortikal) munosabatlar. Katta yarim sharlar po'stlog'ida ro'y beradigan bioelektr jarayonlarini tekshirish shuni ko'rsatdiki, tiyraklik holati uchun xarakterli bo'lgan past voltli tez-tez elektr tebranishlari eshituv, ko'ruv, tagtil va boshqa turli-tuman retseptorlar ta'sirlanganda kuchayadi yoki hatto yuzaga chiqadi. Bunday effekt *faollashish reaksiyasi* deb ataladi. Katta yarim sharlar po'stlog'ining tegishli retseptorlardan impulsar olib turadigan sensor sohasidagi emas, hamma qismida faollashish reaksiyasi ro'y beradi va ta'sir to'xtagandan keyin ham bir necha vaqt davom etaveradi. Shu faktlarga asoslanib, butun po'stloq faolligini oshiradigan va uni muayyan qo'zg'alish holatida saqlaydigan markaziy mexanizm bor, degan xulosa chiqarildi.

Miya o'zani uzunchoq miya pastidan yoki Varoliy ko'prigining pastrog'idan qirqib qo'yilgan mushukning katta yarim sharlar po'stlog'idagi elektr potentsiallarini F. Bremer qayd etgan. Miya o'zani yuqoridagicha qirqib qo'yilganda tiyraklik holati uchun xarakterli elektr faolliqi saqlanib turaveradi. Miya o'zani o'rta miya ro'parasidan qirqib qo'yilganda, katta yarim sharlar po'stlog'ida uyqu holati uchun xarakterli bo'lgan yuksak voltli sust elektr tebranishlari yuzaga keldi. Bu katta yarim sharlar po'stlog'iga o'rta miyaning faollashtiruvchi ta'sir ko'rsatishidan guvohlik beradi. G. Megun va G. Morutssi miya o'zanining turli qismlariga mikroelektrodlarni stereotaksis apparatlari yordamida kiritib, retikulyar formatsiyaga ta'sir etganda katta yarim sharlar po'stlog'ida uyg'onish va tabiiy tiyraklik holatlari uchun xarakterli elektr faolligining o'zgarishini 1949-yilda aniqlashdi. Talamusning nospetsifik yadrolari va gipotalamusning dorsal bo'limiga ta'sir etib, shunga o'xshash reaksiyani yuzaga chiqarishi mumkin.

Miya o'zanining yuqori bo'limlaridagi retikulyar formatsiya yemirilganda katta yarim sharlar po'stlog'ining sensor sohalariga maxsus o'tkazuvchi yo'llar orqali

afferent impulslar kelib turishiga qaramay, hayvon chuqur uyqu holatiga kiradi. Bunday operatsiyadan keyin hayvon uzluksiz uxlab, tashqi ta'sirlarga reaksiya ko'rsatmaydi desa bo'ladi. Katta yarim sharlar va po'stlog'ining normal ishlashi miya o'zanining retikulyar formatsiyasi va talamusning nospetsifik yadrolaridan tonuslovchi, faollashtiruvchi impulslar kelishiga anchagina bog'liq ekanligi shu bilan isbot qilinadi.

Bir qancha ma'lumotlar shundan dalolat beradiki, har xil afferent ta'sirlarda retikulyar tizim hujayralarining turli guruhlari faollik holatiga keladi, shu tufayli retikulyar formatsiya katta yarim sharlar po'stlog'iga bir xilda faollashtiruvchi ta'sir ko'rsatmaydi. Masalan, ovqat reflekslarida retikulyar formatsiya va katta yarim sharlar po'stlog'ining elektr reaksiyalari hayvonning himoyalaniish reaksiyasida kuzatiladigan elektr reaksiyalaridan katta farq qilishi P. K. Anoxin laboratoriyasida ko'rsatib berildi.

Ko'tariluvchi faollashtiruvchi retikulyar formatsiyaning faoliyatini organizmning hamma retseptorlaridan keluvchi impulslar saqlab turadi, chunki talamusga impuls yetkazib beradigan afferent tolalardan retikulyar formatsiyaga bir talay kollateralalar chiqadi. Bundan tashqari, retikulyar formatsiyaga miyachadan, po'stlog' ostidagi gangliylardan, limbik sistemadan va katta yarim sharlar po'stlog'idan impulslar kelib turadi. Retikulyar formatsiya katta yarim sharlar po'stlog'iga katta ta'sir ko'rsatish va uning faollik darajasini saqlab turish bilan birga, o'zini ham miya po'stlog'idan keluvchi impulslar doimo idora etib turadi.

Retikulyar formatsiya po'stlog' ostidagi yadrolarga va gipotalamusga chambarchas bog'liq. Retikulyar formatsiyaning o'rta miyadagi ba'zi qismlariga ta'sir etilganda, xuddi, shuningdek, gipotalamusning dorsal qismi, po'stlog' osti yadrolari va limbik sistema ta'sirlanganda hayvonning xulq-atvoriga bevosita aloqador bo'lgan ba'zi o'xshash effektlar kelib chiqishi buning dalilidir. Kalamushlar bosh miyasining turli sohalari – gippokamp, gipotalamusning dorsal qismi va o'rta miyaga elektrodlarni surunkasiga kiritib qo'ygan J. Olds tajribalari favqulodda ibratlidir. Elektrodlar stimulyatorga ulab qo'yilgan. Kalamush richagni oyoq panjasi bilan bosib stimulyatorni ishga sola olardi. Kalamush richagni tasodifan bosib miyaning muayyan strukturalarida qisqa muddatli elektr tebranishini vujudga keltirgach, richagni muntazam bosib, o'z miyasining markazlariga ta'sir etib boshlaganligi eksperimentda ma'lum bo'ldi. Elektrodlar gipotalamusning dorsal qismi yoki o'rta miyaning retikulyar formatsiyasiga yaxshi joylashtirilgan bo'lsa, kalamush boshqa har qanday faoliyatdan vos kechib va ovqat bilan ishi bo'lmay richagni soatiga 8000 martagacha bosaverdi. Elektrodlar bosh miyaning yuqoriroqdagi bo'limlariga joylashtirilganida o'ziga-o'zi ta'sir etish chastotasi kamaydi. Bu tajribalarga asoslanib, hayvon miyasining muayyan strukturalariga ta'sir etilganda qandaydir musbat reaksiyalar kelib chiqadi, ularni shartli ravishda «qanoat» yoki «rohat reaksiyalari» deb atashadi.

Elektrodlar gipotalamusning medial qismida turgan bo'lsa, o'ziga-o'zi ta'sir etish chastotasi hayvonning tajribadan oldin och bo'lganiga yoki miriqib ovqat yeganiga qarab o'zgardi. Elektrodlar gipotalamusning lateral qismiga kiritilgan

bo'lsa, o'ziga-o'zi ta'sir etish chastotasi jinsiy gormonlar kiritilgach kuchayib, kastratsiya (bichish)dan keyin kamaydi. O'ziga-o'zi ta'sir etish tajribalarida yuzaga chiqadigan reaksiyalar ovqat reflekslariga yoki shartsiz jinsiy reflekslarga bog'liq ekanligi yuqoridagi ma'lumotlardan ko'rinib turibdi. Bu reflekslar katta yarim sharlarning limbik tizimi, po'stloq ostidagi yadrolar, retikulyar formatsiya va gipotalamus ishtirokida yuzaga keladi.

Elektrodlar oraliq miyaning dorsal qismiga yoki gipotalamusning ventro-medial yadrosiga kiritib qo'yilganda boshqacha reaksiyalar ro'y berdi. Bu holda hayvon bir marta o'ziga-o'zi ta'sir etgach richagga tegmaydigan bo'lib, qoldi. Bunday ta'sir salbiy emotsiyalarga sabab bo'ldi. Mushuk miyasining shu sohasiga ta'sir etilganda u g'azabga kelib, yonidagi hayvonlarga chovut solaverdi.

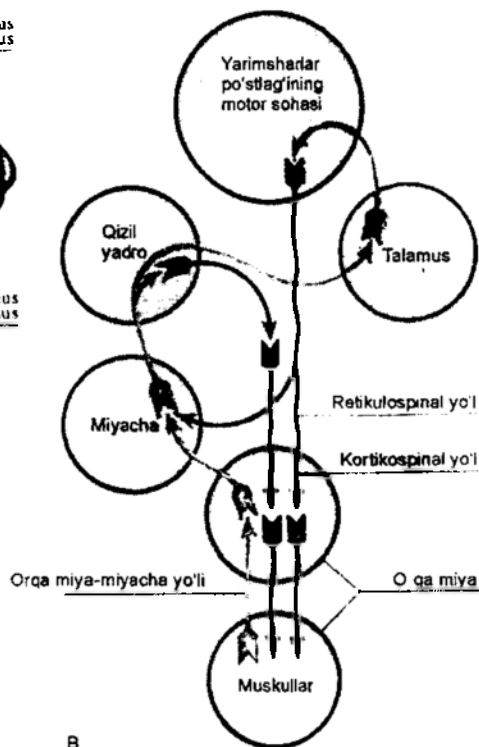
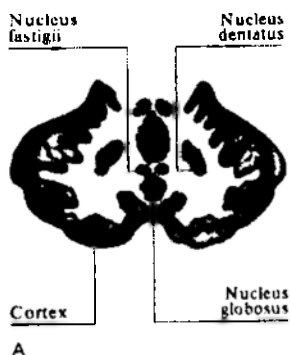
Retikulyar formatsiya oraliq miya markazlari, po'stloq osti yadrolari va limbik sistema bilan birgalikda xulq-atvorning shartsiz reflektor, instinktiv reaksiyalarini yuzaga chiqarishda qatnashuvi yuqoridagi tajribalardan ko'rinib turibdi. Bu reaksiyalarning yuzaga chiqishi natijasida organizmning hayot uchun muhim ehtiyojlari qondiriladi, bu ehtiyojlar esa hayvonlar xulq-atvorining rag'batlantiruvchi (motivatsiya) sabablari sifatida muhimdir. Ammo po'stloq ostidagi yadrolarga yoki miya o'zaniga ta'sir etish ustidagi tajribalarga miyaning shu bo'limlari xulq-atvorda hal qiluvchi ahamiyatini isbot etadigan dalil deb qarash yaramaydi, chunki markaziy nerv sistemasining pastroqdagi bo'limlari yuzaga chiqaradigan reaksiyalarni katta yarim sharlar po'stlog'i nazorat qilib turadi.

Odamda murakkab nerv funksiyalari katta yarim sharlar po'stlog'iga ko'chganligi, ya'ni *kortikalizatsiya* ro'y berganligi tufayli po'stloq ostidagi tuzilmalar, oraliq miya va retikulyar formatsiya faoliyati katta yarim sharlar po'stlog'iga hayvonlardagiga nisbatan ko'proq bo'ysungan.

Miyacha. Miya o'zani va markaziy nerv sistemasining oliy bo'limlari – po'stloq ostidagi yadrolar va bosh miya katta yarim sharlari po'stlog'ining reflektor reaksiyalarini yuzaga chiqarishda miyacha muhim ahamiyat kasb etadi. U organizmdagi hamma murakkab harakat aktlarini, shu jumladan ixtiyoriy harakatlarni uyg'unlashtirish (koordinatsiya)da qatnashadi.

Miyacha (cerebellum) o'rta qismi – chuvalchang (vermis) va uning ikki yonidagi ikkita yarim shar va ikkita yon bo'lak (lobi flokulonodulares)dan iborat. Filogenetik jihatdan eng qadimgi tuzilmalar – flokulonodulyar bo'laklar qadimgi miyacha ham deb ataladi. Miyacha yarim sharlari oldingi va orqadagi bo'lak deb ikkiga ajratiladi; orqadagi bo'lak yana ikki qismga bo'linadi. Miyachaning filogenetik jihatdan eng yosh tuzilmasi-orqadagi bo'lakning oldingi qismi yangi miyacha deb ataladi; u odamda va yuksak darajadagi maymunlarda eng ko'p taraqqiy etadi.

Miyacha yarim sharlarining yuqori yuzasi 1 mm dan 2,5 mm gacha qalinlikdagi *miyacha po'stlog'i* degan kulrang moddadan iborat. Miyacha po'stlog'i uch qavat – yuza, yoki molekular qavat, Purkine hujayralari qavati va ichki – granulyar qavatga ajratiladi.



35-rasm. Harakatlarni boshqarishda miyachaning ahamiyati:

A – miyachaning (ko'ndalang kesim) tarkibiy qismi; B – harakat faoliyatini boshqarishda miyachaning boshqa tuzilmalari bilan aloqasi.

Miyachaning asosiy massasini tashkil etadigan oq moddasida kulrang modda to'plamlari – *miyacha yadrolari* bor. Miyachaning har bir yarim sharida bu yadrolar uch tadan: tishsimon yadro (nucleus dentatus), probkasimon yadro (nucleus emboliformis) va sharsimon yadro (nucleus globosus) bo'ladi. Miyachaning o'rta qismi (vermis)da ikkita chodir yadrosi (nucleus fastigi)bor.

Miyacha markaziy nerv sistemasining boshqa bo'limlariga bir talay nerv tolalari orqali bog'lanadi, bu tolalar *miyachaning pastki, o'rta va yuqori oyoqchalari* degan uchta qalin ta'mni hosil qiladi.

Orqa miya bilan miyacha o'rtasidagi tutamlar (Fleksig tutamlari) hamda Goll va Burdax tutamlarining uzunchoq miyadagi yadrolaridan, shuningdek, proprioretseptorlar bilan vestibuloretseptorlardan impuls olib keluvchi vestibulyar yadro tolalari miyachaning pastki oyoqchalari orqali o'tadi. Katta yarim sharlar po'stlog'idan (asosan presentral pushtadan) miyachaga impuls olib keladigan tolalar o'rta oyoqchalar (miyachadan Varoliy ko'prigiga boruvchi oyoqchalar) orqali o'tadi. Goversning orqa miya tutamlari va oldingi to'rt tepalikdan boshlangan tolalar miyachaga yuqori oyoqchalar orqali kiradi.

Miyachadan keluvchi afferent tolalar miyachaning markaziy yadrolaridan

boshlanib, miyachaning asosan yuqori oyoqchalari orqali o'tadi va o'rta miyaning qizil yadrosida, talamus va gipotalamus yadrolarida, miya o'zanining retikulyar formatsiyasida – po'stloq ostidagi yadrolarda va uzunchoq miyada (kesishib) tugaydi. Miyachadan talamusga keladigan impulslar shu yerda yangi neyronga o'tadi, bu neyron esa katta yarim sharlar po'stlog'ining motor (harakatlantiruvchi) sohasida tugaydi. Qizil yadroga keluvchi impulslar orqa miyaga boruvchi rubrospinal tutamni hosil qiladigan neyronlarga o'tadi. Shunday qilib, miyacha markaziy nerv tizimining hamma bo'limlariga afferent va efferent tolalar orqali bog'langan.

Miyachaning elektr faolligi. Miyacha yuzasidan elektr potentsiallari ajratib olinganda har xil: sekundiga 150–200 va 8–12 chastotali elektr tebranishlari qayd qilinadi. Miyacha to'la ajratib qo'yilgandan keyin ham tez-tez tebranishlar davom etadi; Miyachani katta yarim sharlar po'stlog'iga bog'laydigan yo'llar qirqib qo'yilganda sust tebranishlar yo'qoladi. Shu sababli miyachada elektr tebranishlarning sust ritmlari katta yarim sharlar po'stlog'ining ta'sirida kelib chiqadi, deb hisoblashadi.

Muskullar, paylar va boylamlarning proprioretseptorlari, shuningdek, teri, ko'z va quloq eksteroretseptorlari ta'sirlanganda miyacha po'stlog'ining turli qismlarida yuzaga chiqqan potentsiallar qayd qilinadi. Ba'zi ichki a'zolarining interoretseptorlari ta'sirlanganda ham miyacha po'stlog'ida yuzaga chiqqan potentsiallar paydo bo'lishi yaqinda ko'rsatib berildi.

Tadqiqotchilar terining ayrim qismlariga yoki ayrim afferent o'tkazgichlarga ta'sir etib va miyacha po'stlog'ida yuzaga chiqarilgan potentsiallarni qayd qilib, miyachaning birinchi galda elektr faolligi paydo bo'ladigan qismlarini, ya'ni ta'sirlanuvchi retseptorlardan impulslar birinchi marta keladigan qismlarini aniqlashdi. Miyacha po'stlog'ining yuzasida retseptor apparatlar proyeksiyasining taqsimlanishini ko'rsatadigan topografik kartalar shu tariqa tuzildi, miyacha po'stlog'ining yuzasiga ko'ruv, eshituv, tagtil, muskul-bo'g'im va vestibulyar apparat retseptorlaridan, shuningdek, interoretseptorlardan signallar kelib turadi.

E. Edrian va R. Snayder bilan A. Stouelning ma'lumotlariga qaraganda, tagtil, muskul-bo'g'im, yorug'lik va tovush retseptor sistemalarining proyeksiyalari miyacha yarim sharlari yuzasida quyidagicha taqsimlanadi: oldingi tomonda-keyingi oyoqlarning, undan orqada tananing, uning orqasida-oldingi oyoqlarning, so'ngra-boshning vakillik zonasi bor, miyacha po'stlog'idagi shu zonalarning orqasida eshituv zonasi, bu zonadan medial tomonda esa ko'ruv sohasi bor. Snayder bilan Stouel tajribalarida maymun oyoqlari va yuzining tagtil retseptorlari ta'sirlanganda teri va muskul sezuvchanligining yana bir vakillik zonasi aniqlangan, u miyachaning orqadagi bo'lagida joylashgan.

Miyachaning turli qismlariga ta'sir etish effektlari. Miyachaning turli qismlariga elektr toki bilan ta'sir etilganda katta yarim sharlar po'stlog'ining muayyan qismlaridagi neyronlar, oraliq miya, o'rta va uzunchoq miya hamda retikulyar formatsiya yadrolarining elektr faolligi o'zgaradi. Miyacha yuzasiga yoki undagi ayrim yadrolarga kuchli elektr toki bilan ta'sir etilganda ko'z, bosh, qo'l-oyoq harakatga keladi. Miyacha ta'sirlanganda ro'y beruvchi harakatlar katta yarim sharlar

po'stlog'i ta'sirlangandan kelib chiquvchi harakatlardan farq qilib, sust va tonik xarakterda bo'ladi. Ta'sir etish effekti uzoq vaqt saqlanadi.

Miyachaning turli qismlari har xil muskul guruhlarining qisqarishini boshqarishda qatnashdi. Shu sababli deserebratsion rigidlik mavjud bo'lganda miyachaning oldingi bo'lagiga ta'sir etilsa yozuvchi muskullar tonusi pasayadi, orqa miyaning kesishma yozish refleksleri kamayadi va katta yarim sharlar po'stlog'idagi motor zona bo'laklariga elektr toki bilan ta'sir etish tufayli kelib chiqadigan muskul qisqarishlari susayadi. Miyachaning orqadagi bo'lagiga ta'sir etilganda ko'z harakatlari qayd qilinadi va katta yarim sharlar po'stlog'idagi motor zonaning qo'zg'aluvchanligi o'zgaradi. Miyachaning sharsimon yadrosi ta'sirlanda o'sha tomondagi oyoqlar bukiladi, chodir yadrolari ta'sirlanganda esa ikkala oldingi oyoq bukiladi.

Miya katta yarim sharlari po'stlog'ining muayyan qismlari ta'sirlanganda miyacha po'stlog'ida yuzaga chiqqan elektr potentsiallarini qayd qilish yoki aksincha, miyacha po'stlog'ining turli qismlari ta'sirlanganda miya katta yarim sharlari po'stlog'ida yuzaga chiqqan potentsiallarni qayd qilish, ularning muayyan qismlari o'zaro ikki tomonlama bog'langanligini ko'rsatdi. Masalan, oldingi oyoqlarning miyacha po'stlog'idagi vakillik zonasi oldingi oyoqlarning katta yarim sharlar po'stlog'idagi vakillik zonasiga bog'liq. Miyachaning ko'ruv zonasi katta yarim sharlar po'stlog'ining ko'ruv zonasiga, miyachaning eshituv zonasi esa katta yarim sharlar po'stlog'ining eshituv zonasiga bog'liq. Miyacha bilan katta yarim sharlar o'rtasida retsiprok xarakterdagi shunday bog'lanishlar borligidan, organizmdagi harakat sistemalarini boshqaruvchi mexanizmlar juda nozik korrelyatsiya qilinadi (uyg'unlashtiriladi).

Miyachani olib tashlash natijalari. Miyachani olib tashlash yoki shikastlash natijasida statik va stato-kinetik reflekslar buziladi; ayniqsa ixtiyoriy harakatlar izdan chiqadi. Bundan anglashiladiki, miyacha, birinchidan, gavda vaziyatining tonik reflekslariga va holat reflekslariga (bu reflekslarni miya o'zanining markazlari yuzaga chiqaradi), ikkinchidan, katta yarim sharlar po'stlog'ining motor zonasiga va u bilan bog'langan nerv markazlariga ta'sir etadi.

Miyachaning bir yarmi olib tashlangach tegishli tomondagi oyoq yozilib qoladi: hayvon o'rnidan turmoqchi bo'lib burilganda yonboshlab yiqiladi yoki operatsiya qilingan tomonga doira bo'ylab harakatlana boshlaydi (*manej harakatlari*). Keyinchalik, dastlabki og'ir hodisalar o'tib ketgach, hayvon o'rnidan tura va yura boshlaydi, lekin operatsiya qilingan tomondagi harakatlarning beo'xshovlik va buzilish elementlari umrbod saqlanadi.

Miyacha butunlay olib tashlanganda yanada og'ir hodisalar ro'y beradi. Operatsiyadan keyingi dastlabki kunlarda hayvon tamomila ojiz bo'ladi; uning oyoqqa turishga urinishi muvaffaqiyatsizlik bilan tugaydi. Harakatlar sekin-asta tiklanadi-yu tartibsizligicha qolaveradi. Hayvon gandraklaydi, yiqilib tushadi, boshi va ayoqlari bir talay ortiqcha harakatlar qiladi; bu harakatlar beqiyos katta va noaniq bo'ladi. Hayvon tikka turganda muvozanatni saqlash uchun oyoqlarini keng qo'yishga majbur bo'ladi.

Odamning miyachasi zararlangan taqdirda ko'zini ochib tikka tursa rosa gandiraklaydi, ko'zini yumib olsa, yiqiladi, entak-tentak yuradi; harakatlar uyg'unlashmagan bo'ladi, muskullarning antagonistik guruhlar bilan tez harakat qilish imkoniyati, masalan, qo'lni qatorasiga bir necha marta bukish va yozish imkoniyati buziladi (bu simptom *adiadohokinez* deb ataladi).

Hayvonlarning miyachasini olib tashlashdan keyin harakat apparatining buzilish simptomlarini birinchi marta L. Lyuchiani mukammal tasvir etgan uch simptom: atoniya, asteniya va astaziya kelib chiqqanini kuzatgan. Keyinchalik yana boshqa simptomlar; atoksiya, dezekvilibratsiya va dismetriya ham tasvir etilgan.

Dezekvilibratsiya muvozanatning buzilishidan iborat. Maymunlar miyachasining flokulo-nodulyar bo'lagi olib tashlanganda shu simptom kuzatiladi, chunki bu bo'lak uzunchoq miyaning vestibulyar yadrolari bilan chambarchas bog'langandir. Bunday operatsiyadan keyin gavda vaziyati reflekslari va ixtiyoriy harakatlar aytarli buzilmasdan turib muvozanat ro'y-rost buziladi. Operatsiya qilingan maymun yotsa, unda harakat buzilishi hech bir qayd qilinmaydi. Hayvon ovqatni qo'li bilan olib og'ziga yaqinlashtira oladi, o'tira oladi, lekin buning uchun devorga suyanishga majbur bo'ladi, tikka turishga esa qurbi yetmaydi. Hayvon yurganda qafas devorlariga yopishishga majbur bo'ladi.

Muskullar tonusining yo'qolishi, ya'ni *atoniya* miyacha olib tashlangach bir necha kundan keyin ro'y beradi (operatsiyadan keyingi dastlabki vaqtda muskullar tonusi, ayniqsa yozuvchi muskullar tonusi keskin darajada oshgan bo'ladi). L.A. Orbelining kuzatishlariga qaraganda, ba'zi muskul guruhlarining tonusi uzoq muddatdan keyin oshib qolishi mumkin. Shu sababli miyachani olib tashlash muskullar tonusining yo'qolishida, ya'ni atoniyada emas, balki muskullar tonusining boshqarilmay qolishida, ya'ni *distoniyada* namoyon bo'ladi, deb aytish to'g'riroqdir. Miyachaning orqa bo'lagidagi oldingi qism va toshsimon yadro muskul tonusining boshqarilishida alohida ahamiyatga ega.

Astaziya shundan iboratki, muskullar sidirg'a tetanik qisqarish xossasidan mahrum bo'ladi. Natijada hayvonning boshi, tanasi va oyoqlari uzluksiz qaltirab yoki tebranib turadi. Hayvon birorta ixtiyoriy harakat qilgandan keyin bu hodisalar ayniqsa yaqqol ko'rinadi.

Asteniya shundan iboratki, moddalar almashinuvi kuchayganligidan organizm salga charchaydi. Harakatlar tejamsiz bajarilganligi, ularda bir talay muskullar ishtirok qilganligi tufayli moddalar almashinuvi kuchaysa kerak.

Ataksiya harakatlarning chala uyg'unlashtirilishidan va harakatlar kuchi, kattaligi, tezligi va yo'nalishining buzilishi (*dismetriya*) dan iborat. Ataksiya harakatlarning chala uyg'unlashtirilishidan va harakatlar kuchi, kattaligi, tezligi va yo'nalishining buzilishi (*dismetriya*) dan iborat. Ataksiya mast kishiga o'xshab gandiraklab yurishda o'z ifodasini topadi. Oyoq va qo'l harakatlari yurish vaqtida omonat, haddan tashqari kuchli keng amplitudali bo'ladi. Odamning miyachasi bir tomonlama zararlanganda harakat berilgan yo'nalishdan og'adi. Miyachasi zararlangan bemorlarda qo'l harakatlarining buzilishi yaqqolroq ko'rinadi. Masalan, bemor qo'li bilan aniq harakat qila olmaydi. Masalan, u ko'rsatkich barmog'ini

biror narsaga yoki o'z burniga tekkizmoqchi bo'lsa, barmoq harakati murakkab teriaktoriya bo'ylab bajariladi va barmoq mo'ljallangan joyga to'g'ri kelmaydi.

Harakatlar buzilishi miyacha olib tashlangach uzoq vaqtdan keyin birmuncha kamayadi, ammo bir necha yil o'tgandan keyin ham to'la barham topmaydi. E.A. Asratyan ko'rsatib berganidek, miyacha olib tashlangach buzilgan funksiyalar miya katta yarim sharlari po'stlog'ida yangi shartli reflektor aloqalar vujudga kelishi tufayli kompensatsiyalanadi. Miyachasi olib tashlangan itda harakat funksiyalarining nisbiy kompensatsiyalanish davrida miya yarim sharlar po'stlog'ining motor zonasi olib tashlansa, harakat apparati holatining buzilishi, miyachani olib tashlashdan keyin dastlabki vaqtda kuzatilganidek ro'y-rost ko'rinadi.

Organizmning harakat funksiyalariga miyachaning ta'sir ko'rsatish mexanizmi. Miyachaga ta'sir etish va uni yemirish effektlarini taqqoslab ko'rish hamda hozirgi zamon elektrofiziologik tadqiqotlarining ma'lumotlari miyachaning organizmdagi ahamiyati to'g'risida muayyan tasavvur hosil qilishga imkon beradi.

Miyachani olib tashlash natijasida reflektor reaksiyalar yo'qolib ketmaydi, jumladan, miya o'zanining tonik reflekslari saqlanib turaveradi. Shu bilan birga muskullar tonusi bir qadar o'zgaradi va reflektor harakatlarning aniqligi hamda uyg'unlashganligi buziladi.

Gavda harakatlangan vaqtda ta'sirlanuvchi barcha retseptorlardan «qaytar aloqa» kanallari orqali markaziy nerv sistemasiga keluvchi afferent impulslar miyachaga boradi. Miyachaga proprioretseptorlardan va vestibuloretseptorlardan shuningdek, ko'ruv, eshituv va tagtil retseptorlardan impulslar kelib turadi. Miyacha shu tariqa harakat apparatining holati haqida ma'lumot olib, muskullar tonusini bevosita boshqaruvchi qizil yadroga va miya o'zanining retikulyar formatsiyasiga ta'sir ko'rsatadi. Uzunchoq miya retikulyar formatsiyasining muayyan qismlariga mikroelektrodlar kiritib, miyachaga ta'sir etish tajribalari miyachaning retikulyar formatsiyaga ta'sir ko'rsatishidan guvohlik beradi. Bu tajribalarda retikulyar formatsiya neyronlarining spontal elektr faolligi o'zgargani qayd qilingan. Miyachaning qaysi qismi ta'sirlanishiga qarab, elektr faolligining o'zgarish xarakteri har xil bo'lishi mumkin. Uzunchoq miyaning retikulyar formatsiyasiga miyachaning ta'sir ko'rsatishi yana shundan bilinadiki, miyachaning oldingi bo'lagiga ta'sir etilsa, yozuvchi muskullardagi deserebratsion rigidlik kamayadi.

Miyachaning retikulyar formatsiyaga ko'rsatadigan ta'siri ba'zan katta yarim sharlar po'stlog'ining ta'siriga teskari bo'ladi. Masalan, kuzatishlarga qaraganda miyacha ta'sirlanganda retikulyar formatsiyadagi ayrim neyronlarning impulslari susaygan, katta yarim sharlar po'stlog'ining motor sohasigi elektr bilan ta'sir etilganda esa o'sha neyronlardagi impulslar kuchaygan.

Muskullar tonusiga miyachaning ta'sir ko'rsatish mexanizmida orqa miyaning gamma-motoneyronlaridagi zaryadlarning o'zgarishi muayyan ahamiyat kasb etadi. Miyacha oldingi bo'lagining ba'zi qismlariga ta'sir etilganda muskul yoyining gamma-afferent tolalaridan o'tuvchi impulslar susayishini, shu sababli muskul tonusi refleks yo'li bilan kamayishini R. Granit kuzatgan. Miyacha oldingi bo'lagining

boshqa qismlari ta'sirlanganda esa muskul yoyining retseptorlaridagi impulslar ko'paygan, shu tufayli muskul tonusi oshgan.

Miyacha yadrolaridan keluvchi afferent impulslar proprioretseptiv (miotatik) reflekslarni tormozlaydi. Har bir muskul qisqarishi proprioretseptorlarga ta'sir etib yangi refleksni vujudga keltira oladi. Odatda oddiy refleks shu yo'l bilan murakkab zanjirli refleksga aylanmaydi, chunki reflekslar zanjirini uzadigan tormozlovchi mexanizm bor. Miyacha olib tashlanganda kuzatiladigan astaziya uchun xarakterli hodisalar – muskullarning titrashi, gandarlash va tebranish – tormozlanmagan proprioretseptiv reflekslarga bog'liq bo'lsa kerak.

Shunday qilib, miyacha organizmning harakat reaksiyalarini to'g'irlaydi, boshqacha aytganda, ularni tegishli tuzatib aniq qilib qo'yadi. Miyachaning bu ahamiyati ixtiyoriy harakatlarning yuzaga chiqishida ayniqsa yaqqol ko'rinadi. Miyachaning asosiy funksiyasi harakat aktlarining ildam (*davriy*) va sekin (*tonik*) komponentlarini uyg'unlashtirishdir.

Miyacha va katta yarim sharlar po'stlog'i o'zaro ikki tomonlama bog'langanidan, shuningdek, miya o'zanining retikulyar formatsiya orqali miyacha ixtiyoriy harakatlarga ta'sir ko'rsatadi.

Miyacha katta yarim sharlar po'stlog'idagi neyronlarning faollik holatini boshqaradi. Miyacha po'stlog'ining muayyan qismlariga ta'sir etilsa, katta yarim sharlar po'stlog'idagi harakatlantiruvchi markazlari qo'zg'aluvchanligining o'zgarishi shundan guvohlik beradi. G. Morutssining ma'lumotlariga qaraganda, miyachaning ba'zi qismlariga ta'sir etish katta yarim sharlar po'stlog'ining ta'sirlanish effektlarini susaytiradi, boshqa qismlariga ta'sir etish esa bu effektlarni osonlashtiradi. Miyachadan chiqib talamus orqali katta yarim sharlar po'stlog'iga kiradigan impulslar bosh miya katta yarim sharlar po'stlog'ining neyronlariga to'g'ridan to'g'ri ta'sir ko'rsata oladi. Miyachadan keluvchi impulslar katta yarim sharlar po'stlog'iga retikulyar formatsiya holatini o'zgartirish yo'li bilan ham ta'sir o'tkazadi. Shu sababli miya ta'sirlanganda yoki yemirilganda katta yarim sharlar po'stlog'idan kortikospinal yo'llar orqali keladigan impulslar xarakteri o'zgaradi. Miyacha olib tashlanganda yoki shikastlanganda ixtiyoriy harakatlarning kortikal mexanizmi bu harakatlar hajmini talab qilingan miqdorga yetkaza olmaydi. Shuning oqibatida ataksiya va dismetriya kelib chiqadi; harakatlar aniq bo'lmay, keng amplitudali, poyma-poy bo'lib qoladi. Normada ishtirok etmaydigan muskullar harakat aktlarining yuzaga chiqishida qatnashadi. Harakat aktlarining miyacha tomonidan boshqarilmayotganini ko'rsatadigan xarakterli simptomlardan biri shuki, ixtiyoriy harakatlar sust boshlanib, oxiriga yaqin kuchayadi.

Katta yarim sharlar po'stlog'ining ta'sirida yuzaga chiqadigan harakat aktlarini boshqarishda miyachaning filogenetik jihatdan eng yosh bo'limi – orqadagi bo'laging oldingi qismi muhim ahamiyat kasb etadi.

Oraliq miya va po'stlog' ostidagi yadrolar. Oraliq miya (diencephalon) anatomiya nuqtayi nazaridan miya o'zanining bir bo'limidir. Ammo o'rta miya bilan uzunchoq miyaga qarama-qarshi o'laroq, oraliq miya embriogenez jarayonida miyaning oldingi pufagidan katta yarim sharlar bilan birga shakllanadi.

Oraliq miyaning asosiy tuzilmalari ko'ruv do'mboqlari – thalami optici va do'mboq ostidagi soha – hypothalamus dan iborat. Uning funksiyasi organizmdagi vegetativ jarayonlarni boshqarishdan iborat bo'lib, quyida ko'zdan kechiriladi.

Talamus funksiyalari. Talamus katta yarim sharlarga boruvchi barcha (hidlov yo'llaridan tashqari) afferent (sensor) yo'llar kollektori hisoblanadi. Talamus katta yarim sharlar po'stlog'iga olib boruvchi yo'lda bamisoli bir darvoza bo'lib, tashqi muhitdan va organizmning ichki muhitidan ta'sir qabul qiluvchi retseptorlardan keladigan butun axborot o'sha darvoza orqali o'tadi. Talamusdagi ba'zi yadrolar chekli shikastlanganda katta yarim sharlar po'stlog'i biror (ko'ruv, eshituv, ta'm biluv, tagtil va hokazo) axborotdan mahrum bo'lishi mumkin.

Miya anatomiyasi o'rganila boshlagan vaqtda faqat ko'ruv yo'llari talamus orqali o'tadi deb hisoblashardi. «Ko'ruv do'mboqlari»degan eski nom shundan kelib chiqdi. Ko'ruv do'mboqlarini hozir «sezuv do'mboqlari» deb atash to'g'riroq bo'ladi, chunki hamma sezuv yo'llari talamusda to'plangan.

Talamus oq modda qatlamlari bilan oldingi lateral va medial sohalar degan uch sohaga bo'linadi. Har bir soha bir qancha yadrolarning to'plamidan iborat. Hozir talamusning 140 taga yaqin yadrosi tafovut qilinadi.

R. Lorente de-No talamusning barcha yadrolarini funksional jihatdan *spetsifik (maxsus)* va *nospetsifik (g'ayri maxsus)* yadrolar degan ikkita katta guruhga ajratishni taklif etdi. Bunda talamus yadrolaridan katta yarim sharlar po'stlog'iga boruvchi tolalar oxirlarining morfologik xarakteristikasi va shu yadrolar ta'sirlanganda yarim sharlar po'stlog'idagi elektr faolligi o'zgarishlarining elektrofiziologik xarakteristikasi asos qilib olindi. Spetsifik yadrolardan boshlanuvchi tolalar – *talamusning spetsifik yo'llari* katta yarim sharlar po'stlog'ining 3–4 qavatida tugab, sensor va assotsiativ zonalarining chekli miqdordagi hujayralarida sinapslar hosil qiladi. Nospetsifik yadrolardan boshlanuvchi tolalar – *talamusning nospetsifik yo'llar* katta yarim sharlar po'stlog'ining turli qismlarida bir talay tarmoqlar beradi va yarim sharlar po'stlog'ining turli qismlarida bir talay neyronlarni qo'zg'alish jarayoniga tortadi. Talamusning spetsifik yadrolari katta yarim sharlar po'stlog'ining muayyan qismlariga bevosita bog'langan. Talamusning nospetsifik yadrolari esa signallarni ko'pincha po'stlog' ostidagi yadrolarga o'tkazadi, bu yadrolardan esa impulslar yarim sharlar po'stlog'ining turli qismlariga bir yo'la kiradi.

Morfologik ma'lumotlarga yarasha o'tkazilgan elektrofiziologik tadqiqotlar shuni ko'rsatdiki, spetsifik yadrolar ta'sirlanganda katta yarim sharlar po'stlog'ining faqat cheklangan qismlaridagi elektr faolligi o'zgaradi, ya'ni birlamchi javoblar kelib chiqadi (G. Jasper). Nospetsifik yadrolarning ta'sirlanishi esa elektr faolligiga ta'sir etadi, ya'ni katta yarim sharlar po'stlog'ining keng sohalarida «faollashish reaksiyasi»ni vujudga keltiradi.

Talamusning spetsifik yadrolari ta'sirlanganda katta yarim sharlar po'stlog'ida yuzaga chiqarilgan potensialning maydonga keladigan latent davri atigi 1–6 m/sek, holbuki talamusning nospetsifik yadrolari ta'sirlanganda yarim sharlar po'stlog'idagi elektr faolligi o'zgaradigan latent davr 10–50 m/sek. Bu holda latent davrning shunday uzoq davom etishi talamusning nospetsifik yadrolaridan katta

yarim sharlar po'stlog'iga boradigan yo'lda ketma-ket ulangan neyronlar va sinapslar ko'pligidan guvohlik beruvchi salmoqli dalil hisoblanadi.

Talamusning spetsifik yadrolari. Talamus yadrolarining bu funksional sistemasi ikkita guruhga: ko'chiruvchi yadrolar (talamus relelari) va assotsiativ yadrolarga bo'linadi. Bu guruhlar o'rtasidagi tafovut shundan iboratki, ko'chiruvchi har bir yadro (rele) ga muayyan sensor trakt (ko'ruv, eshituv, lemnisk, spinotamik va boshqa traktlar) dan impulslar keladi. Assotsiativ yadrolarga esa nerv sistemasining boshqa bo'limlaridan bevosita emas, balki talamusning ko'chiruvchi yadrolaridan impulslar keladi. Shunday qilib, talamusning o'zida qayta ishlangan axborot assotsiativ yadrolarga kiradi.

Asosiy ko'chiruvchi yadrolar oldingi (dorsal, ventral va medial), ventrolateral, ortki ventral (lateral va medial) hamda tizzasimon (lateral va medial) tanalardan iborat.

Lateral tizzasimon tana ko'ruv signallarini ko'chiruvchi yadrodir. Bu yadroning neyronlariga oldingi to'rt tepalikning birlamchi ko'ruv markazlaridan impulslar keladi. Lateral tizzasimon tana neyronlarining o'siqlari katta yarim sharlar po'stlog'ining ko'ruv zonasiga boradi.

Medial tizzasimon tana eshituv yo'lining ko'chiruvchi yadrosidir. Bu yadroning neyronlariga orqadagi to'rt tepalikning birlamchi eshituv markazlaridan impulslar keladi. Medial tizzasimon tana neyronlarining o'siqlari katta yarim sharlar po'stlog'ining eshituv sohasiga boradi.

Uzunchoq miyadagi Goll va Burdax yadrolaridan boshlangan tolalar (lemnisk yo'llari) va orqa miya bilan talamus o'rtasidagi yo'l orqali, shuningdek, uchik nerv yadrolaridan boshlanuvchi tolalar orqali talamusga keluvchi impulslar teri, yuz tana va qo'l-oyoq retseptorlaridan, proprioretseptorlardan axborot olib keladi. Bu axborot talamusning *ortki ventral yadrosiga keladi*. Bu yadroning neyronlari oladigan axborotini katta yarim sharlar po'stlog'ining orqadagi markaziy pushtasi – somatosensor sohasiga ko'chiradi. Ortki ventral yadroga ta'm bilish retseptorlaridan ham impulslar keladi. Visseroretseptorlardan keladigan impulslar ham ortki medial ventral yadroga kiradi. Bu adashgan nerv qorin va chanoq nervlari ta'sirlanganda ortki ventral yadroda yuzaga chiqarilgan potensiallarni tekshirib aniqlangan (R.A. Durinyan). Miyachadan impulslar ventrolateral yadroga kiradi, u yerdan katta yarim sharlar po'stlog'ining oldingi markaziy pushtasiga, ya'ni motor zonasiga boradi. Ba'zi na'lumotlarga qaraganda, *talamusning oldingi yadrolariga* visseroretseptorlardan va qisman hid biluv retseptorlaridan ham impulslar keladi. Impulslar talamusning oldingi yadrolaridan katta yarim sharlarning limbik sohasiga boradi.

Retseptorlarning muayyan guruhlaridan impuls oluvchi neyronlarning talamus yadrolaridagi joylashishi turli usullar bilan tekshirilgan.

J. Dyusser de-Barren maymunlar ustida tajribalar qilib, talamus yadrolarining ayrim qismlariga strixnin eritmasini ingichka ignada yubordi va shundan keyin gavdaning teri yuzasidagi turli qismlarda sezuvchanlik o'zgarishini tekshirdi. Strixnin eritmasi qaysi joyga yuborilishiga qarab, goh yuz sohasida, goh oldingi yoki keyingi

oyoqlar sohasida sezuvchanlik ortishini (*giperesteziya* kelib chiqishini) aniqladi. Sezuvchanlik gavdaning, ayniqsa, qarama-qarshi tomonida ko'proq buziladi. V. Maunkastl va E. Xenneman talamus orki ventral yadrosining turli qismlariga yupqa elektrodlar kiritib, gavdaning turli qismlari ta'sirlanganda yuzaga chiqarilgan potentsiallarni qayd qilishdi. Gavdaning turli sohalaridagi retseptorlardan keluvchi impulslar ortki ventral yadroning turli qismlariga kirishi mushuk, quyon va maymunlar ustidagi tajribalardan ko'rsatib berildi. Boshning yuz qismi va oldingi oyoqlar, ayniqsa distal qismlari (maymunlarning barmoqlari) sezuvchanligining talamusdagi vakillik sohasi tana va keyingi oyoqlar sezuvchanligining vakillik sohaga qaraganda kengroq. Buning ma'nosi shuki, yuz va oldingi oyoqlarning retseptorlaridan impuls oladigan neyronlar tana va keyingi oyoqlarning retseptorlaridan axborot oluvchi neyronlarga qaraganda ancha ko'proq. Gavda ayrim qismlarining yadrodagi vakillik sohalarini qat'iy chegaralangan maydonlar bo'lmay, qisman bir-birini qoplaydi. Gavdaning tegishli qismidagi ekstreoretseptorlardan signal oladigan neyronlar yadroning qaysi qismlari bo'lsa, visseroretseptorlardan impuls oluvchi zonalar ham o'sha qismlarida ekanligi yuzaga chiqarilgan potentsiallar usuli bilan ko'rsatib berildi.

Ekstreoretseptorlar bilan visseroretseptorlardan keluvchi impulslar shu tufayli o'zaro ta'sir etishi mumkin. Aks etgan og'riqlar ham shu bilan izohlansa kerak. Bu og'riqlar shundan iboratki, muayyan ichki a'zodagi patologik jarayonda visseroretseptorlardan keluvchi impulslar oqimi o'sha a'zo ustidagi teri yuzasida sezuvchanlikning buzilishiga sabab bo'ladi.

Gavdaning turli qismlari ta'sirlanayotgani haqidagi signallarni qabul qiluvchi talamik neyronlardan impulslar katta yarim sharlar po'stlog'idagi somatosensor sohaning turli qismlariga kiradi, bu zonada teri va muskul-bo'g'im retsepsiyasining vakilligi ham muayyan fazoda taqsimlangan bo'ladi.

Ko'z to'r pardasining turli qismlaridagi retseptorlaridan impuls oluvchi neyronlarning fazoda bir qadar chegaralanganligi lateral tizzasimon tanada ham qayd qilinadi. Kortiy a'zosining turli qismlaridagi retseptorlardan impuls oluvchi neyronlarning fazoda, shuningdek, bir qadar chegaralanganligi medial tizzasimon tanada ham kuzatiladi.

Talamusning assotsiativ yadrolari uning asosan oldingi qismida bo'lib, talamusning ko'chiruvchi yadrolaridan impulslar oladi va ularni miya po'stlog'ining assotsiativ sohalariga o'tkazadi. Assotsiativ yadrolarga lateral yadrolar, mediodorsal va yostiqsimon (pulvinar) yadrolar kiradi. Talamusning assotsiativ yadrolari, shuningdek, (yanada ko'proq) katta yarim sharlar po'stlog'idagi assotsiativ sohalar filogenez jarayonida kattalashib boradi. Odam talamusidagi assotsiativ yadrolar ayniqsa yaxshi rivojlangan.

Talamusning lateral yadrolari impulsni katta yarim sharlar po'stlog'ining tepa sohasiga o'tkazadi. Yostiqsimon yadroning lateral qismi esa bo'lagidagi ko'ruv assotsiativ zonasiga, pulvinarning medial qismi esa katta yarim sharlar po'stlog'ining chakka bo'lagidagi eshituv assotsiativ zonasiga impuls o'tkazadi.

Mediodorsal yadro katta yarim sharlar peshana bo'lagining po'stlog'iga, limbik sistemaga, shuningdek, gipotalamusga bog'liq.

Yarim sharlar po'stlog'ining assotsiativ zonalari bilan talamus yadrolari o'rtasida, shuningdek, katta yarim sharlar po'stlog'ining sensor zonalari bilan ko'chiruvchi yadrolar o'rtasida qaytar aloqalar bor, miya po'stlog'iga o'tkaziladigan va undan olinadigan impulslar shu qaytar aloqalar orqali doira bo'ylab o'zaro ta'sir etishi mumkin.

Talamusning nospetsifik yadrolari. Talamusning nospetsifik yadrolariga ba'zi fiziologlar retikulyar formatsiyaning diensefalik qismi deb qarashadi. Ammo talamusning nospetsifik yadrolari morfologik strukturasi va funksiyasiga ko'ra miya o'zanining retikulyar formatsiyasidan farq qiladi. G. Jasper elektrofiziologik eksperimentlarga asoslanib talamusning nospetsifik sistemasi yarim sharlar po'stlog'ining tez va qisqa muddatli faollashishida qatnashadi, degan xulosaga keldi. Miya o'zanining retikulyar formatsiyasi esa sust va uzoq faollashishni vujudga keltiradi.

O'rta miyaning retikulyar formatsiyasi butun miya po'stlog'ining tonusini saqlab turadi, miya po'stlog'ining qaysi strukturalari aniq reflektor reaksiyalarning yuzaga chiqishida qatnashsa, faqat shu strukturalarni talamusning nospetsifik yadrolari faollashtiradi. Jumladan, talamusning nospetsifik yadrolari tiyrak organizm diqqat e'tibor jarayonlarini tashkil etishda qatnashadi.

Retikulyar formatsiya orqali miya po'stlog'iga kiradigan afferent impulslar odamda muayyan sezgilarni vujudga keltirmaydi, ammo ular spetsifik sensor yo'llar orqali keluvchi impulsarga javoban miya po'stlog'ining reaksiyalarini kuchaytiradi.

Talamusning nospetsifik yadrolari bilan ko'chiruvchi va assotsiativ yadrolar o'rtasida, shuningdek, talamus bilan po'stloq ostidagi tuzilmalar o'rtasida o'zaro keng aloqalar bor. Talamusning nospetsifik yadrolaridan faqat ikkitasi – oldingi ventral yadro bilan retikulyar yadro bevosita katta yarim sharlar po'stlog'ining turli qismlariga tola beradi.

Sezgilarning shakllanishida talamusning ishtiroki. Talamus sezgilarning kelib chiqishida qatnashadi, chunki u turli retseptorlar ta'sirlanganda kelib chiquvchi impulsarni katta yarim sharlar po'stlog'iga o'tkazishdan tashqari, olingan axborot talamus yadrolarida qayta ishlanadi, shuning natijasida sezgilar xarakteri o'zgaradi.

Ko'pgina tadqiqotchilar (G. Ged va boshqalar)ning fikricha, talamus og'riq sezuvchanlikning oliy markazidir. Bu fikr quyidagi dalillarga asoslanadi. Odamdagi neyroxirurgiya operatsiyarida bosh miya katta yarim sharlar po'stlog'ining turli qismlariga bevosita ta'sir etilsa, og'riq hissi juda kamdan kam paydo bo'ladi. Ta'sir etuvchi elektrodlar talamusga qo'yilganda esa, ro'y-rost og'riq reaksiyalari va nohush sezgilar ro'y beradi. Shunga ko'ra talamusning ba'zi bir kasalliklarida azobli og'riq sezgilari paydo bo'lishini nevropatolog-klinitsistlar qadimdayoq payqashgan. Salgina ta'sir – teriga tegish, ignani salgina bosish, tovush yoki yorug'lik ta'siri bunday bemorlarda eng og'ir og'riq tutishiga sabab bo'ladi. Ba'zan esa talamus zararlanganda og'riq sezgilarini idrok etish buziladi, analgeziya holati ro'y beradi, bunda og'rituvchi ta'sirlar og'riq sezgilarini yuzaga chiqarmaydi. Nihoyat organizmning odatda og'rik hissi bilan davom etadigan tipik reaksiyalarini hayvonlar ustidagi tajribada katta yarim sharlar po'stlog'ini olib tashlagandan keyin (talamik hayvonlarda) yuzaga chiqarish mumkin.

Miya o'zanining retikulyar formatsiyasi og'riq reaksiyalarining kelib chiqishida muhim ahamiyat kasb etishi so'nggi vaqtdagi tadqiqotlarda aniqlandi. Ba'zi narkotik moddalar, masalan, barbituratlarni kiritish yo'li bilan retikulyar formatsiya ishdan chiqarilganda va shu tariqa bosh miya yarim sharlar po'stlog'iga retikulyar formatsiyaning ko'tariluvchi, faollashtiruvchi ta'siri to'xtatib qo'yilganda og'riq reaksiyalari susayadi.

Ammo keltirilgan faktlarning hammasi og'riq sezgilarining shakllanishida katta yarim sharlar po'stlog'ining ishtirok etishini to'la inkor etolmaydi. Miya po'stlog'ining ahamiyati shu bilan isbot etiladiki, og'rituvchi ta'sirlarda sensor sohalarida yuzaga chiqarilgan potentsiallar qayd qilinadi, binobarin og'riq retseptorlaridan miya po'stlog'iga impulslar yetib boradi. Og'riq sezgilari ishontirish yo'li bilan susaytirilishi mumkin (tug'ruqni og'riqsizlantirishda shu faktdan foydalaniladi). Miya po'stlog'inig sensor zonalar zararlanganda og'rituvchi ta'sir berilgan joyni aniqlib bo'lmaydi.

Oqimtir yadro funksiyalari. *Oqimtir yadro yoki palidum (globus pallidus)* oraliq miyaga taqalib turadi va katta yarim sharlardagi yasmiqsimon yadro (nucleus lentiformis) tarkibiga kiradi, ichki kapsulasi bilan talamusdan ajralib turadi.

Pallidum – harakatlantiruvchi yadrodir. U ta'sirlanganda asosan qarama-qarshi tomondagi bo'yin, qo'l-oyoq va butun tana muskullari qisqarishi mumkin.

Oqimtir yadro talamusdan keladigan va talamo-pallidar reflektor yoyini tutashtiradigan tolalar orqali afferent impulslar olib turadi.

Oqimtir yadro o'rta miya va keyingi miya markazlariga effektor tolalar orqali bog'langani uchun shu markazlarning ishini boshqaradi va uyg'unlashtiradi. Pastroqdagi yadrolarni, asosan o'rta miyaning qizil yadrosini tormozlash oqimtir yadroning funksiyalaridan biridir. Shu sababli odatda oqimtir yadro zararlanganda skelet muskullarining tonusi oshib ketadi (*gipertonus*), chunki qizil yadro oqimtir yadroning tormozlovchi ta'siridan qutiladi.

Katta yarim sharlar po'stlog'idagi motor zonaning ta'sirlanishiga javoban skelet muskullarining qisqarishi oqimtir yadroga elektr toki bilan ta'sir etilganda tormozlanadi. Bu effektlar ham o'rta miyadagi oqimtir yadro bilan qizil yadroning o'zaro bog'langanligidan kelib chiqadi. Talamus-gipotalamus-pallidum sistemasi yuksak darajadagi hayvonlarda shartsiz murakkab reflekslar – himoyalaniş, tussmollash, ovqatlanish, jinsiy reflekslarning yuzaga chiqishida qatnashadi. Bu reflekslarning hamma *polidar hayvonda* bo'lib, yoylari odamda ham oqimtir yadro orqali o'tadi.

Oqimtir yadrosi zararlangan bemorlarda murakkab reflektor aktlaridan ko'pchiligi yuzaga chiqmaydi; masalan, ularda to'satdan kuchli tovush yoki yorug'lik ta'siriga javoban himoyalaniş reaksiyalari ro'y bermaydi.

Har qanday murakkab harakatga yo'ldosh bo'ladigan yordamchi harakatlarning reflektor yoylari polidar tizim orqali o'tadi. Odam biror harakatni bajarganda shu harakatni yuzaga chiqaruvchi muskullardan tashqari, biror bo'g'imni ushlab turadigan yoki boshqa bo'g'imlarni harakatga keltiradigan bir qancha muskullarni ham taranglaydi, shunga ko'ra asosiy harakat mukammalroq va bir tekis bo'lib

chiqadi. Masalan, odam yurganda qo'llarning qimirlashi va gavda vaziyati o'zgarganda bir qancha yordamchi harakatlar beo'xshov, bir xil bo'lib qoladi; harakat aktlariga yordamchi harakatlar qo'shilmaydi (gipokinez). Shu sababli polidar bemorlar turqi o'zgaray, yuzi qimirlamay turadi (niqobsimon yuz), bu bemorlarni birinchi qarashdayoq shu simptomdan tanib olinadi.

Targ'il tana funksiyalari. Oxirgi miyaning po'stloq ostidagi markazlaridan targ'il tana (corpus striatum)ning ahamiyati kattaroq.

Sutemizuvchi hayvonlarda yarim sharlar po'stlog'idan keladigan va ichki kapsula deb ataladigan nerv tolalari tutami targ'il tanani ikki qismga: dumli yadro (nucleus caudatus) va po'choqqa (putamen) ajratib turadi.

Targ'il tanaga asosan talamusdan, qisman po'stloqdan afferent impulslar keladi, efferent impulslar esa targ'il tanadan asosan oqimtir yadroga boradi. Targ'il tanaga mustaqil harakat funksiyalarini o'tamaydigan, ammo filogenetik jihatdan qadimgiroq harakat yadrosi-pallidum funksiyalarini nazorat qiladigan effektor yadro deb qarashadi. Targ'il tana oqimtir yadroning shartsiz reflektor faoliyatini boshqaradi va qisman tormozlaydi, ya'ni oqimtir yadro qizil yadroga qanday ta'sir etsa, targ'il tana oqimtir yadroga o'shanday ta'sir etadi.

Dumli yadroga past chastotali elektr toki bilan ta'sir etilsa, hayvonning xulq-atvori o'zgarishi, ya'ni hayvon mudrab uyquga ketishi va katta yarim sharlar po'stlog'idagi neyronlarning reaksiya vaqti uzayishi yaqinida ko'rsatib beriladi. Bu natijalar talamusning nospetsifik yadrolariga dumli yadroning ta'sir etishiga bog'liq; talamusning bu yadrolari bosh miya po'stlog'ini faollashtiradi.

Odamning targ'il tanasi zararlanganda *atetoz* (qo'l-oyoqlarning stereotip ritmik harakatlari) va xoreya (hech qanday tartib va izchillik bilan davom etmaydigan kuchli va noto'g'ri harakatlar deyarli hamma muskullarni o'z ichiga oladi – «avliyo Vitt raqsi») kuzatiladi. Atetos ham, xoreya ham targ'il tananing oqimtir yadroga tormozlovchi ta'sir ko'rsatmay qo'yishi natijasidir, deb hisoblanadi.

Targ'il tana zararlanganda himoyalani, oriyentirovka va shu kabi shartsiz reflekslar ham xiyla kuchayadi. Har bir asosiy harakatga yo'ldosh bo'ladigan yordamchi harakatlar ham ancha kuchayadi (yordamchi harakatlarning kuchayishi giperkinez deb ataladi). Ayni vaqtda muskullar tonusi o'zgaradi, odatda esa pasayadi (gipotonus). Buning sababi shuki, targ'il tana zararlanganda pallidum tormozlanish protsessidan qutiladi. Targ'il tana zararlanganda kuzatiladigan hodisalar (giperginez va gipotonus)ga oqimtir yadro zararlanganda kuzatiladigan hodisalar (gipokinez va gipertonus) qarama-qarshidir.

Hozir targ'il tanani apparatining po'stloq ostidagi oliy boshqaruvchi -- koordinatsion markazi deb hisoblashadi.

Ba'zi eksperimental ma'lumotlarga qaraganda, modda almashinuvi issiqlik hosil bo'lishi va chiqarilishi, tomir reaksiyalarini idora etuvchi oliy vegetativ koordinatsion markazlar ham targ'il tanada ekan. Jumladan, targ'il tananing ta'sirlanishi natijasida bir qancha ichki organlar funksiyasining o'zgarishini kuzatgan V. Ya. Danilevskiyning eski ma'lumotlari shundan guvohlik beradi. Shartsiz reflektor harakatlarni va vegetativ reaksiyalarni integratsiyalaydigan, ularni xulq-atvorining

yagona butun akti qilib birlashtiradigan markazlar targ'il tanada bo'lsa kerak. Targ'il tana gipotalamus bilan bog'langani tufayli, vegetativ nerv sistemasidan innervatsiyalanadigan organlarga ta'sir etadi.

Bosh miya katta yarim sharlar po'stlog'i. Bosh miya katta yarim sharlar po'stlog'i – markaziy nerv sistemasining kechroq rivojlangan strukturasi va funksiyalari, ayniqsa, murakkab bo'lgan oliy bo'limidir. Katta yarim sharlar va po'stlog'ining ahamiyati ularni operatsiya qilib olib tashlash, ya'ni ekstirpatsiya qilish tajribalarida yaqqol ko'rinadi.

Katta yarim sharlarni olib tashlash va uning oqibatlari. XIX asrning birinchi choragidayoq Flurans qushlar bosh miyasining katta yarim sharlarini birinchi marta olib tashlagan (ekstirpatsiya qilgan). Keyinchalik ko'pgina tadqiqotchilar sutemizuvchi hayvonlarning katta yarim sharlarini yoki ularning po'stlog'ini olib tashlashdi.

Katta yarim sharlarni yoki ularning po'stlog'ini olib tashlash tajribalari operatsiyadan keyin hayvonning qaysi funksiyalardan mahrum bo'lishini va qaysi funksiyalari saqlanib qolishini bilish maqsadida qilinadi.

Qush bosh miyasining katta yarim sharlari olib tashlangach havoga uloqtirilganda ucha oladi, qafasda turganda itarilsa yurib ketadi. Operatsiya qilingan qushlarga ta'sir etilmasa, ular ko'p soatlab qimirlamay turaveradi. Ular eshituv va ko'ruv ta'sirlariga reaksiya ko'rsatish qobiliyatidan to'la mahrum bo'lmay, keskin soya beruvchi to'siqlarni chetlab o'ta biladi. Fazoda gavda vaziyatining o'zgarishiga javoban normal reaksiya ko'rsatadi. Qushlar bosh miyasining katta yarim sharlari olib tashlangach ro'y beradigan xarakterli o'zgarishlar shundan iboratki, xulq-atvorning individual turmush darajasida kasb etilgan murakkab harakatlar buziladi. Operatsiya qilingan qushlar o'zicha ovqat topib yeya olmaydi; ularni sun'iy yo'l bilan boqishga va suv berib turishga to'g'ri keladi. Hayvon qo'lga o'rganish qobiliyatidan ham mahrum bo'ladi.

Sutemizuvchilar bosh miyasining katta yarim sharlari olib tashlangach xulq-atvor yanada buziladi. Bosh miya katta yarim sharlarining po'stlog'i olib tashlangan itda operatsiya oqibatlari yo'qolib, jarohat tuzalgach it harakatlana oladi, ayni vaqtda yetarlicha aniq uyg'un harakatlar qila oladi. Buning sababi shuki, hayvonning vaqtda fazodagi vaziyati va harakatlanishi o'rta miya, ko'ruv do'mboqlari va targ'il tana funksiyalariga bog'liq, operatsiya vaqtida miyaning bu bo'laklari avaylab beshikast qoldiriladi. Bunday hayvonning yurish-turishi kuzatilganda faqat harakatlar chaqqonligi, tekisligi va aniqligi kamayganligi qayd qilinadi, xolos.

Katta yarim sharlar po'stlog'idan mahrum qilingan itlarda jinsiy instinkt juda susayadi. Uyqu va tiyraklik normal ravishda almashinadi; it uzoqroq uxlaydi.

Sensor funksiyalar keskin darajada buziladi. It operatsiyadan keyin ko'r va qisman karga o'xshab qoladi. To'siqlarga kelib uriladi, egasini tanimaydi, laqabini aytib chaqirilganda indamaydi, oldiga ovqat qo'yilsa yaqin kelmaydi, hidning farqiga bormaydi; terining kuchsiz ta'sirlanishiga javoban ro'y beradigan reaksiyalar susayadi. Shu bilan birga, katta yarim sharlar po'stlog'i olib tashlangach, itning ba'zi ko'ruv va eshituv sezgilari saqlanib qoladi. Masalan, boshiga juda ravshan

yorug'lik tushirilsa, boshini bura oladi; qorachiq refleksi qayd qilinadi. Katta yarim sharlar po'stlog'i olib tashlangach ta'm bilish sezgilari saqlanib turadi: ovqatga birorta achchiq narsa qo'shilsa, hayvon ovqatni tuflab tashlab, tumshug'ini burishtiradi.

Katta yarim sharlar po'stlog'idan mahrum qilingan it umrini cho'zish uchun eksperimentator itning og'ziga ovqat solib va suv quyib, uni sun'iy yo'l bilan boqib turadi. G. P. Zeleniyning tajribalariga qaraganda, operatsiya qilingan it ovqat yutganda me'da shirasining normal relektor sekretsiyasi yuzaga chiqadi.

Itboshli maymunlar (*macacus rhesus*)ning katta yarim sharlar po'stlog'i olib tashlangach, yanada keskin o'zgarishlar ro'y beradi. Bunday maymunlar operatsiyaga chidash bermay, tez nobud bo'ladi. Individual hayot davrida turli ta'sirlarga javoban kelib chiqqan reaksiyalar yo'qolib ketadi. Operatsiya qilingan maymunda harakat aktlari ro'y-rost buziladi. Unda ixtiyoriy harakatlar mutlaqo yuzaga chiqmaydi, mimika va jestikulyatsiya yo'qoladi. Tashqi ta'sirlarga javoban bajariladigan harakatlar sust va bo'sh bo'ladi. Katta yarim sharlar po'stlog'idan mahrum qilingan maymunga ta'sir etilmasa, u qimir etmay turaveradi; ko'proq uxlaydi.

Bosh miya katta yarim sharlari po'stlog'idan mahrum bo'lib tug'ilgan bolalar (*anensefallar*)da xulq-atvor chuqur o'zgaradi. Anensefallar odatda atigi bir necha kun yashaydi. Lekin 1913-yilda bir anensefal bolaning 3 yil-u 9 oy yashagani aniqlanadi. Shu bola jasadida yorib ko'rilganda katta yarim sharlar po'stlog'i o'rta ikkita yupqa devorli pufak topilgan; markaziy nerv tizimining pastki bo'limlarida o'tkazuvchi peramidal yo'llar bo'lmagan; ko'ruv do'mboqlari chala taraqqiy etgan; miyacha, to'rt tepalik va oraliq miya o'zgarmagan. Anensefal bola hayotining birinchi yilida tinmay uxlagan. Onasi emizganda yoki og'ziga so'rg'ich solganda to'g'ri so'rish harakatlarini bajargan. Tovush yoki yorug'likka javoban hech qanday ongli reaksiya ko'rsatmagan, ammo ba'zi reflektor harakatlar qayd qilingan: masalan, ko'zga ravshan yorug'lik tushirilganda qovoqlari yumilgan.

Hayvonlarning har xil turlarida bosh miya katta yarim sharlari yoki ularning po'stlog'ini olib tashlash natijalari shundan guvohlik beradiki, markaziy nerv sistemasining oliy bo'limlari filogenetik taraqqiyot jarayonida tobora ko'proq ahamiyat kasb etib boradi. Katta yarim sharlar po'stlog'i boshqa nerv tuzilmalaridan ancha ustun bo'lib, tobora katta ahamiyatga ega bo'ladi. Bosh miya katta yarim sharlarini yoki ularning po'stlog'ini olib tashlashdan keyin tuban darajadagi hayvonlarga nisbatan yuksak darajadagi hayvonlarda keskin va chuqur o'zgarishlar ro'y berishi shuni ko'rsatadi. Buning sababi shuki, murakkab nerv funksiyalari markaziy nerv sistemasining kechroq rivojlanadigan oliy bo'limi – katta yarim sharlar po'stlog'iga ko'chib o'tgan, ya'ni *funksiyalar kortikalizatsiyasi* ro'y bergan.

Murakkabroq nerv funksiyalari markaziy nerv sistemasining tarixan yoshroq bo'limlariga ko'chib o'tganligi shu sistema taraqqiyotining eng muhim va xarakterli faktlaridan biridir. Masalan, baliqlar yoki suvda hamda quruqda yashovchilar miyasining katta yarim sharlari olib tashlangan ko'ruv sezgilari deyarli o'zgarmaydi, itlarda esa katta yarim sharlar po'stlog'ining o'zi olib tashlangandayoq murakkab ko'ruv sezgilari butunlay yo'qoladi. So'ngra baqa yoki toshbaqa katta yarim sharlari

olib tashlangach, shartli reflekslar hosil bo'lishi mumkin, bu hayvonlarda shartli reflekslarni oraliq miya va o'rta miya yuzaga chiqara oladi; itlar yarim sharlar po'stlog'ining o'zi olib tashlanganda esa individual hayot davrida kasb etilgan eskitdan bor hamma shartli reflekslar yo'qoladi, yangi shartli reflekslar vujudga kela olmaydi.

Odamning katta yarim sharlar po'stlog'i shikastlanganda, ayniqsa katta o'zgarishlar ro'y beradi. Odamning gavdasini tikka tutishi va mehnat faoliyati bilan bog'langan murakkab harakatlarni yuzaga chiqarishi uchun nerv jarayonlarining bosh miya katta yarim sharlar po'stlog'iga bog'liq bo'lgan g'oyat mukammal koordinatsiyasi talab qilinadi. Taraqqiyot *jarayonida katta yarim sharlar po'stlog'i* harakat sferasini – ko'ndalang-targ'il muskullarni, shuningdek, vegetativ jarayonlarni nazorat *qiladigan* bo'lib qoladi.

Katta yarim sharlar po'stlog'ining hujayra strukturasi (sitoarxitektonika). Katta yarim sharlar po'stlog'ining struktura elementlari nerv hujayralari va ulardan chiqqan o'siqlar – aksonlar va dendritlar hamda neyrogliya hujayralaridan iborat.

Katta yarim sharlarning butun yuzasi po'stloq bilan qoplangan; po'stloqning qalinligi 1,5 mm dan 3 mm gacha bo'ladi. Voyaga yetgan odamda ikkala yarim shar po'stlog'ining umumiy yuzasi 1450 dan 1700 sm² gacha. Katta yarim sharlar po'stlog'idan 12 milliarddan 18 milliardgacha neyron bor.

Katta yarim sharlar po'stlog'ining tuzilish xususiyati shuki, nerv hujayralari ustma-ust bir necha qavat bo'lib yotadi. Bu qavatlar quyidagi xususiyatlari bilan farq qiladi.

Molekular qavat degan *I qavat* nerv hujayralari kam bo'lib, asosan nerv tolalarining chigalidan tarkib topgan.

II qavat mikroskopik preparatlarda yumaloq, uchburchak va ko'p burchak donalar shaklidagi mayda (diametri 4–8 mk) hujayralar qalin joylashganidan tashqi donador qavat deb ataladi.

III qavat dastlabki ikki qavatga nisbatan qalinroq bo'lib, unda katta- kichik piramidal hujayralar bor.

IV qavat ichki donador qavat deb ataladi. Ikkinchi qavat kabi, bu qavat ham mayda hujayralardan tuzilgan. Voyaga yetgan organizm katta yarim sharlar po'stlog'ining ba'zi qismlarida bu qavat bo'lmashligi mumkin; masalan, yarim sharlar po'stlog'ining motor sohasida bu qavat yo'q.

V qavat Besning katta piramidal hujayralaridan iborat. Bu hujayralarning yuqori qismidan yo'g'on o'siq – dendrit chiqib, po'stloqning yuza qavatlarida ko'p marta shoxlaydi. Ikkinchi uzun o'siq – akson katta piramidal hujayralardan oq modda ichiga kirib, po'stloq ostidagi yadrolarga yoki orqa miyaga yo'l oladi.

VI qavat multiform qavat bo'lib, uchburchak yoki duksimon hujayralardan iborat.

Katta yarim sharlar po'stlog'ining neyronlarini funksional jihatdan uchta asosiy guruhga ajratsa bo'ladi. Spetsifik afferent yo'llarning uchinchi neyronlaridan chiqadigan aksonlar qaysi hujayralarda tugasa, o'sha hujayralar birinchi guruhga kiradi. Bu hujayralar ko'ruv do'mboqlarining yadrolaridan katta yarim sharlar

po'stlog'iga keluvchi afferent impulslarni qabul qilgani uchun *sensor hujayralar* deb atalsa bo'ladi. Asosan yulduzsimon neyronlar shunday funksiyani o'taydi, bunday neyronlar po'stloq sensor sohalarining III va IV qavatlarida ayniqsa ko'p.

Miyaning pastrog'idagi bo'limlariga – po'stloq ostidagi yadrolarga, miya uzaniga va orqa miyaga impuls yuboruvchi hujayralar ikkinchi guruhga kiradi. Bu katta *piramidal neyronlar* bo'lib, ularni birinchi marta V. A. Bes 1874-yilda tasvir etgan. Ular yarim sharlar po'stlog'idagi motor sohaning asosan V qavatida to'plangan. Bu neyronlarni *motor* yoki *effektor hujayralar* deb hisoblashadi. Katta yarim sharlar po'stlog'ining effektor funksiyasini yuzaga chiqarishda ba'zi duksimon hujayralar ham qatnashadi.

Yarim sharlar po'stlog'ining bir yoki turli sohalaridagi har xil neyronlarni o'zaro bog'laydigan hujayralar uchinchi guruhga kiradi. Ular kontakt yoki oraliq neyronlar deb ataladi. Mayda va o'rta piramidal neyronlar bilan duksimon hujayralar shular jumlasidandir.

Katta yarim sharlar po'stlog'i olti qavat hujayralardan tuzilishi bilan birga, nerv tolalarining tuzilishi ham murakkab. Yarim sharlar po'stlog'ida uning turli qismlarini birlashtiruvchi gorizontal tolalar va kulrang moddani oq moddaga bog'lovchi radial tolalar bor. Nerv tolalari ham 6 qavat bo'lib yotadi. Ularning tuzilishi va o'zaro munosabatlari hujayra qavatlarining tuzilishidan ham murakkabroq va o'zgaruvchandir.

Yarim sharlar po'stlog'i hujayra tuzilishining yuqorida keltirilgan tasviri bir qadar chizmalik tasvirdir, chunki po'stloqning turli sohalarida qavatlarining rivojlanish darajasi anchagina tafovut qiladi.

Katta yarim sharlar po'stlog'i hujayralar tarkibi va tuzilish xususiyatlariga qarab, *po'stloq maydonchalari* degan bir qancha qismlarga bo'linadi. Odamda 52 hujayra maydonchasi borligini aniqlagan. Brodmanning sitoarxitektonik kartasi halqaro miqyosda keng e'tirof etiladi. Hujayra maydonchalarining batafsilroq sinflanishini Moskva miya instituti taklif etgan.

Katta yarim sharlar po'stlog'idagi elektr hodisalar. Katta yarim sharlar po'stlog'ining yuzasiga yoki bosh terisiga ikkita elektrod qo'yib, kuchaytirgichga ulansa, elektr potentsiallarning shaklli amplitudasi va chastotasi turlicha bo'lgan uzluksiz tebranishlarini qayd qilsa bo'ladi. Bu tebranishlar yozuvi *elektroensefalogramma* deb tekshirish usulining o'zi esa *elektroensefalografiya* (encephalon – miya so'zidan) deb ataladi. Elektroensefalogrammani V. V. Pravdich Neminskiy 1913-yilda tortli galvanometr yordamida birinchi marta hayvonlarda qayd qilgan. Keyinchalik G. Berger elektron kuchaytirgich texnikasini tatbiq etib, odamning shikastlanmagan bosh terisi orqali elektroensefalogramma olish mumkinligini ko'rsatib berdi. Bu usul o'sha vaqtdan buyon eksperimental va klinik tadqiqotlarda keng rasm bo'ldi.

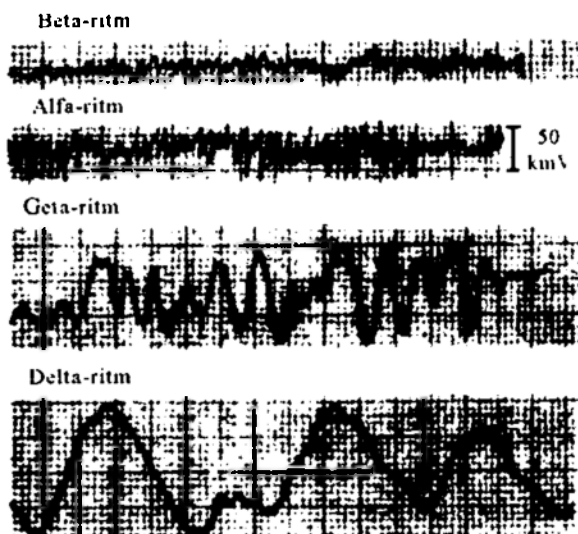
Elektroensefalogrammani ajratib olishning ikkita usuli: *bipolyar* va *monopolyar* bor. Bipolyar usulda katta yarim sharlar po'stlog'iga yoki bosh terisining tegishli bo'laklariga ajratuvchi ikkita elektrod qo'yiladi. Bu holda yarim sharlar po'stlog'ining elektrodlar ostidagi qismlari o'rtasida elektr potentsiallari ayirmasining tebranishlarini elektroensefalograf asbobda qayd qilinadi.

Monopolyar usulda bir elektrod (*faol elektrod*) po'stloq sohasiga qo'yiladi, ikkinchi (*indiferent*) elektrod odam qulog'ining yumshog'iga yoki hayvonning burun suyagiga joylashtiriladi. Bu usulda faol elektrod ostidagi potentsiallarning tebranishlari qayd qilinadi. Odam bosh terisidan ajratib olinadigan potentsiallar amplitudasi 5–10 dan 200–300 *mkv* gacha, chastotasi sekundiga 0,5 dan 70 tebranishgacha va undan ortiq bo'ladi.

Yarim sharlar po'stlog'i va po'stloq ostidagi tuzilmalarning turli qismlarida elektr potentsiallarining tebranishlari o'rtasidagi o'zaro munosabatlar elektroensefalografiya usuli bilan o'rganiladi. Buning uchun ko'p kanalli elektroensefalografilar ishlatiladi, bu asboblarda miyaning 4 dan 32 tagacha nuqtasidagi elektr faolligini bir yo'la qayd qilishga imkon beradi. M. N. Livanov va V. M. Anan'ev taklif etgan *elektroensefaloskopiya* usuli bu jihatdan yanada katta imkoniyatlar ochib beradi. Ular yasagan asbob-elektroensefaloskop yarim sharlar po'stlog'ining 50 ta va hatto 100 ta bo'lagidagi elektr faolligini yorib va ravshanligini uzluksiz o'zgartirib turadigan nuqtalar shaklida qayd qiladi. Shu nuqtalarning hammasidagi potentsiallar tebranishi o'rtasida mavjud munosabatlarni analiz qilish uchun elektron hisoblash mashinalaridan foydalaniladi.

Elektroensefalogramma ritmlari. Elektr tebranishlarining chastotasi, amplitudasi va fiziologik xarakteristikalari jihatidan elektroensefalogrammada to'rtta asosiy tip tafovut qilinadi.

Alfa-ritm potentsialning deyarli sinusoida shakldagi, sekundiga 8–13 chastotali, 50 *mkv* gacha amplitudali ritmik tebranishlaridan iborat. Tekshirilayotgan kishi jismoniy va aqliy tinchlik sharoitida yotib yoki qulay kresloda o'tirib, muskullarni bo'shashtirgan va ko'zlarini yumgan holda tashqaridan ta'sir olmayotgan bo'lsa, alfa-ritm ro'y-rost seziladi. Aksari tadqiqotchilarning fikricha, yarim sharlar



po'stlog'ining alfa-ritm ko'proq doimiyliyi bilan ta'riflanadigan va amplitudasi kattaroq bo'ladigan ikkita sohasi bor: shulardan biri ensa bo'lagida, ikkinchisi tepa bc'lakda. *Ensa bo'lagidagi alfa-ritm* yarim sharlar po'stlog'ining ko'ruv sohasida vujudga

36-rasm.
Elektroensefalografiya.
EEGning asosiy ritmlari.

keladi; qoidaga o'laroq, ko'rlarda bo'lmaydi yoki sust bilinadi. *Tepa bo'lakdagi alfa-ritm Roland ritmi* deb ataladi, chunki u proprioretseptiv (harakat) analizatorning miya po'stlog'idagi uchini o'z ichiga olgan Roland sohasining faolligiga bog'liq.

Odamdagi alfa-ritmga o'xshaydigan tebranishlar shunga o'xshash sharoitda laboratoriya hayvonlarida ham qayd qilinadi va *alfasimon ritmlar* deb ataladi.

Beta-ritm sekundiga 13 dan ortiq tebranishli va 20–25 *mkv* gacha amplitudali chastotalar bilan ta'riflanadi. Bu ritm yarim sharlar po'stlog'ining peshana bo'limlarida ko'proq va tepa bo'limlarida birmuncha kamroq seziladi. Har xil ta'sirlar berilganda, ayniqsa yorug'lik tushirilganda aqliy ishda, masalan, arifmetik masala yechilganda emotsional qo'zg'alishda va shunga o'xshash hollarda yarim sharlar po'stlog'ining ensa sohasida alfa-ritm tezda beta-ritm bilan almashinadi. Aqliy faoliyatda diqqat e'tiborga qancha ko'proq zo'r berilsa yoki retseptorlar qancha kuchliroq ta'sirlansa alfa-ritm shuncha tezroq beta-ritm bilan almashinadi. Turli ta'sirlar berilganda Roland ritmi ham beta-ritm bilan almashinadi, lekin qo'l-oyoq harakatlanganda vujudga keladigan proprioretseptiv ta'sirlar bu ritmga ayniqsa kuchli ta'sir ko'rsatadi.

Teta-ritm potentsiallarning sekundiga 4–8 chastotali 100–150 *mkv* amplitudali tebranishlaridan iborat. Uyqu vaqtida va turli patologik sharoitda: gipoksiyada va o'rtacha chuqur narkozda shunday ritm kuzatiladi.

Delta-ritm potentsiallarning sekundiga 0,5–3,5 chastotali 250–300 *mkv* amplitudali sekin tebranishlari bilan ta'riflanadi. Chuqur uyqu vaqtida, chuqur narkozda, gipoksiyada va katta yarim sharlar po'stlog'idagi turli patologiya jarayonlarda delta-to'lqinlar qayd qilinadi.

Elektroensefalogramma to'lqinlarining kelib chiqish masalasi hali to'la hal etilgani yo'q. Markaziy nerv sistemasining boshqa bo'limlaridagi hujayralar kabi, yarim sharlar po'stlog'ining neyronlari ham ta'sirlanganda yoki ularga boshqa nerv hujayralaridan impulslar kelganda harakat potentsiallarini vujudga keltira olishi hujayra ichiga kiritiladigan yoki hujayra sirtiga qo'yiladigan mikroelektrodlar yordamida tekshirib aniqlanadi. Katta yarim sharlar po'stlog'idagi ko'pgina sinapslarda, bundan tashqari, harakat potentsiallaridan oldin postsinaptik (qo'zg'aluvchi va tormozlovchi) potentsiallar paydo bo'ladi va ular ancha sekinroq o'tadi.

Elektroensefalogrammaning sust to'lqinlari asinxron ishlayotgan yakka neyronlardan ko'pchiligidagi harakat potentsiallarning algebraik yig'indisidan iborat, deb faraz qilinardi. Ammo E. Edrian ilgari surgan bu fikr hozir e'tirof etilmay qo'ydi, chunki yakka neyronlarning impuls faolligi bilan elektroensefalogramma to'lqinlari o'rtasida qandaydir bog'lanish yo'qligi isbot etildi. Ba'zi bir ta'sirlarda elektr faolligining bu ikki turi butunlay tarqalib ketishi mumkin. Masalan, efir narkozida yarim sharlar po'stlog'ining hujayralari harakat potentsiallarini vujudga keltira olmaydigan bo'lib qoladi, ayni vaqtda elektroensefalogramma potentsiallarining sust tebranishlari qayd qilinaveradi va kuchayib qoladi.

Aksari tadqiqotchilarning fikricha, elektroensefalogramma to'lqinlarining kelib chiqishi postsinaptik potentsiallarning algebraik yig'indisiga bog'liq. Katta yarim

sharlar po'stlog'iga markaziy nerv sistemasining boshqa bo'limlaridan impulslar kelishiga qarab, postsinaptik potentsiallarning yig'indi natijalari har xil bo'ladi.

Katta yarim sharlar po'stlog'idagi va hujayralarining katta guruhi sinxron qo'zg'alanda postsinaptik potentsiallarning qo'shilishi (yig'ilishi) natijasida ajratib oluvchi elektrodlarda elektroensefalogrammaning yuksak amplitudali, sust alfasimon yoki deltasimon to'lqinlari qayd qilinadi. Katta yarim sharlar po'stlog'iga afferent impulslar kamroq kelganda (odam ko'zini yumganda, tinch va qorong'i binoda turganda), shuningdek, uyqu va narkoz vaqtida shunday holat kuzatiladi. Yarim sharlar po'stlog'i afferent impulslar kelib tursa, elektrod ostidagi turli hujayralar postsinaptik potentsiallar bir vaqtda vujudga kelmay, elektroensefalogramma potentsiallarning beta-ritm tipidagi past amplitudali tez-tez tebranishlari qayd qilinadi. Uyqudan uyg'onish vaqtida va tiyraklikda elektroensefalogramma shunday o'zgaradi. Miya o'zanining retikulyar formatsiyasiga ta'sir etilganda elektroensefalogrammada sust ritmlar tez ritmlarga aylanadi. Bu hodisa *desinxronizatsiya* yoki *faollashish reaksiyasi* deb ataladi (G. Jasper). Odamning ko'zini ochishi alfa-ritmning beta-ritm bilan almashinishi faollashish reaksiyasining vujudga kelish misollaridan biridir.

Yarim sharlar po'stlog'ini tilish tajribalari elektroensefalogramma ritmlarining vujudga kelishi va davom etishida afferent impulsatsiyaning yetakchi ahamiyat kasb etishidan guvohlik beradi. Yarim sharlar po'stlog'ining kichik bir qismiga po'stlog' ostidagi yadrolardan keluvchi barcha nerv tolalari qirqib qo'yilsa-yu, shu qismning tomirlar bilan bog'lanishi saqlab qolinsa (yarim sharlar po'stlog'ining yakkalangan «hoshiyasi») preparati, shu qismdagi elektr faolligi batamom to'xtaydi. Ammo shu qismga elektr toki bilan bevosita ta'sir etilsa, unda potentsiallarning sekin-asta so'nuvchi tebranishlari seriyasi yana paydo bo'ladi.

Katta yarim sharlar po'stlog'iga ta'sir etishning ba'zi turlarida elektroensefalogramma ritmlarining o'zgarishlari.

Yuzaga chiqarilgan potentsiallar. Tajribada har qanday retseptiv maydonning retseptorlariga ta'sir etilganda yoki efferent nerv tolalari bevosita ta'sirlanganda elektroensefalogrammada xarakterli yuzaga *chiqarilgan potentsiallar* birlamchi yoki ikkilamchi javoblar shaklida paydo bo'ladi.

Katta yarim sharlar po'stlog'ining turli bo'limlaridan ajratib olishda qayd qilinadigan birlamchi javoblarni analiz qilish shunday xulosaga olib keldi: birinchi – musbat tebranish yarim sharlar po'stlog'ining I–IV qavatlaridagi piramidal hujayralarning qo'zg'alishiga bog'liq; ikkinchi – manfiy tebranish yarim sharlar po'stlog'idagi I–II qavatlarining qo'zg'alishini aks ettiradi, bu ehtimol, I–II qavatlardagi apikal (uch tomondagi) dendritlarning sinxron depolyarizatsiyasiga bog'liq bo'lsa kerak.

Yuzaga chiqarilgan potentsiallarni qayd qilish usuli analizatorlarning miya po'stlog'idagi vakillik kartalarini tuzishda miyaning turli bo'limlari o'rtasidagi bog'lanishni aniqlashda har xil sistemalarning o'zaro ta'sirini o'rganishda va farmakologik preparatlarning ta'sirini tekshirishda keng qo'llaniladi.

Narkoz. Narkozda elektroensefalogramma xarakterli ravishda o'zgaradi. Bu

o'zgarishlar beriladigan narkotik moddaning turiga qarab farq qiladi. Efir bug'lari nafasga olinganda yarim sharlar po'stlog'idagi ritmlar ancha tezlashadi, beta-ritm paydo bo'ladi. Harakat va nutqning qo'zg'alishi narkozning fazasiga to'g'ri keladi. Narkoz chuqurlashgan sayin beta-ritm teta-ritm bilan almashinadi, so'ngra «sukut» davrlari kelib chiqadi, ya'ni elektr tebranishlari qisqa vaqt yo'qolib turadi. Natijada efir bug'lari ta'sir etaverganda, elektr faolligi batamom susayadi. Narkozdan chiqish davrida elektroensefalogramma teskari tartibda o'zgaradi.

Barbituratlar bilan yuzaga chiqariladigan narkozda ham, avval beta-ritm turidagi tez tebranishlar kuzatiladi. Narkoz chuqurlashgan sayin tez tebranishlar chastotasi kamayadi, bu tebranishlarning amplitudasi va sinxronligi esa oshib boradi. Sekundiga 14–16 chastotali, yuksak amplitudali (150 mkv gacha) ritmik tebranishlar avjga chiqadi. Bular barbiturat yoylari deb ataladi. Narkoz yanada chuqurlashganda barbiturat yoylari yo'qolib, o'miga teta-to'liqlar, so'ngra esa delta-to'liqlar vujudga keladi: to'liqlar oralig'ida yarim sharlar po'stlog'ining sukut intervallari oshadi.

Narkozda katta yarim sharlar po'stlog'ining holatini elektroensefalografiya usuli bilan boshqarish jarrohlik klinikasida katta amaliy ahamiyatga ega bo'lib, narkotik modda berishni boshqarishga va narkozni zarur darajada chuqur saqlashga imkon beradi.

Gipoksiya. Nafas olishning to'xtashi yoki sof azotni nafasga olish sababli kelib chiqadigan gipoksiyada ham elektroensefalogramma xarakterli ravishda o'zgaradi. Gipoksiyaning dastlabki davrida alfa-ritm o'miga sekundiga 15–40 tebranishlar chastotasiga ega bo'lgan beta-ritm paydo bo'ladi. Beta-ritm so'ngra delta-to'liqlar bilan almashadi. Odamda delta-to'liqlarining paydo bo'lishi es-hushning yo'qolishi bilan bir vaqtga to'g'ri keladi. Gipoksiya davom etaversa, yarim sharlar po'stlog'idagi elektr faolligining qayd qilinishi to'xtab qoladi. Bordini shu payt yana kislarod berilsa, elektroensefalogramma teskari tartibda o'zgaradi.

Tutqanoq tutishi. Tirishtiruvchi moddalarning ta'sir etishi yoki yarim sharlar po'stlog'ida yoxud po'stlog' ostidagi tuzilmalarda patologik ochag, masalan, yamoq, o'sma va shunga o'xshashlar mavjudligi sababli tutqanoq (epilepsiya) tutganda elektroensefalogramma tipik ravishda o'zgaradi. Bunda elektroensefalogrammaning xarakterli o'zgarishlari shundan iboratki, ozgina vaqt davom etadigan yuksak amplitudali cho'qqi va undan keyin kichik amplitudali va uzoq davom etadigan sust to'liqindan iborat komplekslar paydo bo'ladi. Yuksak amplitudali yakka tebranishlarda tutqanoq cho'qqilari kamroq kuzatiladi. Tutqanoq cho'qqilari ko'pincha skelet muskullarining tirishtiruvchi bilan davom etadi.

Katta yarim sharlar po'stlog'ining sensor sohalari. Katta yarim sharlar po'stlog'iga organizmning barcha retseptorlaridan afferent impulslar kelib turadi. Bu impulsning yarim sharlar po'stlog'iga bevosita uzatadigan talamus yadrolari va unga taqalib turgan tuzilmalardir (hidlov retseptorlaridan keluvchi impulslar bundan mustasno). Afferent yo'llarning uchinchi neyronlari shu yadrolarda yotadi. Yarim sharlar po'stlog'ining asosan afferent impulslar keladigan qismlarini I.P. Pavlov analizatorlarning markaziy bo'limlari deb atadi. Ko'pgina *analizatorlarning* masalan, teri, bo'g'im-muskul (kinestetik) visseral analizatorlarning markaziy bo'limlari, boshqacha aytganda *miya po'stlog'idagi vakilligi* fazoda bir-

biriga mos keladi va qisman bir-birini qoplaydi. Analizatorlarning markaziy bo'limlari joylashgan po'stloq sohalarini katta yarim sharlar *po'stlog'ining sensor sohalar*i deb atash rasm bo'lgan. Bu sohalar periferik retseptor maydonlarning yarim sharlar po'stlog'idagi proyeksiyasidan iborat.

Somatik va visseral sezuvchanlikning yarim sharlardagi vakilligi. Har bir yarim sharda *somatik* (teri va bo'g'im-muskul) va *vesseral* sezuvchanlik vakilligining ikki sohasi bor, bu sohalar shartli ravishda yarim sharlar po'stlog'ining I va II somatosensor sohalar*i* deb ataladi. Yarim sharlar po'stlog'ining *birinchi somatosensor* sohasi orqadagi markaziy pushtada bo'lib, ikkinchi sohaga qaraganda kattaroq. Gavdaning qarama-qarshi tomonidagi teri (tagtil va temperatura), bo'g'im-muskul va visseral retseptorlar oladigan axborotni yetkazib beruvchi talamusning orqadagi ventral yadrosidan afferent impulslar birinchi somatosensor sohaga kiradi.

Odam gavdasi turli qismlarining proyeksiyalarida shu sohada qanday joylashganligi ko'rsatilgan. Qo'l panjasi retseptorlari, ovoz apparati va yuzning miya po'stlog'idagi vakilligi kattaroq maydonni, tana, son va boldirning vakilligi esa kichikroq maydonni egallashi 37-rasmdan ko'rinib turibdi.

Miya po'stlog'idagi proyeksiya maydonni biror retseptor maydondan ta'sirlarini qabul qilishda qatnashuvchi po'stloq nerv hujayralarining soniga bog'liq. Po'stloqda nerv hujayralari qancha ko'p bo'lsa, periferik ta'sirlar analizi o'shancha ko'proq farqlanadi. Vessiral afferent sistemalar (hazm yo'li, chiqarish apparati, yurak tomirlar sistemasi) retseptorlarining miya po'stlog'idagi proyeksiyalari gavdaning tegishli qismlaridagi teri retseptorlarining vakilligi sohasida joylashgan.

Ikkinchi somatosensor soha Roland egatining ostida bo'lib, Silviy egatining yuqori chekkasiga yoyiladi; bu sohaga ham afferent impulslar talamusning orqadagi ventral yadrosidan keladi.

Ko'ruv retsepsiyasining vakilligi. Ko'ruv analizatorining miya po'stlog'idagi uchlari (*ko'ruv sohalar*i deb ataladi) ikkala yarim shardagi ensa bo'laklarining ichki yuzasida pix egat va yondosh pushtalar sohasida joylashgan. Ko'ruv sohalar*i* ko'z to'r pardasining proyeksiyasidan iborat. Bu sohaga afferent impulslar ko'ruv yo'lining uchinchi neyronlari joylashgan tashqi tizzasimon tanalardan keladi.

Eshituv retsepsiyasining vakilligi. Eshituv analizatorining miya po'stlog'idagi uchlari birinchi chakka pushtasida va Geshlning ko'ndalang chakka *pushtasida* joylashgan. Afferent impulslar bu sohaga ichki tizzasimon tanalarning hujayralaridan (eshituv yo'lining uchinchi neyronlari) keladi va ichki quloq chig'anog'ining eshituv retseptorlaridan axborot tashib turadi. Har xil balandlikdagi tonlar eshitilganda chig'anoq retseptorlarida vujudga keluvchi impulslar eshituv sohasidagi hujayralarning turli guruhlariga keladi.

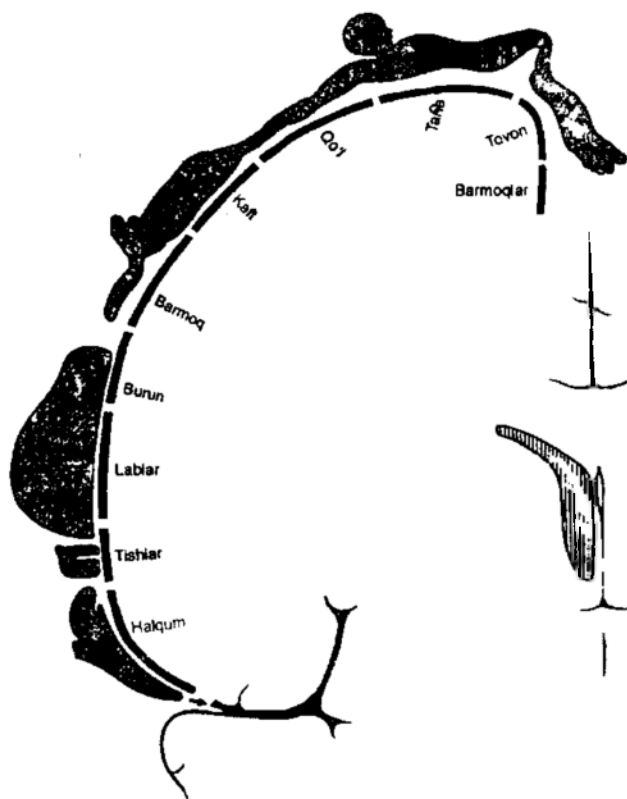
Ta'm bilish retsepsiyasining vakilligi. Ta'm bilish analizatorining miya po'stlog'idagi uchlari, Penfildning ma'lumotlariga qaraganda odamning chakka bo'lagida silviy egati bilan sirkulyar egat yaqinida, miya po'stlog'ining ta'sirlanib so'lak ajratiladigan qismiga yonma-yon joylashgan. Afferent impulslar ta'm bilish sohasiga talamusning orqadagi pastki yadrosidan keladi.

Hid biluv retsepsiyasining vakilligi. Hid sezuvchanlikning yo'llari ko'ruv

do'mboqlarining yadrolari orqali o'tmaydigan yagona afferent yo'llardir. Ularning birinchi neyronlari – hid biluv hujayralari burun shilliq pardasida, ikkinchi neyronlari esa hid biluv piyozida joylashgan.

Ikkinchi neyronlarning o'siqlari hid biluv traktini hosil qiladi, bu trakt noksimon bo'lakning oldingi qismidagi hujayralarga yetib oladi (A. Brodal), hid biluv analizatorining miya po'stlog'idagi uchi shu yerda bo'ladi.

Odam miya po'stlog'idagi sensor sohalarni ta'sirlash va yemirish effektlari. Odam miya po'stlog'idagi sensor sohalarning joylashishi asosan miya operatsiyalari vaqtida po'stloqning turli nuqtalariga elektr toki bilan ta'sir etib o'rganilgan. Operatsiyalar mahalliy anesteziya bilan qilingani uchun, qanday sezgilar kelib chiqayotganini bemor aniq aytib tura oladi. Penfild va boshqalarning o'tkazgan mukammal tekshirishlari bu sezgilarning hamisha elementar xarakterda bo'lishini ko'rsatadi. Masalan, odamning ko'ruv sohasi ta'sirlanganda yorug'lik, qorong'ulik va turli ranglarning sezgilari kelib chiqadi. Bu soha ta'sirlanganda hech qanday murakkab ko'ruv gallyutsinatsiyalari kuzatilmaydi. Miya po'stlog'ining eshituv sohasi ta'sirlanganda har xil tovushlar sezgisi kelib chiqadi, bu tovushlar baland



37-rasm. Orqa markaziy pushtadagi sezgi funksiyalarining vakilligi.

va past, qattiq va sekin bo'lishi mumkin, ammo elektr bilan ta'sir etishda bemor hech qachon nutq tovushlarini idrok etmaydi. Somatosensor soha ta'sirlanganda tegish, sanchish, et uvishish sezgilari, ba'zan sust temperatura yoki og'riq sezgisi kelib chiqadi. Ro'y-rost og'riq sezgilari deyarli hech qachon kuzatilmaydi. Hid biluv yoki ta'm bilish sohalari ta'sirlanganda har xil hid yoki ta'm (ko'pincha nohush) sezgilari kelib chiqadi.

Odam miya po'stlog'ining sensor sohalari yemirilganda gavdaning zararlanish o'chog'iga qarama-qarshi tomonida sezuvchanlikning shu turi aksari qattiq buziladi. Ko'ruv sohalari ikki tomonlama zararlanganda kishi ko'r bo'ladi, eshituv sohalari olib tashlanganda esa quloq kar bo'lib qoladi. Odam miyasiga qon quyilganda, o'sma paydo bo'lganda, jarohatlanganda sensor sohalarning funksiyalari hayvonlardagiga nisbatan ko'proq buzilib, hadeganda kompensatsiyalanmaydi. I.P. Pavlov katta yarim sharlar po'stlog'ining turli qismlarini olib tashlab, itlar ustida qilgan tajribalariga asoslanib, har bir analizatorning po'stloqdagi uchida markaziy qism yoki *yadroni va tarqoq elementlarni* ajratish kerak, deb xulosa chiqargan edi. Keng sohada joylashgan va analizator yadrosidagi kabi retseptorlardan impuls oladigan nerv hujayralarini I.P. Pavlov tarqoq elementlar, deb atagan edi. Analizator yadrosi yemirilganda funksiyalar tarqoq elementlar borligi tufayli kompensatsiyalanadi. Analizatorlarning miya po'stlog'idagi uchlarida nerv hujayralari sensor sohalarda ko'proq to'plangani uchun bo'lsa kerak, odamda funksiyalar kompensatsiyasi ham kamroq bo'ladi.

Katta yarim sharlar po'stlog'ining assotsiativ sohalari. Yuzaga chiqarilgan potentsiallarni qayd qilish shuni ko'rsatdiki, afferent impuls talamus yadrolaridan sensor sohalargagina emas, balki shu bilan bir vaqtda yondosh sohalarga ham kiradi. Katta yarim sharlar po'stlog'ining shu sohalari *assotsiativ sohalar* deb ataladi (ular yuqorida ko'zdan kechirilgan birlamchi sensor sohalardan farq qilinib, *ikkilamchi sensor sohalar* deb ham ataladi).

Assotsiativ sohalar sensor sohalarning chekkasi bo'ylab joylashadi va ulardan hamma tomonga 1–5 sm chamasida yoyiladi.

Assotsiativ sohalardagi hujayralarning muhim xususiyati shuki, ular turli retseptorlarning periferik ta'sirlariga reaksiya ko'rsata oladi. Masalan, mushukning ikkilamchi eshituv sohasida shunday qismlar topilganki, ularda tovush ta'sir etgandagina emas, yorug'lik ta'sir etganda yoki teriga elektr toki ta'sir etganda ham yuzaga chiqarilgan potentsiallar paydo bo'ladi. Har xil retseptor sistemalaridan impuls olib keluvchi afferent yo'llar ikkilamchi sensor sohalarning po'stloqdagi hujayralarida konvergensiyanishi shundan guvohlik beradi.

Assotsiativ sohalarni olib tashlash natijasida sezuvchanlikning shu turi yo'qolmaydi, lekin ayni vaqtda ko'pincha ta'sirning ahamiyatini to'g'ri baholash qobiliyati buziladi. Masalan, odamda ikkilamchi ko'ruv sohasi hisoblanadigan 18 va 19-maydonlar (Brodman bo'yicha) yemirilganda bemor hech qachon ko'r bo'lib qolmaydi, ammo ko'rgan narsasini baholash qobiliyatidan mahrum bo'lib qoladi. Shu jumladan, bemor o'qiyotganda so'zlarning ma'nosiga tushunmaydi.

Yarim sharlar po'stlog'ining chakka sohasidagi ikkilamchi eshituv sohasi

yemirilsa, bemor ko'pincha eshitgan so'zlarining ma'nosini tushunmaydigan bo'lib qoladi.

Bu faktlarning hammasi shuni ko'rsatadiki, katta yarim sharlar po'stlog'ida ta'sirlarni analiz va sintez qilish jarayonlarida assotsiativ sohalar muhim ahamiyat kasb etadi. Evolyutsion taraqqiyot jarayonida katta yarim sharlar po'stlog'idagi assotsiativ sohalarning egallagan maydoni tobora ortib borganligi va odamda eng katta miqdorga yetganligi ham shundan guvohlik beradi.

Odamda assotsiativ sohalarning sensor sohalardan farq qiladigan muhim xususiyati shuki, ular yemirilganda muayyan funksiyalar faqat qisqa vaqt buziladi. Yarim sharlar po'stlog'ining qolgan qismlari keyinchalik yemirilgan assotsiativ sohalar funksiyasini o'z zimmasiga oladi va shikastlanish kompensatsiyalanadi.

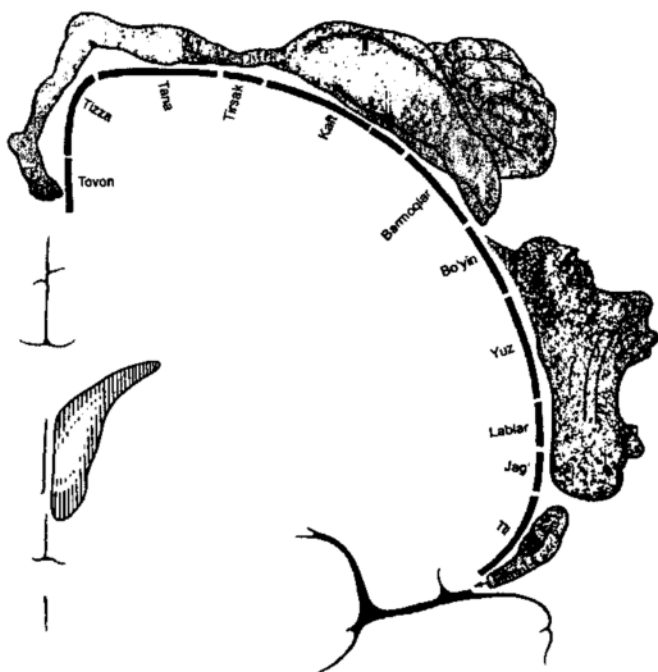
Katta yarim sharlar po'stlog'ining motor sohalari. Yuqorida ko'rsatilganidek, katta yarim sharlar po'stlog'ida markaziy nerv sistemasining pastroqdagi bo'limlariga – po'stlog' ostidagi yadrolarga, miya o'zaniga, orqa miyaga aksoni boradigan nerv hujayralari mavjud. Bu neyronlarning ko'pchilik qismi oldingi markaziy pushtada, Roland egatidan oldinda to'plangan. Bu soha *motor soha* deb ataladi. Ana shu sohaning hosil qilgan hujayralarning xarakterli xususiyati shuki, Besning gigant piramidal hujayralari bor, bu hujayralarning uzun o'siklari piramidal yo'l tarkibida orqa miyaning oraliq va harakatlantiruvchi neyronlariga yetib boradi. Odamda motor sohaning fazoda joylashuvi quyidagi 38-rasmda ko'rsatilgan.

Harakatlantiruvchi nuqtalar (ya'ni yarim sharlar po'stlog'ining ta'sirlanib, muayyan muskullarni harakatga keltiradigan nuqtalari) po'stloqqa bir tekis joylashmaganligi 38-rasmdan ko'rinib turibdi. Bu nuqtalarning oldingi markaziy pushtada joylashishi sensor vakillikning orqadagi markaziy pushtada joylashishiga mos keladi.

Oyoqning harakat nuqtalari boshqa hamma nuqtalarda yuqoriroqda; bu nuqtalardan pastda tana muskullarini harakatlantiruvchi nuqtalar, ulardan pastroqda qo'lni harakatlantiruvchi nuqtalar, hammadan pastda esa bosh muskullarini harakatlantiruvchi nuqtalar joylashgan. Tushuvchi harakatlantiruvchi yo'llar kesishgani uchun yuqorida aytilgan hamma nuqtalarning ta'sirlanishi gavdaning qarama-qarshi tomonidagi muskullarni qisqartiradi.

Sensor soha kabi, motor sohada ham qo'l panjasi, yuz, lab, til muskullarining vakilligi ko'proq maydonni, tana va oyoq muskullarining vakilligi esa kamroq maydonni egallaydi. Gavdaning shu qismidagi harakatlarning aniq va nozik boshqarilishi katta yarim sharlar po'stlog'ining motor sohasidagi harakatlantiruvchi nuqtalarning egallagan maydoniga mos keladi.

Odamdagi katta yarim sharlari po'stlog'ining motor sohasiga qo'l barmoqlarini harakatlantiruvchi nuqta sohasidan elektr toki bilan ta'sir etilsa, bir qancha hollarda ayrim muskullar va hatto ayrim motor birliklar qisqaradi. Bunga qarama-qarshi o'laroq, hamma muskullarni harakatlantiruvchi nuqtalar ta'sirlansa, 30–50 sinergist muskul bir yo'la qisqaradi.



38-rasm. Oldingi markaziy pushtada joylashgan harakat funksiyalarining vakilligi (U. Penfild bo'yicha, 1956).

Oldingi va orqadagi markaziy pushtalarni ajratib turadigan Roland egati motor soha bilan sensor sohaning faqat shartli chegarasi hisoblanadi. Gistologik tadqiqotlarning ko'rsatishicha, motor sohada bir talay sezuvchi elementlar bor; xuddi shuningdek, sensor hujayrada gigant piramidal hujayralar topiladi.

Penfildning ma'lumotlariga qaraganda, odamning oldingi markaziy pushtasiga elektr toki bilan ta'sir etilganda, 25% hollarda harakat bilan bir qatorda yoki harakat o'rnida sezgilar kelib chiqadi. Orqadagi markaziy pushtaga shunga o'xshash ta'sir etilsa, 20% hollarda sezgi o'rniga yoki sezgi bilan bir vaqtda harakat ham yuzaga chiqadi.

Motor soha bilan sensor sohaning bir-birini qoplashi odamdan ko'ra hayvonlarda ko'proq ko'rinadi.

Yarim sharlar po'stlog'idagi shu ikki sohaning funksional yaqinligini nazarda tutib, ularni ko'pincha *sensomotor* degan umumiy nom bilan birlashtirishadi. I.P. Pavlov bu sohaga kinestetik analizator (harakat analizatori) ning miya po'stlog'idagi uchi deb qaragan edi.

Odam miya katta yarim sharlar po'stlog'ining motor sohasiga shikast yetkazish oqibatlari. Yarim sharlar po'stlog'ining motor sohasi jarohatlanganda yoki shu

sohada qon aylanishi buzilganda (masalan, qon quyilganda) odam gavdasining qarama-qarshi yarmidagi muskullar to'la yoki qisman falaj bo'ladi (*gemiplegiya*). Falaj simptomlari juda sekinlik bilan yo'qolib, harakatlar tiklanadi. Odam miya po'stlog'ining motor sohasi zararlanganda ayrim mayda harakatlarni, masalan, qo'l yoki oyoq barmoqlarining harakatlarini bajarish ko'proq qiyinlashadi. Qo'l-oyoq muskullarining ishtirokida yuzaga chiqadigan murakkab harakatlar tezroq tiklanadi, operatsiyada zararlangan yarim sharga qarama-qarshi tomondagi qo'l-oyoqning ayrim harakatlari esa uzoqroq vaqt mobaynida buzilganicha qoladi, buzilganda ham ko'proq buziladi.

Motor sohaning tushuvchi yo'llari. Motor sohadagi piramidal hujayralarning o'siqlaridan bir qismi *kortikospinal* traktini hosil qiladi. Tushuvchi nerv tolalarning ikkinchi qismi, asosan kollateralari motor sohadan po'stlog' ostidagi strukturalarga borib, ikki turli yo'lni hosil qiladi. Ulardan ba'zilar motor soha hujayralarini targ'il tanaga, qizil yadroga, qora substansiyaga bog'laydi. Varoliy ko'prigi orqali keladigan tushuvchi tolalar esa motor sohani miyacha bilan bog'lab, *ponto-serebellar trakt*ni hosil qiladi.

Katta yarim sharlar po'stlog'ining motor sohasi shu yo'llar orqali markaziy nerv sistemasining pastroqdagi bo'limlariga impulslar markaziy nerv sistemasining pastroqdagi bo'limlariga, impulslar yuborib, organizmdagi harakat apparatining faoliyatini boshqaradi.

Katta yarim sharlar po'stlog'idagi motor sohaning tushuv tolalaridan bir qismi, bundan tashqari, retikulyar formatsiya va gipotalamus hujayralariga bevosita boradi, shu tufayli harakat sohasining ta'sirlanishiga javoban ko'pincha tomir reaksiyalari kelib chiqadi.

Yarim sharlar po'stlog'ining premotor sohasi. Katta yarim sharlar po'stlog'ining harakat (motor) sohasidan oldingi tomonda premotor soha bor, bu soha Brodman bo'yicha 6-va 8-maydonlarni egallaydi. Premotor sohada ham piramidal hujayralar juda ko'p. Bu hujayralarning o'siqlari spinal neyronlarga ham, targ'il tanaga, dumli yadroga, qizil yadroga, qora substansiyaga va shu kabilarga ham boradi. Qo'zg'alishlar shu yerdan retikulo-spinal, tekto-spinal, rubro-spinal va vestibulo-spinal yo'llar orqali miyaning oraliq va harakatlantiruvchi neyronlariga kiradi.

6-maydonning ayrim qismlariga elektr toki bilan ta'sir etilganda bosh va tana ta'sir etilayotgan yarim sharga qarama-qarshi tomonga harakatlanadi. Bu harakatlar koordinatsion xarakterda bo'lib, muskullar tonusining o'zgarishi bilan davom etadi. 6-maydon qismlaridan birining ta'sirlanishiga javoban ovqat yutish harakatlari, nafas olishning keskin darajada o'zgarishi va chinqirish hodisalari kelib chiqadi.

Odam miya po'stlog'ining premotor sohasidagi kichik bo'laklar neyroxirurgiya operatsiyalarida olib tashlansa, qo'lning nozik harakatlari saqlangani holda harakat ko'nikmalari buziladi.

Katta yarim sharlar po'stlog'idagi premotor sohaning ba'zi qismlari olib tashlansa, voyaga yetgan sog'lom odamga xos bo'lmagan reflekslar kelib chiqadi. Masalan, miya po'stlog'ining premotor sohasidan qo'l harakatlarini boshqaruvchi

bo'lagi olib tashlangach, zo'r berib changallash refleksi ro'y beradi: yengilgina tagtil ta'sir (kaftga tegish) natijasida harakat kelib chiqadi. Bu harakat yangi tug'ilgan bolalarda piramidal yo'l funksional jihatdan yetilguncha o'tadigan davrdagi changallash refleksini eslatadi.

Voyaga yetmagan kishilar miya po'stlog'ining motor yoki premotor sohasida oyoq muskullarining vakilligi joylashgan soha olib tashlansa Babinskiy refleksi paydo bo'ladi.

Qo'shimcha motor. Qo'shimcha motor soha katta yarim sharlarning medial sohasida bo'lib, diametri 1–2 sm dan oshmaydi. Gavdaning hamma qismidagi muskullar vakilligi shu sohada ekanligi uning turli qismlariga ta'sir etib ko'rib aniqlanadi.

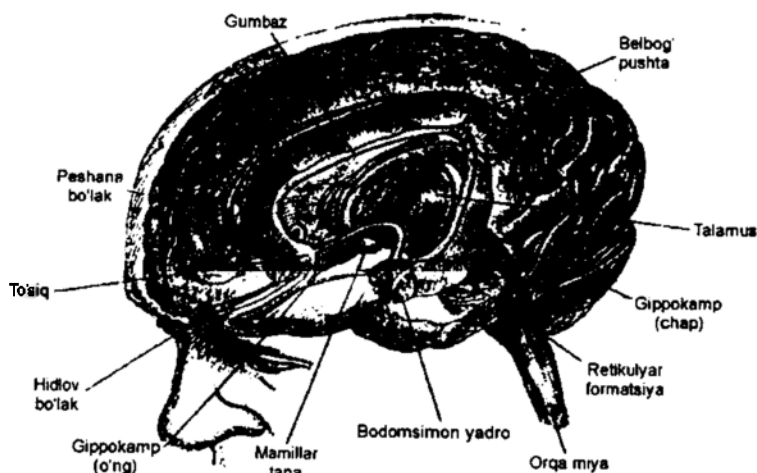
Qo'shimcha motor sohaga ta'sir etilganda tana holati o'zgaradi, ayni vaqtda oyoq va tananing ikki tomonlama harakatlari ro'y beradi. Ko'pincha shu sohaga stimuly berilganda har xil vegetativ reaksiyalar kelib chiqadi – qorachiqalar kengligi o'zgaradi, yurak urish tezlashadi va hokazo. Qo'shimcha motor soha odam holatini boshqarishda yordamchi ahamiyat kasb etadi, deb faraz qilishadi (odam holatini motor va premotor sohalar boshqaradi).

Miya po'stlog'ining ko'z harakatlarini boshqaradigan qismlari. 19-va 8-maydonlarning turli nuqtalariga ta'sir etilganda ikkala ko'zning koordinatsiyalangan harakatlari ro'y beradi. Yarim sharlar po'stlog'ining ensa bo'lagidagi 19-maydondan boshlanuvchi yo'llar miya o'zaniga to'ppa-to'g'ri borib, ko'zning qaralayotgan narsaga tikilishini ta'minlashi ko'rsatib berildi. Ensa bo'lagidagi 19-maydonga qarama-qarshi o'laroq, peshana bo'lagidagi 8-maydon ko'zning ixtiyoriy harakatlariga aloqador.

Limbik sistema funksiyalari. Belbog' pushta (gippokamp pushtasiga o'tadi), asli gippokamp, tishli fassiya, gumbaz va bodomsimon yadro limbik sistemaga kiradi. Bu tuzilmalarning hammasi yarim sharlar po'stlog'ining tepa, ko'ruv, chakka, eshituv va boshqa sohalar bilan ko'p tomonlama bog'langanligidan afferent ta'sirlarni sintez qilish jarayonlarida limbik sistema muhim ahamiyat kasb etadi. Bir qancha eksperimental ma'lumotlar (ta'sir etib, potensiallarni ajratib olish tajribalari) va klinik kuzatishlar shundan guvohlik beradiki, hayvon yoki odamning biror ta'sirga ijobiy yoki salbiy munosabatini izhor qiladigan emotsional reaksiyalarida limbik sistema va ayniqsa, gippokamp bevosita qatnashadi. Bu reaksiyalarda retikulyar formatsiya va bodomsimon yadrolar juda muhim ahamiyat kasb etadi, ular bilan gippokamp o'rtasida ikki tomonlama nerv aloqalari ko'p. Yuqorida aytilgan tuzilmalarning hammasi birgalashib ishlab, qidirish, jinsiy himoyalash va boshqa murakkab biologik reaksiyalarning boshqarilishini ta'minlaydi.

Po'stloqdagi va po'stloq ostidagi strukturalarning halqasimon o'zaro ta'siri. Katta yarim sharlar po'stlog'ining sensor sohalar bilan talamusning spetsifik yadrolari o'rtasidagi ikki tomonlama bog'lanishlar. Yarim sharlar po'stlog'ining aksari sohalar talamusning spetsifik yadrolariga ikki tomonlama – afferent va efferent yo'llar orqali bog'langan. Afferent impulslar ko'tariluvchi yo'llar orqali periferiyaning katta yarim sharlar po'stlog'ining sensor sohalariga kiradi. Bu

sohalarning hujayralari esa o'z navbatida talamusning o'sha spetsifik yadrolariga tushuvchi tolalar yuboradi. Talamus yadrolari orqali yarim sharlar po'stlog'iga afferent signallar o'tishini o'zgartira oladigan impulslar shu tushuvchi tolalar orqali keladi. Retseptorlarning ta'sirlanishiga javoban talamusda yuzaga chiqarilgan potentsiallar mahalliy sovitishda tormozlanadi, bunday sovitish yarim sharlar po'stlog'ining sensor sohasidagi tegishli qismlarning funksional faolligini yo'qotadi. Muayyan afferent sistemaning po'stloqdagi proyeksiyasini ishlamaydigan qilib qo'yish natijasida, o'sha proyeksiyaga talamus yadrolari orqali kiruvchi afferent signallar o'tmay qolishi shundan guvohlik beradi. Katta yarim sharlar po'stlog'ining chekli bir qismi sovitilganda, boshqa afferent sistemalardan talamus yadrolari orqali signallar kelishi buzilmaydi. Shunday qilib, katta yarim sharlar po'stlog'i o'ziga keluvchi afferent impulslarni go'yo filtrlab, ularning oqimiga ta'sir etadi. Tushuvchi kortiko-fugal impulslar talamusning nospetsifik yadrolariga ham, spetsifik yadrolariga ham, shuningdek, tizzasimon tanalarga va uzunchoq miyadagi Goll hamda Burdax yadrolariga ham ta'sir eta olishini ko'rsatuvchi ma'lumotlar yaqinda olindi. Katta yarim sharlar po'stlog'i shu tufayli sensor traktlardan afferent signallar o'tishini boshqara oladi: shu paytda muhimroq bo'lgan axborotni o'tkazadi, ikkinchi darajali axborotni o'tkazmay turadi. «Diqqat e'tiborni tashkil etish», ya'ni muayyan tasirotlarni idrok qilishga jalb etish mexanizmlaridan biri shundan iborat bo'lsa kerak.



39-rasm. Limbik tizim.

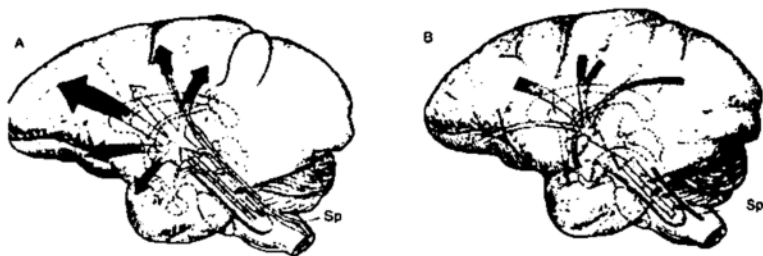
Yarim sharlar po'stlog'ining hujayralari bilan talamus hujayralari o'rtasida ikki tomonlama bog'lanishlar borligidan halqasimon o'zaro ta'sir qaror topadi. Talamokortikal halqa orqali impulsning aylanib yurishi (sirkulyatsiya) – ta'sir izlarini

katta yarim sharlar po'stlog'ida ushlab turuvchi muhim mexanizmlardan biri deb faraz qilishadi. Masalan, katta yarim sharlar po'stlog'ining yuzasiga qisqa, ammo yetarlicha kuchli ta'sir berilganda, yarim sharlar po'stlog'i bilan talamus o'rtasida potentsiallarning past chastotali tebranishlari uzoq vaqt aylanib yurishi ko'rsatib berildi.

Katta yarim sharlar po'stlog'i bilan retikulyar formatsiya o'rtasidagi ikki tomonlama bog'lanishlar. Yarim sharlar po'stlog'i bilan miya o'zanining retikulyar formatsiyasi o'rtasida murakkab o'zaro ta'sir mavjud: retikulyar formatsiya katta yarim sharlar po'stlog'ining tonusini oshiradi, katta yarim sharlar po'stlog'i esa retikulyar formatsiyaga tushuvchi – qo'zg'atuvchi va tormozlovchi impulslar yuborib retikulyar formatsiyaning qo'zg'aluvchanligini oshira yoki kamaytira oladi. Katta yarim sharlar po'stlog'i retikulyar strukturalarga ko'pincha tormozlovchi ta'sir ko'rsatadi. Retikulyar formatsiya yarim sharlar po'stlog'iga faollashtiruvchi ta'sirini kuchaytirib, yarim sharlar po'stlog'ining qarama-qarishi tormozlovchi ta'sir etadigan mexanizmini ishga soladi, bu mexanizm kortiko-retikulyar qaytar aloqa vositasida retikulyar formatsiyani tormozlab turadi. Miya mexanizmlarining faolligi shunday o'z-o'zidan boshqarilish tufayli, doimo bir darajada turadi.

Yarim sharlar po'stlog'i bilan retikulyar formatsiya o'rtasida impulsning aylanib yurish tufayli, miyaning tetik holati muttasil bir xilda turadi. Farmakologik preparatlar yuborish yo'li bilan o'sha halqasimon o'zaro ta'sir buzilganda ko'tariluvchi – faollashtiruvchi ta'sirlar to'xtab, miya narkotik uyqu holatiga kiradi.

Harakat reaksiyalarining katta yarim sharlar po'stlog'ida nazorat qilinishi (kortikal nazorat). Odam va yuksak darajadagi hayvonlar bosh miyasining katta yarim sharlar po'stlog'i butun organizmdagi barcha harakat aktlarini boshqarib turadi. Voyaga yetgan sutemizuvchi hayvonlarning aksariyatida harakatlar (masalan, yurish, yugurish) yarim sharlar po'stlog'ining ishtirokidan tashqari yuzaga chiqqan oladi va yarim sharlar po'stlog'i olib tashlangandan keyin saqlanib qoladi, maymunlarda va ayniqsa, odamda harakatlar katta yarim sharlar po'stlog'ining muqarrar ishtirokida yuzaga chiqadi. Funktsiyalarning kortikalizatsiya fenomeni shunda namoyon bo'ladi. Odam katta yarim sharlar po'stlog'ining motor sohasi hatto ozgina zararlanganda (masalan, trombozda yoki qon quyilganda) ham gavdaning qarama-qarshi tomonida to'la harakat falaji kelib chiqadi.



40-rasm. Kortiko-retikulyar bog'lanishlar (G. Megundan).

A – retikulyar formatsiyaning katta yarim sharlar po'stlog'iga ko'tariluvchi faollashtiruvchi ta'sirlarining tarqalish yo'llarini tasvirlovchi chizma; B – katta yarim sharlar po'stlog'idan retikulyar formatsiyaga tushuvchi yo'llarining chizmalari tasviri. Bu yo'llarining spetsifik afferent yo'llar kollateralari bilan konvergensiya ko'rsatilgan. Sp – yarim sharlar po'stlog'iga boradigan va retikulyar formatsiyaga kollateralalar beradigan spetsifik afferent yo'llar.

Harakat aktlarini katta yarim sharlar po'stlog'ini shuning uchun nazorat qila oladiki, po'stloqning motor, premotor va boshqa sohalaridagi neyronlar orqa miyaga (uning oraliq va motor neyronlariga) ham ekstrakortikospinal sistemaning yadrolariga (targ'il tana, qizil yadro, qora substansiya va hokazo) ham efferent impulslar yuboradi. Har bir muayyan paytda gavda retseptorlari ko'ruv, vestibulyar, bo'g'im muskul, tagtil (tuyish) retseptorlaridan katta yarim sharlar po'stlog'iga afferent impulslar kelib, bajarilayotgan harakatning borishi (yo'nalishi, kuchi, amplitudasi va shunga o'xshashalar) va uning natijalari haqida axborot yetkazib berish kortikal nazoratning muqarrar zarur shartidir.

Shunday qilib, yarim sharlar po'stlog'i bilan harakat apparati o'rtasida doiraviy o'zaro ta'sir mavjud: yarim sharlar po'stlog'i harakatni yuzaga chiqaruvchi afferent impulsni yuboradi va harakat natijasida kelib chiqadigan qaytar afferent impuls olib turadi. Shu tariqa harakat uning yuzaga chiqadigan sharoitiga (o'zgaruvchan sharoitga) aniq moslanadi va harakat reaksiyasi olinadigan natijalarga qarab yo'l-yo'lakay qayta quriladi.

Katta yarim sharlar po'stlog'i boshqaradigan harakat reaksiyalarining xarakterli xususiyati shuki, ular individual hayot tajribasi natijasida, mashq qilish jarayonida vujudga keladi.

Muayyan harakatlar yig'indisini ko'p marta takrorlash, ya'ni mashq qilish ularning avtomatlashuviga sabab bo'ladi, shunga ko'ra harakatlar aniqroq, zarur darajada chaqqon, kuch va amplitudasi shu harakat aktini bajarishda hal qilinadigan vazifaga muvofiq bo'lib qoladi. Ortiqcha harakatlar mashq qilish jarayonida barham topadi.

Odamning yurishi, yugurishi, tikka turishi va mehnat jarayonida bajaradigan ko'p harakatlar avtomatlashgan harakat aktlari hisoblanadi.

Miyaning qon bilan ta'minlanishi va likvor.

Miyaning qon bilan ta'minlanishi. Bosh miya villiziy davrasini hosil qiladigan ikkita uyqu arteriyasidan va ikkita umurtqa pog'onasi arteriyasidan qon oladi; miya to'qimasini qon bilan ta'minlaydigan arterial tarmoqlar villiziy davrasidan chiqadi.

Bosh miya qon bilan uzluksiz ta'minlanishi normal faoliyat uchun muhim shartdir. Qon kelmay qo'yganda yoki qon kelishi juda kamayganda, boshqa har qanday hujayra o'z faoliyatini nerv hujayralaridan tez to'xtatmaydi; miyaning vaqtincha qonsirashi hushdan ketishga sabab bo'ladi. Miya kislorodga, oziq moddalarga, jumladan glukozaga ehtiyoji katta bo'lganligi uchun qon ta'minotiga juda sezgir bo'ladi, ya'ni qonning kamroq kelishi miyaga juda tez ta'sir etadi.

Bosh miya katta yarim sharlari po'stlog'i zo'r berib ishlaganda miya tomirlari kengayib, qon ko'proq keladi. Jumladan, arifmetik masalalarni yechishda, kitob o'qishda va shunga o'xshash hollarda miya ko'p qon oladi. Kalla suyagi jarohatlanib teshilgan kishilar ustida shunday kuzatishlar o'tkazilgan. Miya pulsatsiyasini va miyaning qon bilan ta'minlanishini kalla suyagidagi o'sha teshik orqali qayd qilsa bo'lar edi. Kalla suyagiga shikast yetkazmasdan turib miyada qon aylanishini tekshirishga imkon beradigan zamonaviy elektron asboblari (reopletizmograflar va hokazo) yordamida ham shunday kuzatishlar o'tkazilgan.

Likvor. Miyaning ichida va pardalari ostida *likvor* yoki bosh miya bilan orqa miya o'rtasidagi suyuqlik (liquor cerebrosppinalis) bilan to'lgan katta kamgaklar bor. Likvor miya qorinchalarini, orqa miyaning markaziy kanalini, bosh miya bilan orqa miyaning o'rgimchakuyasimon parda ostidagi kamgagi (cisterna subarachnoidalis)ni to'ldiradi.

Qorincha likvori va o'rgimchakuyasimon parda ostidagi likvor uzunchoq miya sohasidagi juft Magendie va toq foramen Luschka orqali o'zaro tutashadi.

Odamdagi likvor 120–150 ml, shu bilan birga ko'proq likvor o'rgimchakuyasimon parda ostidagi kamgaklarda va faqat 20–40 ml likvor qorinchalarda bo'ladi.

Likvor tiniq va rangsiz. Solishtirma og'irligi 1,005–1,007, reaksiyasi sal-pal ishqoriy; PH qonnikiga yaqin (7,4). Likvorda juda ozgina limfotsit hujayralar bor (1 mm³ da 1 dan 5 tagacha). Likvor oqsillarning kamligi bilan qon va limfadan farq qiladi (oqsillar qonda 7–8% ga yaqin, limfada 0,3–0,5%, likvorda esa faqat 0,02%). Anorganik tuzlar qonda qancha bo'lsa, likvorda ham taxminan o'shancha. Likvorda fermentlar va immun jismalar (antitelolar) yo'q.

Qorinchalarining tomirlar chigalini qoplovchi hujayralar faol sekretsiyasi natijasida likvor hosil bo'lishini bir qancha ma'lumotlar ko'rsatib turibdi.

Likvor miqdori bir qadar doimiy bo'lib, uzluksiz hosil bo'lib turadi, shuning uchun likvor doim so'rilib turishi ham kerak. Likvor qisman limfa sistemasiga so'riladi, lekin asosan o'rgimchakuyasimon parda ostidagi kamgaklardan venoz sistemaga kiradi. Bunda paxion granulatsiyalari ahamiyat kasb etadi, deb hisoblashadi.

Likvor miyaning o'ziga xos ichki muhiti bo'lib, uning tuzlar tarkibini va osmotik bosimini bir xilda saqlab turadi. Bundan tashqari, likvor miyaning gidravlik yostiqlashi bo'lib, nerv hujayralarini mexanik shikastlardan yaxshi saqlaydi.

Likvor sirkulyatsiyasi buzilganda markaziy nerv sistemasining faoliyati buziladi. Likvorning ahamiyati shundan iboratki, u miyaning ma'lum darajada oziqlantiruvchi muhiti hisoblanadi. Miya qorinchalarining likvoridagi qand o'rgimchakuyasimon parda ostidagi kamgak likvoridagiga nisbatan ko'p ekanligi shundan dalolat beradi (miya qorinchalarida likvor hosil bo'ladi, o'rgimchakuyasimon parda ostidagi kamgakda esa likvor so'rilib ketadi). Likvorning yana bir ahamiyati shuki, miya to'qimalarida modda almashinuvidan hosil bo'ladigan tashlandiq moddalar likvor yordamida miyadan ketib, qonga qo'shiladi.

Gemato-ensefalik barer. Likvorning tarkibi *gemato-ensefalik barer*ning (L. S. Shtern) xossalriga ko'p jihatdan bog'liq. Qon bilan likvorni bir-biridan ajratib turadigan kapillarlar devori va ba'zi neyrogliya hujayralar (astrotsitlar) shunday

to'siq hisoblanadi. Bir qancha faktlar, jumladan qon va likvor tarkibining farq qilishi gematoensefalik barer borligidan guvohlik beradi. Qonda bo'ladigan yoki qonga sun'iy yo'l bilan kiritiladigan ko'pgina moddalar likvorda mutlaqo yo'q, holbuki kimyoviy tuzilish jihatdan ularga o'xshaydigan boshqa moddalar qonda ham, likvorda ham bir xil yoki deyarli baravar konsentratsiyada uchraydi. Aftidan qon bilan likvorni bir-biridan ajratib turadigan membranalar moddalarni tanlab o'tkazsa kerak.

Bundan tashqari, miya hujayralari bilan likvor o'rtasida ham baryer borligi ehtimolga yaqin. Ammo gemato-likvor baryer boshqacha aytganda, gematoensefalik baryer ko'proq ahamiyatli bo'lsa kerak.

Yod birikmalari, nitratlar (nitrat kislota tuzlari), salitsilatlar (salitsilat kislota tuzlari), metilen ko'ki, barcha koloidlar, immun jismlar antibiotiklar (penitsillin va streptomitsin) normada qondan likvorga o'tmaydi va binobarin baryerda ushlanib qoladi. Alkogol, xloroform, strixnin, morfın, qoqshol (stolbnyak) toksini baryer orqali likvorga bemalol o'tadi (bu moddalar qonga o'tgach, nerv tizimiga tezroq ta'sir etishi ham shu bilan izohlanadi).

Ko'pgina dori moddalar likvorga o'tmaydi va shuning uchun nerv markazlariga ta'sir etmaydi. L. S. Shtern gemato-ensefalik baryerni chetlab o'tib bevosita likvorga dori quyishni tavsiya etgan edi. Shu maqsadda igna ensa suyagi ostidan yoki beldan sanchilib, dori moddalar eritmasi likvorga quyiladi.

Miyaning ba'zi bir infeksion kasalliklarini davolashda dori moddalar, masalan, antibiotiklar gemato-ensefalik baryer orqali o'tmasa, shuningdek, markaziy nerv tizimining faolligini o'zgartirish uchun unga ba'zi kimyoviy moddalar bilan bevosita ta'sir etish zarur bo'lsa, dori moddalarni organizmga shu yo'l bilan kiritishgan.

Ba'zi moddalar qonga yoki likvorga kiritilganda butunlay boshqacha ta'sir etishi mumkin. Gemato-ensefalik baryer orqali o'tmaydigan modda qonga kiritilsa, a'zoning shu moddaga ko'rsatadigan reaksiyasiga bog'liq bo'ladi. Bordi-yu, o'sha modda bevosita likvorga kiritilsa, bunga javoban ro'y beradigan reaksiya avvalo, moddaning nerv markazlariga ta'sir etishiga bog'liq. Masalan, quyidagi fakt shu bilan izohlanadi: adenozintrifosfat kislota qonga kiritilsa, arteriyalar va arteriolalar kengayishi sababli arterial bosim pasayib ketadi; ensa suyagining ostidan igna sanchib, shu moddaning o'zi likvorga bevosita kiritilsa, arterial bosim ko'tariladi, chunki adenozintrifosfat kislota uzunchoq miyadagi tomir harakatlantiruvchi markazni qo'zg'atadi.

IV

VEGETATIV (AVTONOM) NERV TIZIMI

Fransuz fiziologi M. Bish XIX asr boshlarida organizm funksiyalarini hayvonlar (*animal, somatik*) va vegetativ (o'simliklar) funksiyalarga ajratgan. Birinchisiga organizmning harakatlanishi, tashqi ta'sirlarni qabul qilish kirs, ikkinchisiga organizmning qolgan barcha funksiyalari kiradi. *Somatik nerv sistemasi*

organizmning sensor va motor funksiyalarini ta'minlaydi. *Vegetativ nerv sistemasi* barcha ichki a'zolar, tomirlar va ter bezlarining efferent innervatsiyasini, shuningdek, skelet muskullari, retseptorlarining va qisman nerv sistemasining trofik innervatsiyasini ta'minlaydi.

Vegetativ funksiyalar regulyatsiyasini ajratish bilan birga, organizmning butun reaksiyalarida sensor, motor va vegetativ komponentlar yuqorida aytganimizdek, o'zaro chambarchas bog'langanligini qayt qilib o'tmoq kerak.

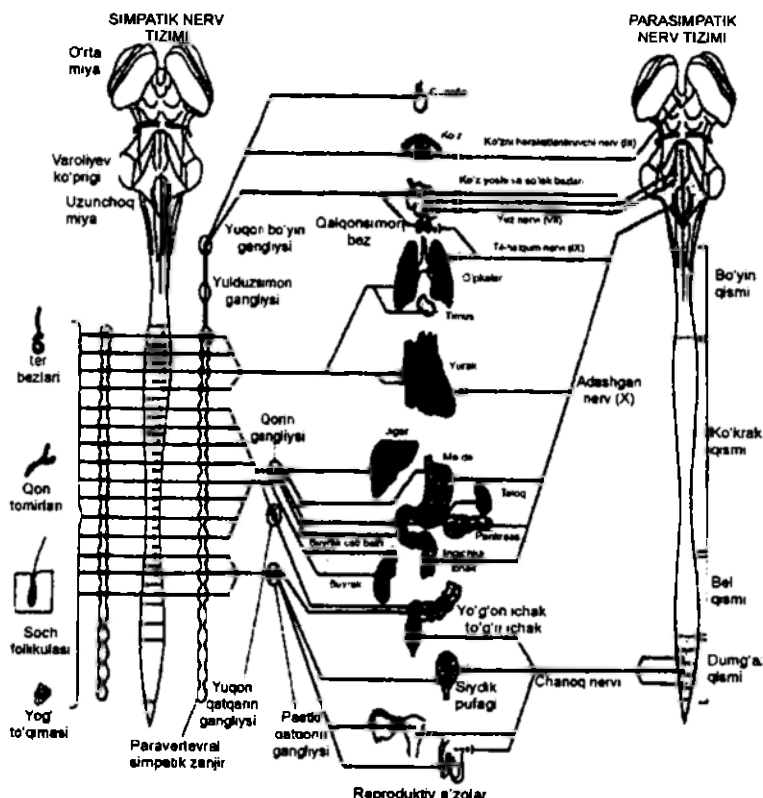
Ayrim xossalariга asoslangan holda, Klod Bernar vegetativ nerv sistemasini *ixtiyorga bo'ysunmaydigan sistema* deb atadi. Gaskell bu sistema bilan boshqariluvchi *muskullar kimyoviy sezgirlikka egaligini* hisobga olib, bu sistemani *simpatik* (adrenal) va *ichki a'zolar nerv sistemasi* deb atadi.

N. Lengli ixtiyoriy va ixtiyorga bo'ysunmaydigan nerv sistemalari reflektor yoyidagi farqlar mavjudligini aniqladi. Ixtiyoriy – somatik innervatsiyaning efferent yo'li *bir neyronli* va ixtiyorga bo'ysunmaydigan nerv sistemasi efferent yo'li *ikki neyronli* ekanligini, ularning birinchisi MNSda va ikkinchisi periferik gangliyada (tugunda) yotishi aniqlandi. Bu nerv tizimi MNSga nisbatan mustaqil ekanligini ta'kidlab, uni N. Lengli *avtonom nerv sistemasi* deb atadi. Bu nerv sistemasi asosan efferent tizimdan iborat deb tushundi va *simpatik* (torakolyumbal bo'lim) hamda *parasimpatik* (kranial va sakral) bo'limlarga bo'ldi. Ichak devoridagi nerv tutamlarini *enteral sistema* deb atadi.

Halqaro anatomik nomenklaturasiga binoan hozirda *avtonom* atamasi, qolgan barcha atamalar – *o'simlikka xos, visseral, vegetativ* o'miga ishlatilmoqda. Avtonom *nerv tizimi* tushunchasiga organizmning bir butun adekvat reaksiyani ta'minlovchi ichki hayotiy jarayonlarini boshqaruvchi markaziy va periferik hujayralar majmuyi kiritilgan.

Organizm reaksiyalarining skelet muskullari tomonidan yuzaga chiqariladigan somatik komponentlari vegetativ funksiyalardan farq qilib, ixtiyoriy ravishda yuzaga chiqarilishi, kuchaytirilishi yoki tormozlanishi mumkin; ularni reaksiyaning boshidan oxirigacha bosh miya katta yarim sharlari nazorat qilib turadi. Vegetativ komponentlar esa, ko'pincha, ixtiyoriy ravishda nazorat qilinmaydi. Shunga asoslanib, vegetativ nerv tizimini *avtonom* (J. Lengli) yoki *ixtiyordan tashqari* (G. Gaskell) deb atashdi. Ammo markaziy nerv sistemasining oliy bo'limlaridan mustaqil – «avtonom» vegetativ nerv tizimi haqidagi tasavvur g'oyatda shartlidir.

Ichki a'zoga doir shartli reflekslar hosil qilish ustidagi ko'pgina tajribalar shuni yaqqol isbot etdiki, bosh miya katta yarim sharlari po'stlog'i avtonom nerv tizimidan innervatsiyalangan hamma a'zolar faoliyatini boshqaradi va ularning faoliyatini organizmning mavjud ehtiyojlariga yarasha, organizmning tashqi va ichki muhitidan keluvchi ta'sirlarga ko'rsatadigan reaksiyalariga yarasha uyg'unlashtiradi (koordinatsiya).



43-rasm. Avtonom nerv tizimining umumiy tuzilish chizmasi.

Avtonom nerv tizimining umumiy tuzilishi va asosiy fiziologik xossalari. Avtonom nerv tizimining markazlari miya o'zanida va orqa miyada joylashgan. 1. O'rta miyada *parasimpatik nerv tizimining mezensefal bo'limi* bor; undan vegetativ tolalar ko'zni harakatlantiruvchi nerv tarkibida ketadi. 2. Uzunchoq miyada *parasimpatik nerv tizimining bulbar bo'limi* bor; undan efferent tolalar yuz, til-halqum nervlari va adashgan «sayyor» nerv tarkibida chiqadi. 3. Orqa miyaning ko'krak va bel segmentlarida (birinchi ko'krak segmentidan ikkinchi – to'rtinchi bel segmentigacha) *avtonom nerv tizimining simpatik (torako-lyumbal) bo'limi* bor; undan vegetativ tolalar tegishli orqa miya segmentlarining oldingi ildizlari orqali orqa miya neyronlarining o'siqlari bilan birga chiqadi. 4. Orqa miyaning dumg'aza segmentlarida *parasimpatik nerv tizimining sakral bo'limi* bor, tolalar undan chanoq nervi tarkibida chiqadi.

Shunday qilib, markaziy nerv tizimining to'rtta bo'limida avtonom nerv tizimining

markazlari joylashgan. Mezensefal, bulbar va sakral bo'limlardagi yadrolar avtonom nerv tizimining parasimpatik qismini, torako-lyumbal bo'limdagi yadrolar va avtonom nerv tizimining simpatik qismini hosil qiladi.

Avtonom nerv tizimining barcha bo'limlari oraliq miyadagi (gipotalamus va targ'il tanadagi) oliy vegetativ markazlarga bo'ysunadi. Bu markazlar organizmdagi ko'pgina a'zo va tizimlarning funksiyalarini uyg'unlashtiradi. Ana shu markazlar o'z navbatida katta yarim sharlar po'stlog'iga bo'ysunadi. Katta yarim sharlar po'stlog'i somatik va vegetativ funksiyalarni xulq-atvorning yagona axtarlari qilib birlashtirib, organizmning butun bir reaksiya ko'rsatishini ta'minlaydi.

Parasimpatik nerv tizimi tolalarining tarqalishi 43-rasmda ko'rsatilgan. Parasimpatik tolalar ko'p a'zolariga sayyor nerv tarkibida boradi. Bronxlar, yurak, qizilo'ngach, me'da, ingichka ichak, me'da osti bezi, buyrak usti bezlari, buyraklar, taloq, yo'g'on ichakning bir qismi sayyor (adashgan) nervdan innervatsiyalanadi.

Simpatik nerv tizimi tolalarining tarqalishi 43-rasmda ko'rsatilgan. Avtonom nerv tizimi simpatik bo'limining yuqori segmentlarida bo'yinning yuqori simpatik tuguni orqali bosh a'zolariga tolalar boradi; navbatdagi segmentlardan esa pastroqdagi simpatik tugunlar orqali ko'krak bo'shlig'i a'zolariga va qo'lga tolalar boradi; so'ngra bir qancha ko'krak segmentlari keladi, bulardan quyoshsimon chigal va ichak tutqichining yuqori tuguni orqali qorin bo'shlig'i a'zolariga tolalar boradi; nihoyat bel segmentlaridan ichak tutqichning pastki tuguni orqali asosan kichik chanoq a'zolariga va oyoqqa tolalar boradi.

Vegetativ nervlarning ikki neyronli strukturasi. Barcha simpatik va parasimpatik nerv yo'llarining periferik qismi ketma-ket yotgan ikki neyron dan iborat. Birinchi neyronning hujayra tanasi markaziy nerv tizimida bo'ladi, aksioni periferiyaga borib, biror nerv tugunida tugaydi. Ikkinchi neyronning hujayra tanasi shu tugunda bo'ladi, unda birinchi neyronning aksioni sinaptik oxirlarni hosil qiladi. Ikkinchi neyronning aksioni periferiyaga borib, tegishli a'zoni innervatsiyalaydi. Birinchi neyron tolalari preganglionar tolalar deb, ikkinchi neyron tolalari esa postganglionar tolalar deb ataladi.

Avtonom nerv tizimining birinchi neyroni qayerda tugashi va ikkinchi neyroni qayerda boshlanishi ikkita usul – morfologik va farmakologik usul bilan aniqlanadi.

Morfologik usul shunga asoslanganki, aksionlarning o'z hujayra tanalaridan ajratilgan periferik qismlari va oxirlari 6–14 kundan keyin ayniydi (degeneratsiya). Preganglionar tola qirqib qo'yilsa, degeneratsiya faqat qirqish joyidan preganglionar neyron bilan postganglionar neyronni bir-biriga tutashtiruvchi sinapslarga tarqaladi, xolos. Bordi-yu, postganglionar tola qirqib qo'yilsa, nerv tolalari vegetativ nervlarning muskul yoki bezdagi oxirgi tarmoqlarigacha ayniydi. Shunday qilib, nerv tolalarining aynishiga qarab, bu tolalarning tamom bo'lgan joyi aniq tasavvur qilinadi va uzilganligi aniqlanadi.

J. Lengli taklif etgan *farmakologik usul* shundan iboratki, hayvonning qon-tomiriga *nikotin* eritmasi yuboriladi yoki tekshirilayotgan vegetativ yo'lning biror qismiga shu eritma suriladi. Nikotin ta'sir eta boshlagan paytda vegetativ nerv yo'llarining neyronlararo sinapslarini qo'zg'atadi, so'ngra esa falaj qilib qo'yadi.

Nerv gangliysi nikotindan zaharlanishi sababli, shu gangliyda uziladigan preganglionar tolaning ta'sirlanishi undan innervatsiyalanadigan periferik a'zoga ta'sir o'tkazmay qo'yadi. Nikotindan zaharlanmagan boshqa biror gangliyda uzilgan va nikotin surilgan nerv tugunida uzilmay o'tadigan preganglionar tolaga ta'sir etish natijasida ta'sirlanuvchi nerv uchun odatdagi effekt kelib chiqadi.

Vegetativ nerv tolalarining uzilgan joylari morfologik va farmakologik usullarni tatbiq etib, muntazam tekshirishda aniqlangan. Vegetativ nervlar markaziy nerv tizimidan chiqqach, yo'lda nerv tolasi faqat bir joydan uziladi, ya'ni periferik neyronlar o'rtasida faqat bitta sinaps bo'ladi. Avtonom nerv tizimining nerv tolasi bir necha periferik nerv gangliysidan ketma-ket o'tsa, bir gangliydan boshqa hamma gangliylarda uzilmasdan o'tadi, bir gangliyda esa preganglionar tola tugab, postganglionar tola boshlanadi.

Ko'pincha birinchi parasimpatik neyronning aksoni undan innervatsiyalanadigan a'zoga uzilmay boradi, ikkinchi neyron esa butunlay innervatsiyalanadigan a'zoda bo'ladi. Yurakning parasimpatik innervatsiyasi misol bo'la oladi: birinchi neyron aksoni sayyor nerv yadrosidan (ya'ni uzunchoq miyadan) boshlanib, yurakka boradi va uning devoridagi ikkinchi neyron tanasida tugaydi. Periferik nerv o'zanining yo'lida ketma-ket bog'langan ikki neyron borligi vegetativ nervlarning somatik nervlardan farq qiladigan tipik belgisidir. Somatik nerv tolalari markaziy nerv tizimidan chiqishda periferiyadagi boron joyda ham uzilmay, ko'ndalang-targ'il muskul hujayralarida tugaydi va sarkolemma ostida oxirgi tarmoqlarni hosil qiladi.

Vegetativ gangliylar (tugunlar) sinflanishi. Vegetativ gangliylar (tugunlar) joylashishiga qarab umurtqa (vertebral), umurtqadan oldingi (prevertebral) va a'zo ichidagi (intramural) gangliylar degan uchta guruhga ajratilishi mumkin.

Vertebral gangliylar simpatik nerv tizimiga mansub bo'lib, umurtqa pog'onasining ikki tomonida yotadi va ikkita *chegara o'zanni* hosil qiladi (ularni simpatik zanjirlar deb ham yuritishadi). Vertebral gangliylar orqa miyaga tolalar bilan bog'langan, bu tolalar birlashtiruvchi oq va kulrang tarmoqlarni hosil qiladi. Simpatik nerv tizimining preganglionar tolalari birlashtiruvchi oq tarmoqlar – rami communicantes albi orqali tugunlarga boradi. Postganglionar simpatik neyronlarning tolalari tugunlardan yo mustaqil nerv yo'llari orqali yoki simpatik nervlar tarkibida periferik a'zolarga boradi. Keyingi holda chegara o'zanlarning tugunlaridan birlashtiruvchi ingichka kulrang tarmoqchalar – rami communicantes grisei shaklida somatik nervlarga boradi (ularning kulrangi postganglionar simpatik tolalarda miyelin pardalar yo'qligiga bog'liq). Bu tolalarning yo'lini 43-rasmda ko'rish mumkin.

Aksari simpatik preganglionar nerv tolalari chegara o'zan tugunlarida uziladi; bu tolalarning ozgina qismi chegara o'zanda uzilmay o'tib, prevertebral gangliylarda uziladi.

Prevertebral gangliylar umurtqa pog'onasidan chegara o'zan gangliylariga nisbatan uzoqroq masofada joylashadi, shu bilan birga o'zidan innervatsiya oluvchi a'zolardan ham bir qadar uzoq turadi. Prevertebral gangliylarga kipriksimon tugun,

bo'yinning yuqori va o'rta simpatik tugunlari, quyoshsimon chigal, ichaktutqichning yuqori va pastki tugunlari kiradi. Chegara o'zan tugunlarida uzilmay kelgan simpatik preganglionar tolalar kipriksimon tugundan boshqa hamma tugunlarda uziladi. Ko'z muskullarini innervatsiyalaydigan parasimpatik preganglionar tolalar esa kipriksimon tugunda uziladi.

A'zo ichidagi gangliylarga ichki a'zolaridagi chigallar kiradi, nerv hujayralariga boy bo'lgan chigallar (intramural chigallar) ko'pgina ichki a'zolarining, masalan, yurak, bronxlar, qizilo'ngachning o'rtadagi uchdan bir qismi bilan pastdagi uchdan bir qismi, me'da, ichak, o't pufagi, qovuq (siydik pufagi)ning muskulli devorlarida, shuningdek, ichki va tashqi sekretsia bezlarida bor. B. I. Lavrentev va boshqa tadqiqotchilarning gistologik tekshirishlariga qaraganda, parasimpatik tolalar o'sha nerv chigallarining hujayralarida uziladi.

Vegetativ gangliy (tugun)larning funksiyalari. Vegetativ gangliylar o'zidan o'tuvchi nerv impulslarining taqsimlanishi va tarqalishida anchagina ahamiyat kasb etadi. Gangliylardagi nerv hujayralarining soni gangliygacha keluvchi preganglionar tolalar soniga nisbatan bir necha baravar ortiq (bo'yinning yuqori simpatik tugunida 32 baravar, kipriksimon tugunda 2 baravar ortiq). Shu tolalardan har biri gangliyning ko'p hujayralarida sinapslar hosil qiladi. Shu sababli preganglionar tola orqali gangliygacha kelgan nerv impulsleri bir talay past ganglionar neyronlarga va binobarin, innervatsiyalanadigan a'zoning yana ko'proq muskul va bez hujayralariga ta'sir eta oladi. Shu tariqa, preganglionar tolalarning ta'sir ko'rsatadigan doirasi kengayadi.

Preganglionar tolalar orqali keluvchi nerv impulsleri nechog'li keng tarqalishini quyidagi omil ko'rsatib turibdi: itning qorin bo'shlig'idagi bir necha yirik a'zo – me'da osti bezi, ingichka ichak, buyrak usti bezlari va buyraklarga sayyor (adashgan) nervning o'rta hisobda 70 ga yaqin tolasini keladi. Sayyor nerv tolalarining bu chekli miqdori a'zo ichidagi nerv tugunlari va chigallarga sinaps orqali bog'lanib, yuqorida aytilgan hamma ichki a'zolarining parasimpatik innervatsiyasini ta'minlaydi.

Ko'pgina preganglionar tolalardan hosil bo'lgan sinapslar har bir post ganglionar neyronida bor. Nerv impulslerinin *fazoda qo'shilish* hodisasi shu bilan bog'langan. Preganglionar bir tolagacha bo'sag'adan past kuch bilan ta'sir etilsa, postganglionar tolalarda harakat potentsiallari vujudga kelmaydi. Bir necha preganglionar tola bir tolagacha ta'sir etish uchun qo'llanilgan kuch bilan ta'sirlansa, postsinaptik qo'zg'atuvchi potentsiallarining fazoda – masofada qo'shilishi sababli postganglionar tolalarda harakat potentsiallari qayd qilinadi.

Simpatik nerv tugunlarida ayrim preganglionar tolalarning ta'sir sohalari qisman bir-birini qoplaydi. Shu sababli preganglionar tolalarning ikki tutamiga bir yo'la ta'sir etilganda okklyuziya hodisasi qayd qilinadi: preganglionar tolalarning ikki tutamiga bo'sag'adan yuqori kuch bilan bir yo'la ta'sir etish effekti shu tolalarning tutamlariga alohida-alohida ta'sir etish effektlarining arifmetik yig'indisiga nisbatan hamisha kamroq chiqadi.

Preganglionar nerv tolalariga ta'sir etilganda nerv impulslerinin *vaqtda qo'shilish* hodisasi ham ravshan ko'rinadi. Yakka stimul, harto ta'sir kuchi katta

bo'lganda ham, effekt bermaydi (avtonom nerv tizimining neyronlari va markaziy nerv tizimining ko'pgina neyronlari yakka stimullar ta'sirida qo'zg'ala olmaydi, bu xususiyatni *iterativlik* deb atashadi). Bunga qarama-qarshi o'laroq, preganglionar tolalarning ritmik stimullar bilan ta'sirlanishiga javoban, postganglionar neyronlarda qo'zg'alish jarayoni kelib chiqadi, chunki qo'zg'atuvchi postsinaptik potentsiallar bir vaqtda qo'shiladi.

Neyronlararo sinapslarda nerv impulslarining bir tomonlama o'tishi, tugunga kirituvchi ayrim preganglionar tolalar ta'sir ko'rsatadigan sohalarning bir-birini qoplashi, postsinaptik potentsiallarning vaqtda ham fazoda qo'shilishi va okklyuziya shuni ko'rsatdiki, markaziy nerv tizimidagi neyronlar va sinapslarning tuzilishi va xossalari qanday bo'lsa, avtonom nerv tizimidagi neyronlar va gangliy sinapslarining tuzilishi bilan xossalari ham o'shanday.

Avtonom nerv tizimi neyronlarining xarakterli xususiyati shuki, ularda vujudga keladigan impulslar birmuncha siyrak ritmli bo'lib, sekundiga 10–15 dan oshmaydi. Masalan, tomir toraytiruvchi nerv tolalari orqali o'tadigan impulsning maksimal ritmi ko'pincha sekundiga 6–8 dan oshmaydi. Preganglionar tolalarning qo'zg'alishlar chastotasi avtonom nerv tizimining neyronlarida vujudga keladigan tabiiy impulslar chastotasidan oshib ketsa, sinapslarda qisman ushlanib qoladi (blokada) va postganglionar neyron siyrakroq ritmda qo'zg'aladi. Shunday qilib, nerv impulslarining ritmi o'zgartiriladi. Stimulyatsiyaning sekundiga 100 dan ortiq chastotasi qo'zg'alishlarning sinaps orqali o'tishini batamom to'xtatib (blokada qilib) qo'yadi.

Avtonom nerv tizimining gangliylari reflektor markazlarni, ya'ni reflektor yoylar shu gangliylarda tutashadimi? Bu savol ko'p marta muhokama qilingan bo'lsa-da, hanuz uzil-kesil oydinlashtirilgani yo'q. Ba'zi a'zolaridagi nerv chigallarida, jumladan me'da va ichakdagi Auerbach chigalida tuzilishi bilan bir-biridan farq qiladigan va o'zaro birikadigan ikki xil nerv hujayralari borligi (bu hujayralarni A. S. Dogel topgan) avtonom nerv tizimining gangliy va chigallarida reflektor yoylarining tutashuvi mumkinligini ko'rsatadi. Ammo avtonom nerv tizimining tugunlarida retseptorlardan qo'zg'alish olib keluvchi va impulsni shu yerdayoq effektor neyronlarga o'tkazuvchi retseptor neyronlar borligini ko'rsatadigan yetarlicha ishonarli dalillar keltirilgani yo'q.

Aksonreflekslar. Vegetativ nervlar ta'sirlanganda *aksonreflekslar* yoki *pseudoreflekslar* degan g'alati reaksiyalar qayt qilingan. Ularning reflekslardan farqi shuki, aksonreflekslardan qo'zg'alish retseptor neyrondan effektor neyronga o'tmaydi. Preganglionar yoki postganglionar neyronlarning aksonlari tarmoqlanganda bir tarmog'i bir a'zoga yoki a'zoning bir qismiga innervatsiya berib, ikkinchi tarmog'i boshqa a'zoni yoki shu a'zoning boshqa qismini innervatsiyalasa, aksonreflekslar kelib chiqishi mumkin. Aksonning shunday tarmoqlanishi tufayli bir tarmoqning ta'sirlanishi natijasida qo'zg'alish ikkinchi tarmoqqa ham yoyilishi, shunga ko'ra ta'sir joyidan uzoqdagi a'zo reaksiya ko'rsatishi mumkin.

Akson – refleksning klassik misolini o'tgan asrning 70-yillarida N. M. Sokovnin

qov innervatsiyasini o'rganib tasvirlagan edi. Ichaktutqichning pastki tugunidan qovuqqa boruvchi bir qorin nervining markaziy uchiga ta'sir etilsa, qovuq refleksi yo'li bilan qisqarishini Sokovnin kuzatgan. Qo'zg'alish ikkinchi qorin nervi orqali qovuqqa o'tishi oqibatida reaksiya kelib chiqadi. Bir tomondagi qorin nervining markaziy uchiga ta'sir etilsa, ichaktutqichning pastki tugunining markaziy nerv tizimiga bog'lovchi preganglionar tolalar qirqib qo'yilgan taqdirda ham qovuq qisqaraveradi. Bu holda markaziy nerv tizimi orqali bo'ladigan odatdagi refleksi yuzaga chiqmaydi, balki qirqilgan qorin nervidan ichaktutqichning pastki tuguni orqali ikkinchi (qirqilmagan) qorin nerviga va undan keyin qovuqqa nerv impulslari o'tadi.

Preganglionar tolaning tarmoqlanishi tufayli qo'zg'alishning bir qorin nervidan ikkinchi qorin nerviga o'tishini Lengli va boshqalarning tadqiqotlari tushuntirib berdi. Qorin nervi shoxchalarining ko'pchilik qismi ichaktutqichning pastki tugunidagi ganglioz hujayralarda tugaydi; shu tarmoqlardan bir qismi esa tugunda uzilmay, qorin nervining tarkibida kelib, ichaktutqichdan periferiyada qovuq asosida yotgan ganglioz hujayralarda tugaydi. Qirqilgan qorin nervining markaziy uchiga ta'sir etilganda shu nerv tarkibida keluvchi preganglionar tolalar qo'zg'aladi. Qo'zg'alish o'sha tolalarning tarmoqlangan joyigacha boradi, so'ngra ichaktutqichning pastki tugunidagi ganglioz hujayralarga kiradi va bu tugundan ikkinchi qorin nervining tolalari orqali qovuqqa tarqaladi. Preganglionar tolalarning ahamiyati shu bilan isbot etiladiki, preganglionar tolalar qirqib qo'yilganda ayniydi, shu qirqishdan 8–10 kun qirqilgan qorin nervining markaziy uchiga ta'sir etilsa, ikkinchi qorin nervi butun turishiga qaramay, ta'sir qovuqqa yetib bormaydi. Xuddi shuningdek, preganglionar neyron snapslarida qo'zg'alish o'tishini to'xtatib qo'yadigan nikotin nerv tuguniga burilgandan keyin ham, qorin nervining markaziy uchiga ta'sir etish natija bermaydi.

Vegetativ markazlar tonusi. Avtonom nerv tizimining ko'pgina markazlari muttasil tonus holatida bo'ladi, ulardan innervatsiyalanidigan a'zolar qo'zg'atuvchi yoki tormozlovchi impulslarni shunga ko'ra uzluksiz olib turadi. Ilgari ko'zdan kechirilgan ikki misol bilan tushuntiraylik. Iltim ikkala sayyor nervi bo'ynidan qirqib qo'yilsa, yurak qisqarishlari tezlashadi, chunki sayyor nervlarning tonus holatidagi yadrolari yurakka doimo ko'rsatadigan tormozlovchi ta'sirini shu nervlar qirqib qo'yilgandan keyin ko'rsatmaydi. Quyoning bir tomondagi simpatik nervi bo'ynidan qirqib qo'yilsa, shu nerv qirqilgan tomondagi quloq tomirlari kengayadi, chunki tomirlar vazokonstriktor tonusdan mahrum bo'ladi. Qirqilgan nervning periferik uchiga sekundiga 1–2 stimuli bilan ritmik ta'sir etilsa, yurak qisqarishlarining sayyor nervlar qirqib qo'yilguncha mavjud bo'lgan ritmi yoki quloq tomirlarining simpatik nerv butun vaqtidagi torayish darajasi tiklanadi.

Vegetativ markazlarga ichki a'zolarining retseptorlaridan va qisman eksteroretseptorlardan afferent nerv impulslari kelib turishi, shuningdek, qon va likvordagi kimyoviy moddalarning ta'sir etishi tufayli vegetativ markazlar tonusi saqlanadi. Masalan, sayyor nerv yadrosining nerv hujayralaridan yurakka impulslar kelib turadi, birinchidan shu nerv hujayralariga arteriyalar devorining

baroretseptorlaridan keluvchi nerv impulslari, ikkinchidan, gumoral omillar (adrenalin, kalsiy) mazkur hujayralar tonusini saqlab turadi.

Avtonom nerv tizimi tolalarining xossalari. Vegetativ nerv yo'llarining somatik nerv yo'llaridan farq qiladigan morfologik xususiyatlari shuki, ular ikki neyronidan tuzilgan, nerv yo'li nerv tugunlarida uziladi, avtonom nerv tizimidan g'uj bo'lib chiqadi, periferiyada segmentar tipda taqsimlanmaydi va diametri kichik bo'ladi. Preganglionar tolalar V tipga kiradi; diametri 2–3,5 va ba'zan 5 *mk* bo'lib, yupqa miyelin pardasi bor. Postganglionar tolalar S tipga mansub bo'lib, diametri 2 *mk* dan oshmaydi, ko'pchiligining miyelin pardasi yo'q.

Vegetativ tolalar, ayniqsa postganglionar tolalar birmuncha kam qo'zg'aluvchanligi bilan farq qiladi, ular skelet muskullarini innervatsiya qiladigan motor tolalarga ta'sir etish uchun kerak bo'lganidan ko'proq kuchlanishli elektr toki bilan ta'mir etishni talab qiladi. Vegetativ tolalarda nerv impulslarining tarqalish tezligi ham kamroq; sutemizuvchilarda preganglionar tolalarda 3 dan 20 *m/sek* gacha, postganglionar tolalarda 1 dan 5 *m/sek* gacha. Vegetativ tolalarning umumiy qonuniyati xarakterli: ushbu tola qancha ingichka bo'lsa, reobazasi va xronaksiyasi o'shancha ortiq (ya'ni, qo'zg'aluvchanligi kamroq), reflektor davri uzoqroq va impulslarni o'tkazish tezligi kamroq.

Simpatik va parasimpatik nerv tolalaridagi harakat potentsiallari uzoq davom etishi bilan farq qiladi (ayrim cho'qqi potentsiali 150 *m/sek* gacha davom etishi, ya'ni somatik nerv tolalaridagi cho'qqi potentsialiga nisbatan taxminan 100 baravar uzoqroq bo'lishi mumkin). Simpatik tolalarda harakat potentsiali vujudga kelganda giperpolarizatsiya uzoq (0,5 sekundgacha) davom etadi.

Avtonom nerv tizimining sinapslarida impulslarning o'tishi. Vegetativ nerv oxirlari ta'sirlanganda ularda mediatorlar hosil bo'lishi haqidagi ma'lumotlar qon aylanishi va ovqat hazm qilishga bag'ishlangan boblarda keltirilgan edi. Bu omilni 1921-yilda O. Levi ajratilgan yurak ustidagi tajribalarda kashf etgan. Ana shu tajribalarda sayyor va simpatik nervlarga ta'sir etilgan, so'ngra boshqa a'zolar ustidagi tajribalarda ham shunga o'xshash ma'lumotlar olingan. Ter bezlarini innervatsiyalaydigan barcha parasimpatik va simpatik nervlarning oxirlarida mediatorlardan *atsetilxolin*, ter bezlarining nervlaridan tashqari barcha postganglionar simpatik nervlarning oxirlarida esa *noradrenalin* (bir metil guruhidan mahrum etilgan adrenalin) hosil bo'ladi.

Quyidagi faktlar har xil nervlarning oxirlarida nerv impulslarining kimyoviy yo'l bilan o'tishini ko'rsatuvchi asosiy dalillardir: 1) ajratilgan a'zo tomirlaridan o'tuvchi suyuqlikda yoki a'zodan oqib ketuvchi qonda muayyan nerv ta'sirlangan vaqtda atsetilxolin yoki noradrenalin borligi (juda oz miqdorda hosil bo'lgan, lekin juda katta fiziologik faollikka ega bo'lgan mediatorlarni aniqlamoq uchun tekshiriladigan suyuqlik atsetilxolin yoki adrenalina g'oyatda sezgir biologik obyektlarga ta'sir ettiriladi); 2) a'zo tomirlariga kiritiladigan atsetilxolinning ta'siri parasimpatik nervni ta'sirlash effektiga o'xshaydi yoki noradrenalin ta'siri va simpatik nervga ta'sir etish effekti bir xil bo'ladi; 3) atsetilxolinning parchalaydigan xolinesteraza fermenti parasimpatik mediatorni parchalab tashlaydi va adrenalinni ham, noradrenalinni

ham parchalaydigan aminokisidaza fermenti simpatik mediatomi parchalab yuboradi; 4) ba'zi zaharlar spetsifik ta'sir ko'rsatadi: ezerin va prostigmin parasimpatik nervga ta'sir etish effektini kuchaytiradi, bu moddalar xolinesterazani susaytirib. atsetilxolinning parchalanishiga to'sqinlik qiladi; a'zoning atsetilxolonga reaksiya ko'rsatish qobiliyatini yo'q qiladigan modda – atropin parasimpatik nervga ta'sir etish effektini bartaraf qiladi; to'qimaning adrenalin va noradrenalin ta'siriga sezgiriligini oshiradigan modda – kakain simpatik nervga ta'sir etish effektini kuchaytiradi.

Mediatorlar avtonom nerv tizimining gangliylaridagi preganglionar sinapslarda ham hosil bo'ladi. Buni 1933-yilda A.V. Kibyakov mushuk bo'ynining yuqori simpatik tuguni tomirlaridan Ringer Lokk eritmasini o'tkazib qilgan tajribalarida birinchi marta isbot etdi, u preganglionar simpatik tolalar ta'sirlanganda tugundan oqib ketuvchi eritmada adrenalinsimon modda borligini aniqladi. Preganglionar tolalarning sinapslaridagi qo'zg'atuvchi mediator atsetilxolin ekanligini keyinchalik V. Feldberg va J. Gaddum ko'rsatib berdi. V.M. Shevelevaning tajribalariga qaraganda, adrenalin simpatik gangliy neyronlarining faolligini kamaytiradigan mediator ekan. Adrenalinsimon modda hosil bo'ladigan tormozlovchi tolalar postganglionar tolalar bo'lib, tugunni innervatsiyalaydi va uning funksional holatini o'zgartiradi deb taxmin qilinadi.

Gangliylarning sinaplarida atsetilxolinning ta'sir etish xususiyati shuki, ta'sir effektlari tugun atropindan zaharlangach yo'qolmaydi, ammo nikotindan zaharlangach yo'qoladi. Shunga asosanib, atsetilxolonga sezuvchi tuzilmalarning ikki turi bor, deb hisoblanadi; ularning bir turi atropin ta'sirida, boshqa turi esa nikotin va boshqa ba'zi bir moddalar – *ganglioblokatorlar* (geksoniy va boshqalar) ta'sirida atsetilxolonga sezuvchanligidan mahrum bo'ladi.

Atsetilxolin va adrenalin yoki noradrenalin oxirgi apparatlardagina emas, parasimpatik va simpatik nerv tolalarida ham topilgan. Masalan, sayyor nerv tolalariga elektr toki bilan ta'sir etilganda atsetilxolin topildi, simpatik nervlarda esa adrenalinsimon modda (noradrenalin bo'lsa kerak) borligi aniqlandi.

G. Deyl nerv tolalarining oxirlarida qanday mediator hosil bo'lishiga qarab, bu tolalarni *xolinergik* va *adrenergik* tolalarga ajratishni taklif etdi. Barcha parasimpatik nervlar, preganglionar simpatik tolalar, shuningdek, postganglionar simpatik tolalar (bular ter bezlarini innervatsiyalab, muskullarning tomirlarini kengaytiradi) *xolinergik tolalar* hisoblanadi. Ularning nerv oxirlarida atsetilxolin hosil bo'ladi. Yuksak haroratda ter chiqartiradigan va skelet muskullarining tomirlarini kengaytiradigan tolalardan boshqa postganglionar simpatik tolalarning hammasi *adrenergik tolalar* hisoblanadi. Adrenergik tolalarning oxirlarida noradrenalin hosil bo'ladi.

Nervlardan mahrum bo'lgan a'zolarining tegishli mediatorlarga sezuvchanligi vegetativ nervlar qirqilgach va aynib qolgach oshib ketadi. Simpatik nerv sistemasidan innervatsiyalangan har bir a'zo: yurak, me'da, ichak, tomirlar, ko'zning rangdor pardasi va shu kabilar simpatik nervlardan mahrum qilinsa (desimpatizatsiya), adrenalina va noradrenalina ortiq darajada sezuvchan bo'lib qoladi. Xuddi shuningdek, a'zo parasimpatik nervlardan mahrum qilinsa,

atsetilxolinga ortiq darajada sezuvchan bo'ladi. Nervdan mahrum qilingan (denervatsiyalangan) to'qimalarning ortiq darajada sezuvchanlik sabablaridan biri shuki, to'qimalarda adrenalinni parchalaydigan ferment (aminooksidaza) yoki atsetilxolinni parchalaydigan ferment (xolinesteraza) kamayadi.

To'qima va a'zolarining vegetativ innervatsiyasi.

Vegetativ innervatsiyaning ahamiyati. Avtonom nerv tizimining vazifasi periferik a'zolaridagi, shuningdek, markaziy nerv sistemasidagi modda almashinuvi, qo'zg'aluvchanlik avtomatiyani boshqarishdan iborat. Avtonom nerv tizimi to'qima a'zolarining fiziologik holatini boshqarib va o'zgartirib, ularni butun bir organizmning shu paytdagi faoliyatiga moslashtiradi.

A'zolarining ishlash sharoitiga qarab, ularga avtonom nerv tizimi tuzatuvchi yoki ishga tushiruvchi ta'sir ko'rsatadi. A'zo avtomatiyali bo'lib, uzluksiz ishlasa, simpatik va parasimpatik nervlar orqali keluvchi impulslar esa a'zo faoliyatini faqat kuchaytirsas yoki susaytirsas tuzatuvchi (*korreksiyalovchi*) ta'sir ko'rsatdi, deb atashadi. A'zo uzluksiz ishlamasa va unga simpatik yoki parasimpatik nervlar orqali keluvchi impulslar a'zoni qo'zg'atsa, bunda avtonom nerv tizimi *ishga soluvchi* ta'sir ko'rsatdi, deb atashadi.

Qo'shaloq vegetativ innervatsiya. Avtonom nerv tizimidan innervatsiyalangan a'zolarining aksariyati shu tizimning ikki bo'limiga – simpatik va parasimpatik nerv tizimiga bo'ysunadi. A'zolariga vegetativ nervlar orqali keluvchi impulslar ta'sirida shu a'zolar faoliyatining o'zgarishi haqidagi ma'lumotlar quyidagi jadvalda keltirilgan.

Simpatik va parasimpatik bo'limlar ko'pgina a'zolariga qarama-qarshi ta'sir ko'rsatadi, ya'ni funksional antagonistlar hisoblanadi. Nerv tizimining shu ikki bo'limi o'rtasidagi *funksional antagonizm* yana shunda ko'riladiki, ulardan biri organizm holatini bir yo'nalishda o'zgartiruvchi ichki sekretsia bezini innervatsiyalay oladi, ikkinchisi esa organizm holatini qarama-qarshi yo'nalishda o'zgartiruvchi boshqa bezni innervatsiyalaydi. Masalan, simpatik nervlar buyrak usti bezining mag'iz qavatini innervatsiyalab, adrenalin chiqishini kuchaytiradi va shu tariqa, qondagi qandni ko'paytiradi, ya'ni giperglikemiyaga sabab bo'ladi, parasimpatik nervlar (n. vagus) me'da osti bezining Langergans orolchalarini innervatsiyalab, insulin chiqishini kuchaytiradi, buning oqibatida esa qondagi qand kamayadi, ya'ni gipoglikemiya ro'y beradi.

Simpatik va parasimpatik tizimlar ta'sirida organizmda ro'y beruvchi funksional o'zgarishlar yig'indisini analiz qilish shuni ko'rsatdiki, simpatik nerv tizimi organizm kuchlariga zo'r berishini talab qiladigan sharoitda uning intensiv ishlashiga imkon bersa, parasimpatik nerv tizimi, aksincha, o'sha zo'r berib ishlash paytida organizm yo'qotgan resuslarning tiklanishiga yordam beradi. Darhaqiqat, simpatik nerv tizimi qo'zg'alganda yurak tezroq urib, qisqarish kuchi oshadi, qonning arterial bosimi ko'tariladi, jigardagi glikogen parchalanib, qonda glukoza ko'payadi, skelet muskullarining ish qobiliyati ortadi; parasimpatik nerv tizimi qo'zg'alganda esa, aksincha, yurak sekinroq urib, qisqarish kuchi kamayadi, qon bosimi pasayadi, insulin ko'proq ishlanib chiqib, glikogenning to'planishiga va qondagi glukozaning

A'zo	Parasimpatik nerv ta'siri	Simpatik nervlar ta'siri
Yurak	Sekinroq urib, qisqarish kuchi kamayadi	Tezroq urib, qisqarish kuchi oshadi
Teri va ichki a'zolarining tomirlari		Torayadi
Til va so'lak bezlarining tomirlari	Kengayadi	Torayadi
Jinsiy a'zolarining tomirlari	Kengayadi	Torayadi
Ko'z	Qorachig'i torayadi (rangdor pardaning halqasimon muskullari qisqaradi)	Qorachig'i kengayadi (rangdor pardaning radial muskullari qisqaradi)
Bronxlar	Torayadi	Kengayadi
So'lak bezlari	So'lak chiqaradi	So'lak chiqaradi
Me'da bezlari	Shira chiqaradi	Shira chiqishi susayadi
Me'da osti bezi	Shira chiqaradi	
Langergans orolchalari	Insulin chiqaradi	
Buyrak usti bezlarining mag'iz qavati		Adrenalin chiqaradi
Teri silliq muskullari		Qisqaradi
Me'da-ichak silliq muskullari	Qisqarishlari kuchayib, tonusi oshadi	Qisqarishlari susayib, tonusi kamayadi
Homilasiz bachadonning silliq muskullari		Bo'shashadi
Homilali bachadonning silliq muskullari		Qisqaradi
Qovuq silliq muskullari	Qisqaradi	Bo'shashadi
Qovuq sfinkteri silliq muskullari	Bo'shashadi	Qisqaradi

kamayishiga imkon beradi, me'dadan va me'da osti bezidan shira chiqishi kuchayib, ovqat hazmi osonlashadi. Organizmning shoshilinch ish ko'rishini talab qiladigan har xil sharoitda simpatik nerv tizimi tonusining oshib ketishi, uyqu vaqtida, aksincha parasimpatik nerv tizimi tonusi oshib ketishining ahamiyati shundan tushunarli.

Metasimpatik nerv bo'limi. Bu bo'limga avtomatik harakatlanish xossasiga ega bo'lgan barcha ichki a'zolar: yurak, bronxlar, siydik pufagi, hazm yo'li, bachadon, o't pufagi va o't yo'llari intramural (a'zo ichidagi) tizimlar kiradi.

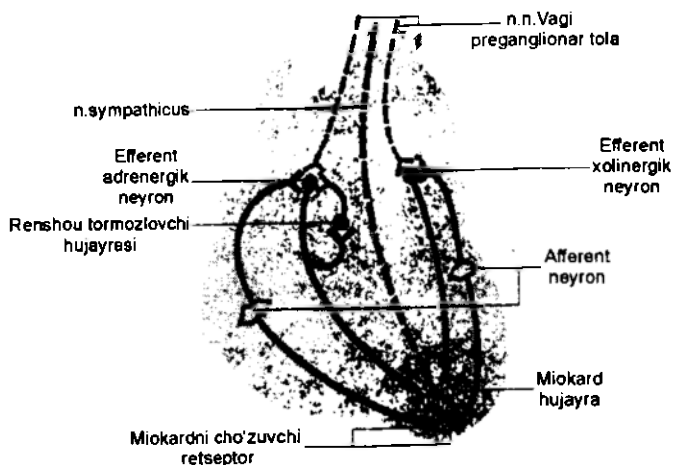
Metasimpatik nerv bo'limida ham reflektor yoyining barcha qismlari: afferent, oraliq va efferent a'zo ichidagi tugunda joylashgan (masalan, auerbax va meysner).

Bu bo'lim o'zining ko'proq avtonom ekanligi, ya'ni MNSdan mustaqilligi bilan farqlanadi. Chunki bu bo'lim somatik reflektor yoyning efferent tolalari bilan bevosita innervatsiyalanmaydi. Metasimpatik nerv bo'limi oraliq va efferent tolalari simpatik va parasimpatik tolalari bilan aloqada bo'ladi, ayrim vaqtda efferent neyron parasimpatik nerv tizimi postganglionar yo'li bilan umumiy bo'lishi ham mumkin.

A'zo ichidagi nerv tizimida o'zining xususiy sensor va mediator bo'g'imlari bor. Preganglionar tolalar *atsetilxolin* va *noradrenalin* ajratasa, postganglionar tolalar *ATF* va *adenozin*, *atsetilxolin*, *noradrenalin*, *serotonin*, *dofamin*, *adrenalin*, *gistamin* va boshqalarni ajratadilar.

Silliqlik muskul, so'rish va shira ajratish vazifalarini bajaruvchi epiteliylar, mahalliy qon aylanish, mahalliy endokrin va immun mexanizmlarini boshqarishda bu bo'limning ahamiyati katta. Agar ganglioblokatorlar yordamida innervatsiya uzib qo'yilsa, ichki a'zoning koordinatsiyalangan ritmik harakat faoliyati buziladi. Metasimpatik nerv bo'limining asosiy vazifasi ichki muhitning doimiylikini saqlash va fiziologik funksiyalarning turg'unligini ta'minlashdan iborat.

Vegetativ nervlar ta'sirlanish effektining innervatsiyalanadigan a'zo holatiga bog'liq ekanligi. Avtonom nerv tizimining ishtirokida yuzaga keladigan reaksiyalar nerv markazlarining tonusiga, shuningdek, periferik a'zolarining holatiga, qo'zg'aluvchanligiga va modda almashinuviga qarab ancha o'zgarishi mumkin. Nervlarga ta'sir etish intensivligi va ta'sir etish effektining xarakteri shu paytdagi va ilgari qo'llanilgan ta'sirlarning kuchiga va qancha davom etishiga qarab butunlay boshqacha bo'lishi mumkin. Simpatik va parasimpatik nervlarning ta'sir ko'rsatish xarakteri hamda ular o'rtasidagi antagonizm, shu tariqa, mutlaqo doimiy va o'zgarmas bir narsa emas.



44-rasm. Yurak ichi nerv tizimi tuzilishi (G. Kositskiy bo'yicha, 1980).

Turli ta'sirlarga javoban reaksiya o'zgaruvchanligini XVIII asr oxiridayoq A. Gumbold ko'rsatib o'tgan edi: «Har qanday agent o'zi ta'sir etayotgan a'zoning qanday holatda ekanligiga qarab, susaytiruvchi yoki qo'zg'atuvchi ta'sir ko'rsatadi». Organizm, uning a'zolari va to'qimalarining reaksiya ko'rsatish xarakteri va intensivligini belgilab beradigan funksional holati ularning *reaktivligi* deb ataladi.

Sayyor (adashgan) nerv ta'sirlangan paytda me'da va ingichka ichak muskullari tonusining qanday ekanligiga qarab, shu a'zolar harakatining har xil xarakterda o'zgarishi a'zo reaktivligining ahamiyatiga misol bo'la oladi. Odatdagi sharoitda sayyor nerv me'da va ingichka ichak harakatini qo'zg'aydi. Me'da va ichak muskullari tonusi keskin darajada oshgan paytda shu nerv ta'sirlansa, bu a'zolarining avtomatik qisqarishlari kuchayish u yoqda tursin, balki susayadi (tormozlanadi). Yurak reaktivligiga kaliy va kalsiy ionlarining ta'siri misol bo'la oladi: kaliy ionlari ortiqcha bo'lganda yurakning simpatik nervlariga ta'sir etish yurak faoliyatini kuchaytirmaydi, balki susaytiradi, kalsiy ionlari oshganda sayyor nervning ta'sirlanishi yurak faoliyatini susaytirmay, balki kuchaytiradi. Vegetativ nerv ta'sirlanish effektining shunday o'zgarishi «funksional soxtalik» yoki «paradoksal ta'sir» deb ataladi. Bu hodisalarning sababi hali yetarlicha o'rganilgan emas.

Ter bezlari va qon-tomirlarining innervatsiyalanish xususiyatlari. Ter bezlari faqat simpatik nerv tolalaridan innervatsiyalangan. Aksari postganglionar simpatik tolalar oxirlarining xususiyati shuki, ter bezlari noradrenalin emas, balki atsetilxolin hosil bo'ladi. Shu sababli ter bezlari hujayralarining atsetilxolining reaksiya ko'rsatish qobiliyatini yo'q qila oladigan atropin kiritilsa, tashqi muhit harorati yuksak bo'lganda ter ajralishi taqqa to'xtaydi.

Odam gavdasining ba'zi joylarida, masalan, qo'l kaftlarda ter ajralishi uchun teri ostiga atsetilxolin kiritishgina emas, balki adrenalin kiritish ham ter ajralishiga sabab bo'la oladi. Aftidan, ter ajralishining ikki turi – harorat va emotsional turlari bor (odam qattiq qo'rqqanda sovuq ter bosishi). Harorat ko'tarilganda ter chiqartiruvchi impulslar ter bezlariga simpatik nervlarning xolinergik oxirlari orqali, emotsional ter chiqartiruvchi impulslar esa simpatik nervlarning adrenergik oxirlari orqali o'tadi.

Arteriyalar va arteriolalarda asoson tomir toraytiruvchi simpatik nervlarning tolalari bor. Organizmning faqat chekli qismlarida, masalan, so'lak bezlarida, tilda, jinsiy olatning g'orsimon tanalarida qo'shaloq (tomir toraytiruvchi va kengaytiruvchi) innervatsiya bor. Organizmning shu qismlarida tomirlar tomir toraytiruvchi simpatik nervlardangina emas, tomir kengaytiruvchi parasimpatik nervlardan ham innervatsiya oladi. Skelet muskullarida arterial innervatsiyasida ba'zi bir o'ziga xos xususiyatlar bor, bu arterial tomir toraytiruvchi adrenergik simpatik tolalar va tomir kengaytiruvchi xolinergik simpatik tolalar bilan ta'minlangan (xolinergik simpatik tolalar muskullar ishlagan vaqtda tomirlarni kengaytira kerak). O'tgan asrning 70-yillaridayoq Shtriker tajribalarida olingan va boshqa tadqiqotchilar tomonidan tasdiqlangan natijalar fiziologiyaga doir adabiyotda bir talay munozaraga sabab bo'ldi. O'sha tajribalarda orqa miyaning keyingi ildizlarini qirqib qo'yish,

periferik uchlariga ta'sir etilganda (afferent tolalar o'sha ildizlardan o'tadi) gavdaning tegishli segmentidagi tomirlar kengayishi kuzatilgan. Shunga asoslanib, orqa ildizlarning tolalari periferiyadan markaziy nerv tizimiga impulslar o'tkazish bilan birga markaziy nerv tizimidan periferiyaga ham impulslar o'tkazadi, degan fikr bildirildi. Shu efferent impulslar maxsus nerv tolalari orqali o'tadimi yoki afferent nerv impulslarini o'tkazuvchi tolalar orqali o'tadimi, bu to'g'ri yoki yo'q. V. Beylis va L.A. Orbeli nazariyasiga muvofiq, orqa ildizlarning bir xildagi tolalari impulsni ikki tomonlamba o'tkazaveradi. Har bir tolaning bir shoxchasi retseptorga, ikkinchi shoxchasi qon-tomiriga boradi. Tanalari orqa miya tugunlarida yotgan retseptor neyronlar ikki yoqlama funksiyani o'taydi: ular afferent impulsni orqa miyaga o'tkazib, retseptor neyronlar funksiyasini bajaradi, impulsni teskari – antidrom yo'nalishda tomirlarga o'tkazib, tomir kengaytiruvchi nervlar funksiyasini o'taydi. Boshqa hamma nerv tolalari kabi, afferent tolalar ham ikki tomonlamba o'tkazuvchan bo'lgani uchun impulslar ikki tomonlamba o'ta oladi.

Ikkinchi nazariyaga muvofiq, retseptor nerv oxirlarida asetilxolin va gistamin hosil bo'lib, to'qimalarga diffuziyalanib o'tganligi va yaqin oradagi tomirlarni kengaytirganligi tufayli, orqa ildizlar ta'sirlanganda teri tomirlari kengayadi.

Odamdagi tomir reaksiyalarini tekshirish uchun klinikada bir necha sinama qo'llaniladi. Shulardan biri – *dermografiya* degani shundan iboratki, o'tmas buyum bilan teriga chiziqli tortib, mexanik ta'sir ko'rsatiladi. Ko'pgina sog'lom kishilar shu usul bilan tekshirilganda arteriolalar refleks yo'li bilan torayadi, natijada terining ta'sirlanayotgan qismi qisqa vaqt rangsizlanib turadi (*oq dermografizm*). Sezuvchanlik kattaroq bo'lsa, terining kengaygan tomirlari qizil yo'l bilan ko'rinadi, bu yo'l toraygan tomirlarning rangsiz yo'llari bilan o'ralgan bo'ladi (*qizil dermografizm*), sezuvchanlik juda yuqori bo'lsa, teri bo'rtadi, ya'ni shishadi. Gistamin va adrenalin sinamaları (ya'ni, gistamin yoki adrenalinning kuchsiz eritmasini teri ichiga kiritish usuli) ham qo'llaniladi. Bu holda terining eritma kiritilgan joyida qizil (gistamin) yoki rangsiz (adrenalin) dog' paydo bo'ladi, shu dog'ning kattaligiga va qancha turishiga qarab, teri tomirlarining reaktivligi haqida fikr yuritishadi. Reaktivlik juda yuqori bo'lsa, terining gistamin kiritilgan joyi qizarish bilan birga shishadi ham.

Skelet muskullari, markaziy nerv tizimi va retseptorlarning simpatik innervatsiyasi. Charchagan skelet muskulining simpatik nervlari ta'sirlansa, ish qobiliyati tiklanadi. Orqa miyaning tegishli oldingi ildizlariga uzoq vaqt ritmik ta'sir etilganda boldir muskulining qisqarishini L.A. Orbeli va A. G. Ginesinskiy qayd etishgan. Muskul charchagan sayin qisqarishlar amplitudasi sekin-asta kamaygan. Qisqarishlar juda kamaygach, oldingi ildizlarga ritmik ta'sir davom ettirilishi bilan birga, simpatik zanjirga boruvchi preganglionar simpatik tolalarning boldir muskuliga simpatik innervatsiya beradigan qismi qisqa vaqt ta'sirlangan. Anchagina uzoq – bir necha o'n sekund vaqtdan keyin harakatlantiruvchi ildizlarning ritmik ta'sirlanishiga javoban muskulning qisqarishlar amplitudasi sekin-asta osha boshlagan va ba'zan boshlang'ich amplitudasiga yetgan.



45-rasm. Baqaning ajratib olingan boldir muskulining charchash egri chizig'iga simpatik tolalarga stimuly berishning ta'siri (Ginesinskiydan).

Charchagan muskul qisqarishlari harakatlantiruvchi nerv tolalariga ritmik (minutiga 30 marta) ta'sir etib, yuzaga chiqariladi. Simpatik nervga ta'sir etish paytlari signal chiziqning ko'tarilgan joylari bilan qayd qilingan.

Shu tajribalarga suyanib, simpatik nervlarning muskul tolalariga bevosita ta'sir etishi emas, balki muskuldagi qon-tomirlariga ta'sir etishi, ya'ni muskulga kislorod va oziq moddalar ko'proq kelishi natijasida muskulning ish qobiliyati tiklanadi, deb faraz qilindi. Ammo muskul tomirlariga suyuq vazelin to'ldirib qilingan tajribalar bu e'tirozni rad etdi: charchagan muskulning simpatik nervlari ta'sirlanganda, uning shu qobiliyati baribir tiklanaverdi.

Simpatik nerv tizimi sezgi a'zolariga va markaziy nerv tizimiga ham ta'sir etaveradi. Masalan, L.A. Orbeli hamkorlarining kuzatishlariga qaraganda hayvonlarning teri retseptorlari qo'zg'aluvchanligini simpatik nerv tizimi o'zgartiradi. Odamning bo'yin simpatik tugunlari olib tashlangach, vestibulyar apparat bilan ko'ruv apparatining qo'zg'aluvchanligi pasayadi; ayni vaqtda qorong'i adaptatsiyasi keskin darajada kamayadi; teri ostiga adrenalin yuborish teskari ta'sir ko'rsatadi (Ye.B. Babskiy).

Simpatik yo'llar orqali o'tadigan impulslar markaziy nerv tizimiga, jumladan, uzunchoq miya bilan o'rta miyaning reflektor funksiyasiga ham ta'sir etishi eksperimental tadqiqotlarda aniqlandi. E.A. Asratyan, S.I. Galperin va B.V. Pavlovning ma'lumotlariga qaraganda, it bo'ynining yuqori simpatik tugunlari olib tashlangach shartli reflektor faoliyat buziladi, bu esa qisman tomirlar tonusining o'zgarishiga, qisman bosh miya katta yarim sharlari po'stlog'idagi nerv hujayralariga simpatik nervlarning ta'sir etmay qolishiga bog'liq bo'lsa kerak. Simpatik nervga bo'yindan ta'sir etilganda katta yarim sharlar po'stlog'idagi neyronlarning elektr faolligi o'zgarishi va xronaksiyaning ortishi ham katta yarim sharlar po'stlog'iga simpatik nerv sistemasining ta'sir etishini ko'rsatadigan dalildir.

L.A. Orbelining *simpatik nerv tizimi adaptatsion-trofik funksiyani* o'taydi, degan nazariyasi ana shu faktlarning yig'indisiga asoslanadi. Bu nazariyaga muvofiq, simpatik nerv tizimi modda almashinuvini gavdadagi barcha a'zo va to'qimalar trofikasini va qo'zg'aluvchanligini boshqaradi. Adaptatsion-trofik funksiyaning biologik ahamiyati shuki, u organizmning faoliyatiga muayyan ravishda sozlanishini ta'minlaydi.

Vegetativ funksiyalarni boshqaruvchi markazlar va vegetativ reflekslar.

Vegetativ reflekslar. Vegetativ reflekslar ko'pgina reflektor reaksiyalarni yuzaga chiqishida avtonom nerv tizimining neyronlari qatnashadi. Eksteroretseptorlar ta'sirlanganda ham, interoretseptorlar ta'sirlanganda ham vegetativ reflekslar yuzaga chiqadi. Bu reflekslarda impulsar markaziy nerv tizimidan periferik a'zolariga simpatik yoki parasimpatik nervlar orqali o'tadi.

Vegetativ reflekslar juda ko'p. Tibbiyot amaliyotida vissero-visseral, vissero-kutan va kutan-vissero reflekslarning ahamiyati katta. Ta'sirlanganda reflekslarni yuzaga chiqaradigan retseptorlarning va oxirgi reaksiyani vujudga kelishida qatnashuvchi effektorlar (ishlovchi a'zolar)ning joylashishiga qarab bu reflekslar bir-biridan farq qiladi.

Vissero-visseral reflekslar ichki a'zolardagi retseptorlarning ta'sirlanishi natijasida vujudga keladigan va ichki a'zolar faoliyatining o'zgarishi bilan tugaydigan reaksiyalardir. Aorta karotid sinus yoki o'pka tomirlardagi bosimning ortishi yoki kamayishi natijasida yurak faoliyati, tomirlar tonusi, taloqqa qon to'lishining reflektor o'zgarishlari; qorin bo'shlig'idagi a'zolar ta'sirlanganda yurakning refleks yo'li bilan to'xtab qolishi; qovuq ichidagi bosim oshganda qovuq silliq muskullarining refleks yo'li bilan qisqarishi va qovuq sfinkterining bo'shashuvi va boshqa ko'p reflekslar vissero-visseral reflekslarga kiradi.

Vissero-kutan reflekslar shundan iboratki, ichki a'zolar ta'sir etganda gavdaning chekli qismlarida ter ajralishi, terning elektr qarshiligi (elektr o'tkazuvchanligi) va ter sezuvchanligi o'zgaradi. Masalan, ichki a'zolarning zararlanishiga aloqador bo'lgan ba'zi bir kasalliklarda terining muayyan qismlaridagi sezuvchanligi oshadi va elektr qarshiligi kamayadi. Qaysi a'zoning zararlanishiga qarab, terining bunday qismlari topografiyasi har xil bo'ladi.

Kutan-visseral reflekslar shundan iboratki, terining muayyan qismlari ta'sirlanganda tomir reaksiyalari ro'y beradi va muayyan ichki a'zolar faoliyati o'zgaradi. Ba'zi shifobaxsh muolajalar, masalan, ichki a'zolar og'riganda terining ma'lum bir qismini isitish yoki sovitish shunga asoslangan.

Amaliy tibbiyotda avtonom nerv tizimining holati haqida fikr yuritish uchun bir qancha vegetativ reflekslardan foydalaniladi (*vegetativ funksional sinamalar*). Bularga *Ashnening ko'z-yurak refleksi* (ko'z soqqalariga barmoq bosilganda yurak urishining qisqa vaqt siyraklanishi), *nafas olish-yurak refleksi*, yoki *nafas aritmiyasi* (navbatdagi nafas olishdan oldin, nafas chiqarish oxirida yurak urishining siyraklanishi), *artostatik reaksiya* (yotgan holatdan tikka turganda yurak urishining tezlashuvi va arterial bosimning ko'tarilishi) va boshqa reflekslar kiradi.

Organizm reaksiyalarida avtonom nerv tiziminig ishtiroki. Vegetativ nervlarda innervatsiyalangan a'zolar faoliyatining refleks yo'li bilan o'zgarishi xulq-atvordagi hamma murakkab aktlar – organizmdagi barcha shartsiz va shartli reflektor reaksiyanishi doimiy bir qismidir. Xulq-atvorning turli-tuman aktlari muskullar faoliyatida faol harakatlarda namoyon bo'lib, hamisha ichki a'zolar, ya'ni qon aylanishi, nafas olish, ovqat hazm qilish, chiqish, ichki sekretsiya a'zolari funksiyasining o'zgarishi bilan davom etadi.

Yuqorida aytilgan a'zolar funksiyasining o'zgarishi tufayli muskullar uzoq vaqt, maksimal darajada samarali ishlay oladi. Muskullar qonni ko'p olib, ularda modda almashinuvi kuchaygandagina shunda yaxshi ishlay oladi. Darhaqiqat, har qanday muskul ishiga yurak tezroq urib qisqarish kuchi oshadi, turli a'zoldan o'tuvchi qon qayta taqsimlanadi (ichki a'zolarining tomirlari torayadi, ishlayotgan muskullarning tomirlari kengayadi), qon depolaridan qon chiqishi hisobiga tomirlarda qon ko'payadi, nafas olish kuchayadi va chuqurlashadi, depolardagi qand qonga chiqadi va h. k. Muskullar faoliyatiga yordam beradigan shu va boshqa ko'p moslanish reaksiyalari markaziy nerv tizimidagi oliy bilimlarning avtonom nerv tizimi orqali ta'sirida yuzaga chiqadi.

Tashqi muhitning va organizm ichki holatining turli o'zgarishlarida organizm ichki muhitining nisbiy doimiyligini saqlashda avtonom nerv tizimining ishtiroki muhim ahamiyatga egadir. Quyidagi hodisalar bunga misol bo'la oladi. Havo harorati ko'tarilganda refleks yo'li bilan ter chiqadi, periferik tomirlar refleks yo'li bilan kengayib, issiqlik chiqishi kuchayadi, shuning natijasida gavda harorati doimo bir darajada turib, organizm qizib ketmaydi. Ko'p qon yo'qotilganda yurak tezroq uradi, tomirlar torayadi, taloqda yig'ilib qolgan qon-tomirlarga chiqadi. Gemodinamikadagi shu o'zgarishlar tufayli qon bosimi birmuncha yuqori darajada turadi va organizmda ozmi-ko'pmi norma miqdorda qon oladi.

Butun organizmning umumiy reaksiyalarida avtonom nerv tizimining ishtiroki va moslashtiruvchi ahamiyati organizm hayotiga xavf tahdid solganda: masalan, dushman hujum qilganda, og'rituvchi shikastlarda, bo'g'ilib qolishda va shunga o'xshash hollarda ayniqsa yaqqol ko'rinadi. Bunday vaziyatda taranglik reaksiyalari va emotsional holatlar (g'azab, qo'rqish) ro'y beradi. Ular shu bilan ta'riflanadiki, bosh miya katta yarim sharlar po'stlog'i va butun markaziy nerv tizimida qo'zg'alish keng yoyilib, muskullar faoliyati kuchayadi va vegetativ reaksiyalarning murakkab kompleksi yuzaga chiqadi. Vegetativ reaksiyalar ro'y berishi natijasida organizmning hamma kuchlari tahdid solayotgan xavfni bartaraf qilishga safarbar etadi. Avtonom nerv tizimining ishtiroki odamning emotsional reaksiyalarini sababidan qat'i nazar, fiziologik analiz qilishda ham namoyon bo'ladi. Odam xursand bo'lganda yurakning tezroq urishi, teri tomirlarining kengayishi, yuz qizarishi, qo'rqqanda esa terining rangsizlanishi («rangi o'chishi»), ter ajralishi, teming g'arg'isha bo'lishi, me'dadan shira chiqmay qolishi va ichak peristaltikasining o'zgarishi, g'azablanish paytida qorachiqning kengayishi va shunga o'xshashlarni misol qilib ko'rsataylik. Emotsional holatlarning bu hamma fiziologik ko'rinishlari shu bilan izohlanadiki, qo'zg'alish markaziy nerv tizimiga yoyilganda avtonom nerv tizimi ham reaksiyalarni yuzaga chiqarishda qatnashadi.

Emotsional qo'zg'alish paytida avtonom nerv tizimining ishtiroki bilan kelib chiqadigan reflektor aktga – *psixogalvanik refleks*, yoki *teri-galvanik refleks* misol bo'la oladi. Bu refleksni o'rganish uchun ter bezlari ko'proq bo'lgan teriga elektrodlarni mahkamlab qo'yib galvanometrga ulanadi. Emotsional qo'zg'alishga sabab bo'luvchi turli ta'sirlar: teriga igna sanchish, elektr toki berish, hayajonlantiruvchi hikoya eshittirish natijasida galvanometr strelkasi og'adi. Birinchi

marta I. R. Tarxanov tasvir etgan bu hodisaning sababi shuki, teridagi potentsiallar farqi o'zgarib, elektr qarshiligi kamayadi va bu hodisa asosan ter bezlarining faoliyatiga bog'liq.

Emotsional holatlarning fiziologik ko'rinishlari, asosan simpatik nerv tizimining qo'zg'alishiga bog'liq. Ammo bunda parasimpatik nerv tizimi ham qo'zg'alishi mumkin. Emotsiyalarda, masalan, mushuk vovullayotgan kuchukni ko'rganda sayyor nervlar orqali keluvchi impulslar ta'sirida insulin chiqishi kuchayadi.

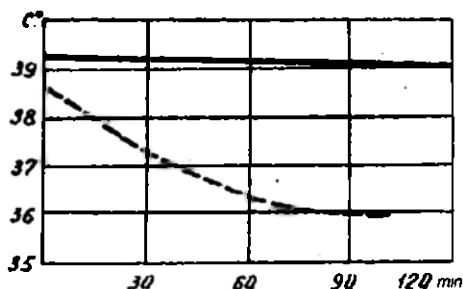
U. Kennonning ma'lumotlariga qaraganda, emotsional holatlarning ko'pgina fiziologik ko'rinishlari vegetativ nervlarning bevosita ta'sirida, shuningdek, adrenalin ta'sirida kelib chiqadi. Emotsional holatlarda simpatik impulslar ta'siri bilan qondagi adrenalin ko'payadi.

Organizmning og'riq tufayli kelib chiqqan ba'zi umumiy reaksiyalarida avtonom nerv tizimining oliy markazlari qo'zg'alish natijasida gipofizning orqadagi bo'lagidan vazopressin gormoni ko'proq chiqadi, bu gormon tomirlarni toraytiradi va siydik chiqarishini to'xtatadi.

Yuqorida keltirilgan misollarda reflektor yoyning effektor qismiga gumoral zveno qo'shilgan. Markaziy nerv tizimi organizmga nerv impulslarini yuborib, ta'sir ko'rsatish bilan birga, nerv impulsleri ta'sirida ichki sekretiya bezlarida gormonlar ishlab chiqib, qonga qo'shiladi, ular ko'p a'zolar holatini va faoliyatini o'zgartiradi.

Turmushdagi turli-tuman sharoitga organizmning moslanishida simpatik nerv tizimining ahamiyati, shu tizimni batamom olib tashlash tajribalarida yaqqol ko'rsatiladi. U. Kennon mushuklarning ikkala chegara simpatik o'zanini va barcha simpatik gangliylarini batamom kesib olgan. Bundan tashqari, bir buyrak usti bezini olib tashlagan va ikkinchi buyrak usti bezini nervdan mahrum etgan (muayyan ta'sirlarda simpatomimetik ta'sir etuvchi adrenalinning qonga o'tishiga yo'l qo'ymaslik uchun shunday qilgan). Operatsiya qilingan hayvonlar tinch qo'yilganda normal hayvonlardan deyarli hech bir farq qilmagan. Ammo, organizmning zo'r berishini talab qiladigan turli sharoitda muskullar qattiq ishlaganda, organizm qizib ketganda, soviganda, qon yo'qotganda, emotsional qo'zg'alishda, simpatik o'zan va gangliylar olib tashlangan hayvonlar chidami kamaygan. Masalan, normal hayvonlar gavda haroratining pasayishiga sabab bo'lmagan tashqi muhit haroratida simpatik nervlardan mahrum qilingan hayvonlar gavdasi tezroq sovib qolgan.

Simpatik nerv tizunini *immunologik «ekstirpatsiya qilish»* (olib tashlash) yo'li bilan shunga o'xshasha ma'lumotlar olindi. Bu usul 1958-yilda ishlab chiqildi. S. Qoen sichqonlarning so'lak bezlarida simpatik nerv hujayralarining o'sishiga yordam beradigan oqsil moddani topdi. Shu moddani boshqa hayvonlarga yuborish yo'li bilan qon zardobi tayorlandi, simpatik neyronlarning o'sishiga yordam beradigan moddani o'sha qon zardobidagi immun jismlar bog'lab oladi. Simpatik nerv tizimi taraqqiy etib ulgurmagan yosh simpatik nerv hujayralari yemirilib ketadi.



46-rasm. Sun'iy yo'l bilan sovitilgan normal mushuk (uzluksiz chiziq) va desimpatizatsiya qilingan mushuk (uzuq-uzuq chiziq)ning gavda harorati (U. Kennondan).

Gipotalamus funksiyalari. Gipotalamus (do'mboq osti) talamusdan pastroqda bo'lib, 32 juft yadroning yig'indisidan iborat, bu yadrolarni oldingi, o'rta va orqadagi guruhlar degan uch guruhga ajratish mumkin. Gipotalamus yadrolari nerv tolalari orqali talamusga, limbik tizimiga (bodomsimon yadro, gippokamp, gumbaz pushtasiga), shuningdek, pastroqdagi tuzilmalarga, jumladan miya o'zanining retikulyar formatsiyasiga bog'langan. Gipo-talamus bilan gipofiz o'rtasida keng nerv va tomir bog'lanishlari bor, shu tufayli ko'pgina a'zolar funksiyasining nerv va gormonal regulatsiyasi integrallanadi. Gipotalamus va gipofizning ko'pincha yagona *gipotalamus-gipofiz tizimi* deb birlashtirilishiga ham sabab shu. Gipotalamus yadrolari mo'l-ko'l qon olib turadi; gipotalamus kapillar shoxobchasining tarmoqlari markaziy nerv tizimining boshqa bo'limlaridagi kapillarlarga nisbatan bir necha marta ortiq. Gipo-talamus kapillarlarining xususiyatlaridan biri shuki, ular markaziy nerv tizimining boshqa kapillarlariga nisbatan ko'proq qon o'tkazadi. Gemato-ensefalik barer orqali miyaning boshqa qismlariga kirolmaydigan, ba'zi yirik molekullari birikmalar gipotalamusning nerv hujayralariga ta'sir eta olishi shunga bog'liq.

Gipotalamus yadrolariga ta'sir etish va ularni yemirish tajribalariga asoslanib, yurak-tomir tizimiga, hazm a'zolariga, termoregulyatsiyaga, suv-tuz, uglevod, yog' va oqsillar almashinuviga, siydik ajralishiga, ichki sekretsia bezlarining funksiyalariga gipotalamus yadrolarining ta'sir etishi aniqlangan.

Gipotalamusga ta'sir etilganda kuzatiladigan effektlar qisman retikulyar formatsiya bilan simpatik va parasimpatik tizimlarning markazlari bilan bog'langanligiga, qisman esa organizmning ko'p funksiyalariga boshqa ichki sekretsia bezlari orqali yoki bevosita ta'sir etuvchi gipofiz gormonlarining ko'proq ishlanib chiqishiga aloqador. Shunday qilib, gipotalamus ta'sirlanganda murakkab reaksiyalar kelib chiqadi, bu reaksiyalarning nerv komponentiga gormonal komponent qo'shiladi.

Gipotalamusning ba'zi yadrolari ularga talamusdan va miyaning boshqa bo'limlaridan nerv impulsleri kelishi natijasida, shuningdek, gipotalamusning ba'zi hujayralari fizik-kimyoviy ta'sirlarga saylanma sezuvchan bo'lganligi tufayli qo'zg'aladi. Gipotalamusda ichki muhit osmotik bosimining o'zgarishiga yuksak darajada sezuvchan hujayralar — *osmoretseptorlar* va qon haroratining kamayishiga emas, balki ortishiga sezuvchan hujayralar — *termoretseptorlar* bor.

Gipotalamusning orqadagi yadrolari ta'sirlanganda, qorachiqqlar va ko'z yorig'i kengayadi, yurak urishi tezlashadi, tomirlar torayadi va arterial bosim ko'tariladi, me'da va ichaklarning motor funksiyasi tormozlanadi, qonda adrenalin va noradrenalin ko'payadi, glukoza qon-sentratsiyasi esa oshadi. Bu hodisalar simpatik nervlar qirqib qo'yilgach yo'qoladi. Gipotalamusning orqadagi yadrolarida simpatik nerv tizimining oliy markazlari borligi shundan anglashiladi.

Gipotalamusning oldingi yadrolari ta'sirlanganda qorachiqqlar va ko'z yoriqlari torayadi, yurak urishi siyraklanadi, arteriyalar tonusi pasayadi va arterial bosim kamayadi, me'da bezlarining sekretsiyasi, me'da va ichaklarning motor faoliyati kuchayadi, insulin ko'proq ishla-nib chiqadi, shuning natijasida qondagi glukoza kamayadi, siydik ajraladi va defekatsiya ro'y beradi. Yuqorida aytilgan hodisalarning hammasi gipotalamusning oldingi yadrolarida parasimpatik nerv tizimining oliy markazlari borligiga aloqador.

Gipotalamusning o'rta yadrolari — *kulrang do'mboq* sohasi ta'sirlanganda yoki yemirilganda modda almashinuvi turlicha o'zgaradi. Kulrang do'mboq zararlanganda butun gavdani yog' bosishi va jinsiy infantilizm kelib chiqishi mumkin. Hayvonlarning kulrang do'mbog'i surunkasiga ta'sirlanganda, qonda lipidlar ko'paygan va aortada aterosklerotik o'zgarishlar ro'y bergan. Maymunlarda gipotalamusning ba'zi yadrolari bir necha oy ta'sirlanganda me'da va o'n ikki barmoq ichak yarasi paydo bo'ladi. Bu tajribalar trofik funksiyalarning boshqarilishida gipotalamus yadrolarining qatnashuvini ko'rsatadi.

Gipotalamusning oldingi, o'rta va orqadagi yadrolari termoregulyatsiyada birgalikda qatnashadi. Gipotalamusi yemirilgan hayvon gavda haroratini doimo bir darajada saqlay olmaydigan (poykiloterm) bo'lib qoladi. Kulrang do'mboqqa mexanik kuch yoki elektr toki bilan ta'sir etilganda, ba'zan gavda harorati ko'tarilib, ha deganda tushmaydi.

Gipotalamus yadrolariga elektr toki bilan ta'sir etish murakkab gormonal o'zgarishlarga sabab bo'ladi. Natijada gipofizning oldingi bo'lagidan adrenokortikotrop, tireotrop va gonadotrop gormonlar, shuningdek, gipofizning orqadagi bo'lagidan gormonlar chiqishi kuchayadi. Gipofizning oldingi bo'lagidan gormonlar chiqishiga gipotalamusni qaytar aloqa tarzidagi ta'siri qondagi shu va boshqa gormonlar miqdori bilan idora etiladi. Buni halqasimon o'zaro ta'sirning quyidagi misolida ko'rsatish mumkin. Gipotalamusga ta'sir etilganda gonadotrop gormon ko'proq ishlanib chiqadi, natijada jinsiy bezlarning ichki sekretsiyasi kuchayadi. Jinsiy gormonlar konsentratsiyasi oshganda esa gipotalamusning gonadotrop gormon chiqishini qo'zg'aydigan yadrosi tormozlanadi. Urg'ochi quyonning kulrang do'mbog'iga estrogen kristali kiritilsa, gipotalamus gonadotrop gormon chiqishini qo'zg'amay. Erkak itlar gipotalamusining kulrang do'mbog'iga testosteron kristali kiritilsa, gipofiz gonadotrop gormon ishlab chiqarmaydi, natijada moyaklar atrofiyalanadi. Gipotalamusning jinsiy gormonlarga nisbatan maxsus sezuvchanligi shu bilan isbot etiladiki, gipotalamusga gormonlar kiritilganda ro'y beradigan o'zgarishlar miyaning boshqa qismlariga gormonlar kiritilganda ro'y bermaydi.

Gipofizning orqadagi bo'lagidan gormonlar chiqishini gipotalamusning ta'siri ham qaytar a'loqa tarzida qonning osmotik bosimi bilan boshqariladi. Gipotalamusning oldingi yadrolari yemirilganda buyraklar ko'proq siydik chiqaradi, bu yadrolar ta'sirlanganda esa antidiuretik gormon ko'proq chiqishi sababli diurez keskin darajada kamayadi.

Gipotalamusning turli qismlari ta'sirlanganda ro'y beruvchi javob reaksiyalarining xususiyati shuki, ularda gavdaning ko'pgina a'zolari ishtirok etadi. Bu reaksiyalar kompleks, integrallangan reaksiyalardir. Gipotalamus yadrolari umumiy, xulq-atvor reaksiyalarining aksarisida qatnashadi. Gipotalamus talamusdan, oqimtir yadrodan va retikulyar formatsiyadan impulslar olib, ovqatga munosabat reaksiyalarida qatnashadi. Gipotalamus yadrolaridan biri — ventromedial yadro ta'sirlanganda hayvon allaqachonlardan beri berilmay qo'ygan tansiq ovqatdan ham voz kechadi, shu yadro yemirilganda esa ovqatni ko'proq yeydi. Gipotalamusning ikkinchi — paraventrikulyar yadrosi ta'sirlanganda chanqov paydo bo'lib, suvga ehtiyoj oshib ketadi. Gipotalamus jinsiy refleksda va agressiv-himoyalaniş reaksiyalarida ham qatnashadi. Mushuk gipotalamusining ventromedial yadrosiga nuqtasimon ta'sir etilsa, agressiv refleks ro'y-rost yuzaga chiqadi, bu soxta g'azab reaksiyasi deb ataladi.

Shunday qilib, gipotalamus simpatik va parasimpatik nerv sistemalarining funksiyalarini va endokrin bezlarning sekretor funksiyalarini boshqarib, organizmdagi barcha murakkab reaksiyalarining vegetativ komponentini ta'minlaydi. Gipotalamus faoliyatini o'z navbatida markaziy nerv tizimining oliy bo'limlari — po'stloq ostidagi yadrolar, miyacha va katta yarim sharlar po'stlog'i nazorat qilib turadi, ularga gipotalamus bevosita nerv yo'llari orqali ham, miya o'zanining retikulyar formatsiyasi orqali ham bog'langan.

Vegetativ funksiyalarning boshqarilishida retikulyar formatsiya, miyacha va po'stloq osti yadrolarining ahamiyati.

Retikulyar formatsiyaning ahamiyati. Retikulyar formatsiya markaziy nerv tizimining turli bo'limlariga faollashtiruvchi tormozlovchi ta'sir ko'rsatib, organizmning vegetativ funksiyalarini boshqaruvchi nerv markazlarining faolligini ham muayyan darajada saqlaydi. Retikulyar formatsiya nerv markazlariga ham tonuslovchi ta'sir ko'rsatadi. Retikulyar formatsiyaning ixtisoslashgan tuzilmasi bo'lmish tomir harakatlantiruvchi bulbar markaz funksiyalari misol bo'la oladi. Bu markaz orqa miyadagi segmentar tomir harakatlantiruvchi markazlar faoliyatini integrallaydi va tonusini saqlaydi.

Retikulyar formatsiyaning faollashtiruvchi funksiyasi simpatik nerv tizimining adaptatsion-trofik funksiyasiga asos e'tibori bilan o'xshash ekanligini uqtirib o'tmoq kerak. Retikulyar formatsiya organizmni «faoliyatga sozlaydi» va markaziy nerv tizimining faol tiyrak holatni ta'minlaydi, simpatik nerv tizimi esa periferik a'zolarining, shu jumladan skelet muskullari va retseptor apparatlarning faoliyati uchun zarur holatini vujudga keltiradi. Shunga ko'ra, simpatik nerv tizimiga retikulyar formatsiya bilan funksional jihatdan bir, deb qaralishi mumkin. Bu tizim retikulyar formatsiyaning periferiyaga ta'sirini o'tkazuvchi tuzilma hisoblanadi. Retikulyar

formatsiyada adrenalin (yoki noradrenalin) hosil bo'lishi aniqlanganligi retikulyar formatsiya bilan simpatik nerv tizimining o'zaro bog'langanligini ko'rsatadi. Retikulyar formatsiyada adrenalin nerv impulslarining mediatori sifatida ahamiyat kasb etsa kerak (P. K. Anoxin). Adrenalin kiritilganda retikulyar formatsiya tonusi oshadi, natijada katta yarim sharlarga retikulyar formatsiyaning faollashtiruvchi ta'siri kuchayadi. Emotsional holatlarda buyrak usti bezlaridan ajralib chiqadigan adrenalin retikulyar formatsiyaga ta'sir etib, simpatik nerv tizimining qo'zg'alish effektlarini oshiradi va uzaytiradi.

Vegetativ funksiyalarning boshqarilishida miyachaning ahamiyati. Vegetativ nerv tizimiga va undan innervatsiyalanadigan a'zolariga miyacha ham ta'sir etadi. Miyacha olib tashlangach yoki ta'sirlangach, ichki a'zolarining turli funksiyalari buzilishi, jumladan yurak faoliyatining va tomirlar tonusining o'zgarishi shundan guvohlik beradi.

Miyacha olib tashlanganda vegetativ nerv tizimining holatidagi o'zgarishlar L.A. Orbeli laboratoriyasida ayniqsa mukammal tekshirilgan. Bu laboratoriyada miyacha olib tashlangach, hazm yo'lining motor faoliyati, jumladan periodik faoliyati, me'da va ichak bezlarining sekretor funksiyasi susayishi, shuningdek, simpatik nerv tizimining holati o'zgarishidan guvohlik beruvchi boshqa bir qancha effektlar paydo bo'lishi ko'rsatib berildi. Shunga asoslanib, L.A. Orbeli ixtiyoriy va reflektor harakatlarni uyg'unlashtirishdagina emas, vegetativ funksiyalarni uyg'unlashtirishda ham miyacha qatnashadi, deb hisobladi. Avtonom nerv tizimidan innervatsiyalanadigan a'zolariga miyacha retikulyar formatsiya va gipotalamus orqali ta'sir ko'rsatadi.

Vegetativ funksiyalarning boshqarilishida po'stloq ostidagi tuzilmalarning ahamiyati. Po'stloq ostidagi yadrolar, jumladan targ'il tana (corpus striatum) organizmning murakkab shartsiz reflektor reaksiyalarida qatnashadi, bu reaksiyalarda vegetativ va somatik komponentlar hamisha mavjud bo'ladi. Po'stloq ostidagi yadrolar qo'zg'alganda vegetativ reaksiyalar ro'y berishi mumkin, chunki bu yadrolar miya o'zanining retikulyar formatsiyasiga va gipotalamusga bevosita bog'liq. Corpus striatum ga ta'sir etilganda ko'pgina ichki a'zolar funksiyasi o'zgarishini V. Ya. Danilevskiy aniqlagan. Bu fakt targ'il tananing avtonom nerv tizimiga ta'sir etishini ko'rsatadigan dalildir. Gipotalamusning simpatik yadrolariga ham, parasimpatik yadrolariga ham ta'sir etadigan neyronlar guruhi targ'il tanada bo'lsa kerak.

Vegetativ funksiyalarning boshqarilishida miya katta yarim sharlari po'stlog'ining ahamiyati. It miyasi yarim sharlari po'stlog'ining ba'zi qismlariga ta'sir etilsa, nafas, yurak urishi, tomirlar tonusining o'zgarishini V. Ya. Danilevskiy 1874-yilda ko'rsatib bergan edi. Katta yarim sharlar po'stlog'ining turli qismlariga ta'sir etilganda ko'pgina vegetativ funksiyalar o'zgarishini keyinchalik V. M. Bexterev, N. A. Mislavskiy, J. Fulton va boshqa tadqiqotchilar — fiziologlar va neyroxirurglar kuzatishgan. J. Fultonning fikricha, vegetativ funksiyalarning boshqarilishida yarim sharlar po'stlog'ining peshana bo'laklari ayniqsa katta ahamiyatga ega. Peshana bo'laklariga ta'sir etilganda nafas, ovqat hazm qilish,

qon aylanishi, jinsiy funksiya o'zgaradi, shuning uchun avtonom nerv tizimining oliy markazlari katta yarim sharlar po'stlog'ining oldingi bo'limlarida, deb hisoblashadi.

Vegetativ funksiyalarning boshqarilishida katta yarim sharlar po'stlog'ining ahamiyatini tushunmoq uchun elektrofiziologik tadqiqot usullari hamda shartli reflekslar usulining ishlab chiqilishi va qo'llanilishi tufayli g'oyat qimmatli natijalar olindi.

Yuzaga chiqarilgan potentsiallarni tadqiq qilish tajribalari afferent impulslar ichki a'zolarining retseptorlaridan katta sharlar po'stlog'iga birinchi va ikkinchi somatosensor sohalar orqali kelishini ko'rsatdi (V. N. Chernigovskiy, R.A. Durinyan). Odam miyasi katta yarim sharlar po'stlog'ining ayrim nuqtalariga Roland egatining orqasidan yoki Silviy egatining yaqinidan ta'sir etilsa, ichki a'zolar bilan bog'langan ba'zi sezgilar kelib chiqadi, masalan, ko'ngil ayniydi va defekatsiyaga intilish paydo bo'ladi. Yarim sharlar po'stlog'ining boshqa bir qancha nuqtalariga asosan peshana bo'lagi bilan tepa bo'lakka ta'sir etilsa, vegetativ reaksiyalar ro'y beradi: yurak faoliyati, arterial bosim miqdori va nafas ritmi o'zgaradi, so'lak oqadi, ichak harakatga keladi, kishi qusadi.

Ko'p tadqiqotchilarning fikricha, limbik tizimi yoki *visseral miya* tizimining tarkibiga kiruvchi nerv tuzilmalari: gippokamp, belbog' pushta, bodomsimom yadrolar ichki a'zolar faoliyatining boshqarilishida muhim ahamiyat kasb etadi. I.P. Pavlov katta yarim sharlar po'stlog'ining ichki a'zolar funksiyasini boshqarishda qatnashadigan neyronlariga *interoretseptiv analizatorning* po'stloqdagi uchlari, deb qaraydi.

Katta yarim sharlar po'stlog'ining shu effektor ta'sir ko'rsatish yo'llari yaqinda elektrofiziologik va morfologik tadqiqotlarda aniqlandi.

Hayvonlar va odamning katta yarim sharlar po'stlog'ida miya o'zanining retikulyar formatsiyasiga tushuvchi yo'llar orqali bog'langan bir qancha sohalar borligi aniqlandi. Bu sohalar sensomotor po'stloqda, peshananing o'z harakatlantiruvchi maydonchasida, belbog' pushtada, chakkaning yuqori pushtasida va ensa atrofidagi sohada joylashgan. Impulslar yarim sharlar po'stlog'ining shu sohalaridan pastga tushuvchi (kortikofugal) yo'llar orqali retikulyar formatsiyaga kiradi, undan esa gipotalamusga va gipofizga o'tadi.

Vegetativ funksiyalarning bosh miya po'stlog'i tomonidan boshqarilish mexanizmlarida peshana bo'lagidan va po'stloqning belbog' pushtasidan gipotalamusga boruvchi to'g'ri yo'llar ham muhim ahamiyat kasb etadi.

Vegetativ funksiyalarni katta yarim sharlar po'stlog'i nazorat qilishiga imkon beradigan tolalardan bir qismi piramidal yo'llar orqali o'tadi. Bu tolalar qirqib qo'yilganda gavda harorati pasayadi, miya po'stlog'ining ba'zi qismlari ta'sirlanganda arterial bosim o'zgarishlari yo'qoladi yoki kamayadi.

Avtonom nerv tizimidan innervatsiyalanadigan a'zolar funksiyasining boshqarilishida bosh miya katta yarim sharlari po'stlog'ining ahamiyati va katta yarim sharlar po'stlog'idan periferik a'zolarga impulslar o'tkazishda avtonom nerv tizimining ahamiyati tajribada ichki a'zolar faoliyatining o'zgarishiga doir shartli

reflekslar hosil qilishda yaqqol ko'rinadi. Ko'pgina tadqiqotlarga qaraganda, hayvonlar va odamlarda vegetativ nervlardan innervatsiyalanadigan barcha a'zolar faoliyatini shartli refleks usuli bilan o'zgartirish mumkin.

Odamni gipnoz qilib, ishontirish ustidagi tajribalar ham ko'pgina ichki a'zolar bosh miya po'stlog'ining ta'sir etishini ko'rsatuvchi dalillar beradi. Ishontirish yo'li bilan yurak urishini tezlatish yoki siyraklatish, tomirlarni kengaytirish yoki toraytirish, buyraklarning siydik ajratishini kuchaytirish, ter chiqartirish, modda almashinuvi jarayonlarining jadalligini 20—30 % o'zgartirish mumkin.

Katta yarim sharlar po'stlog'ining ta'siri shu qadar ravshan ko'rindiki, odam yurak urishini ixtiyoriy ravishda tezlatadi, gavdasi soviganda kuzatilgani kabi sochini tikka qila oldi, terisini burishtira oldi, qorachiqslarning diametrini ixtiyoriy ravishda o'zgartira oldi (qorachiqslar diametri ko'z rangdor pardasining silliq muskullari tonusiga bog'liq).

V

FIZIOLOGIK FUNKSIYALARNING GORMONAL IDORA ETILISHI

A'zolar, to'qimalar va hujayralarning o'zaro gumoral bog'lanishida ularning ba'zilar alohida muhim ahamiyat kasb etadi, chunki ular modda almashuviga, a'zo va to'qimalarning funksiyasiga maxsus ta'sir etuvchi moddalar ishlab chiqaradi. Bu modda gormonlar deb (grekcha «hormon» – «qo'zg'atish» so'zidan), ularni ishlab chiqaruvchi a'zolar esa endokrin bezlar yoki ichki sekretsia bezlari deb ataladi. Ularning bunday atalishiga sabab, ularning chiqarish yo'llari bo'lmay, o'zi ishlab chiqargan moddalarni to'g'ridan to'g'ri qonga chiqaradi.

Ichki sekretsia bezlariga: gipofiz, qalqonsimon bez, qalqonsimon old bezi, oshqozon osti bezining Langergans orolchasi, buyrak usti bezi, jinsiy bezlar, yo'ldosh va epifiz bezlari kiradi. Bundan tashqari, gormonlar ba'zi a'zo va to'qimalar tomonidan ham ishlab chiqariladi (buyrak, hazm qilish trakti).

Gormonlarning bir necha o'ziga xos xususiyatlari bor:

1. Qonga ajralib chiqqan har bir gormon muayyan a'zo va uning vazifalariga ta'sir etib, ularda o'ziga xos o'zgarishlar qiladi.

2. Gormonlar biologik jihatdan faol moddalar bo'lib hisoblanadi. Masalan, 1 g adrenalini 10 mln baqaning ajratib olingan yurak ishini kuchaytiradi.

3. Gormon distant ta'sir ko'rsatadi, ya'ni qonga tushgan gormon, tegishli a'zolar borib o'zining ta'sirini ko'rsatadi.

4. Gormonlarning molekulasida birmuncha kichik bo'lganligi uchun hujayra membranasidan va kapillar endoteliysidan oson o'tadi.

5. Gormonlar to'qimada bir muncha tez parchalanadi, shunday ekan, gormonlar organizmda yetarli miqdorda bo'lishi, muayyan bezdan doim chiqib turishi zarur.

6. Ko'pgina gormonlarning turga oid o'ziga xos xossalari yo'q. Shuning uchun

qoramol, cho'chqa va boshqa hayvonlardan olingan preparatlar klinikada keng qo'llaniladi.

7. Gormonlar faqat hujayralarda yoki ularning faol tuzilmalarida ro'y beruvchi jarayonlarga ta'sir etadi.

Bundan tashqari, gormonlarning organizmga to'rt xildagi ta'siri ham tafovutlanadi: 1) metabolitik (moddalar almashinuviga ta'siri); 2) morfogenetik (o'sish, rivojlanishi, shakllanishiga ta'siri); 3) kinetik (muayyan a'zolar faoliyati bilan bog'liq ta'sir); 4) korrektsiyalovchi (a'zolar va to'qimalar faoliyati intensivligiga ta'siri).

Hozirgi kunga kelib, ko'piab gormonlarning tuzilishi o'rganilgan va laboratoriya sharoitida sun'iy yo'l bilan olingan. Gormonlar, ularning tuzilishidagi umumiylikka, fizik-kimyoviy va fiziologik xossalariga qarab 3 turga bo'linadi: 1) steroidli gormonlar; 2) aminokislota hosilalaridan tashkil topgan gormonlar; 3) oqsil-peptid birikmali gormonlar.

Steroidli gormonlar va aminokislota hosilalaridan tashkil topgan gormonlarda turga oid o'ziga xos xususiyatlari bo'lmaydi. Oqsil-peptid birikmali gormoni esa turga oid o'ziga xos xususiyatlarni namoyon qiladi. Shuning uchun, doimo hayvon organizmidan ajratilgan gormonlarni inson organizmiga yuborib bo'lmaydi. Organizmga yuborilgan gormonlar yod oqsillarga qarshi, organizmda himoya (immun) reaksiyalar yuzaga chiqadi, masalan, maxsus antitelolar hosil bo'lishidir. Organizmga bu oqsil yana kiradigan bo'lsa, u bilan antigen-antitelo kompleksini hosil qiladi, yana allergiya holatini ham chaqirishi mumkin.

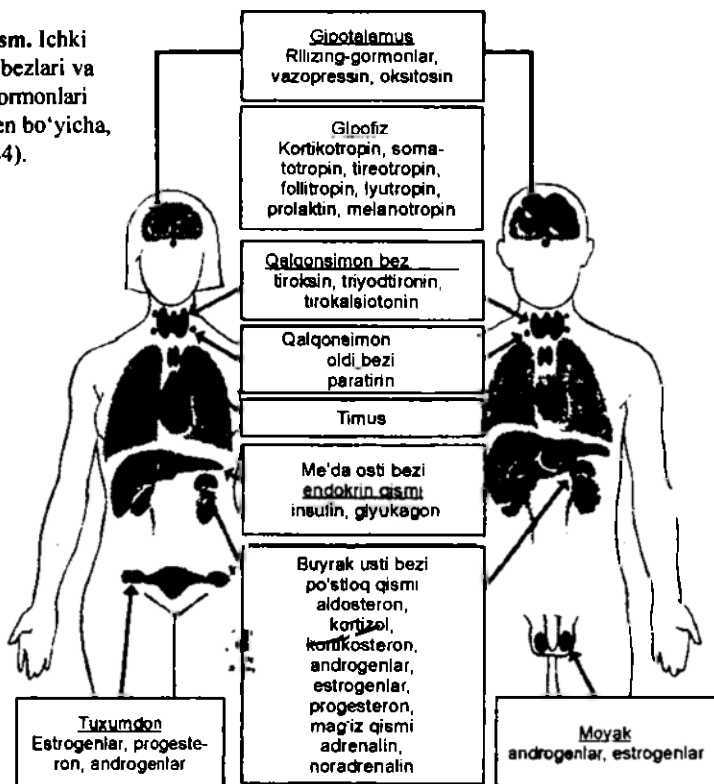
Endokrin bezlarining faoliyati bir necha yo'llar orqali idora etiladi. Ulardan birinchisi, gormon qondagi qaysi moddaning faoliyatini idora etayotgan bo'lsa, shu modda bevosita endokrin bezlarining faoliyatiga ta'sir etib, uning ishlash intensivligini o'zgartira oladi. Misol tariqasida, qalqonsimon oldi bezi faoliyatini ko'rib chiqaylik. Agar qonda kalsiy konsentratsiyasi ortib ketsa, bu gormondan chiqayotgan paratgormon miqdori kamayib ketadi, aksincha kalsiy qondagi konsentratsiyasi kamayib ketsa, bu gormonning stimulyatsiyasi kuchayadi.

Lekin, ko'p hollarda endokrin bezlarining faoliyatini boshqarish, ya'ni gormonlar sekretsiyasi bevosita emas, balki neyrogormonal yoki toza gormonal mexanizmlar orqali amalga oshiriladi.

Ichki sekretsia bezlarining nerv tomonidan idora etilishi gipotalamus va uning neyrogormonlari orqali amalga oshiriladi. To'g'ridan to'g'ri sekretor hujayralarga nerv ta'sirlar odatda uchramaydi (buyrak ustining miya qavati va epifiz bundan mustasno). Nerv to'alarining bez hujayralarini idora etishi, bezdagi qon-tomirlar tonusini idora etishi va qon bilan ta'minlashni yaxshilash bilan namoyon bo'ladi.

Ma'lumki, fiziologik vazifalarning idora etilishi, nerv tomonidan boshqarilishi keskin mahalliy xarakterdadir, chunki xuddi telegraf aloqasiday axborot aniq manzilga yuboriladi. Bundan farqli o'laroq gormonlarning ta'sir etish tarzi, radio aloqaning ishlash tarzini eslatadi, qachonki efir orqali uzatilgan signal «hamma-hammaga» deb uzatiladi (qonda aylanib yurgan gormon ham har qanday a'zo yoki to'qimaga ta'sir etishi mumkin). Ammo hammaga yuborilgan radiosignal, faqatgina

**47-rasm. Ichki
sekretsiya bezlari va
ularning gormonlari**
(V. Rozen bo'yicha,
1984).



radioto'lqinga to'g'rilangan radioapparati bor manzillargagina yetib boradi. Xuddi shunga o'xshash, organizmga qon orqali barcha a'zo va to'qimalarga yetib borishi mumkin, lekin ushbu gormon o'zida shu gormonga nisbatan maxsus retseptori bor hujayraga ta'sir etadi, xolos. Bunday a'zo va to'qimalarni a'zo-nishon, to'qima-nishon, hujayra-nishon nomi bilan ataydilar.

Retseptorlar – maxsus o'ziga xos oqsillar bo'lib, hujayra bilan gormonning o'zaro a'loqasini ta'minlaydi. Bu retseptorlar membranada yoki hujayra ichida joylashgan bo'lishi mumkin. Hujayra membranasidan yomon o'tadigan (katexolaminlar va oqsilli gormonlar) gormonlar membrana tashqarisida to'planadi, hujayra ichi tuzilmalariga ta'sir etishi uchun bunday gormonlar tashuvchi-mediatorlar yordamida hujayra ichiga olib kiriladi. Bunday mediatorlarga, GMF (siklik guanozinmonofosfat) va prostoglandinlar, Ca^{+2} va boshqa moddalar kiradi. Hujayra membranasidan bemalol o'ta oladigan gormonlar (steroidli gormonlar) hujayra ichi tuzilmalariga to'g'ridan to'g'ri ta'sir ko'rsatib, effektni yuzaga chiqaradi.

Gormonlar sekretiysi va ularning qonda tashilishi. Qonga tushgan gormonlar plazmadagi oqsillar bilan birikma hosil qiladi. Atigi 5–10 % gormonlar esa qonda erkin holda bo'lib, faqat shulargina retseptorlar bilan aloqa o'mata

oladilar. Maxsus gormon biriktiruvchi oqsillarga, transkordin, testosteron-esterogen biriktiruvchi globulin, tiroksin biriktiruvchi globulin va boshqalar kiradi. Aldosteron, odatda «tashuvchi» oqsillar bilan birikma hosil qilmay, u doim albumin bilan birikkan holda bo'ladi.

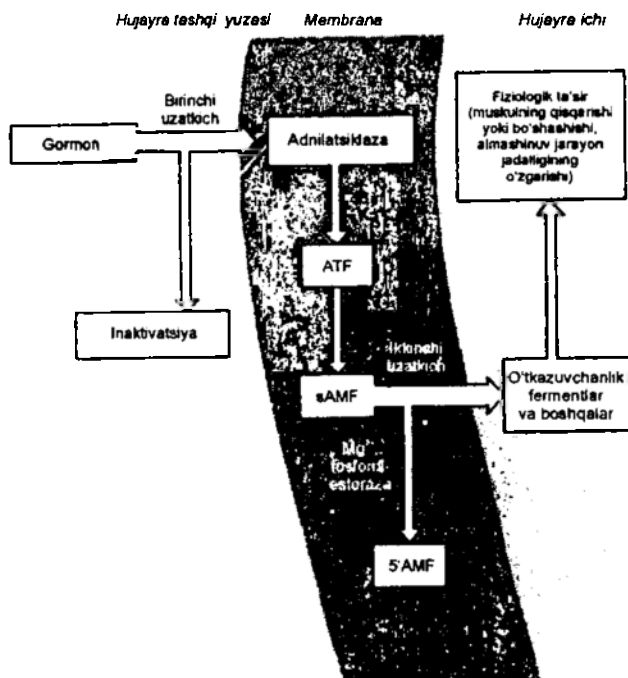
Gormonlar sekretiysasi va tashilishi bilan neyromediatorlar ajralishi mexanizmini solishtiramiz. Nerv oxiri bitta hujayraga kelib birikadi va qo'zg'alish shu hujayraga uzatiladi, gormon esa, ushbu gormonga tegishli retseptori bor hujayrani butun populyatsiyasini faollaydi. Qo'zg'alishlarni bir nerv hujayrasidan ikkinchi hujayraga neyromediatorlarning postsinaptik membranaga diffuziyasi tufayli amalga oshadi, bu signal postsinaptik membranadagi retseptor bilan o'zaro aloqasi bilan tugaydi. Lekin, bu jarayon nerv signallarini o'tkazishda eng sekin jarayon hisoblanadi. Ammo gumoral boshqarishga nisbatan esa juda tez amalga oshadi. Buning asosiy sabablaridan biri, neyromediator ajralib chiqqan joydan retseptorgacha masofa (sinaptik yorug' kengligi) atigi 20–30 nm ni tashkil qiladi. Gormon esa uzoq yo'l bosib o'tadi, qonga ajralib chiqqan joydan retseptorgacha bo'lgan masofa bir necha o'n santimetrni tashkil qiladi, Bundan tashqari, qonga tushgan gormon suyuladi va uning konsentratsiyasi atigi 10^{-11} – 10^{-8} M ga teng bo'lib qoladi. Gormonal boshqarilishning yana o'ziga xosligi shundaki, to'qimalarda gormonlarning retseptorlari juda oz bo'ladi, yana ular muayyan joylarga to'planmagan bo'lib, butun hujayra yuzasida teng tarqalgan bo'ladi. Bundan farqli o'laroq sinaptik membranada neyromediatorlarning konsentratsiyasi 10^{-4} – 10^{-3} M gacha yetadi. Postsinaptik membranada retseptorlar juda kichik maydonda to'planadi, bundan tashqari, mediatorlar ajralib chiqadigan joyning shundoqqina qarama-qarshi tomonida joylashadilar. Gormon sekretiya qilingan vaqtdan boshlab, to retseptor bilan o'zaro bog'lanishigacha ketgan vaqt bir necha yoki o'nlab minutlarni tashkil qiladi. Neyromediatorlar uchun atigi millisekundlar kifoya. Neyromediatorlarning ta'siri, sinaptik yorug'dan chiqarib yuborish yoki fermentlar ta'sirida parchalash, keyingi mexanizmi esa nerv oxirlari yordamida «qaytadan ushlab olish» yo'li bilan bartaraf etiladi. Bu jarayon juda qisqa vaqtni talab etadi.

Gormonal signalning ta'siri esa sekin so'nadi, uning konsentratsiyasini pasaytirish uchun nishon-a'zolar, jigar yoki buyraklar orqali qonni ko'proq «haydashi» zarur bo'ladi.

Hujayraga gormonning ta'sir etish mexanizmi. Hujayraga gormonlarning ta'siri, odatda, uchta mexanizmdan biri orqali amalga oshadi: a) hujayrada moddalar tarqalishining o'zgarishi; b) oqsil hujayralarining kimyoviy modifikatsiyasi; d) oqsil sintezida induksiya yoki repressiya jarayonlari.

Keyinchalik bu birlamchi effektlar, hujayralardagi regulyator oqsillar miqdorini va ularning faolligini o'zgartiradi. Bundan tashqari, fermentativ jarayonlar tezligini ham oshiradi. Oxir-oqibat gormonal signalga to'qimalarda fiziologik javob vujudga keladi. Gormon ta'sirida hujayrada moddalarning tarqalish (kompartmentalizatsiyasi) mexanizmi muhim o'rin egallaydi, u hujayra membranasida ionlar o'tkazuvchanligini o'zgartirishi bilan namoyon bo'ladi. Ion kanallarining ishini neyromediatorlar tomonidan boshqaradi, bular hujayra membranasining ichiga kirib boruvchi, oli-

gomer oqsil komplekslaridir. Bunday oligomer tuzilmalarning xususiyati shundaki, ular ion kanalining maxsus joylariga birikib, kanalning ochilishi va yopilishini amalga oshiradi. Oqsilli gormonlar, prostoglandinlar, katexolaminlarning ta'siri ikkilamchi tashuvchilar yordamida amalga oshadi. Ikkilamchi tashuvchilarga siklik AMF (cAMF), siklik GMF (cGMF), inozitol 1,4,5-uchfosfat Sa^{2+} ionlari misol bo'la oladi.



48-rasm. Gormonlar ta'sir mexanizmi (G. Musalov va T. Sulakvilidzellar bo'yicha, 1980).

Ichki sekretiya bezlarining faoliyatlarini tekshirish usullari. Ichki sekretiya bezlarining faoliyatini eksperimental va klinik usullar yordamida o'rganiladi, quyida ulardan eng muhimlari keltirilgan.

1. Ichki sekretiya bezi qisman yoki butunlay olib tashlanganda, (ektirpatsiya) yuzaga chiqadigan oqibatlarni o'rganish. Bez olib tashlanganda, kompleks o'zgarishlar yuzaga chiqadi va bu o'zgarishlar olib tashlangan bezdan ishlab chiqariladigan gormonlar faoliyati bilan bog'liq bo'ladi. Masalan, I. Mering va Minkovskiylar oshqozon osti bezining ham endokrin vazifasi mavjudligini itlarda o'tkazilgan tajribalarida isbotladilar, itlarda bu bezni olib tashlash, oldiniga giperglikmiya va gulyukozuriyaga olib keldi, so'ngra operatsiyadan 2–3 haftadan so'ng og'ir qandli diyabet kasalligi belgilari bilan o'lganlar.

2. Jarrohlik operatsiyalarining murakkabligi hamda hayvonlarni og'ir jarohatlarga

olib kelishini inobatga olib, biror endokrin bezdan olingan ekstraktlarni yoki kimyoviy jihatdan toza gormonlarni normal hayvonlarga yuborish yoki o'sha bez to'qimasini organizmga ko'chirib o'tkazish.

3. Birorta endokrin bezi zararlangan yoki olib tashlangan organizmga ikkinchi sog'lom organizmni ulash. Bunda bezni olib tashlash oqibatlarini ikkinchi sog'lom organizm bezidan chiqayotgan gormonlar hisobiga kompensatsiya jarayonlari o'rganiladi.

4. Bezga kiruvchi va bezdan chiquvchi qonning fiziologik faolligini taqqoslash.

5. Qonda va siydikda gormonning miqdorini biologik va kimyoviy usullar bilan aniqlash.

6. Gormonlarning biosintez mexanizmini radioaktiv izotoplar yordamida o'rganish.

7. Gormonlarni sun'iy yo'l bilan sintez qilish va kimyoviy tuzilishini o'rganish.

8. Biror endokrin bezi sust yoki ortiqcha ishlaydigan bemorlarni va ularni davolash maqsadida qilingan operatsiyalar oqibatlarini tekshirish.

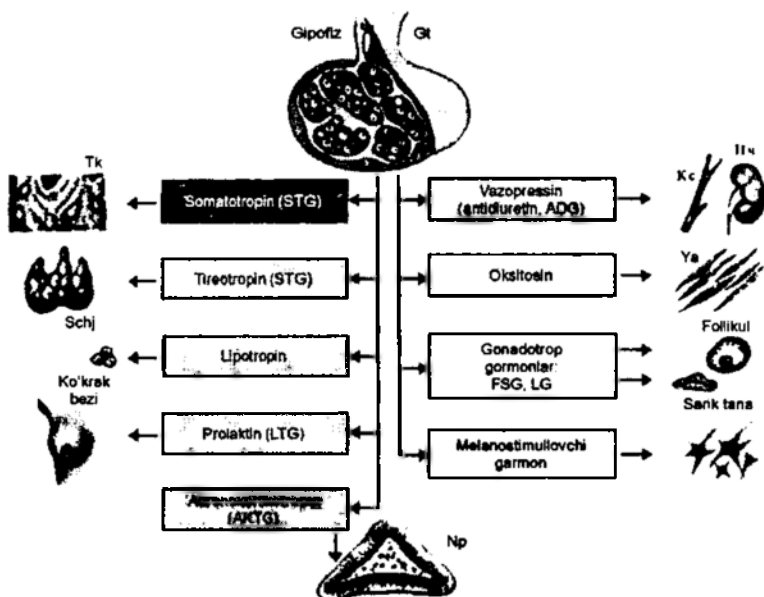
Gormonning kimyoviy tuzilishi ma'lum bo'lsa, miqdori og'irlik birligida ko'rsatiladi. Gormonning kimyoviy tuzilishi noma'lum bo'lsa, miqdori shartli biologik birliklarda ifodalanadi. Bir biologik birlik deb, ma'lum hayvonda maxsus fiziologik o'zgarishlar hosil qilish uchun zarur bo'lgan gormon miqdoriga aytiladi.

Gipofiz. Gipofiz uch: oldingi (adenogipofiz), orqa (neyrogipofiz) va oraliq bo'laklardan tuzilgan murakkab bezdir.

Gipofizning oldingi bo'lagi. Gipofizning oldingi bo'lagi bosh yoki xromofob hujayralardan (55 – 60 %) va xromofil: atsidofil (30 – 35 %) va bazofil (5 – 10 %) hujayralardan tashkil topgan. Adenogipofizda 6 ta gormon ishlab chiqariladi, ulardan 4 tasi trop gormonlar (adrenokortikotrop yoki kortikotropin, tireotrop gormon yoki tireotropin) va 2 ta gonadotrop gormon – (follikulostimullovchi va lyuteinlovchi va 2 ta esa effektor gormonlar somatotrop gormon va prolaktin).

Adrenokortikotrop gormon yoki kortikotropin. Turli hayvonlarning adrenokortikotrop gormonlari (AKTG) tuzilishi va o'z faolligi bilan bir-biridan farq qiladi. Ular polipeptidlar bo'lib, molekulari 39 aminokislota qoldig'idan tuzilgan. Kortikotropin buyrak usti bezlari po'stlog'ining tutanili va turli sohasini o'stirib va shu bezlardan chiqadigan gormonlar sintezini kuchaytiradi. Hayvonning gipofizini olib tashlanganda, buyrak usti bezlari po'stlog'ining tutamli va turli sohalarini atrofiyaga uchraydi, lekin buyrak usti bezlari po'stlog'ining ko'pchilik sohasi mag'iz qavati esa atrofiyaga uchramaydi. Bu holat AKTG buyrak usti bezlari po'stlog'ining faqat tutamli va turli sohalariga maxsus ta'sir etishini ko'rsatadi.

Organizmida stress holati vujudga kelganda, gipofizdan AKTG chiqishi kuchayadi. Bunday ta'sirlar refleks yo'li bilan, shuningdek, buyrak usti bezlari mag'iz qavatidan adrenalin chiqishini kuchaytiradi, natijada gipotalamus yadrolariga ta'sir etadi va ularda biologik faol moddalar hosil bo'lishi ko'payadi. Bu moddalar esa gipofizdan AKTG sekretiysini kuchaytiradi.



49-rasm. Gipofiz gormonlari va ularning vazifalari.

AKTG buyrak usti beziga ta'sir etib, glukokortikoidlar hosil bo'lishini ko'paytiradi va ular esa organizmning noqulay omillar ta'siriga chidamini oshiradi. Kortikotropinning hosil bo'lishi gipotalamusning kortikoliberini yordamida idora etiladi.

Tireotrop gormon yoki tireotropin. Tireotropin ta'sirida qalqonsimon bezda tiroksin va triyodtironin gormonlarining sekretiysi kuchayadi.

Tireotropin proteaza faolligini oshirib, qalqonsimon bezda tireoglobulin parchalanishini kuchaytiradi, natijada qonga tiroksin va triyodtironin ko'plab chiqadi. Bundan tashqari, qalqonsimon bezdagi hujayralar sonini va faolligini oshiradi. Tireotrop gormoni hayvonlarga yuborilsa, qalqonsimon bez o'sib ketadi, gipofiz olib tashlangan yosh hayvonlarda esa qalqonsimon bezi rivojlanmaydi. Gipofizi olib tashlangan hayvonlarda asosiy almashinuv va oqsillar almashinuvi susayadi. Organizmga tiroksin yoki tireotrop gormonlarni yuborib, asosiy almashinuvni va oqsillar almashinuvini ko'tarish mumkin. Hayvon organizmiga uzoq vaqt har kuni yetarli miqdorda tireotrop gormoni yuborilsa, xuddi odamlarda uchraydigan Basedov kasalligi simptomlarini kuzatish mumkin. Tireotropinning qancha miqdorda ajralib chiqishi qondagi qalqonsimon bez gormonlarining konsentratsiyasiga bog'liq, qonda qalqonsimon bez gormonlari ko'p bo'lsa, tireotropin sekretiysi susayadi va aksincha. Shunday qilib, bu yerda teskari bog'lanish mexanizmi amalga oshadi. Tireotropinning hosil bo'lishi gipotalamusning tireoliberini orqali idora etiladi.

Gonadotrop gormonlar yoki gonadotropinlar. Adenogipofizda ikki xil gonadotrop gormonlar ishlab chiqariladi. Bular follikulostimullovchi va lyuteinlovchi gormonlardir.

Follikulostimullovchi gormon urg'ochi hayvon tuxumdonida follikulning rivojlanishini va uni Graaf hujayrasiga aylanishini ta'minlaydi, erkak hayvonda esa urug'dondagi spermatogen naychalar rivojlanishini, spermatogenezni va prostata bezining rivojlanishini tezlashtiradi. Lyuteinlovchi gormon ta'sirida tuxumdonida ovulyatsiyaning ro'y berishi va yorilgan Graaf hujayrasi o'mida sariq tana hosil bo'lishi tezlashadi. Voyaga yetmagan hayvonlar organizmiga gonadotrop gormonlarini muntazam ravishda yuborilib turilsa, ularning tezroq voyaga yetishi, jinsiy a'zolarining kattalashuvi va ikkilamchi jinsiy belgilarning barvaqt yuzaga chiqishi kuzatiladi. Bundan anglashiladiki, ushbu gormonlar jinsiy bezlar faoliyatiga ta'sir etadi.

Gonadotrop gormonlarning ajralib chiqishi intensivligi jinsiy a'loqaning reflektor ta'siriga, urug'don va tuxumdon jinsiy gormonlarining gumoral ta'siriga, shuningdek, tashqi muhitning turli omillariga bog'liq bo'ladi.

Gonadotropinlar sekretiysasi gipotalamusning gonadolibnerini orqali idora etiladi. Bundan tashqari, manfiy qaytar bog'lanish mexanizmi ham bu gormonlarning sekretiysasida muhim ahamiyatga ega. Qonda testosteron ko'paysa, LG sekretiysasi kamayadi. Qonda Estenrogen va progesteron gormonlari konsentratsiysasi oshsa, bu ikkala gormonning sekretiysasi kamayadi.

Somatotrop gormon yoki o'sish gormoni. O'sish gormoni organizmda o'sish va jismoniy rivojlanish jarayonlariga ta'sir etadi. Bu gormonning nishon-a'zolari bo'lib suyak hisoblanadi. Bundan tashqari, biriktiruvchi to'qimalarga boy: muskullar, paylar va ichki a'zolarga ham o'z ta'sirini ko'rsatadi. O'sish jarayonining stimulyatsiysasi, somatotrop gormonining anabolik ta'siri tufayli ro'yobga chiqadi. Anabolik ta'sir hujayra ichiga aminokislotalar kirishini kuchayishi, oqsil va nuklein kislotalar biosintezining kuchayishi bilan namoyon bo'ladi. Shu jarayonlar bilan bir qatorda oqsil parchalanishi bilan bog'liq reaksiyalar tormozlanadi. Somatotropin organizmga kiritilganda yog' depolaridan yog' chiqishi kuchayib, organizm asosiy energiya manbai sifatida yog'lardan ko'proq foydalanadi. Shu munosabat bilan somatotrop gormonning ma'lum miqdori energetik sarf bo'lishdan qutilib qoladi, natijada oqsillarning katobolizm tezligi sekinlashadi. Organizmning bunday holatida oqsillarning biosintezi uni parchalanishidan ustunroq bo'lib qoladi va organizmda musbat azot muvozanati kuzatiladi. Somatotropinning anabolik ta'siri natijasida osteoblastlar faolligi ortadi, hamda suyakda oqsilli matritsalarining hosil bo'lishi stimullanadi. Bulardan tashqari, bu gormon suyak to'qimasining mineralizatsiysasini kuchaytiradi, natijada organizmda kalsiy va fosfor ko'proq ushlanib qoladi. Yuqoridagi fikrlarga asoslanib aytamizki, somatotropin organizmda suyak va tog'ay to'qimalarning hosil bo'lishini kuchaytiradi, biroq bu gormonni laboratoriya sharoitida, organizmdan tashqarida, hujayralar kulturasiga yuborilganda, ularning o'sishi aytarli sezilmaydi. Shunga asoslanib, bu gormon to'qimalarga bevosita ta'sir ko'rsatmaydi, degan fikrlar paydo bo'ladi. Organizmga tushgan somatotropin ta'sirida maxsus tashuvchilar hosil bo'ladi. Bularning

bevosita to'qimalarga ta'siri natijasida anabolik effekt yuzaga chiqadi. Bunday hosilalarni «somatomedin»lar deb atadilar. Hozirda ulardan 4 tasi ma'lum. Ularning barchasi oqsil tabiatli bo'lib, somatotrop gormoni ta'sirida jigarda hosil bo'ladi. Somatotropin uglevodlar almashinuviga ham kuchli ta'sir ko'rsatadi. Bu gormonning ta'siri natijasida plazmada glukoza miqdori ortib ketadi. Bu effektning mexanizmi quyidagicha tushuntiriladi. Birinchi navbatda, glukoza energetik maqsadlarda foydalanilmaydi, yuqorida aytilganidek, bu sharoitda energiya manbayi bo'lib faqat yog'lar xizmat qiladi. Bundan tashqari, ushbu gormon glukozaning to'qimalarga utilitatsiyasini ham tormozlaydi, hamda insulin ta'siriga sezuvchanligini pasaytiradi. Somatotrop gormoni ta'sirida insulinaza fermenti faolligi oshadi. Bundan tashqari, somatotropin â-hujayralarga ta'sir etib, insulin sekretsiasini ham kuchaytiradi. Bularning barchasi gipofizar diabetga olib kelishi mumkin.

O'sish gormonining sekretsiasini gipotalamusni somatoliberin va samatostatin gormonlari tomonidan idora etiladi. O'sish gormonining sekretsiasini ortishi qon plazmasida glukoza va yog' kislotalari miqdori pasayib ketganda kuzatiladi.

O'sish gormoni yoshlikdan yetarli ishlab chiqarilmaganda, bolalarning o'sishi keskin ravishda to'xtaydi, odam umrbod pakana bo'lib qoladi (gipofizar pakanalik). Go'daklik davrida o'sish gormoni haddan tashqari ko'p ishlansa, gigantizm avj oladi, bunda odamning bo'yi 240–250 sm ga, vazni 150 kg ga yetadi.

Voyaga yetgan odamda o'sish gormoni ortiqcha ishlansa, bo'y umuman o'smaydi, chunki o'sib bo'lgan, ammo gavdaning o'sish qobiliyatini saqlab qolgan a'zolari: qo'l-oyoq barmoqlari va panjalari, burun va pastki jag', til, ko'krak va qorin bo'shlig'idagi a'zolar o'sadi. Bu kasallik akromegaliya deb ataladi.

Prolaktin – adenogipofizning atsidoofil hujayralarini ishlab chiqaradi. Bu gormon hazm bezlari fermentlari ta'sirida oson parchalanadi, shuning uchun uni teri ostiga yoki venaga yuborish kerak. Bu gormon quyidagi effektlarni yuzaga chiqaradi:

1. Sut bezlarida proliferativ jarayonlarni va o'sishini tezlashtiradi.

2. Sutni hosil bo'lishi va ajralishini kuchaytiradi. Prolaktan sekretsia homiladorlik davrida ortadi va ko'krak bilan go'dakni boqqanda reflektor ravishda stimullanadi.

3. Buyraklarda natriy va suvni reabsorbsiyasini kuchaytiradi, bu hol sut hosil bo'lishda muhim ahamiyat kasb etadi.

4. Sariq tana hosil bo'lishini va undan progesteronning ajralishini kuchaytiradi.

Prolaktin sekretsiasini gipotalamusning prolaktostatin va prolaktoliberin gormonlari orqali idora etiladi.

Gipofizning orqa bo'lagi. Antidiuretik gormon (ADG) ta'siri organizmda ikki xil effektni yuzaga chiqaradi.

1. Bu gormon ta'sirida buyrakning distal kanalchalarida suvni qayta so'rilishi ortadi, buning natijasida harakatlanayotgan qonning hajmi ortadi va shu bilan bog'liq holda arterial bosim ham ortadi. Diurez kamayib, siydikning nisbiy zichligi ortadi. Suvning qayta so'rilishi natijasida hujayralararo suyuqlikda osmotik bosim pasayib ketadi. Distal kanalchalarda suvning qayta so'rilishida adeniiatsiklaza fermenti katta ahamiyat kasb etadi.

2. ADG katta dozalarda arteriolalarning torayishini, bu o'z navbatida arterial bosimni ko'tarilishiga olib keladi. Gipertinziyaning rivojlanishida, ADG gormon ta'sirida qon-tomir devorlari katexolaminlarning toraytiruvchi ta'siriga sezuvchanligi keskin ortib ketadi. ADG arterial bosimni oshirganligi uchun uning ikkinchi nomi «vazopressin» deb yuritiladi. ADG ning vazokonstriksiya effekti faqat katta dozalaridagina namoyon bo'ladi. Fiziologik jarayonlarda esa buning ahamiyati aytarli katta emas. ADG uzoq muddat yetarlicha sekretsiyalanmasa, qandsiz diabet kasalligiga olib keladi. Uning asosiy belgilari kuchli chanqash (polidipsiya) va siyish orqali ko'p suyuqlik yo'qotish (poliuri) –bemor sutkasiga 10–20 litrgacha siyishi kuzatiladi. Bemorning bu belgilari sintetik vazopressin yoki hayvon gipofizi orqa bo'lagidan tayyorlangan preparat yuborilganda yo'qoladi.

Oksitotsin. Bu gormonning effekti ikki yo'nalishda namoyon bo'ladi:

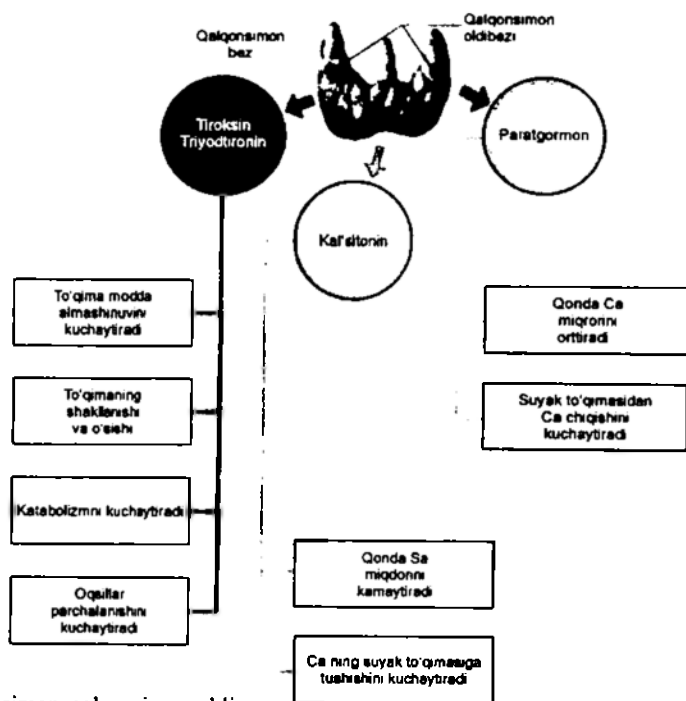
1) oksitotsin bachadon silliq muskulini qisqartiradi. Hayvonlarda gipofiz olib tashlansa, tug'ruq qiyinlashadi va uzoq davom etadi. Oksitotsin normal tug'ruq kechishini ta'minlaydi (nomi ham shundan kelib chiqqan, oxu-kuchli, tokos – tug'ruq);

2) oksitotsin laktatsiya jarayonining idora etilishida ham ishtirok etadi. U sut bezlarida mioepitelial hujayralarning qisqarishini kuchaytiradi va shu sababdan sut ajralishiga ijobiy ta'sir ko'rsatadi. Oksitotsinning qondagi miqdori homiladorlikning oxiri va homiladorlikdan keyingi davrida yuqori bo'ladi. Go'dakni ko'krak bilan boqilganda ham reflektor ravishda oksitotsin sekretsiyasi ortadi.

Gipofizning oraliq bo'lagi. Hayvonlarda va odam gipofizining oraliq bo'lagi oldingi bo'lagidan ajralgan va orqa bo'lakka yopishgan bo'ladi. Oraliq bo'lak gormoni-intermedin yoki melanin stimullovchi gormon orqa bo'lak gormonlari bilan birga chiqadi. Odam terisining pigmentsiz qismlariga, teri ichiga intermedin gormoni yuborilganda, shu qismlar rangi sekin-asta normal holiga keladi. Intermedin gormoni odamda teri pigmentatsiyasini boshqaradi.

Qalqonsimon bez. Qalqonsimon bezning asosiy marfo-funksional birligi bu follikulalardir. Follikulalar oval shaklida bo'lib, uning devori bir qator kubsimon epiteliyalardan tashkil topgan. Follikulalar kolloid suyuqligi bilan to'lgan bo'ladi, unda tiroksin va triyodtironin gormonlari tiroglobulin oqsili bilan birikkan holda bo'ladi. Follikulalar orasidagi bo'shliqdan kapillarlar o'tadi va uni qon bilan ta'minlaydi. Qalqonsimon bezda qonning hajm tezligi boshqa a'zolarga nisbatan ancha yuqori. Follikulalararo bo'shliqda parafollikulyar hujayralar ham joylashadi. Bu hujayralar tireokalsitonin gormonini ishlab chiqaradi.

Tiroksin va triyodtironin biosintezi tirozin aminokislotalarini yodlash yo'li bilan amalga oshiriladi. Follikulalarda yodning miqdori qondagi konsentratsiyasidan 30 baravar ko'pdir, qalqonsimon bezning giperfuksiyasida bu nisbat yanada ortadi. Yodning follikulalar tomonidan yutilishi faol transport asosida amalga oshiriladi. Bezda yodli birikmalar: *monoyodtirozin* va *diyodtirozinlar* sintez qilinadi. Ular follikula hujayralarida tiroglobulin bilan kompleks hosil qilib, oylab shu follikulalarda saqlanishi mumkin. Proteazalar ta'sirida gormonlar gidrolizlanadi, ya'ni tiroglobulin oqsilidan halos bo'ladi va shundan keyin qonga-triyodtironin va



50-rasm. Qalqonsimon, qalqonsimon oldi bezlari va ularning vazifalari.

tetrayodtironin yoki tiroksin ajralib chiqadi. Ular qonga tushgandan so'ng plazma oqsillari bilan birikma hosil qiladi, bu oqsillar gormonlarni tashuvchilar bo'lib hisoblanadilar. To'qimaga kelganda bu kompleks parchalanib, erkin faol tiroksin va triyodtironinlar hosil bo'ladi.

Tiroksinning faolligi triyodtironin faolligidan bir necha marotaba past. Triyodtironin effektining latent davri qisqaroq bo'ladi, shuning uchun uning ta'siri tez rivojlanadi. Boshqa tomoni, qondagi tiroksin miqdori triyodtironin miqdoridan taxminan 20 baravar ko'p. Tiroksin yodsizlantirish natijasida triyodtironinga aylanishi mumkin. Mana shunday ma'lumotlarga asoslanib, shunday xulosaga kelish mumkin: qalqonsimon bezning asosiy gormoni bu triyodtironindir, tiroksinni esa triyodtironinning o'tmishdoshi deb qaralsa maqsadga muvofiq bo'ladi.

Qalqonsimon bez gormonlarining ta'siri organizmning metabolitik faolligini oshirishi orqali namoyon bo'ladi. Bunda hamma turdagi moddalar almashinuvi (oqsil, yog' va uglevod) kuchayadi, bu esa energiya hosil bo'lishining ko'payishiga va asosiy almashinuvi ortishiga olib keladi. Yosh bolalarda o'sish jarayoni va rivojlanish uchun buning katta ahamiyati bor. Bundan tashqari, miya to'qimasining rivojlanishi uchun kerak bo'lgan energiya bilan ham ta'minlanadi, shuning uchun yosh bolalarda bu gormonlarning yetishmasligi ham aqlan, ham jismonan

barkamolligiga putur yetadi (*kretinizm*). Barcha turdagi moddalar almashinuvining faollashuvidan hamma a'zolar faoliyati faollashadi. Issiqlik hosil bo'lishi kuchadi, bu esa tana haroratining o'tishiga olib keladi. Yurak ishi tezlashadi (taxikardiya, arterial bosimning o'tishi, qon minutlik hajmining ko'payishi). Oshqozon ichak trakti faoliyati ham stimullanadi (ishtahaning ochilishi, ichak peristaltikasining kuchayishi, sekretor faoliyatning o'tishi).

Kalsitonin yoki tireokalsitonin. Qondagi kalsiy miqdorini ozaytiradi. U suyak tizimiga, buyrak va ichakka ta'sir etib, paratgomon ta'siriga qarama-qarshi effektlar ko'rsatadi. Tireokalsitonin suyak to'qimasida osteoblastlar faolligini va mineralizatsiya jarayonlarini tezlashtiradi. Buyrak va ichaklarda kalsiyni qayta so'rilishini sekinlashtirib, fosfatlarning qayta so'rilishini esa kuchaytiradi. Bu ta'sirlar oxir-oqibat gipokalsiyemiyaga olib keladi.

Qalqonsimon bez gormonlari sekretiysasi gipotalamusning tireoliberin gormoni tomonidan idora etiladi. Tiroksin va triyodtironin sekretiysasini insonda uzoq davom etgan hissiy qo'zg'alishlar ham kuchaytiradi. Bundan tashqari, inson tana haroratining pasayishi ham bu gormonlar sekretiysasini tezlashtiradi.

Qalqonsimon bez faoliyati susayganda va kuchayganda organizm ahvolidan o'zgarishi.

Kretinizm. Odamda qalqonsimon bezning bolalik davridayoq sust ishlashi (gipotireoz) kretinizm kasalligiga olib keladi. Uning xarakterli belgilari shuki, bo'y o'smay qoladi, gavda nisbatlari buziladi, balog'atga yetish to'xtaydi, ruhiyat orqada qoladi. Kretinizm bilan kasallangan bolalarning og'zi ochiq va tili doim og'zidan chiqib turadi, shu sababli ular nafas olishga va ovqat yutishga qiynaladi.

Miksedema. Voyaga yetgan odamning qalqonsimon bezi yetarli ishlamasa, miksedema degan kasallik kelib chiqadi. Bu kasallikda asosiy almashinuv 30–40 % ga kamayib ketadi. Qisman yog' to'qimasida yog' ko'payishi, asosan esa to'qima suyuqligining ortishi natijasida gavda vazni ortib ketadi. Oqsillar almashinuvining buzilishi sababli hujayralararo bo'shliqda mutsin va albuminlar ko'payib ketadi. Oqsillar to'qima suyuqligining onkotik bosimini oshiradi. Shu sababli to'qimalarda, ayniqsa teri osti klatchkasida suv ushlanib qoladi (lotincha «miksedema»ning tarjimai «shilimshiq shish» deganidir).

Endemik bo'qoq. Ba'zi joylarning aholisi o'rtasida qalqonsimon bezning yetarli ishlamasligidan bez to'qimasining o'sib ketishi, ya'ni bo'qoq ko'p uchraydi. Bo'qoqda qalqonsimon bez gipertrofiyalanadi, folikularlar ko'payadi, ammo ajralib chiqadigan gormon miqdori kamayadi.

Tuproq, suv va o'simlik hayvon ovqatida yod yetishmaydigan joylarda gipotireozning har xil shakllari, ayniqsa bo'qoq ko'p tarqalgan. Endemik bo'qoqning oldini olish uchun iste'mol qilayotgan suvga va tuzga yod preparatlari qo'shiladi.

Gipertireoz. XIX asrning 60-yillarida Basedov va Grevs tireotoksikoz degan kasallikni tasvirlab berishgan, uning xarakterli belgilari quyidagilardan iborat: qalqonsimon bezning kattalashuvi, ko'z chaqchayishi, yurak urishining tezlashuvi, bemorning asabiy bo'lib qolishi, asosiy almashinuv va gavda haroratining o'tishi, ovqatni ko'p iste'mol qilishi va shu bilan birga ozib ketishi.

Tireotoksikoz qalqonsimon bez gormonlarining o'ta ko'p ishlanishi natijasida ularning qondagi konsentratsiyasi organizmni zaharlaydigan darajada ortishidir.

Gipertireoz o'zgina bo'lsa Bazedov kasalligining xarakterli belgilari bo'lmaydi. Bunday hollarda asosiy almashinuv kuchayadi, organizm ish vaqtida sog'lom odamlarga nisbatan ko'proq energiya sarflaydi, yurak tez uradi va qonda yod ko'p bo'ladi. Ular kuydi-pishdi, sertashvish bo'lib, ba'zan o'zini tuta olmaydi.

Qalqonsimon oldi bezlari. Odamda to'rtta *paratireoid bez* bor, bulardan ikkitasi qalqonsimon bezning orqasida, qolgan ikkitasi esa qalqonsimon bezning pastki qutbida joylashadi. Bez to'qimasi qon va limfa tomirlariga boy. Qalqonsimon oldi bezlari hiqildoqning yuqori nervidan innervatsiya oladi.

Organizmdagi kalsiy almashinuvi paratgormon va kalsitonin hisobiga amalga oshadi.

Paratgormon yoki paratirin qalqonsimon oldi bezlarida sintezlanadi. U qondagi kalsiy miqdorini oshiradi. Bu gormonning nishon-a'zolari suyak va buyrakdir. Suyak to'qimasida paratirin osteoklastlar vazifasini kuchaytiradi, bu o'z navbatida suyakning demineralizatsiyasiga hamda qon plazmasida kalsiy va fosfor miqdorining ortishiga olib keladi. Paratgormon buyrak kanalchalarida kalsiy qayta so'rilishini stimullaydi. Fosfatni qayta so'rilishini esa tormozlaydi. Bu holat esa giperkalsiyemiyaga va fosfaturiyaga olib keladi. Fosfaturiyaning yuzaga chiqishi, ushbu gormonning giperkalsiyemik effektini amalga oshirishda katta ahamiyatga ega. Kalsiy fosfatlar bilan erimaydigan birikmalar hosil qiladi, fosfatlar siydik bilan katta tezlikda chiqadi, bu esa qonda erkin kalsiy miqdorining ortishiga olib keladi. Paratgormon kalsitriol sintezini kuchaytiradi, bu esa vitamin D₃ ning faol metaboliti bo'lib hisoblanadi. Vitamin D₃ oldiniga terida ultrabinafsha nurlari ta'sirida nafaol holatda hosil bo'ladi, so'ngra esa paratgormon ta'sirida jigar va buyrakda faollashadi. Kalsitriol ichak devorida kalsiyni bog'lovchi oqsil hosil bo'lishini tezlashtiradi va natijada kalsiyning qayta so'rilishini kuchaytiradi, bu esa giperkalsiyemiyaga olib keladi.

Qalqonsimon oldi bezlari hayvonlarda olib tashlanganda hayvon tetanik titrashlardan o'ladi. Bunga sabab qonda kalsiy miqdorining kamayib ketishi va nerv-muskul qo'zg'aluvchanligining keskin ortib ketishidir. Bu paytda arzimagan tashqi ta'sir muskullar qisqarishiga olib keladi. Paratgormon qonga ko'p ajratilganda, suyak to'qimasida osteoporoz kuzatiladi. Qonda kalsiy miqdori keskin ortib ketadi, buning natijasida siydik chiqaruv organlarida tosh hosil bo'lish xavfi tug'iladi.

Giperkalsiyemiya yurak faoliyatining turg'un ishlashini buzadi. Bundan tashqari, hazm qilish traktida, Ca^{2+} ionlarini stimullovchi ta'siri natijasida oshqozonda gastrin va xlorid kislota hosil bo'lishi buziladi, bu holat esa oshqozon yarasini vujudga keltiradi.

Paratgormon va triokalsitonin sekretsiyasi qon plazmasidagi kalsiy miqdoriga bog'liq holda manfiy qaytar bog'lanish tarzi bo'yicha idora etiladi, ya'ni qonda kalsiy miqdori kamayib ketsa, paratgormon sekretsiyasi ortadi, tireokalsitonin hosil bo'lishi esa tormozlanadi. Homiladorlik, laktatsiya payti va ovqatda kalsiy miqdori

oz bo'lganda bunday fiziologik holat kuzatiladi. Qon plazmasida kalsiy konsentratsiyasi ortib ketga, aksincha paratgormon sekretsiasiya susayadi va tireokalsitonin hosil bo'lishi esa ortadi. Tireokalsitoninni qonda ko'p bo'lishi, bolalar rivojlanishida katta ahamiyatga ega, sababi bu yoshda suyak skeleti shakllanadi. Bu jarayonning adekvat kechishi uchun tireokalsitonin zarur, chunki u qon plazmasidan kalsiyni absorbsialaydi va suyak to'qimasining hosil bo'lishi va rivojlanishi uchun sarflanadi.

Qalqonsimon oldi bezlari olib tashlangandan so'ng skeletning hamma muskullari tirishib qisqaradi, ya'ni titraydi (paratireopriv tetaniya), bu holat sekin asta kuchayib va tez-tez takrorlanib turadi. Bu bezlarning yo'qligi bora-bora o'limga olib keladi, buning bevosita sababi shuki, nafas muskullarining tirishishi natijasida nafas buziladi. Qalqonsimon oldi bezlari olib tashlangach, titrashga muskullarning o'zgarishi emas, balki markaziy nerv tizimi holatining o'zgarishi sabab bo'ladi. Harakatlantiruvchi nervlar kesilgan muskullarning titramasligi shundan dalolat beradi. Odamda paratireoid bezlar endokrin funksiyasini susayishi gipoparatireoz, hayot davomida vujudga kelishi yoki tug'ma bo'lishi mumkin. Gipoparatireozda qondagi kalsiy kamayganidan markaziy nerv tizimining qo'zg'aluvchanligi ortadi, natijada tetanik tirishishlar paydo bo'ladi.

Odamlarda tetaniyaning o'tkir shakllari ham, latent shakllari ham uchraydi. Paratireoid bezlar vazifasi salgina buzilganda latent tetaniya paydo bo'ladi, bunda yuz va qo'l muskullariga tola beruvchi nerv bosilgandagina mazkur muskullar tirishadi. Tug'ma gipoparatireozda bolalarda suyak, tish, soch o'sishi buziladi, bilak, ko'krak qafasi, halqum muskullari va boshqa muskullarning uzoq qisqarishi kuzatiladi.

Buyrak usti bezlarining ichki sekretsiasiya. Buyrak usti bezlari po'stloq va mag'iz qavatidan iborat, ular tuzilishi va vazifasi jihatidan turlicha bo'lgan ichki sekretsia bezlaridir, bulardan chiqadigan gormonlar o'z ta'siri jihatidan ham katta farq qiladi.

Buyrak usti bezlari po'stlog'ining hujayralari genetik jihatdan epeteliy hujayralariga yaqin turadi. Ular uchta sohani tashkil qiladi: tashqi-koptokchali soha, o'rta –tutamli soha va ichki –to'rli soha.

Koptokchali sohalarda mineralokortikoidlar sintezlanadi, ulardan eng faoli aldosterondir. Tutamli sohada esa glukokortikoidlar sintezlanadi. Turli sohada esa oz miqdorda jinsiy gormonlar sintezlanadi.

Aldosteron buyrakning distal kanalchalarida Na^+ reabsorbsiasini va bir vaqtning o'zida kaliy ionlarini siydik bilan ko'p chiqib ketishini kuchaytiradi.

Bunday natriy-kaliy almashinuvining faollashuvi ter va so'lak bezlarida, hamda ichaklarda ham ro'y beradi. Bu qon plazmasining elektrolit tarkibini o'zgarishiga olib keladi (gipernatriyemiya va gipokaliyemiya). Bundan tashqari, Na^+ ionlari yuzaga chiqargan, sust osmomotik gradiyent bo'yicha qayta suriladigan suvning reabsorbsiasiya ham ortadi. Bu esa qon-tomirlarda harakatlanuvchi qonning hajmini oshiradi va buning natijasida arterial bosim ortadi. Suv qayta so'rilishining kuchayishi hisobiga diurez kamayadi. Aldosteronning sekretsiasiya ortganda,

organizmning shishishga moyilligi ortadi, bu esa organizmda natriy va suvning ushlanib qolinishidan kelib chiqadi. Aldosteron gormoni ta'sirida buyrak kanalchalarida Na^+ ionlari sekretsiyasi ham kuchayadi, bu esa ularni hujayralararo suyuqlikda konsentratsiyasining pasayishiga olib keladi va kislota-ishqor holati o'zgaradi (alkaloz).

Aldosteron gormon sekretsiyasining pasayishi organizmdan natriy va suvning ko'plab chiqib ketishiga sabab bo'ladi, o'z navbatida qon-tomirlarda harakatlanayotgan qon hajmi va arterial bosim pasayadi. Bunday holatlarda organizmda sirkulyator karaxtlik yuzaga keladi. Bu vaqtda qonda kaliyning konsentratsiyasi ortib ketadi, bu esa yurak faoliyatining turg'un ishlashining buzilishiga olib keladi. Bundan tashqari, yurak aritmiyalari ham kuzatiladi.

Aldosteron gormon sekretsiyasini idora etuvchi asosiy omil bu renin-angiotenzin-aldosteron tizimining faoliyatidir. Arterial bosimning pasayishi, avtonom nerv tizimi simpatik qismining qo'zg'alishiga olib keladi, bu esa buyrak qon-tomirlarining torayishi bilan tugaydi. Buyrakka keluvchi qon-tomirlarda qon miqdorining ozayishi, yuxtaglomerulyar apparatdan renin ajralib chiqishi ortadi. Renin plazmadagi α -globulin angiotenzinga ta'sir etib, uni angiotenzinga I aylantiradi. Hosil bo'lgan angiotenzin I keyin angiotenzin II aylanadi, bu esa aldosteron sekretsiyasini kuchaytiradi. Aldosteronning hosil bo'lishi qaytar bog'lanish mexanizmi bo'yicha ham ortishi mumkin. Agar qonda giponatriyemiya va giperkalsiyemiya kuzatilsa, sezilarli darajada bo'lmasa ham bu gormonning sekretsiyasi kortikotropin tomonidan ham stimullanadi.

Glukokortikoidlar (gidrokortizon, kortikosteron, kortizon). Ular hamma turdagi moddalar almashinuviga ta'sir etadi:

a) glukokortikoidlar ta'sirida oqsillar parchalanishi stimullanadi. Bu ta'simning asosida qon plazmasidan hujayra ichiga aminokislotalar transportining keskin sekinlashuvi yotadi, bu esa oqsillar biosintezi bosqichlarini tormozlaydi. Oqsillarning katabolizmi muskul massasining kamayishiga, osteoparozga va shuningdek, yaralarni bitish tezligining pasayishiga olib keladi. Oqsillarning parchalanishi, hazm qilish trakti shilliq qavatining himoya sohasida oqsil komponentlarining kamayishiga olib keladi. Bu holat xlorid kislotasi va pepsinning agressiv ta'sirini oshiradi va natijada peptik yaralar hosil bo'lishiga olib keladi;

b) glukokortikoidlar yog'ni yog' depolaridan mobilizatsiyasini kuchaytiradi va qon plazmasida yog' kislotalari konsentratsiyasini oshiradi. Shular bilan bir qatorda yuz sohasida, ko'krak va gavdaning yon bosh sohalarida yog'ning to'planishiga olib keladi;

d) organizmga glukokortikoidlarning yuborilishi qon plazmasida glukoza miqdorining ortishiga olib keladi (giperglikemiya). Bu effektning asosida esa glukoneogenez jarayoniga stimullovchi ta'sir yotadi. Oqsillar katabolizmi natijasida hosil bo'lgan ko'p miqdordagi aminokislotalar, jigarda glukoza sintezi uchun ishlatiladi. Bundan tashqari, glukokortikoidlar geksokinaza fermenti faolligini ingibitorlaydi, bu holat glukozaning to'qimalarda sarflanishiga to'sqinlik qiladi. Ma'lumki, glukokortikoidlar miqdori ko'p bo'lganda organizmning asosiy energiya

manbayi bo'lib, yog' kislotalari hisoblanadi, bunda glukozaning ma'lum miqdori energetik sarflanishdan xalos bo'ladi va qonda glukozaning miqdorining ortishiga olib keladi (giperglikemiya). Giperglikemik effekt, stress paytida glukokortikoidlar ta'sirining amalga oshishida asosiy komponent bo'lib hisoblanadi. Organizmda glukozaning ko'rinishida energetik zaxira to'planadi, glukozaning parchalanishi esa ekstremal stimullar ta'sirini yengishda organizmga yordam beradi. Glukokortikoidlar uglevodlar almashinuviga o'zining ta'sir etish xarakteriga ko'ra insulinning antogonisti bo'lib hisoblanadi. Davolash maqsadida uzoq vaqt bu gormonlarni qabul qilish yoki organizmda uni hosil bo'lishining keskin ko'payishi steroid diabeti degan kasallikka olib keladi.

1. *Yallig'lanishga qarshi ta'siri.* Glukokortikoidlar yallig'lanish jarayonining barcha bosqichlarini to'xtadi (alteratsiya, eksudatsiya va proliferatsiya) lizosomalar membranasi stabil, fermentlar chiqishining oldi olinadi, bu esa yallig'lanish jarayonining rivojlanishiga to'sqinlik qiladi. Glukokortikoidlar yallig'lanish o'chog'ida fagotsit jarayonini sekinlashtiradi yoki butunlay bo'g'adi. Bundan tashqari, yallig'lanish jarayoni bilan chambarchas bog'liq bo'lgan lixoradka reaksiyasi keskinligini pasaytiradi, bu esa leykotsitlardan interleykin-1 chiqishini kamaytirish yo'li bilan amalga oshiriladi. Bu holat interleykin-1 ning gipotalamusda joylashgan issiklik hosil bo'lish markaziga stimullovchi ta'sirini kamaytiradi.

2. *Allergiyaga qarshi ta'siri.* Glukokortikoidlar allergik reaksiyalarning rivojlanishiga ham bevosita ta'sir ko'rsatadi. Glukokortikoidlar ko'p ishlab chiqarilishi qondagi eozinofillar sonining kamayishiga olib keladi, ular sonining ortishi esa allergik reaksiyalarning rivojlanishiga olib keladi.

3. *Immunitetning pasayishi.* Glukokortikoidlar ham hujayra immunitetini, ham gumoral immunitetini bo'g'adi, bu holat antitelalarning hosil bo'lishi va fagotsit jarayonining pasayishi bilan bog'liqdir. Organizm uzoq muddat glukokortikoidlarni qabul qilsa, timus va limfoid to'qimasi involyutsiyaga uchraydi, buning natijasida qonda limfotsitlar soni kamayib ketadi. Uzoq vaqt glukokortikoidlarning qabul qilinishi jiddiy holatlarni yuzaga chiqaradi, organizmga ikkilamchi infeksiyalar tushish xavfini keskin oshiradi.

4. *Arterial bosimni me'yorda ushlashdagi ishtiroki.*

Glukokortikoidlar qon-tomirlarni katexolaminlar ta'siriga sezuvchanligini oshiradi, bu esa gipertenziyaga olib keladi. Arterial bosimning ortishiga ma'lum darajada mineralokortikoidlarning ham ahamiyati (organizmda suv va natriyning ushlanishi) bor. Gipertenziv effekt karaxtlikka qarshi ta'sirning asosiy komponenti bo'lib hisoblanadi (karaxtlik doim arterial bosimning keskin tushib ketishidan yuzaga keladi). Bu gormonlarni karaxtlikka qarshi faolligi giperglikemiya holati bilan bog'liqdir. Glukokortikoidlarning organizmda hosil bo'lishi sutkalik ritmga ega. Bu gormonlar asosiy qismining hosil bo'lishi ertalabki soatlarga to'g'ri keladi. Buni bilish, uzoq vaqt glukokortikoidlar bilan davolashda sutkalik dozani to'g'ri taqsimlash uchun zarur.

Glukokortikoidlar sekretsiyasi kortikotropin gormoni tomonidan boshqariladi. Turli stress stimullari organizmga ta'sir etilganda ham ularning sekretsiyasi

kuchayadi, bu esa moslashish (adaptatsiya) sindromining rivojlanishiga turtki beradi.

Jinsiy gormonlar. Buyrak usti bezining to'rt sohasi jinsiy gormonlarni haddan ko'p ajratib chiqarsa, adrenogenital sindromining ikki tipi vujudga keladi: geteroseksual va izoseksual. Geteroseksual sindromi qarama-qarshi jins gormonlarini ko'p ishlab chiqarishdan yuzaga keladi va qarama-qarshi jinsga xos bo'lgan ikkilamchi jinsiy belgilar rivojlanadi. Izoseksual sindromi o'z jinsiga mansub gormonlarni ko'p ishlab chiqarishdan yuzaga keladi va jinsiy balog'atga yetish tezligi ortib ketadi.

Buyrak usti bezlari po'stlog'ining gipo- va giperfunksiyasida organizmda ro'y beradigan o'zgarishlari. Hayvonlarda buyrak usti bezlari po'stlog'i olib tashlansa, ular tezda o'lib qoladi. Buning asosiy sababi – siydik bilan ko'p miqdorda natriy yo'qolishi va buning natijasida qon va to'qimalardagi natriyning keskin kamayishidir. Organizmga ko'p miqdorda natriy yuborib, bu hayvonlar umrini bir necha vaqtga cho'zsa bo'ladi.

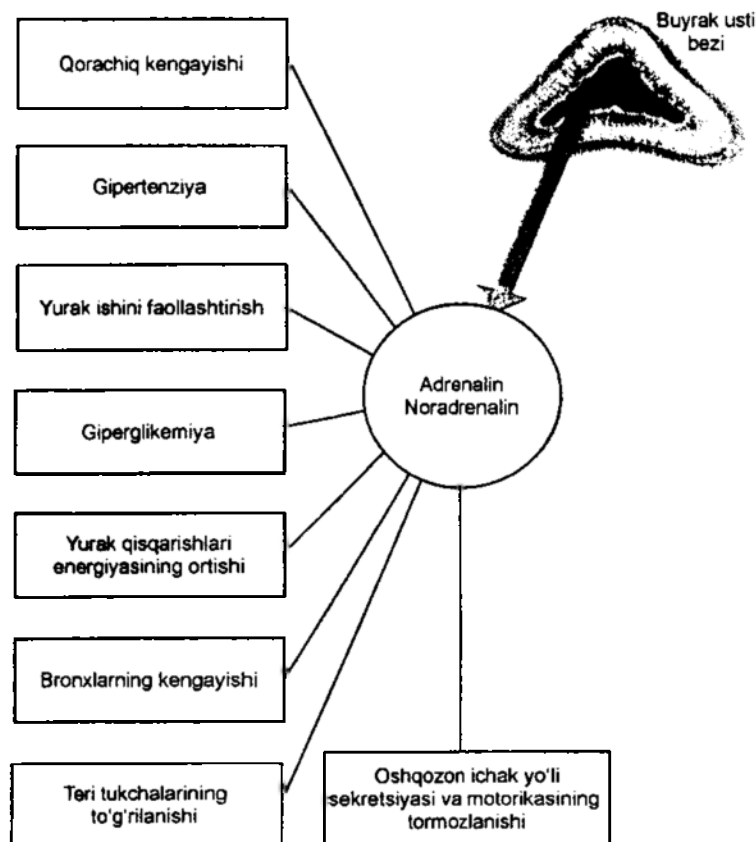
Odamda bronza kasalligi yoki Addison kasalligi nomli og'ir kasallikda buyrak usti bezlarining po'stlog'idan gormonlar chiqishi keskin kamayadi. Dastlabki belgilar: teri, ayniqsa qo'l, bo'yin, yuz terisi bronza tusiga kiradi (nomi ham shundan kelib chiqqan), yurak muskuli zaiflashadi, jismoniy mehnat paytida, shuningdek, aqliy ish bajargan paytida ham bemor tez charchaydi (asteniya). Ishthasi yo'qoladi, ko'ngli ayniydi, qusadi, ichi ketadi. Bemor sovuqqa, og'rituvchi ta'sirlarga sezuvchan va yuqumli kasalliklarga ko'proq moyilroq bo'lib qoladi. Juda ozib ketadi va asta-sekin butunlay holdan toyadi. Ko'pincha o'lim bilan tugaydi. Buyrak usti bezlari po'stlog'ining preparatlari Addison kasalligi bilan og'rigan bemorlar hayotini qisman yengillashtiradi va ularning mehnat qobiliyatini bir qadar saqlab turadi.

Buyrak usti bezlari po'stlog'ining giperfunksiyasi kamroq uchraydi; buyrak usti bezining – gipernefromasida kuzatiladi. Ayni vaqtda bezning po'stlog'idan chiqadigan gormonlarning miqdori ortibgina qolmay, balki ularning sifati ham buziladi: asosan ikkita jinsiy gormonlar ishlab chiqaradi, normada esa buyrak usti bezlari bu gormonlarni juda kam ishlab chiqaradi. 3–4 yashar bolalarda gipernefroma uchrasa, ular erta balog'atga yetib, soqoli o'sgani va qov sohasida jun bosgani kuzatilgan. Gipernefroma ayollarda uchrasa, hayz ko'rmay qoladi, soqol chiqadi va ovozi xuddi erkaklamkiga o'xshab dag'allashib qoladi.

Buyrak usti bezlarining mag'iz qavati. Buyrak usti bezlarining mag'iz qavati xromaffin hujayralardan tuzilgan, ular embriogenez jihatdan simpatik nerv tizimining hujayralariga yaqin turadi. Ular kaliy bixromat bilan bo'yalganda sarg'ish jigarrang tusga kiradi. Bunday hujayra faqat buyrak usti bezlarining mag'iz qismidagina emas, bundan tashqari aortada, uyqu arteriyasining bo'lingan joyida kichik chanoq simpatik tugunlarining hujayralari orasida va ba'zi simpatik zanjirining ayrim tugunlari orasida bo'ladi.

Buyrak usti bezlarining mag'iz qavati adrenalin va noradrenalin gormonlarini sintezlaydi. Gormonal sekretsiyani 80 %i adrenalin hissasiga to'g'ri kelsa, 20 %i noradrenalin ulushiga to'g'ri keladi. Adrenalin tiromin hosilasidir, tiromin esa buyraklarda tirozinning dekarboksillanishidan hosil bo'ladi. Adrenalin buyrak usti

bezarida bevosita noradrenalinidan sintezlanadi, noradrenalin esa dimetillangan adrenalin bo'lib, unga o'xshash ta'sir etadi. Adrenalin va noradrenalin katexolaminlar degan nom bilan birlashtiriladi, chunki ular katexol hosilalaridir.



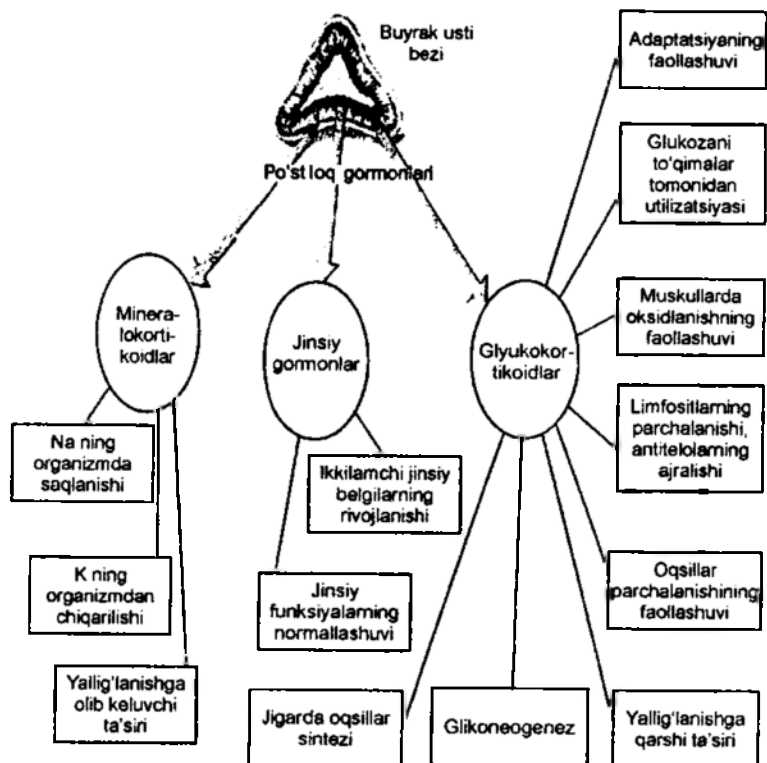
51-rasm. Buyrak usti bezi mag'iz qismi gormonlari va ularning vazifalari.

Bu gormonlarning sekretsiyasi avtonom nerv tizimining simpatik qismi qo'zg'alganda keskin oshadi. Bu gormonlar simpatik nervlarga o'xshash ta'sir ko'rsatadi, farqi shundaki, gormonal effekt uzoqroq davom etadi va shundan bo'lsa kerak, bu gormonlarni yana simpatomimetik aminlar deb ham ataydilar. Simpatomimetik aminlarni qon va to'qimalarda aminoksidaza fermenti parchalaydi.

Katexolaminlarning eng muhim effektlaridan biri yurak faoliyatini stimullashidir. Bundan tashqari, ichak peristaltika va sekretsiyasini tormozlaydi, qorachiqni

kengaytiradi, terlashni kamaytiradi, energiya hosil bo'lishini va katabolizm jarayonlarini tezlashtiradi. Adrenalin miokardda joylashgan α -adrenoretseptorlarga ta'sir etib, buning natijasida yurakda musbat inotrop va xronotrop effektlarni chaqiradi. Noradrenalin esa qon-tomirlardagi α -adrenoretseptorlarga ta'sir etadi.

Shuning uchun, qon-tomirlarning torayishi va qon tomir periferik qarshiligining ortishi, asosan noradrenalin ta'siridan yuzaga keladi.



52-rasm. Buyrak usti bezi po'stloq qismining gormonlari va ularning vazifalari.

Adrenalin moddalar almashinuvi intensivligiga ham ta'sir etadi, masalan, glikogenning parchalanishini tezlatib, muskullar va jigarda glikogen zaxirasini kamaytiradi, u insulinga qarama-qarshi ta'sir etadi. Adrenalin ta'sirida muskullarda glikogenoliz kuchayadi, ayni vaqtda glikoliz ro'y beradi, pirouzum va sut kislotalari oksidlanadi. Jigarda esa glikogendan glukoza hosil bo'lib, qonga o'tadi, natijada qonda glukoza ko'payib ketadi (adrenalin giperglikemiyasi). Adrenalin

organizmga yuborilganda skelet muskullarining ish qobiliyati ortadi, adrenalinn ta'sirida retseptorlarning, jumladan ko'z to'r pardasi, eshitish va vestibulyar apparatining qo'zg'aluvchanligi ortadi. Shu tufayli organizm tashqi ta'sirlarni yaxshiroq sezadi.

Organizmga noradrenalinning ta'siri adrenalinn ta'siriga o'xshaydi, lekin u bilan batamom bir xil emas. Adrenalin va noradrenalin ba'zi vazifalarga qarama-qarshi ta'sir etishi mumkin. Masalan, adrenalin odamda yurak urishini tezlashtiradi va homilali bachadonni bo'shashtiradi, noradrenalin esa yurak urishini sekinlashtiradi va homilali bachadonning qisqarishini kuchaytiradi.

Oshqozon osti bezi. Oshqozon osti bezi endokrin faolligini Langergans orolchalari ta'minlaydi. Bu orolchada bir necha xil hujayralar bor:

- 1) α – hujayralar glukagon sintez qiladi;
- 2) β – hujayralar insulin ishlab chiqaradi;
- 3) γ – hujayralar, somatostatinni sintezlaydi, u insulin va glukagon gormonlari sekretsiasini bo'g'adi;
- 4) G – hujayralar, gastrin hosil qiladi;
- 5) RR – hujayralar pankreatik polipeptid ishlab chiqaradi, bu gormon o'z navbatida xolesistotokininni antogonisti bo'lib hisoblanadi.

β – hujayralar oshqozon osti bezi Langergans orolchasining 60 % ini tashkil qiladi. Ular insulin ishlab chiqaradi, u hamma turdagi moddalar almashinuviga ta'sir etadi, lekin hammadan ham qon plazmasidagi glukoza miqdorini pasaytiradi. Insulin (polipeptid) kimyoviy yo'l bilan sintez qilingan. Bu organizmdan tashqarida sintetik yo'l bilan olingan oqsildir. Turli hayvonlarni oshqozon osti bezidan olingan insulinlarning tuzilishi, molekulasida aminokislotalarning joylashishiga qarab bir-biridan farq qiladi. Insulin molekulasi ruh ushlaymaydi, lekin u ruhani biriktira oladi, ayni vaqtda insulin ta'siri uzayadi va kuchayadi.

Insulin ta'sirida hujayra membranasining glukoza va aminokislotalarga nisbatan o'tkazuvchanligi keskin ortadi (20 marotaba), bu esa oqsillar biosintezi va bioenergetik jarayonlarning kuchayishiga olib keladi. Bundan tashqari, glukoneogenezni ta'minlovchi fermentlar faolligi pasaygandan so'ng, aminokislotalardan glukoza hosil bo'lishi tormozlanadi, aminokislotalar esa oqsillar biosintezi uchun ishlatiladi.

Insulin ta'sirida oqsillar katabolizmi sekinlashadi, shu sababli oqsillarning hosil bo'lish jarayonlari ularning parchalanishidan ustun bo'lib qoladi, bu hol anabolik effektini ta'minlaydi. Insulinning oqsil almashinuviga ta'siri bo'yicha somatotrop gormonning sinergisti bo'lib hisoblanadi. Ma'lum bo'lishicha, somatotrop gormonning organizm o'sishi va rivojlanishiga ta'siri, qondagi insulin konsentratsiyasi yetarli bo'lgandagina o'z effektini beradi. Insulinning yog'lar almashinuviga ta'siri lipogenez jarayonlarining tezlashuvi va yog'ni depolarda to'planishi orqali namoyon bo'ladi.

Insulin ta'sirida glukozaning to'qimalar tomonidan utilizatsiyasi va energetik maqsadlarda foydalanishi kuchayadi, bu vaqtda esa yog' kislotalarining ma'lum qismi energetik maqsadlarda foydalanishdan ozod bo'ladi, kelgusida bu yog'lar

lipogenez uchun foydalaniladi. Yana qo'shimcha miqdordagi yog' kislotalari glukozadan jigarda sintezlanadi. Yog' depolarida esa insulin lipaza faolligini bo'g'adi va triglitseridlar hosil bo'lishini stimullaydi.

Insulin sekretiysasi yetarlicha bo'lmaganda qandli diabetga olib keladi. Bunda qon plazmasida keskin glukoza miqdori ortib ketadi, hujayra tashqarisidagi suyuqlikning osmotik bosimi ortadi, bu esa to'qimalarning degidratatsiyasiga (suvsizlanish) hamda chanqashiga olib keladi. Glukoza «bo'sag'ali» moddalar sarasiga kirganligi uchun, giperglikemiyaning ma'lum darajasida, buyraklarda uning reabsorbsiyasi tormozlanadi, shundan so'ng glukozouriya yuzaga chiqadi. Glukoza osmotik faol birikma bo'lganligi uchun siydik tarkibida suv ko'payib ketadi, bu diurezning ortishiga olib keladi (poliuriya). Lipoliz tezlashadi, natijada juda ko'p miqdorda yog' kislotalari va keton tanalari hosil bo'ladi. Oqsillar katabolizmi va energiya yetishmasligi asteniyaga va tana vaznining kamayishiga olib keladi.

Qonda insulin miqdorining keskin ortib ketishi, darhol gipoglikemiya chaqiradi, bu holat insonni hushidan ketishiga olib kelishi mumkin (gipoglikemik koma).

Insulin sekretiysasi qaytar bog'lanish tarzi asosida idora etiladi, ya'ni qon plazmasidagi glukoza konsentratsiyasiga bog'liq bo'ladi. Qonda glukozaning ko'payib ketishi, insulin sekretiysasini tezlashtiradi, gipoglikemiya sharoitida esa aksincha insulin sekretiysasi tormozlanadi. Qonda aminokislotalar ko'payganda ham, ma'lum darajada insulin sekretiysasi ortadi. Insulin qonga chiqishining ko'payishi ayrim gastrointestinal gormonlar ta'sirida ortadi (xolesistokinin, sekretin). Bundan tashqari, adashgan nervni stimullanganda insulin sekretiysasi ortadi.

α – hujayralar, Langergans orolchasining taxminan 25 % ini tashkil qiladi va u glukagon gormonini ishlab chiqaradi. Bu gormonning ta'sirida giperglikemiya yuzaga keladi. Bu effekt asosida jigarda glikogenning parchalanishi va glukoneogenez jarayonlarining stimulyatsiyasi yotadi. Glukagon yog'larni depodan chiqishini tezlashtiradi. Shundan ko'rinib turibdiki, glukagon organizmda insulinga qarama-qarshi ta'sir etadi. Bundan tashqari, bir necha gormonlar borki, ular o'zining ta'sir etish xarakteriga ko'ra insulinning antagonist bo'lib hisoblanadi. Ularni organizmga yuborilganda giperglikemiya kelib chiqadi. Bunday gormonlarga kortikotropin, somatotropin, glukokortikoidlar, adrenalin va tiroksin kiradi.

Oshqozon osti bezining endokrin vazifasi buzilganda organizmda ro'y beruvchi o'zgarishlar. Itning oshqozon osti bezi olib tashlansa, 4–5 soatdan so'ng siydigi bilan shakar chiqq boshlashini Mering va Minkovskiyalar ko'rsatib berdi. Siydik bilan shakar chiqib ketaverishi natijasida hayvon ozadi, ko'p suv ichadi va xo'ra bo'lib qoladi. Bu hodisalarning hammasi odamdagi qandli diabet kasallik belgilariga juda o'xshab ketadi. Me'da osti bezi hayvon gavdasining qanday bo'lgan boshqa biror joyiga, masalan, terisining ostiga ko'chirib o'tkazilsa, ilgari boshlangan diabet belgilari yo'qolishini ko'rsatib berdi.

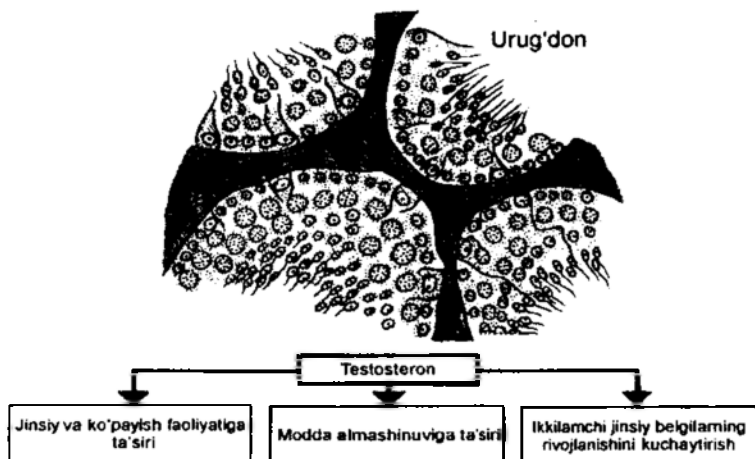
Diabetning asosiy belgisi qondagi glukoza miqdori (normada 6,8–7,6 mmol/l) ko'payib ketishidir (giperglikemiya). Ayniqsa, karbonsuvlarga boy ovqat iste'mol qilinsa, qondagi glukoza to'qimalarda to'la o'zlashtirilmaydi va so'ngra glikogenga aylanmaydi. Bunday bemorlarda bu belgilardan tashqari yuqorida to'xtalganimizdek,

glukozuriya, ya'ni glukoza siydik orqali ajralishi, ko'p siyish (poliuriya), chanqov hissining doimo bo'lishi (polidipsiya) kabi belgilar ham kuzatiladi. Diabetda energetik ehtiyojlarga glukoza kam ishlatiladi va energiya almashinuvida oqsil va yog'larning sarflanishi keskin darajada ortadi. Nafas koeffitsientining kamayishi oqsillar bilan yog'larning yonish jarayoni kuchayganligidan guvohlik beradi.

Og'ir diabetda yog'lar parchalanganda kislotali moddalarning ko'plab hosil bo'lishi va aminokislotalarning jigarda dezaminlanishi sababli qonning faol reaksiyasi kislotali tomonga – atsidozga suriladi. Yog'lar bilan aminokislotalarning chala oksidlanish mahsulotlari qon plazmasining ishqoriy metallarini bog'lab olishi sababli qonning ishqor rezervi kamayadi, kompensator halloslash boshlanadi va siydik reaksiyasi kislotali tomonga o'zgaradi.

Jinsiy bezlar.

Erkaklar jinsiy bezlari. Erkak jinsiy bezlarida spermatogenez jarayonlari kechadi va erkak jinsiy gormonlari – androgenlar hosil bo'ladi. Spermatogenez urug' hosil qiluvchi naychalarda joylashgan spermatogen epiteliyal hujayralarning faoliyati bo'lib hisoblanadi. Androgenlar interstitsial hujayralar – glandulotsitlarda (Leyding hujayrasida) hosil bo'ladi. Bu hujayralar urug' hosil qiluvchi naychalar orasida joylashib, urug'don massasini yaqin 20 % ini tashkil qiladi. Uncha ko'p bo'lmagan miqdoda androgenlar buyrak usti bezi po'stlog'ining to'r sohasida ham ishlab chiqariladi. Androgenlarga bir necha steroid gormonlar kiradi, ulardan eng muhimi testosterondir. Bu gormonning qonga o'tishi erkaklarda birlamchi va ikkilamchi jinsiy belgilarni adekvat rivojlanishini ta'minlaydi.



53-rasm. Urug'don gormonlari va ularning vazifalari.

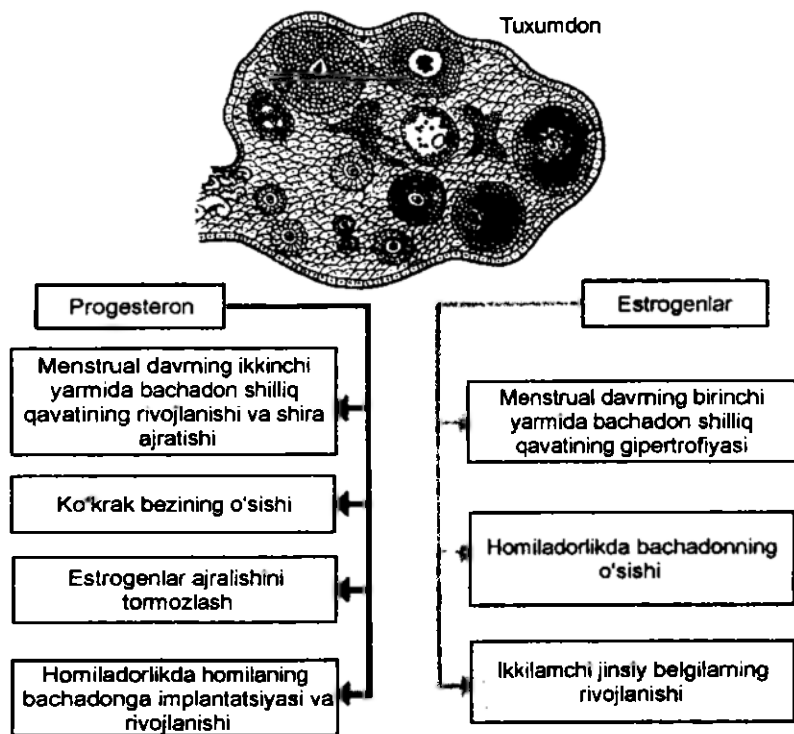
Testosteron ta'sirida o'g'il bola balog'atga yetganida jinsiy a'zo va moyaklar kattalashadi, soqol, past ovoz, qorinning o'rtasida chizig'i bo'ylab ko'tariluvchi chov junlar paydo bo'ladi. Bundan tashqari, testosteron oqsillar sintezini kuchaytiradi, bu esa o'sish va jismoniy rivojlanishga, muskullar massasining ortishiga olib keladi. Testosteron suyak skeletining shakllanishiga ham ta'sir ko'rsatadi, u suyakda oqsil matritsalarini hosil bo'lishini tezlashtiradi va unda kalsiy tuzlarining to'planishini ta'minlaydi. Buning natijasida suyak eniga va bo'yiga o'sadi va pishiqligi ortadi. Testosteron ko'p ajralganda moddalar almashinuvi tezlashadi va qondagi eritrotsitlar soni ham ortib ketadi. Testosteronning ta'sir etish mexanizmi taxminan quyidagicha amalga oshadi: u hujayra ichiga kirib, faollashadi (degidrotetesteron), keyinchalik u hujayra yadrosi va organellari bilan bog'lanadi, bu esa oqsil va nuklein kislotalar sintezining o'zgarishiga olib keladi. Testosteron sekretsiyasi adenogipofizning lyuteinlovchi gormoni orqali idora etiladi, bu gormon esa jinsiy balog'atga yetishni tezlashtiradi. Agar qonda testosteron gormoni miqdori ortib ketsa, qaytar bog'lanish mexanizmi bo'yicha lyuteinlovchi gormon sekretsiyasi tormozlanadi. Ikkala gonadotrop gormonlar – follikulostimullovchi va lyuteinlovchi gormonlar konsentratsiyasi qonda pasayib ketganda, spermatogenez jarayonlarining tezlashuviga olib keladi.

O'g'il bolalarda 10–11 yoshgacha urug'donda androgenlar ishlab chiqaruvchi faol glandulotsitlar bo'lmaydi. Biroq, bu hujayralardan testosteron gormoni sekretsiyasi, homiladorlik davrida va bola tug'ilgandan so'ng bir necha haftagacha davom etadi. Bu sekretsiya yo'ldosh tomonidan ajralib chiqqan gormon gonadotropin ta'sirida yuzaga chiqadi. Erkak jinsiy gormonlarining sekretsiyasi yetarlicha bo'lmasa, yevnuxoidlik rivojlanishiga olib keladi. Bunda birlamchi va ikkilamchi jinsiy belgilarning rivojlanishi kechikadi, suyak skeleti noproportional bo'lib qoladi, ko'krak va qorinning pastki sohasida yog' to'planadi, ba'zida esa sut bezlari ham kattalashadi (ginekomastiya), erkak jinsiy gormonlarining kam ishlab chiqarilishi asab va ruhiy o'zgarishlarga ham olib kelishi mumkin. Bundan tashqari, qarama-qarshi jinsga bo'lgan qiziqish yo'qoladi va boshqa erkaklarga xos bo'lgan psixofiziologik harakatlar ham yo'qoladi.

Ayollar jinsiy gormonlari. Ayollar jinsiy gormonlari bezlaridan (tuxumdon) estrogenlar va progesteron ishlab chiqariladi. Bu gormonlarning ajralishi siklik xarakterga egadir, bu qizlarda hayz ko'rish paytida gipofizni gonadotrop gormonlarining sekretsiyasiga bog'liq bo'ladi. Estrogenlar faqat jinsiy bezlardan emas, bu gormonlar, oz miqdorda buyrak usti bezi po'stloq qavatining to'rsimon sohasida ham ishlab chiqariladi. Homiladorlik paytida estrogenlar sekretsiyasi, yo'ldoshning gormonal faolligi ta'sirida ortadi. Bu guruhda faolligi yuqori bo'lgan gormon â-estradiol bo'lib hisoblanadi. Sariq tananing gormoni progesteron bo'lib, hayz ko'rishning oxirlarida uning sekretsiyasi kuchayadi.

Estrogenlar ta'sirida birlamchi va ikkilamchi ayollar jinsiy belgilarining yuzaga chiqishi tezlashadi. Balog'atga yetish davrida tuxumdonlar o'Ichami, bachadon, qin va tashqi jinsiy a'zolarining o'Ichami kattalashadi. Proliferatsiya jarayonlari va endometriyada bezning kattalashuvi kuzatiladi, bu ta'sir osteoblastlar faolligini

o'shish orqali namoyon bo'ladi. Shu bilan bir qatorda, suyakning epifizar tog'ayiga ta'sir etib, uning uzunasiga o'sishini tormozlaydi. Bu gormonlarning ta'siri natijasida oqsillar biosintezi kuchayadi, yog'larning hosil bo'lishi ham ortadi, ortiqcha yog'lar teri ostiga shunday to'planadiki, ayol qomatini xarakterlab beradi. Estrogenlar ta'sirida ayol terisi nozik, silliq va kapillarlar bilan yaxshi ta'minlanadi, jun bilan qoplanishi ham ayol tipiga mansub bo'ladi.



54-rasm. Tuxumdori gormonlari va ularning vazifalari.

Progesteronning organizmdagi ahamiyati quyidagilardan iborat: urug'langan tuxum hujayrasini endometriyaga implantatsiyasiga tayyorlaydi. Bu gormon ta'sirida endometriya hujayralarining proliferativ va sekretor faolligi ortadi. Proliferativ va sekretor faollik sut bezlarida ham kuzatiladi, bu esa uning o'lchamining kattalashuviga olib keladi. Bu bezlardan jinsiy gormonlarning oz ishlab chiqarilishi quyidagi holatlarga: hayzning buzilishi, sut bezlari, qin, bachadonning atrofiyasiga olib keladi. Suyak tizimi ham ko'p o'zgarishlarga uchraydi, suyakning epifizar sohasi

o'sishdan to'xtaydi, bu esa suyakning uzunasiga o'sishini tormozlaydi. Bunday ayollarning tashqi ko'rinishi erkaklar tashqi ko'rinishini eslatadi va ovoz tembri past bo'ladi.

Estrogen va progesteron ajralib chiqishining boshqarilishi gipofizning gonadotropin gormoni orqali idora etiladi. Qiz bolalarda bu gormon 9–10 yoshdan ajrala boshlaydi. Gonadotropinlarning sekretsiasini esa qondagi ayollar jinsiy gormonlarini ko'payib ketishi tormozlaydi.

Epifiz bezlarining ichki sekretsiasini. Epifiz bosh miya markazida, uchinchi qorincha tubida joylashgan. Odam epifizining diametri 3–4 mm. Bu bezning borligini 4 ming yildan beri odamlar bilsa ham uning faoliyati oxirgi 20–30 yillar davomida aniqlandi. XVII asrda R. Dekart epifizni «jon egari» deb faraz qilgan. Asrimizning boshlarida ovqatga maydalangan epifiz qo'shib berilganda itbaliqlarning rangi oqarganligi aniqlangan edi. Shunga asoslanib, o'tgan asrning 50-yillarida amerikalik olim A. Lerner epifizda pigment almashinuviga ta'sir qiladigan modda bo'lsa kerak, deb taxmin qildi va bir necha 10 ming qora mol epifizidan bir-ikki gramm modda ajratib oladi va baqaning organizmiga yuborilganda, uning terisi oqarib ketdi. Shunday qilib, yangi gormon melatonin kashf qilindi. Olimlar o'tkazgan tajribalarda melatoninning ko'p qirrali samaraga ega gormonligi aniqlandi. U boshqa bir biogen aminseratonindan hosil bo'lib, pigment almashinuvini, jinsiy faoliyatni, kechakunduzlik va fasllik ritmlarini, hujayralar bo'linishini va rivojlanishini boshqarilishida ishtirok etadi. Epifizdan tashqari, melatonin hazm tizimidagi apudotsitlarda, tomirlar endoteliyida, buyrak usti bezi po'stloq qismida, miyachaning Purkine hujayralarida, simpatik tugunlarda sintezlanadi. Melatonin ko'z to'r pardasida ham topilgan. Gormonning to'r pardasidagi miqdori kamayib ketsa, odamning ranglarni ajratish qobiliyati buziladi. Melatonin uyqu keltirish qobiliyatiga ham ega. Bir necha tomchi gormon eritmasi mushuk burniga tomizilganda 70–100 daqiqa davom etuvchi chuqur uyqu kuzatiladi.

Oxirgi vaqtda melatoninning yana bir juda muhim xossasi aniqlandi. U hujayralar bo'linishini sekinlashtirib, o'smaga qarshi ta'sir ko'rsatadi ekan.

Melatonin gipofizdan gonadotrop gormonlarning qonga o'tishini kamaytiradi. Demak, uning qondagi miqdori ko'payib ketsa, balog'atga yetish cho'zilib ketadi. Gormonning yetishmovchiligida esa jinsiy rivojlanish tezlashadi.

Ayrisimon bez (timus). Ayrisimon bez immun tizimning markaziy a'zosi bo'lib, endokrin faoliyatni ham ko'rsatadi. Bu bez to'qimasidan ta'sir ko'rsatishi va ajratilishida farqi bo'lgan talay peptid va oqsil tabiatli fiziologik moddalar olingan. Ular qatoriga limfotsitlarni rag'batlantiruvchi gormon, timozin, timin, tomotoksin va boshqalar kiradi. Bu moddalar immunitetning turli omillariga, limfopoezga, nerv-muskul o'tkazilishiga ta'sir qiladi. Ammo ular chin gormon hisoblanmaydi.

Mavjud ma'lumotlar ayrisimon bezning immun tizimi va ichki sekretsia bezlari faoliyatini monandlashtirib turuvchi a'zo deyishga asos bo'ladi.

To'qima gormonlari. Biologik faol moddalar, faqat maxsus endokrin bezlarda emas, balki organizmda to'qima va a'zolarida sintezlanishi ham mumkin. Hozirda to'qima va a'zolarida 50 xilga yaqin sintezlash qobiliyatiga ega hujayralar topilgan.

Bu hujayralarning ko'p qismi hazm tizimi a'zolarida, o'pka, buyrak, yurak va boshqa endokrin tizimiga kirmaydigan a'zolarida uchraydi. Gormon sintezlovchi hujayralarni maxsus imunogistokimyoviy usullar yordamida aniqlash mumkin.

Bu hujayralarning modda almashinuvi o'ziga xos bo'lib, biogen aminlarning o'tmishdoshlarini karboksilsizlashtirish va ular qoldig'idan peptid gormonlarni sintezlash qobiliyatiga ega. Bu hujayralar APUD tizimini tashkil qiladi.

Apudotsitlar sintezlaydigan gormonlar juda ko'p. Ular serotonin va melatonin, katexolaminlar va gistamin, gastrin, sekretin, motilin va boshqa moddalarni ishlab chiqaradi.

Bu borada hazm tizimining faolligi yuqori, undagi apudotsitlar 20 xil gormon ishlab chiqaradi. Bu gormonlar asosan ingichka ichak shilliq pardasidagi hujayralarda sintezlanadi, shu tufayli ularni maxsus bir guruhga – enterin tizimi gormonlari guruhiga birlashtiradilar. Ularni yana gastrointestinal gormonlari deb atashadi, bu gormonlari sekretin, xolesistokinin–pankreoimin, gastrin, bembezin, motilin, somatostatin, enkefalin va boshqalar kiradi. Ulardan eng muhimlari xususida to'xtalib o'tamiz. Sekretin birinchi kashf etilgan gastrointestinal gormon. Sekretinni o'n ikki barmoqli ichakning shilliq pardasidagi maxsus hujayralar sintezlaydi. Molekulasi 27 aminokislota qoldig'idan tashkil topgan.

Molekular massasi 3035. Sekretin ta'sirida me'da osti bezidan shira ajralishi keskin ko'payadi, shira tarkibidagi bikarbonatlar ortadi. Bundan tashqari, bu gormon o't-safro va ingichka ichak shirasi bilan suv hamda tuzlar ajralishini ko'paytiradi. Sekretin ta'sirida oshqozon bezlarida fermentlar ajralishi ko'paysa, ayni vaqtda xlorid kislota sekretiysi to'xtaydi. U hazm tizimi a'zolarining silliq muskullarini ham tormozlaydi.

Sekretin hazm tizimida bo'lmagan a'zolar faoliyatini ham o'zgartiradi: yurakdan tomirlarga chiqadigan qon miqdorini, siydik hajmini va undagi natriy, kaliy, bikarbonatlar miqdorini oshiradi.

Xolesistokinin ham asosan hazm tizimi a'zolarining sekretor va motor faoliyatini boshqarishda ishtirok etadigan gastrointestinal gormondir. Birinchi galda bu gormon o't pufagini qisqartiradi, undagi o'tni o'n ikki barmoqli ichakka chiqaradi, oshqozon osti bezidan fermentlar ajralishini kuchaytiradi.

Xolesistokinin faqat o'n ikki barmoqli ichakda emas, balki markaziy va periferik neyronlarda ham sintezlanadi. Xolesistokininni sintezlovchi neyronlar katta yarim sharlar po'slog'ida, limbik tizim va gipofizning orqa bo'lagida ko'proq uchraydi.

Gastrin oshqozonning pilorik qismida sintezlanib, qon orqali oshqozon bezlari faoliyatini rag'batlantiradigan gormondir. Me'daning pilorik qismi shilliq pardasiga berilgan kimyoviy va mexanik ta'sirlar uning qonga o'tishini ta'minlaydi. Kimyoviy moddalardan oqsilning parchalanish mahsulotlari va ovqatning ekstraktiv moddalari gastrinni erkin holda o'tishini ancha tezlashtiradi. Plorik qismdagi ovqat va shira aralashmasida xlorid kislota miqdorining ko'payib ketishi gastrin inkretiysasini tormozlaydi.

Serotonin bosh miyaning ba'zi qismlaridagi nerv oxirlarida ajratiladigan moddadir. Uni ichakdagi interoxromafin hujayralari ham sintezlaydi. Trombotsitlar

tarkibida uchraydigan serotonin qon-tomirlarini toraytirib, jarohatlangan tomirdan qon oqishi to'xtashini tezlashtiradi. Bu moddaning xulq-atvor shakllanishiga ham daxli bor. Miya tuzilmalarida serotonin miqdorining kamayib ketishi depressiyaga olib keladi.

Gistamin. Gistidindan kelib chiqadigan gistamin allergik reaksiyalarni paydo qiladi. Uning ta'sirida nafas yo'llaridagi silliq muskullar qisqaradi, bronx va bronxiolalar torayib, nafas olish qiyinlashadi. Teri qon-tomirlarini kengaytiradi va kapillarlar devorining o'tkazuvchanligini oshiradi. Gistamin gipofiz va gipotalamusda ham uchraydi, bu yerda u mediator vazifasini bajaradi. Uning ta'sirida me'da bezlari xlorid kislotasi ajratishni keskin tezlashtiradi.

Kininlar 9-11 aminokislotalar qoldig'idan tashkil topgan va tuzilishi bir-biriga yaqin peptidlar – kininlarni tashkil qiladi. Ular umumiy o'tmishdosh kininogendan kelib chiqadi. Kininogening kininga aylanishi uchun kallikrein fermenti zarur. Bu fermentni ham so'lak bezlari ajratadi. Kallikrein qon plazmasining α_2 -globulini bo'lgan kininogenni parchalab, polipeptid kallidin hosil qiladi. Kallidin tezda bradikininga aylanish qobiliyatiga ega. Kallidin va bradikinin qon-tomirlarni sezilarli darajada kengaytiradi va kapillarlar o'tkazuvchanligini oshiradi.

Prostoglandinlar. Prostoglandinlar organizmda kechadigan turli jarayonlarga ta'sir etadigan moddalardir. Ular hamma hujayralarning membranasida uchraydigan araxidin kislotadan sintezlanadi. Prostoglandinlarning bir nechta turlari tafovut qilinadi (PGA, PGYe, PGG). Prostoglandinlar sog'lom odamlarda va gipertoniklarda tomirlarni kengaytirib, arterial bosimni pasaytiradi. Bundan tashqari, ajralayotgan siydik va siydikdagi natriy miqdorini ko'paytiradi.

Nafas yo'llaridagi silliq muskullar ham prostoglandinlar ta'sirida bo'shashadi, bronxlar kengayadi. Prostoglandinlar buyrak usti bezlarining po'stloq qavatida va qalqonsimon bezda gormonlarning sintezlanishini tezlashtiradi, ular qon ivishida ham sezilarli ta'sir ko'rsatadi. Prostoglandinlar tana haroratini oshirish qobiliyatiga ega. Shuning uchun ularning sintezini tormozlovchi moddalar, masalan, aspirin isitmani tushiradi.

P modda, enkefalin va endorfinlar. Bu moddalar og'riqni sezish umuman, hissiyotlar shakllanishida katta ahamiyat kasb etadi. P modda og'riqni kuchaytiradigan va o'zgartiradigan modda. Organizmga P modda yuborilganda qon-tomirlarni kengaytiradi, silliq muskullarning qisqarishiga olib keladi.

Enkefalin va endorfinlar esa organizmning o'zi sintezlaydigan narkotiklardir. Tashqaridan kiritilgan morfinga o'xshab, bu moddalar og'riq sezgisini kamaytiradi. Bundan tashqari, bu endogen opiatlar qora dori (opium) yuzaga keltiradigan hissiyot-kayf shakllanishini ham ta'minlaydi. Ammo odam ularga o'rganib qolmaydi.

Buyraklarda sintezlanadigan eritropoetin, renin va boshqa moddalarni ham to'qima gormonlariga qo'shish mumkin.

**Ichki sekretsiya bezlari, ular ajratadigan gormonlar
va ularning fiziologik effektlari**

Bez	Gormonlar	Ta'sir etish joyi	Fiziologik effekt
Gipofizning oldingi bo'lagi (adenogipofiz)	Somatotropin [o'sish gormoni yoki somatotrop gormoni (STG)]	Butun organizmga	Organizmnining o'sishini tezlashtiradi, shu jumladan, suyak va muskullarni, oqsillar sintezini kuchaytiradi. Oqsil va yog'lar almashinuviga ham ta'sir etadi
	Tireotropin [tireotrop gormon, tireostimullovchi gormon (TST)]	Qalqonsimon bezga	Tireoid gormonlarini sintezini va sekretsiyasini kuchaytiradi
	Kortikotropin [gipofizni adrenokortikotrop gormoni (AKTG)]	Buyrak usti bezi po'stloq qismiga	Buyrak usti bezi kortikosteroidlarni sintezi va sekretsiyasini kuchaytiradi
	Folikulosti-mullovchi gormon	Urug'don va tuxumdonga	Ayollar tuxumdonda follikulalar o'sishini, erkaklarda esa spermatogenezni kuchaytiradi
	Lyuteinlovchi gormon	Urug'don va tuxumdonga	Ayollarda ovulyatsiyadan keyin sariq tana rivojlanishini va ulardan progesteron sintezini, erkaklarda esa urug'donlarda interstinal hujayralarning rivojlanishini va androgenlar sekretsiyasini kuchaytiradi
	Prolaktin (lyuteotrop gormon, laktogen gormon, mammotropin)	Sut beziga	Sut ajralishini ta'minlaydi
Gipofiz (oraliq bo'lagi)	α -melanotsitlar stimullovchi gormon va β -melanotsitlar stimullovchi gormon (intermedin)	Past umurtqalilarda melanoformlarni kengaytirishiga	

Orqa bo'lagi (neyrogipofiz)	Antidiuretik gormon (vazopressin)	Buyrakni yig'uvchi naylariga Arteriolalarga	Suvning reabsorbsiyasini yengillashtiradi Tonusni va arterial bosimni oshiradi
	Oksitotsin	Silliqliq muskullarga, ayniqsa bachadonga.	Bachadonni qisqartiradi va tug'ruqni kuchaytiradi
Qalqonsimon bezi	Tiroksin Triyodtironin	Butun organizmga	Moddalar almashinuvini va to'qimalarning kislorodga ehtiyojini oshiradi
Qalqonsimon oldi bezi	Paratgormon	Suyaklar, buyrak va hazm qilish yo'liga	Kalsiy va fosfor almashinuvida ishtirok etadi
	Kalsitonin	Suyaklar	Kalsiy va fosfor almashinuvida ishtirok etadi
Oshqozon osti bezi Langergans orolchasi	Insulin	Butun organizmga	Karbonsuvlar almashinuvini boshqaradi, oqsillar sintezini kuchaytiradi
	Glukagon	Jigarga	Glikogen sintezi va parchalanishini kuchaytiradi
Buyrak usti bezi po'stlog'i	Kortikosteroidlar	Butun organizmga	Karbonsuvlar almashinuvida ishtirok etadi
	Aldosteron	Buyrak kanalchalariga	Suv va elektrolitlar almashinuvida ishtirok etadi

VI

QON FIZIOLOGIYASI

Qon, limfa, to'qima, orqa miya, plevral, bo'g'im va boshqa suyuqliklar organizm ichki muhitini tashkil qiladi. Bular ichidan to'qima suyuqligi haqiqiy ichki muhitni hosil qiluvchi hisoblanadi, chunki u hujayra bilan bevosita aloqada bo'ladi. Qon esa bevosita endokard va tomirlar endoteliasini bilan aloqada bo'lib, ularning hayot faoliyatini ta'minlaydi, boshqa a'zo va to'qimalar ishiga to'qima suyuqligi orqali ta'sir ko'rsatadi.

Qon va to'qima suyuqligi o'rtasida moddalar, garmonlar, gazlar va biologik faol moddalarning suvda erigan holdagi almashinuvi tinimsiz sodir bo'ladi. Demak, ichki muhit gumoral tashuvchanlikni amalga oshiruvchi bir butun tizim bo'lib, quyidagi halqalardan tashkil topgan: qon – to'qima suyuqligi – to'qima suyuqligi – limfa – qon.

Bundan 210 yil muqaddam (1878-y.) fransuz fiziologi Klod Bernar «ichki muhitning doimiyligi yashashning asosiy omilidir» degan xulosaga kelgan. Boshqacha aytganda, organizm faol yashashi uchun uning hujayralari boshqarilib turiladigan muhitda bo'lishi zarur. Keyinchalik bu nuqtayi nazari o'z tasdig'ini topdi, hayvonlar organizmi ichki muhiti bir necha mexanizmlar yordamida boshqarib turilar ekan. Shuning uchun ham ichki muhit tarkibi cheklangan o'zgarishlarga uchraydi va doimiyligi saqlanib turadi.

1929-yil Uolter Kennon fanga gomeostaz (grekcha homoios – o'xshash, Stasis - holat) atamasini kiritdi. Gomeostaz – organizm ichki muhitining jo'shqin doimiyligi va shu holatni ushlab turishga yo'naltirilgan boshqaruv mexanizmi.

Qon sistemasi haqida tushuncha. G. F. Lang qon sistemasi tushunchasini 1939-yili fanga kiritdi. Bu tizimga: qon-tomirlari bo'ylab harakatlanayotgan periferik qon; qon yaratuvchi a'zolar (suyak ko'migi, limfa tugunlari, taloq); qonni parchalovchi a'zolar (jigar, taloq); va ularni boshqaruvchi nerv-gumoral sistemalari kiradi. Qon to'qima sifatida o'ziga xosliklarga ega: 1. Uning tarkibiy qismi qon-tomirlaridan tashqarida hosil bo'ladi. 2. To'qimaning hujayralararo qismi suyuq moddalardan tashkil topgan. 3. Qonning asosiy qismi harakatda bo'ladi.

Odam va hayvonlar qoni yopiq qon-tomirlar halqasida harakatlanadi. Qon ikki qismdan: suyuq plazma va shaklli elementlar – eritrotsitlar, leykotsitlar va trombotsitlardan iborat. Katta yoshdagi odamlar qonining 40–48 % ni shaklli elementlar va 52–60% ni plazma tashkil qiladi. Bu nisbat gematokrit kattaligi (grekcha haima – qon, kritos – ko'rsatkich) deb nomlanadi.

Qonning asosiy vazifalari.

1. Tashuvchilik vazifasi. Qon-tomirlarda harakat qilib har xil moddalarni: kislorod, karbonat angidrit gazlari, ozuqa moddalar, gormonlar, fermentlar va boshqa moddalarni tashiydi.

2. Nafas vazifasi. O'pkadan to'qimalarga O_2 ni va to'qimalardan o'pkaga CO_2 ni olib keladi.

3. Oziqlantiruvchi (trofik). Qon hazm traktidan kerakli oziq moddalar (glukoza, fruktoza, peptidlar, aminokislotalar, tuzlar, vitaminlar, suv, yog' va uning birikmalari) qonga va limfaga so'riladi va ularni to'qimalarga yetkazib beradi.

4. Ekskretor vazifasi. Moddalar almashinuvida hosil bo'lgan keraksiz (chiqindi) moddalar to'qimalardan chiqaruv a'zolariga tashib keltirilib beriladi va chiqaruv a'zolari ularni chiqarib yuboradi. Shuningdek, oshiqcha suvlar, mineral va organik moddalar, mochevina, siydik kislotasi, ammiaklar ham chiqaruv a'zolariga tashib keltiriladi.

5. Termoregulyator vazifasi. Qonni issiqlik bilan qayta ta'minlaydi va tana haroratini bir xilda ushlab turishda katta rol o'ynaydi. Issiqlik ko'p ishlab chiqaruvchi a'zoldan tananing boshqa a'zolariga issiqlikni tashiydi va ularni isitadi.

6. Qon gomeostazdagi ayrim ko'rsatkichlarni doimo bir xilda ushlab turishda katta ahamiyat kasb etadi.

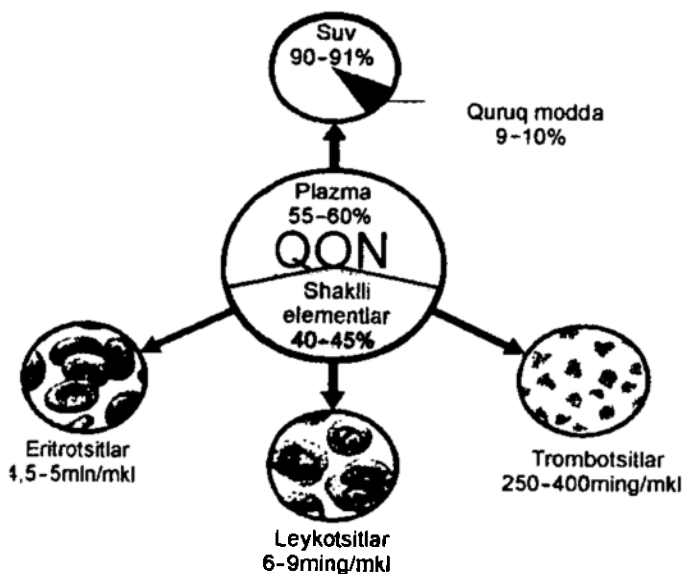
7. Suv-tuz almashinuvida ishtirok etadi. Qon va to'qima orasidagi suv va tuzni bir xilda ushlab turishda katta o'rin egallaydi.

8. Himoya vazifasi. Leykotsitlarning immunitet hosil qilish va fagotsitozda ishtiroki orqali organizmni himoya qiladi. Bundan tashqari, qonning suyuq holda ushlab turilishi va qon oqishini to'xtashida (gemoostaz) ishtiroki ham himoya funksiyasiga kiradi.

9. Gumoral boshqaruv vazifasi. Birinchi navbatda gormonlar va biologik aktiv moddalarning qonda tashilishi. Boshqaruv vazifasi tufayli ichki muhit doimiyliги ta'minlab turiladi, modda almashinuvi intensivligi, gemopoez va boshqa fiziologik faoliyatlar idora etilib turiladi.

10. Kreator bog'lar hosil qilish. Qon plazmasi va shaklli elementlari informatsion bog'lar hosil qiluvchi makromolekulalarni tashiydi. Hujayra ichki oqsillari sintezini, to'qima tuzilmalari shakllanishini bir xilda ushlab turish va qayta tiklash vazifasini bajaradi.

Qonning miqdori va tarkibi. Odam organizmi vaznining 6–8% ini qon tashkil qiladi, ya'ni o'rtaacha uning miqdori 5–6 litrga teng.



55-rasm. Qonning tarkibi.

Organizmdagi qon miqdorini aniqlash quyidagicha amalga oshirilishi mumkin: qonga neytral bo'yoq, radioaktiv izotoplar yoki kolloid eritmalar yuboriladi va bu moddalar qonda tekis tarqalib bo'lgandan so'ng uning konsentratsiyasi aniqlanadi. Moddalarning suyulish darajasiga qarab, qonning miqdorini aniqlash mumkin.

Qon plazmasining tarkibi. Qon plazmasi 90–92% suv va asosan oqsillar bilan tuzlardan tashkil topgan 8–10% quruq moddadan iborat. Plazmada xossalari va

funksiyalar ahamiyati bilan bir-biridan farq qiluvchi bir necha xil oqsil: albuminlar (taxminan 4,5%), globulinlar 2–3% va fibrinogen (0,4–0,2%) bor. Odam plazmasidagi oqsillarning umumiy miqdori o'rtacha hisob bilan 7–8%, plazmadagi quruq moddaning qolgan qismi boshqa organik birikmalar va mineral tuzlarga to'g'ri keladi.

Qon plazmasida oqsildan boshqa azotli birikmalar: oqsillarning gidrolizlanishi natijasida hosil bo'lgan ovqat hazm qilish yo'lidan so'riladigan va protoplazma oqsillarining sintezlanishi uchun hujayralar foydalanadigan moddalar (aminokislotalar, polipeptidlar) va oqsillarning parchalanishi natijasida hosil bo'lib, organizmdan chiqarib tashlanadigan moddalar (mochevina, siydik kislotasi, kreatinin, ammiak) bor. Plazmadagi qoldik azot deb ataluvchi nooksil azotning umumiy miqdori 30–40 mg% ni tashkil qiladi. Uning yarmi mochevinaga to'g'ri keladi. Buyraklar yetarli ishlamaganda qon plazmasida qoldiq azot juda ko'payib ketadi. Qon plazmasida azotsiz organik moddalar: organizm hujayralari uchun asosiy energiya manbaii glukoza (80–120 mg % yoki 4,4–6,7 mmol/l) va organizm hujayralarining faoliyati natijasida hosil bo'lgan turli organik kislotalar, sut kislotasi ham bor.

Qon plazmasida mineral moddalar qariyb 0,9% ni tashkil qiladi. Ularning tarkibi asosan Na^+ , K^+ , Ca^{++} kationlari va anionlardan (Cl^- , HCO_3^- , HPO_4^{--} , H_2PO_4^-) iborat.

Qon plazmasi tarkibi

Plazma tarkibi	% miqdorida	Plazma tarkibi	% miqdorida
Suv	90,5	Natriy	0,3
Oqsil	8	Kaliy	0,02
Lipidlar	0,3	Kalsiy	0,012
Neytral yog'	0,2	Magniy	0,0002
Glukoza	0,12	Xlor	0,35
Siydikchil	0,03	Gidrokarbonat	0,16
Siydik kislotasi	0,004	Fosfat	0,03
Kreatin	0,006	Sulfat	0,02
Aminokislotalar	0,008		

Qon bilan bir xil *osmotik* bosimga ega bo'lgan, ya'ni tuzlar konsentratsiyasi qonnikiga baravar keladigan eritmalar izotonik eritmalar yoki izosmotik eritmalar deyiladi. NaCl ning 0,9% eritmasi issiq qonli hayvonlar va inson uchun izotonik eritmadir. Bu eritma ko'pincha fiziologik eritma ham deyiladi. Osmotik bosimi qonnikidan katta bo'lgan eritmalar gipertonik eritmalar deyiladi, pastrog'i esa gipotonik eritma sanaladi.

Lekin ajratib olingan a'zolariga faqat izotoniya emas, balki eritmaning tarkibi ham katta ahamiyatga ega. Issiq qonli hayvonlarning ajratib olingan organi ishlab turishi uchun suyuq eritma O_2 bilan to'yintiriladi. Fiziologik eritmalar tarkibida plazma oqsillari kabi koloid eritmalar yo'qligi sababli, ular qon plazmasiga teng kela olmaydi. Shuning uchun glukozali tuz eritmasiga har xil koloidlar, masalan, suvda eriydigan, yuqori molekulyar (mol. og'irligi 1300 dan 100 000 gacha va undan ortiq)

polisaxaridlar (bunday preparatlar dekstrin) yoki maxsus usulda ishlangan oqsil preparatlar qoʻshiladi.

Koloidlar 7–8% miqdorda qoʻshiladi. Odam qon yoʻqotganda qon bosimini tiklash uchun organizmga shunday eritma yuboriladi. Biroq bunday eritmalar yaratilganiga qaramay, qon plazmasi qon oʻmini bosuvchi eng yaxshi suyuqlik boʻlib qolmoqda.

Issiq qonli hayvonlar uchun Ringer – Lokk va Tirode eritmaları tarkibi

Eritma nomi	Moddalarning suvdagi g/l eritmasi						
	NaCl	KCl	CaCl ₂	NaHCO ₃	MgCl ₂	NaH ₂ PO ₄	glukoza
Ringer-Lokk	9,0	0,42	0,24	0,15	-	-	1,0
Tirode	8,0	0,2	0,2	1,0	0,1	0,05	1,0

Qon plazmasining oqsillari. Qon plazmasi oqsillarining ahamiyati xilma-xildir.

1. Qonning onkotik bosimini hosil qiladi. Qon va toʻqimalar orasidagi suv almashinuvini taʼminlaydi.
2. Oqsillar bufer xossasiga ega boʻlgani uchun qonning kislotasizlash muvozanatini saqlab turadi.
3. Oqsillar qon plazmasining muayyan darajada yopishqoq boʻlishini taʼminlaydi, bu esa arterial bosimni maʼlum darajada ushlab turish uchun ahamiyatli.
4. Qon plazmasi oqsillari eritrotsitlarning choʻkishiga toʻsqinlik qiladi.
5. Plazma oqsillari qon ivishida ahamiyati katta (fibrinogen).
6. Qon plazmasining oqsillari yuqumli kasalliklar bilan ogʻrimaslik, yaʼni immunitetning muhim faktori hisoblanadi (globulinlar).
7. Qon plazmasining oqsillari gormonlar, mineral moddalar, lipidlar va xolesterin singari moddalarni tashishda ahamiyati katta.
8. Toʻqima oqsillari uchun rezerv hisoblanadi.
9. Kreator bogʻlar hosil qilishda ishtirok etadi. Toʻqimalarning genetik apparatiga taʼsir etadi va ularning oʻsishini, rivojlanishini, differensirovkasi va organizm tuzilishini taʼminlaydi.

Qon plazmasida bir necha oʻn turli oqsillar bor, ular albuminlar, globulinlar va fibrinogenlardan iborat.

Albuminlar barcha oqsillarning 60%ni tashkil qiladi. Harakatchanligi yuqori (70000 mol. ogʻirligi), qonning onkotik bosimining 80% ni tashkil qildi. Qonda har xil moddalarni tashishda (xolesterin, yogʻ kislotalari, bilirubin, oʻt kislotasiz tuzlari, ogʻir metall tuzlari, dorivor preparatlar – antibiotik va sulfanil amidlar) ishtirok etadi. Albuminlar jigarda hosil boʻladi.

Globulinlar bir necha fraksiyalardan iborat: α , β , γ . γ – globulinlar organizmni viruslar, bakteriyalar va ularning toksinlaridan saqlashda muhim ahamiyatga egadir. Buning boisi shuki, qondagi antitelolar deb ataluvchi moddalar asosan α

globulinlardan iborat. α globulinlar kasal organizmga yuborilganda uning yuqumli kasalliklarga qarshi chidamliligini oshiradi. So'ngi vaqtda qon plazmasida ahamiyati katta oqsillar kompleksi properdin topildi.

α – globulinlar karbonsuv prostatik gruppaga tutgan oqsil glikoproteindir. Plazmada aylanib yurgan glukozaning 60%ni glikoproteinlar tarkibida bo'ladi. Bu oqsillar, gormon, vitamin, mikroelement va lipidlarni tashiydi. Eritropoetin, plazminogen va protrombinlar α globulin turkumiga kiradi.

β – globulinlar fosfolipid, xolesterin, steroid garmoni va metall kationlarini tashishda ishtirok etadi. Bu oqsil turkumiga temirni tashib yuruvchi transferrin, shuningdek, qon ivishida qatnashuvchi plazma faktorlari kiradi.

γ – globulinlar (JgA, JgG, JgM, JgD va JgE) immunoglobulinlardan tashkil topgan. Organizmni virus va bakteriyalardan himoya qiladi. Qonning α va β agglyutininlari β – globulin turkumiga kiradi.

Globulinlar jigarda, suyak kumigida, taloqda va limfa tugunlarida hosil bo'ladi.

Fibrinogen – qon ivishida qatnashuvchi plazmaning I omili. Trombin ta'sirida u erimaydigan fibringa aylanadi va qon laxtasini hosil qilishda ishtirok etadi. Fibrinogen jigarda sintezlanadi.

Oqsil va lipoproteinlar qonga tushgan dorivor moddalarni biriktirib olish xossasiga ega. Biriktirib olingan dorivor moddalar faolligini yo'qotadi va shu moddaning qondagi deposini hosil qiladi. Qon tarkibida dorivor moddalar konsentratsiyasi ozayganda, u oqsildan ajraladi va faol holatga o'tadi. Organizmga bir vaqtning o'zida bir necha farmakologik moddalar yuborayotganda yuqoridagi holatni hisobga olish zarur. Organizmga yuborilgan keyingi preparat oldin yuborilgan dorivor moddani birikkan holatdan siqib chiqarishi va uning qondagi faol holatini kuchaytirib yuborishi mumkin.

Plazmaning organik tarkibiga oqsil bo'lmagan azot saqlovchi moddalar (aminokislotalar, polipeptidlar, mochevina, siydik kislotasi, kreatin, ammiak) ham kiradi. Oqsil bo'lmagan azot saqlovchi moddalar qoldiq azot deb ataladi va uning umumiy miqdori 11–15 mmol/l (30–40mg%) ni tashkil qiladi. Buyrak faoliyati buzilganda bu moddalar miqdori qonda ortib ketadi.

Plazmaning tarkibida, shuningdek, azot saqlamaydigan organik moddalar ham mavjud: glukoz 4,4–6,6 mmol/l (80–120 mg%), neytral yog'lar, lipidlar, gidrolitik fermentlar, profermentlar, qon ivishi va fibrinolizda ishtirok etuvchi fermentlar.

Plazmaning anorganik tarkibi 0,9–1% ni tashkil qiladi. Bu moddalarga Na^+ , Ca^{2+} , K^+ , Mg^{2+} kationlari va Cl^- , HPO_4^{2-} , HCO_3^- anionlari kiradi. Bu ionlar organizm barcha hujayralari, xususan, ko'zg'aluvchan hujayralar faoliyatini ta'minlaydi, osmotik bosimni yaratadi va rN ni boshqarib turadi.

Plazmada doimo barcha vitaminlar, mikroelementlar, modda almashinuvining oraliq moddalari (sut va pirovinograd kislotalari) mavjud.

Qonning fizik va kimyoviy xossalari.

Qonning rangi. Eritrotsitlar tarkibidagi gemoglobin qonga qizil rang beradi. Arterial qon oksigemoglobinga boy bo'lganligi tufayli och qizil rangga ega. Venoz qon esa qaytalangan va oksidlangan gemoglobinlar hisobiga to'q qizil rangga ega.

Qondagi gemoglobin to'qimaga qancha ko'p kislorodni bersa, venoz qon shunchalik to'qroq rangga ega bo'ladi.

Qonning solishtirma og'irligi 1. 058 dan 1. 062 gacha kattalikda bo'lib, tarkibidagi eritrotsitlar miqdoriga bog'liq. Plazmaning solishtirma og'irligi tarkibidagi oqsillar miqdoriga bog'liq bo'lib 1. 025 – 1. 034 ga teng.

Qonning yopishqoqligi. Qonning yopishqoqligi suvga nisbatan aniqlanganda 4,5–5,0 ga teng. Qonning yopishqoqligi, asosan, uning tarkibidagi eritrotsitlar va qisman plazma oqsillari miqdoriga bog'liq. Venoz qonning yopishqoqligi arterial qonnikidan yuqoriroq bo'ladi, bunga sabab venoz qonda eritrotsitlar CO₂ saqlashi va diametri biroz katta bo'lishidadir. Depodan eritrotsitlarning chiqishi qon yopishqoqligini orttiradi. Plazmaning yopishqoqligi 1. 8 – 2. 2 dan ortmaydi. Odam oqsilni ko'p iste'mol qilganda plazmaning, binobarin qonning, yopishqoqligi ortishi mumkin.

Qonning osmotik bosimi. Osmotik bosim deb, yarim o'tkazgich parda orqali suyuq eritmada quyuk eritmaga erituvchining (qon uchun suvni) o'tishini ta'minlovchi kuch tushuniladi. Qonning osmotik bosimi krioskopik usulda – muzlash nuqtasini (depressiyasini) aniqlash orqali amalga oshiriladi. Qonning depressiyasi 0. 56–0. 58°C ga teng. Molyar (eritmada 1l, suvda 1 gramm molekular modda erigan) eritmaning depressiyasi 1. 86°C ga teng. Klapeyron tenglamasi yordamida odam qoni osmotik bosimi 7. 6 atm. ga teng ekanligini aniqlash mumkin.

Qonning osmotik bosimi unda erigan mayda molekularli moddalarning miqdoriga bog'liq. Qon osmotik bosimining 60% qismi NaCl hisobiga hosil bo'ladi. Qon, limfa, to'qima suyuqligi va to'qimalarda osmotik bosim deyarli bir xil bo'ladi va o'zgarmaydi. Qonga ko'p miqdorda tuz va suv tushganda ham osmotik bosimning kattaligi kam o'zgaradi. Qonga tushgan ortiqcha suv buyrak orqali tezda chiqarib yuboriladi, bir qismi to'qima va hujayraga o'tkaziladi, natijada osmotik bosim dastlabki holatga qaytadi. Agar qonda tuz miqdori ortsa, to'qimadan suv qonga o'tadi, buyrak orqali tuzlarni chiqarib yuborilishi kuchayadi. Oqsil, yog' va karbonsuvlarning hazm tizimidan qon va limfaga surilishi, shuningdek, hujayra metabolizmidan hosil bo'lgan mayda molekularli moddalarning qonga tushishi osmotik bosimni ma'lum darajada o'zgartirishi mumkin.

Osmotik bosimning qondagi doimiyliqi saqlanishi hujayralar hayot faoliyati uchun katta ahamiyatga ega. Osmotik bosim nisbiy turg'unligidagina hujayralar faoliyat ko'rsata oladilar. Agar eritrotsit qonning osmotik bosimiga teng bo'lgan osmotik bosimga ega (*izotonik*) eritmaga solib qo'yilsa, unda hech qanday o'zgarish sodir bo'lmaydi. Osmotik bosimi qonnikidan yuqori bo'lgan (*gipertonik*) eritmaga solib qo'yilsa, eritrotsit bujmayib qoladi. Aksincha, osmotik bosimi qonnikidan past (*gipotonik*) eritmaga solib qo'yilsa, eritrotsit shishib, yorilib ketishi mumkin.

Onkotik bosim. Osmotik bosimni qon plazmasida erigan tuzlarga emas, balki koloidlar plazma oqsillari ham vujudga keltiradi. Plazma oqsillari hosil qilgan osmotik bosim onkotik bosim deyiladi.

Qon plazmasi oqsillarining miqdori 7–8% ga teng bo'lib, plazmada erigan tuzlar

miqdoridan deyarli 10 baravar ortiq bo'lsa ham, ular hosil qiladigan onkotik bosim plazma osmotik bosimning (7,6–8,1 atm) atigi 1/200 qismini, ya'ni 0,03–0,04 atm (25–30 mm, simob ust.)ni tashkil qiladi. Buning sababi shuki, oqsillarning molekulari juda yirik bo'lib, plazmadagi kristolloidlarning molekulariga nisbatan bir necha baravar kam.

Qonda albuminlar miqdori eng ko'p. Uning hajmi globulin va fibrinogennikiga nisbatan kichik. Shuning uchun, qon plazmasining onkotik bosimi 80% ni albuminlar hosil qiladi. Qon plazmasi onkotik bosimining miqdori kichik bo'lishiga qaramay, qon bilan to'qima orasida suv almashinuvida ahamiyati kattadir. Onkotik bosim filtratsiya hodisalariga to'qimalararo suyuqlik, limfa, siydik hosil bo'lishi, ichakda suv so'rilishiga asoslangan fiziologik jarayonlarga ta'sir qiladi. Odatda qon plazmasidagi yuqori molekulari oqsillar, kapillarlarning endotelial devoridan o'ta olmaydi. Oqsil molekulari qon-tomirlari ichida qolib, qonda bir qadar suv ushlab turadi. Qon oqsillari qon va to'qimalardagi suvni nisbiy doimiy miqdorda saqlab turadi.

Qonda oqsil miqdori kamayganda shish vujudga keladi, chunki qon-tomirlarda ushlab turuvchi omil (oqsil) kamayganligi tufayli suv to'qimaga chiqib ketadi.

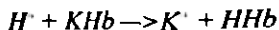
Qon vodorod ionlarining konsentratsiyasi va PH boshqarilishi. Qonning vodorod (H^+) va gidroksil (OH^-) ionlari konsentratsiyasiga bog'liq bo'lgan aktiv reaksiyasi g'oyat muhim biologik ahamiyatga ega, chunki almashinuv jarayonlari muayyan reaksiyadagina normal o'tadi.

Qon kuchsiz ishqoriy reaksiyaga ega. Arterial qonning PH – 7,4 ga teng. Venoz qonda CO_2 ko'p bo'lgani uchun uning aktiv reaksiya ko'rsatkichi 7,35 ga teng. Hujayra ichida PH biroz past bo'lib 7–7,2 ga teng. Bu hujayralar metabolizmiga va ularda modda almashinuvi natijasida kislotali mahsulotlari hosil bo'lishiga bog'liq. Homilada va yangi tug'ilgan bolada qon plazmasining PH kislotali tomonga so'rilgan bo'ladi. 5 oylik homilada atsidoz bo'ladi. Aralash qonniki esa 7,33 ga teng. Tug'ilgandan so'ng dastlabki soatlarda va birinchi sutkada atsidoz pasaya boradi. 3–5 sutkada esa kattalarnikiday bo'lib qoladi.

Organizmida qonning aktiv reaksiyasi nisbatan doimiy bir darajada turadi, bu esa plazmaning va eritrotsitlarning bufer xossalariga, shuningdek, chiqaruv organlarining faoliyatiga bog'liq. Katta yoshdagi odamlarda qonning PH 7,35–7,40 atrofida bo'ladi. Qonning PH 0,1–0,2 ga uzoq vaqt o'zgarsa, og'ir asoratlarga olib keladi, hatto organizm halok bo'lishi mumkin.

Moddalar almashinuvida qonga doimo CO_2 , sut kislotasi va boshqa moddalar almashinuvining oxirgi mahsulotlari, kislotali moddalar tushib turadi va vodorod ionlari konsentratsiyasi doimo o'zgarib turadi. Qonning aktiv reaksiyasini nisbatan doimiy holda ushlab turish uchun bir necha bufer sistemalar mavjud.

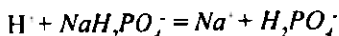
Gemoglobin bufer tizimi qon bufer sig'imining 75% ni tashkil qiladi. Bu tizim qaytalangan gemoglobin (HHb) va uning kaliyli tuzidan (KHb) iborat. Bu tizimning buferli xossasi kam dissotsialangan kislota hosil qilishdan, ya'ni KHb, kuchsiz kislota tuzi sifatida K^+ ionini ajratadi va H^+ biriktirib oladi.



To'qimalarda qaytalangan gemoglobin (HHb) asos vazifasini o'taydi. O'pkada gemoglobin (oksigemoglobin HHbO₂, CO₂ ga nisbatan quchliroq kislotali xossaga ega) o'zini kislota sifatida namoyon qiladi va qonning rN doimiyligini saqlashda ishtirok etadi.

Karbonat bufer tizimi (H₂CO₃/NaHCO₃) qon bufer sig'imini tashkil qilishda ikkinchi o'rinda turadi. Ushbu bufer tizim quyidagicha ishlaydi: agar qonga karbonat kislotalardan kuchliroq kislota tushsa, reaksiyaga natriy gidrokarbonat kiradi. Neytral tuz va kuchsiz dissotsialanadigan karbonat kislota hosil bo'ladi. Qonning PH kislotali tomonga siljishidan saqlanadi. Qonda karbonat kislota miqdori ortib ketsa, eritrotsitlardagi karboangidraza fermenti ta'sirida H₂O va CO₂ ga parchalanadi. CO₂ gaz o'pka orqali tashqariga chiqarib yuboriladi. Agar qonga ishqoriy modda tushsa, karbonat kislota reaksiyaga kiradi, natijada natriy gidrokarbonat va suv hosil bo'ladi. Bu esa qon PH ni ishqoriy tomonga siljishidan saqlaydi.

Fosfat bufer tizimi natriy digidrofosfat (NaH₂PO₄) va natriy gidrofosfat (NaH₂PO₄) lardan tashkil topgan. Birinchi modda o'zini kuchsiz kislota sifatida namoyon qilsa, ikkinchisi kuchsiz kislota tuzi sifatida namoyon qiladi. Agar qonga kuchli kislota tushsa, u NaH₂PO₄ bilan reaksiyaga kiradi, natijada neytral tuz va kuchsiz dissotsialanuvchi natriy digidrofosfat hosil bo'ladi:



Qondagi ortiqcha natriy digidrofosfat buyrak orqali chiqarib yuboriladi va NaH₂PO₄/NaH₂PO₄ nisbati saqlanib qoladi.

Oqsil bufer tizimi uning amfoter xossasi hisobiga amalga oshadi. Oqsil kislotali muhitda asos va ishqoriy muhitda esa kislota sifatida o'zini namoyon qiladi.

Qon PH doimiyligini saqlashda nerv boshqarish mexanizmi katta ahamiyatga ega. Qon-tomirlarda joylashgan xemoretseptorlar qitiqlanishi natijasida hosil bo'lgan impulslar MNS turli qismlarini qo'zg'atadi, bu esa a'zolar (buyrak, o'pka, ter bezlari, hazm tizimi) faoliyatini reflektor o'zgarishiga olib keladi, ularning faoliyati qon PH doimiyligini saqlashga yo'naltiriladi. Agar qonning PH kislotali tomonga siljisa, siydik orqali H₂PO₄⁻ anioni chiqarilishi kuchayadi. PH ishqoriy tomonga siljisa, siydik orqali PHO²⁻ va HCO₃⁻ lar ajralishi ortadi. Ter bezlari ortiqcha sut kislotalarini va o'pka CO₂ ni chiqarib yuboradi.

Qonning bufer tizimlari ishqoriy moddalarga nisbatan kislotali moddalar ta'siriga chidamliroq. Qondagi kuchsiz kislotalarning asoslar bilan hosil qilgan tuzlari *ishqoriy rezerv* deb ataladi. Uning kattaligi CO₂ (qondagi tarangligi 40 mm. sim. ustuniga teng bo'lgan paytda) 100 ml qon birliktira oladigan CO₂ miqdori bilan aniqlanadi.

Har xil kasalliklarda qonning PH kislotali va ishqoriy tomonlarga siljishi mumkin. Qon PH kislotali tomonga siljishi - *atsidoz*, ishqoriy tomonga siljishi - *alkaloz* deyiladi.

Qon aralashma holatining turg'unligi (Eritrotsitlarning cho'kish tezligi -

ECHT). Qonning shaklli elementlari plazmada muallaq – aralashma holatida bo‘ladi. Eritrotsitlarning plazmadagi muallaq holati uning yuzasi gidrofilligi, hamda eritrotsitlar (barcha shaklli elementlar kabi) manfiy zaryadga ega ekanligi tufayli ularning bir-biridan «qochishi» xossasi bilan bog‘liqdir. Agar shaklli elementlar manfiy zaryadi pasaysa, ularningelektrostatik bir-biridan «qochishi» kamayadi. Bunday holat eritrotsitlar yuzasiga fibrinogen, α – globulin, paraproteinlar kabi musbat zaryadli oqsillarni adsorbsiyalanishi natijasida kelib chiqishi mumkin. Bunday eritrotsitlar bir-birining ustiga taxlanib «tangachalar ustuni» ni hosil qilishi mumkin. Hosil bo‘lgan «tangachalar ustuni» kapillarlarga tiqilib to‘qima va a‘zolarda qon aylanishini buzishi mumkin.

Agar probirkaga qon olib, uning ivishiga qarshi modda qo‘shib qo‘yilsa, ma‘lum vaqt o‘tgandan so‘ng qon ikki qismga bo‘linib qolganligini ko‘rish mumkin: yuqoridagi suyuq qismi plazma va pastki qismi shaklli elementlar, asosan eritrotsitlardan iborat. Shunga asoslanib, cho‘kish tezligini aniqlash orqali plazmadagi eritrotsitlarning aralashma holati turg‘unligini o‘rganish taklif qilingan.

ECHT yoshga va jinsga bog‘liq. Chaqaloqlarda ECHT 1–2 mm/s, 1 yoshdan katta bolalarda va erkaklarda 6–12 mm/s, ayollarda 8–15 mm/s, qarilarda 15–20 mm/s ga teng. ECHT kattaligiga eng ta‘sir qiluvchi omil bu fibrinogenning qondagi miqdoridir; agar uning miqdori 4 g/l dan ko‘paysa ECHT ortadi. Homilador ayollarda ECHTning ortishi ham qondagi fibrinogen miqdorining ko‘payishi bilan bog‘liq. ECHTning ortishi yallig‘lanish, yuqumli va onkologik kasalliklarda, shuningdek, qonda eritrotsitlar miqdori keskin kamayganda (anemiya) kuzatiladi.

ECHT eritrotsitlarga nisbatan plazma xossalariga ko‘proq bog‘liq. ECHT kattaligi me‘yorda bo‘lgan erkak eritrotsiti homilador ayol plazmasiga qo‘shib qo‘yilsa, u ham xuddi homilador ayol eritrotsitlaridek tez cho‘kadi.

Qonning shaklli elementlari. Qonning barcha shaklli elementlari – eritrotsitlar, leykotsitlar va trombotsitlar suyak ko‘migida umumiy polipotent yoki plyuripotent, stvol (o‘zak) hujayradan hosil bo‘ladi.

Suyak ko‘migida qon hosil qiluvchi hujayralar fibroblast va endotelial hujayralar bilan o‘ralgan holda g‘uj bo‘lib joylashgan. Yetilgan qon hujayralari fibroblast va endoteliylar orasidan yo‘l topib sinuslarga, u yerdan esa venoz qon-tomirlarga tushadi.

Qon shaklli elementlarining barchasi umumiy bir hujayradan hosil bo‘lganligiga qaramasdan, har xil hususiy vazifalarni o‘taydi, lekin o‘tmishdoshi yagona bo‘lganligi sababli, ularning barchasi uchun umumiy bo‘lgan vazifalarni ham bajaradi. Bu vazifalarga hammalarining har xil moddalarni tashishi, himoya va boshqaruvchi vazifalarni bajarishi kiritiladi.

Eritrotsitlar. Eritrotsitlar – qizil qon tanachalari, ikki tomoni botiq disk shaklida bo‘ladi. Shaklining shunday bo‘lishi eritrotsitlar yuzasining katta bo‘lishini ta‘minlaydi, natijada u har xil moddalarni ko‘p miqdorda tashiy oladi. Bundan tashqari, eritrotsitlarning bunday shaklda bo‘lishi uning osmotik chidamliligini orttiradi, qon ivishida eritrotsitlarga fibrin ipchalari yopishib tromb hosil qilishi osonlashadi. Eritrotsitlar shakli mayda kapillarlardan o‘tishga imkon beradi,

shuningdek, gemoglobin eritrotsitlarning barcha qismlarida yuzaga yaqin holda yotadi.

Eritrotsitning plazmatik pardasi Na^+ , K^+ ionlari, ayniqsa O_2 , CO_2 , Cl_2^- va HCO_3^- lar uchun yuqori o'tkazuvchanlikka ega.

Eritrotsitlar o'lchami o'zgaruvchan bo'lib, uning diametri 7,5–8,3 mkm, qalinligi – qabariq sohasida 2,1 mkm, botiq joyida esa 1,1–1,2 mkm, yuzasining kattaligi – 145 mkm², hajmi 86 mkm³ ni tashkil qiladi.

Eritrotsitlarning miqdori erkaklarda 4,5–5 $10^{12}/\text{l}$, yoki 1 mkl qonda 4,5–5 millionni tashkil qiladi. Ayollarda eritrotsitlar miqdori 4,5 $10^{12}/\text{l}$ dan ortmaydi.

Og'irligi 60 kg ga teng bo'lgan odam eritrotsitlarining umumiy miqdori 25 trillionga tengdir.

Eritrotsitlar miqdorining kamayishi *eritropeniya*, ortishi esa *eritrotsitoz* deb ataladi.

Gemoglobin va uning birikmalari. Tarkibida xromotoproteid – gemoglobinni saqlash eritrotsitning asosiy vazifasidir. Odam gemoglobinining molekular massasi 68800 ga teng. Gemoglobin oqsil (globin) va temir saqlovchi (gem) qismlardan iborat. 1 molekula globinga 4 molekula gem to'g'ri keladi.

Sog'lom odam qonida gemoglobin miqdori – erkaklarda 130–160 g/l va ayollarda 120–165 g/l ni tashkil qiladi.

Gemoglobinning asosiy vazifasi O_2 va CO_2 larni tashishdir. Bundan tashqari, gemoglobin bufer xossaga ega, shuningdek, u ayrim zaharli moddalarni biriktira oladi.

Odam va hayvonlar gemoglobini tarkiban farq qiladi. Bu farq uning oqsil qismi globinga bog'liq. Gem esa barcha hayvonlarda bir xil tuzilishga ega. Gem markazida O_2 biriktira oladigan Fe^{2+} ushlovchi porfirin molekulasidan iborat. Odam gemoglobinining oqsil qismi har xil tuzilishga ega bo'lib, bir necha fraksiyalardan iborat. Katta yoshli odamlar gemoglobinining ko'p qismi (95–98%) A (lotincha *adultus*-katta yoshli); 2–3% gemoglobin A_2 ; 1–2% fetal (lotincha *fetus* – homila), yoki F gemoglobin fraksiyalaridan iborat. A va A_2 gemoglobinlar deyarli barcha eritrotsitlarda uchraydi, F gemoglobin esa har doim uchrayvermaydi.

F gemoglobin asosan homila qonida uchraydi. Bola tug'ilish davriga kelib uning qondagi miqdori 70–90% ga yetadi. F gemoglobin A gemoglobinga nisbatan yuqoriroq O_2 bilan ximiyaviy yaqinlikka ega bo'lganligi tufayli homila to'qimasida gipoksiya holati kelib chiqmaydi.

Gemoglobin birikmalari. *Oksigemoglobin* (HHbO_2) – gemoglobinning O_2 bilan birikmasi; *qayta tiklangan (dezoksi-) gemoglobin* (HHb) – to'qimaga kislorodni bergan gemoglobin, venoz qonning tarkibida 35% gacha HHb bo'lishi mumkin; *karbogemoglobin* (HHbCO_2) – gemoglobinni CO_2 bilan birikmasi, qonda CO_2 10–20% HHbCO₂ holatida tashiladi, karboksigemoglobin (HHbCO) – gemoglobinning is (CO) gazi bilan birikmasi, CO gazining gemoglobin bilan ximiyaviy yaqinligi O_2 nikidan yuqori, shuning uchun ham HHbCO hosil bo'lib qolganda gemoglobin O_2 bilan birika olmaydi. Lekin sof O_2 bilan nafas oldirilganda karboksigemoglobin parchalanishi tezlashadi.

Metgemoglobin – kuchli oksidlovchilar (ferrotsionid, bartolet tuzi, vodorod perekisi va b.) ta'sirida gemoglobin tarkibidagi Fe^{2+} zaryadini Fe^{3+} gacha o'zgartirib yuboradi, natijada temir uch oksidi hosil bo'ladi. Bu birikma mustahkam bo'lib, tarkibidagi kislorodni to'qimaga bera olmaydi, natijada odam halok bo'lishi mumkin.

Rang ko'rsatkich. Eritrotsitlarda gemoglobin miqdori haqida rang ko'rsatkich yoki farb indeks (Fi, farb-rang, index- ko'rsatkich)ga qarab fikr yuritiladi. Rang ko'rsatkich eritrotsitni gemoglobin bilan to'yinganlik darajasini bildiradi. Fi – gemoglobin va eritrotsitlarning foizlardagi nisbati, bunda gemoglobin miqdori 166,7 g/l, eritrotsitlar esa 5 10^{12} /l shartli 100% deb qabul qilingan. Agar har ikkalalari 100% ga teng bo'lsa, Fi 1 ga teng deyiladi. Normada Fi 0,75–1,1 o'rtasidagi kattalikka ega, buni *normoxrom* holati deyiladi. Agar Fi 0,7 dan kam bo'lsa *gipoxrom*, 1,1 dan katta bo'lsa *giperxrom* holat deyiladi. Rang ko'rsatkichni aniqlash klinikada anemiyaning kelib chiqish sababini o'rganishda katta ahamiyatga ega.

Gemoliz. Eritrotsitlar qobig'i yorilib gemoglobinning plazmaga chiqishi *gemoliz* deyiladi. Bunda plazma tiniq qizil rangga bo'yaladi. Gemolizning bir necha turlari mavjud.

Osmotik gemoliz – eritrotsitlarning gipotonik eritmaga solinganida kelib chiqadi. Sog'lom odamlar eritrotsitlarining osmotik chidamliligini minimal chegarasi NaCl ning 0,42–0,48% eritmasiga to'g'ri keladi, to'la gemoliz (maksimal chidamlilik) NaCl ning 0,30–0,34% eritmasida sodir bo'ladi.

Kimyoviy gemoliz – ximiyaviy moddalar (xloroform, efir, saponin va b.) ta'sirida eritrotsitlar oqsil lipid pardasining parchalanishi natijasida kelib chiqadi.

Biologik gemoliz – ilon, hasharotlar, mikroorganizmlar zaharlari ta'sirida sodir bo'ladi.

Termik gemoliz – eritrotsitlar muzlatilib, so'ng isitilganda kelib chiqadi.

Immun gemoliz – mos kelmagan qon quyish natijasida immun gemolizmlar ta'sirida kelib chiqadi.

Mexanik gemoliz – qonga mexanik ta'sir qilganda, masalan, qon saqlanayotgan idish qattiq silkitilganda eritrotsitlar qobig'ining yorilishi.

Eritrotsitlarning vazifasi. Eritrotsitlar uch xil vazifani bajaradilar: tashuvchi, himoyalovchi va boshqaruvchi.

Tashuvchi vazifasiga O_2 va CO_2 , aminokislotalar, polipeptidlar, oqsil, karbonsuvlar, fermentlar, gormonlar, yog'lar, xolisterin, har xil biologik faol moddalar (prostoglandinlar, leykotriyentlar va b.), mikroelementlar va boshqalarni tashish kiradi.

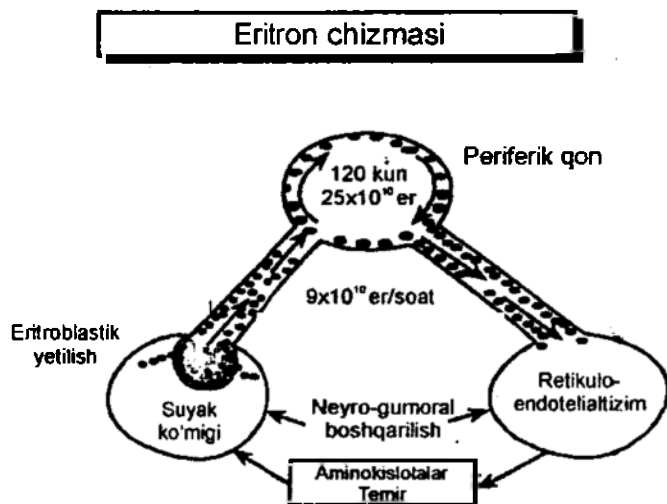
Himoyalovchi vazifasiga eritrotsitlarning xususiy va umumiy immun reaksiyada ishtiroki, qon-tomir trombotsitar gemostazda, qon ivishida va fibrinolizda qatnashishi kiradi.

Boshqaruv vazifasi – eritrotsitlar tarkibida gemoglobin borligi tufayli qonning PH, plazma tarkibidagi ion va suv doimiyligini saqlashda ishtirok etadi. Kapillyarning arterial qismida eritrotsitlar tarkibidagi suv va O_2 to'qimaga beriladi va uning hajmi kichrayadi, kapillarning venoz qismida esa to'qimadan suv, CO_2 va modda almashinuv mahsulotlarini biriktirib oladi va eritrotsitlar hajmi ortadi.

Eritrotsitlar glukoza va qon ivishiga qarshi bo'lgan modda geparinni ham tashib yuradi. Agar bu moddalarning qondagi miqdori ko'payib ketsa, ular eritrotsitlar ichiga kirib oladi, kamayib ketganda yana plazmaga qaytib chiqadi.

Eritrotsitlar tarkibida eritropoezni boshqarishda ishtirok etadigan eritropoetik omil saqlanadi. Eritrotsitlar parchalanganda bu omil suyak ko'migiga tushadi va eritrotsitlar hosil bo'lishini kuchaytiradi. Eritrotsitlar parchalanganda ajrab chiqqan gemoglobindan o't tarkibiy qismiga kiruvchi bilirubin hosil bo'ladi.

Eritron. Eritropoezning boshqarilishi. Ingliz terapevti Kasl harakatdagi, depodagi va suyak ko'migidagi qonlar miqdorini ifodalash uchun «Eritron» tushunchasini fanga kiritgan. Eritron yopiq tizim bo'lib, unda yemirilgan va yangi hosil bo'lgan eritrotsitlar miqdori tengdir.



56-rasm. Eritron chizmasi.

Eritrotsitlar suyak ko'migining yopiq kapillarlarida yetiladi va ular retikulotsit davriga yetgandan so'ng kapillarlar devorini cho'zadi, natijada tomir ochiladi va retikulotsitlar qon bilan yuvib ketiladi. Qonda retikulotsitlar 35–45 soatdan so'ng eritrotsitga aylanadi. Qondagi retikulotsitlar miqdori me'yorda 1–2% ni tashkil qiladi. Eritrotsitlar 80–120 kun yashaydi.

Eritropoez me'yorda bo'lishi uchun *temir* zarur. Eritrotsitlar parchalanganda hosil bo'lgan, depodan va ovqatlar tarkibidan tushgan temir suyak ko'migiga tushadi. Katta yoshdagi odamlarda eritropoez me'yorda ketishi uchun sutkalik ovqat ratsionida 12–15 mg temir bo'lishi zarur.

Ichakning shilliq qavatida temirning enterotsitga o'tishini osonlashtiruvchi

retseptor mavjud. Ichak shilliq qavatida temirni tashuvchi oqsil mavjud. U temirni transferrin retseptori bor to'qimalarga olib boradi. To'qimada *transferrin* va temir kompleksi parchalanadi va temir boshqa tashuvchi oqsil – *ferritin* bilan birikadi. Ortiqcha temir oqsil-ferritin yoki oqsil va lipoid-gemosiderin bilan birikkan holda jigar va taloqda to'planadi, keyinchalik temir gemoglobin hosil bo'lishida ishlatiladi.

Eritrotsitlarning hosil bo'lishida *B₁₂ vitamini* (siankobalamin) va *foliy kislotalari* zarurdir. *B₁₂ vitamini* organizmga ovqat tarkibida tushadi va qon hosil qiluvchi Kaslning tashqi omili deb ataladi. Uning ichakda so'rilishi uchun me'daning pilorik sohasi shilliq qavatida ishlab chiqariluvchi va Kaslning ichki omili deb ataluvchi modda (gastromukoproteid) zarur. *B₁₂ vitamini* yetishmasa anemiya kelib chiqadi. *B₁₂ vitamini* globin sinteziga yordam beradi. *B₁₂ vitamini* va foliy kislotalar eritrotsitlar DNKsi sintezida ishtirok etadilar. *B₂ vitamini* (riboflavin) eritrotsitlarning lipid tarkibi hosil bo'lishida qatnashadi. *B₆ vitamini* (piridoksin) gem hosil bo'lishida qatnashadi. *C vitamini* temirni ichakda so'rilishini osonlashtiradi, foliy kislota ta'sirini kuchaytiradi. *E vitamini* (α - tokoferol) va *PP vitamini* (pantoten kislota) eritrotsitlar lipid pardasini kuchaytiradi va gemolizga chidamliligini orttiradi.

Eritropoezning me'yorda bo'lishi uchun mikroelementlar ham zarur. *Mis* temirni ichakda so'rilishiga yordam beradi va uni gem tarkibiga kirishini osonlashtiradi. *Nikel* va *kobaltlar* gemoglobin va gem ushlovchi molekulalar sintezini kuchaytiradi. Organizmdagi *sink*ning 75% eritrotsitlarda karboangidaza fermenti tarkibida bo'ladi, sinkning yetishmasligi leykopeniyani keltirib chiqaradi.

Eritropoetinlar – eritropoezning fiziologik boshqaruvchisi hisoblanadi. Eritropoetinlar asosan buyrakda, qisman taloqda hosil bo'ladi va sog'lom odam qonida doimo oz miqdorda bo'ladi. Eritropoetinlar eritrotsitlar o'tmishdoshlarining proliferatsiyasini kuchaytiradi va gemoglobin sintezini tezlashtiradi. Ular gem va gemoglobinlar sintezida qatnashuvchi enzimlar hosil bo'lishida ishtirok etadigan informatsion *RNK* sintezini kuchaytiradi. Eritropoetinlar hosil bo'lishi gipoksiyada kuchayadi. Eritropoezni *erkaklar jinsiy gormonlari* kuchaytiradi. Qonda eritrotsitlar ko'payib ketganda hosil bo'luvchi modda *eritropoez ingibitori* eritropoezni tormozlaydi. Shuningdek, *ayollar jinsiy gormonlari* (estrogenlar) va *keylonlar* ham eritropoezni tormozlaydilar. Simpatik nerv tizimi eritropoezni kuchaytiradi, parasimpatik esa tormozlaydi. Nerv va endokrin tizimlar eritropoezga eritropoetin orqali ta'sir ko'rsatadi.

Eritrotsitlarning parchalanishi jigarda, taloqda va suyak ko'migida mononukleor fagotsitar sistema ta'sirida amalga oshadi. Eritrotsitlar yemirilishidan hosil bo'lgan moddalar eritropoezni kuchaytiradi.

Leykotsitlar. Leykotsitlar, oq qon tanachalari yadrosi bor, kattaligi 8 dan 20 mkm gacha bo'ladi.

Katta yoshdagi odamlar periferik qonida leykotsitlar miqdori $4,0-9,0 \times 10^9$, yoki 1 mkl qonda 4000–9000 ni tashkil qiladi. Miqdorining ortib ketishi *leykotsitoz* va kamayib ketishi *leykopeniya* deyiladi. Fiziologik va patologik (reaktid) leykotsitoz bo'lishi mumkin. Fiziologik leykotsitozda qonning qayta taqsimlanishi kuzatiladi va leykotsitlar miqdori ko'pga bormaydi. Fiziologik leykotsitoz ovqatlangandan

so'ng, jismoniy ish paytida, *emotsional* qo'zg'alganda, homiladorlik paytida kuzatiladi. Patologik leykotsitlarda periferik qonga yetilmagan leykotsitlar chiqarib yuboriladi va bu leykotsitlar to'la shakllanib bo'lmaganligi tufayli o'z funksiyalarini bajara olmaydilar, ya'ni organizmni patogen bakteriyalardan himoya qila olmaydi. Leykopeniya radioaktiv fon ortganda va ayrim farmakologik dorilar ta'sirida kelib chiqadi. Leykopeniya ayrim yuqumli kasalliklarda (sepsis, miliar tuberkulez) ham kuzatiladi. Leykopeniyada organizmning bakteriyalardan himoyalaniş xossasi susayadi.

Leykotsitlar tuzilishiga qarab ikkita katta guruhga bo'linadi: *donachali* yoki *granulotsitlar* va *donachasiz* yoki *agranulotsitlar*. Donachali leykotsitlar *neytrofillar*, *eozinofillar* va *bazofillar*, donachasiz leykotsitlar *limfotsitlar* va *monotsitlardan* iborat. Qanday bo'yoq bilan bo'yalishiga qarab granulotsitlarga nom berilgan: eozinofillar kislotali bo'yoq (eozin), bazofillar ishqoriy bo'yoq (gematoqsilin) bilan bo'yadilar, neytrofillar esa har ikkala bo'yoq bilan ham bo'yalaveradi. Yetilganlik darajasiga qarab metamiyelotsit (yosh), tayoqcha yadroli va segment yadroli neytrofillarga bo'linadi.

Klinikada leykotsitlarning miqdoridan tashqari, ularning foizdagi nisbati ham katta ahamiyat kasb etadi, qondagi leykotsitlar har xil turlarining foizlardagi nisbati *leykotsitlar formula* yoki *leykogramma* deb ataladi.

Sog'lom odam leykotsitar formulasi (% da)

Granulotsitlar			Agranulotsitlar			
Neytrofillar			Bazofil-lar	Eozinofil-lar	Limfotsit-lar	Monotsit-lar
Yosh	Tayoqcha yadroli	Segment yadroli				
0-1	1-5	45-65	0-1	1-5	25-40	2-8

Yosh (yosh va tayoqcha yadroli) neytrofillar tayoqchasimon yadroga ega bo'lib, segmentlarga bo'linmagan. Yetuk yoki segment yadroli neytrofillar yadrosi 2-3 segmentga bo'lingan bo'ladi. Neytrofillar yadrosidagi segmentlar ko'pligi ularning qariligidan dalolat beradi. Qonda yosh va tayoqcha yadroli neytrofillarning ko'payishi *leykotsitar formulaning chapga siljishi* deyiladi, ular miqdorining kamayishi qonning qariganidan dalolat beradi va *leykotsitar formulaning unga siljishi* deb ataladi.

Barcha leykotsitlar, asosan, himoya funksiyasini bajarishadi. Lekin bu funktsiya har xil leykotsitlar tomonidan turlicha amalga oshiriladi.

Neytrofillar eng katta guruhni tashkil qiladi. Ularning asosiy funksiyasi qonga tushgan yot tanachalarni *fagotsitoz* qilishdan iborat. Fagotsitoz hodisasi 1892 yili I. I. Mechnikov tomonidan kashf qilingan. Fagotsitoz 3 bosqichdan *adgeziya*, *qamrab olish* va lizosomal fermentlar (proteazalar, peptidazalar, oksidazalar, dezoksinuklazalar) yordamida *hazm qilishdan* iborat.

Neytrofillar *sititoksik ta'sir* ko'rsatishi mumkin. Bu ta'sirni *killing* deb ataladi.

Sitotoksik ta'sir quyidagicha amalga oshiriladi: neyrofil immunoglobulin IgG ishtirokida nishon hujayraga yaqinlashadi va ma'lum masofadan turib uni halok qiladi. Bu ta'sir neyrofildan ajralgan aktiv kislorod-peroksid vodorod, gipoxlor kislotalari orqali amalga oshiriladi.

Oxirgi paytlarda ma'lum bo'lishicha, neyrofillar B va T limfotsitlar faoliyatini kuchaytiruvchi moddalar ham ishlab chiqarar ekan.

Bazofillar, semiz hujayralar. Bazofillar 1877-yili P. Erlix tomonidan kashf qilingan. Bazofillar ikki turga bo'linadi: periferik qonda aylanib yuruvchi granulotsitlar – Bazofillar va to'qimalarda joylashgan to'qima Bazofillari yoki semiz hujayralar. Bazofillarning funksiyasi uning tarkibidagi moddalarga bog'liq. Bularidan biri gistamindir, u qon-tomirlarni kengaytiradi. Bazofil tarkibida qon ivishiga qarshi modda geparin, hamda qon-tomir o'tkazuvchanligini o'zgartiruvchi gialuron kislotalari mavjud. Shuningdek bazofil tarkibida trombotsitlarni faollashtiruvchi omil, trombotsitlarni agregat holatini ta'minlovchi – tromboksan, araxidin kislotasi mahsullari leykotriyen va prostoglandinlar bor. Bazofillar allergik reaksiyalar paytida katta ahamiyat kasb etadi. Antigen-antitelo kompleksi ta'sirida Bazofillar parchalanadi va uning tarkibidagi biologik *aktiv* moddalar qonga tushadi.

Leykoz kasalligida, stress paytida bazofillar miqdori ortadi, yallig'lanish kasalligida ham qisman ortishi kuzatiladi.

Eozinofillar qon-tomirlarda bir necha soatgina bo'ladi, undan so'ng qondan to'qimalarga o'tib ketadi va u yerda parchalanadi. Eozinofillar fagotsitoz mahsul xossasiga ega. Eozinofillar to'qimalarning gistamin saqlovchi – me'da va ingichka ichakning shilliq va shilliq osti qavatlarida, o'pkada yig'iladi. Eozinofillar gistaminni qamrab olib gistaminaza fermentlari yordamida parchalaydi. Eozinofillar tarkibida bazofillardan gistaminning ajralib chiqishini tormozlovchi omil ham bor.

Gelmintlarga qarshi eozinofillar sitotoksik effektni amalga oshiradi. Gelmintlar lichinkasi organizmga tushsa, eozinofillar unga yaqinlashib parchalanadi, tarkibidagi oqsillar va fermentlarini (masalan peroksidazalar) shu lichinka ustiga ajratib chiqaradi, natijada lichinkani halok qiladi.

Allergik kasalliklarda eozinofillar miqdori keskin ortib ketadi. Bunga sabab allergik kasalliklarda Bazofillarning degradatsiyasi natijasida anafilaktik xemotaksik omilning qonga ko'p miqdorda ajralishidir. Ularni yo'qotish uchun eozinofillarning jalb qilinishidir. Eozinofillar fagotsitoz qilish va faolsizlantirish orqali bazofillarning ajratgan moddalaridan qonni «tozalaydi».

Eozinofillar tarkibida kallikrein – kinin sistemani aktivlovchi kation oqsillar saqlanadi. Kation oqsillar qon-tomir endoteliylariga yemiriluvchi ta'sir ko'rsatib, yurak qon-tomir tizimi kasalliklarida ham ahamiyatli degan fikrlar mavjud.

Ayrim og'ir kechuvchi yuqumli kasalliklarda eozinofillar miqdori keskin kamayib ketadi.

Monotsitlar – qon-tomirlarda 70 soatgacha aylanib yuradi, so'ngra u yerdan chiqib to'qima (gistiotsitlar) makrofagiga aylanadi. Kislotali muhitda monotsitlar mikroblarni fagotsitoz qilish xossasiga ega, bu paytda neytrofillar faolligi susayadi. Halok bo'lgan leykotsitlar va jarohatlangan to'qimalarni monotsitlar fagotsit qilib

yallig'langan sohani tozalaydilar. Monotsitlar komplement tizimi tarkibiy qismining ayrimlarini sintezlaydi. Aktiv monotsitlar va makrofaglar sitotoksiklar, interleykin (IL - 1), o'smalarni nekroz qiluvchi omil, interferonlarni sintezlash natijasida o'smaga, viruslarga, mikroorganizmlarga va parazitlarga qarshi immunitet hosil qiladi, gemopoezning boshqarilishida ishtirok etadi. Monotsitlar qon ivishini (tromboksan, tromboplastinlar) hamda fibrinolizni kuchaytiradigan (plazminogen aktivatorlari) omillarni ishlab chiqaradi.

Limfotsitlar – suyak ko'migida hosil bo'ladi va qonga tushgach to'qimalarda shakllanadi. Ayrisimon bezda shakllanganlari T – limfotsitlar (thymus – so'zidan olingan) deb ataladi. T – limfotsitlarning bir necha turlari mavjud. T – *killerlar* yoki qotillar (inglizcha tu kill – o'ldirmoq) nishon hujayralarni, jumladan yuqumli kasalliklarni chaqiruvchi mikroorganizmlar, o'sma hujayralar va boshqalarni o'ldiradi. T – *xelperlar* yoki immunitet qilishda yordamchilar. Ular T – T – *xelperlar*, hujayra immunitetini kuchaytiruvchi va T – B – *xelperlar* gumoral immunitetni kuchaytiruvchilardan iborat. T – *amplifayyerlar* T – va B –, ayniqsa T – limfotsitlar funksiyasini kuchaytiradi. T – *supressorlar* – immun javobni susaytiruvchi limfotsitlar. Ular T – T – *supressorlar* hujayra immunitetini pasaytiruvchi va T – B – *supressorlar* – gumoral immunitetni pasaytiruvchilarga bo'linadi. T – *shakllantiruvchi* (differensiyalovchi) yoki Td – limfotsitlar qon ishlab chiqaruvchi a'zolarining o'zak hujayralari faoliyatiga ta'sir ko'rsatadi, ya'ni suyak ko'migida eritrotsitar, leykotsitar va trombotsitar hujayralarning hosil bo'lish nisbatiga ta'sir qiladi. T – *qonrsupressorlar* T – supressorlar faoliyatini susaytirish orqali immun javobni kuchaytiradi. T – *xotira hujayralari* avval ta'sir qilgan antigenlar haqida axborotni xotirasida saqlash orqali immun javobni tezlashtiradi.

Limfotsitlarning boshqa turi B – *limfotsitlar* (bursa – so'zidan olingan) odam va sutemizuvchilarda suyak ko'migida yoki ingichka ichakda joylashgan limfoid – epitelial tizimda shakllanadi. B – limfotsitlar antigenlar va sitokinlar ta'sirida antitelo ajratib chiqaruvchi plazmatik hujayralarga aylanadi. B – *limfotsitlarning* quyidagi turlari mavjud: B – qotillar, B – xelperlar va B – supressorlar.

B – *killerlar* ham T – killerlar kabi vazifalarni bajaradi. B – *xelperlar* antigenlarni tanishtiradi, Td – limfotsitlar va T – supressorlar faoliyatini kuchaytiradi, hujayra va gumoral immunitetlarda ishtirok etadi. B – *supressorlar* antitelo ishlab chiqaruvchi hujayralar – B – limfotsitlar proliferatsiyasini tormozlaydi.

T va B limfotsitlardan tashqari O limfotsitlar ham mavjud. Ayrim tadqiqotchilar O limfotsitlarni natural (tabiiy) killer hujayralar yoki NK – limfotsitlar deb atadilar. NK limfotsitlar yot hujayralarni «teshib yuboruvchi» perforin deb nomlanuvchi oqsil ishlab chiqaradi. Sitotoksik limfotsitlar (STL) proteolitik fermentlar (sitolizinar) ishlab chiqaradi va bular yot hujayralarga hosil bo'lgan teshiklar orqali kirib, ularni halok qiladi.

Leykopoez. Barcha leykotsitlar qizil ko'mikda o'zak hujayralardan hosil bo'ladi. Limfotsitlar o'tmishdoshlari o'zak hujayradan birinchi bo'linib chiqadi; limfotsitlarning shakllanishi ikkilamchi limfatik a'zolarida sodir bo'ladi.

Granulotsitlar va monotsitlar hujayralarning o'tmishdoshlariga ta'sir qiluvchi

maxsus o'sish omillari orqali leykopoez kuchaytiriladi. Granulotsitlarning hosil bo'lishi monotsitlarda, makrofaglarda va T – limfotsitlarda sintezlanuvchi granulotsitar koloniyestimullovchi faktor (omil) (KSF - G) ta'sirida kuchayadi, ammo yetilgan neytrofillarda sintezlanuvchi – keylon va laktoferrinlar hamda prostoglandin – Ye lar ta'sirida susayadi. Monotsitopoez esa monotsitar koloniyestimullovchi faktor (omil) (KSF - M), katexolaminlar ta'sirida kuchayadi. Prostoglandin -Ye, α -va β – interferonlar monotsit hosil bo'lishini tomozlaydi. Hidrokortizonning katta miqdori monotsitlarning suyak ko'migidan chiqishiga qarshilik qiladi. Leykopoezni boshqarishda interleykinning ahamiyati katta. Ularning ayrimlari (IL-Z) bazofillarni, boshqalari (IL-5) eozinofillarni o'sish, rivojlanishini kuchaytirsa, yana boshqalari esa (IL-2,4,6,7) T va B – limfotsitlar shakllanishini kuchaytiradi. Leykotsitlar va to'qimalarning parchalanishidan hosil bo'lgan moddalar, mikroorganizmlar va ularning toksinlari, gipofizning ayrim garmonlari, nuklein kislotalar leykopoezni kuchaytiradi.

Har xil leykotsitlarning yashash davomiyligi turlicha, ayrimlarining umri bir necha soat, kun, hafta davom etsa, boshqalari odamda bir umr yashashi mumkin.

Leykotsitlar hazm traktining shilliq qavatida va retikulyar to'qimalarda parchalanadi.

Trombotsitlar. Trombotsitlar yoki qon plastinkalari, suyak ko'migining gigant hujayralari-megakariotsitlardan hosil bo'ladi. Trombotsitlar yumaloq yoki biroz oval yassi shaklga ega, ularning diametri 2–5 mkm ga teng. Trombotsitlar yadrosiz, lekin ularda (200ga yaqin) granulalar mavjud. Qon-tomir endoteliysidan boshqa yuzaga tekkanda trombotsitlar faollashadi, trombotsit diametridan 5–10 marta katta 10 ga yaqin o'simtalar hosil bo'ladi. Bu o'simtalar qon oqishini to'xtatishda katta ahamiyatga ega. Odamlar qonidagi trombotsitlar miqdori $180-320 \times 10^9/l$ yoki 1 mkl qonda 180000 – 320000 ni tashkil qiladi. Trombotsitlar qondagi miqdorining ortishi *trombotsitoz*, kamayishi esa *trombotsitopeniya* deb ataladi.

Trombotsitlar quyidagi funksiyalarni bajaradi: angiotrofika – qon-tomirlar epitelisini oziqlantirish; trombotsitar tromb hosil mahsul; qon ivishi va fibrinolizda ishtirok etish, jarohatlangan qon-tomirlarini toraytirish.

Trombotsitlarning asosiy funksiyasi *gemostazda* ishtirok etishidir. Trombotsitlar har xil yot yuzaga (*adgeziya*) hamda bir-biri bilan yopishish (*agregatsiya*) xossalriga ega. Trombotsitlar bir qator biologik aktiv moddalarni ishlab chiqaradi, bularga trombotsitar omil deb ataluvchi, qon ivishida qatnashuvchi moddalar kiradi. Trombotsitar faktorlar P (lotincha platelet - plastinka) harfi va arab raqamlari (P_1 , P_2 va b.) bilan belgilanadi. Bulardan ahamiyatlilari P_1 yoki *tromboplastin*, hujayra membranasining bir parchasi; P_4 yoki *antigeparin omili*; P_5 yoki *trombotsitar fibrinogeni*; P_6 yoki (aktomiozinga o'xshash) *trombastenin oqsili*; P_{10} yoki *qon-tomirni toraytiruvchi omil-serotonin*, P_{11} yoki *tromboksan* hujayra membranasida (jumladan, trombotsitlar membranasida ham) *tromboksansintetaza fermenti* ta'sirida araxidin kislotasidan sintezlanadi va ATF bilan kompleks hosil qilib qon ivishida ishtirok etadi.

Trombotsitlar yuzasida retseptor vazifasini o'tovchi glikoprotein tuzilmalar

mavjud. Ularning bir qismi «berk holat»da bo'ladi va trombotsitlar ADF, adrenalin, kollagen, mikrofibrillari ta'sirida aktivlashganda ochiladi.

Trombotsitlar organizmni yot agentlardan himoya qilishda ham ishtirok etadi. Ular fagotsitar aktivlikka ega, JgG saqlaydi, ayrim bakteriyalar membranasini parchalovchi lizotsim va α -lizinlar manbayidir. Bundan tashqari, trombotsitlarda O – limfotsitlarni T va B – limfotsitlarga aylantiruvchi peptid omil topilgan. Bu birikmalar trombotsitlar aktivlashgan paytda qonga chiqarib yuboriladi va qon-tomirlar jarohatlanganda organizmni patogen mikroorganizmlardan himoyalaydi.

Qisqa va davomli ta'sir qiluvchi *trombotsitopoeitinlar* trombotsitopoezni boshqarib turadilar. Ular suyak ko'migida, taloqda, jigarda hosil bo'ladi. Qisqa ta'sir qiluvchi *trombotsitopoeitinlar* qon plastinkalarining megakariotsitlardan ajralib chiqishini va qonga tushishini tezlashtiradi; *davomli ta'sir qiluvchi trombotsitopoeitinlar* suyak ko'migi gigant hujayralarining yetuk megakariotsitlarga o'tishini ta'minlaydi. Trombotsitopoeitinlar aktivligiga IL – 6 va IL – 11 bevosita ta'sir qiladi. Trombotsitlarning yashash davomiyligi 5–11 kundur. Makrofag tizimi hujayralarida qon plastinkalari parchalanadi.

Gemostaz tizimi. Qon-tomirlarda qon, suyuq holatda harakatda bo'ladi. Qon-tomirlar jarohatlanganda uning bir butunligi buziladi, natijada qon iviydi. Bu holatni organizmning *qonning agregat holatini boshqaruvchi tizimi* ta'minlaydi. Qonning agregat holatini boshqarish jarayoni qon ivishini ta'minlovchi va ivishga qarshi omillar, fibrinolitik tizimlar kabi murakkab mexanizmlardan iboratdir. Mazkur tizimning birorta funksional holati o'zgarsa, boshqa tizimlarda kompensator siljishi kuzatiladi. Shu tizimlar o'rtasidagi o'zaro funksional bog'liqlikning buzilishi qon ketishining og'ir ketuvchi turli shakllari, to'xtamasligi yoki qon-tomirlarda trombosis bo'lib qolishi kabi patologik holatlarga olib kelishi mumkin.

Tomirlarda qonni suyuq holatda ushlab turuvchi omillarga quyidagilar kiradi: 1) qon-tomirlari ichki yuzasi va shaklli elementlarining manfiy zaryadga egaligi; 2) trombotsitlar agregatsiyasi ingibitori prostatsiklin PGI₂ ning qon-tomir endoteliysida ishlab chiqarilishi; 3) qon-tomirlarda qon ivish tizimi omillarining noaktiv holda bo'lishi; 4) antikoagulyantlarning bo'lishi; 5) qon oqish tezligi yuqoriligi.

Qon ivish mexanizmlari. Qon ivishi (gemokoagulyatsiya) tomirlarda qonni saqlashga, jarohatdan so'ng qon yo'qotish natijasida halok bo'lishdan himoya qilishga yo'naltirilgan organizmning hayotiy zaruriy javobidir.

Qon oqishini to'xtatish jarayonida quyidagi tuzilmalar ishtirok etadi: qon-tomirlar, to'qimalar, plazmadagi fiziologik aktiv moddalar, qonning shaklli elementlari – asosan trombotsitlar. Bularning barchasi neyrogoumoral mexanizmlar yordamida boshqarib turiladi.

Qon plazmasida qon ivishida ishtirok etadigan fiziologik aktiv moddalar *plazmaning qon ivish faktorlari* deb ataladi. Ular ochilgan vaqtiga qarab rim raqamlari bilan belgilanadi. Ayrimlari birinchi marta qaysi kasalning qonida yetishmovchiligi aniqlangan bo'lsa, o'sha kasalning familiyasi bilan nomlangan. Plazmaning qon ivish faktorlariga quyidagilar kiradi:

I yoki fibrinogen	Oqsil. Jigarda hosil bo'ladi. Trombin ta'sirida fibringa aylanadi. Trombotsitlar agregatsiyasida ishtirok etadi
II yoki protrombin	Glikoproteid. Vitamin K ishtirokida jigarda hosil bo'ladi. Protrombinaza ta'sirida trombinga aylanadi
III yoki tromboplastin	Apoproteyin III oqsili va fosfolipidlar majmuasidan iborat. Ko'pgina hujayralar membranasi tarkibini tashkil qiladi. Tashqi protrombinaza hosil bo'lishida matritsa vazifasini o'taydi
IV yoki Ca^{+2} ion	Protrombinaza hosil bo'lishida, trombotsitlar agregatsiyasida, trombotsitar tromb hosil bo'lishida, laxta royetraksiyasida ishtirok etadi. Fibrinolizni tormozlaydi
V yoki globulin akselerator	Oqsil. Jigarda hosil bo'ladi. Trombin (IIa faktor) bilan aktivlanadi. Xa va protrombin aloqasini yaxshilash uchun optimal sharoit yaratib beradi
VI chiqarib yuborilgan	
VII yoki proqonvertin	Glikoproteid. Vitamin K ishtirokida jigarda sintezlanadi. Tashqi protrombinaza hosil bo'lish mexanizmidan ishtirok etadi. IIa, Xa IXa, IIa faktorlar ta'sirida va tromboplastin (III f) ishtirokida aktivlashadi
VIII yoki antigemofilik globulin A	Glikoproteid. Jigarda, taloqda, leykotsitlarda sintezlanadi. Villibrand faktori (FW) va maxsus antigenlar molekulasi bilan kompleks hosil qiladi. Xa va X faktori aloqasi uchun optimal sharoit yaratib beradi. Yetishmovchiligida gemofiliya A kasalligi kelib chiqadi
IX yoki Kristmas-faktor antigemofilik faktor V	Glikoproteid. Vitamin K ishtirokida jigarda sintezlanadi. XI a. , VIIa, IIa faktorlari ta'sirida aktivlashadi. Yetishmovchiligida gemofiliya V kasalligi kelib chiqadi
X yoki Styuart Prauer faktor	Glikoproteid. K vitamini ta'sirida jigarda hosil bo'ladi. VIIa va IX a faktorlari bilan aktivlashadi. Ilni II a faktorga avlantiradi
XI yoki tromboplastining plazmadagi o'tmishdoshi.	Glikoproteid. Jigarda hosil bo'ladi deb taxmin qilinadi. XII a faktori, kallikreinning yuqori molekullari kininogen bilan birgalikdagi ta'sirida aktivlashadi
XII yoki Xagefan faktori	Oqsil. Endotelial hujayralarda, leykotsitlarda, makrofaglarda hosil bo'ladi, degan taxmin bor. Manfiy zaryadli yuza, adrenalin, kalikreinlar ta'sirida aktivlashadi. Protrombinaza hosil bo'lish tashqi va ichki mexanizmlari jarayonlarini ishga tushiradi. XI faktor va prekallikreinni aktivlashtiradi
XIII yoki fibrinstabillovchi faktor (FSF), fibrinaza	Globulin. Fibrinoblast va megakariotsitlarda sintezlanadi. Fibrinni stabil holga keltiradi
Flatcher faktori yoki prekallikrein	Oqsil. XII faktorni, plazmogen va yuqori molekullari kininogenni aktivlashtiradi
Fitsjerald faktori yuqori molekullari kininogen (YuMK)	To'qimalarda hosil bo'ladi. Kallikrein ta'sirida aktivlashadi, XII, XI faktorlarni va fibrinolizni aktivlaydi

Plazma faktorlarining aktivlashuvi asosan proteoliz natijasida, peptid ingibitori ajralib ketishi hisobiga amalga oshadi. Faktorning aktivlashganligi uning raqamiga «a» qo'yish orqali belgilanadi (IIa, Va, VIIa faktor va h. k.). Plazma faktorlari 2 guruhga bo'linadi: K vitamin ga bog'liq va K vitamin ga bog'liq bo'lmagan.

Qon ivishi plazma faktorlarining ko'plari jigarda hosil bo'ladi. Ayrimlarining sintezlanishi uchun organizmga o'simlik oziqlari tarkibida tushadigan modda va ichak mikroflorasi tomonidan sintezlanadigan K vitamin zarur (II, VII, IX, X).

Qon ivish faktorlarining yetishmovchiligi yoki aktivligining pasayishi patologik qon ketish holatlarini keltirib chiqarishi mumkin. Bunday holatlar jigarning chuqur degenerativ kasalliklarida, K vitamini yetishmasligida namoyon bo'ladi. K vitamin yog'da eruvchi vitamindir. Shuning uchun ham ichakda yog' so'rilishi buzilganda, organizmda K vitamini yetishmovchiligi kelib chiqishi mumkin. Antibiotiklar bilan ichak mikrofloralari o'ldirilganda esa vitamin K ning endogen yetishmovchiligi paydo bo'ladi. Ayrim plazma faktorlarining irsiy yetishmovchiligi kuzatiladi. Bunga gemofiliya kasalligi misol bo'lishi mumkin.

Trombotsitlar tarkibidagi qon ivishida ishtirok etuvchi moddalar trombotsitar yoki qon plastinkasi faktorlari deb ataladi.

Xuddi shunday moddalar eritrotsitlar, leykotsitlar tarkibida ham mavjudligi aniqlangan. Mos kelmagan qon quyilganda, ona va bola o'rtasida rezus kelishmovchilik bo'lganda ko'p eritrotsitlar parchalanadi va qon ivishi faktorlari plazmaga chiqarib yuboriladi, natijada tomirlarda qon ivib qolishi mumkin.

Antigenlar bilan stimulyatsiyalanganda monotsit va makrofaglar tromboplastin oqsilining bir qismi apoprotein III ni ishlab chiqaradi. Shu hujayralar K vitamiga bog'liq bo'lgan II, VII, IX, va X faktorlarni ham ishlab chiqaradi. Ko'pgina yuqumli kasalliklarda ham tomirlarda qon ivib qolish hollari kuzatiladi, bunga sabab leykotsitar faktorlarni qonga chiqib ketishidir. Hozirgi paytda qon ketishini to'xtatishda ikkita mexanizm ishtirok etadi. Qon-tomir trombotsitar gemostaz va kaogulyatsion gemostaz.

Qon-tomir trombotsitar gemostaz. Bu mexanizm yordamida mayda-diametri 100 mkm gacha bo'lgan tomirlardan qon ketishi to'xtaydi. Tomir jarohatlanganda dastlab unda reflektor spazm sodir bo'ladi, so'ngra spazm holati trombotsitlar va jarohat natijasida parchalangan to'qimalardan ajralgan qon-tomirlarni toraytiruvchi moddalar (serotonin, noroadrenalin, adrenalin) tomonidan ushlab turiladi.

Jarohat sohasida qon-tomirning ichki yuzasi zaryadi manfiydan musbatga aylanadi. Trombotsitlarda saqlanuvchi maxsus oqsil – Villebrand faktori (FW) trombotsitlar adgeziyasini keltirib chiqaradi. FW ning uchta aktiv markazi bo'lib, shundan ikkitasi trombotsit retseptori bilan, bittasi esa jarohat natijasida ochilib qolgan qon-tomirning subendoteliy retseptori bilan bog'lanadi va trombotsit jarohat yuzasiga «osilib» qoladi.

Adgeziya bilan bir vaqtda trombotsitlar agregatsiyasi sodir bo'ladi, trombotsit va plazma tarkibidagi oqsil – fibrinogen yordamida trombotsitar tromb hosil bo'ladi.

Adgeziya va adregaziyada «integrinlar» nomli oqsillar majmuasining ahamiyati kattadir. Ular trombotsitlarning bir-biri, shuningdek, tomirning jarohatlangan yuzasi

bilan yopishishini ta'minlaydilar. Trombotsitlar agregatsiyasi qaytmas va qaytar bo'lishi mumkin.

Adgeziya va agregatsiyaga uchragan trombotsitlar ADF, adrenalini, noradrenalin, R_4 – faktor, tromboksan – $A_2(T_x A_2)$ larni ishlab chiqaradi va ular agregatsiyani qaytmas holatga o'tkazadi. Trombotsitar faktorlarning ajralib chiqishi bilan bir vaqtda agregatsiyani yana ham kuchaytiruvchi hamda fibrin ipchalarini hosil qiluvchi trombin hosil bo'ladi.

Trombostenin ta'sirida trombotsitlar zichlashishadi, trombotsitar tromb kichrayadi, qattiqlashadi, ya'ni *retraksiya* sodir bo'ladi. Natijada kichkina qon tomirlardan qon ketishi 2–3 minutda to'xtaydi.

Qon-tomir trombotsitar gemostazda araxidin kislotalarining hosilalari – prostoglandin $I_2(P_g I_2)$ yoki prostotsiklin va $T_x A_2$ lar ahamiyati kattadir. Endotelial yuza butun bo'lganda $R_4 I T_x A_2$ dan ustun turadi, trombotsitlar adgeziya va agregatsiyasi sodir bo'lmaydi. Endotelij jarohatlanganda esa $R_4 I$ sintezlanmay qoladi va $T_x A_2$ ta'sirida trombotsitar tromb hosil bo'ladi.

Koagulyatsion gemostaz. Qon ivishi fermentativ jarayon bo'lib, faktorlarning ketma-ket aktivlashuvi va ularning majmualari hosil bo'lishi kuzatiladi. Qon ivishi mohiyati oqsil fibrinogenining fibringa aylanishi va qattiq fibrin trombi hosil bo'lishidan iboratdir.

Qon ivish jarayoni ketma-ket boruvchi 3 ta davrdan iboratdir.

Birinchi davr eng murakkab va davomlidir. Bu davrda protrombinni aktivlovchi fermentlar kompleksi *protrombinazalar* hosil bo'ladi. Bu kompleksning hosil bo'lishida to'qima va qon faktorlari ishtirok etadi. To'qima protrombinazasi jarohatlangan qon-tomir va uni o'rab turgan to'qimada hosil bo'lgan tromboplastinning aktivlashuvi bilan boshlanadi. So'ngra, u VII va IV faktorlar bilan birgalikda X a faktor va to'qima yoki plazma fosfolipidlariga ta'sir etib, to'qima protrombinazasini hosil qiladi. Bu jarayon 5–10 sekund davom etadi

Qon protrombinazasi hosil bo'lishida XII faktorning jarohatlangan qon-tomir kollagen tolalariga tegishi bilan aktivlashuvi boshlanadi. XII faktorning aktivlashuvida yuqori molekulyar kininogen (XV f) va kallikrein (XIV f) lar qatnashadi. So'ngra XII a faktor XI faktorni aktivlab u bilan kompleks hosil qiladi. Aktivlashgan XI a faktor IV faktor bilan birgalikda IX faktorni aktivlaydi, mazkur birlik esa VIII faktorni aktivlaydi. Aktivlashgan X a faktor V faktor, IV faktorlar bilan kompleks hosil qiladi va qon protrombinazasi hosil bo'lishi bilan bu jarayon yakunlanadi. Bu jarayonda trombotsitar 3 faktor ishtirok etadi. Bu jarayon davomiyliyi 5–10 minutni tashkil qiladi.

Ikkinchi davr. Bu davrda protrombinaza ta'sirida protrombin trombinga aylanadi. Bu jarayonda IV, V, X faktorlar qatnashadi.

Uchinchi davr. Bu davrda qonda eriydigan fibrinogen oqsili trombin asosini tashkil qiluvchi erimaydigan fibrin ipchasiga aylanadi. Trombin ta'sirida dastlab fibrin-monomer, so'ngra IV faktor ta'sirida eruvchan fibrin-polimer (fibrin «S» soluble) hosil bo'ladi. XIII fibrin stabillovchi faktor ta'sirida erimaydigan fibrinolizga chidamli fibrin – polimer (fibrin «B», insoluble) paydo bo'ladi. Fibrin ipchalariga

qonning shaklli elementlari (eritrotsitlar) o'tirib qoladi qon laxtasi yoki tromb shakllanadi.

Qon laxtasi hosil bo'lgandan so'ng *retraksiya jarayoni*, ya'ni jarohatlangan qon-tomirga yopishgan trombning zichlashishi boshlanadi. Bu jarayon trombositning trombostenin oqsili va kalsiy ionlari ishtirokida amalga oshadi. Laxta 2–3 soat ichida zichlashib, dastlabki holatga nisbatan 25–50 % hajmni egallab qoladi, undan zardob ajrab chiqadi. Retraksiya natijasida tromb qotadi va jarohat yuzasidan qon oqishi to'xtaydi.

Fibrinoliz. Fibrin laxtasini parchalab yuborish hisobiga qon-tomirlar bo'shlig'i ochilish jarayoni *fibrinoliz* deyiladi. Fibrinoliz reaksiya bilan bir vaqtda boshlanadi, lekin u sekinroq kechadi. Fibrinoliz *plazmin* ta'sirida sodir bo'ladigan fermentativ jarayondir. Plazmin qonda noaktiv plazminogen holatida bo'ladi. Qon va to'qima aktivlovchilari ta'sirida u faollashadi.

Fibrinoliz qon ivishi jarayoni kabi ikki xil: tashqi va ichki mexanizmlar yordamida amalga oshadi. *Fibrinolizning tashqi aktivlanish mexanizmi* qon-tomir endoteliysida sintezlanadigan to'qima aktivlovchilari yordamida amalga oshiriladi. Ularga plazminogenning to'qima aktivlovchisi (TAP) va urokinazalar kiradi. *Fibrinolizning ichki aktivlovchi mexanizmlariga* plazma va shaklli elementlar aktivlovchilari kiradi, ular Xagemanga tobe va Xagemanga tobe bo'lmagan mexanizmlarga bo'linadi. Xagemanga tobe fibrinolizda XII a faktori, kallikrein va yuqori molekullali kinonogenlar ta'sirida plazminogen plazminga aylanadi. Xagemanga tobe bo'lmagan mexanizm bo'yicha fibrinoliz tez amalga oshadi, tomirlarda qon ivishi natijasida hosil bo'lgan, hali qotmagan fibrin ipchalaridan tozalaydi.

Qon ivlshiga qarshi mexanizmlar. Qonda faqatgina qon ivishini chaqiruvchi faktorlarga bo'lmagan, yana gemokoagulyatsiyaga qarshi *antikoagulyant* deb ataluvchi moddalar ham mavjuddir. Bunday moddalarning ayrimlari qonda doim bo'ladilar, ular birlamchi antikoagulyantlar deb ataladi. Qon ivishi va fibrinoliz jarayonida hosil bo'luvchi moddalar ikkilamchi antikoagulyantlar deb nom olgan.

Birlamchi antikoagulyantlarni uchta asosiy guruhga bo'lish mumkin:

1. Antitromboplastinlar – trombolastin va protrombinazalarga qarshi moddalar;
2. Antitrombinlar – trombinni biriktirib oluvchi moddalar;
3. Fibrinogendan fibrin hosil bo'lishiga qarshi moddalar.

Birlamchi antikoagulyantlarning kamayib ketishi tromboz hosil bo'lishi va DVS-sindrom kelib chiqishiga sabab bo'lishi mumkin.

Ikkilamchi antikoagulyantlarga qon ivishida ishtirok etgan, «ishlatilgan» faktorlar, fibrinogen va fibrinlarning yemirilish mahsullari kiradi. Ikkilamchi antikoagulyantlar tomirlarda qon ivishini va trombin tarqalib ketishini chegaralaydi.

Asosiy tabiiy antikoagulyantlar
Birlamchi

Antitrombin III	γ_2 globulin. Jigarda sintezlanadi. Trombin Xa, IXa, XIa, XIIa faktorlariga, kallikreinlarga kuchayib boruvchi va plazman, tripsinlarga kuchsiz ta'sir qiluvchi ingibitordir. <u>Geparinning plazmadagi faktori</u>
Geparin	Sulfatlangan polisaxarid. Antirombin III aktivligini keskin orttiradi. Trombogen oqsil va garmonlar bilan koagulyatsiyaga qarshi va fibrinolitik ta'sir ko'rsatuvchi kompleks hosil qiladi
α_2 -antiplazmin	Oqsil. Plazmin, tripsin, ximotripsin, kallikrein, Xa faktor, urokinazalar ingibitori
α_2 -makroglobulin	Trombin, kallikrein, plazmin va tripsinlarning kuchayib boruvchi ingibitori
α_1 -antitripsin	Trombin, tripsin va plazminlar ingibitori
S ₁ -esterazali ingibitor	α_2 -neyroaminoglikoproteid. Kallikrein, XIIa, IXa, IXa, X la va plazminlarni aktivsizlaydi
Lipoprotein-koagulyatsion ingibitor birikmasi	Tromboplastin- VII faktor kompleksini, Xa faktorni aktivsizlaydi.
Apolipoprotein A- II	Tromboplastin- VII faktor kompleksini aktivsizlaydi
Yo'ldosh protein antikoagulyanti	Yo'ldoshda hosil bo'ladi. Tromboplastin-VII faktor kompleksini aktivsizlaydi.
	K vitamiga tobe oqsil. Jigarda va endatemayda hosil bo'ladi. Serin proteazalar
C Protein	xossalariga ega. C Protein bilan birgalikda Va va VIIa faktorlarni biriktirib oladi va fibrinolizni kuchaytiradi
Protein C	K vitamin ga tobe oqsil endotelial hujayralarda hosil bo'ladi. C Protein ning ta'sirini kuchaytiradi
Trombomodulin	S Protein ning faktori. II a faktor bilan birikadi. Endotelial hujayralarda hosil bo'ladi
Fibrin ingibitori	Polipektid, har xil to'qimalarda hosil bo'ladi. Fibrin-monomer va polimerlarga ta'sir qiladi
«Suzib yuruvchi» retseptorlar	Glikoproteidlar. IIa va Xa faktorlarni biriktirib oladi, boshqa serin preteazalarni ham biriktirib olishi mumkin
Qon ivish aktiv faktorlariga autoantitela	Plazmada uchraydi, IIa va Xa faktorlarni aktivsizlaydi

Ikkilamchi

(Qon ivishi, fibrinoliz davrida proteoliz jarayoni natijasida hosil bo'ladi)

Antitrombin I	Fibrin. Trombinni shimib oladi va aktivsizlaydi
Protrombin P,R,Q va boshqalarning yemirilishi mahsullari	Xa va Va faktorlarning ingibitori
Va metafaktori	Xa faktorning ingibitori
XI a metofaktori	XIIa+ XIa faktorlari kompleksining ingibitori
Fibrinopeptidlar	Fibrinogen proteolizi mahsuli IIa faktorning ingibitori
Fibrinogen va fibrin yemirilishining mahsuli	Fibrin polimerlanishini buzadi, fibrinogen va fibrin monomerlar bilan birikma hosil qiladi, XIa, IIa, fibrinoliz va trombositlar agregatsiyasini tormozlaydi

Qon guruhлари.

Qon quyish muammosi qon guruhları to'g'risidagi ta'limotni yaratishga sabab bo'ldi. 1901-yili K. Landsheyner odamlar eritrotsitlarida A va B *aglyutinogenlari* mavjud ekanligini, qon plazmasida esa á va â *aglyutininlar* (gammaglobulinlar) mavjudligini aniqladi. K. Landshteyner va Ya. Yanskiy odam qonidagi aglyutinogen va aglyutininlarning mavjudligiga qarab 4 qon guruhi borligini belgiladilar. Bu ABO tizimi deb nomlandi. Qon guruxi rim raqami va eritrotsitlardagi aglyutinogenlar bilan belgilandi. Guruh antigenlari qonning tug'ma, irsiy berilgan, butun umr davomida o'zgarmaydigan xossasidir. Chaqaloq qonida aglyutininlar bo'lmaydi. Ular bolaning bir yoshgacha bo'lgan hayoti davrida ovqat tarkibida tushgan va ichak mikroflorasida ishlab chiqarilgan moddalar ta'sirida, organizmda yo'q aglyutinogenlarga qarshi hosil bo'ladi.

I – guruh (O) – eritrotsitlarda aglyutinogen yo'q, plazmada á-va â-aglyutininlar bor;

II – guruh (A) – eritrotsitlarida A aglyutinogen, plazmasida â -aglyutinin bor;

III – guruh (B) – eritrotsitlarda B aglyutinogen, plazmada á -aglyutinin bor;

IV – guruh (AB) – eritrotsitlarda AB aglyutinogenlar bor, plazmada aglyutininlar yo'q.

Agar odam qonida bir nomli aglyutinogen va aglyutininlar: aglyutinogen A aglyutinin á bilan va aglyutinogen B aglyutinin â bilan uchrashsa, aglyutinatsiya hodisasi sodir bo'ladi, bunda eritrotsitlar bir-biriga yopishib qoladi. Aglyutininlar tabiiy antitelalar bo'lib, ikkita bog'lanish markaziga ega va ikkita eritrotsitlarning o'rtasida bog'lovchi ko'priq vazifasini o'tashi mumkin. Natijada eritrotsitlar bir-biri bilan birikib qonglomerat (aglyutinat) ni hosil qiladi.

Plazmada aglyutininlardan tashqari gemolizinlar ham mavjud, ular ham á va â harflari bilan belgilanadi. Gemolizinlar bir nomli aglyutinogenlar bilan uchrashganda, eritrotsitlarni gemolizga uchratadi. Gemolizinlar harorat 37°–40° bo'lganida ta'sir qiladi.

Mos kelmagan qon quyilganda eritrotsitlar aglyutinatsiyasi, so'ngra ularning gemolizi sodir bo'lishi natijasida gemotransfuzion karaxt holati kelib chiqishi va hattoki o'limga olib kelishi mumkin.

Qon guruhlarining serologik tarkibi

qon guruhi	eritrotsitlar aglyutinogenlar gemolizinlar	plazma, yoki zardob	
		aglyutininlar va	antiaglyutininlar
I (0)	0	$\alpha \beta$	0
II (A)	A	β	A
III (B)	B	α	B
IV (AB)	AB	AB	

II, III, IV qon guruhiga ega odam plazmasida eritrotsit va to'qimalardan ajralib chiqqan antiaglyutininlar mavjud, ular aglyutinogenlar kabi A va B harflari bilan belgilanadi.

Jadvaldan ko'rinib turibdiki, I – guruh zardobi II, III, IV guruh eritrotsitlari bilan, II guruh zardobi III, IV guruh eritrotsitlari bilan, III guruh zardobi – II, IV guruh eritrotsitlari bilan aralashganda aglyutinatsiya sodir bo'lar ekan.

Demak I – guruh barcha guruhdagi qonlar bilan mos kelar ekan, shuning uchun qoni I guruh bo'lgan odam *universal donor* deb ataladi. IV guruh qoni eritrotsitlari esa quyilgan qon aglyutininlari bilan aglyutinatsiyaga uchramaydi, shuning uchun bunday qon guruhiga ega bo'lgan odam *universal resipiyent* deb ataladi.

Har xil qon guruhlarining mos kelishi

zardob guruhi	Eritrotsit guruhi				
		I(0)	II (A)	III (B)	IV (AB)
I α β	-	+	+		
II β -	-	+	+		
III α	-	+	-	+	
IV -	-	-	-		

ilova: «+» – aglyutinatsiyaning borligi. «-» – aglyutinatsiya yo'qligi.

Qon quyilganda donor qoni tarkibidagi aglyutininlar va gemoliznlarni hisobga olmaslik sababi nimada? Bunga sabab oz miqdorda (200–300 ml) qon quyilganda donor qoni tarkibidagi aglyutinin va gemolizlar resipiyent qonida (2500–2800 ml) suyulib ketadi va plazmadagi antiaglyutininlar bilan birikadi, eritrotsitlarni yopishtirib qo'yish uchun esa uning miqdori kamlik qiladi.

Inson ko'p qon yo'qotganda, unga faqat bir xil guruhdagi qon quyilishi zarur, chunki donor qonidagi aglyutinin va gemolizlar miqdori ko'p bo'lganda, resipiyent eritrotsitlarini aglyutinatsiya qilish uchun yetarli bo'lib qolishi mumkin.

Ayrim paytda, qon quyilishidan so'nggi asoratlar kelib chiqishiga qon guruhining noto'g'ri aniqlanganligi sabab bo'lishi mumkin. Hozirgi paytda A va B aglyutinogenlarning bir necha turlari bor ekanligi aniqlangan. (A_1, A_2, A_3 va h. k. , B_1, B_2, B_3 va h. k.) Aglyutinogenning tartib raqami qancha ko'p bo'lsa uning antigenlik xossasi shuncha kam bo'ladi. Natijada qon guruhi aniqlanayotgan paytda xatolikka yo'l qo'yib mos kelmaydigan qonni quyib qo'yish mumkin. I guruh qoni eritrotsitlar membranasida H antigen borligi aniqlangan. II, III, IV guruhli odam qonida ham bu antigen yashirin determinat sifatida uchraydi. II va IV guruhiga ega bo'lgan odamlar qonida anti-H-antitela mavjud. Shuning uchun I guruh qonini boshqa guruhdagi odamlarga quyilganda gemotransfuzion asoratlar kelib chiqishi tabiiy. Shuning uchun ham hozirgi paytda faqat bir xil guruhdagi qonlarni quyish tavsiya etiladi.

Rezus sistema. 1940-yili K. Landshteyner va A. Vinerlar tomonidan makaki-rezus maymuni qonida antigen aniqlangan, uni *rezus-faktor* deb atashdi. Bu antigen oq irqli odamlarning 85% qonida uchraydi. Ayrim xalqlarda, masalan: evenlar qonida 100% rezus-faktor uchraydi. Qonida rezus-faktor mavjud odamlar rezus-musbat, bu faktor yo'q odamlar rezus-manfiy deb nomlangan. Rezus-faktor 40 dan ortiq antigenlardan tuzilgan murakkab tizimdir. Antigenlik xossasi eng yuqori bo'lgan D-tip (85%) antigen uchraydi. Bundan tashqari, rezus antigenning quyidagi tiplari: S, Ye, d, s, ye mavjud, ularning antigenlik xossasi past. Avstraliyalik aborigenlar qonida rezus antigenning hech bir turi uchramaydi. Rezus tizimning ABO tizimidan farqi plazmada tug'ma antirezus aglyutininning bo'lmashligidir. Agar rezus-musbat donor qoni rezus manfiy resipiyentga quyilsa, resipiyent qonida rezus faktorga qarshi antirezus aglyutinin hosil bo'ladi. Rezus-musbat qon rezus-manfiy odamga ikkinchi marta quyilsa eritrotsitlar aglyutinatsiyaga uchraydi, ya'ni rezus-kelishmovchiligi kelib chiqadi. Shuning uchun ham rezus manfiy qon rezus-manfiy odamga va rezus-musbat qon rezus musbat odamga quyilishi zarur. Rezus kelishmovchilik homiladorlikda ham kelib chiqishi mumkin. Agar ayol rezus-manfiy qonga ega bo'lsa, homila qoni rezus-musbat bo'lsa, homila qonidan rezus aglyutinogenlar ona qoniga o'tib unda antirezus aglyutinin ishlab chiqishini paydo qiladi. Homiladan eritrotsitlarning ko'p miqdorda ona qoniga tushishi tug'ruq paytida sodir bo'ladi. Shuning uchun ham birinchi homiladorlik yaxshi tugallanishi mumkin. Keyingi homiladorlikda esa ona qonidagi antirezus aglyutinin yo'ldosh to'sig'idan o'tib bola qoniga tushishi, uning to'qima va eritrotsitlarini yemirishi mumkin. Natijada homila halok bo'lishi yoki chaqaloq og'ir gemolitik anemiya bilan tug'ilishi mumkin.

Gematologlar eritrotsitlarda quyidagi antigen tizimlar mavjudligini e'tirof qiladilar: ABO, Rh, MNSs, P, Lyuteran (LU), Kell-Kellano (Kk), Lyuis (Le), Daffi (Fy), va Kid (Jk). Bulardan ABO va Rh tizimlar qon quyishda katta ahamiyatga ega.

Leykotsitlarda ham 90 dan ortiq antigenlar bor. Leykotsitlar transplanitsion immunitetda katta ahamiyatga ega bo'lgan gistologik mos kelish antigenini saqlaydi.

Qon quyish immunologik murakkab jarayon hisoblanadi. Shuning uchun ham 25% dan ko'p qon yo'qotgandagina, butun qonni quyish tavsiya qilinadi. Boshqa

hollarda esa zaruratga qarab masalan, anemiyada eritrotsitar massa, trombositopeniyada trombositlar massa, har xil yuqumli kasalliklarda, septik holatda granulotsitlar quyilishi maqsadga muvofiq.

VII

YURAK QON-TOMIRLAR FIZIOLOGIYASI

Qon o'zining murakkab va turli vazifalarini, faqat doimo harakatda bo'lgandagina bajara oladi. Qon harakatini yurak ta'minlaydi.

Ingliz vrachi, anatomi va fiziologi Vilyam Garvey 1628-yilda o'zining «Hayvonlarda yurak va qon harakatini anatomik tekshirish» nomli asarida qon aylanishni katta va kichik doiralari haqida, yurakning qonni harakatga keltiruvchi a'zo ekanligi va qonni yopiq sistemada uzluksiz harakati haqida to'g'ri tasavvur berdi.

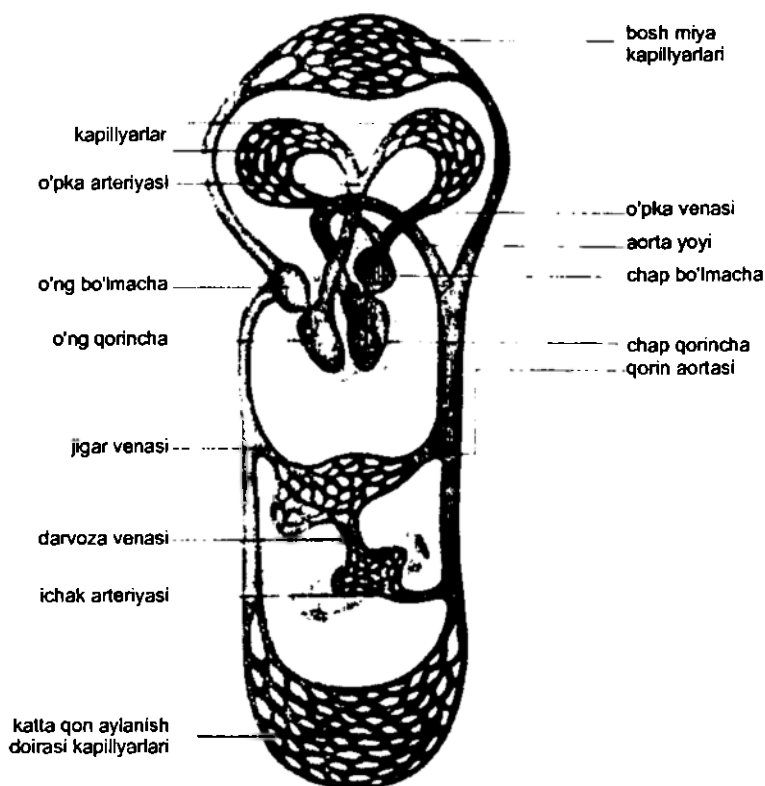
Qon organizmda harakatlanar ekan, qon aylanishining katta va kichik doirasini bosib o'tadi. Katta doirasi yurakning chap qorinchasidan boshlanib, aorta, yirik arteriyalar, kapillarlar, venula va venalarni o'z ichiga olib, yurakning o'ng bo'limasida tugallanadi. O'ng bo'limadagi qon o'ng qorinchaga o'tadi va u yerdan qon aylanishning kichik doirasi boshlanib, o'pka arteriyalari va uning barcha tarmoqlari, o'pka arteriyalari, kapillarlari, venulalar va venalarni o'z ichiga oladi va yurakning chap bo'limachasiga quyiladi. Chap bo'limachadan qon chap qorinchaga quyilib, o'z faoliyatini davom ettiradi.

Shunday qilib, kichik qon aylanish doirasi organizmni tashqi muhit bilan bog'laydi, kislorodga to'yinib, karbonat angdridini tashqariga chiqarib yuboradi. Katta qon aylanish doirasi esa a'zo va hujayralar bilan bog'laydi.

Yurak faoliyati. Yurak muskulli a'zo bo'lib, uning devorlari uch qavatdan tashkil topgan: endokard, miokard va epikard. Miokard ko'ndalang targ'il muskullardan iborat bo'lib, skelet muskullaridan fiziologik xossalari bilan farq qiladi. Morfologik va funksional xossalariga ko'ra, yurakning muskullari ikki turga bo'linadi: 1 – bo'lmachalar va qorinchalarning tipik tolalari, 2 – ritm yetakchisi vazifasini va o'tkazuvchi tizimni hosil qiluvchi atipik tolalar. Yurakning ko'ndalang targ'il muskullari: *qo'zg'aluvchanlik*, *o'tkazuvchanlik*, *qisqaruvchanlik* va *avtomatiya* xossalarga ega. Yurak muskullarining ta'sirlarga qo'zg'alish bilan javob berishi qo'zg'aluvchanlik deyiladi. Qo'zg'alishi yurak muskulining qisqarishiga, ya'ni tarangligini ortishi yoki muskul tolasining kalta tortishiga sabab bo'ladi, bu qisqaruvchanlik deb ataladi.

Yurak muskullari o'tkazuvchanlik, ya'ni harakat potensialini tola bo'ylab tarqatish xususiyatiga ega.

Yurak avtomatiyasi – uning o'zida yuzaga chiqadigan impulslar hisobiga qisqarishidir.



57-rasm. Katta va kichik qon aylanish doiralari chizmasi.

Yurak avtomatiyasi. Tashqi ta'sirlarsiz hujayraning o'zida hosil bo'ladigan impulslar hisobiga yurak muskullarining qisqarishi yurak avtomatiyasi deb ataladi. Agar baqa yuragini ajratib olib, ringer eritmasiga solib qo'yilsa, u bir necha soat qisqarib turishi mumkin. Issiq qonli hayvonlar yuragi ajratib olinib, tegishli sharoitlar yaratilsa, bir necha kun qisqarib turishi mumkin.

Yurak avtomatiyasi tabiati hozirgi kungacha to'liqligicha aniqlanmagan. Buni isbotlovchi bir necha nazariyalar mavjud bo'lib (neyron, miogen, gormonal), miogen nazariya to'g'ri deb hisoblanmoqda. Qo'zg'alishlarni hosil bo'lishi atipik muskullar peysmekkerlar faoliyati bilan bog'liq. Bu muskullarda sarkoplazma ko'p, miofibrillalar oz bo'lib, go'yoki embrional muskul to'qimasini tuzilishiga o'xshash. Atipik muskullar yurakni o'tkazuvchi tizimini hosil qiladi. Ular yurakning tugunlarida joylashgan.

Yurak ritmini boshqaruvchi tugun – sinoatrial tugun hisoblanadi. U atipik hujayralar to'plami, yuqori va pastki kavak, venalarni o'ng bo'lmachaga quyilayotgan joylar oralig'ida joylashgan.

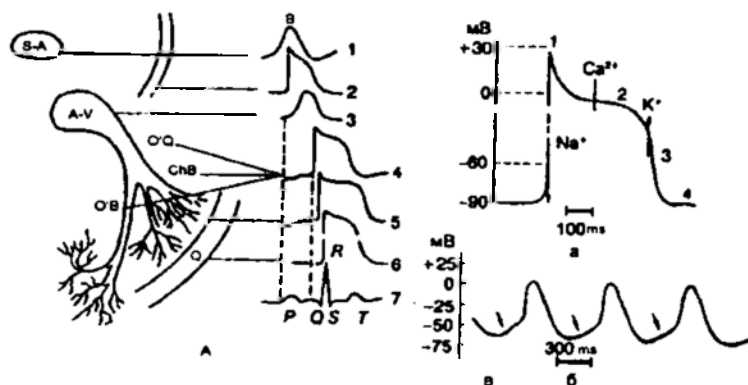
Atrioventrikulyar tugun o'ng bo'lmachaning pastki bo'lmacha va qorincha orasidagi to'siqning o'ng qismida joylashgan. Shu tugunlardan Gis tutami boshlanadi. Gis tutami atrio-ventrikulyar to'siqdan o'tiboq, ikki tarmoqqa qorinchalar bo'ylab tarqaluvchi o'ng va chap oyoqlarga bo'linadi. Bu oyoqchalar Purkine tolalarini hosil qilib, qorinchalar miokardiga beradi.

Atipik muskul tolalari funksional jihatdan bir xil emas. Sinoatrial tugunning bir necha hujayralari haqiqiy peysmekrlar hisoblanadi, ya'ni spontan o'z-o'zidan harakat potensialini yuzaga chiqara oladi. Qolgan hujayralar esa latent boshqaruvchilarga kiradi.

Haqiqiy va latent peysmekkerlarda ishga miokardlardan qo'zg'alish ritmlarini hosil bo'lishi bilan farq qiladi. Bu hujayralar diastola vaqtida yuqori ion o'tkazuvchanlik xususiyatiga ega bo'lib, peysmekker potensialini sekin diastolik depolyarizatsiyasi hosil bo'lishiga olib keladi. Bu vaqtda mahalliy tarqalmaydigan qo'zg'alish vujudga keladi. Haqiqiy peysmekkerda latent peysmekkerlarga nisbatan, bo'sag'a sohasi tezroq yetib boradi. Bu diastolik depolyarizatsiya sohasiga yetib borishi bilan, tarqaluvchi harakat potentsiali yuzaga keladi.

Miokard hujayralarini elektrik faolligi. Tabiiy holatda miokard hujayralari ritmik aktiv (qo'zg'algan) holatida bo'ladi. Shuning uchun ham ularning tinchlik potentsiali to'g'risida shartli ravishda gapirish mumkin. Uni kattaligi 90 mv ga teng bo'lib, K^+ ionlarining Konsentratsiyasi bilan aniqlanadi.

Yurakning turli bo'limlaridan mikroelektrodlar yordamida qayd qilingan harakat potentsiali o'zining shakli, amplitudasi va davomiyligi bilan farq qiladi.



58-rasm. Yurak muskullarini harakat potentsialining har xil turlari.

A - yurakning turli qismlari kardiomiotsitlarini harakat potentsiali; P - bo'lmacha; A-V - atrioventrikulyar tugun; PJ - Gis tutami; PP va LP - Gis tutamining o'ng va chap oyoqchalari; J - qorincha. 1-6 - miokard hujayrasi potentsiallari; 7 - EKG; B - yakka miokard hujayrasi harakat potentsiali; a - qorincha harakat potentsiali. Strelka bilan Na^+ , Ca^{2+} , K^+ ionlarining XP turli(1-4) fazalarda o'tishi ko'rsatilgan; b - sinoatrial tugunining avtomatik faolligi. Strelka bilan sekin diastolik depolyarizatsiya ko'rsatilgan.

Harakat potentsiali yuzaga chiqishi uchun membranani 30 mv gacha depolyarizatsiyalash kifoya. Kardiomiotsitlar XP da quyidagi davrlari tafovut qilinadi: 1 davr – tez boshlang'ich depolyarizatsiya, 2 davr – yassilik yoki plato, 3 davr – tez repolyarizatsiya, 4 davr – tinchlik davri.

Yurakning o'tkazuvchi miotsitlari, bo'lmachalar va qorinchalar miokardi XP birinchi davri kelib chiqish sababi, nerv va skelet muskullari XP bilan bir xil, ya'ni hujayra membranasi natriy ionlari uchun o'tkazuvchanligi ortishi, natriy kanallarini faollashishi hisobiga yuzaga chiqadi. XP cho'qqisiga yetganda, hujayra membranasi qutbi o'zgaradi (-90 dan $+30$ mv gacha). Membrananing depolyarizatsiyasi natriy-kaliy nasoslarini asta-sekin aktivlashishiga olib keladi. Kalsiy ionlarini sarkoplazmatik retikuladan chiqib, hujayra ichiga kirishi harakat potentsialini yassi (plato) davrini keltirib chiqaradi (2-davr).

Bu davrda k inaktivatsiyaga uchraydi va hujayra mutlaq refrakter holatida bo'ladi. Bir vaqtni o'zida kaliy kanallari faollasha boshlaydi. Hujayradan chiqayotgan K^+ ionlari membranani tez repolyarizatsiyasini ta'minlaydi (3-davr). Kalsiy kanallari yopilib, repolyarizatsiya jarayonini tezlashtiradi.

Hujayra membranasi repolyarizatsiyasi natriy kanallarini qayta faollashishiga olib keladi. Natijada kardiomiotsitlarni qo'zg'aluvchanligi qayta tiklanadi. Bu davr nisbiy refrakterlik davri deyiladi.

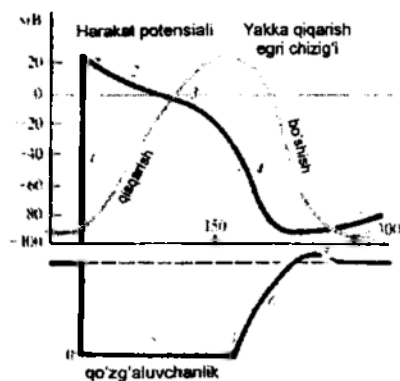
Yurakning ishchi miokardida (bo'lmacha va qorincha) tinchlik potentsiali nisbatan bir xilda ushlab turiladi. Yurak ritmini yetakchisi vazifasini bajaruvchi sinoatrial tugun sohasida, sekin spontan diastolik depolyarizatsiya kuzatiladi. Depolyarizatsiya kritik darajasiga yetgach (taxminan -50 md) yangi XP yuzaga chiqadi. Shu mehanizm hisobiga yurak muskullari avtomatik qisqarish xossasiga ega. Bu XP hujayralar boshqa xususiyatlariga ham ega: 1 – XP unchalik yuqori emas 2 – sekin repolyarizatsiya davri (2 davr) asta-sekin tez repolyarizatsiya davriga (3-davr) o'tadi; 3 membrana potentsiali 60 mv ga yetadi.

Yurakning o'tkazuvchi tizimi. Oddiy holatda yurak ritmini yetakchisi vazifasini sinoatrial (sinus, sinoatrial, Keyt-Flek) tugun bajaradi. Tinch holatda bu tugunda vujudga keladigan impulslar soni 60–80 taga teng. Qo'zg'alishlar sinoatrial tugundan bo'lmachalarning ishchi miokardiga tarqaladi. Baxman totalari qo'zg'alishni o'ng va chap bo'lmachalar miokardiga tarqalishini ta'minlaydi. Sinoatrial tugun yurak ritmini boshqaruvchi tugundir. Bo'lmachalarda qo'zg'alishlarni tarqalish tezligi 1 m/s ga teng.

Qo'zg'alishlar, avvalo sinoatrial tugunda hosil bo'lishini turli usullar bilan isbotlash mumkin. Gaskel tajribada shu tugunni sovitish yoki isitish yo'li bilan qo'zg'alish birinchi shu yerda hosil bo'lishini isbotladi. Eng ishonchli usul, ya'ni ingichka elektrod yordamida elektroaryaziologik yo'l bilan elektr potentsiallarini yozib olish usuli bilan ham isbotlangan. Elektrik potentsiallar shu sohada birinchi paydo bo'lar ekan, ularni soni yurak ritmi bilan bir xilligi isbotlangan.

Oddiy holatda o'tkazuvchi tizimning quyi qismlari avtomatiya xossalari sinoatrial tugunidan kelayotgan impulslar hisobiga yashirin holda turadi. Agar biror sababga ko'ra, sinus tuguni sohasi zararlangan, atriioventrikulyar (Ashoff-Tovar) tugun boshqaruvchilik vazifasini o'z zimmasiga oladi. Bu tugunlarda impulslar soni bir minutda 40–50 tani tashkil qiladi. Qo'zg'alishlar sinus tugunidan atriioventrikulyar tugunga o'tayotganda, 0,04–0,06 s davom etuvchi atriioventrikulyar ushlanib qolish deb nomlanuvchi holat kelib chiqadi. Atriioventrikulyar ushlanib qolishning sababi shuki, sinus tuguni tolalari atriioventrikulyar tugun bilan o'zaro tutashmaydi, balki ishchi miokard orqali bog'langan. Ishchi miokard orqali qo'zg'alishlarni o'tish tezligi nisbatan pastroq. Bu esa bo'lmacha va qorinchalarni ketma-ket qisqarishini ta'minlaydi. Ayrim sabablarga ko'ra, ikkinchi tartibdagi avtomatiya markazi ham ishdan chiqsa, u holda boshqaruvchilik vazifasini Gis tutami bajara boshladi. Gis tutamida qo'zg'alishlar soni minutiga 30–40 tani tashkil qiladi. Agarda Gis tutami ham ishlamay qo'ysa, u holda ritm yetakchilik vazifasi Purkine tolalari zimmasiga tushadi. Bu holda yurak ishlash ritmi taxminan minutiga 20 tani tashkil etadi.

Qorinchalar va bo'lmachalar muskul tolalari orqali qo'zg'alishni o'tish tezligi 0,9–1 m/s tashkil etadi, bo'lmacha va qorincha orasidagi tugun tolalarida esa 0,05, Purkine tolalarida esa 3 m/s ga teng. Purkine tolalarida qo'zg'alishni tez o'tishi qorinchalarni bir vaqtda tez qo'zg'alishini ta'minlaydi. Qorinchalarni to'liq qamrab olish vaqti 10–10 ms ga teng.



59-rasm. Qorinchalar miokardi qo'zg'alish vaqtida qo'zg'aluvchanligining o'zgarishi.

1. Depolyarizatsiya davri; 2. Boshlangich tez repolyarizatsiya davri; 3. Sekin repolyarizatsiya, yassi davri (plato); 4. Tez repolyarizatsiya davri; 5. Mutlaq refrakter davri; 6. Nisbiy refrakter davri; 7. Supernormal davri.

Shunday qilib, yurakning o'tkazuvchi tizimi bir qancha fiziologik afzalliklarni keltirib chiqaradi: 1. Impulslarni ritmik hosil qilishning (XP); 2. Bo'lmacha va qorinchalarni ketma-ket qisqarishini; 3.

Qorincha miokordini bir vaqtda qo'zg'alishini ta'minlaydi.

Miokardning refrakterlik davri va extrasistola. Yurak miotsitlarini harakat potentsiali 0,3 s davom etadi. Bu skelet muskullari XP dan 150 marta davomliroqdir. XP rivojlanayotganda, hujayra keyingi ta'sirlarni qabul qilmaydi, qo'zg'almaydi ya'ni refrakter davrda bo'ladi. Uning refrakterlik davri skelet muskullari refrakterlik davridan 100 baravar uzoq davom etadi. Bu xususiyat yurakni a'zo sifatida bajaradigan vazifasi uchun juda zarur. XP vaqtida boshqa kelgan ta'sirotlarga umuman javob bermaydi. Bu esa yurakni ritmik qisqarishlari uchun juda muhim

(tetanik qisqarishlardan mahrum). Yurak muskuli XP fazalari bilan qo'zg'aluvchanligi fazalari orasidagi bog'liqlik 59-rasmda ko'rsatilgan.

Ishlab turgan yurakka uning qisqarishlarini turli davrlarida ta'sir berilsa, har xil javob olish mumkin. Agar bu ta'sirotda sistola vaqtida, ya'ni mutlaq refrakter davrida berilsa, ta'sirotda qancha kuchli bo'lishiga qaramay javob qaytarmaydi. Refrakterlik davri sistola davri bilan bir xil davom etadi.

Musku bo'shasha boshlasa qo'zg'aluvchanlik tiklana boshlaydi va nisbiy refrakterlik davri boshlanadi. Yurak muskullarining XP 0,3 sek davom etadi. Mutlaq refrakterlik davri 0,27 sek davom etadi. Nisbiy refrakterlik davri esa 0,03 sek ga teng. Bu davrda kuchli ta'sir berilsa yurak muskuli javob qaytara oladi. Juda qisqa vaqt qo'zg'aluvchanlikning supernormal davri davom etadi, bu davrda bo'sag'a osti kuchi bilan ta'sir etilsa ham, musku qisqarish bilan javob beradi.

Miokard bo'shashgan (diastola) davrda navbatdan tashqari ta'sirotda berilsa, yurak barvaqt navbatdan tashqari qisqaradi bu holat *ekstrasistola* deb ataladi. Ekstrasistema mavjudligi, uni harakteri to'g'risidagi ma'lumotlarni EKGni yozib olish yo'li bilan aniqlash mumkin.

Elektrokardiografiya. Ishlayotgan yurakning bioelektrik potentsiallarini yozib olib, yurak muskullarini tekshirish usuli. Normal sharoitda yurakning bo'lmacha va qorinchalari ketma-ket qo'zg'alib turadi, natijada yurakning qo'zg'algan va qo'zg'almagan qismida potentsiallar farqi hosil bo'ladi, yurak elektr toki manbayi bo'lib qoladi. Tana to'qimalari elektr o'tkazuvchanlik xossasiga ega bo'lgani uchun yurakning elektr tokini tana yuzasidan maxsus asboblarda yordamida yozib olish mumkin.

Yurak sikli vaqtida yurakning elektr maydonini ikki nuqtasida potentsiallar farqini yozib oluvchi egri chiziqqa – elektrokardiogramma (EKG) deyiladi, tekshirish usuli esa elektrokardiografiya deyiladi.

EKG birinchi 1887 yil A.D. Uoller tomonidan yozib olingan bo'lib, keng qo'llanilmagan. V. Eyntxoven, A.F. Samoylov, T. Lyuis, V.F. Zelenin va boshqalar (1903 y) joriy etgan usul keng ko'lamda qo'llanilmoqda.

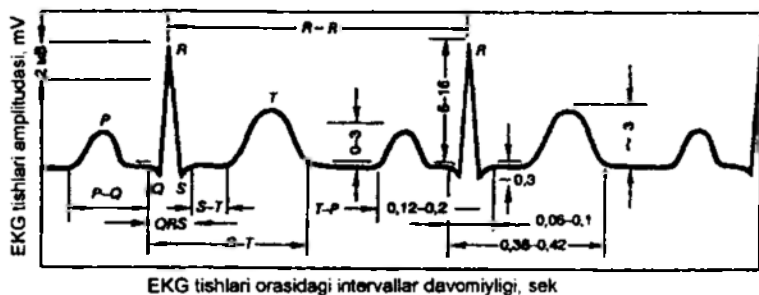
EKG diagnostik usul bo'lib tibbiyotda keng qo'llaniladi, bu usul yurak faoliyatida bir qator buzilishlar harakterini aniqlashda keng qo'llanilmoqda.

Hozirgi vaqtda EKGni qayd qilish uchun maxsus pribor elektrokardiograflar, elektron kuchaytirgich va ossilograflar qo'llanilmoqda. Qayd qilingan egri chiziq harakatlanayotgan qog'ozga chizilib boriladi. EKG yozib olishni yangi-yangi takomillashgan usullari kashf qilinmoqda. Jismoniy ish vaqtida masofadan turib yozib olish, radioaloqa orqali EKG teleelektrokardiografga uzatiladi. Xuddi shu yo'llar bilan kosmonavtlar, akvalanglar, alpinistlar va sportchilarda yozib olish mumkin. Yurak ko'krak qafasida simmetrik ravishda yotmaganligi va odam gavdasi o'ziga xos shaklda bo'lganligi sababli yurakning qo'zg'algan (-) va qo'zg'almagan (+) sohalarida elektr kuch chiziqlari butun tana yuzasida bir tekis taqsimlanmaydi. Shuning uchun EKGni yozib olishda potentsiallar qo'l-oyoqlardan va ko'krak qafasining ma'lum nuqtalaridan olinadi. Ko'p hollarda Eyntxoven kashf qilgan standart ulash usullari qo'llaniladi: I ulash usuli: o'ng qo'l, chap qo'l; II ulash

usuli: o'ng qo'l, chap oyoq; III ulash usuli: chap qo'l, chap oyoq. Bu ulash usulida har ikkala elektrodlar aktiv hisoblanadi.

Bundan tashqari, yana Goldberg taklif qilgan uchta unipolyar kuchaytirilgan usul yordamida: AVR, AVL, AVF, ya'ni aktiv elektrod o'ng qo'lga, chap qo'lga va chap oyoqqa ulanadi. Bularga qo'shimcha ravishda Vilson taklif qilgan ko'krak qafasining oltita nuqtasidan biriga aktiv elektrod o'rnatilib, ikkala qo'l va chap oyoqqa qo'yilgan elektrodlar passiv elektrod vazifasini o'taydi. Bu usul unipolyar usul bo'lib, lotin alifbosi V xarfı bilan belgilanadi. ($V_1, V_2, V_3, V_4, V_5, V_6$).

Normal EKG da 5 ta – 3 ta musbat va 2 ta manfiy tishlar tafovut qilinadi. Bu tishlar yurakdagi qo'zg'alishlarning tarqalishini o'zida aks ettiradi. Tishlar qo'zg'algan va qo'zg'alman joylar orasidagi potentsiallar farqini o'zida aks ettiradi. Yozib olingan to'g'ri chiziq *izopotensial chiziq* deb atalib, qo'zg'algan sohalar orasida potentsiallar farqi yo'qligini yoki qo'zgalish shu sohani to'liqligicha qamrab olganligini anglatadi. Tishlar lotin harflari bilan belgilanadi: P, Q, R, S, T tishlar oralig'i *segmentlar* deb ataladi. Tishlar va segmentlar yig'indisi esa *interval* deb ataladi. Uchta yirik tishlar, ya'ni P, R, T yuqoriga yo'nalgan bo'lib, musbat tishlar deyiladi, ikkita kichik tish Q, S lar esa pastga yo'nalgan bo'lib, manfiy tishlar deyiladi va izochiziqdan pastda joylashadi.



60-rasm. EKG chizmasi.

R tish chap va o'ng bo'lmachalar qo'zg'algandagi potentsiallarning algebratik yig'indisidir. Uning davomiyligi 0,1 sek ga teng. Voltaji esa 0–3 mv ga teng. RQ segmenti qo'zg'alishlarni atrio-ventrikulyar tugunga o'tayotganligini anglatib, izochiziqda 0,12–0,2 sek davom etadi.

Q, R, S, T kompleksi qorinchalar miokardida qo'zg'alishlar paydo bo'lgani va tarqalganligini anglatadi. Shuning uchun ham *qorinchalar kompleksi* deb ataladi.

Qorinchalarning qo'zg'alishi, qorinchalararo to'siqning yurak uchi, o'ng so'rg'ichsimon muskul va qorinchalar ichki yuzasining depolyarizatsiyasi EKG da pastga yo'nalgan Q tish bilan belgilanadi, voltaji 0–0,3 mv. R tishlar EKG da eng yuqori tish hisoblanib, yurak asosi va qorinchalar tashqi yuzasining qo'zg'alganligini anglatadi va voltaji 0,6–1,6 mv ga teng.

S tish qorinchalar miokardini qo'zg'alishlar to'liqligiga qamrab olganligini anglatadi, endi yurakning barcha qismi elektromanfiy bo'lib qoldi. Voltaji 0,25–0,14 mv ga teng. ST segmenti har ikkala qorincha qo'zg'alganligi tufayli qorinchalar orasida potentsiallar farqi yo'qligini anglatadi va izochiziqli yotadi. T tish miokardning repolyarizatsiyasini ko'rsatadi. Bu tish EKG da eng ko'p o'zgaruvchi qismi hisoblanadi va uning voltaji 0,25–0,6 mv ga teng. T tish va keyingi R tish oralig'ida izochiziqli chizilib, yurak 70 marta qisqarganda 0,4 s davom etadi. T R segmenti yurak tinch turgan umumiy pauza va diastola vaqtiga to'g'ri keladi. Q, R, S, T kompleks davomiyligi 0,40 sekga to'g'ri keladi (0,36–0,44 s).

EKG yurak o'tkazuvchi tizimida o'zgarishlar birligini ko'rsatib beradi. Masalan, P, Q interval ko'rsatkichi bo'yicha bo'lmachalardan qorinchalarga qo'zg'alishlar normal tezlikda o'tayotganligini ko'rsatadi. Q R S kompleksi esa qorinchalar miokardida qo'zg'alishlar qamrab olish tezligini ko'rsatadi va 0,06–0,1 sek davom etadi.

Yurak faoliyati ritmining o'zgarishi. EKG – yurak ritmining o'zgarishini mukammal analiz qilishga imkon beruvchi parametrlardan biri hisoblanadi. Normal yurak qisqarishlari minutiga 60–80 ta ga teng. Ammo siyrakroq ritm – bradikardiya (40–50 ta), tez – ritm taxikardiya (90–100 ta va 150 tagacha yetishi mumkin) ham ko'p uchraydi. Bradikardiya sport bilan muntazam shug'ullanuvchilarda tinch hollarda uchraydi. Taxikardiya esa jismoniy ish vaqtida, hissiy qo'zg'alishlar vaqtida uchraydi. Yoshlarda yurak ritmi nafasiga qarab o'zgarib turadi. Bu hodisani *nafas aritmiyasi* deb ataladi. Bunda har bir nafas chiqarishning oxirida navbatdigi nafas olishning boshlarida yurak siyrakroq uradi.

Yurakning qon haydash vazifasi. Yurak miokardi sinxron, doimiy qisqarib turishi hisobiga tomirlar tizimiga qonni haydab beradi. Miokardning qisqarishi uni bo'shliqlarida bosimning ortishini ta'minlab, qonni haydaydi. Har ikkala bo'lmachalar teng qisqaradi. Qisqarishlar tugagandan so'ng, qorinchalar ham bir vaqtda qisqaradi. Bo'lmachalarning qisqarishi kovak venalari sohasidan boshlanadi. Shundan so'ng uning yuqori qismi qisiladi, natijada qon bir yo'nalishda bo'lmacha va qorinchalar orasidagi teshik orqali qorinchalarga o'tadi. Teshikchalarda klapan bo'lib, ular sistola vaqtida tavaqali klapanlar yopilib qonni qaytib o'tishiga to'sinlik qiladi. Klapanlarning pay iplari bo'lib, ular klapani bo'lmachalar tomoniga ochilishiga to'sinlik qiladi. Chap qorincha va bo'lmachalar orasida ikki tavaqali (mitral), o'ng qorincha va bo'lmacha oralig'ida uch tavaqali klapanlar bor.

Qorinchalar muskullarining qisqarishi natijasida bosim orta boshlaydi. Chap qorinchadan aortaga, o'ng qorinchadan o'pka arteriyalariga qonni haydab beradi.

Aorta va o'pka arteriyalarining boshlangan joylarida yarimoysimon klapanlar bor. Diastola vaqtida qonni orqaga qaytishiga yo'l qo'ymaydi.

Qorinchalar va bo'lmachalar diastolasi vaqtida, bu qismlarda bosim nolga teng bo'ladi. Natijada qon venalardan bo'lmachalarga, undan so'ng qorinchalarga o'tadi.

Yurakning qon bilan to'lishi. Yurakka qonning qaytib kelishi bir necha omillarga bog'liq. Ulardan birinchisi, yurakning oldingi qisqargan vaqtdagi qoldiq kuchi.

Ikkinchidan, skelet muskullarining qisqarishi va bunda tana va qo'l-oyoqlarning vena tomirlarini qisishi.

Uchinchidan, vena qon-tomirlarida klapanlar mavjudligi. Klapanlar qonni faqat bir tomonga, ya'ni yurakka yo'naltirib boradi.

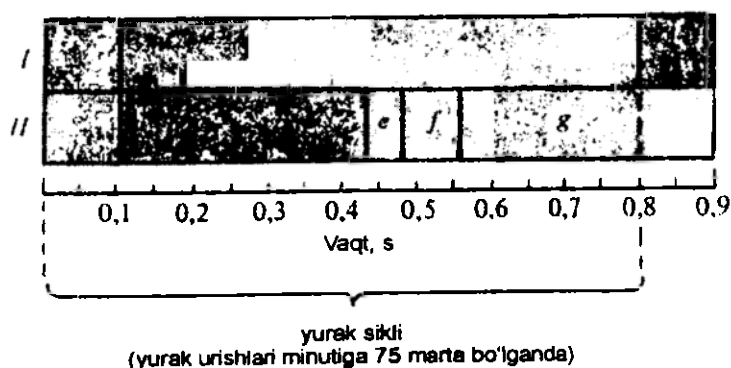
To'rtinchidan, ko'krak qafasini so'rib olish xususiyati bilan bog'liq. Ko'krak qafasi germetik kamera bo'lib, nafas olganda o'pkaning elastik tortishish kuchi manfiy bosim hosil qiladi. Nafas olganda ko'krak qafasining ko'tarilishi va diafragmasining pastga tushishi, shu bo'shliqni kattalashtiradi. Ko'krak qafasi a'zolari va asosan kovak venalar cho'ziluvchan bo'lganligi uchun, u yerda va bo'lmachalarda bosim manfiy bo'lib qoladi. Shu omillar hisobiga qon yurakka oqadi.

Yurak sikli bosqichlari. Qonni uzluksiz harakatini yurakning to'xtovsiz ritmik qisqarishi va qon-tomirlardagi bosimlar farqi ta'minlaydi. Yurak muskullarining qisqarishi *sistola*, bo'shashini *diastola* deb ataladi.

Bo'lmachalar sistolasi natijasida qon qorinchalarga haydaladi, diastolasida esa qon venalardan tushadi. Qorinchalarning har bir sistolasida qon chap qorinchalardan aortaga, o'ng qorinchadan o'pka arteriyalariga haydab chiqariladi. Diastola vaqtida esa, bo'lmachalardan kelayotgan qon hisobiga to'ladi. Normal holatda sistola va diastola bir-biriga muvofiq sodir bo'ladi. Yurak muskullarini bir marta qisqarishi va so'ngra bo'shashishi *yurak sikli* deb ataladi. Agar yurak bir minutda 75 marta qisqarib bo'shashsa, uning davomiyligi 0,8 sek ni tashkil qiladi. Yurak sikli quyidagi bosqichlarni o'z ichiga oladi: bo'lmachalar sistolasi, qorinchalar sistolasi, umumiy pauza (diastola).

Har bir siklning boshlanishi bo'lmachalar sistolasi bo'lib 0,1 sek davom etadi

Sistola davri ichida bo'lmachalarda bosim ortadi. O'ng bo'lmachada 4–5 mm sm ust, chap bo'lmachada 5–7 mm sim ust teng bo'lib, qonni qorinchalarga haydaydi. Qorinchalar bu vaqtda bo'shashgan bo'lib, atrivenrikulyar klapanlar ochiq, qon erkin holda qorinchalarga o'tadi. Bo'lmachalar qisqarganda, qon vena tomirlariga qaytib o'tmaydi. Sistolaning boshlanishida vena tomirlarining halqasimon muskullari qisqarib, uni yopib qo'yadi.



61-rasm. Yurak sikli va davrlari.

I. Bo'lmachalar; II. Qorinchalar, shtrix bilan belgilangan ustun sistola, bo'yalmagan diastola; a) asinxron qisqarish b) izometrik qisqarish (a+b taranglashish fazasi), d) xaydash fazasi, e) protodiastolik davr f) izometrik bo'shashish davri, g) qorinchalarni qon bilan to'lish davri.

Bo'lmachalar sistolasi tugagach qorinchalar sistolasi boshlanganda bo'lmachalar bo'shashgan holda bo'ladi. Har ikkala qorinchalar sistolasi bir vaqtda boshlanadi.

Qorinchalar sistolasi ularning muskullarini asinxron qisqarishi bilan boshlanadi. Uning davomiyligi 0,05 sek ga teng. Qisqarish to'liqini miokard bo'ylab asta-sekin tarqalib, qorinchalarning hamma tolalariga birdan yoyilmaydi. Qorinchalarning shakli o'zgaradi, ichidagi bosim o'zgarmaydi. Qorinchalardagi barcha muskullar qisqarishga kirishgach, qorinchalar bo'shlig'ida bosim orta boshlaydi, atriventrikulyar klapan yopiladi. Bu davrda yarim oy klapanlar ham berk bo'ladi, chunki qorinchalardagi bosim aorta va o'pka arteriyasidagi bosimga qaraganda hali past bo'ladi. Bu davrni *izometrik qisqarish vaqti* deb ataladi va 0,03 sek davom etadi. Asinxron va izometrik qisqarish davri birgalikda qorinchalarning taranglashish davrini hosil qiladi (0,08 sek davom etadi).

Izometrik qisqarish davrida atrio-ventrikulyar klapanlar yopiladi. Natijada bo'lmachalarda bosim ortadi. Qorinchalarda ham bosim tez orta boradi chap qorinchada 70–90 mm sm ust, o'ng qorinchada esa 15–20 mm sm ust ga yetadi.

Tavaqali va yarim oy klapanlar yopiq holda bo'lganligi uchun qorinchalardagi qon hajmi o'zgarmaydi. Miokard tolalarining uzunligi o'zgarmagan holda tarangligi ortadi. Qorinchalarda bosim orta boradi. Chap korincha dumaloq shaklga kirib, ko'krak qafasiga kuch bilan uriladi. Shu vaqtda V qovurg'a sohasida o'rta o'mrov chizig'idan 1 sm ichkarida yurak turtkisini hosil qiladi.

Taranglashish davrining oxirida bosim o'ng qorinchada 25 mm sm ust, chap qorinchada 120 mm sm ust gacha ko'tariladi, aorta va o'pka arteriyalaridagi bosimda yuqori bo'lib qoladi. Yarimoysimon klapanlar ochilib, qon shu tomirlarga qarab harakat qiladi. Qonni haydash boshlanadi, u 0,25 sek davom etadi. Qonni haydash davri ikki bosqichni o'z ichiga oladi: tez haydash (0,12 sek) va sekin haydash (0,13 sek). Bu davrda qorinchalarda bosim orta boshlaydi: chap qorinchada 120–130 mm sm ust, o'ng qorinchada 25–30 mm sm ust gacha. Qorinchalar muskullarining qisqarishi, atriventrikulyar klapanlarning yopilishi, paysimon iplarning taranglanishi o'ziga xos tovushlarni hosil qiladi va bu tovushlar *sistolik ton* deyiladi.

Qonni sekin haydash bosqichining oxirida qorinchalar miokardi bo'shasha boshlaydi va qorinchalar diastolasi boshlanadi. Qorinchalar diastolasining davomiyligi 0,47 sek ga teng. Qorinchalar miokardi bo'shasha boshlagach, u yerda bosim asta-sekin tusha boshlaydi, natijada yarim oysimon klapanlar berkilib, qonni o'pka arteriyasi va aortadan qorinchalarga qaytishiga to'sqinlik qiladi. Bu vaqtda yurakning ikkinchi toni hosil bo'ladi (diastolik ton).

Qorinchalar miokardi bo'shasha boshlashi va yarimoysimon klapanlarni yopilishigacha ketgan vaqtni *protodiastolik davri* deb ataladi. Bu davr 0,04 sek davom etadi. Yarimoysimon klapanlar yopilgandan so'ng, qorinchalarda bosim

pasayaveradi. Tavaqli klapanlar hali berk. Qorinchalarda qolgan qon hajmi o'zgarmaydi. Miokard tolalari uzunligi o'zgarmaydi. Shuning uchun ham bu davr izometrik bo'shashish davri deb ataladi va 0,08 sek davom etadi. Bu davr oxirida bosim qorinchalarda bo'lmachalardagidan pasayadi va natijada atrio-ventrikulyar klapanlar ochilib, qon bo'lmachalardan qorinchalarga o'ta boshlaydi. Bu davrni qorinchalarni qon bilan to'lish davri deb ataladi va 0,25 sek davom etadi. U o'z navbatida tez to'lish bosqichi (0,09sek), sekin to'lish bosqichlariga (0,16 sek) bo'linadi.

Qorinchalarga qonni tez tushishi natijasida, uning devorlari tebranadi. Natijada yurakning III toni hosil bo'ladi. Uchinchi tonni oddiy holda steteskop yoki fonedoskop yordamida eshitib bo'lmaydi. Qonni sekin to'lish davri oxirida bo'lmachalar sistolasi sodir bo'ladi. Bo'lmachalar qorinchalarga qo'shimcha qon haydaydi. Bu davrni *presistolik* (sistoladan oldingi) *davr* deb ataladi. Uning davomiyligi 0,1 sek ga teng.

Bo'lmachalar sistolasi natijasida qorinchalarga qo'shimcha qon tushishi yurakning IV tonini hosil qiladi, oddiy holatda I va II tonlarni eshitsa bo'ladi, III va IV tonlarni esa grafik tarzda, qayd qilish usuli yordamida aniqlash mumkin. Qorinchalar siklini ayrim davrlarini quyidagicha ko'rsatish mumkin:

Yurak faoliyatining asosiy ko'rsatkichlari. Qonning minutlik hajmi. Yurakdan bir minut davomida haydab chiqarilgan qon miqdoriga *qonning minutlik hajmi* deb ataladi. Inson tinch turganda yuragi 70–75 marta ursa, qonning minutlik hajmi 4–5 l ni tashkil etadi. Bir kecha kunduzda 10 tonna, bir yilda 4000 tonna, umr mobaynida esa o'rta 300000 tonna qonni haydab chiqarar ekan. Qonning minutlik hajmini yurak urishlari soniga bo'linsa, yurakning *sistolik hajmi* kelib chiqadi. Odam tinch turganda sistolik hajm 65–70 ml ga teng. Shuni aytib o'tish kerakki, sistola vaqtida qorinchalardan qonning taxminan yarmi haydab chiqariladi. Qolgan qon esa rezerv hajm bo'lib, yurak qisqarishlari tezlashganda ehtiyojga qarab ortadi.

Yurak sikli va bosqichlari

Qorinchalar sistolasi 0,33	Taranglashish davri 0,08 sek	Asinxron qisqarish bosqichi 0,05 sek
		izometrik qisqarish bosqichi 0,03 sek
	Qonni haydash davri 0,25 sek	Tez haydash bosqichi 0,12 sek
		sekin haydash bosqichi 0,13 sek
Qorinchalar diastolasi 0,47 sek	Protodiastolik davri – 0,04 sek Izometrik bo'shashish davr – 0,08	
	Qorinchalarning qon bilan to'lish davri – 0,25 sek	Tez to'lish bosqichi – 0,09 sek
		sekin to'lish bosqichi – 0,16 sek
	Bo'lmachalar sistolasi natijasida qorinchalarning to'lish davri – presistola - 0,1 sek	

Yurak indeksi degan ibora ham qo'llaniladi. Yurakning minutlik hajmining (l/min) tana yuzasiga (m^2) nisbati *yurak indeksi* deb ataladi. Uning ko'rsatkichlari erkaklar uchun 3l/min. m^2 ga teng.

Yurakning minutlik hajmini Fik (1870 y) usuli yordamida aniqlash mumkin. Bu usul aniq usullardan biri bo'lishiga qaramay, ma'lum noqulayliklarga ega bo'lganligi uchun boshqa usullar ham qo'llaniladi. Aylanib yurgan qon miqdori 70 kg og'irlikka ega bo'lgan erkaklarda 70–80 ml ni tashkil qiladi (75–80 ml/kg), ayollarda esa sal ozroq (70 ml/kg). Bu ko'rsatkich jinsga, yoshga, tana tuzilishiga, hayot kechirish tarziga, jismoniy chiniqqanlikka va jismoniy rivojlanganlikka karab 50-dan 80 ml/kg gacha bo'lishi mumkin. Aylanib yurgan qon shartli ravishda ikkiga bo'linadi: muayyan paytda aylanib yuruvchi va sirkulyatsiyada qatnashmaydigan, ya'ni depolardagi (taloq, jigar, buyrak, o'pka va boshqa) qon.

Gemodinamik holat o'zgarganda depodagi qon, aylanishga chiqib, almashinib turadi. Qon depolaridagi qon miqdori aylanib yurgan qon miqdoridan ikki baravar ko'p deb hisoblanadi.

Yurak faoliyatining mexanik va tovush hodisalari. Yurak o'z ishi faoliyati davomida mexanik va tovush hodisalari hosil qilishi mumkin. Bu hodisalarni qayd qilish usullari yordamida yurak faoliyati to'g'risida tushunchaga ega bo'lishimiz mumkin. U qovurg'alar sohasida chap tomondan o'rta o'mrov chizig'idan 1 sm ichkarida, yurak qisqargan vaqtda yurak turtkisini aniqlash mumkin. Yurak turtkisini paypaslash usuli yordamida aniqlanadi. Ba'zi hollarda uni ko'z bilan kuzatish ham mumkin. Qorinchalar qisqarganda yurak, ellips shakldan sharsimon shaklga o'tadi. Uning uzunasiga o'lchovi kichrayib, ko'ndalang o'lchovi kattalashadi. Qattiqlashgan yurakning chap qorinchasi ko'krak qafasining ichki yuzasiga uriladi. Diastola vaqtida diafragma tomonga osilib turgan yurak uchi, sistolada ko'tarilib, ko'krak qafasining oldingi devoriga uriladi. Bularning hammasi yurak turtkisini hosil qiladi.

Yurak faoliyatini mexanik aktivlashuvini aniqlash uchun ko'plab maxsus usullar qo'llaniladi.

Kinetokardiografiya – yurakning mexanik faoliyati natijasida, ko'krak qafasini past chastotali tebranishlarini qayd qilish usuli. Buning uchun maxsus uzatkichlardan foydalaniladi. Ular mexanik tebranishlarni elektrik tebranishlarga aylantirib beradi. Kinetokardiografiya bir vaqtning o'zida chap va o'ng qorinchalarni yurak sikli vaqtida davr jarayonlarni o'rganadigan usul hisoblanadi.

Elektrokimokardiografiya – rentgen apparati yordamida yurak ko'lankalari harakatini qayd qilish usuli. Apparat ekrani yurak chegaralari sohasiga bo'lmacha, qorincha yoki aortaga fotoelement qo'yilib, ositsildograf bilan ulab qo'yiladi. Yurak harakatlanganda fotoelementning yorug'ligi o'zgarib, ossilografda egri chiziq yozib olinadi. Shu yo'l bilan yurak bo'limlarini qisqarishi va bo'shashishi uzluksiz yozib olinadi.

Ballistokardiografiya. Qorinchalardan qon shiddat bilan otilib chiqishi va uni yirik qon-tomirlar bo'ylab harakati, tananing tebranishiga olib keladi. Go'yoki

tubdan o'q otilganda, o'qning oldinga harakati, qurolni esa orqaga siljishini eslatadi (ballisto – o'qning otilishi). Ballistokardiografiya usuli bilan yozib olingan egri chiziq o'ziga xos bo'lib, yurak faoliyati bilan bog'liq. BKG yozib olish bir necha usullari qo'llaniladi.

Dinamokardiografiya. Yurak faoliyatining mexanik o'zgarishlarini yozib olish usullaridan biri bo'lib hisoblanadi. Bu usulni Ye.B. Babskiy hamkasblari bilan ishlab chiqqan. Yurakning ko'krak qafasidagi harakati va qonni qon-tomirlarda siljishi natijasida, odam yotgan joyda nisbatan ko'krak qafasi og'irlik markazini o'zgarishini yozib olish usuli. Tekshiriluvchi maxsus uzatkich o'rnatilgan stolga yotqiziladi. Uzatkich mexanik tebranishlarni elektrik tebranishlarga aylantirib beradi. Uzatkich tekshiriluvchining ko'krak qafasi ostiga o'rnatiladi. Tana og'irlik markazining o'zgarishi maxsus egri chiziqlarda ifodalanadi va yurak siklining barcha fazalarini aks ettiradi. Bo'lmachalar sistolasi, qorinchalar taranglashish davri va qonni haydashi, protodiastolik davr, qorinchalarning bo'shashishi va qon bilan to'lish davrlarini ifodalaydi.

Exokardiografiya (Exo KG) Ultra tovush yordamida yurakning mexanik faoliyati va tuzilishini qayd qilish usuli. Bunda ultra tovush, yuqori chastotali (2,25–3 m Gs gacha) shaklida odam tanasi orqali o'tib, asbob yordamida qabul qilinadi. Exosignal ossillograf ekranida ko'rinadi yoki fotoplenkaga yozib olinadi. Yurak sikli fazalarida uning mexanik aktivligini baholash uchun ExoKG doimo EKG bilan bir vaqtda yozib olinadi.

Yurak ishlagan vaqtda har xil tovushlar hosil bo'ladi, bu tovushlarni *yurak tonlari* deb ataladi. Auskultatsiya usuli bilan ko'krak qafasining chap tomonidan 2 ta tonni eshitish mumkin. I ton (sistolik) va II ton (diastolik). Bu tonlarning hosil bo'lish mexanizmlari yuqorida aytib o'tildi. Tonlarni eshitishda bir- biridan farqi shuki: birinchi ton sistola vaqtida hosil bo'ladi, ikkinchi ton diastolaning boshlanishida hosil bo'ladi. Birinchi ton bo'g'iqroq eshitiladi, lekin davomiyroq, ikkinchi ton esa jarangli lekin qisqa davom etadi. Birinchi ton bilan ikkinchi ton orasidagi pauza, ikkinchi ton bilan keyigi birinchi ton orasidagi pauzadan qisqaroq bo'ladi.

Elektron apparatlarni qo'llash yordamida yurak tonlarini o'rganish yanada osonlashadi. Buning uchun ko'krak qafasini yurak joylashgan sohasiga kuchaytirgichlarga ulangan maxsus mikrofon ulab qo'yilsa, yurak tonlarini qayd qilish mumkin bo'ladi. Yozib olingan egri chiziq *fonokardiogramma* deb ataladi. Usulni o'zi esa *fonokardiografiya* (FKG) deb ataladi. FKG da va 1 va 2 tondan tashqari yana 3 va 4 tonlarni ham yozib olish mumkin. (rasm).

Yurak faoliyatining boshqarish mexanizmlari. Organizmni o'zgaruvchan tabiatiga moslashuvi yurak faoliyatida o'zgarishlarni keltirib chiqaradi va u bir qator boshqaruv mexanizmlar hisobiga amalga oshiriladi. Bu mexanizmlarning bir qismi yurakning o'zida joylashgan - yurak ichi, intrakardial boshqarilish mexanizmlari. Bularga: hujayra ichi boshqarish mexanizmlari, hujayralararo boshqarish mexanizmlari va yurak ichi periferik reflekslari kiradi. Ikkinchi guruh boshqarish mexanizmlariga esa yurakdan tashqari (ekstrakardial) mexanizmlar kiradi. Bularga: nerv va gumoral boshqaruv mexanizmlar kiradi.

Yurak ichi boshqaruv mexanizmlari. Hujayra ichi boshqaruv mexanizmlari: Elektron mikroskop yordamida yurak muskullari tekshirib ko'rilganda ular alohida miotsitlardan tashkil topganligi va bir biri bilan ko'ndalang disklar bilan bog'langanligi aniqlangan. Har bir miotsitda oqsil sintezini boshqaruvchi mexanizmlar bo'lib, uni tuzilishi va vazifasini saqlab turadi. Oqsillar sintezi autoregulyator yo'l bilan boshqariladi.

Yurak zo'riqish ish bilan ishlasa (doimiy jismoniy ish yoki mashq) miokardning qisqartiruvchi va tuzilishini ta'minlovchi oqsillar sintezi kuchayadi. Bu esa miokardning *ishchi (fiziologik) gipertrafiyasi* deb ataladi.

Yurak muskullarining qisqaruvchanligi, tolalarining tuzilishiga va tolalarning uzunligi hamda sarkomerning tarangligiga bog'liq. Yurak miokardining qisqarish kuchi o'z-o'zini boshqaruvchi ikki mexanizmga bog'liq holda amalga oshadi: geterometrik va gomeometrik yo'llar bilan. Yurak muskuli tolalarining qisqarish kuchi, ularning qisqara boshlashdan oldingi uzunligiga bog'liq. Bu bog'lanishni O. Frank va Ye. Starling ta'riflab berganlar va bu holat «*Yurak qonuni*» yoki «*Frank-Starling qonuni*» deb ataladi. Yurak miotsitlari diastola vaqtida qanchalik ko'p cho'zilsa, yurakka shuncha ko'p qon keladi. Har bir miofibrillalar ichidagi aktin iplari miozin iplaridan ko'proq surilib uzoqlashadi, o'z navbatida qo'shimcha ko'priklarcha soni ortadi va yurakning qisqarish kuchi o'shancha ortadi. Shu sabablarga ko'ra yurakka venoz tizim orqali qonga qon kelsa, shuncha miqdorda arterial tizimga chiqarib yuboriladi. Yurak faoliyatining miogen yo'l bilan shunday boshqarilishi geterometrik *boshqarilish mexanizmi* deb ataladi (muskul tolasiining uzunligini har xilligi).

Gomeometrik boshqarish mexanizmi sarkomer uzunligining o'zgarishi bilan bog'langan emas. Biologik faol moddalar (katexolaminlar)ning muskullar metabolizmiga va unda energiya ajratilishiga bevosita ta'siriga asoslangan.

Adrenalin va noradrenalin, Ca^{++} ionlarini XP vaqtida kirishini kuchaytiradi va yurak qisqarishlarini kuchaytiradi.

Chap qorinchadan qonni aortaga chiqishi qiyinlashganda, yurak qisqarishlari kuchi ma'lum chegaralargacha kuchayadi (Anrep effekti).

Hujayralararo boshqaruv mexanizmi. Miokard hujayralarini biriktirib turuvchi oraliq disklar turlicha tuzilgan. Ayrim oraliq disklar faqat mexanik vazifani, ba'zilar kardiomiotsitlarga kerakli moddalarni tashish, boshqalari esa neksuslar – qo'zg'alishlarni hujayradan hujayraga o'tkazadi. Hujayralararo munosabatlarning buzilishi yurak muskullarining asinxron qisqarishiga va yurak aritmiyalariga olib keladi. Faqat kardiomiotsitlar o'rtasidagi munosabatlar emas, balki miotsitlar va biriktiruvchi to'qima hujayralari orasidagi munosabatlar yurak faoliyati uchun katta ahamiyatga ega. Biriktiruvchi hujayralar miotsitlar uchun faqat tayanch tizilmasini emas, balki ular, miotsitlarga nisbatan trofik vazifani ham bajaradi. Bu *kreitor* munosabat deyiladi.

Yurak ichi periferik reflekslari. Yurakning o'zida periferik reflekslar mavjud. Bu reflekslarning yoyi MNSda emas, balki miokard ichidagi intramural tugunlarda ulanadi(44-rasm).

Yurak ichi boshqarishi mustaqil avtonom bo'lishiga qaramay, murakkab markaziy boshqarilish merarxiyasiga bo'y sunadi. Yurakning xususiy nerv boshqarilishi metasimpatik nerv sistemasi tomonidan amalga oshiriladi. Metasimpatik nerv sistemasi mustaqil reflektor faoliyat ko'rsatish uchun to'liq nerv elementlaridan iboratdir: sezuvchi neyron, oraliq neyron va harakatlantiruvchi neyronlar.

Yurakdagi sensor neyronlar faqat yurak ichi boshqarilish mexanizmidan ishtirok etadilar. Ularning aksonlari adashgan va simpatik nerv orqali MNS yuqori qismlariga yetadi. Yurakning metasimpatik nerv sistemasi vazifasi issiqqonli hayvonlar yuragini ko'chirib o'tkazganda (transplantatsiya) yaqqol namoyon bo'ladi. Yurakni boshqaruvchi nervlar degeneratsiyaga uchragandan so'ng ham yuragi transplantatsiya qilingan odamlarda qon aylanishi jismoniy zo'riqishda deyarli sog'lom odamlarniki singari o'zgaradi va organizm ehtiyojini qondira oladi.

G. I. Kositskiy yurak-o'pka preparatida yurak reflekslarini o'rgandi. Ajratib olingan yurakning biror bo'limi mexanoretseptorlari cho'zilsa, nafaqat shu bo'lim qisqarishlari kuchayadi, balki boshqa bo'limlar qisqarishlari ham kuchayadi.

Yurakdan tashqari boshqaruv mexanizmlari. Yurak innervatsiyasi-yurakka MNSdan simpatik va parasimpatik (adashgan nerv) nervlar orqali keluvchi impulslar hisobiga amalga oshiriladi. Bo'lmachalar va chap qorincha yakka sezuvchi nerv tolalaridan yozib olingan elektrik hodisalar shuni ko'rsatadiki, ularda yakka tipdagi mexanoretseptorlar mavjud ekan. Kuchli cho'zilishlarni A- retseptorlar, kuchsiz cho'zilishlarni esa B- retseptorlar sezar ekan. Bu ixtisoslashgan retseptorlar tolalari adashgan nerv tarkibida boradi. Bundan tashqari, yana erkin nerv oxirlari bo'lib, ular endokard ostida joylashgan bo'lib, simpatik nerv tarkibida boradi va og'riq sezgisi haqida signallar yuborib turadi. Barcha vegetativ nervlar singari, yurak nervlari ham ikki neyronlardan tarkib topgan. Simpatik nerv tizimining birinchi neyroni orqa miyaning yuqorigi beshta ko'krak segmenti yon shoxlarida joylashgan. Bu neyronlarning o'simtali bo'yin, yuqori ko'krak va asosan yulduzsimon chigal tugunlarda tutashadilar. Bu tugunlarda simpatik nervlarning ikkinchi neyroni joylashgan, o'simtali esa nafaqat miokardni, balki o'tkazuvchi tizimni ham innervatsiya qiladi.

Uzunchoq miyada adashgan nervning yadrosi joylashgan, ularning aksonlari chap va o'ng nervlar tarkibida yurakka kelib metasimpatik nerv motoneuron bilan sinapslar hosil qiladi. O'ng adashgan nerv tolalari, asosan o'ng bo'lmachaga boradi. Miokardni, koronar tomirlarni va sinus tugunini (juda ko'p) innervatsiya qiladi. Chap adashgan nerv metasimpatik nervlar orqali atrio-ventrikulyar tugunda tugaydi. Agar tajribada o'ng adashgan nerv ta'sirlansa, asosan yurak urishlar soniga ta'sir etadi. Chap adashgan nerv ta'sirlansa, bo'lmacha qorincha o'tkazuvchanligiga ta'sir ko'rsatadi.

1845 yil aka-uka E. va G. Veberlar birinchi bo'lib, adashgan nervning yurakka ta'sirini ko'rsatib berishgan. Ular bu nervlar ta'sir etilganda, yurak ishi sekinlashganini va hatto diastolada butunlay to'xtab qolganligini kuzatishgan.

Adashgan nervni qirqib, periferik uchini elektr toki bilan ta'sir etilsa, yurak qisqarishlari sekinlashadi. Bu ta'sir manfiy *xronotrop effekt* deyiladi. Bir vaqtning

o'zida yurak qisqarishlari amplitudasi pasayadi. Bu hodisa *manfiy inotrop effekt* deb ataladi. Yurakda qo'zg'alishlarning o'tish tezligi kamayadi. Bu esa *manfiy dromotrop effekt* deb ataladi. Yurak muskullarining qo'zg'aluvchanligi kamayadi-bu hodisa *manfiy batmatrop effekt* deb ataladi.

Adashgan nerv uzoq vaqt ta'sirlansa, yurak qisqarishlari to'xtaydi, ta'sirot yana davom ettirilsa, yurak qisqarishlari yana asta-sekin tiklanadi. Bu hodisa yurakning *adashgan nerv ta'siridan sirpanib chiqib ketishi* deb ataladi.

Simpatik nervni yurak faoliyatiga ta'sirini birinchi bo'lib aka-uka Sionlar (1867), so'ngra I.P. Pavlov va V. Gaskell bir vaqtda o'rganganlar. Simpatik nerv ham parasimpatik nerv singari yurak faoliyatini barcha ko'rsatkichlariga ta'sir etadi. Faqat uning ta'siri qarama-qarshi yo'nalishda bo'ladi, yurak qisqarishlar soni ortadi. Bu musbat xronotrop effektdir. Qorincha va bo'lmachalar qisqarish kuchi ortadi. Musbat inotrop effekt, yurakda qo'zg'alishlari o'tishi tezlashadi, musbat dromotrop effekt yurak muskullarini qo'zg'aluvchanligi ortadi, musbat batmatrop effektlar qo'zg'atiladi.

Bir vaqtning o'zida ikkala nerv (simpatik va parasimpatik) ta'sirlansa, parasimpatik nerv ta'siri ustunlik qilib, yurak urishi sekinlashadi.

Har ikkala nervning periferik qismlarini ta'sirlaganda kelib chiqadigan o'zgarishlar asosida – biologik faol moddalar ishlab chiqarilishi turadi. Bular yordamida qo'zg'alishlar uzatiladi. Bu hodisani birinchi bo'lib 1921-yil, olim O. Levi tajribada aniqlagan. U ikki tarmoqli kanyulaga ikkita ajratib olingan baqa yuragini o'matadi. Bitta yurakning adashgan nervi periferik qismi kuchli ta'sirlanganda, yurak urishlari to'xtab qoladi. Ma'lum vaqt o'tgach, ikkinchi ajratib olingan yurak ham to'xtab qolganini kuzatdi. Har ikkala yurak ham bitta umumiy eritma bilan ulangan edi. Ta'sirlangan yurak nerv oxirlaridan chiqqan modda ikkinchisiga ham eritma orqali o'tib ta'sir etadi. Bu modda atsetilxolin edi. Agar simpatik nerv ta'sirlansa, yurak urishlari tezlashadi. Uning oxiridan esa adrenalin yoki noradrenalin ishlab chiqariladi.

Adashgan nerv oxirlarida ajralib chiqqan atsetilxolin qon va to'qimalarda bo'ladigan xolinesteraza fermenti ta'sirida, tez parchalanib ketadi. Shuning uchun ham atsetilxolin mahalliy ta'sir ko'rsatadi. Noradrenalin esa nisbatan sekin parchalanadi, uning ta'siri uzoqroq davom etadi.

Yurak ichi va yurakdan tashqari boshqaruv mexanizmlarning o'zaro munosabatlari. Adashgan va simpatik nervlar markazlari yurak faoliyatining boshqaruvi, ikkinchi iyerarxik pog'ona hisoblanadi. Bosh miyaning yuqori qismlaridan kelayotgan reflektor va pastga tushuvchi ta'sirlarini umulashtirib, yurak faoliyatini. qisqarishlari va ritmlar sonini boshqaruvi signallarni hosil qiladi. Undan ham yuqorigi iyerarxik markaz gipotalamik soha hisoblanadi. Gipotalamusni turli sohalari elektrik ta'sir etilganda, yurak qon-tomir sistemasida o'zgarishlar kelib chiqadi. Lokal ta'sirlanganda alohida o'zgarishlar kelib chiqadi: yurak ritmi o'zgaradi yoki chap yurak qisqarishlari kuchi yoki chap qorincha bo'shashish darajasi va h. k. Shunga asoslanib gipotalamusda yurakning ayrim funksiyalarini boshqaruvida tuzilmalar bor deb atash mumkin. Tabiiy holda bu markazlar alohida faoliyat ko'rsatmaydi.

Gipotalamus integrativ markaz bo'lib, yurak faoliyatining har qanday ko'rsatkichini, tashqi va ichki muhit o'zgarishlariga, organizm ehtiyoji va xulq-atvor reaksiyalariga qarab o'zgartiradi. Gipotalamus yuqoridan kelayotgan signallarni birlashtirib yurak qon-tomir sistemasi faoliyatini o'zgartiradi. Limbik tizim yoki yangi po'stloq ta'sirlanganda harakat reaksiyalardan tashqari yurak qon-tomir tizimida ham o'zgarish kuzatiladi; arterial bosim, yurak qisqarishlari soni va h. k.

Bosh miya yarim sharlari po'stlog'ining yurak faoliyatiga ta'siri. B o s h miya yarim sharlari po'stlog'i organizm faoliyatini boshqaruvi eng oliy markaz hisoblanadi. Po'stloqning har qanday qismini elektr toki bilan ta'sirlash, yurak qon-tomir sistemasida o'zgarishlarga olib keladi. Ayniqsa po'stloqni: motor va premotor sohalari, belbog' pushta, peshana bo'lagining orbital sohasi, tepa bo'lagining oldingi sohalari ta'sirlanganda yurak qon-tomir sohasidagi o'zgarishlar yaqqol namoyon bo'ladi.

Organizm nisbatan tinch funksional holatda bo'lganda po'stloq va gipotalamus yurak faoliyatini tormozlab yoki kuchaytirib turadi.

Po'stloq inson psixik faoliyatini boshqaradi. Inson psixik faoliyatining o'zgarishi –og'riq, qo'rqinch, xursandchilik, bezovtalanish va h. k. da yurak faoliyati o'zgaradi. Masalan, sportchilarda stressdan avvalgi holatida yurak urishlari o'zgaradi. Bu holat o'z navbatida gipotalamo-gipofizar tizimning faollashishi, buyrak usti bezi faoliyati kuchayishi va qonga adrenalin chiqishini kuchaytiradi. Yurak qon-tomir tizimiga bosh miya yarim sharlari po'stlog'i ta'sirini shartli refleks hosil qilish yo'li bilan ham kuzatish mumkin.

Yurak faoliyatining reflektor boshqarilishi. Yurak faoliyatini boshqarilishida MNSning barcha qismlari ishtirok etadi. Reflektor boshqarilishi yurak faoliyatini tormozlashi yoki kuchaytirishi mumkin. Yurak faoliyatini o'zgarishi parallel holda tomirlar holatini o'zgarishi bilan kechadi. Yurak faoliyatini boshqarilishi murakkab reflektor akt bo'lib, bunda markaziy va periferik mexanizmlar ishtirok etadi. Ekstra-intraretseptorlarni ta'sirlanishi natijasida efferent nervlar orqali yurakka impulslar keladi. Bu reflekslarni yuzaga keltiruvchi refleksogen sohalarda bo'lib, ular ko'proq kovak venalar sohasida, aorta ravog'ida va uyqu arteriyasini ichki va tashqi tarmoqlarga ajralayotgan (karotid sinusi) joyida joylashgan. Bu sohalarda juda ko'plab xemo va mexaparatseptorlar to'plangan bo'lib, gemodinamik ko'rsatkichlar o'zgarishiga o'ta sezgirdirlar. Bu yerda hosil bo'lgan impulslar sezuvchi nervlar orqali uzunchoq miyaga, undan MNSning boshqa bo'limlariga boradi. Bunday refleksogen zonalaridan biri kovak venalarni yurakning o'ng bo'lmachasi bilan birikkan joyida joylashgan. Bu sohada joylashgan A va B tipdagi cho'zilish retseptorlari kovak vena ichidagi qon hajmi o'zgarishidan qo'zg'aladi. Birinchisi bo'lmachalar faol qisqarganda, ikkinchisi esa bo'lmacha muskullari passiv cho'zilganda qo'zg'aladi. Bu sohadan Beynbridj refleksi yuzaga keladi. Kovak venalar sohasida bosim ortganda har ikkala retseptorlar ham qo'zg'aladi va reflektor tarzda adashgan nerv tonusi pasayadi, simpatik nerv tonusi esa ortadi. Natijada yurak ishi tezlashib, kovak venalarda to'planib qolgan qon arterial tomirlarga o'tkaziladi.

Yurak faoliyatiga reflektor ta'sirlar ko'rsatuvchi sohalarda aorta ravog'ida

va karotid sinusda joylashgan mexanoretseptorlar alohida o'rin tutadi. Qon doimo harakatlanar va arterial bosim bir xilda ushlanib turar ekan bu retseptorlar doimo qo'zg'algan bo'ladi. Ularning qo'zg'aluvchanlik darajasi arterial bosimga bog'liq. Bosim qancha yuqori bo'lsa, reflektor tarzda adashgan nerv tarmog'i kuchliroq ta'sirlanadi va yurak faoliyati sekinlashadi.

Yurak faoliyatini boshqarishda mexanoretseptorlardan tashqari xemoretseptorlar ham ishtirok etadi. Ularning ta'sirlovchilari bo'lib, O_2 va CO_2 larning qondagi tarangligi o'zgarishi yoki H^+ ionlarining qonda ortishi hisoblanadi.

Xemoretseptorlarning qo'zg'alishidan hosil bo'lgan impulsar uzunchoq miyaga borib, yurak urishlari sonini kamaytiradi. Kichik qon aylanishi doirasida bosimning ortishi o'pka arteriyalardagi refleksogen sohalmi qo'zg'atib yurak qisqarishlarini kamaytiradi (Parin refleksi).

Agar tajribada koronar tomirlarga nikotin, o'simlik alkaloidlaridan yuborilsa Besold-Yarish refleksi, gipotenziya, bradikardiya va apnoye kuzatiladi.

Barcha qon-tomirlada, to'qimalarda va a'zolarida joylashgan mexano- yoki xemoretseptorlarni doimo qo'zg'alishi yurak faoliyatini o'zgartirishini V. N. Chernigovekiy ko'rsatib berdi. Yurak urishlari reflektor tarzda kuchayadi yoki kamayadi. Qorin pardada joylashgan retseptorlar ta'sirlanganda yurak faoliyati tormozlanishi yaqqol namoyon bo'ladi. Masalan, baqaning qornini pinset bilan asta-sekin urilganda yurak urishlari to'xtab qoladi. Bu tajribada 19 asming 60 yillarida F. Gols tomonidan aniqlanib, *Gols refleksi* deb ataladi. Ichakda joylashgan afferent tolalar impulsari orqa miyaga, undan uzunchoq miyaga olib boradi. Adashgan nerv tonusi ortib, yurak urishlari sekinlashadi yoki to'xtab qoladi.

Vagal reflekslarga Danini-Ashner refleksini ham kiritish mumkin. Ko'z soqqalari bosilganda bradikardiya kuzatiladi-yurak urishlari minutiga 10–20 tagacha kamayadi.

Yurakdan boshqa visseral organlar faoliyatiga ta'sir etuvchi reflekslar ham mavjud. Shular jumlasiga Genri-Gauyerning kardiorenal refleksini misol qilish mumkin. Chap qorincha devorlarining cho'zilishi diurezni kuchayishiga olib keladi.

Shunday qilib, kardial reflekslarni uch guruhga bo'lish mumkin: 1. Xususiy – yurak-qon-tomirlar retseptorlarini ta'sirlanishidan kelib chiquvchi. 2. Payvasta – boshqa har qanday a'zolar qitiqlanganda. 3. Xos bo'lmagan – fiziologik tajribalardan kelib chiqadigan yoki patologik holatlarda kelib chiqadigan.

Yurak faoliyatining gumoral boshqarilishi. Qonda aylanib yurgan barcha biologik faol moddalar yurak faoliyatiga to'g'ridan to'g'ri yoki bilvosita ta'sir ko'rsatadi. Lekin yurak faoliyatiga gumoral boshqaruvchi ta'sir etadiganlari unchalik ko'p ham emas. Bular qatoriga buyrak usti bezi mag'iz moddasida ishlab chiqariluvchi katexolaminlar-adrenalin, noradrenalin va dofaminlarni kiritish mumkin. Bu gormonlar kardiomiotsitlarning α -adrenoretseptorlariga ta'sir ko'rsatadi. Hujayraning adenilatsiklaza fermentini faollab siklik AMFning sintezini kuchaytiradi. So'ngra fosforilaza jarayoni tezlashib energiya almashinuvi kuchayadi, miokard energiya manbayi bilan ta'minlanadi. Natijada peysmekker hujayralarida musbat xronotrop, ishchi miokardda esa musbat inotrop ta'sir yuzaga keladi.

Boshqa gormonlarni miokardga ta'siri nospetsifik hisoblanadi. Oshqozon osti bezi D-hujayralari ishlab chiqaradigan glikogen adenilatsiklazani faollab musbat inotrop ta'sir ko'rsatadi. Buyrak usti bezi po'stloq moddasi gormonlari (kortikosteroidlar) va angiotenzin musbat inotrop ta'sir ko'rsatadi. O'zida yod tutuvchi qalqonsimon bezi gormonlari yurak urishlari sonini oshiradi. Yuqorida sanab o'tilgan gormonlar ta'siri simpatoadrenal tizim orqali ta'sir ko'rsatadi.

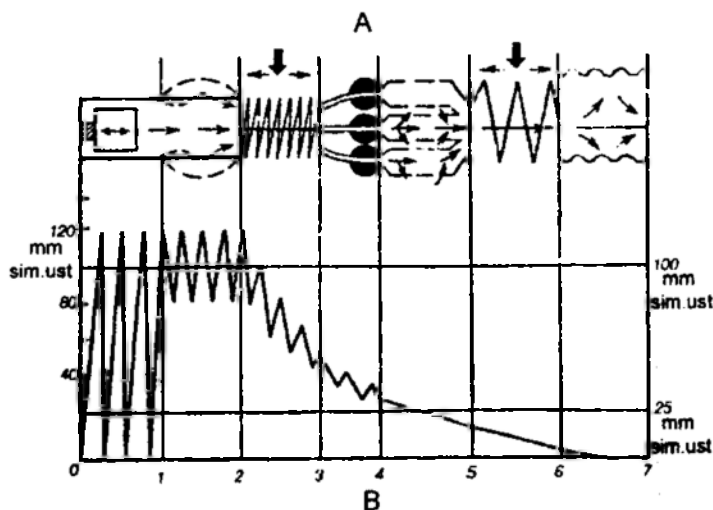
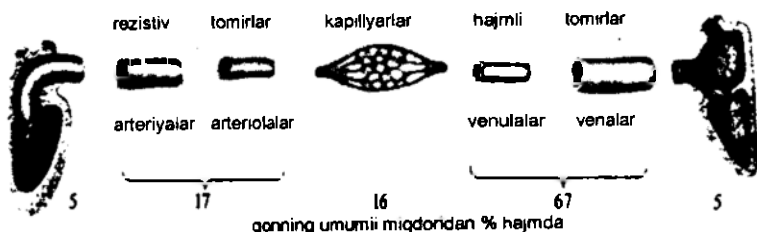
Gipoksemiya, giperkapniya va atsidoz yurak miokardini qisqaruvchanlik faoliyatini pasaytiradi.

Atsetilxolinni yurak faoliyatiga ta'siri hujayra membranasining K^+ ioni uchun o'tkazuvchanligini oshiradi, depolyarizatsiyaga to'sqinlik qiladi. Natijada sinus tugunida sekin diastolik depolyarizatsiya hosil bo'lishi kechikadi, XP qisqaradi, oqibatda yurak urishlari sekinlashadi. Atrioventrikulyar tugunchada esa K^+ ionlari o'tishi Ca^{++} ionlari chiqishiga qarshilik qiladi. Fosforilaza ta'sirida hujayra membranasini Ca^{++} uchun o'tkazuvchanligi ortadi. O'z navbatida yurak qisqarishlari soni, o'tkazuvchanligi ortadi. Noradrenalin atsetilxolonga nisbatan sekin parchalanadi. Shuning uchun ham simpatik ta'sir uzoqroq davom etadi. Yurak faoliyatida elektorlitlar ahamiyati katta. Hujayra atrofidagi muhitda K^+ ionlari miqdorining ortishi yurak faoliyatini susaytiradi. Ion konsentratsiyasi o'zgarishi hisobiga, membraning kaliy uchun o'tkazuvchanligi ortadi; natijada qo'zg'aluvchanlagi pasayadi, qo'zg'alishlarni o'tkazish sekinlashadi; sinus tuguni yurak ritmini boshqaruvchi vazifasini bajara olmay qoladi. K^+ ion miqdori ortiqcha bo'lsa, yurak diastolada to'xtab qoladi. Yurakka H^+ va HCO^- ionlari ham xuddi shunday ta'sir ko'rsatadi. Kalsiy ionlari ko'p bo'lsa, yurak muskullarini qisqaruvchanligi, o'tkazuvchanligi ortadi va yurak sistola vaqtida to'xtab qoladi.

Yurakning endokrin vazifasi. Bo'lmachalar miotsitlarida (asosan o'ng bo'lma-cha) granulyar hujayralar bo'lib, *natriyuretik gormon* yoki *atriopeptid* deb nomlanadigan moddalar sintez qilinadi.

Gormonlar sintezi; bo'lmachalarga ko'p qon to'planganda (ular cho'zilganda), aortada bosim turg'un ko'tarilganda, qonda natriy miqdori ortganda, adashgan va simpatik nerv faollashganda, qonda vazopressin ortganda kuchayadi. Natriyuretik gormon ta'siri xilma xil. Uning ta'sirida buyraklardan Na^+ (90 marta) va Cl^- (50 martagacha)ni ekskresiyasi kuchayadi, bir vaqtning o'zida ularni nefron kanalchalarida reabsorbsiyasi pasayadi. Renin va aldosteron sekretsiasini, angiotenzin II ning faolligini pasaytiradi. Natriyuretik gormon mayda qon-tomirlar silliq muskullarini bo'shashtiradi, shu yo'l bilan arterial bosim tushadi. Ichaklar silliq muskullarini bo'shashtiradi.

Qon-tomirlar tizimi. *Yurak qon tomir tizimining funksional sinflanishi.* Yurak qon-tomir sistemasini funksional sinflashni bosimlar farqiga qarab bo'lingan. *Yuqori bosimli va past bosimli* sohalar. Yuqori bosimli sohalarga: chap qorincha, yirik arteriyalar, o'rta va kichik diametrli arteriyalar, arteriolalar. Past bosimli sohalarga - qolgan qismlar (kapillarlardan to chap bo'lmachagacha) kiradi.



62-rasm. Qon-tomirlarning har xil qismidagi gemodinamik ko'rsatkichlar:

A – qonning taqsimlanishi; B – qon-tomirlar bo'ylab qon bosimini o'zgarish sxemasi (Folkov bo'yicha, 1967-y). 0–1-yurak – «nasos»; 1–2 – aorta va yirik arteriyalar; 2–3 – arteriola va kapillarlar; 3–4 – prekapillar sfinkterlar; 4–5 – kapillarlar; 5–6 – kapillardan so'nggi tomirlar; 6–7 – venula va venalar.

Shved fiziologi B. Folkov ketma-ket ulangan qismlarni quyidagicha sinflaydi.

1. Yurak-nasos vazifasini bajarib, qonni tomirlarga ritmik ravishda haydab beradi. Bosim sistolada 120 mm sm ust, diastolada esa 0 ga teng bo'ladi.

2. Elastik tipdagi tomirlar- katta qon aylanish doirasida aorta va yirik arteriyalar, kichik qon aylanish doirasida o'pka arteriyasi va uning tarmoqlari kiradi. Kompresor kamera ham deb ataladi. Bu tomirlar elastik tolalardan tashkil topgan bo'lib, qon-tomirlarda qonning uzluksiz harakatini, hamda diastola vaqtida bosimni pasayib ketmasligini ta'minlaydi. Bu qismlarda bosim 120/80 ga teng.

3. Yuqori qarshilikka ega tomirlar (*rezistiv tomirlar*) prekapillar va postkapillar tomirlar kiradi (arteriola va venularlar). Bu tomirlarda muskul qavati yaxshi

rivojlangan. Bosim 30–60 mm sm ust teng. Qon-tomirdagi bosimning sistolik va diastolik to'liqlini yo'qoladi

4. *Prekapillar-jo'mrak tipidagi tomirlar (sfinkterli tomirlar)* – mayda arteriolalar kirib, umumiy qon aylanishiga qarshilik ko'rsatadi. Silliq muskul tolalarining qisqarishi tomirlar teshigini to'sib, bo'shashganda esa ochib qo'yib, kapillarlarda qon oqishini va moddalar almashinuvini boshqaradi.

5. *Almashinuv tomirlar* – haqiqiy kapillarlar. Bu yerda qon to'qimalar bilan yaqinlashadi. Shu yerda yurak qon-tomir sistemasi o'zining vazifasini bajaradi. Yani to'qima va qon orasida gazlar va moddalar almashinuvi sodir bo'ladi.

6. *Shuntlovchi tomirlar (arterio-venoz anastomozlar)* – ayrim to'qimalarda yo'q bo'lib, qon arterial tomirlardan venoz tomirlarga kapilyarlarga tarmoqlanmay o'tadi.

7. *Sig'imli tomirlarga* – venalar kiradi. Cho'ziluvchanlik xossasiga ega bo'lib, 70–80 % qon tipidagi tomirlarda bo'ladi.

Ammo bu sinflanishi ayrim terminologik va ma'no jihatidan kamchiliklardan holi emas. Masalan «rezistiv» va «sig'im» tipidagi tomirlar tushunchalari. Arteriolalar ham venulalar ham qarshilik ko'rsatadi. Sig'im tipidagi tomirlar–arterial va venoz sistemada ma'lum miqdorda qon bo'ladi. Ayrim mualliflar bunga barcha venoz sistemasini kiritsa, ayrimlari venula va kichik venalarni kiritadilar. «Prekapilyar» jo'mrak tipidagi tomirlar degan ibora ham unchalik o'rinli qo'llanilmagan. Venoz tomirlarda ham silliq muskullar jo'mrak vazifasini bajaruvchi tolalar bor. Limfa sistemasi to'g'risida umuman to'xtanilmagan.

Yuqoridagi mulohazalarni hisobga olib B. I. T. Kachenko yurak-qon-tomir sistemasi qismlarini funksional sinflanishni boshqacha taklif qildi:

1. *Bosim generatori va qonni sarflovchi* – yurak, sistola vaqtida qonni aorta va o'pka arteriyasiga o'tkazuvchi vazifasini bajaradi.

2. *Yuqori bosimli tomirlarga* – aorta va yirik arteriyalar kiradi. Bu qismlarda nisbatan yuqori qon bosimi saqlanib turadi.

3. *Bosimning turg'unligini, bir xilda turishini ta'minlovchi tomirlarga* kichik arteriya va arteriolalar kiradi. Qon oqimiga qarshilik ko'rsatib, sistemalar uchun kerakli bosimni ushlab turadi.

4. *Kapilyarlarda qon oqishini ta'minlovchi* – mayda qon-tomirlar kiradi. Ularning devorlarida silliq muskullar qisqarib – bo'shashib, ularda qon oqishi va to'xtashini ta'minlab, faoliyat ko'rsatuvchi va ishlamay turgan kapilyarlarning ishini boshqaradi.

5. *Almashinuv tomirlari* – kapillarlar va postkapillar venulalar. Ularning vazifasi qon va to'qima orasida gazlar va modda almashinuvini ta'minlash.

6. *To'plovchi tomirlar* – venula va kichik venalar. Tomirlar bo'shliqlarini faol va passiv xolda o'zgarishi qonni u yerda to'planishini ta'minlaydi, (so'ngra undan foydalanish) ya'ni uni qon oqimiga zudlik bilan chiqarish. Bu tomirlar asosan sig'im vazifasini o'taydilar, bundan tashqari qisman qarshilik ham ko'rsatadilar.

7. *Qonni qaytaruvchi tomirlar*–yirik vena tomirlari va kovak venalar. Qonni yuqori o'tkazib beradi.

8. *Shuntlovchi (ulovchi) tomirlar* – turli tipdagi anastomozlar. Arteriola va venulalarni bir-biriga bog'laydi. Bu yerda moddalar almashinuvi sodir bo'lmaydi.

9. *Qayta biriktirib, yutib oluvchi tomirlar*–qon aylanishini limfatik bo‘limini o‘z ichiga oladi. Limfatik kapillarlarning asosiy vazifasi to‘qimalardan oqsillar va har xil mahsulotlarni o‘ziga biriktirib olib, so‘ngra ularni qonga qaytarishdan iborat.

Gemodinamikaning asosiy qonunlari. Gemodinamika – yurak qon-tomirlar tizimida qon harakatini o‘rganuvchi ta’limot bo‘lib, gidrodinamika (suyuqliklar harakatini o‘rganuvchi fizikaning bir bo‘limi) qonunlariga asoslangan. Gidrodinamika qonunlariga ko‘ra, naylarda suyuqlikning oqimi ikki kuchga: suyuqlikning harakatini yuzaga keltiruvchi bosimga va oqayotgan suyuqlikning yopishqoqligiga bog‘liq. Bu kuchlarning birinchisi suyuqliklarning harakatini ta’minlasa, ikkinchisi suyuqlik harakatiga to‘sqinlik qiladi.

Gidrodinamika qonunlariga ko‘ra har qanday nay orqali o‘tayotgan suyuqlik hajmini (Q), nayning boshlanishidagi (R_1), oxiridagi (R_2) bosimlar farqiga to‘g‘ri proporsional bo‘lib, quyidagi qarshilikka (R) teskari proporsionaldir.

$$Q = \frac{P_1 - P_2}{R}$$

Agar bu tenglamani inson qon tomir sistemasiga qo‘llansa, ya’ni tomirlar oxirida, kovak venalar sohasida nolga teng. Bu holda tenglamani quyidagicha ifodalalash mumkin:

$$Q = \frac{R}{R}$$

bu yerda: Q - bir minutda yurakdan haydalib chiqqan qon miqdori, R -aortadagi o‘rtacha bosim, R -tomirlarni ko‘rsatadigan qarshiligi. Bu tenglamadan kelib chiqadigon: $R=Q \cdot R$ ya’ni, aortadagi bosim (R) yurakdan bir minut davomida otilib chiqayotgan qon hajmiga (Q) va periferik qarshilikka (R) to‘g‘ri proporsional. Bu ikki ko‘rsatkichni bilgan holda umumiy periferik qarshilikni aniqlash mumkin. Tomirlarning periferik qarshiliklari, har bir tomirning qarshiliklari yig‘indisiga teng. Tomirlarni nayga qiyos qilib, uning qarshiligini (R) Puazeyl formulasi yordamida aniqlash mumkin:

$$R = \frac{8\eta l}{\pi r^4}$$

bu yerda: L -nayning uzunligi, η -naydan oqib o‘tayotgan suyuqlik qovushqoqligi, δ -o‘zgarmas kattalik (3,14) aylananing diametrga nisbati, r -nayning radiusi.

Tomirlar sistemasi juda ko‘plab naylardan iborat bo‘lib, ularni bir biri bilan ulansa, summar qarshiligi, har bir nayning qarshiliklari yig‘indisiga teng:

$$R=R_1+R_2+R_3+\dots+R_n$$

Tomirlarni parallel ulab chiqilganda, ularning qarshiliklari yig‘indisini quyidagi formula bilan hisoblash mumkin:

$$R = \frac{l}{\frac{1}{R_1} + \frac{1}{R_2} + \frac{1}{R_3} + \dots + \frac{1}{R_n}}$$

Bu formula yordamida tomirlarning qarshiligini aniqlash mumkin emas, chunki tomirlar diametri muskullarning qisqarishi hisobiga o'zgaruvchan. Qonning qovushqoqligi ham doimiy emas; masalan, qon diametri 1 mm dan kichik tomirlardan o'tayotgan bo'lsa, uning qovushqoqligi ozayadi. Chunki tomirdan qon o'tayotganda uning markazida shaklli elementlar joylashgan bo'ladi.

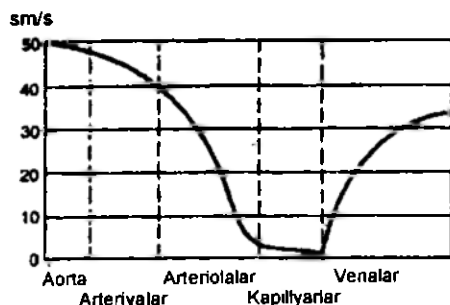
Tomirlar sistemasining deyarli barcha qismlarida qon oqimi laminar harakatga ega. Tomirlarga parallel holda qon qavat-qavat bo'lib joylashib harakatlanadi. Bunda tomir devorlariga yaqin joydagilari deyarli harakatlanmaydi, unga nisbatan, ikkinchi qavati unga nisbatan uchinchi qavati va h. k. shaklli elementlari markazda tezroq harakatlanadilar, plazma esa tomir devoriga yaqin harakatlanadi. Qon oqish tezligi qon-tomirlarida turlicha: aortada 40 sm/sek, arteriyalarda 40 dan 10 gacha, arteriolalarda 10 dan 0,1 gacha, kapilyarlarda 0,1 dan kam, venulalarda 0,3 dan kam, venada 0,3–5 kovak venul 5–20 sm/sek.

Tomirlarda laminar oqimdan tashqari, yana turbulent (girdobli) oqim ham mavjud. Turbulent oqim arteriyalarni toraygan joylarida, hamda o'tkir burilgan joylarida uchraydi.

Gemodinamikaning asosiy ko'rsatkichlari bo'lib, hajm tezligi qonni aylanib chiqish vaqti va tomirlarning har xil qismlarida bosimlar farqi hisoblanadi.

Qonning hajm tezligi – bir minutda aorta yoki kovak venalar orqali va o'pka arteriyasi yoki o'pka venalari orqali o'tgan qon hajmi bir xil. Yurakdan chiqayotgan qon miqdori unga kelayotgan qon miqdoriga teng.

Qon oqishining chiziqli tezligi. Chiziqli tezlik qon zarralarining tomirda siljish tezligini ifodalaydi va mm/sek larda (sm) (sekund) o'lchanadi.



63-rasm. Qon-tomirlarning har xil qismidagi o'rtacha chiziqli tezlik.

Chiziqli tezlik (V) – hajm tezligining (Q) qon-tomir ko'ndalang kesimi umumiy yuzasiga bo'linganiga teng:

$$V = \frac{Q}{\pi r^2}$$

Bu formula yordamida topilgan tezlik – oʻrtacha tezlikdir. Oqimning markazida chiziqli tezlik maksimal, tomir devori ishqalanishi kuchli boʻlganligi uchun minimaldir. Aortada 50–70 sm/sek. Kapillyarlarda –0,05 sm/sek. Arteriyalarda 20–40 sm/sek, arteriolada –0,5 sm/sek. Venalarda chiziqli tezlik 25–30 sm/sek.

Qonni aylanib chiqish vaqti. Qon zarralarini katta va kichik qon aylanish doirasini aylanib oʻtishi uchun zarur boʻlgan vaqtga *qonni aylanib chiqish vaqti* deb ataladi. Issiq qonli hayvonlarda 27 sistolani tashkil qiladi. Agar odam yuragi minutiga 70–75 marta qisqarganda, qon butun gavdani 20–23 sekundda aylanib chiqadi. Lekin shuni unutmaslik kerakki, qon-tomiri oʻqi boʻylab oqish tezligi uning devori oldidagi tezlikka qaraganda yuqoriroq. Qon-tomirlarining devorlari ham turlicha, bundan tashqari ularning uzunligi ham har xil. Demak, qonning hammasi gavdaning barcha qon-tomirlarini shunday tezlik bilan aylanib chiqavermaydi. Qolaversa maʼlum miqdordagi qon qon depolarida ham boʻladi.

Qon aylanib chiqish vaqtini oksigemometriya usuli bilan yoki qonga organizmda uchraydigan biror yot modda yuborish yoʻli bilan aniqlash mumkin.

Arterial qon bosimi. Arterial qon bosimi gemodinamikaning asosiy koʻrsatkichlaridan biri hisoblanadi. Uni aniqlash klinikada katta ahamiyatga ega. Arterial bosim koʻrsatkichini aniqlovchi omillar boʻlib, qon oqimining hajm tezligi va tomirlarning umumiy periferik qarshiligi hisoblanadi. Arterial bosim kattaligi mm. sim. ust. larida hisoblanib va quyidagi omillar: yurakning qon haydash kuchi, qon-tomirlarining periferik qarshiligi va qonning hajmi bilan aniqlanadi.

Har bir sistola va diastola vaqtida arterial bosim oʻzgarib turadi. Uning koʻtarilishi qorinchalar sistolasi bilan bogʻliq boʻlib, sistolik yoki maksimal bosim deb ataladi.

Sistolik bosim oʻz navbatida: yon va oxirgi bosimlarga boʻlinadi. Yon bosim tomirlar devoriga beradigan bosimi. Oxirgi bosim – maʼlum qon-tomir sohasida harakatlanayotgan qonni potensial va kinetik energiya yigʻindisi hisoblanadi. Uning kattaligi 110–120 mm sim ust teng.

Yon sistolik bosim oxiri, sistolik bosim orasidagi farq zarba bosimi deb ataladi. U yurak faoliyati va tomirlar devori holatini anglatadi. Arteriya va arteriolalar tarmoqlangan oxirgi qismlarida bosim 20–30 mm sim ust teng.

Diastola vaqtida arterial bosimning pasayishi *diastolik* yoki *minimal bosim* deb ataladi. Uning kattaligi asosan qon oqimi periferik qarshiligiga va yurak qisqarishlari soniga bogʻliq. Sistolik va diastolik bosimlar orasidagi farq *puls bosimi* deb ataladi. Har bir sistolada otilib chiqqan qon hajmiga puls bosimi proporsionaldir. Kichik arteriyalarda bu bosim pasayadi, arteriola va kapillarlarda esa doimiy boʻladi.

Sistolik, diastolik bosimlardan tashqari, yana oʻrtacha bosim ham farq qilinadi. Oʻrtacha bosim sistolik bosim bilan diastolik bosim oʻrtasidagi miqdor boʻlib, qon bosimining puls bosimi boʻlmaganda, tabiiy sharoitda oʻzgaruvchi qon bosimi beradigan gemodinamik effektini bera oladi. Oʻrtacha bosim diastolik bosimga yaqin boʻladi. Sistolik va diastolik bosim har bir arteriyada oʻzgaruvchan boʻlsa, diastolik bosim nisbatan oʻzgarmas kattalik hisoblanadi.

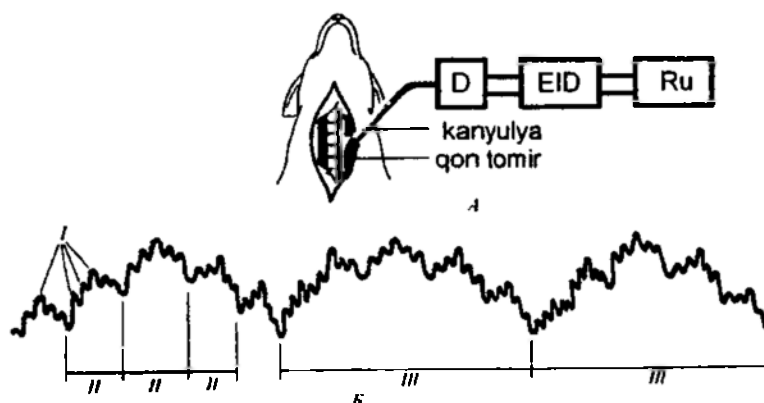
Bosimning diastolada pasayish vaqti sistolada koʻtarilish vaqtiga qaraganda

ortiqroq bo'lgani uchun, o'rtacha bosim miqdori diastolik bosimga yaqinroq.

Arterial bosimning ko'tarilishi *arterial gipertenziya*, pasayishi esa – *arterial gipotenziya* deb ataladi.

Arterial bosimni aniqlashning ikki usuli: qonli yoki bevosita va qonsiz bilvosita usullari mavjud.

1733 yilda S. Xels otlarda arterial bosimni, qonli usuli yordamida aniqladi. Keyinchalik nemis olimi K. Lyudvig bu usulni takomillashtirib, yozib oluvchi moslamalarga ulab o'ziga xos egri chiziqni yozib oldi.



64-rasm. Arterial bosim.

A-o'lkir tajribada arterial bosimni yozib olish sxemasi; B-arterial qon bosim egri chiziqlar sxemasi. I – birinchi tartibdagi to'liqin (puls to'liqini), II – ikkinchi tartibli to'liqin (nafas to'liqini), III – uchinchi tartibli to'liqin;

D-uzatkich, EID-elektron bosim o'lchagichi, Ru-yozib oluvchi moslama.

Hayvonlar arteriyalariga shisha kanyula yoki kateter kiritilib, uning uchi qattiq shisha idishli manometrga ulab qo'yilsa, katetr va shisha idish ichida qon ivib qolmasligi uchun, qon ivishiga qarshi eritma bilan to'ldiriladi va arterial qon bosimi egri chizig'i yozib olinadi.

Birinchi tartibdagi to'liqinlar eng ko'p bo'lib, yurak qisqarishlariga bog'liq, sistolada ko'tarilib, diastolada pastga tushadi. Yozib olingan tishchalar soni yurak urushlar soniga to'g'ri kelib *puls to'liqinlari* deb ham ataladi. Birinchi tartibli to'liqinlarni yozib olishni davom ettirilsa, u o'z ko'rsatkichini o'zgartirganligini kuzatish mumkin. Bu ko'rsatkich nafas olganda pasayib, nafas chiqarganda ko'tariladi, ya'ni nafas olish va chiqarish bilan bog'liq. Shuning uchun ham bu to'liqinlarni *nafas to'liqinlari* yoki *ikkinchi tartibdagi to'liqinlar* deb ataladi.

Bu ikki to'liqinlardan tashqari egri chiziqda nisbatan ozroq (1 minutda 6–9 ta) yurak faoliyati va nafas olish bilan bog'liq bo'lmagan to'liqinlarni yozib olish mumkin. Bu to'liqinlar *uchinchi tartibdagi to'liqinlar* deb ataladi. Bu to'liqinlar uzunchoq

miyada joylashgan tomirlar tonusini boshqaruvchi markaz tonusining vaqti-vaqti bilan ortishi va pasayishidan kelib chiqadi. Bu to'liqlar ko'proq miyani kislorod bilan ta'minlanishi buzilganda, qon yo'qotilganda va ba'zi zaharli moddalar bilan zaharlanganda ko'proq kuzatiladi.

Klinik amaliyotda arterial bosimni qonsiz, bilvosita aniqlash usullari keng qo'llaniladi. Riva-Rochchi usulida tekshirilayotgan odamning yelkasiga kovak rezina manjeta o'rnatiladi. Manjeta esa rezina naylar orqali simobli monometrga va havo yuborish uchun mo'ljallangan rezina balonga ulanadi, rezina manjetaga havo yuborilganda u havo bilan to'lib yelkani, o'z o'rnida, yelka arteriyasini qisadi. Yelka arteriyasidan qon o'tishi to'xtaydi. Havo yuborishdan avval bilak arteriyasida pulsni topib olish kerak. Rezina manjetadagi havo asta-sekinlik bilan chiqariladi. Bosim ma'lum darajaga kelganda, bilak arteriyasida puls paydo bo'ladi. Puls paydo bo'lgandagi monometr ko'rsatkichi sistolik bosimga to'g'ri keladi. Bu usul yordamida faqat sistolik bosimni aniqlash mumkin.

Korotkov usuli yordamida esa manjetkani pastroq qismidan tovushlar eshitiladi. Siqilmagan arteriyalarda tovush eshitilmaydi. Manjetkadagi havo arteriyani qisib qo'yib, undan qon oqimi to'xtaydi. Bu holatda ham tovush eshitilmaydi. So'ngra manjetkadagi havo asta-sekinlik bilan chiqarilsa, manjetkadagi bosim sistolik bosim darajasiga yetganda qon sistola paytida qisilgan tomirdan o'ta boshlaydi va bu yerda tovush paydo bo'ladi. Birinchi tovush paydo bo'lganda monometrdagi ko'rsatkich sistolik bosimga to'g'ri keladi. Manjetkadagi havoni chiqarish davom ettirilaveradi. So'ngra tovush eshitilmay qoladi, tovush eshitilmay qolganda, manjetkadagi ko'rsatkich diastolik bosimga to'g'ri keladi.

Puls bosimi – sistolik bosimdan diastolik bosimni ayirish yo'li bilan aniqlanadi.

O'rtacha bosim aorta, yirik arteriyalardan quyidagicha aniqlanadi.

$$\frac{P_{o'r} = P_{diast} + P_{puls}}{2} = \text{mm. sm. ust.}$$

$$\frac{\text{Periferik arteriyalarda esa } P_{o'n} = P_{diast} + P_{puls}}{3} = \text{mm. sm. ust teng.}$$

Sog'lom 15–50 yoshli odamlarda sistolik bosim 110–125 mm sim. ust. teng. 50 yoshdan o'tgandan so'ng ko'tarilgan bo'ladi. 60 yoshda 135–140 mm sim ust. Chaqaloqda esa 50 mm sim ust. 1 yoshda 80 mm sim ust, diastolik bosim katta yoshli odamda 60–80 mm sim ust. Puls bosimi 35–50 mm sim ust, o'rtacha bosim 90–95 mm sim ust teng.

Arterial puls. Arterial puls deb, sistola vaqtida bosimning ko'tarilishi natijasida arteriyalar devorining ritmik tebranishlariga aytiladi. Arteriyalar devori tebranishini (pulsni) yuzaki joylashgan arteriyalarni paypaslash yo'li bilan aniqlash mumkin. Odatda pulsni: bilak, (a. radialis), chakka (a. temporalis), taqim (a. dorsalis pedis), uyqu (a. corotis) va boshqa arteriyalarda aniqlash mumkin. Puls to'liqini qon aortaga

haydab chiqarilganda hosil bo'lib, arteriya va kapillarlariga tarqalib, so'nadi.

Puls to'liqlarining tarqalish tezligi, qon oqish tezligiga bog'liq emas. Puls to'liqlarining tarqalish tezligi katta yoshli odam aortasida 5,5–8,0 m/sek, periferik arteriyalarda 6–9,5 m/sek ga teng. Yosh o'tgan sari, tomirlarning elastikligi kamayishi hisobiga bu tezlik aortada ortadi.

Arterial pulsni yozib olish usuli-sfigmografiya deb ataladi. Yozib olingan sfigmogrammada ikkita asosiy qism: yuqoriga ko'tarilgan – anakrota va pastga tushgan – katakrota ajratiladi. Anakrota yurakdan qonni haydash davrining boshlanishida, arterial bosim ortishi va tomirlarning cho'zilishidan hosil bo'ladi.

Katakrota qorinchalar sistolasining oxirida, bosim u yerda pasaya boshlaydi va puls chizig'i pasaya boshlaganda hosil bo'ladi. Diastola vaqtida qorinchalardagi bosim aortadagidan pasaya boshlaganda qon orqaga qayta boshlaydi. Bu vaqtda yarimoyimon klapanlar yopilib, egri chiziqli insizura (chuqurcha) hosil bo'ladi.

Qon to'liqini yarimoy klapanlarga urilib qaytadi va bosim ko'tarilishining ikkilamchi to'liqini hosil qiladi, bu to'liqin natijasida arteriyalar devori yana cho'ziladi. Natijada sfigmogrammada dikrotik (ikkilamchi) ko'tarilish paydo bo'ladi.

Arterial pulsni paypaslab yoki sfigmografik usul bilan aniqlash yurak qon-tomirlar sistemasining funksional holati to'g'risida juda katta ma'lumot beradi. Eng avvalo yurak urishlar soni, uning ritmi to'g'risida baho berish mumkin. Ritmning o'zgarishi fiziologik bo'lishi ham mumkin. Masalan, «nafas aritmiyasi» ayniqsa yoshlarda kuchli rivojlangan nafas olganda puls ko'payishi va nafas chiqarganda kamayishi.

Yurakning ayrim xastaliklarida puls defitsiti (yetishmovchiligi) kuzatiladi. Yurak urishlari soni puls soni bilan bir xil bo'lmaydi.

Kapilyarlarda qon aylanishi.

Mikrosirkulyatsiya. Kapilyarlar eng ko'p va eng yupqa qon-tomirlar hisoblanadi. Ular hujayralararo bo'shliqda joylashgan. Ularning diametri 4,5 dan 30 mkm gacha, uzunligi esa 0,5–1,1 mm gacha bo'ladi. Turli to'qimalarda ularning soni bir xil emas. Moddalar almashinuvi yuqori bo'lgan a'zolarida moddalar almashinuvi past a'zolariga nisbatan ularning soni 1m² ga nisbatan olganda ko'p. Masalan, yurak muskullarida skelet muskullariga nisbatan ikki baravar ko'p. Bosh miya kulrang moddasida oq moddasiga nisbatan ko'p.

Kapilyarlarning umumiy soni odamda 10 mld, umumiy uzunligi esa 100000 km ga teng. Bu esa yer sharini ekvator bo'ylab 3 marta aylanib chiqish uchun yetarli.

Ikki turdagi ishlovchi kapilyarlar tafovut qilinadi. *Magistral kapilyarlar* arteriola va venulalar orasida qisqa tutashgan. Boshqalari kapilyarlar turi birinchilaridan yon shoxlar oladi (*yon shox kapilyarlar*) va venulalarda tugaydi.

Funksional jihatdan esa uch tipdagi kapilyarlar farqlanadi: somatik, visseral va sinusoid.

Somatik kapilyarlar devorlari endoteliy va bazal qavatlar uzluksiz joylashgan. Ular yirik oqsil molekullarini o'tkazmaydi. Suv va unda erigan mineral moddalarni oson o'tkazadi. Bu tipdagi kapilyarlar: terida, skelet va silliq muskullarda bosh miya yarim sharlarining po'stlog'ida uchraydi.

Visseral tipdagi kapilyarlar devorida «darchalari» bo'lib, shira chiqaruvchi va

ko'p miqdorda suv va unda erigan moddalarni so'ruvchi yoki makromolekulalarni tez transport qiluvchi (buyrak, hazm kanali, endokrin bezlar) a'zolarida bo'ladi.

Sinusoid tipidagi kapillarlar bo'shlig'ining kattaligi, endotelial qavatning uzunligi, qisman bazal qavatini yo'q bo'lishi bilan farqlanadi. Bu kapillarlar suyak ko'migi, jigar, taloqda ko'p. Ularning devorlari orqali mikromolekulalar va shaklli elementlar oson o'tadi.

Kapillyarlarning asosiy vazifasi: transkapillar almashinuv jarayonlarini amalga oshirish, hujayralarni plastik va energetik mahsulotlar bilan ta'minlash va metabolismm mahsulotlarini chiqarib tashlashdan iborat. Bu jarayonlarni amalga oshirish uchun ba'zi sharoitlar: kapillarda qon oqish tezligi, gidrostatik va onkotik bosim kattaligi, kapillarlar devorining o'tkazuvchanligi, to'qimani hajm birligida perfuziyanishi, kapillarlar miqdori.

Bir sutka davomida kapillarlar to'ri orqali 8000–9000 l qon o'tadi. Undan kapillarlar devorlari orqali 20 l suyuqlik filtrlanadi, 18 l esa qayta qonga so'riladi. Limfa tomirlari orqali 2 l suyuqlik oqib o'tadi.

Venalarda qon aylanishi. Venoz sistema postkapillar venulalardan boshlanadi. Sig'im tipidagi tomirlar bo'lib, yuqori cho'ziluvchanlik va past elastiklikka ega, mayda venalar, darvoza venasi va kovak venalardan tashqari, ko'pchilik venalarni ichki yuzasida klapanlari bo'ladi. Klapanlar qonni yurakka qarab harakatini ta'minlab, orqaga harakatlanishiga yo'l qo'ymaydi. Venalarga organizmdagi qonning 70–80% sig'adi.

Odam venalaridagi bosimni uning ichiga igna kiritib (bilak venasiga) ignani monometr bilan ulab aniqlash mumkin. Ko'krak qafasidan tashqarida joylashgan venalarda bosim 5–9 mm sim. ustuniga teng. Vena pulsi deb, bir yurak sikli vaqtida venalarda bosimni va hajmni o'zgarishiga aytiladi. Kichik va o'rtacha diametrdagi tomirlarda vena tomirlarining pulsi bo'lmaydi. Vena pulsini faqat yurak yaqinidagi v. jugularis da qayd qilish usuli *flebografiya* deb ataladi.

Flebogrammada uchta tishchalar ajratiladi: a, s, va v. a-tish o'ng bo'lmacha sistolasiga to'g'ri keladi. Bo'lmachalar sistolasi vaqtida kovak venalarning quyilayotgan joyidagi halqasimon muskullari qisqarib, qonni bo'lmachaga oqishi vaqtincha to'xtaydi. Bo'lmachalar bo'shlash boshlagach qon bo'lmachalarga tusha boshlaydi, vena bosimi yana pasayadi. Uyqu arteriyasining tebranishlari uni yonida joylashgan bo'yinturuq venasini tebratadi va s tishni hosil qiladi. Bosim qisqa muddatda ko'tarilib, yana tusha boshlaydi. Bo'lmachalar qon bilan to'lib, undagi bosim yana ortadi natijada qon dimlanib, vena tomirlari cho'ziladi. Bu vaqtda uzunchoq tish (d) paydo bo'ladi.

Tomirlarda qon harakatining boshqarilishi. Tanadagi har bir a'zo normal qon bilan ta'minlangandagina samarali ishlay oladi. A'zolari ish qobiliyatining o'zgarishi unda qon aylanishini ham o'zgartiradi. Qon aylanishining boshqarilishi qonning minutlik hajmini o'zgarishi va regional qon-tomirlarini ko'rsatadigan qarshiligi hisobiga amalga oshiriladi. Qon aylanishining boshqarilishi shartli ravishda ikkiga – mahalliy va markaziy neyrohumoral mexanizmlarga bo'linadi.

Tomirlar innervatsiyasi. Tomirlar ularning diametrini nisbatan doimo bir holda

ushlab turuvchi kengaytiruvchi va pasaytiruvchi nervlar bilan ta'minlangan. Arteriya va arteriolalarning torayishi tomirlarni toraytiruvchi nervlar venaqonstruktorlar simpatik nervlar bilan innervatsiya qilinsa kelib chiqadi va ularning mavjudligini birinchi bo'lib, 1842 yilda A. P. Valter baqaning suzgich pardalarida ko'rsatib bergan. Keyinchalik K. Bernar (1851) quyon qulog'ida o'tkazgan tajribalarida isbot etdi. Quyon bo'ynidagi simpatik nerv qirqib qo'yilsa, 1–2 minutdan so'ng quloq suprasi tomirlari kengayishi natijasida quloq terisi qizarganligi va harorati ortganligi kuzatildi. Kesilgan nervni periferik qismi ta'sirlansa quloq terisi oqarib, ushlab ko'rganda sovub qolganligi kuzatilgan. Bu qon-tomirlarni torayishi hisobiga kuzatilgan. Huddi shunday effekt qorin bo'shlig'i organlari, buyrak, teri, miya pardalari tomirlarida ham kuzatish mumkin.

Tomirlarni toraytiruvchi nervlardan tashqari yana tomirlarni kengaytiruvchi (vazodilyatatsiya) tolalar ham mavjudligi aniqlangan. Ularni ta'sirlaganda tomirlar kengayadi. Bunday nervlar mavjudligini M. Shif, sal keyinroq K. Bernarlar aniqlashgan. Jag' osti so'lak beziga boruvchi til nervining tarmog'i-Chorda thympani ta'sirlanganda bez tomirlari kengayganligi aniqlangan. Huddi shunday holatni n. pelvici ta'sirlanganda til tomirlari va jinsiy a'zolar tomirlari kengayishi kuzatiladi. Tanadagi barcha tomirlar parasimpatik nervlardan innervatsiya olmaydi. Adashgan nerv ta'sirlansa yurak tomirlari torayadi. Simpatik nerv tolalari ta'sirlanganda ba'zi a'zoldagi, masalan, skelet muskullari tomirlari kengayadi. Chunki simpatik nerv tarkibida vazokonstruktorlardan tashqari vazodilyatatorlar ham bor. Bu nerv innervatsiya qiluvchi tomirlarda ikki turdagi α va β adrenoretseptorlar mavjud. α -retseptorlarni qo'zg'alishi tomir muskullarining qisqarishiga va tomirni torayishiga olib keladi. β -retseptorlarning qo'zg'alishi tomir muskullarini kengayishi natijasida tomirni kengaytiradi. Noradrenalin ko'proq α -adrenoretseptorlarga ta'sir etadi. Ko'pgina qon-tomirlarda retseptorlarning ikkala turi ham bor. Ularning nisbati bir xil emas. Agar qon-tomirda α -adrenoretseptor ko'p bo'lsa, adrenalin uni toraytiradi, β -adrenoretseptor ko'p bo'lsa-kengaytiradi.

Agar α -va β -adrenoretseptorlar bir vaqtda qo'zg'alsa, β -retseptorning qo'zg'alish samarasi ustun chiqadi-tomir kengayadi.

Orqa miya orqa shoxlarining periferik qismi ta'sirlansa, (asosan teri) tomirlarni kengaytiruvchi effekt kelib chiqadi. Teri tomirlarini kengayishiga yana boshqa sabab, retseptor nerv oxirlarida atsetilxolin va gistamin ishlab chiqarilib, to'qimaga o'tib yaqin joylashgan tomirga ta'sir etadi.

Tomirlar tonusi MNS tomonidan keladigan impulslar hisobiga kengayib torayib turadi. Tomirlar tonusini boshqaruvchi markaz–tomirlar harakatini boshqaruvchi markaz-mavjudligini V. F. Ovsyannikov (1871) miya tuzilmalarini qirqib qo'yish yo'li bilan aniqlagan.

Agar miya o'zagi to'rt tepalikning yuqorisidan qirqib qo'yilsa arterial bosim o'zgarmaydi. Uzunchoq miya bilan orqa miya oralig'idan kesib qo'yilsa arterial bosim 60–70 mm sim ust gacha tushib ketadi. Uzunchoq miyaning turli qismlarini mexanik ta'sirlash yo'li bilan bu markazning joylashgan joyi aniqlanib topilgan. U IV qorincha tubida joylashgan bo'lib, pressor va depressor qismlaridan iborat. Pres-

sor markaz ta'sirlansa tomirlar torayishi, depressor markaz ta'sirlansa tomirlar kengayishi kuzatiladi.

Tomirlar tonusiga yuqoridagi markazlardan tashqari oraliq miya va miya yarim sharlari po'stlog'i ham ta'sir ko'rsatadi.

Gipotalamusning ayrim markazlari ta'sirlansa, arterial bosim o'zgarganligi kuzatiladi. Bitta tuzilmani ta'sirlash ham pressor, ham depressor effekt keltirib chiqaradi. Gipotalamusda pressor tuzilmalar tarqoq tarqalgan bo'lishiga qaramay, orqa qismida depressor tuzilmalar ko'proq bo'ladi.

Qon aylanishining boshqarilishida bosh miya yarim sharlari po'stlog'ining ahamiyati juda katta bo'lishiga qaramay, o'tkazilgan tajribalar natijalari qarama-qarshidir. Agar tajribada yarim sharlar po'stlog'i olib tashlansa qon aylanishiga sezilarli ta'sir etmaydi. Po'stloqning peshana va tepa sohalari elektrik ta'sirlansa arterial bosim o'zgaradi. Tomirlar torayishi yoki kengayishi kuzatiladi.

Tomirlar tonusini reflektor boshqarilishi tomirlarni harakatlantiruvchi markazi ma'lum tonik aktiv holda bo'lib, arteriya va arteriolalarni qisqargan holatda bo'lishini ta'minlaydi. Bu markazning tonusi esa periferiyadagi tomirlar sohasida, gavda yuzasida yotgan retseptorlardan keluvchi impulslar hamda nerv markaziga bevosita ta'sir ko'rsatuvchi gumoral omillarga bog'liq.

V.N. Chernigovskiy bo'yicha tomirlar tonusini reflektor o'zgartiruvchi tomirlar refleksi ikki guruhga bo'linadi: *xususiy* va *tutash*.

Xususiy tomir reflekslari tomirlarning o'zida joylashgan retseptorlardan keladigan impulslar hisobiga yuzaga chiqadi. Aorta ravog'i va uyqu arteriyasining ichki va tashqi tarmoqlarga bo'lingan sohasida joylashgan retseptorlar katta fiziologik ahamiyatga ega. Yuqorida aytilgan tomirlar sistemasining retseptorlar to'plangan sohasi – *refleks chiqaruvchi soha* deb ataladi. 1866-yilda I.F. Sion va K. Lyudviklar bu soha mavjudligini ochishgan. Arterial bosim ko'tarilganda aorta devorlari cho'zilib, baroretseptorlar ta'sirlanadi.

Depressor nerv tolalari orqali ta'sirotlar uzunchoq miyaning tomirlar tonusini boshqaruvchi markazga borib, efferent tolalar orqali tomirlarni silliq muskullariga impulslar kelishi sekinlashadi. Natijada yurak urishlari soni sekinlashadi. Arterial refleksogen sohadan faqat depressor markazgina qo'zg'almay, balki arterial bosim tushganda depressor nervda impulslar soni kamayib, adashgan nerv markazi tormozlanadi va simpatik nerv faollashadi. Natijada tomirlar torayib, yurak faoliyati kuchayadi va oqibatda arterial bosim ortadi. Yuqorida aytilgan ikkala mexanizm manfiy qaytar bog'lanish orqali boshqarilib arterial bosimni boshqarishni autoregulyator mexanizmi hisoblanadi.

Ikkinchi refleksogen soha 1923 yil Gering tomonidan ochilgan bo'lib, umumiy uyqu arteriyasini ikkiga – tashqi va ichki tarmoqlariga ajragan joyida joylashgan. Bu joy karotid sinusi sohasi ham deb ataladi.

Uyqu arteriyasida arterial bosimning ortishi shu sohada joylashgan baroretseptorlarni ta'sirlaydi va vazokardial refleksni chaqiradi. Bu refleks *Beynbridj refleksi* deb atalib, buning natijasida tomirlar kengayib, yurak urishlari soni sekinlashadi. Oqibatda arterial bosim pasayadi.

Shunday qilib, aorta ravog'i karotid sinusda arterial bosim qanchalik yuqori bo'lsa, arterial bosimni tushiruvchi impulsar soni shuncha kamayadi. Karotid sinus sohasi ham aorta ravog'i singari ham depressor, ham pressor soha bo'lishi mumkin. Uyqu arteriyasida bosimning pasayishi baroretseptorlardan impulsar borishini pasaytiradi va reflektor tarzda tomirlar torayadi. Natijada arterial bosim ortadi.

Kichik qon aylanish doirasida arterial bosimning ortishi, uning baroretseptorlarini ta'sirlab, bradikardiya, gipotoniya va taloq tomirlarini kengayishiga olib keladi (Parin refleksi). Natijada arterial bosim pasayadi, o'pkada qonni dimlanib qolishi bartaraf bo'ladi.

Arterial bosimda reflektor boshqarilishi nafaqat mexanoretseptorlar, balki xemoretseptorlar tomonidan ham boshqariladi. Ular qonni kimyoviy tarkibining o'zgarishiga sezgir retseptorlar hisoblanadi. Bunday xemoretseptorlar aorta ravog'i va karotid sinusi sohasida joylashgan. Ular qonda CO_2 , O_2 va H^+ ionlari konsentratsiyasi o'zgarishiga sezgilar. Karotid xemoretseptorlar, asosan, o'pka ventilyatsiyasini, aortal xemoretseptorlar esa yurak-qon-tomir sistemasi faoliyatini boshqarishda ishtirok etadi. Xemoretseptorlar yana yurak tomirlarida, taloqda, buyrakda, suyak ko'migida, hazm traktida va boshqa joylarda mavjudligini V.N. Chernigovskiy ko'rsatib bergan. Mexano- va xemoretseptorlar venoz tizimida ham mavjud.

Shunday qilib, aorta ravog'i va uyqu arteriyasi sohasidagi xemoretseptorlar pressor reflekslarni, mexanoretseptorlarni ta'sirlanishi esa depressor reflekslarni keltirib chiqaradi.

Tutish reflekslar boshqa tizim va a'zolaridan yuzaga chiqib, arterial bosimning ortishi bilan namoyon bo'ladi. Bunday reflekslarning gavda yuzasidagi retseptorlarga ta'sir etib yuzaga chiqarish mumkin. Masalan, og'riq bo'lganda qorin bo'shlig'i a'zolaridagi tomirlar reflektor tarzda torayadi va arterial bosim ortadi. Teri retseptorlariga sovuqning ta'siri natijasida tomirlar torayadi.

Tomirlarga gumoral omillarning ta'siri. Ayrim gumoral omillar tomirlar tonusini toraytiradi, ayrimlari esa kengaytiradi.

Tomirlarni toraytiruvchi moddalar. Bularga buyrak usti bezi mag'iz moddasi gormonlari—adrenalin va noradrenalin, gipofizning orqa bo'lagida to'planuvchi gormoni — vazopressinlar kiradi. Adrenalin, noradrenalin va vazopressin qon-tomirlarga juda oz miqdorda ham ta'sir eta oladi. Adrenalinning 1. 10^{-7} g/ml miqdori ham ta'sir ko'rsata oladi. Natijada arterial bosim ko'tariladi. Teri arteriya va arteriolalariga, hazm a'zolari, o'pka tomirlariga tomir toraytiruvchi ta'sir ko'rsatadi.

Asosiy tomirlarga ta'sir qiluvchi omillarga buyrakda ishlab chiqariluvchi renin kiradi. U proteolitik ferment bo'lib, qonga tushib, qon plazmasi α_2 globulin angiotenzinogenni parchalab, faolligi unchalik yuqori bo'lmagan dekaeptid *angiotenzinogen I* ga aylantiradi.

U esa dipeptidkarboksipeptidaza ta'sirida, yuqori faollikka ega-*angeotenzin II* ga aylanadi.

Normal hollarda bu modda oz miqdorda ishlab chiqariladi. Arterial bosim

pasayganda, bu moddani ishlab chiqarilishi kuchayadi. Angiotenzin II noradrenalinga nisbatan o'ta kuchli tomir toraytiruvchi effektga ega. Ichaklarning shilliq qavatida bosh miyaning ayrim sohalarida ishlab chiqaruvchi va trombositlar parchalanishida hosil bo'lishi modda serotonin pressor effekt chaqiruvchi moddalarga kiradi.

Trombositlar parchalanganda hosil bo'lgan serotinni qon tomirlarini toraytirib, qon oqishini to'xtatadi.

Vazopressin – gipofizning orqa bo'lagidagi gormon. Bu gormon ta'sirida o'pka arteriya, arteriolalari torayadi, lekin miya, yurak tomirlari kengayadi.

Gistamin asosan bazofillarda, terida, skelet muskullarida oshqozon-ichaklarning shilliq qavatida ishlab chiqariladi. Ular yurak, jigar, ichaklar tomirlarini kengaytirib, kapillarlarini qon bilan to'lishini kuchaytiradi, endoteliy hujayralarning o'tkazuvchanligini oshiradi va aylanib yurgan qon miqdorini kamaytiradi. Organizmda gistamin miqdori ortib ketsa-gistamin karaxtligi (shok) holati kelib chiqadi.

Gormon ta'siri terining qizarishi bilan boshlanadi. Bu hol terini kuchli ishqalanganda, issiq ta'sirida, ultrabinafsha nurlari ta'sirida, kuchli hayajonlanganda kuzatiladi.

Prostoglandinlar – bu guruhga yuqori biologik faollikka ega bo'lgan moddalar kirib, to'yinmagan yog' kislotasi hosilalaridir. Bu guruh gormonlari birinchi bo'lib topilgan joyi prostata bezi bo'lgani uchun shunday nomlanadilar. Ular barcha a'zo va to'qimalarda hosil bo'ladi. Ta'siri asosan tomir devorlari silliq muskullariga ta'sir etadi. Ba'zilar tomir muskullarini qisqartirib arterial bosimni oshiradi, boshqalari esa tomirlarni kengaytirib, bosimni pasaytiradi.

Bradikinin – jag' osti va oshqozon osti bezi, o'pkada va ko'pchilik a'zolarda mavjud biologik faol modda. U arteriolalar silliq muskullarini bo'shashtirib, arterial bosimni tushiradi. Teriga issiqlik ta'sir etganda shu yerda hosil bo'lib, tomirlarni kengaytiradi va ushlab ko'rganda shu soha iliq bo'ladi.

Atsetikolin – parasimpatik nerv va simpatik vazodilatatorlar oxirlarida ishlab chiqariladi. Qondan juda tez parchalanib ketganligi uchun, uning ta'siri faqat mahalliy hisoblanadi.

Medullin – buyrakning mag'iz moddasida ishlab chiqariladigan lipid modda bo'lib, qon-tomirlarga kengaytiruvchi ta'sir ko'rsatadi.

Qon depolari. Odam organizmida mavjud qonning hammasi ham qon aylanishiga jalb qilinmaydi. Uning 45–50% gachasi qon depolari: taloq, jigar, o'pka, teri osti tomirlar to'rida bo'ladi. Depo rolini venoz sistemasi ham o'taydi.

Organizmning ehtiyoji kuchayganda qon depolaridagi qon chiqishi va aylanib yurgan qonning miqdorini ortishi qon depolarining asosiy vazifasidir. Qon depolaridan qonni chiqishiga asosiy sabablar: emotsional holat, jismoniy ish, organizmda kislorod yetishmasligi, qon yo'qotish va h. k. bo'lishi mumkin.

Taloq. Sut emizuvchi hayvonlar talog'i umumiy qondagi eritrotsitlarning 20% gachasini sig'dira olishi mumkin. Qonning ushlanib turishiga sabab, uning qon-tomirlarini o'ziga hos tuzilishiga ega ekanligidir.

Qon kapillarlardan avvaliga yupqa qavatli, cho'ziluvchan sinuslarga, so'ngra venulalarga o'tadi. Taloq arteriyalari va taloq, sinuslarini venulalarga o'tayotgan joyida maxsus sfinkterlari bo'lib, qon kelishi va ketishini boshqarib turadi. Sfinkterlar qisqarganda qonni oqib ketishi qiyinlashadi va taloqning hajmi kattalashadi. Sfinkterlar to'liq yopilmaydi, shuning uchun ham qon plazmasi o'ta oladi, shaklli elementlar esa o'ta olmaydi. Organizmni qonga bo'lgan ehtiyoji ortganda sfinkterlar bo'shashib, qon venoz tomirlarga chiqariladi.

Jigar. Jigar ham taloq singari ma'lum miqdordagi qonni saqlab turishi mumkin. Jigardagi qon taloqdagi singari sirkulyatsiyadan chetda qolmaydi. Jigarning depo vazifasi jigar venalaridagi sfinkterlari qisqarishiga bog'liq. Depodan qonning chiqishi reflektor yo'l bilan boshqariladi. Adrenalin qonni chiqishini tezlashtiradi. Charv arteriyalarini toraytirib, jigarga qon kirishini sekinlashtiradi. Adrenalin bir vaqtda sfinkterlarni bo'shashtirib, sinuslar devorlarini qisqartiradi. Jigardan qonni chiqishiga kovak venalar va qorin sohasidagi venalardagi bosim ham ta'sir etadi.

O'pka. O'pkaning depo vazifasi uning arteriya va venalarining hajmini o'zgarishi hisobiga amalga oshiriladi. O'pka arteriyalari katta qon aylanish doirasi arteriyalariga nisbatan ingichka va cho'ziluvchan bo'lib, bu yerda qon 5–6 baravar past bosimda turadi. Lekin asosiy qon saqlanuvchi qismi venalar hisoblanadi. U ham yupqa devorli oson cho'ziluvchandir. Ayrim omillar ta'sirida katta qon aylanish doirasi tomirlari torayishi hisobiga o'pkada qon to'planadi. Shunday qilib, har ikkala qon aylanish doirasi tomirlari orasida payvasta bog'lanish bor.

Teri. Terining so'rg'ichsimon ostki qavati kapillarlari kengayib, ma'lum miqdordagi qonni sig'dira olishi mumkin. Bu qon ham harakatlanadi va dimlanib turadi. Bu yerdagi qon kapillarlari to'ridan o'tmay arterio-venoz anastomozlari orqali o'tadi. Qonni to'planib turishi eng avvalo termoregulyatsiya bilan bog'liq.

Limfa sistemasi. Qon-tomir sistemasidan tashqari organizmda limfa tomirlari ham mavjud. Ular organizmda drenaj vazifasini bajaradi. Bular orqali suv, oqsillar, kolloid eritmalar, yog'lar emulsiyasi, suvda erigan moddalar, hujayralar yemirilishidan hosil bo'lgan moddalar qon tizimiga qaytariladi.

Nerv, miya to'qimasida va terining yuza qavatidan tashqari barcha to'qimalarda limfa kapillarlari bor. Ular berk xalta-shaklida boshlanib, kapillarlari diametri 10 dan 100 mkm gacha bo'ladi. Ularning devorlari oson cho'ziluvchi bo'lib, limfa hosil bo'lishi kuchayganda 2–3 marta kattalashishi mumkin. Bir necha kapillarlar qo'shilib limfa tomirlarini hosil qiladi. Limfa tomirlari yo'llarida limfa tugunlari joylashadi va tomirlari bilan bir butun tizimni hosil qiladi. Tugunlar oval shaklda bo'lib, guruh bo'lib joylashadilar. Insonda ularning soni 460 ta bo'ladi. Bir tomoni sal botiq bo'lib, davrozasi deyiladi. Bu yerdan arteriya va simpatik nerv tolalari kiradi, vena va olib ketuvchi limfa tomirlari chiqadi. Limfa tugunlari limfotsitopoez a'zosi hisoblanadi. Uning po'stloq moddasida V – va T-limfotsitlar hosil bo'ladi.

Limfa tugunlari nafaqat mexanik vazifasini bajaradi, balki biologik filtr hisoblanadi. Qondagi har xil yot moddalar bakteriyalar, xavfli o'sma hujayralar, toksinlar va yog' oqsillar o'tkazilmay ushlab qolinadi.

Limfa suyuqligi ikkita asosiy yo'llarda yig'ilib vena sistemasiga quyiladi. Birinchisi ko'krak limfa yo'li, ikkinchisi bo'yin limfa yo'li.

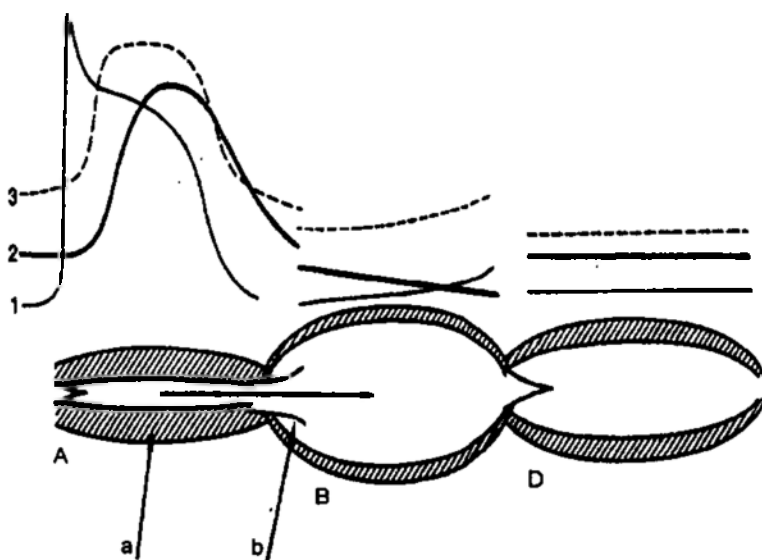
Limfaning tarkibi va xossalari. Katta yoshli odamda bir sutkada interstitsial bo'shliqqa 20 l suyuqlik qondan o'tadi. Undan 2–4 l limfa suyuqligi bo'lib, qon-tomirlar sistemasiga qaytariladi. Qondagi oqsillarning 50–100% interstitsiyga o'tadi. Bu oqsillarning asosiy qismi qon-tomirlariga qaytarilishi kerak, bunday vazifani limfa sistemasi bajaradi.

Och vaqtda yoki yog'sizroq ovqat iste'mol qilgandan so'ng yig'ib olingan limfa suyuqligi tiniq rangsiz suyuqlik. Uning tarkibiga hujayra elementlari, oqsillari (202/l) lipidlar, postmolekulali organik birikmalar (aminokislotalar, glukoza, glitserin), elektrolitlar kiradi. Yog'li ovqat iste'mol qilgandan so'ng ichaklar limfa suyuqligi va ko'krak limfa suyuqligi tarkibi–oq-sut rangiga kiradi. Buning sababi uning tarkibida yog' tomchilari ko'p bo'ladi. Hujayra elementlarining asosiy qismi limfotsitlarga to'g'ri kelib, ularning soni 8. 10⁹/l ga teng. Eritrotsitlar juda oz miqdorda bo'ladi. Ularning soni to'qimalar jarohatlanganda ortadi. Trombotsitlar esa bo'lmaydi. Makrofag va monotsitlar juda oz. Limfaning ion tarkibida qon plazmasi va interstitsional suyuqlik ion tarkibiga o'xshash. Limfa suyuqligi tarkibida qon plazmasida mavjud qon ivishida ishtirok etuvchi omillarning hammasi oz miqdorda, antitelolar turli fermentlar bor. Xolisterin va fosfolipidlar lipoproteinlar holida uchraydi.

Limfaning hosil bo'lishi. Limfa suyuqligi hosil bo'lishi filtratsiya, diffuziya va osmos hodisalariga asoslangan. Kapillyarlardagi va to'qimalararo suyuqlikning gidrostatik bosimi farqi hisobiga sodir bo'ladi. Kapillyarlar devorining o'tkazuvchanligi katta o'rin tutadi. Turli o'lchamdagi zarrachalarni limfa tomirlaridan ular bo'shlig'iga o'tishining ikki yo'li mavjud. Ulardan birinchisi–kapillarlar devori orasidagi yoriqlar kengayib, torayib turishi mumkin. Ular kengayib yirik molekulali zarrachalarni o'tkazadi. Ikkinchi yo'li–endoteliy hujayralari sitoplazmasi orqali mikropinotsitoz pufakchalari va vezikulalar yordamida o'tadi.

Limfa hosil bo'lishida to'qima va qon-tomir kapillarlaridagi gidrostatik va onkotik bosim asosiy o'rin egallaydi. Qonning gidrostatik bosimining ortishi limfa hosil bo'lishini kuchaytiradi, onkotik bosimining ortishi esa aksincha.

Limfaning harakatlanish mexanizmi. Limfaning harakati uni limfa kapillarlarida hosil bo'lishidan boshlanadi. Limfa suyuqligining hosil bo'lishi joyidan boshlab, to bo'yin sohasidagi venalariga quyiladigan joygacha uning harakatini limfangionlarning ritmik qisqarishi ta'minlaydi. Limfangionlar, naysimon mikrokapanlar bo'lib, o'zini tarkibida limfani harakati uchun zarur bo'lgan barcha elementlar mavjud: Muskel qavati, distal va proksimal klapanlar mavjud. Limfa suyuqligi kapillardan kichik limfa tomirlariga siljigandan so'ng limfangionlar limfa bilan to'la boshlaydi va uning tomirlari qisqara boshlaydi. Muskullar qisqarishi uning ichki bosimini oshiradi va distal qism klapani yopilib proksimal qism klapani ochiladi. Natijada limfa navbatdagi limfangionga siljiydi (65-rasm).



65-rasm. Limfa tomirlarida limfa harakati mexanizmi
(G. I. Lobov bo'yicha).

A- qisqarish davridagi limfangion; B-to'lish davridagi limfangion;
D-tinch holdagi limfangion; a-limfangionni muskul manjetasi; b-klapan;
1-limfangion miotsitlarining tinchlik va harakat potentsiali;
2-limfangion devori qisqarishi; 3- limfangion bo'shlig'idagi bosim. Strelka bilan limfa
yo'nalishi ko'rsatilgan.

Limfangionlar shu tariqa venalarga quyiladigan joyigacha ishlaydi. Go'yoki yurak ishiga o'xshab, sistola va diastoladan iborat bo'ladi. Ularning qisqarishlari bir minutda 8–10 tagacha bo'lishi mumkin.

Limfaning harakatiga skelet muskullarining qisqarishi ham ta'sir etadi. Uning harakatiga yana qorin bo'shlig'idagi bosim va hazm a'zolari harakati ta'sir etadi. Bundan tashqari aortaning pulsatsiyasi va nafas harakatlari ham ta'sir etadi. Nafas olganda limfa yo'llari kengayadi, nafas chiqarganda torayadi.

Limfa tomirlari adrenergik va xolinergik nerv tolalari bilan ta'minlangan. Ularning innervatsiyasi arteriyalar innervatsiyasidan 2–2,5 baravar kuchsizroq. Adrenergik va xolinergik tolalar kichik diametrik limfa tomirlarni katta diametrik tomirlarga o'tayotgan joylarda va klapanlar bor joylarda ko'proq to'plangan.

Simpatik nervlarning qo'zg'alishi limfa tomirlarini qisqartiradi – parasimpatik nervlarning qo'zg'alishi esa ham qisqarishini, ham kengayishini ta'minlaydi. Ko'krak yo'li ikki tomonlama innervatsiya oladi, ham simpatik, ham parasimpatik. Qo'l va oyoqlarning limfa tomirlari faqat simpatik tolalardan innervatsiya oladi. Magistral va periferik limfa tolalarida qisqarishlar ritmi miotsit membranasidagi α -

adrenoretseptorlar faollashishi hisobiga kelib chiqadi. Limfa tomirlari qisqarishlarini tormozlanishi esa ATF chiqishi va β – adrenoretseptorlarni faollashishi hisobiga amalga oshadi.

Adrenalin limfa oqishini kuchaytiradi va ko'krak yo'llarida bosimning qisqarishlar chastotasi va amplitudasini oshiradi.

Limfa sistemasining vazifalari. Limfa sistemasining asosiy vazifalaridan interstitsional bo'shliqdagi oqsillar, elektrolitlar va suvni qonga qaytarishdan iborat. Bir kunda limfa tarkibida kapillarlariga filtrlangan 100 gr oqsil interstitsial bo'shliqdan qonga qaytariladi. Ovqat hazm qilish kanali orqali so'rilgan ko'proq moddalar, birinchi o'rinda yog'lar limfa sistemasi orqali tashiladi. Yuqori molekulari fermentlar, ayniqsa gistaminaza va lipaza qonga asosan limfa sistemasi orqali tushadi. Limfa sistemasi qon ketgan joydan qon oqishi to'xtagandan so'ng eritrotsitlarni chiqarib yuboruvchi, bundan tashqari to'qimalarga tushgan bakteriyalarni zararsizlantirish va chiqarib tashlash vazifasini bajaradi. Limfa sistemasi limfotsitlarni, hamda immunitetning asosiy omillarini ishlab chiqarish va tashishini amalga oshiradi. Biror bir yuqumli kasallik paydo bo'lsa, limfa tugunlari bakteriya va toksinlarni ushlab qolishi hisobiga yallig'lanadi. Infeksiya yuqqan po'stloq moddasida joylashgan filtratsion sistema yordamida sterilanadi.

Hozirgi kunda tibbiyotning eng yosh yangi bo'limi bo'lmish, endolimfoterapiya keng ko'lamda samarali natijalar bermoqda. Dorivor moddalar limfa sistemasiga yuborilmoqda. Limfotrop terapiya davolashda qo'llanilmoqda.

VIII

NAFAS FIZIOLOGIYASI

Nafas – murakkab jarayonlar yig'indisi bo'lib, organizmni kislorod bilan ta'minlab karbonat anhidridini chiqarishdan iborat.

Barcha tirik mavjudotlar hayot faoliyati davomida energiya sarflab turadi. Energiya esa energiyaga boy moddalarning fermentativ parchalanishi natijasida hosil bo'ladi. Sarflangan energiya o'mini to'ldirib turish kerak. Bu esa murakkab jarayon, biologik oksidlanish hisobiga sodir bo'ladi va energiya ajralishi bilan kechadi. Oksidlanish jarayonida kislorod ishtirok etsa - aerob, kislorodsiz ketsa- anaerob nafas olish deb ataladi. Barcha umurtqali hayvonlar uchun xos holat aerob nafas olishdir. Bu jarayon hujayralar mitoxondriyalarida kechadi.

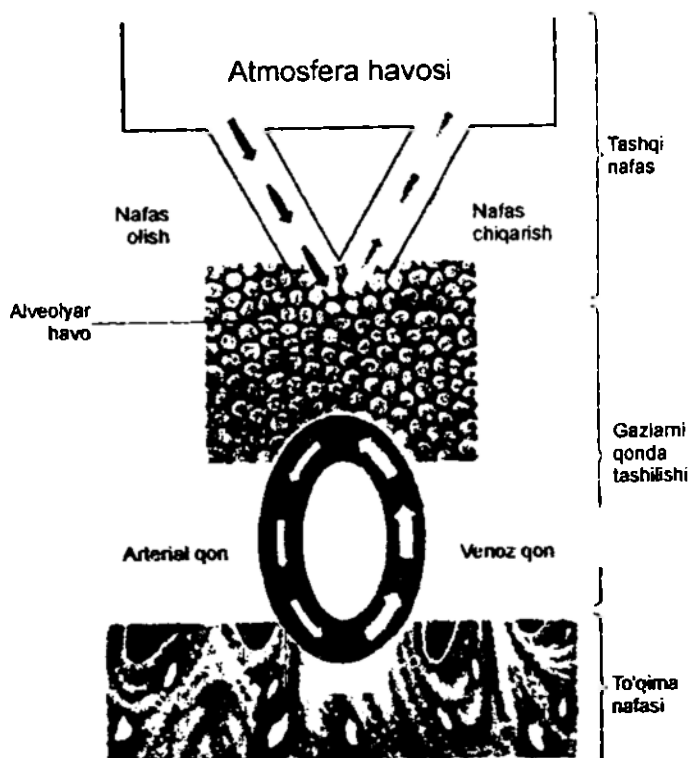
Inson va o'pka tipida nafas oluvchi hayvonlarda nafas quyidagi jarayonlarni o'z ichiga oladi: 1) tashqi nafas (tashqi muhit bilan o'pka alveolalari orasida havo almashinuvi); 2) o'pkada gazlar almashinuvi (o'pka alveolalari bilan kichik qon aylanish doirasi o'rtasida gaz almashinuvi); 3) gazlarning qonda tashilishi; 4) qon bilan to'qima orasida gazlar almashinuvi; 5) to'qima nafasi (hujayra mitoxondriyalaridagi biologik oksidlanish).

Tashqi nafas. Nafas muskullari va o'pka veptilyatsiyasi (havo almashinuvi) ko'krak qafasi hajmining ritmik, bir me'yorda o'zgarishi hisobiga amalga oshiriladi.

Ko'krak qafasi hajmining ortishi nafas olish- *inspiratsiya*, kichrayishi esa –nafas chiqarish- *ekspiratsiya* deyiladi. Bu har ikkala jarayon nafas sikli deyiladi. Nafas olganda atmosfera havosi nafas yo'llari orqali o'pka alveolariga kiradi, chiqarganda esa uning bir qismi tashqariga chiqadi.

Ko'krak qafasi hajmining ortishi nafas muskullarining qisqarishiga bog'liq. Inspirator muskullar qisqarganda ko'krak qafasi kattalashadi. Ekspirotor muskullar qisqarganda esa ko'krak qafasi hajmi kichrayadi.

Nafas olish mexanizmi. Nafas olish faol jarayon bo'lib, bir qancha qarshiliklarni yengishga yo'naltirilgan. Nafas olishda, ko'tarilgan ko'krak qafasining og'irligi, tashqi qovurg'alararo muskullar, diafragma, ko'krak qafasi elastiklik qarshiliklari, to'qimalarning qovushqoqligi, qorin bo'shlig'idagi bosim, o'pkaning elastik qarshiligi, nafas yo'llarining aerodinamik qarshiliklarni yengishga to'g'ri keladi. Nafas olish jarayonida ko'krak qafasi hajmi uchta-vertikal, sagital va frontal yo'lnalishlarda kengayadi. Shu vaqtda diafragma yassilashib, pastga tushadi.



66-rasm. Tashqi muhit va organizm orasida gazlar almashinuvi (nafas bosqichlari).

Nafas muskullariga asosan ko'ndalang targ'il skelet muskullari va diafragma kiradi. Ular boshqa skelet muskullaridan o'zlarining nihoyatda ahamiyatli ekanligi bilan farq qiladi, chunki nafas muskullari butun hayot davomida ritmik qisqarib turishi kerak.

Ikki turdagi asosiy va qo'shimcha (yoki yordamchi) nafas muskullari tafovut qilinadi. Tinch holatda bo'lganda sog'lom odamning nafas olishini diafragma va tashqi qovurg'alararo va tog'aylararo muskullar ta'minlaydi.

Diafragma ham ko'ndalang targ'il muskuldan tashkil topgan bo'lib, muskullari qisqarishi hisobiga u gumbaz holatidan yassi holatga o'tadi (1,5 sm gacha pastga tushadi) va qorin bo'shlig'i a'zolarini pastga va yon taraflarga siljitadi, natijada ko'krak bo'shlig'i vertikal yo'nalishda kattalashadi.

Chuqur nafas olganda yoki tez-tez nafas olganda qo'shimcha nafas muskullari ham ishtirok etadi. Bularga qovurg'alarni ko'taruvchi: narvonsimon, katta va kichik ko'krak, oldingi tishsimon muskullar, yelka kamarini va yelkani qimirlatmay turuvchi muskullar-trapesiyasimon, rombsimon, ko'rakni ko'taruvchi muskullar kiradi.

Nafas chiqarish mexanizmi. Nafas chiqarish passiv jarayon bo'lib, nafas olish muskullari bo'shasha boshlagach, yuqorida sanab o'tilgan qarshiliklar ta'sirida, diafragma gumbazi ko'tarilib ko'krak qafasi dastlabki holiga qaytadi.

Tez-tez va chuqur nafas chiqarilganda esa nafas chiqarish muskullari ishtirok etadi. Bularga: ichki qovurg'alararo muskullar, qorin muskullari (qiyshiq, ko'ndalang va to'g'ri) qo'shimcha nafas chiqarish muskullariga yana umurtqani bukuvchi muskullar ham kiradi.

Plevra va alveola bo'shliqlaridagi bosim. Ko'krak qafasida joylashgan o'pka va ko'krak qafasi seroz parda-plevra bilan o'ralgan. Plevrani pariyetal va visseral varaqlari bo'lib, ularning oraliq'ida seroz suyuqlik mavjud. Suyuqlik tarkibi bo'yicha limfa suyuqligiga o'xshash.

Plevra bo'shlig'ida bosim atmosfera bosimidan past bo'ladi. Buni quyidagi tajribada kuzatish mumkin. Buning uchun rezina naychalar orqali «U» simon shisha nayga simob to'ldirilib, rezina naycha orqali ignaga ulab plevra bo'shlig'iga kiritiladi. Monometrning ko'rsatkichi, bosimlar farqi hisobiga, plevra bo'shlig'i tomon ulangan qismi ko'tariladi. Bu esa bo'shliqdagi bosim atmosfera bosimidan past ekanligini ko'rsatadi. Tinch nafas olgan paytda u yerdagi bosim - 6 mm simob *ustunigacha* pasayadi. Oddiy nafas chiqarganda esa plevra bo'shlig'idagi bosim atmosfera bosimidan - 3 mm sim. *ustuniga* kam. Chuqur nafas olganda bu yerdagi bosimlar farqi 20 mm sim *ust.* ga teng.

Oddiy holatlarda plevra bo'shlig'ida havo bo'lmaydi. Agar plevra varaqlarining bir butunligi buzilib, u yerga havo kirib qolsa, plevra bo'shlig'idagi bosim atmosfera bosimi bilan tenglashib qoladi, bu holatni *plevmotoraks* deyiladi. Natijada o'pka bujmayib qoladi, uning nafas olish vaqtida kengayishi chegaralanadi, bu holat og'ir asoratlarga olib keladi va hatto o'limga olib kelishi mumkin.

Ko'krak qafasi ochilganda, jarohatlanganda o'pka bujmayadi *ochiq pnevmotoraks* vujudga keladi. Agar igna orqali plevra bo'shlig'iga ma'lum miqdorda havo yuborilsa, *yopiq pnevmotoraks* vujudga keladi. Yopiq pnevmotoraks

tibbiyotda tashxis qo'yish va davolash maqsadlarida hosil qilinadi. Ikki tomonlama ochiq pnevmotoraks holatida zudlik bilan tibbiy yordam ko'rsatilmasa o'linga olib kelishi mumkin. Bunday holatda sun'iy nafas oldirish, ya'ni nafas yo'llari orqali o'pkaga havoni ritmik ravishda kiritish yoki ko'krak qafasini tabiiy nafas harakatlari kabi sun'iy ritmik kengaytirish va qisish kerak. Yopiq pnevmotoraks bo'lganda u yerdagi havo ma'lum vaqt o'tgandan so'ng qonga so'rilib ketadi va yana plevral bo'shliqdagi bosim manfiy bo'lib qoladi.

Plevra bo'shlig'ida bosimning manfiy bo'lishiga asosiy sabab, bu o'pka to'qimasining elastik tortishish kuchi va plevra pardalarining havoni so'rish xususiyatiga ega ekanligi.

Nafas olish va chiqarish vaqtida ko'krak qafasi bo'shlig'i kengayib kichrayib turadi. Shunga monand ravishda o'pka ham passiv ravishda kengayib, kichrayib harakat qiladi. Bunday harakatlarni Donders modelida o'rganish mumkin. Donders modeli tubiga rezina parda qoplangan shisha idishdan iborat. Idishning yuqori qismi berkitilgan bo'lib uning o'rtasidan shisha nay o'tkazilgan. Unchalik katta bo'lmagan hayvondan (kalamush, quyon yoki mushukcha) qirqib olingan o'pka traxeya, bronxlar bilan birgalikda shisha idishchaga o'matiladi. Idish ichidagi bosim monometr orqali o'lchanishi mumkin. Idishning rezina pardali tubi pastga tortilsa, idish hajmi kattalashadi, ichidagi bosim atmosfera bosimidan past bo'lib qoladi, o'pka to'qimasi cho'zilib, ichiga atmosfera havosi kiradi. Rezina parda tubi qo'yib yuborilsa, avvalgi joyiga qaytadi. Idish hajmi kichrayadi; o'pka to'qimasi elastik xossalari tufayli siqiladi, ichidagi bosim ko'tarilib, havo o'pkadan tashqariga chiqadi.

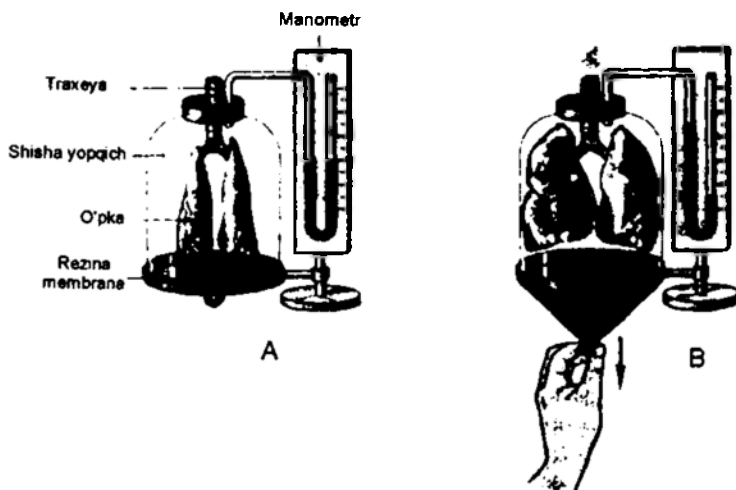
O'pka to'qimasining elastik tortish kuchi. O'pka to'qimasining elastik tortish kuchi uch omilga bog'liq:

- 1) alveolalar ichidan qoplanib turuvchi (surfaktan) moddaga;
- 2) o'pka to'qimasi elastik tolalarining tarangligiga;
- 3) bronxlar muskullarining tonusiga.

O'pkaning elastik tortishish kuchidan $\frac{2}{3}$ qismi alveolalar devorining yuza tarangligiga bog'liq.

Alveolalarning ichki yuzasini suvda erimaydigan 20–100 nm qalinlikdagi fosfolipid modda - surfaktan qoplab turadi. U esa alveolalarni bir-biriga yopishib qolishiga yo'l qo'ymaydi. Surfaktan 2 tipdagi pnevmotsitlarda sintezlanadi. Uning sintezlanishi parasimpatik nerv ta'sirlanganda kuchayadi, adashgan nerv kesib qo'yilganda esa sekinlashadi.

Alveolalardagi bosim nafas olinmaganda va nafas yo'llari ochiq bo'lganda atmosfera bosimi bilan teng bo'ladi. Nafas olganda alveolalarda bosim pasaya boshlaydi. Bosim pasayishi inspirator muskullarning qisqarishiga va nafas yo'llarining qarshiligiga bog'liq. Agarda havo yo'llari berk bo'lsa, kuchli nafas olishga harakat qilinganda bosim - 70 mm sim. ust. gacha pasayishi mumkin. Nafas chiqarganda alveolalarda bosim atmosfera bosimidan yuqoriroq bo'ladi. Nafas yo'llari to'siq bo'lib, kuchli nafas chiqarishga harakat qilinganda bosim 100 mm sim. ust. gacha ortishi mumkin.



67-rasm. Nafas olish va chiqarish akti mexanikasini ko'rsatuvchi Donders modeli.

O'pka hajmi va sig'imi. O'rta yoshli odam tinch turganda 500 ml (300 dan 800) gacha havoni nafasga oladi. Bu o'pkaning *nafas olish hajmi* deyiladi. Odam 500 ml nafas havosi ustiga yana qo'shimcha 3000 ml gacha havo olishi mumkin. Ushbu hajm *nafas olishning qo'shimcha hajmi* deb ataladi. Tinch nafas olib chiqargandan so'ng, chuqur nafas chiqarish orqali, yana qariyb 1500 ml havoni chiqarish mumkin. Bu hajm *nafas chiqarishning qo'shimcha hajmi* deyiladi.

Chuqur maksimal nafas chiqargandan so'ng ham o'pkada yana 1000–1500 ml miqdorda havo qoladi, bu *qoldiq hajmi* deyiladi.

Ikki tomonlama ochiq pnevmotoral:sdan keyin ham o'pkada minimal miqdorda havo qoladi. Bu havo o'pka alveolarida qolib ketadi. Inson o'lgandan so'ng alveolalardan avvalroq bronxiolalar yopishib qo'ldi. Shuning uchun katta odamlar va tug'ilgandan so'ng nafas olgan go'dakning o'pkasi suvda cho'kmaydi. O'lik tug'ilgan bolaning o'pkasi yozilmagan va ichida havo bo'lmaganligi uchun suvda cho'kib ketadi. Bu esa sud tibbiyoti amaliyotida katta ahamiyatga ega.

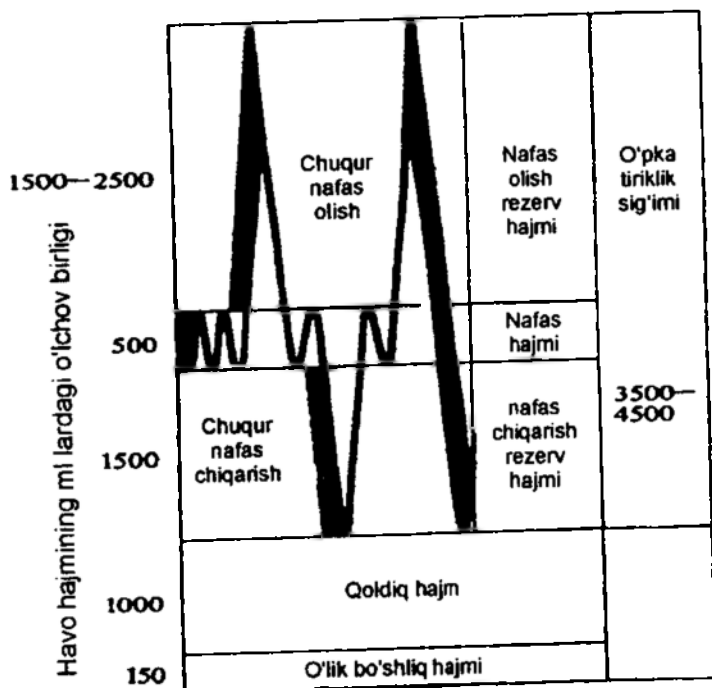
Nafas havosi, nafas olish va nafas chiqarishlarning qo'shimcha havolari yig'indilari ($500+3000+1500=5000\text{ml}$) o'pkaning *tiriklik sig'imini* (O'TS) tashkil qiladi. O'TS insonlarning yoshiga, jinsiga, sog'lig'iga, tananing katta kichikligiga, jismonan chiniqqanligiga bog'liq bo'ladi. Uning ko'rsatkichi erkaklarda (4000–5000ml) ayollarga nisbatan (3000–4500ml) birmuncha ko'proq (25%) bo'ladi. Odam tik turganda O'TS ko'rsatkichi yotganga yoki o'tirganga nisbatan ko'proq bo'ladi.

O'pkaga sig'a olishi mumkin bo'lgan maksimal havo o'pkaning *umumiy sig'imi* deyiladi. Bu ko'rsatkich 6500 ml ($1500+5000=6000\text{ml}$) qoldiq hajm va O'TS yig'indisidan iborat.

Oddiy nafas olib chiqargandan so'ng o'pkada bo'lib, qolgan havo miqdori *funksional qoldiq sig'imi* deb ataladi va 3000 ml ga teng nafas chiqarishning qo'shimcha hajmi, hamda qoldiq hajmlardan tashkil topgan.

Nafas olishning qo'shimcha hajmi va nafas havosi birgalikda *nafas sig'imini* tashkil qiladi ($500+3000=3500\text{ml}$).

Zararli bo'shliq. Havo alveolalardan tashqari nafas yo'llari - burun bo'shlig'i, hiqudoq, traxeya, bronx va bronxiolalarda ham bo'ladi. Bu havo gazlar almashinuvida ishtirok etmaydi. Shuning uchun nafas yo'llari *anatomik zararli bo'shliq* deyiladi. Nafas olib chiqarilganda bu yerdagi havo miqdori o'zgarmaydi, u taxminan 140–150 ml ga teng. Nafas havosining $\frac{1}{3}$ qismini tashkil qiladi. Shunday qilib, 500 ml nafas havosidan 350 ml gina o'pka alveolarigacha yetib boradi. Alveolalarda oddiy nafas chiqargandan so'ng o'rtacha 2500 ml havo bo'ladi (funksional qoldiq sig'im). Shunday qilib, oddiy nafas olinganda alveolyar havoning ($2500:350=7$) $\frac{1}{7}$ qismi yangilanar ekan.



68-rasm. O'pka hajm va sig'imi jadvali.

Havo yo'llarining ahamiyati. Havo yo'llarida gazlar almashinuvi sodir bo'lmaydi, lekin ular nafasda muhim vazifalarni bajaradi. Havo yo'llaridan o'tayotgan

atmosfera havosi namlanadi, isiydi, chang va mikroorganizmlardan tozalanadi. Burun bo'shlig'i shilliq pardasi ishlab chiqargan shilimshiq suyuqlik kichik zarralarni, mikroorganizmlarni o'ziga yopishtirib - tutib oladi va u yerdan hilpillovchi epiteliy hujayralar tashqariga qarab harakat qilib (7–19mm/min), yopishib qolgan tuzilmalarni siljitadi. Shilimshiq suyuqlik tarkibida bakteriotsid xususiyatiga ega bo'lgan lizotsim moddasi mavjud.

Chang-g'ubor va yig'ilib qolgan shilimshiq hiqildoq, kekirdak, traxeyalardagi retseptorlarni ta'sirlab yo'tal, burun bo'shlig'i retseptorlarini ta'sirlab esa aksa urish reflekslarini chiqaradi (himoya nafas reflekslari).

Bronxlarning silliq muskullari simpatik va parasimpatik nervlardan innervatsiya oladi. Parasimpatik ta'sir kuchayganda bronxlarning muskullari qisqaradi va teshigi torayadi. Simpatik nervlar ta'siri kuchayganda esa bronxial muskullar bo'shashadi va uning teshigi torayadi.

O'pka ventilyatsiyasi. Vaqt birligi ichida o'pkadan o'tgan havoning miqdori o'pka ventilyatsiyasi deb ataladi. Nafas harakatlari hisobiga alveolyar havoda gazlar tarkibi o'zgaradi. Kislorodning u yerga kirishi va karbonat angidridning chiqarib yuborilishi ta'minlanadi.

O'pka ventilyatsiyasining samaradorligi nafasning chuqurligi va miqdoriga bog'liq. Katta yoshdagi odam tinch turganida minutiga 16–20 marta nafas oladi. Insonda nafas olish nafas chiqarishga qaraganda qisqaroq bo'lib: 1:1,3 nisbatni tashkil qiladi.

O'pka ventilyatsiyasini keng tarqalgan va ko'proq ma'lumot beradigan ko'rsatkichi - *o'pkaning minutlik hajmi* bo'lib, erkaklarda tinch turganda 6–10 l/min ni tashkil qiladi va jismoniy ish bajarganda bu ko'rsatkich 30 dan 100 l/min gacha ortishi mumkin.

O'pkaning minutlik hajmi ventilyatsiyaning qanchalik samarali ekanligini to'liq ta'riflab bermaydi. Buni quyidagi misol bilan ko'rib chiqish mumkin. Ikki odamda o'pka ventilyatsiyasining minutlik hajmi 6 l ga teng deb faraz qilaylik. Birinchi holda odam minutiga 20 marta nafas olgan, har birining hajmi 300 ml. Ikkinchi holda 10 marta nafas olgan, har birining hajmi 600 ml. Zararli bo'shliq hajmi o'rta hisobda 140 ml nafas olish chuqurligi 300 ml bo'lgan odamda $300 - 140 = 160$ ml, ya'ni minutlik hajmi $160 \times 20 = 3200$ ml ni tashkil etadi. Ikkinchi holda $600 - 140 = 460$ ml, minutlik hajm $460 \times 10 = 4600$ ml ni tashkil qiladi.

Shundan ham ko'rinib turibdiki, siyrak, lekin chuqur nafas olish ancha samarali bo'lar ekan. Nafas gimnastikasi nafas hajmini orttirishda muhim amaliy ahamiyatga ega.

Tananing holatiga qarab o'pkaning turli qismlari turlicha ventilyatsiyalanadi. Tik turganda o'pkaning pastki qismlari yuqori qismlariga nisbatan yaxshi ventilyatsiyalanadi. Agar inson chalqancha yotgan holda bo'lsa yuqori va pastki bo'limlar orasidagi ventilyatsiya farqi yo'qoladi, lekin orqa tomoni oldingi tomoniga nisbatan yaxshi ventilyatsiyalanadi. Yon tomonga yonboshlab yotganda esa o'pkaning pastki qismi yaxshi ventilyatsiyalanadi.

Tik turganda o'pkaning yuqori va pastki qismlarining bir xil ventilyatsiya

bo'lmashligi bu o'pka va plevra bo'shlig'idagi bosimlar farqi hisobiga kelib chiqadi. O'pka ma'lum og'irlikka ega bo'lib, uning pastki qismida yuqorisiga nisbatan transpulmanal bosim pastroq. Shuning uchun ham nafas chiqarishning oxirida uning quyi qismi kuchliroq eziladi, lekin nafas olganda esa oson kattalashadi.

Nafas olgandagi, chiqargandagi va alveolyar havolarning tarkibi. Nafas olganda atmosfera havosi alveolalarga bosimlar farqi hisobiga qonveksiya yo'li bilan kiradi. Inson o'pkasi – bronxlari, traxeyadan alveolalargacha 23 marta bo'linadi. Buning natijasida ularning ko'ndalang kesimi yuzasi 4500 marta ortadi. Shuning natijasida gazlarning chiziq tezligi alveolalarga yaqinlashgan sayin sekinlashadi. Bu esa alveolalardan kichik qon aylanishi doirasi tomirlariga gazlarning diffuziya yo'li bilan o'tishiga qulaylik yaratadi.

Odam atmosfera havosidan nafas oladi, uning tarkibida 20,94% kislorod, 0,03% karbonat angidrid, 79,03% azot bor. Nafas chiqargandagi havo tarkibida 16% kislorod, 4,5% karbonat angidrid, 79,5% azot bor. Alveolyar havoda 14% kislorod, 55% karbonat angidrid, 80,5% azot bor.

Nafas chiqargandagi havo tarkibida kislorod ko'pligi va karbonat angidridining ozligi bilan farq qiladi. Bunday farq bo'lishining sababi nafas chiqargandagi havo zararli bo'shliqdagi havo bilan aralashib ketadi. Zararli bo'shliq havo tarkibi atmosfera havosi tarkibi bilan bir xil.

O'pkada gazlar almashinuvi. Gazlar diffuziyasi. Alveolalar tashqi yuzasining ko'pchilik qismi kichik qon aylanishi doirasi kapilyarlari bilan birlashgan. Kapilyarlar bilan qoplangan yuzasi o'rtacha 100 m² ni tashkil qiladi. O'pka alveolalari va qon-tomir orasida aerogematik to'siq-o'pka membranasi bo'lib u endoteliy hujayralaridan, ikkita asosiy membranadan, alveolalar epiteliysidan va surfaktan qavatidan iborat. Bu membrananing qalinligi 0,3–2,0 mkm ga teng.

O'pkada gazlar almashinuvi kislorodning alveolalardan qonga (bir kunda o'rtacha 500 l), karbonat angidridning esa qondan alveolalarga (bir kunda o'rtacha 430 l) diffuziya yo'li bilan o'tishi uchun aerogematik to'siqning ikki tomonida alveolalarning havodagi parsial bosimi va qondagi gazlar tarangligining farqi bo'lishi kerak.

Gazlar aralashmasidagi har bir gazning o'ziga to'g'ri kelgan atmosfera bosimining qismi shu gazning *parsial bosimi* deyiladi. Gazlar aralashmasining umumiy bosimini va uning % hisobidagi tarkibini aniqlasak, gazlar aralashmasidagi har qanday gazning parsial bosimini hisoblash mumkin. Masalan atmosfera havosining bosimi 760 mm sim. ust. bo'lganda kislorodni 21 % deb olsak, ya'ni (100% - 760 mm sim ust, 21%- mm sim ust) 159 mm sim. ust. tashkil etadi. Alveolalar havodagi gazlarning parsial bosimini hisoblaganda, havo tana haroratida bo'lganda atmosfera bosimining 47 mm sim ust ga teng bo'lgan qismi suv bug'lariga to'g'ri keladi. Qolgan 713 mm kislorod karbonat angidridi va azotga to'g'ri keladi. Kislorodning alveolyar havodagi miqdori 14% bo'lganda:

$$PO_2 = \frac{(760 - 47) \cdot 14}{100} = 99,8$$

ya'ni 100 mm sim. ust. ga teng bo'ladi.

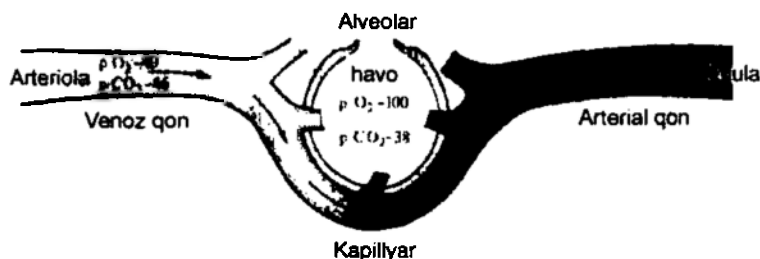
Karbonat angidridining alveolyar havodagi miqdori 5,5% bo'lganda, uning parsial bosimi 39,2 (40) *mm sim ust* ga teng.

Qonda gazlar erkin erigan va kimyoviy birikkan holda bo'ladi. Gazlar diffuziyasida faqat erigan gazlar ishtirok etadilar.

Gazlarning eruvchanligi quyidagi omillarga bog'liq: 1. Suyuqlik tarkibiga; 2. Suyuqlik ustidagi bosimga; 3. Suyuqlik haroratiga; 4. Eruvchi gaz tabiatiga.

Muayyan gaz erigan suyuqlik bilan tutashganda gazning parsial bosimi past bo'lsa, gazning bir qismi eritmada chiqib ketadi va eritmada gazning miqdori kamayadi. Gazning bosimi yuqori bo'lsa, suyuqlikda ko'proq gaz eriydi. Gazlarning suyuqlikda erishi yoki aksi dinamik muvozanat namoyon bo'lguncha davom etadi.

O'pka aerogematik to'sig'ining o'tkazuvchanligini ko'rsatuvchi kattalik bu o'pkaning diffuzial xususiyati hisoblanadi. O'pkaning diffuzial xususiyati deb membrananing har ikkala tomonida gazlar bosim farqi 1 *mm sim. ust.* ga teng bo'lganda 1 minut davomida *ml* hisobida o'tgan gazlar miqdoriga aytiladi. Odam o'pkasining diffuzion qobiliyati kislorod uchun 25 *ml/min* ga teng. Karbonat angidridi uchun diffuzion qobiliyat shu gazning o'ta eruvchanligi hisobiga 20–25 baravar yuqori.



69-rasm. Alveola va kapillarlar o'rtasidagi gaz almashinuvi (gazlarning parsial bosimi va tarangligi, *mm sim. ust.*)

Kislorodning diffuziyasi bosimlar farqi hisobiga amalga oshadi. Alveolalarda O_2 ning parsial bosimi 100 *mm sim ust.* ga va vena qonida uning tarangligi esa 40 *mm sim ust* ga teng. Bosimlar farqi 60 *mm sim ust.* ga teng. Shu farq yo'nalishi bo'yicha kislorod alveoladan venoz qonga o'tadi. Vena qonda karbonat angidridi gazining tarangligi 46 *mm sim ust.* ga teng, alveolalarda esa 38 *mm sim ust* ga teng. Bosimlar farqi 6 *mm sim ust.* bo'lib, u karbonat angidridning qondan alveolaga diffuziyasini ta'minlaydi. Karbonat angidridining alveolyar membranada eruvchanligi yuqori (24) bo'lganligi uchun bosimlar farqi oz bo'lsa ham diffuziyalanib bo'ladi.

Gazlarning qonda tashilishi. Qonda kislorodning tashilishi. Kislorod qonda ikki xil - erigan va gemoglobin bilan birikkan holda tashiladi. Qon plazmasida kislorod juda kam miqdorda erigan holda bo'ladi. Harorat 37°C bo'lganda uning eruvchanligi 0,03 *ml/l⁻¹ mm sim ust* ga teng. 100 *ml* qonda tarangligi 100 *mm sim ust* bo'lganda,

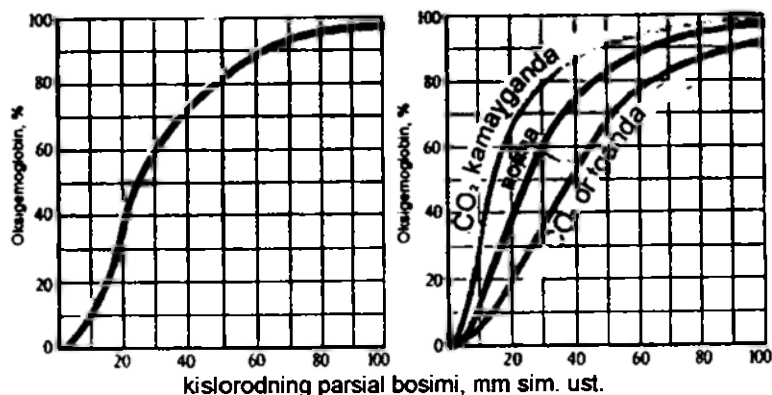
erigan holda 0,3 ml kislorod bo'ladi. Bu tirik organizm hayot faoliyati uchun yetarli emas.

Kislorodning asosiy qismi gemoglobin bilan birikkan holda tashiladi. Gemoglobin nafas pigmenti bo'lib, tarkibida o'ziga xos oqsil qismi *globin* va o'zida ikki valentli temir tutuvchi *gem* dan tashkil topgan. Gemoglobin kislorod bilan oson dissotsiatsiya bo'luvchi birikma oksigemoglobinni hosil qiladi. Bunda temirning valentligi o'zgarmaydi.

Gemoglobin to'la to'yinguncha qon bilan birikkan kislorodning miqdori *qonning kislorod sig'imi* deyiladi. Qonning kislorod sig'imi gemoglobin miqdoriga bog'liq. 1 gr gemoglobin 1,36 ml kislorodni biriktirib olishi mumkin. Qonda gemoglobin miqdori 14 g % bo'lsa, 100 ml qon 19 ml kislorodni biriktira oladi. Qonning kislorod sig'imi 100 ml qon biriktira oladigan kislorodning maksimal miqdori bilan belgilanadi. Sog'lom odam arterial qonida gemoglobinning kislorod bilan to'yinishi 96% ni tashkil qiladi.

Gemoglobinning oksigemoglobinga aylanishi qonda erigan kislorodning tarangligi bilan bog'liq. Ular orasidagi bog'liqlikning grafik tarzda ifodalanishi oksigemoglobinning dissotsiatsiya egri chizig'i deyiladi. Agar absissa o'qiga kislorodning parsial bosimi, ordinata o'qiga – gemoglobinning kislorod bilan to'yinish % qo'yilsa, oksigemoglobinning dissotsiatsiya egri chizig'ini olamiz.

Bu egri chiziq «S» shaklida bo'lib, chiziqning chap qismi tik yuqoriga ko'tarilgan, o'ng qismi esa deyarli gorizontall yo'nalishda bo'ladi. Kislorodning tarangligi 10 dan 40 mm sim ust ga ko'tarilganda oksigemoglobin miqdori 75% gacha ko'tariladi. Kislorodning tarangligi 60 mm sim ust ga yetganda oksigemoglobin miqdori 90% ni tashkil qiladi. So'ngra to'liq to'yinish juda sekin bo'ladi.



70-rasm. Oksigemoglobin dissotsiatsiya egri chizig'i.

Kislorodning parsial bosimi past bo'lganda oksigemoglobin dissotsiatsiyaga uchrab, kislorod ajraladi. Oksigemoglobin dissotsiatsiya egri chizig'i harorat

ko'tarilganda, muhitda vodorod ionlari miqdori ortganda o'ng tomonga siljiydi.

Bu egri chiziq dissotsiatsiyasi karbonat angidridning qondagi tarangligiga ham bog'liq, u ortganda kislorodning to'qimalarga o'tishi tezlashadi. Kislorodni ko'p iste'mol qiluvchi a'zolarida (muskul, jigar, yurak, buyrak) oksigemoglobin ko'proq dissotsiatsiyalanadi. Harakat pasayganda, karbonat angidridi tarangligi pasayganda, eritrotsitlarda 2,3 – difosfoglitserrat miqdori ozayganda, dissotsiatsiya egri chizig'i unga tomon siljiydi, kislorodning gemoglobin bilan bog'liqligi kuchayadi.

Gemoglobinning kislorod bilan birikmasi doimiy mustahkam emas. Unga quyidagi omillar ta'sir etadi: 1. Eritrotsitlarda maxsus 2,3-difosfoglitserrat moddasi mavjud. Qonda kislorodning tarangligi pasayganda uning miqdori ortadi. 2. Qonda vodorod ionlari miqdori ortishi yoki kamayishi. 3. Qonda karbonat angidrid miqdori ortishi yoki kamayishi. 4. Haroratning ortishi yoki kamayishi.

Qonda karbonat angidridning tashilishi. Moddalar almashinuvining oxirgi mahsuloti bo'lmish karbonat angidridi qonda erigan va kimyoviy birikkan hollarda tashiladi. 100 ml venoz qondan 55–58 % hajm karbonat angidridi gazini ajratib olish mumkin. Unda 2,5 % hajm qonda erigan, 4,5 % hajm gemoglobin bilan birikkan (*karbgemoglobin*) va 51% hajm karbonat kislotasining kaliyli va natriyli tuzlari tashiladi.

Karbonat angidrid to'qimadan kapillarlarga o'tib, turg'un bo'lmagan karbonat kislotasini hosil qiladi:

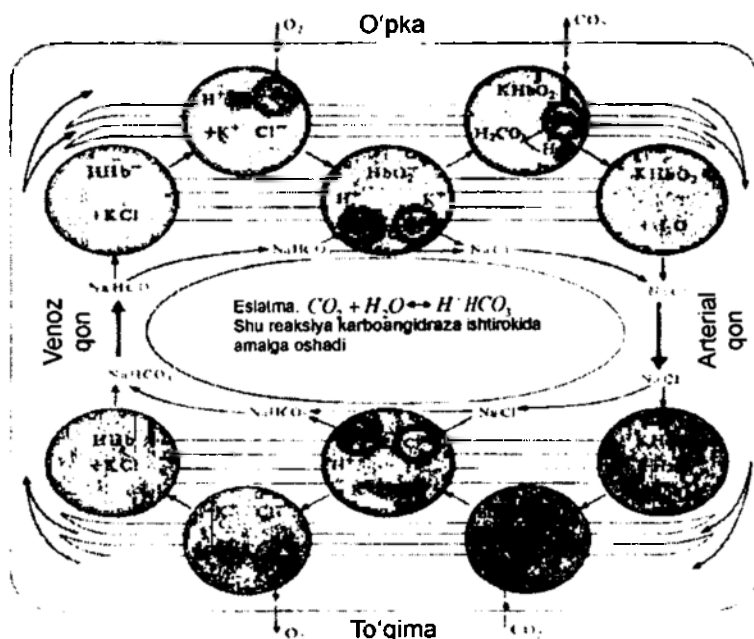
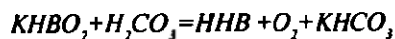


Bu qaytar reaksiya muhitdagi CO_2 ning tarangligiga bog'liq. Bu reaksiya eritrotsitlar ichida bo'ladigan karboangidraza fermenti ta'sirida (20000 baravar) tezlashadi.

Karbonat angidrid birikmalari, bikarbonat tuzlarining tashilishida eritrotsitlarning ahamiyati katta. To'qimalarda hosil bo'lgan CO_2 kapillarlarga o'tadi va plazmada eriydi.

Plazmadan CO_2 eritrotsitga o'tadi va karboangidraza fermenti ishtirokida karbonat kislotaga aylanadi. Natijada HCO_3^- molekullari miqdori ortadi va konsentratsiya gradiyenti bo'yicha plazmaga chiqadi. Plazmada K^+ va Na^+ kationlari bilan birikib, bikarbonat tuzlarini hosil qiladi. Kationlar o'miga xlor anioni eritrotsit ichiga o'tadi va osmotik bosimning sal ko'tarilishiga sabab bo'ladi. Natijada eritrotsitlarga suv o'tib, hajmi sal kattalashadi. Shuning uchun ham katta qon aylanish doirasi kapillarlari eritrotsitlarining hajmi sal kattaroq.

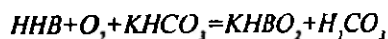
Ayni vaqtda oksigemoglobindan kislorod ajraladi va to'qimalarga o'tadi. Gemoglobin bilan bog'langan kaliy karbonat kislotasi ta'sirida ajrab chiqadi va kaliy bikarbonat hosil qiladi. Kislotadan ajralgan H^+ ionlari gemoglobin bilan birikib, kam dissotsiatsiyalanadigan qaytalangan gemoglobin (HHB) hosil qiladi. Qaytalangan gemoglobin CO_2 ning bir qismini o'ziga biriktirib, karbogemoglobinga ($HHBCO_2$) aylanadi. Eritrotsit to'qima kapillarlaridan o'tayotganda karbonat kislotasi kaliy ionlarini chiqarib yuboradi:



71-rasm. Gazlarni qonda tashilishi, o'pka va to'qimalarda gaz almashinuvi.

HCO_3^- ionlarining bir qismi plazmaga o'tib natriy ionlari bilan birikadi, eritrotsit ichiga esa xlor ionlari ion muvozanatini saqlash uchun o'tadi.

O'pka kapillarlarida venoz qondan CO_2 ning bir qismi alveolalarga o'tadi. Alveolyar xavoda CO_2 ning parsial bosimi venoz qondagi CO_2 ning tarangligidan pastrok bulgani uchun, CO_2 kapilyarlardan alveolyar havoga diffuziya yo'li bilan o'tadi. Bu quyidagi reaksiya bilan tushuntiriladi:



Hosil bo'lgan karbonat kislotasi parchalanishini karboangidraza fermenti keskin tezlashtiradi, natijada CO_2 alveolyar havoga o'tadi.

Karbonat angidridning qonga birikishi va undan ajralib ketishi uning qondagi parsial tarangligiga bog'liq. Karbonat angidridi dissotsiatsiya egri chizig'ini hosil qilish uchun ordinata o'qiga qonga birikkan karbonat angidridining hajmi % va abssissa o'qiga CO_2 ning parsial tarangligi qo'yiladi.

Pastki egri chiziqdagi A nuqta CO_2 ning 40 mm sim ust ga teng bo'lgan tarangligiga, ya'ni arterial qonda mavjud bo'lgan taranglikka to'g'ri keladi. Bu

qonda uning miqdori 52 hajm % bikarbonatlar holatida bo'ladi. Yuqoridagi egri chiziqning nuqtasi CO_2 ning 46 *mm sim ust* ga teng bo'lgan tarangligiga to'g'ri keladi. Venoz qonda esa 58 hajm % CO_2 birikkan holda, yuqoridagi va pastdagi egri chiziqning AV chizig'i arterial qon venoz qonga aylanayotganda va aksincha, venoz qon arterial qonga aylanayotganda uning CO_2 biriktirish xossasining o'zgarishiga mos keladi.

To'qimalarda gazlar almashinuvi. Katta qon aylanishi doirasi kapillarlari va to'qimalar orasida kislorod va karbonat anhidridi gazlarining almashinuvi oddiy diffuziya yo'li bilan sodir bo'ladi. Gazlarning o'tishi kapillar, to'qima va interstitsial suyuqliklar orasidagi ularning tarangligi farqi bo'yicha amalga oshadi.

Kislorodning tarangligi uning iste'mol qilinadigan joylarida eng past bo'ladi. Biologik oksidlanish jarayoni kechadigan joy mitoxondriyalarda 0,5 *mm sim ust* ga yaqin bo'ladi. Oksigemolobin dissotsiatsiyasi natijasida ajralib chiqqan kislorod molekullari past taranglikka ega bo'lgan joylarga o'ta boshlaydi. To'qimalarda kislorodning tarangligi ko'pchilik omillarga bog'liq: qon oqish tezligiga, kapillarlarning tuzilishi va bir-biri orasidagi masofaga, hujayralarning kapillarlarga nisbatan joylashishiga, oksidlanish jarayonlari faolligiga va h. k. To'qimalararo suyuqlikda kislorodning tarangligi 20–40 *mm sim ust* ga teng.

Kapillyarlardan o'tayotgan qondan to'qimaga o'tgan O_2 miqdorining qon O_2 sig'imiga nisbati – qonning kislorod sig'imi – *kislorodning o'tilzatsiya koeffitsienti* deb ataladi. Tinch turgan vaqtda bu ko'rsatkich 30–40% ga teng. To'qimalarning kislorodga bo'lgan ehtiyoji turli bo'lganligi uchun kislorodning utilizatsiya koeffitsienti ham turlicha bo'ladi. Masalan: miokardda, miyaning kul rang moddasida, jigarda 40–60% ga teng. Og'ir jismoniy ish bajarganda skelet muskullarida va yurakda 90% gacha yetadi. Bosh miyaning kul rang moddasida oq moddasiga nisbatan 8–10 baravar yuqori. Buyrakning po'stloq moddasida mag'iz moddasiga nisbatan 20 baravar yuqori.

Karbonat anhidridning hujayralardagi tarangligi 60 *mm sim. ust* gacha bo'ladi. To'qimalararo suyuqlikda 46 *mm sim. ust* ga teng. Arterial qonda esa 40 *mm sim ust* ga teng. Karbonat anhidridi bosimlar gradiyenti bo'yicha to'qimadan kapillarlarga o'tadi.

Nafasning boshqarilishi. Nafasni boshqaruvchi mexanizmlar nafas sistemasining turli qismlarida hamda markaziy nerv sistemasining turli bo'limlarida joylashgan tuzilmalar ishtirokida amalga oshirilib, organizmning kislorodga bo'lgan ehtiyojini qondirishga qaratilgan jarayondir.

O'pka orqali nafas olishning asosiy fiziologik ahamiyati arterial qonda gazlarning optimal miqdorini ushlab turishga qaratilganligidadir.

Tashqi nafasning boshqarilishi reflektor yo'llar bilan amalga oshirilib, o'pka to'qimalari va qon-tomirlarning refleksogen sohalarida joylashgan maxsus retseptorlar qo'zgalishi hisobiga amalga oshiriladi. Nafasni boshqaruvchi markaziy mexanizmlar orqa miya nerv elementlarida, uzunchoq miyada va MNT ning yuqori qismlarida joylashgan.

Miya o'zagining nafas neyronlari orqa miya motoneyronlariga va nafas

muskullariga ritmik ravishda signallar yuborib turadi. *Nafas markazi*. Uzunchoq miyaning nafas ritmini ta'minlovchi hususiy yadrolari to'plami *nafas markazi* deyiladi.

Nafas markazlari fiziologik sharoitda qondagi O_2 va H^+ lar konsentratsiyasi haqidagi axborotni periferik va markaziy xemoretseptorlardan oladi. Xemoretseptorlardan kelayotgan afferent signallar nafas markaziga kelayotgan boshqa afferent ta'sirlar bilan hamkorlikda ishlaydi, lekin oxir oqibat nafasning gumoral boshqarilishi neyrogen boshqarilishidan ustunlik qiladi. Masalan, inson uzoq vaqt nafasni ixtiyoriy ushlab tutolmaydi, chunki bu paytda gipoksiya va giperkapniya kuchayib ketadi natijada nafas olishga majbur bo'ladi.

Nafas markazi ikkita asosiy funksiyani bajaradi: birinchisi *motor* yoki *harakat funksiyasi*, nafas muskullarining qisqarishi bilan namoyon bo'ladi va ikkinchisi *homeostatik* – ichki muhitdagi O_2 va CO_2 konsentratsiyasiga bog'liq holda nafas o'zgarishi kelib chiqadi.

Nafas markazining harakat funksiyasi MNT ning boshqa funksiyalari bilan hamkorlikda nafasni organizmdagi metabolitik ehtiyojiga moslab turadi.

Nafas markazining homeostatik funksiyasi gazlarning (O_2 , CO_2) va rNning qondagi va miya suyuqligidagi fiziologik miqdorini ta'minlab turadi. Tana harorati, gazlar tarkibi o'zgargan muhitdagi, masalan, ortgan va pasaygan barametrik bosimda, nafasni ta'minlaydi.

Nafas muskullari innervatsiyasi. Barcha skelet muskullari kabi nafas muskullari ham somatik nerv sistemasidan tarmoq oladi. Diafragmani innervatsiya qiluvchi neyronning tanasi orqa miya III – IV bo'yin segmentining oldingi shoxlaridan innervatsiya oladi. Qovurg'alar va qorin muskullari esa orqa miyaning ko'krak segmentlaridan innervatsiya oladi. Agar orqa miya ko'krak va bo'yin segmentlari oralig'idan kesib qo'yilsa, diafragma yordamida nafas olish saqlanib qoladi, qovurg'alar yordamida nafas olish to'xtaydi, chunki diafragma nervining motoneyroni kesilgan joydan yuqorida qoladi. Orqa miya uzunchoq miya ostidan kesib qo'yilsa, nafas taqqa to'xtaydi. Biroq, burun va hiqildoqni bevosita uzunchoq miyadan chiqaradigan nervlar bilan innervatsiyalovchi yordamchi nafas muskullari qisqarishi bir necha vaqt davom etib turadi.

Hayvonlarda uzunchoq miyaning quyi qismiga shikast yetkazilganda nafas to'xtashi mumkinligi XVIII asrda ma'lum bo'lgan. 1842 yilda Flurans uzunchoq miyaning ayrim qismlarini shikastlab va ta'sirlab, nafas markazi uzunchoq miyada joylashganligini tajriba yo'li bilan isbotlab berdi. 1885 yilda N. A. Mislavskiy uzunchoq miyaning ayrim qismlarini shikastlab, nafas markazi uzunchoq miyaning IV qorincha tubi kaudal qismida joylashgan tuzilmalar yig'indisi ekanligini aniqladi. Bundan tashqari olim nafas markazini ikki qismdan - nafas olish (inspirator) va nafas chiqarish (ekspirator) markazlardan iborat ekanligini ham isbotlab berdi.

Keyingi olib borilgan tadqiqotlar shuni ko'rsatdiki, nafas markazi uzunchoq miya to'rsimon formatsiyasini medial qismida ovex sohasida, stria acustica qismida joylashgan bo'lib ikki: inspirator va ekspirator qismlardan iborat. Uzunchoq miyaning to'rsimon formatsiyasida yana nafas neyronlari deb ataladigan tuzilmalar

ham aniqlangan, ularning ayrimlari nafas olganda, ayrimlari nafas chiqarganda faollashadi.

Uzunchoq miyaning dorsomedial va ventrolateral sohalarida joylashgan quyidagi nafas neyronlari tiplari aniqlangan: 1) erta inspirator neyronlari, nafas olishning boshlanishida maksimal qo'zg'aladi; 2) kechikuvchi inspirator neyronlar, nafas olish oxirida maksimal qo'zg'aladi; 3) to'liq inspirator neyronlar, inspiratsiyaning barcha vaqtida qo'zg'aladi. Uzunchoq miyaning katta qismini egallab turgan neyronlar ekspirator va inspirator neyronlardan iboratdir. Bu guruh neyronlar qovurg'alararo va qorin muskullariga pastga tushuvchi tarmoqlarni beradi. Orqa miyaning insprator neyronlari asosan II – VI ko'krak, ekspirator neyronlari esa VIII – X ko'krak segmentlarida yig'ilgan.

Ventral guruh neyronlarining kaudal qismi faqat ekspirator neyronlardan iborat. Barcha ekspirator neyronlardan orqa miyaga aksonlar boradi. Bulardan 40 % ichki qovurg'alararo muskullarni, 60% esa qorin muskullarini innervatsiya qiladi.

Nafas markazi neyronlari uch guruhga bo'linadi: 1. Yuqori nafas yo'llarini innervatsiya qiluvchi, nafas yo'llarida havo harakatini boshqaruvchi neyronlar. 2. Orqa miya motoneyronlari bilan sinaptik bog'lar hosil qilib, nafas olish va chiqarish muskullari ishlarini boshqaruvchi neyronlar. 3. Nafas markazini boshqa markaz neyronlari bilan bog'lovchi propriobulbar neyronlar. Nafas ritmini boshqarishda ishtirok etadi.

Varoliyev ko'prigi sohasida nafas neyronlarining ikki yadrosi joylashgan: medial parabraxial va Shatr (Kelliker) yadrosi. Agar hayvonlarda miya o'zagi Varoliyev ko'prigi ostidan kesib qo'yilsa, nafas harakatlari saqlanib qoladi. Faqat ajralgan holda yuqoridan keluvchi impulslardan mahrum bo'lgan markaz, primitiv (oddiy) nafas olishni ta'minlaydi xolos. Uzoq nafas chiqarish, qisqa uzilib turuvchi nafas olish bilan almashinib turadi. Uzlüksiz ketma-ket nafas olish va chiqarishni bir-biri bilan almashinib ritmik ishlashi uchun Varoliyev ko'prigi neyronlari ishtirok etishi shart. Varoliyev ko'prigining oldingi qismida *pnevmatoksik markaz nuqtasi* aniqlangan. Bu markazni yemirish nafas olish va chiqarish jarayonini uzayishiga, ta'sirlash esa nafas sikllarini avvalgidek sodir bo'lishiga olib keladi.

Varoliyev ko'prigi markazlari adashgan nervni ikki tomonlama kesish bilan birgalikda shikastlansa, hayvonlarda nafasni nafas olish bosqichida to'xtashiga olib keladi yoki bu inspirator *apneyzis* deb ataladi. Inspirator apneyzis kam. qisqa vaqtli va tez takrorlanuvchi nafas chiqarish bilan almashib turadi.

Uzunchoq miyadagi nafas markazining neyronlariga ritmik *avtomatiya* xos. Nafas markaziga keluvchi afferent impulslar to'xtatib qo'yilgandan keyin ham biopotensiallarning ritmik o'zgarishlari ro'y berishi ularni elektr asboblari bilan qayd qilish mumkinligi nafas markazida avtomatiya borligini ko'rsatadi.

Nafas markazining o'zidagi modda almashinuv jarayonlari va uni karbonat angidridga nisbatan yuksak sezgirliги nafas markazining avtomatik ravishda qo'zg'alishiga sabab bo'ladi. O'pka retseptorlari, tomirlarning refleksogen sohalar, nafas muskullari, skelet muskullarining retseptorlari. shuningdek, markaziy nerv sistemasining yuqoriroqdagi qismlaridan keladigan impulslari, nihoyat gumoral ta'sirlar nafas markazining avtomatiasini boshqarib turadi.

Nafas markazining avtomatiyasi yurak muskullari avtomatiyasidan farq qiladi. Birinchidan, nafas markazi boshqa markazlar bilan aloqada bo'lishi shart. Ikkinchidan, bu markazga retseptorlardan, ayniqsa xemoretseptorlardan afferent impulslar kelib turishi kerak.

Nafasning reflektor boshqarilishi. Nafas markazi neyronlari nafas yo'li, o'pka alveolasi va qon-tomir refleksogen sohalaridagi mexanoretseptorlar bilan bog'langanligi tufayli reflektor boshqarilish amalga oshiriladi. Odam o'pkasida quyidagi mexanoretseptorlar mavjud: 1. *Irritant* yoki nafas yo'li shilliq qavatida joylashgan tez moslashuvchi retseptorlar; 2. O'pka *cho'zilganda qo'zg'aladigan* retseptorlar; 3. *J-retseptorlar*.

Irritant retseptorlar nafas yo'llarining epitelial va subepitelial qavatlarida joylashadi va bir vaqtning o'zida ham mexano-, ham xemoretseptor vazifasini o'taydi. Irritant retseptorlarining qo'zg'alish bo'sag'asi cho'zilish retseptorlariga nisbatan yuqoriroq. O'pka hajmi o'zgarganda irritant retseptorlarda qisqa muddatli impulslar paydo bo'ladi. Shuning uchun ham bu retseptor tez moslashuvchi mexanoretseptorlar nomini olgan. Shuningdek, irritant retseptorlar nafas yo'lidagi chang, har xil moddalar bug'i (ammaik, efir, tamaki tutuni) hamda nafas yo'li devorida hosil bo'luvchi biologik faol modda – gistamin bilan ham ta'sirlanadi.

Irritant retseptorlarni qitiqlash o'pkaning cho'ziluvchanligini kamaytiradi. Har xil kasalliklarda (bronxial astma, o'pka shishi, inermotoraks, kichik qon aylanish doirasida qonning dimlanib qolishi) irritant retseptorlar kuchli qo'zg'aladilar va natijada xansirash yuzaga keladi.

Traxeyadagi irritant retseptorlarining qitiqlanishi yo'talga sabab bo'ladi.

O'pka cho'zilishini sezuvchi retseptorlar. Bu retseptorlar o'pka hajmi ortganda qo'zg'aladi. Nafas olganda bu retseptorlardan borayotgan impulslar ortadi va nafas chiqarganda esa kamayadi. Bu retseptor sekin moslashuvi va har xil qo'zg'aluvchanlikka ega ekanligi bilan xarakterlanadi.

J-retseptorlar. Bu retseptorlar kichik qon aylanish doirasi kapillarlari yaqinida alveolaning interstitsial to'qimasida joylashgan.

Ular kichik qon aylanish doirasiga yuborilgan biologik faol moddalarga (M., fenilgidiguanid) ta'sirida qo'zg'aladilar. Bu retseptorlarning asosiy ta'sirlovchisi o'pka to'qimasi interstitsial suyuqligining ortishidir. J-retseptorlarning turg'un qo'zg'alishi pnevmoniya, o'pka shishi, o'pkaning mayda qon-tomirlari emboliyasi, kichik qon aylanishida dimlanish kabi hollarda kuzatiladi.

J-retseptorlari qitiqlanganda tez va yuzaki nafas olish va reflektor bronxoqonstruksiya kuzatiladi.

Burun shilliq qavatidan chaqiriladigan reflekslar. Burun shilliq qavatida joylashgan irritant retseptorlar, masalan, tamaki tutuni, chang, suvlar bilan ta'sirlanganda bronxlar torayishi, ovoz tirqishining kichrayishi, yurakning sistolik hajmi kamayishi, teri va muskul qon-tomirlari torayishi kuzatiladi. Chaqaloqlar suvga solinganda vaqtinchalik nafas harakatlari to'xtaydi va nafas yo'llariga suv kirishidan himoyalanaadi.

Halqumdan boshlanadigan reflekslar. Burun bo'shlig'ining orqa qismi

mexanik qitqlansa diafragma, tashqi qovurg'aaro muskullarining kuchli qisqarishi sababli burun orqali chuqur nafas olish yuzaga keladi (aspiratsion refleks).

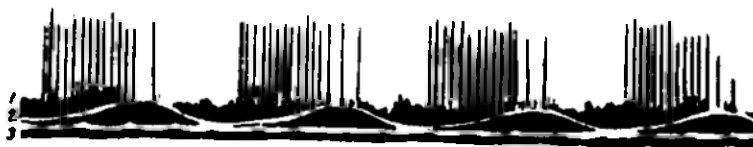
Bu refleks chaqaloqlarda yaxshi rivojlangan.

Hiqildoq va traxeyadan boshlangan reflekslar. Hiqildoq va bosh bronxlarning shilliq qavati epitelial hujayralari orasida juda ko'p nerv oxirlari joylashgan. Bu retseptor hujayralar nafas olishda kirgan gazlar, zarrachalar, bronxdan chiqqan ajrilmalar ta'sirida yo'tal refleksini chiqaradi. Bu refleks adashgan nerv orqali amalga oshiriladi.

Bronxiolalardan boshlanadigan reflekslar. O'pka bronx va bronxiolalarining shilliq qavati epiteliy hujayralari oralarida ko'plab miyelinlashgan retseptorlar joylashgan. Bu retseptorlarni qitqlash giperpnoe, bronxoqonstruksiya, hiqildoq qisqarishi, shilliq modda ishlab chiqarilishi kuchayishi holatlarini paydo qiladi, lekin hech mahal yo'talni keltirib chiqarmaydi. Bu retseptorlarning uch xil ta'sirlovchilarga sezgirligi yuqori:

1. Tamaki hidi, kimyoviy moddalar ta'siri; 2. Chuqur nafas olganda nafas yo'lining cho'zilishi, pnevmotoraks, atalektaz va bronxostriktorlar ta'sirida nafas yo'lining jarohatlanishi; 3. O'pka emboliyasi, o'pka kapillarlari gipertenziyasi va o'pka anafilaktik holati.

Gering - Breyyer refleks. Nafas markazining doimiy ishlashi va nafas davrlarining ritmik almashinib turishi uchun adashgan nervning afferent tolalaridan kelib turuvchi impulsar katta ahamiyatga ega.



72-rasm. Nafas olish (inspiratsiya) vaqtida o'pka to'qimasi cho'zilganda n. vagusning periferik uchidagi harakat toklari (Edriandan).

Yuqoridan pastga: 1-adashgan nervdagi impulsar; 2-nafas yozuvi (inspiratsiya – yuqoriga, ekspiratsiya - pastga); 3-vaqt belgisi.

Nafas olish va chiqarishning chuqurligi ko'p jihatdan shularga bog'liq. 1868 yilda Gering va Breyyerlar o'pkaning hajmi o'zgarganda kuchli va doimiy nafas reflekslari kelib chiqishini aniqlagan. O'pka hajmining o'zgarishi uchta reflektor effektni keltirib chiqaradi: 1. Nafas olganda o'pkaning cho'zilishi inspiratsiyani to'xtatib qo'yishi mumkin (*inspirator tormozlovchi refleks*). 2. Nafas chiqarganda o'pkaning cho'zilishi nafas chiqarish davrini uzaytirib, keyingi nafas olish davri boshlanishini sekinlashtiradi (*ekspirator yengillashtiruvchi refleks*). 3. O'pkaning kuchli darajada cho'zilishi qisqa vaqtda (0,1–0,5 s) inspirator muskullarini kuchli qo'zg'atadi va xo'rsinish kelib chiqadi (*XED ning paradoksal effekti*).

Nafas markazi faoliyati o'pka hajmining o'zgarishi bilan uzviy bog'langan.

Gering Breyyer refleksi nafas markazi bilan nafas a'zolari orasidagi hajm qaytar bog'lanishni ta'minlaydi.

Gering va Breyyer refleksi nafas chuqurligi va miqdorini nazorat qiladi.

Katta yoshli odamda tinch turganda Gering va Breyyer refleksi unchalik ahamiyatga ega emas. Agar adashgan nervlar vaqtincha mahalliy anestetiklar bilan blokada qilib qo'yilsa, nafas chastotasi va chuqurligiga sezilarli ta'sir etmaydi. Gering va Breyyer refleksi chaqaloqlarda yaxshi rivojlangan.

Nafas boshqarilishida xemoretseptorlarning ahamiyati. Tashqi nafasning asosiy vazifasi arterial qon gazlar tarkibini me'yorda ushlab turish, kislorod va karbonat angidridi gazlari tarangligini ta'minlashdan iborat. Odam qonida kislorod va karbonat angidridning tarangligi ham bir xilda saqlanadi. Bu o'pka ventilyatsiyasining metabolitik jarayonlarga proporsional ravishda kuchaygani hisobiga sodir bo'ladi. Nafas olayotgan havoda CO_2 miqdorining ortishi va O_2 miqdorining yetishmasligi, nafas hajm tezligini oltiradi, natijada alveolyar havoda va arterial qonda CO_2 va O_2 tarangligi deyarli o'zgarmaydi.

Nafas boshqarilishida qondagi gazlar tarkibining ahamiyatini 1890 yilda L. Frederik ikki hayvonning qon-tomirlarini chalkashtirib ulash usuli yordamida o'tkazgan tajribasida isbotlab berdi. Narkoz berilgan ikki itning uyqu arteriyalari va bo'yinturuq venalarini alohida qirqib kesishtirib ulagan. Tomirlar shunday ulanib, bo'yindagi boshqa tomirlar qisib qo'yilgach, birinchi itning boshi o'z tanasidan kelayotgan qon bilan ta'minlanmagan, balki ikkinchi itning tanasidan kelayotgan qon bilan ta'minlangan, ikkinchi itning boshi esa birinchi itning tanasidan qon olib turgan. Agarda shu itlardan birining traxeyasi qisib qo'yilsa, biroz vaqt o'tgandan so'ng, uning nafasi to'xtab qoladi (*apnoe*), ikkinchi it esa tez-tez nafas olib halloslaydi (*dispnoe*). Bunga sabab, birinchi itning traxeyasi qisilganda uning tanasidagi qonda CO_2 ko'payadi (*giperkapiya*) va O_2 miqdori kamayadi (*gipoksemiya*). Qon birinchi itning tanasidan ikkinchi itning boshiga boradi va uning nafas markazini qo'zg'atadi. Shu sababli ikkinchi itda nafas kuchayadi (*giperventilyatsiya*), natijada ikkinchi it tanasidagi tomirlarida CO_2 tarangligi pasayadi, O_2 tarangligi esa ortadi.

Shu ikkinchi it tanasidan kislorodga boy va karbonat angidridi kam qon birinchi itning boshiga kelib, unda nafas olishni to'xtatib qo'yadi. CO_2 , vodorod ionlari va gipoksiya nafas markazi neyronlariga ta'sir etib nafas faoliyatining kuchayishiga sabab bo'ladi.

Bu omillar ta'sirida nafas markazi faoliyati kuchayadi. Nafas faoliyatini boshqaruvchi xemoretseptorlar ikki guruhga bo'linadi: periferik (arterial) va markaziy (medulyar).

Periferik xemoretseptorlar. Arterial qonda gaz tarkibi o'zgarishini (gipoksemiya, giperkapiya va atsidoz) sezuvchi retseptorlar ikki joyda joylashgan: aorta ravog'i va uyqu arteriyasi bo'linadigan joyda (korotid sinusida).

Qonda O_2 miqdorining kamayishi arterial xemoretseptorlarni ta'sirlab, o'pka ventilyatsiyasini reflektor tarzida kuchaytiradi. Bu retseptorlar doimiy qo'zg'algan holatda bo'lib, sof O_2 dan nafas olganda pasayadi. Qonda O_2 ning tarangligi me'yoridagiga nisbatan pasaysa ham aorta ravog'i korotid sinusi xemoretseptorlaridan boradigan afferent impulslar borishini kuchaytiradi.

Bundan tashqari, arterial qonda CO_2 tarangligini va vodorod ionlari konsentratsiyasining ortishi aorta ravog'i va karotid tanachalaridan boruvchi afferent impulslarni oshiradi. Gipoksiya vaqtida xemoretseptorlarni CO_2 ga sezgirligi pasayadi. Tomirlardagi xemoretseptorlar qonning gaz tarkibi o'zgarishiga o'ta sezgir. Ularning sezgirlik darajasi arterial qonda O_2 va CO_2 tarangligining o'zgarishi, hatto nafas olish, chiqarish, chuqur va kam nafas olishga bog'liq.

Xemoretseptorlarning sezgirligi nerv tizimi tomonidan nazorat qilib turiladi. Parasimpatik nerv sistemasi afferent tolalarini ta'sirlash ularning sezgirligini pasaytiradi, simpatik tolalarni ta'sirlash esa kuchaytiradi.

Markaziy xemoretseptorlar. Markaziy xemoretseptorlarning joylashgan nuqtasi oxirigacha aniqlanmagan. Uzunchoq miyaning ventral yuzasida joylashgan neyronlar yig'indisi to'qimalararo suyuqlikda CO_2 tarangligiga va vodorod ionlari miqdori o'zgarishiga ta'sirchan.

Markaziy xemoretseptorlar mavjudligini oddiy yo'l bilan isbotlash mumkin: agar tajribada hayvonlarning arterial va sinokaroti nervlari kesib qo'yilsa, ular nafas markazining gipoksiyaga sezgirligi yo'qoladi, lekin giperkapniya va atsidozga sezgirligi to'liq saqlanib qoladi. Miya o'zagi uzunchoq miyaning yuqorisidan kesib qo'yilsa, yuqoridagi xarakterdagi reaksiya kuzatilmaydi. Markaziy xemoretseptorlar miya moddasida 0,2 mm qalinlikda joylashgan. Ikkita retseptor maydon farq qilinadi va ular o'rtasida alohida maydon bor. O'rtadagi maydon H^+ ionlari miqdorini sezmaydi. Agar shu maydon buzilsa, ikki yon tomondagi maydonlar sezgirligi yo'qoladi.

Markaziy xemoretseptorlar periferik xemoretseptorlarga nisbatan nafas markaziga kuchliroq ta'sir ko'rsatadi. O'pka ventilyatsiyasini sezilarli o'zgartiradi. Orqa miya suyuqligi faol reaksiyasining (PH) 0,01 ga pasayishi o'pka ventilyatsiyasini 4 l/min ga oshiradi.

Geperkapniya va atsidoz markaziy xemoretseptorlar faoliyatini kuchaytiradi, gipokapniya va alkaloz tormozlaydi. Arterial qonda CO_2 tarangligi o'zgarishini markaziy xemoretseptorlar (20–30 sek) periferik xemoretseptorlarga (3–5sek) nisbatan sekinroq sezadi.

Nafas boshqarilishida bosh miya yarim sharlari po'stlog'ining ahamiyati. Nafasni boshqarishda uzunchoq miya markazlaridan tashqari MNT ning boshqa qismlari ham qatnashadi. Ayniqsa bosh miya katta yarim sharlari po'stlog'i alohida ahamiyatga ega. Ular tashqi muhit o'zgarishlari va organizmning hayot faoliyati, shuningdek, ehtiyojiga qarab nafasni moslashtiradi.

Nafas harakatlarining ritmik va chuqurligining ixtiyoriy ravishda o'zgartirilishi, shuningdek, nafasning 40–60 sek va undan ortiq vaqt ushlab turilishi, bosh miya yarim sharlari po'stlog'ining nafasni boshqarishda ishtirok etishini isbotlovchi misol bo'la oladi.

Inson va hayvonlarda bosh miya yarim sharlari po'stlog'ining ayrim sohalari ta'sirlanganda o'pka ventilyatsiyasi kuchayganligi, ayrim sohalari ta'sirlanganda esa o'pka vensilyatsiyasi pasayganligi kuzatiladi. Limbik soha ta'sirlanganda o'pka ventilyatsiyasi keskin pasayganligi kuzatiladi. Bosh miya yarim sharlari po'stlog'ida

nafas faoliyatiga ta'sir etuvchi alohida sohalar yo'q. Nafasga bog'liq o'zgarishlarni uning turli sohalarini ta'sirlash yo'li bilan hosil qilish mumkin. Somatosensor va orbital sohalar ta'sirlanganda sezilarli o'zgarishlar namoyon bo'ladi. Agar hayvonlarning bosh miya yarim sharlari po'stlog'i olib tashlansa va 1–2 min davomida bir necha qadam qilishga to'g'ri kelsa, u holda hayvonda rivojlangan, uzoq davom etadigan nafas yetishmovchiligini kuzatish mumkin, ya'ni tez-tez va kuchaygan nafas. Shundan ko'rinish turibdiki, MNS ning yuqori qismlari ishtirokisiz nafas faoliyati tashqi muhit o'zgarishlariga va organizmga qo'yilgan talabga moslasha olmas ekan.

Nafasning shartli refleks yo'li bilan o'zgarishi mumkinligi sportchilarda startdan oldin nafasning o'zgarish faktlarini, ya'ni musobaqa boshlanishdan avval nafasning chuqurlashishi va tezlashishini tushuntirib beradi. Nafasning start oldidagi bu o'zgarishlari moslanish uchun ahamiyatli bo'lib, sportchi organizmida ko'p energiya sarflanishini hamda oksidlanish jarayonlarining kuchayishini talab qiladigan mashg'ulotlarga tayyorlash imkonini beradi. O'pka ventilyatsiyasining hajmini oshiradigan nafas harakatlarining shartli refleks yo'li bilan chuqurlashishi va tezlashishi, shuningdek, yurak qisqarishlarining tezlashishi va kuchayishi, natijada qonning minutlik hajmi ortishi tufayli ishlayotgan muskullarga zarur kislorodning qo'shimcha miqdori yetkazib beriladi, hosil bo'lgan karbonat angidrid esa jadal, jismoniy ish vaqtida qonda karbonat kislota va almashinuvning boshqa mahsulotlari (sut kislotasi va h. k) to'plana boshlashdan ancha ilgariyoq chiqarib tashlanadi. Nafasni boshqaruvchi shartli reflekslar muayyan jismoniy ishni mashq qilish jarayonida vujudga keladi. Mashq qilgan odamlarda nafas boshqarilishining shartli reflektor mexanizmi ancha takomillashgan.

Odamlar gapirganda va ashula aytganda nafas harakatlariga bosh miya katta yarim sharlari po'stlog'ining boshqaruvchi ta'siri ayniqsa muhim ahamiyat kasb etadi.

Turli sharoitlarda nafas olish. Jismoniy ish vaqtida nafas. Jismoniy ish bajarayotganda organizmning kislorodga bo'lgan ehtiyoji va karbonat angidrid ishlab chiqarishi o'rta hisobda 15–20 baravar ortadi. Bir vaqtning o'zida o'pka ventilyatsiyasi to'qimalarga kerakli bo'lgan O_2 ni yetkazib beradi va CO_2 dan halos qiladi.

Har bir insonda tashqi nafas ko'rsatkichi o'ziga xos bo'lib, nafas olish soni minutda 16–25 tagacha yetadi, nafas hajmi esa 0,50–2,5 l gacha bo'lishi mumkin. Jismoniy ish bajarganda o'pka ventilyatsiyasi, bajarayotgan ishga va O_2 iste'mol qilishga proporsional ravishda o'zgaradi. Chiniqmagan, muntazam jismoniy ish bilan shug'ullanmagan odamlarda kuchli ish bajarganda o'pkaning minutlik hajmi minutiga 80 l/min dan ortmaydi. Chiniqqan odamlarda esa minutiga 120–150 l va undan yuqori bo'lishi mumkin.

Jismoniy ish vaqtida kislorod iste'mol qilish minutiga 100 ml ortganda qonning minutlik hajmi taxminan 800–1000 ml ko'payishi hisoblab topilgan. Ish vaqtida eritrotsitlarning qon depolaridan chiqishi va terlash tufayli qondagi suvning kamayishi, buning natijasida esa qonning quyuqlashishi va gemoglobin konsentratsiyasining ko'tarilishi, binobarin, qonning kislorod sig'imi ortishi uning kislorod tashishini oshiradi.

Ish vaqtida organizmda kislorodning utilizatsiya koeffitsienti ancha ortadi. Katta doiradan o'tuvchi qonning har bir litridan organizm hujayralari tinch holatda 60–80 ml, ish vaqtida esa 120 ml gacha kislorodni utilizatsiya qiladi (1 l qonning kislorod sig'imi taxminan 200 ml O₂ ga teng). Ishlayotgan muskullarda kislorod tarangligining kamayishi qondagi karbonat angidrid tarangligining ortishi va vodorod ionlari konsentratsiyasining ko'payishi va oksigemoglobinning ko'proq dissotsiatsiyanishiga yordam beradi. Jismoniy ish vaqtida to'qimalarga kislorodning ko'proq o'tishi ana shunga bog'liq. Mashq qilib yurgan odamda kislorod utilizatsiyasi ayniqsa ko'proq ortadi. A. Krot buni yana shu bilan izohladi: mashq kilgan odam ishlagan vaqtda mashq qilmagan odamdagiga nisbatan ko'proq kapillarlar ochiladi.

Jadal jismoniy ish bajarilayotganda o'pka ventilyatsiyasini va qonning minutlik hajmini oshiradigan sabablardan biri shuki, to'qimalarda sut kislotasi to'planadi va qonga o'tib turadi. Ayni vaqtda qondagi sut kislotasi muskullar tinch turgandagi 5–22 mg % o'rniga 50–100 va hatto 200 mg % ga yetishi mumkin. Sut kislotasi karbonat kislotani natriy va kaliy ionlari bilan bog'lanishdan mahrum qiladi, shuning natijasida qondagi karbonat angidrid tarangligi oshib, nafas markazi bevosita va refleks yo'li bilan qo'zg'aladi.

Zo'r berib ishlayotgan hujayralarga kislorod yetishmay qoladi va sut kislotasining bir qismi parchalanishning oxirgi mahsulotlari bo'lgan karbonat angidrid hamda suvgacha oksidlana olmaydi, shuning uchun ish bajarayotganda muskullarda sut kislotasi yig'ilib qoladi. Buni A. Xill kislorod qarzdorlik holati deb atagan. Muskullar juda ko'p ish bajarayotganda, masalan, sportchilar g'oyat og'ir musobaqalarda qatnashganda kislorod qarzdorlik holati paydo bo'ladi.

Muskullar ishlayotganda hosil bo'lgan sut kislotasining oksidlanishi va undan glukoza resintezlanishi ish tamom bo'lgandan so'ng tiklanish davrida tugallanadi. Organizmda to'plangan sut kislotasining ortiqcha miqdori yo'qolishi uchun yetarlicha intensiv nafas olish shu tiklanish davrida saqlanib turadi. Muskullar ishlayotganda organizmda sut kislotasining to'planishi nafas olish va qon aylanishining kuchayishiga birdan-bir sabab emas. M. Y. Marshakning tekshirishlariga qaraganda, ergometrik velosipedda ishlayotgan odam oyoqlarini jgut bilan bog'lab qo'yib, ishlayotgan muskuldan sut kislotasi va boshqa mahsulotlar qonga o'ta olmaydigan qilib qo'yilganda ham, muskul ishi nafasni kuchaytiradi. Bunda nafas refleks yo'li bilan kuchayadi.

Ishlayotgan muskuldagi proprioretseptorlarning ta'sirlanishi nafas va qon aylanishini kuchaytiradigan signal bo'lib qoladi.

Muskullar ishlaganda nafas olishning har qanday kuchayishida shu reflektor komponent qatnashadi.

Muskullar bilan bajariladigan bir ish ko'p marta takrorlanganda, muskul proprioretseptorlarining ta'sirlanishi tufayli nafas olish shartsiz refleks yo'li bilan o'zgarishidan tashqari, shartli refleks yo'li bilan ham kuchayadi va tezlashadi. Nafas olishning bunday moslashuvchi o'zgarishlari odatdagi ishni bajarishdan oldingi signallar ta'sirida paydo bo'ladi va ishning bajarilishini osonlashtiradigan o'zgarishlarni, ya'ni to'qimalarning kislorod bilan ta'minlanishini kuchaytiruvchi

va sut kislotasining to'planishiga to'sqinlik qiluvchi ta'sirotlar yig'indisini vujudga keltiradi.

Shunday qilib, muskullar ishlayotganda, birinchidan, organizmda ro'y beruvchi kimyoviy o'zgarishlar – karbonat angidrid va almashinuvda oksidlanib ulgurmagan mahsulotlar to'planadi, ikkinchidan, reflektor ta'sirlar o'pka ventilyatsiyasini oshiradi.

Yuqori atmosfera bosimida nafas olish. Avvoslar, akvalanglar ish vaqtida yuqori bosimga ega bo'lgan havodan yoki gazlar aralashmasidan sun'iy ravishda nafas oladilar. Suv ostida har 10 metr tushgan sari bosim 1 atmosferaga ortadi. Agar odam oddiy havodan nafas olsa, u holda azot gazi yog' to'qimasida eriydi. Azotning to'qimalardan diffuziyasi asta-sekin bo'ladi. Shuning uchun ham g'avvoslar suv yuzasiga asta-sekin ko'tarilishlari kerak. Ayrim sabablarga ko'ra suv yuzasiga tez ko'tarilsa, gazlarning qonda eruvchanligi kamayib ketadi va yuqori bosimda erigan gazlar ajralib, pufakchalar hosil qiladi (qon «qaynaydi»). Erigan gazlar ichida eng havotirlisi azot gazi bo'lib, u asosan erkin erigan shaklda bo'ladi. Tez ko'tarilish oqibatida o'pkadan chiqib ulgurmaydi va qonda gaz pufaklari paydo bo'ladi, ya'ni gaz emboliyasi hosil qiluvchi kesson kasalligi kelib chiqadi. Muskel va bo'g'imlarda kuchli og'riqlar paydo bo'ladi, bosh aylanadi, qusadi, xalloslaydi, (bemor) hushidan ketadi. Bunday hollarda birinchi yordam ko'rsatish uchun qondan ajralib chiqqan gaz pufakchalarini yana eritib yuborish uchun qaytadan yuqori bosim sharoitiga tushirish kerak. Bu holat - emboliya miyaning muhim markazlarini qon bilan ta'minlaydigan tomirlarda rivojlansa hayotga xavf tug'iladi. Shuning uchun ham g'avvoslar nafas oladigan gazlar aralashmasini azot o'rniga geliy gazi qo'shiladi. Natijada nafas olish yengillashadi, chunki geliyning zichligi azot zichligidan 7 marta kam, shu tufayli, nafas yo'llarining qarshiligi kamayadi. Geliy gazining qonda eruvchanligi o'ta kam bo'lganligi uchun emboliya kasalligi kelib chiqmaydi.

Toza kisloroddan nafas olish. Klinik amaliyotda ayrim hollarda yuqori atmosfera bosimga ega bo'lgan kislorod bilan nafas oldirib davolaydilar. Nafas olayotgan havoda yuqori parsial bosimga ega bo'lgan kislorod davolovchi ta'sir ko'rsatadi. Ammo uzoq vaqt toza kislorod bilan davolangach, aksincha ta'sir ko'rsatishi ham mumkin. Sog'lom odamlar shu sharoitda nafas oldirilsa, ularda to'sh suyagi sohasida og'riq seziladi, ayniqsa chuqur nafas olganda kuchayadi. O'pkaning tiriklik sig'imi ozayadi. Markaziy nerv tizimida o'zgarishlar bo'ladi. Bunday o'zgarishlar kelib chiqishiga sabab, qondagi ayrim fermentlar faolligi pasayib (inaktivatsiya) ketadi (ayniqsa degidrogenazalar).

Chala tug'ilgan chaqaloq uzoq vaqt kisloroddan ortiqcha ko'p nafas olsa, gavharni fibroz to'qimasi qoplab, ko'zi ko'rmay qoladi (ko'r bo'lib qoladi).

Past atmosfera bosimida nafas olish. Dengiz sathidan ko'tarilgan sayin O_2 ning parsial bosimi ham pasayadi, ammo alveolyar havoning suv bug'lari bilan to'yinishi o'zgarmaydi. Insonlarning ma'lum qismi - alpinistlar, parashyutchilar 20000 m balandlikda nafas oladigan havoda O_2 miqdori nolga teng bo'ladi. Odam maxsus ballonga ulangan niqobni yuziga tutib, kislorodga boy havodan nafas olishi kerak. 2–2,5 km balandlikda ko'pchilik odamlar bema'lol yashab faoliyat ko'rsata

oladilar. 3–3,5 km balandlikda nafas faoliyati o'zgaradi, tog' kasalliklari alomati paydo bo'ladi. 4–6 km balandlikda tog' yoki balandlik kasalligi belgilari paydo bo'ladi: bo'shashish, rangi oqarish, lablarda va burunning ravoqlarida ko'karish belgilari paydo bo'ladi. Yurak urishlari sekinlashadi, arterial bosim pasayadi, bosh og'riydi, nafas olish chuqurligi kamayadi, ko'ngil ayniydi, qusadi. 7 km balandlikda esa inson hushidan ketib hayot uchun xavf tug'uladi.

Eng xavfli gipoksiyaning tez rivojlanishi hisoblanadi. Bu vaqtda inson gipoksiya bilan bog'liq bo'lgan noxush sezgilarni sezmaydi, bezovtalanish bo'lmaydi. Bexosdan hushidan ketib qoladi.

Yuqoriga ko'tarilganda esa gipoksiyaning rivojlanishi odamlarda turlicha kechadi. Tashqi nafasda bo'ladigan o'zgarishlar quyidagi omillarga bog'liq: 1. Gipoksiyaning qanchalik tezlik bilan rivojlanayotganligi; 2. Kislorod iste'mol qilish darajasi (tinch turganda yoki jismoniy ish bajarganda); 3. Gipoksik omilni ta'sir etish davomiyligi. 11–12 km balandlikda toza kislorod bilan nafas olish insonning ishlash qobiliyatini uzoq vaqt saqlab qola oladi. Juda yuqoriga ko'tarilganda toza kislorod bilan nafas olinganda ham alveolyar havoda uning parsial bosimi me'yordagidan past bo'ladi. Shuning uchun ham stratosferda uchuvchilar maxsus germetik kameralarda yoki skafandrlarda bo'lishlari kerak. U yerda yetarli darajadagi atmosfera bosimi sharoiti mavjud.

Gipoksiyaga chidamlilik insonlarda individual bo'lib, ba'zilar 2,5 km balandlikda sezila boshlaydi. Barokameralarda mashq qilish natijasida organizmning past atmosfera bosimiga chidamliligi oshadi, hattoki 7000 metr balandlikda ham ish qobiliyati saqlanib qoladi.

Juda baland tog'li joylarda yashovchi odamlar kislorodning past parsial bosimiga moslashib qoladilar (akklimatizatsiya). Bu bir necha omillarga bog'liq: 1. Eritropoez kuchayishi hisobiga eritrotsitlar miqdorining ortishi; 2. O'z o'mida gemogloblin miqdori va qon kislorod sig'imining ortishi; 3. O'pka ventilyatsiyasining ortishi; 4. Kislorod yetishmasligiga organizm to'qimalari jumladan MNS sezgirligining pasayishi; 5. To'qima kapillarlari qalinligining uzunligi va egriligining ortishi; 6. Eritrotsitlarda 2,3-glitsitserofosfat miqdori ortishi hisobiga to'qimalarda oksigemoglobin dissotsiatsiyasi kuchayib, egri chiziqning o'ng tomonga siljishi.

Gipoksiya. Kislorod yetishmasligi, to'qimalarning kislorod bilan yetarlicha ta'minlanmasligi yoki ularning to'qimalarda o'zlashtirilishi buzilishi natijasida kelib chiqadigan holat.

Alveolyar havoda yetarlicha kislorod o'tmasligi gipoksemik gipoksiyaga sabab bo'ladi. Bu organizmning kislorod bilan ta'minlanishida ishtirok etuvchi a'zo va tizimlar kasalliklarida, organizm har xil moddalardan zaharlanganda kuzatiladi. Gipoksiya tez-tez uchrab turadi va turli patologik jarayonlarning asosi hisoblanadi.

Qisqa vaqtli gipoksiya organizmda patologik holatlar kuzatilmaganda ham uchraydi. Ya'ni kislorodning tashilishi va to'qimalarga o'tishi buzilganda, organizmning kislorodga ehtiyoji birdaniga kuchayganda, og'ir jismoniy ish vaqtida, kuchli jismoniy mashq vaqtida ham bunday holat kuzatilishi mumkin. Gipoksiya paydo bo'lishi sharoiti va xarakteriga qarab turlicha bo'ladi:

1. *Gipoksemik gipoksiya* – qonning kislorodga to‘yinmasligi, nafas olishning buzilishi, nafas oladigan havoda kislorod parsial bosimining pasayishi natijasida kelib chiqadi, balandlikka ko‘tarilganda, inert gazlar bilan nafas olganda, o‘pka bilan qon orasida gazlar almashinuvi buzilganda, nafas muskullarining zaifligi, nafas markazi faoliyati pasayganda, pnevmotoraksda, yurak-qon-tomir kasalliklarida kuzatiladi.

2. *Anemik gipoksiya* – qonning kislorod biriktirish xossasi susayganda kuzatiladi. Qonning kislorod sig‘imi pasayadi. Gemoglobin miqdori kamayganda, ko‘p qon yo‘qotganda, qon kasalliklarida is gazi bilan zaharlanganda, metagemoglobin hosil bo‘lganda (og‘ir metall tuzlari bilan zaharlanganda) ham anemik gipoksiya kelib chiqadi.

3. *Sirkulyator gipoksiya* – qon aylanishi buzilganda, yurak-qon-tomir sistemasi kasalliklarida sodir bo‘ladi.

4. *Gistotoksik gipoksiya* – hujayra ichida oksidlanish-qaytarilish jarayoni buzilganda (masalan, sianidlardan zaharlanganda) kuzatiladi.

Davriy nafas. Nafasning bu turida nafas harakatlari soni, uning chuqurligi o‘zgarishi mumkin. Nafasning to‘lqinsimon o‘sib borishi va shu kabi pasayishi, hamda ular o‘rtasidagi pauzalar (to‘xtab olish) 5–10–20 sek va undan uzoqroq davom etadi. Bunday holat Cheyn-Stoks nafasi deb ataladi. Bir necha sekund yoki minutning bir necha bo‘lagida davom etgan pauzadan so‘ng siyrak nafas harakatlari paydo bo‘ladi, u dastlab yuzaki bo‘lib, keyin chuqurlashib va tezlashib boradi hamda yuqori nuqtaga yetgach, yana siyraklashadi va nihoyat to‘xtaydi. Navbatdagi pauzadan so‘ng ular yana qaytalanadi. Bunday nafas, nafas markazining qo‘zg‘alish xususiyati susayganligiga ham bog‘liq. Sog‘lom odamda ham uxlayotganda bilinar-bilinmas sodir bo‘ladi. Cheyn-Stoks nafasi MNS zararlanganda: miyada qon aylanish buzilganda va zaharlanganda uchraydi.

Biot nafasi nafas olishning ancha sekinlashishi bilan xarakterlanadi: bunda ma‘lum vaqt bir necha sekunddan yarim minutga qadar nafas olinmaydi. Biot nafasi ko‘pincha miya kasalliklarida uchraydi va u nafas markazi qo‘zg‘aluvchanligining juda ham pasayganligini ko‘rsatadi.

Sun‘iy nafas. Nafas markazi shikastlanganda ishlamay qo‘yib, mustaqil nafas olish to‘xtaydi, gaz almashinuvinu ta‘minlash uchun sun‘iy nafas olishi zarur bo‘ladi. Sun‘iy nafas ko‘krak qafasida o‘tkaziladigan, shuningdek, uzoq vaqt davom etuvchi operatsiyalarda va miorelaksantlar yuborilganda qo‘llaniladi.

Sun‘iy nafas oldirishning uch turi bor: 1. Nafas yo‘llari orqali o‘pkaga havoni ritmik ravishda kiritish 2. Ko‘krak qafasining tabiiy nafas harakatlari kabi sun‘iy ravishda ritmik kengaytirish va kesish 3. Nafas muskullarini elektr toki bilan ritmik stimullash.

Birinchi usul keng tarqalgan bo‘lib, hozirda juda ko‘plab sun‘iy nafas apparatlari mavjud; og‘iz orqali traxeyaga trubka kiritilib, o‘pkaga havo ma‘lum bosim bilan ballonchadan haydaladi; Maxsus moslamalar havo kirishini boshqarib turadi. Havo o‘pkaga haydalmay turgan vaqtda esa o‘pka qisilishi hisobiga - nafas chiqarish sust ravishda sodir bo‘ladi. O‘pkaga havoni faol kiritish bilan birga o‘pkadan havoni

so'rib oluvchi apparatlar ham yaratilgan. Maxsus apparatlar bo'lmaganda tez tibbiy yordam berish uchun eng oddiy usul - og'izdan og'izga havo yuborish usulini tatbiq etish mumkin.

Sun'iy nafas oldirishni ikkinchi usuli - ko'krak qafasini qo'l bilan ritmik kengaytirish va qisishning turli usullari. Ko'krak qafasini qisish to'xtatilgandan so'ng, ko'krak qafasi sust ravishda kengayadi va o'pkaga havo kiradi. Uzoq nafas oldirish uchun esa «temir o'pka» nomli maxsus apparat qo'llaniladi. Buning uchun odam maxsus yotgan holda joylashtiriladi. Kameraning oldingi qismida bosh, bo'yin uchun teshik va maxsus yoqa bor. Yoqa kameraning hermetikligini ta'minlaydi. Odam boshi kameradan tashqarida bo'lib, kompressor yordamida yuqori va past bosim hosil qilib turadi. Kamerada bosim pasayganda atmosfera havosi nafas yo'llari orqali o'pkaga kiradi va ko'krak qafasini kengaytiradi. Kamerada bosim ortganda esa ko'krak qafasi qisilib, o'pkadan havo chiqadi.

Sun'iy nafas oldirishning uchinchi usuli – diafragmal nervni ta'sirlash natijasida diafragma qisqarishini ta'minlash. Bu usul nisbatan kam qo'llanilmoqda.

IX

HAZM FIZIOLOGIYASI

Tirik organizm yashashi uchun energetik va plastik moddalarni iste'mol qilishi zarurdir.

Yuqori darajada rivojlangan hayvonlar organizmi, o'simliklardan o'zida anorganik moddalardan organik moddalarni sintezlay olmasligi bilan farqlanadi. Shuning uchun ham bunday moddalar hayvonlar organizmiga tashqaridan tushishi zarur. Bundan tashqari, odamlar va yuqori rivojlangan hayvonlar organizmida oqsil, yog' va karbonsuvlar ma'lum bir fizik va kimyoviy ishlovdan so'nggina assimilyatsiya qilinadi. Mana shunday ishlovdan o'tkazish hazm tizimining vazifasiga kiradi.

Hazmning mohiyati. Hazm-iste'mol qilingan ovqat hazm yo'llarida fizik va kimyoviy o'zgartiriladigan murakkab fiziologik va biokimik jarayonlardir. Buning natijasida oziqli moddalar o'zlarining plastik va energetik qimmatini saqlab qoladilar va turga xoslik xususiyatlarini yo'qotadilar.

Oziq moddalarning maydalanishi, bo'kishi, erishi *fizik o'zgarishlar* bo'lib, ularning hazm shiralari ta'sirida yemirilishi-kimyoviy o'zgarishdir. Hazm shirasi tarkibidagi gidrolitik fermentlar bu jarayonda katta ahamiyatga ega. Oziqli moddaning fizik va kimyoviy o'zgartirilishi hazm yo'lida bosqichma-bosqich amalga oshiriladi. Hazm yo'lida oziqli moddalarning harakati, uning ayrim qismida ma'lum vaqtgacha ushlab turilishi, hazm shirasi bilan aralashishi silliq muskullar faoliyati bilan bog'liq.

Oziqli moddalarning depolimerlanishi natijasida asosan monomerlar hosil bo'ladilar, ular ichakda qon va limfaga so'riladilar, to'qima va hujayralarga yetib boradilar va u yerdagi metabolizmida ishlatiladilar. Suv, mineral tuzlar va ayrim organik moddalar (vitaminlar) o'zgarmagan holda qonga so'riladi.

Hazm turlari. Gidrolitik fermentlarning kelib chiqishi mohiyatiga qarab hazm xususiy, simbiot va autolitik kabi uch turga bo'linadi.

Xususiy hazm-muayyan makroorganizmda, uning hazm bezlarida, epiteliyal hujayralarida sintezlangan so'lak, meda va meda osti, ingichka ichak epiteliyasi fermentlari tomonidan amalga oshiriladi.

Simbiot hazm-oziqli moddalar gidrolizi, makroorganizm hazm yo'lidagi bakteriya va sodd hayvonlar fermentlari tomonidan amalga oshiradi. Odamlarda bu turdagi hazmning ahamiyati kam. Ovqatdagi kletchatka odamlarda simbiotlar fermenti ta'sirida yo'g'on ichakda gidrolizga uchraydi.

Autolitik hazm-organizmga ovqat tarkibida tushuvchi ekzogen gidrolazalar hisobiga amalga oshiriladi. Chaqaloqlarda xususiy hazm to'la rivojlangan emas, shuning uchun ham ularda autolitik hazmning ahamiyati kattadir. Ona suti tarkibida ovqatli moddalar bilan birgalikda fermentlar ham tushadi va ular gidrolitik jarayonida ishtirok etadilar.

Oziqli moddalarning gidroliz jarayoni qaerda bajarilayotganligiga qarab hazm bir necha turga, *hujayra ichi va tashidagi* hazmlarga bo'linadi.

Hujayra ichidagi hazm fagotsitoz va pinotsitoz (endotsitoz) yo'li bilan hujayra ichiga olib kiritilgan moddalarning lizosomal fermentlar ta'sirida gidrolizga uchrashi.

Hujayradan tashqaridagi hazm distant va kontakt, devor oldi yoki membranadagi hazmga bo'linadi. *Distant hazm* fermentlar hosil bo'lgan joydan ma'lum bir uzoqlikda, hazm yo'li bo'shlig'ida so'lak, me'da va me'da osti bezlari fermentlari ta'sirida amalga oshiriladi. Bunday hazm *bo'shliqdagi hazm* deb ham ataladi.

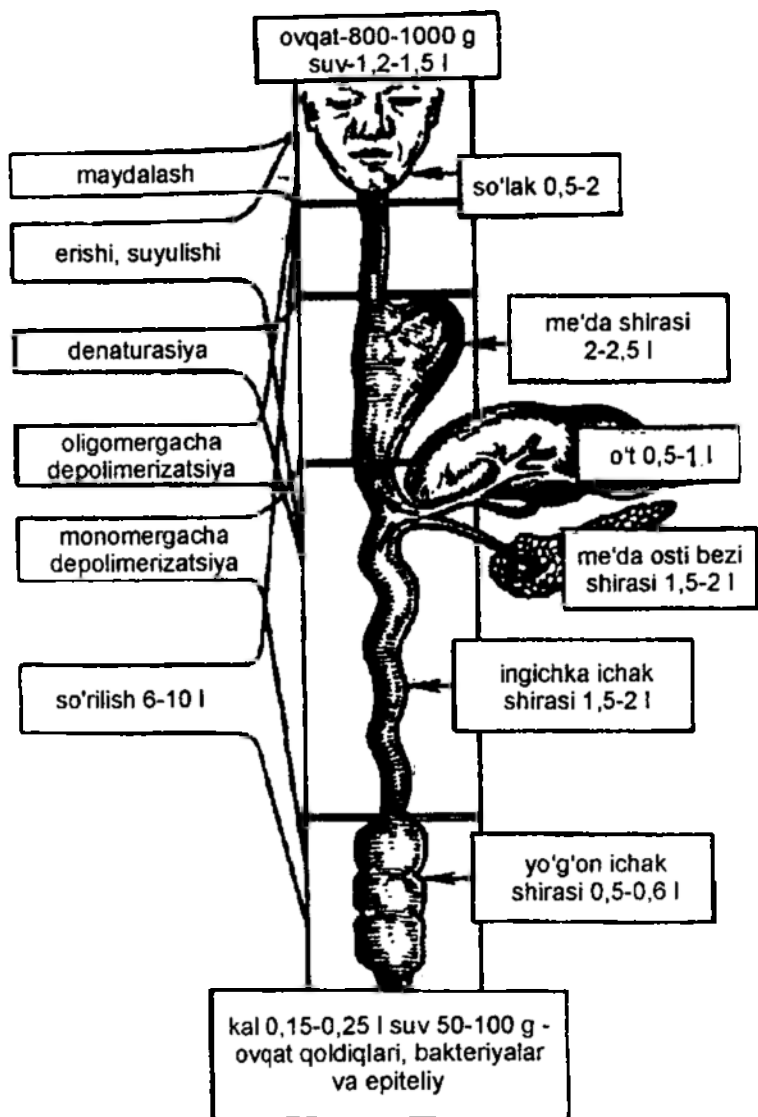
Devor oldi, kontakt yoki membranadagi hazm ingichka ichakning mikrovorsinkalari va mukopolisaxarid ipchalari glikokaliks bilan hosil qilingan juda katta yuzada amalga oshiriladi, mikrovorsinkada «saflanib» turgan fermentlar ta'sirida moddalar gidrolizga uchraydi.

Ichakning shilliq qavatidan ajralayotgan shilimshiq modda va mikrovorsinka, glikokalikslardan hosil bo'lgan chiziqli hoshiya sohasi fermentlarga boy. Bu sohada ichakning xususiy va ichak bo'shlig'idan o'tgan me'da osti bezi va ko'chib tushgan enterotsitlar tarkibidagi fermentlar bor.

Demak devor oldi hazmida ichakning shilliq sohasida, glikokaliks va mikrovorsinkalar sohasidagi ichakning xususiy va me'da osti bezi fermentlari ishtirokida amalga oshiriladi.

Hozirgi davrda hazm uch bosqichli jarayon sifatida qaralmoqda: bo'shliqdagi hazm, devor oldi hazmi, so'rilish hazmi. Bo'shliqda hazm natijasida polimerlar oligomerlargacha parchalanadi, devor oldi hazmida esa oligomerlar monomerlagacha fermentativ depolimerizatsiyasi amalga oshiriladi va monomerlar qon va limfaga so'riladilar.

Hazm tizimining funksiyalari. *Oshqozon-ichak yo'li* qizilo'ngach, me'da, ingichka va yo'g'on ichaklardan iborat bo'lib naysimon tuzilishga ega, hazm tizimining bir qismini tashkil qiladi. Bu sohada oziqli moddalar mexanik va kimyoviy ishlovdan o'tadi va so'riladi.



73-rasm. Hazm yo'lida ovqatli moddalarni bosqichma-bosqich ishlordan o'tkazilishi va shira ajralishi.

Hazm tizimining shira ajratish faoliyati. Shira ajratish hujayra ichi jarayoni bo'lib, hujayra ichiga tushgan moddalardan shira hosil bo'ladi va u bez hujayralardan ajralib chiqadi. Shira bez hujayralarning chiqaruv yo'llari orqali hazm bo'shlig'iga ajraladi.

Hazm bezlari shirasi tarkibidagi gidrolitik fermentlar ta'sirida ovqatli moddalar gidrolizga uchraydi, elektrolitlar gidrolitik jarayon uchun optimal rN ni yaratib beradi, shilimshiq moddalar, bakteriotsid moddalar, immunoglobulinlar himoya vazifasini o'taydi.

Hazm bezlaridan shira ajralishi nerv, gumoral va parakrin mexanizmlari yordamida boshqarilib turiladi. Eferent nerv, ularning mediatorlari, gormonlar va fiziologik faol moddalar, glandulotsitlar retseptorlariga va hujayra ichi jarayoniga ko'rsatgan ta'siriga qarab shira ajralishini qo'zg'atishi yoki tormozlashi mumkin. Bezlarni shira ajratish faoliyati ularning qon bilan te'minlanish darajasiga bog'liq. Shira miqdori bir vaqtda faol holdagi bez hujayralari miqdoriga bog'liq. Bezlar har xil tarkibda shira ajratuvchi glandulotsitlardan tashkil topgan va o'ziga xos boshqaruv tizimiga ega. Bezdan ajralayotgan shira miqdori va tarkibi iste'mol qilinayotgan ovqat tarkibiga moslashgan holda bo'ladi.

Parasimpatik xolinergik neyronlari hazm bezlari shira ajratishini tezlashtiradi.

Simpatik neyronlar esa hujayra membranasidagi α va β adrenoretseptorlar turiga bog'liq holda shira ajralishini tormozlaydi va trofik ta'sir ko'rsatadi. Bezlardan shira ajralishiga shuningdek, gastrointestinal boshqaruvchi peptidlar ham ta'sir ko'rsatadi.

Hazm tizimining motor faoliyati. Hazm jarayonining hamma bosqichlarida motor yoki harakat faoliyati amalga oshiriladi. Hazm yo'lida ixtiyoriy va ixtiyorsiz, makrova mikromotor faoliyatlar namoyon bo'ladi. Motor faoliyati hazm yo'lining har xil sohasida ovqatli moddani qabul qilish, chaynash, yutish, me'dada oziqning ushlab turilishi, me'dadan ichakka oziqli moddalarning o'tkazilishi, o't pufagining qisqarishi va bo'shashishi, ximusuning ichak bo'ylab harakati, ingichka ichakdan yo'gon ichakka ximusuning o'tishi, sfinkterlarning qisqarishi va bo'shashishi, yo'g'on ichak harakati, kalning shakllanishi, defekatsiya barchasi hazm tizimining motor faoliyati natijasidir.

Hazm bezlarining chiqaruv yo'li tarangliligi va peristaltik harakati hazm shiralarining chiqarilishini ta'minlaydi.

Hazm yo'llari motor faoliyatini boshqarilishida miogen mexanizmlari, periferik (intra-va ekstramural) va markaziy nerv tizimlarining ahamiyati kattadir.

Parasimpatik ta'sir natijasida hazm yo'lining motor faoliyati kuchayadi, lekin adashgan nerv tarkibida motorikani kuchaytiruvchi va tormozlovchi tolalar mavjud. Simpatik ta'sir asosan motor faoliyatini susaytiradi. Nerv, gormonal va paragormonal ta'sirlar bir a'zo va bir necha a'zolar o'rtasida tizimlararo ta'sir ko'rsatadilar. Masalan, o't ajralishi o't pufagining qisqarishi va oddiy sfinkterining bo'shashi, me'dadan ovqatni o'n ikki barmoqli ichakka evakuatsiya qilinishi, me'daning antral qismining qisqarishi va pilorik sohani bo'shashi natijasida amalga oshiriladi.

So'rilish. So'rilish-oziqli moddalar tarkibiy qismini hazm yo'lidan ichki muhitga, qon va limfaga tashilishidir. So'rilgan modda organizmga yetkazib beriladi va to'qima modda almashinuvida ishlatiladi. Og'iz bo'shlig'idan karbonsuvlar so'lak α amilazasi ta'sirida dekstrin, maltotriigosaxarid va maltozagacha parchalanadi. Og'iz bo'shlig'ida qisqa vaqt davomida bo'lganligi tufayli oziqli modda deyarli so'rilmaydi.

Lekin ayrim dorivor moddalar og'iz bo'shlig'ida tezda so'riladi va bundan tibbiyotda foydalaniladi.

Me'dada oz miqdorda aminokislotalar, glukoza biroz ko'proq suv va unda erigan mineral moddalar, ko'p miqdorda alkogol so'riladi.

Oziqli moddalarning asosiy qismi, suv, elektrolitlarning so'rilishi ingichka ichakda amalga oshiriladi. So'rilish, u amalga oshirilayotgan yuza kattaligiga bog'liq. Ingichka ichakda so'rilish yuzasi katta. Odamlarda ingichka ichak yuzasi shilliq qavatidagi burmalar, vorsinka va mikrovorsinkalar hisobiga 300–500 marta kattalashgan. Ingichka ichak shilliq qavatining 1 mm² yuzasiga 30–40 vorsinkalar to'g'ri keladi, har bir enterotsit 1700–4000 mikrovorsinkalarga ega. Ichak epiteliysining 1 mm² yuzasiga 50–100 mln mikrovorsinkalar to'g'ri keladi. Mikrovorsinkalar glikokaliks qavati bilan qoplangan.

Har xil moddalarning so'rilishi turli mexanizmlar yordamida amalga oshiriladi.

Makromolekulalarni so'rilishi fagotsitoz va pinotsitozlar orqali amalga oshiriladi. Bu mexanizmlar *endotsitozga* xos. Endotsitoz bilan hujayra ichi hazmi bog'liq holda bo'ladi, lekin ayrim moddalar endotsitoz orqali hujayraga kirib, undan *ekzotsitoz* orqali hujayra oraliq bo'shliqqa chiqadi. Bunday tashilish *transsitoz* deb ataladi. Bu mexanizm orqali immunoglobulinlar, vitaminlar, fermentlar va boshqa moddalar ichakdan qonga o'tadi. Chaqaloqlarda transsitoz mexanizmi orqali ona suti oqsili tashiladi.

Ayrim moddalar tashilishi hujayra oraliq bo'shlig'i orqali amalga oshirilishi mumkin. Bunday tashilish *persobsiya* deyiladi. Bu mexanizm yordamida qisman suv, elektrolitlar, hamda oqsillar (antitela, allergenlar, fermentlar) va bakteriyalar o'tadilar.

Mikromolekulalar so'rilishida uch xil tashilish mexanizmlari ishtirok etadi: *passiv tashish*, *osonlashgan diffuziya* va *faol tashish*. Passiv tashish diffuziya, osmos va filtratsiyalardan iborat. *Osonlashgan diffuziya* maxsus tashuvchilar yordamida energiya sarfisiz amalga oshiriladi. *Faol tashish* moddalar elektrokimyoviy va qonsentratsion gradiyentiga qarshi, energiya sarfi bilan va maxsus tashish tizimi (hujayra pardasi kanallari, tashuvchilar) ishtirokida amalga oshiriladi.

So'rilish tezligi ichakdagi moddalar xossalari bog'liq. Neytral izotonik muhitda, ichakdagi bosim ortganda so'rilish tezlashadi. Shuningdek, vorsinka va mikrovorsinkalarning harakati so'rilishni tezlashtiradi.

Yo'gon ichakda ko'p miqdorda suv va oz miqdorda glukoza, aminokislotalar va boshqa moddalar so'riladi.

Inkretor yoki ichki sekretiya faoliyati – deyilganda hazm tizimida oshqozon–ichak yo'llalari faoliyatini boshqarishda ishtirok etuvchi bir qator gommonlarni ishlab chiqarilishi tushuniladi. Bularga gastrin, sekretin, xolitsistokinin-pankrezozimin, motilin va boshqalar kiradi.

Ekskretor faoliyati-metabolizm natijasida hosil bo'lgan moddalar (mochevina, ammiak, o't pigmentlari) suv, organizmga tashqaridan tushgan og'ir metal tuzlari, dorivor moddalarni hazm bezlari tomonidan oshqozon-ichak yo'liga va u yerdan tashqariga chiqarib yuborilishidir.

Oshqozon-ichak yo'llari hazmdan tashqari - suv-tuz almashinuvida, mahalliy immunitetda, gemopoez, fibrinoliz va boshqa faoliyatlarda ishtirok etadi.

Hazm tizimining o'rganish usullari. *Ekspperimental usullar.*

O'tkir tajribalar. O'tkir tajriba narkoz ostidagi hayvonlarda o'tkaziladi. O'tkir tajriba butun organizmda yoki ajratib olingan to'qima, a'zo yoki hujayralarda o'tkazilishi mumkin.

Surunkali tajriba usullari. Bu usulda hayvon jarrohlik yo'li bilan tayyorlanadi, ayrim sohaga naychalar o'tkazish, hazm bezlarning yo'llarini tashqariga chiqarib qo'yish va h. k. Hayvonlar sog'aygandan so'ng ularda tajriba o'tkaziladi.

V. A. Basov (1842) itlar me'dasiga fistula qo'ygan. I.P. Pavlov laboratoriyasida V. Basov fistulasi qo'yilgan itlarda ezofagotomiya usuli qo'llanilgan va ularda «yolg'on ovqatlantirish» tajribalari o'tkazilgan va toza shira yig'ib olingan. Me'dasidan me'dacha ajratib olingan itlarda ham toza shira ajratib olingan. I. Pavlov usuli bo'yicha me'dacha ajratib olish Gaydengayn usulidan innervatsiyasi saqlanganligi bilan farqlanadi. Jarrohlik yo'li bilan ichakning bir qismini ajratib olish va uning bir uchi (Tiri usuli) yoki har ikkala uchi (Tiri-Velle usuli) tashqariga chiqarilib teriga tiqib qo'yiladi.



74-rasm. Me'daga fistula qo'yilgan ezofagotomiya qilingan it. «Yolg'on ovqatlantirish» tajribasi.

So'lak va me'da osti bezlari chiqaruv yo'llarini, o't yo'llarini tashqariga chiqarib teriga tiqib qo'yish holatlari keng qo'llaniladi.

Odamlarda hazm faoliyatini o'rganish. Sekretor jarayonini o'rganish. So'lak ajralishini bir necha usulda o'rganish mumkin.

Og'iz chayqab yuborilgandan so'ng tupukni yig'ib olish. Bunda har xil bezlardan ajralgan aralash so'lak, ovqat qoldig'i yig'iladi va bunda so'lakning hajmini to'g'ri aniqlab bo'lmaydi. Shuning uchun ham ikkinchi usul Leshli-Krasnogorskiy kapsulasi yordamida toza so'lak yig'ib olinadi.

Odamlarda me'da, me'da osti bezi, ingichka ichaklar shira ajratish va o't ajralish faoliyatini zondli va zondsiz usullarda o'rganish mumkin.

Zondli usulda shira miqdorini, uning tarkibidagi elektrolitlar, fermentlar miqdorini va rN kattaligini aniqlash mumkin. Sekresiya stimulyatorlari hazm yo'lga yoki parenteral yuboriladi. Ularning ta'sir mexanizmini bilgan holda shira ajralish o'zgarishi sababini aniqlash mumkin.

Zondsiz usulda, iste'mol qilingan moddalarga ta'sir mahsul natijasida hosil

bo'lgan moddalarni qon va siydikdagi miqdorini aniqlash. Masalan, me'dada kislotada me'yorda ajralayotganida indikator qonda va siydikda tezda paydo bo'ladi, aks holda indikator qon va siydikda umuman bo'lmashligi yoki sekin paydo bo'lishi mumkin.

Zondsiz usulda, shuningdek, hazm bezlarining funksional holatini qon va siydikdagi gidrolitik fermentlar miqdorini aniqlash orqali ham o'rganish mumkin.

Qondagi gidrolizga uchramagan oziqli moddalar miqdoriga qarab ham hazm bezlarining shira ajratish holati haqida xulosa qilish mumkin.

Rediotelemetrik usulda hazm yo'lidagi har xil axborotlarni ($m: rN$) o'rganish mumkin.

Motor faoliyatni o'rganish. Chaynashni (mastikatsiografiya - chaynash jarayonini yozib olish), yutishni (rentgenografik va ballonografik usullarda) o'rganish mumkin. Me'da va ichakning motor faoliyatini zondli va zondsiz usullarda o'rganish mumkin.

Zondli usulda rezinali balloncha va yozib oluvchi moslama yordamida o'rganiladi. Zondsiz usulda radiotelemetrik bosimni sezuvchi radiopilyula yordamida o'rganiladi. Me'daning motor faoliyatini elektrogastrografik usulda ham o'rganish mumkin. Bunda me'daning qisqarayotgan silliq muskulidagi sekin potentsiallari qorinning oldingi devoridan yozib olinadi. Bu usuldan ingichka va yo'g'on ichaklar motor faoliyatini o'rganishda ham foydalanish mumkin.

Qizilo'ngach, me'da, ichak, o't pufagi va o't yo'llari harakati rentgenkontrast moddadan foydalanib rentgenografik o'rganish amaliyotida keng qo'llaniladi.

Hazm a'zolari motor faoliyatini oziqli moddani me'dadan ichakka evakuatsiya qilish tezligini va ichakdagi harakat tezligini o'rganish orqali ham aniqlash mumkin.

Hazm jarayoni boshqarilishining umumiy tarzi. Hazm tizimi jarayonlari (shira ajralishi, motorikasi va so'rilishi) murakkab nerv va gumoral mexanizmlar yordamida boshqarilib turiladi. Hazm tizimi boshqarilishi markaziy reflektor, gumoral va mahalliy mexanizmlardan iborat. Hazm tizimining yuqori qismi asosan markaziy reflektor mexanizmlari yordamida boshqariladi. Og'iz bo'shlig'idan uzoqlashgan sari bu mexanizmning ta'siri kamayib gumoral mexanizmlar salmog'i ortib boradi. Me'da, me'da osti bezi, o't hosil bo'lish va chiqarilish faoliyatlariga gumoral boshqarilish mexanizmlarining ta'siri kuchli bo'ladi. Ingichka va yo'g'on ichaklar faoliyatini boshqarilishida mahalliy (mexanik va kimyoviy ta'sirlar) mexanizmlarning ahamiyati kattadir.

Oziqli modda turgan sohasiga va undan quyi qismiga hazmning sekretor va motor faoliyatini kuchaytiradi. Oral sohaga (yuqoriga yo'nalishda) esa u tormozlovchi ta'sir qiladi.

Hazm yo'li devorida joylashgan mexano-, xemo-, osmo-, termoretseptorlardan miyaning intra-va ekstramural gangliylariga, orqa va bosh miyalarga afferent impulslar yuboriladi. Bu soha neyronlaridan efferent vegetativ tolalar orqali impulslar hazm tizimining effektor hujayralari: glandulotsitlar, miotsitlar va enterotsitlarga boradi. Hazm jarayoni vegetativ nerv tizimining simpatik, parasimpatik va metasimpatik qismlari orqali boshqarilib turiladi. Metasimpatik qismi

nerv to'plamlaridan iborat bo'lib, hazm tizimini boshqarishda auerbax va meysner to'plamlari katta ahamiyatga ega.

Simpatik tizimining preganglionar nerv tolalari oxiridan- atsetilxolin, enkefalin, neyrotenzin; postsinaptik tolalaridan- noradrenalin, atsetilxolin, VIP; parasimpatik preganglioner neyronlardan-atsetilxolin va enkefalin; postganglionar nerv tolasidan-atsetilxolin, enkefalin, VIP lar ajraladi. Me'da va ichak sohasida, shuningdek, gastrin, somatostatin, R – substansiya, xolesistokininlar ham mediator vazifasini o'taydilar. Oshqozon-ichak tizimi faoliyatini xolinergik neyronlar kuchaytiradi, adrenergik tolalar tormozlaydi.

Hazm faoliyatini gumoral boshqarishda *gastrointestinal gormonlarning* ahamiyati katta. Bu moddalar me'da, o'n ikki barmoqli ichak, me'da osti bezi shilliq qavatlarini endokrin hujayralaridan ishlab chiqariladi. Bu hujayralar aminlarni qamrab olib ularni karboqsillash xossasiga qarab *APUD-tizimi* deb ataladi. Bu moddalarning ayrimlari neyronlarda hosil bo'ladi va neyrotransmitter vazifasini o'taydilar. Gastrointestinal gormonlar shira ajratish, motor, so'rilish, trofik jarayonlarni, boshqaruvchi peptidlarni ajralishini boshqaradi va umumiy ta'sir ko'rsatadi: modda almashinuvi, yurak-qon-tomir tizimi, endokrin tizimi faoliyatlariga ta'sir qiladi.

Og'iz bo'shlig'idagi hazm. Hazm og'iz bo'shlig'idan boshlanadi, bu yerda oziqlik moddalar mexanik va kimyoviy ishlovdan o'tadi. Mexanik ishlov-oziq moddalarning maydalanishi, ularning so'lak bilan namlanishi va ovqat luqmasining hosil qilishidan iborat. Kimyoviy ishlov – so'lak tarkibidagi fermentlar ta'sirida oziq moddalarning gidrolizga uchrashishidir. Og'iz bo'shlig'iga uch juft katta so'lak bezlarining: quloq oldi, jag' osti, til osti va tilning yuzasida, tanglay va lunj shilliq qavatida joylashgan ko'p mayda so'lak bezlarining chiqaruv yo'llari ochilgan. Quloq oldi va tilning yon yuzasida joylashgan bezlar shirasi-seroz (oqsil)-ya'ni suv, oqsil va tuzlardan iborat. Tilning o'zagida, qattiq va yumshoq tanglayda joylashgan so'lak shilimshiq bo'lib juda ko'p mutsin saqlaydi. Jag' osti va til osti bezlar aralash xarakterga ega.

Gastrointestinal gormonlarning asosiy ta'sirlari

Gormon	Hosil bo'lish joyi	Ta'siri
Gastrin	Me'daning antral qismi, ingichka ichakning prak-simal qismida (G-hujayra) kuchaytiradi.	Me'dadan HCl, pepsinogen ajralishini, me'da osti bezidan shira ajralishini kuchaytiradi. Me'da, ingichka va yo'g'on ichak, o't pufagi motorikasini
Gastron	Me'daning antral qismi (G-hujayra)	Me'da sekretiysini tormozlaydi.
Bulbogastron	Me'daning antral qismi (G-hujayra)	Me'da shira ajratish va motorikasini tormozlaydi.
Enterogestron	Ingichka ichakning boshlang'ich qismi (YeSI-hujayra)	Me'da shira ajratish va motorikasini tormozlaydi.

Sekretin	Ingichka ichak, asosan uning proksimal qismida (S-hujayra) chiqishini tormozlaydi, o't ajralishi va ingichka ichakda shira ajratilishini kuchaytiradi. Me'da harakatini tormozlaydi, ichak harakati va pilorik sfinkterning qisqarishini kuchaytiradi.	Me'da osti bezidan bikarbonatlar chiqishini kuchaytiradi, me'dadan HCl-ning ajralishini tormozlaydi
Xolitsistokinin-pankrezozimin (XSK-PZ)	Ingichka ichak, asosan uning proksimal qismi (I - hujayra) me'da harakatini tormozlaydi, pepsinogen sintezini kuchaytiradi ingichka va yo'g'on ichak harakatini kuchaytiradi. Oddiy sfinkterini bo'shashtiradi. Ishlahani pasaytiradi.	O't pufagi harakatini, me'da osti bezi ferment ajratishini kuchaytiradi, me'dada HCl ishlab chiqarilishini va uning moharakatini tormozlaydi
Gastroingibitor (yoki me'da ingibitor) peptid (GIP yoki JIP)	Ingichka ichak (K-hujayra) kuchaytiradi. Me'da shira ajratish va harakatini gastrin ishlab chiqarilishini pasaytirish orqali tormozlaydi. Ichak shira ajratishini kuchaytiradi, ingichka ichakda elektrolitlar so'rilishini tormozlaydi.	Me'da osti bezidan insulin ajralishini kuchaytiradi
Bombezin	Me'da va ingichka ichakning proksimal qismi (R-hujayra) pufagini qisqarishi, me'da osti bezi shira ajratishini kuchaytiradi, enteroglukagon, neyrotenzin va PP larni ajralishini kuchaytiradi	Gastrin ajralishini oshirish orqali, XSP-PZ ajralishini oshirish orqali o't gastrin me'da shira ajratishini kuchaytiradi.
Somatostatin	Me'da ingichka ichakning proksimal qismi, me'da osti bezi (D-hujayra)	Sekretin, GIP, motilin, gastrin, insulin va glukagonlar ajralishini tormozlaydi.
Motilin	Ingichka ichakning proksimal qismi (EC ₂ -hujayra) hosil bo'lishini kuchaytiradi.	Me'da va ingichka ichak motorikasini kuchaytiradi, me'dada pepsinogen sekretiysasini kuchaytiradi
Pantreatik peptid (PP)	Me'da osti bezi (PP-hujayra) ajralishini susaytiradi, ingichka ichak me'da osti bezi va jigarlarning shilliq qavati proliferatsiyasini kuchaytiradi, me'da motorikasini kuchaytiradi.	XSK-PZ ning antogenisti, me'da osti bezidan bikarbonat va fermentlar ajralishini kuchaytiradi
Gistamin	Me'da-ichak yo'li (ESL-hujayra) ichak harakatini kuchaytiradi. Kapillyarlarni kengaytiradi.	Me'dada HCl, me'da osti bezidan shira ajralishini kuchaytiradi
Neyrotenzin	Ingichka ichakning distal qismi (N-hujayra) bezi shira ajralishini kuchaytiradi.	Me'dadan HCl ajralishini susaytiradi, me'da osti bezi susaytiradi
P-substansiyasi	Ingichka ichak (YeSI-hujayra) kuchaytiradi, insulin ajralishini va aatriy so'rilishini tormozlaydi.	Ichak harakatini, so'lak ajralishini kuchaytiradi
Villikinin	Ingichka ichak proksimal qismi (ESI-hujayra)	Ingichka ichak versinkalar harakatini kuchaytiradi.

Enkefalin	Ingichka ichak, me'da osti bezi (G-hujayra)	Me'da osti bezi shira ajratish faoliyatini tormozlaydi.
Enteroglukagon	ingichka ichak (YeS1-hujayra) Me'da va me'da osti bezlarining shira ajratish faoliyatini, me'da va ichak harakatini tormozlaydi.	Karbonsuvlarni safarbar qiladi, ma'da va me'da osti bezi sekretsiasini tormozlaydi
Serotonin	Me'da-ichak yo'li (ES1, YeS2-hujayra) Me'da osti bezi va ichak shira ajratishini kuchaytiradi.	Me'dadan HCl chiqishini tormozlaydi, pepsinogen ajralishini kuchaytiradi.
Vazoaktiv intestinal peptid (VIP)	Me'da-ichak yo'li (D1-hujayra) me'da shira ajratishini tormozlaydi, me'da osti bezidan bikarbonatlar va ichakdan shira ajralishini kuchaytiradi. XSK-PZ ta'sirini tormozlaydi.	Qon-tomir devoridagi, o't pufagi, sfinkterlardagi silliq muskullarni va bo'shashtiradi



75-rasm. Leshli – Krasnogorskiy kapsulasi yordamida so'lak yig'ish.

1-kapsulaning tashqi kamerasidan havoni so'rib olish naychasi; 2- ichki kameradan so'lak ajratuvchi naycha.

So'lakning tarkibi va xossalari. Og'iz bo'shlig'idagi so'lak aralash harakterga ega. Uning PH 6,8–7,4 ga teng. Odamlarda bir sutkada 0,5–21 so'lak ajraladi. So'lak 99% suv va 1%

quruq moddalardan iborat. Quruq qismi organik va anorganik moddalardan iborat. Anorganik

moddalar-xlorid bikarbonatlar, sulfatlar, fosfatlar anionlardan va natriy, kaliy, kalsiy, magniy kationlaridan, hamda temir, mis, nikel va boshqa mikroelementlardan tashkil topgan. So'lak tarkibidagi organik moddalar asosan oqsillardan iborat. Oqsil shilimshiq modda *mutsin* oziq moddalarni biriktirib luqma hosil qilishda ishtirok etadi. So'lak tarkibidagi asosiy fermentlar kuchsiz ishqoriy muhitda faoliyat ko'rsatuvchi *amilaza* va *maltozalar*dir. Amilaza polisaxaridlarni (kraxmal, glikogen) disaxarid maltozagacha parchalaydi. Maltaza maltozani glukozagacha parchalaydi.

So'lakning tarkibida oz miqdorda uchraydigan boshqa fermentlar ham bor: gidrolazalar, oksireduktazalar, transferezalar, proteazalar, kislotali va ishqoriy fosfatazalar. So'lak tarkibida bakteriotsid ta'sirga ega bo'lgan oqsil tabiatli modda *lizotsim (muromidaza)* mavjud.

Oziq moddalar og'iz bo'shlig'ida oz, o'rtacha 15 sekund vaqt davomida turadilar, shuning uchun ham bu yerda kraxmal to'la parchalanib ulgurmaydi. Lekin og'iz bo'shlig'idagi hazm ishga tushiruvchi ta'sir qilishi orqali oziq moddalarni oshqozon-ichak yo'lining keyingi qismlarida parchalanishida katta ahamiyat kasb etadi.

So'lakning vazifalari. So'lak bir necha vazifalarni bajaradi.

Hazmga oid vazifalari-oziq moddalarni namlaydi, shilimshiq (mutsin) moddalar

qismlarini biriktirib ovqat luqmasini hosil qiladi, yutflishini osonlashtiradi, tarkibidagi fermentlar ta'sirida oziq moddalar gidrolizi boshlanadi.

Ekskretor vazifasi-modda almashinuvida hosil bo'lgan ba'zi metabolitlar so'lak tarkibida chiqariladi, bularga siydik kislotasi, mochevinalar kiradi. Shuningdek, ayrim dorivor moddalar (xinin, strixinin) va organizmga tashqaridan tushgan moddalarning ayrimlari (simob tuzlari, alkogol) so'lak tarkibida ajraladi.

Himoya vazifasi-so'lak tarkibida lizotsim saqlanganligi tufayli bakteriotsid xossasiga ega. Mutsin kislota va ishqorlarni neytrallashtirish xossasiga ega. So'lak tarkibida ko'p miqdorda immunoglobulinlar bo'lib, ular patogen mikroorganizmlardan himoya qiladi. So'lak tarkibida qon ivishi tizimiga oid moddalar aniqlangan, bularga mahalliy gemostazni ta'minlovchi qon ivish faktorlari: qon ivishiga qarshi faktorlar va fibrinolitik va fibrin stabillovchi faollikka ega moddalarning borligi.

Trofik vazifasi- so'lak tarkibidagi kaliy, fosfor, ruxlar tish emalini shakllanishi uchun sarflanadi.

So'lak ajralishining boshqarilishi. Oziq moddalar og'iz bo'shlig'i shilliq qavatidagi mexano-, termo- va xemoretseptorlarga ta'sir qiladi. Bu retseptorlardan qo'zg'alish til (uch shoxli nerv tolasi) va til halqum nervlari, nog'ora tolasi (yuz nervi tolasi) va hiqildoqning yuqoridagi nervlari (adashgan nerv tolasi) orqali uzunchoq miyadagi so'lak ajratish markaziga boradi. U yerdan efferent tolalar orqali qo'zg'alish so'lak bezlariga boradi va so'lak ajralishi boshlanadi. Efferent yo'l simpatik va parasimpatik tolalardan iborat. So'lak bezlari parasimpatik inneratsiyasiz til-halqum nervi va nog'ora tolalari, simpatik innervatsiyasi yuqori bo'yin simpatik tugunlar tolalari orqali amalga oshiriladi. Parasimpatik tolalari oxiridan ajraluvchi mediator atseptilxolin ta'sirida so'lak bezlari tuzlarga boy va organik moddalarni oza saqlovchi ko'p miqdorda suyuq so'lak ajratadi. Simpatik tolalar mediatorini noradrenalin ta'sirida so'lak bezlari oza miqdorda quyuq, yopishqoq, oza miqdorda mineral tuzlar saqlovchi va organik moddalarga boy so'lak ajratadi. Adrenalin ham xuddi shunday ta'sir qiladi. R-substansiyasi so'lak ajralishini kuchaytiradi. CO₂ so'lak hosil bo'lishini kuchaytiradi. Og'riq, salbiy his tuyg'ular, aqliy zo'riqish so'lak ajralishini tormozlaydi.

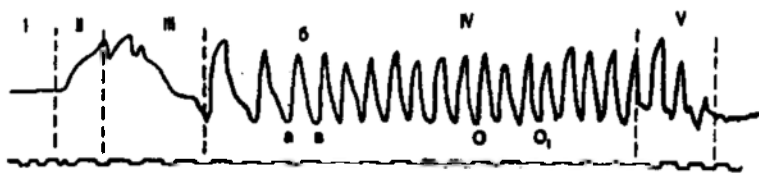
So'lak ajralishi shuningdek, shartli reflekslar yordamida ham boshqarilib turadi. Ovqatning tashqi ko'rinishi, hidi, taom tayyorlashda hosil bo'ladigan tovushlarga shartli refleks hosil bo'lish mumkin.

Chaynash. Oziq moddalar og'iz bo'shlig'iga qattiq bo'lakchalar yoki har xil darajadagi suyuqlik holatida tushishi mumkin. Oziq modda holatiga qarab og'iz bo'shlig'ida mexanik va kimyoviy ishlovdan o'tkaziladi yoki darhol yutib yuboriladi. Yuqorigi va pastki qator tishlar yordamida oziq moddani mexanik parchalanishi *chaynash* deb ataladi. Chaynash chaynov, shilliq va til muskullari qisqarishi orqali amalga oshiriladi.

Og'iz bo'shlig'idagi retseptorlardan impulslar uch shoxli nerv orqali uzunchoq miyaga, u yerdan ko'ruv dumbog'iga va bosh miya po'stlog'iga boradi. Chaynashni boshqarishda uzunchoq miyaning harakatlantiruvchi yadrolari, qizil yadro, qora

modda, po'stloq osti va po'stloq tuzilmalari ishtirok etadilar. Chaynashni boshqarishda ishtirok etadigan neyronlar to'plami *chaynash markazi* deb ataladi. U yerdan uch shoxli nerv orqali chaynash muskullariga impulslar boradi va ular yordamida jag' yuqoriga, -pastga, oldinga, -orqaga va yon tomonlarga harakatlanadi. Til, lunj va lab muskullari yordamida ovqat luqmasi harakatlantiriladi va chaynash yuzasida ushlab turiladi. Chaynashni boshqarishda chaynov muskullari va tishlar retseptorlaridan borgan impulslar ham katta ahamiyat kasb etadi.

Chaynash quyidagi davrlardan iborat: tinch davri, ovqat luqmasini og'izga kiritish, tasmollash (chamalash), asosiy davr, ovqat luqmasini yutishga tayyorlash davri.



76-rasm. Chaynashni kimogrammasi (I. S. Rubinov bo'yicha).

I – tinch davri, II – ovqat luqmasini og'izga kiritish, III – tasmollash (chamalash), IV – chaynashning asosiy davri, V – ovqat luqmasini yutishga tayyorlash davri.

Yutish. Oziq moddani og'iz bo'shlig'idan me'daga o'tkazilishi *yutish jarayoni* orqali amalga oshiriladi. Yutish reflektor harakat bo'lib og'iz, halqum va qizilo'ngach davrlaridan iborat.

Og'iz davri (ixtiyoriy)–ovqat luqmasi til bilan qattiq tanglayga bosiladi va tilning o'rta qismidagi muskullar harakati natijasida sekin asta luqma til o'zagiga siljiriladi. Bu yerda ovqat luqmasi yumshoq tanglay, til o'zagi va halqum orqa devori mexanoretseptorlarini qitiqlaydi. Bu retseptorlardan qo'zgalish uch shoxli, til halqum va hiqildoqning yuqori nervlarining afferent tolalari orqali yutish markazi uzunchoq miyaga boradi. U yerdan uch shoxli, til osti, til halqum va adashgan nervlar efferent tolalari orqali kelgan impulslar yutishda ishtirok etadigan muskullarga keladi.

Halqum davrida (tez ixtiyorsiz) yumshoq tanglayni va hiqildoqni ko'taruvchi muskullar qisqarishi hisobiga burun va nafas yo'llari berqiladi.

Nafas markazi uzunchoq miyada nafas markazi yonida joylashgan va u bilan payvasta (resiprok) munosabatda bo'ladi. Shuning uchun ham yutinayotgan paytda nafas to'xtaydi. Tilning harakati bilan ovqat luqmasi halqumga surib tushiriladi. Bu yerda luqmani halqumga tushishiga ta'sir qiluvchi asosiy omil og'iz bo'shlig'i va halqumdagi bosimlar bilan farqlanadi. Luqma halqumga tushishi bilan uning kirish sohasidagi muskullar qisqaradi. Luqmani qizilo'ngachga surib yuboradi. Bu yerda ham halqum va qizilo'ngach o'rtasidagi bosimlar farqi asosiy harakatlantiruvchi omil bo'lib xizmat qiladi.

Yutishdan oldin h halqum-qizilo'ngach sfinkteri yopiq bo'ladi, yutish davrida

halqumda bosim 45 mm simob ustunigacha ko'tariladi, sfinkter ochiladi va luqma qizilo'ngachning boshlang'ich sohasiga tushadi, bu yerdagi bosim 30mm simob ustunidan ortmaydi.

Qizilo'ngach (sekin ixtiyorsiz) davrida qizilo'ngachning peristaltik harakati tufayli ovqat luqmasi me'da tomon siljiydi. Yutinish harakati ta'sirida qizilo'ngachda hosil bo'lgan peristaltik harakatning birlamchi to'lqini me'dagacha boradi. Qizilo'ngachning aorta ravog'i bilan kesishgan sohasida birlamchi to'lqin ta'sirida ikkilamchi to'lqin hosil bo'ladi. Bu to'lqin ham me'daning kardial sohasigacha boradi. Me'daning kardial sfinkteri luqma yaqinlashganda ochiladi va ovqat me'daga tushadi.

Me'dadagi hazm. Me'da oziq modda kimyoviy va mexanik ishlovdan o'tadi. Bundan tashqari me'da «ovqat deposi» vazifasini ham o'taydi. Mexanik ishlov me'daning harakati va kimyoviy ishlov uning shirasi tarkibidagi fermentlari ta'sirida amalga oshiriladi.

Me'da quyidagi funksiyalarni bajaradi: *shira ajratish, motor (harakat), so'rish, ekskretor* (mochevina, siydik kislotasi, kreatinin, og'ir metallar tuzlari, yod, dorivor moddalarni chiqarish), *gomeostatik* (PHni boshqarish), *gemopoezda ishtirok etishi* (Kasl ichki omilini ishlab chiqarish).

Me'daning shira ajratish faoliyati. Shira ajratish faoliyati me'daning shilliq qavatida joylashgan bezlar tomonidan amalga oshiriladi. Bunda uch xil bezlar o'z xususiyatiga ko'ra tafovut qilinadi: *kardial, fundal* (me'daning hususiy bezlari) va *pilorik* (me'dani o'n ikki barmoqli ichakka o'tadigan sohasidagi bezlar). Bezlar-bosh, *pariyetal (qoplama), qo'shimcha* hujayralardan va *mukotsitlardan* iborat. Bosh hujayralar – pepsinogen, pariyetal hujayralar – xlorid kislota, qo'shimcha hujayra va mukotsitlar-mukoid shira ishlab chiqaradi. Fundal sohada har uchchala hujayralar mavjud. Shuning uchun ham fundal soha shirasi fermentlarga boy, ko'p miqdorda HCl saqlaydi va me'da hazmida ahamiyati katta.

Me'da shirasi tarkibi va xossalari. Katta yoshli odamlarda bir sutka davomida 2–2,5 l miqdorda me'da shirasi ajraladi. Me'da shirasi kislotali muhitga (PH 1,5–1,8) ega. Uning tarkibi 99% suv va 1% quruq organik va anorganik moddalardan iborat.

Me'da shirasining asosiy organik qismini erkin va proteinlar bilan bog'langan holda yuruvchi *xlorid kislotalar* tashkil qiladi. Xlorid kislota quyidagi vazifalarni bajaradi: 1) me'dadagi oqsillarni denaturatsiya qilish va bo'ktirish orqali pepsin ta'sirida parchalanishni osonlashtiradi; 2) pepsinogenni faollashtiradi va pepsinga aylantiradi; 3) me'da shirasi ta'sir qilishi uchun optimal kislotali muhitni yaratadi; 4) me'da shirasi antibakterial ta'sirini ta'minlaydi; 5) oziq moddani me'dadan o'n ikki barmoqli ichakka evakuatsiyasi (o'tishini) me'yorda ushlab turadi; me'da tomondan ta'sir qilib pilorik sfinkter ochilishini va o'n ikki barmoqli ichak tomondan ta'sir qilib uning yopilishini ta'minlaydi; 6) pankreatik shira ajralishini kuchaytiradi.

Me'da shirasining tarkibiga quyidagi anorganik moddalar ham kiradi: xloridlar, bikarbonatlar, sulfatlar, fosfatlar, natriy, kaliy, kalsiy, magniy va boshqalar. Shiraning organik tarkibiga proteolitik fermentlar kiradi, ularning ichida asosiy vazifani bajaruvchi ferment *pepsin*dir. Pepsinlar nofaol (sust) *pepsinogen* holatida ajraladi

va xlorid kislotasi ta'sirida faollashadi. PH 1,5–2,0 bo'lganda ularning proteolitik faolligi optimal bo'ladi, oqsillarni albumoz va pentonlargacha parchalaydilar. *Gastriksin* PH 3,2–3,5ga teng bo'lganda oqsillarni gidrolizga uchratadi. *Renin* (*ximozin*) kalsiy ionlari ishtirokida eruvchi oqsil kazonogendan erimaydigan kazein hosil qilish natijasida sutni og'izga aylantiradi. Me'da shirasida preteolitik bo'lmagan fermentlar ham mavjud. Bularga faqat emulsiyalangan yog'larni parchalovchi *lipaza* kiradi. Me'dada oziq modda muhiti kislotali bo'lgunga qadar so'lak amilazasi ta'sirida karbonsuvlar gidrolizi davom etadi.

Me'da shirasida bakteriotsit ta'sirga ega bo'lgan *lizotsim*-moddasi bor. Shira tarkibidagi mutsin saqlovchi shilimshiq modda me'daning shilliq qavatini mexanik va kimyoviy ta'sirlardan himoya qiladi. Me'dada *gastromukoproteid* yoki *KasI ichki faktori* ishlab chiqariladi, me'da shirasida, shuningdek, aminokislotalar va siydik kislotalari ham bor.

Me'dada shira ajralishining boshqarilishi. Hazmdan tashqari vaqtda me'da bezida faqat shilimshiq modda va pilorik shira ajraladi. Ovqatni ko'rganda, hidi sezilganda, og'iz bo'shlig'iga tushganida me'dada shira ajralishi boshlanadi. Me'dada shira ajralishini bir necha davrlarga bo'lish mumkin: murakkab reflektor (miya), me'da va ichak davrlari.

Murakkab reflektor (miya) davri - shartli va shartsiz reflektor mexanizmlardan iborat. Me'da shirasini shartli reflektor yo'li bilan ajralishi hidlov, ko'ruv, eshituv retseptorlarini qitiqlanishi natijasida paydo bo'ladi. Bu retseptorlardan afferent yo'llari orqali kelgan impulslar talamus, gipotalamus, limbik tizimi va bosh miya po'stlog'ini qo'zg'atadi, uzunchoq miya sohasidagi hazm markazi qo'zg'aladi va me'da bezlarining shira ajratish faoliyati boshlanishiga turtki bo'ladi. Bu vaqtda ajralgan shirani (ishtaha shirasi) deb atagan. Me'dadan shartsiz reflektor shira ajralishi oziq modda tasirida og'iz bo'shlig'i, halqum, qizilo'ngach retseptorlari qo'zg'algan dan so'ng boshlanadi.

Afferent impulslar til (V juft), tilhalqum (IX juft) va yuqoridagi hiqildoq (X juft) nervlari orqali uzunchoq miyadagi me'daning shira ajratish markaziga tushadi. Markazdan adashgan nervning efferent tolalari orqali me'da bezlariga keladi va shira ajralishini kuchaytiradi. Me'dadan boshlang'ich davrda ajralgan shira proteolitik fermentlarga boy bo'ladi va hazmda katta ahamiyat ega bo'ladi.

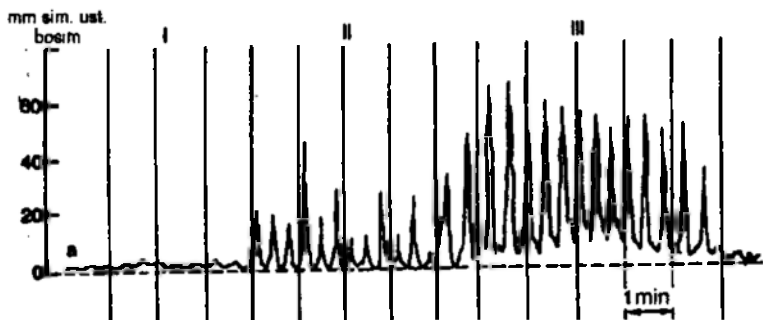
Orqa miya markazlaridan kelayotgan simpatik tolalar qo'zgalishi me'da bezlaridan shira ajralishini tormozlaydi.

Shira ajralishining me'da davri. Oziq modda me'daga tushganidan so'ng boshlanadi. Bu davr adashgan nerv, periferik refleks va gumoral omillar hisobiga amalga oshadi. Me'daning shilliq qavatidagi retseptorlar qo'zgalishi bilan bog'liq, bu yerdan impulslar adashgan nervning effekt tolalari orqali uzunchoq miyaga boradi va u yerdan adashgan nervning effekt tolalari orqali me'daning bez hujayralariga keladi. Adashgan nerv me'daga bir necha yo'l bilan me'daning bosh, yopqichsimon va qo'shimcha hujayralari bilan bevosita aloqasi periferik refleks va gumoral omillar orqali ta'sir qiladi. Adashgan nerv tolalari me'daning pilorik qismida joylashgan gastrin ishlab chiqaruvchi hujayralarni innervatsiya qiladi. Gastrin bosh

hujayralar hamda yopqich hujayralar faolligini oshiradi. Shuningdek, go'sht, sabzavotlar ekstrakt, oqsilning mahsullari va bombezinlar gastrin ishlab chiqarishini kuchaytiradi. Me'daning antral qismida PH ning pasayishi gastrin chiqishini kamaytiradi. Adashgan nerv ta'sirida me'daning EC₂ hujayralarida gistamin ishlab chiqarilishi kuchayadi. Gistamin, yopqich hujayralarining H₂-gistamin retseptorlari bilan muloqotda bo'ladi va me'dani yuqori kislotali, pensinogeni kam saqlovchi shira ajralishini ta'minlaydi.

Shira ajralishining ichak davri ximus medadan ichakka o'tganidan so'ng boshlanadi. Ximus ichakning xemo-, osmo-, mexanoretseptorlariga ta'sir qilib reflektor yo'l bilan me'dadagi shira ajralishini o'zgartiradi. Oziq moddalarning gidrolizga uchraganlik darajasiga qarab, me'da shira ajralishini kuchaytiradi yoki susaytiradi. Shira ajralishini kuchayishi mahalliy va markaziy reflekslar tomonidan adashgan nerv, periferik refleks va gumoral omillar gastrin orqali amalga oshiriladi. Bu faza yashirin davrining uzunligi va davomiligi bilan xarakterlanadi. Me'dada shira ajralishi sekretin, xkk-pz lar ta'sirida tormozlanadi, xlorid kislota ishlab chiqarilishi pasayadi, lekin pensinogen ajralishi kuchayadi, shuningdek, glukagon, gip, Vip, neyretenzin, somatostatin, seratinin, bulbogasren va yog gidrolizi mahsullari ta'sirida ham xlorid kislota ajralishi to'xtaydi.

Me'daning harakat faoliyati. Me'daning harakat faoliyati uning silliq muskullari tomonidan ta'minlanadi. Me'da och holatida ma'lum bir taranglikda bo'ladi. Unda davriy harakati kuzatiladi (*och harakat*), bu vaqtda ochlik hissi seziladi. Ovqat iste'mol qilayotgan vaqtda va undan keyingi dastlabki daqiqalarda minutlarda me'da bo'shashadi bu *me'daning ovqatlanish retseptiv relaksatsiya* davri sanaladi. Bu davr ovqatning depoda saqlanishini va me'dadan shira ajralishini ta'minlaydi. Ma'lum vaqt o'tgandan so'ng me'dada qisqarish boshlanadi, qisqarish me'daning kardial qismida kuchli va antral qismida kuchsiz bo'ladi. Me'da qisqarishi, kardial – birinchi ritm boshqaruvchisi sohasida boshlanadi. Ikkinchi ritm boshqaruvchisi me'daning pilorik qismida joylashgan. Me'dada uch tipdagi qisqarishlar to'liqini yozib olish mumkin 1)-kichik amplitudagi bir fazali to'ltin, me'dada bosim 1–2 dan 5–10mm sim. ustuniga teng bo'ladi, bu jarayon 5–20 sekund davom etadi; 2)-yuqori amplitudali bir fazali to'ltin, bosim 40–80 mm sim. ust. to'g'ri keladi, 12–60 sekund davom etadi; 3)- o'zgaruvchan bosim muhitida sodir bo'ladigan murakkab qisqarish to'liqlari 1 va 2 ko'rinishdagi to'ltinlar peristaltik xususiyatga ega, me'daning ma'lum darajada tarang holda ushlab turadi va me'da devori shilliq qavati yaqinida oziq modda va shiralarning aralashishini ta'minlaydi. Bu to'ltinlarning chastotasi 1 minutda 3 ga teng. Me'daning o'rta qismida moddalar aralashmaydi, shuning uchun ham iste'mol qilingan ketma-ketligiga qarab oziq moddalar qatlam-qatlam bo'lib joylashadi. 3 ko'rinishdagi to'ltin me'daning pilorik qismiga xos, moddalarni me'dadan o'n ikki barmoqli ichakka evakuatsiya qilishda ahamiyati katta.



77-rasm. Sog'lom odam me'dasi uch ko'rinishdagi qisqarish to'liqlari (I – III). a-me'da qisqarishi.

Me'da harakatining xususiyati, kuchi, vaqt davomida o'zgarishi me'da va ichakda hazmning samarasi, oziq moddalarning miqdori, turi hamda boshqaruv mexanizmlar ta'siriga bog'liq. *Adashgan nervni* qitiqlash va atsetilxolinni ajralishi me'da harakatini kuchaytiradi. Adashgan nerv shuningdek, tormozlovchi ta'sir ham ko'rsatishi mumkin; bunga me'daning retseptiv relaksatsiyasi misol bo'lishi mumkin. *Simpatik nervni* qitiqlash va D – adrenoretseptorlarni faollashuvi me'da harakatini susaytiradi.

Me'da harakatini boshqarishda *gastrointestinal gormonlarning* ahamiyati ham kattadir. Me'da harakatini gastrin, motilin, serotonin, insulinlar kuchaytiradi, sekretin, XKS-PZ, glukagon, JIP-VIP larni tormozlaydi.

Ximushning me'dadan o'n ikki barmoqli ichakka evakuatsiyasi. Me'dadan moddalarni o'n ikki barmoqli ichakka evakuatsiya qilish tezligi juda ko'p omillarga bog'liq: Moddaning hajmiga, tarkibiga, qattiq yoki yumshoqligiga, haroratiga, PH ga, me'daning pilorik qismi va o'n ikki barmoqli ichak o'rtasidagi bosim farqiga, pilorik sfinkter holatiga, suv tuz gomeostaz holati va boshqalarga, ovqat tarkibiga qarab karbon suvlar oqsillarga nisbatan tezroq evakuatsiya bo'ladi, yog'lar esa eng sekin o'tkaziladi. Suyuqlik me'daga tushishi bilan evakuatsiya bo'la boshlaydi. Aralash oziq moddalar sog'lom odamlarda me'dadan 6–10 soat davomida to'la evakuatsiya bo'ladi.

Me'dadan oziq moddalarni o'n ikki barmoqli ichakka o'tishini reflektor boshqaradi. Me'da mexanoretseptorlarini qitiqlash evakuatsiyani tezlashtiradi, o'n ikki barmoqli ichak mexanoretseptorini qitiqlashni sekinlashtiradi. O'n ikki barmoqli ichak shilliq qavatiga ta'sir etib, evakuatsiya sekinlashtiruvchi moddalarga PH 5,5 dan kam bo'lgan kislotali moddalar, gipertonik eritmalar, 10%li etanol eritmasi, glukoza va yog'ning gidroliz mahsulotlari kiradi. Evakuatsiya tezligi, shuningdek, oziq moddalar gidrolizining samarasiga ham bog'liq. Gidroliz to'la bo'lmasa evakuatsiya sekinlashadi. Demak, evakuatsiya gidrolitik jarayonga «xizmat qilib» uning samarasiga qarab ingichka ichakka mahsulotni o'tkazib beradi.

Ingichka ichakdagi hazm. Hazm jarayonlarining asosiy qismi ingichka ichakda sodir bo'ladi. Uning boshlang'ich qismi o'n ikki barmoqli ichakning hazmdagi ahamiyati kattadir. Bu sohada hazm jarayonlarida me'da osti bezi, ichak shiralari va o't ayniqsa qatnashadilar. Me'da osti va ichak bezlari shiralari tarkibidagi fermentlar oqsillar, yog'lar karbonsuvlarni gidrolizga uchratadilar.

Me'da osti bezi shirasi tarkibi va xossalari. Me'da osti bezi bir sutkada 1,5–2,0 l shira ajratadi. Uning tarkibi suv va anorganik hamda organik moddalardan tashkil topgan. Shira tarkibida natriy, kalsiy, kaliy, magniy kationlari va xlor, sulfat, fosfat anionlari mavjud. Ayniqsa bikarbonatlar miqdori katta, shuning uchun ham uning PH 7,8–8,5 ni tashkil qiladi. Pankreatik shira fermentlari kuchsiz ishqoriy muhirda faollashadi.

Pankreatik shira tarkibida gidrolitik fermentlar bo'lib, ular oqsil, yog' va karbonsuvlarni parchalaydilar, shuningdek, nuklein kislotalarni parchalovchi nukleazalar ham bor. Pankreatik shira tarkibida lipaza va nukleaza fermentlari - faol holatda; preteazalar-proenzim holatda ajraladilar. Me'da osti bezi shirasi tarkibida ajraluvchi α amilaza polisaxaridlarni oligo-, di- va monosaxaridlargacha parchalaydi. Nuklein kislotalar ribo- va dezoksiribonukleazalar tomonidan parchalanadilar. Pankreatik lipaza ut kislotalar ta'sirida faolligi ortadi va lipidlarga ta'sir qilib monoglitserid va yog kislotalarigacha parchalaydi. Preteolitik fermentlar proenzim *trypsinogen*, *ximotrypsinogen*, *A* va *B prokorkobksi-peptidazalar* holatida ishlab chiqariladi. O'n ikki barmoqli ichakda ishlab chiqariluvchi *enterokinaza* ta'sirida trypsinogen tripsinga aylanadi. Keyinchalik tripsin trypsinogen va boshqa propeptidazalarga avtokatalitik ta'sir ko'rsatadi va ularni faollashtiradi. Tripsin, ximotripsin, elastazalar ovqat tarkibidagi oqsillarning ichki peptid bog'lariga ta'sir etib, ularni aminokislotalargacha parchalaydi. *A* va *B karboksi-peptidazalar* oqsil va peptidlarning oxirgi S-bog'lariga ta'sir qiladilar.

Me'da osti bezi shira ajratishining boshqarilishi. Me'da osti bezining ekzokrin faoliyati nerv hamda gumoral mexanizmlari orqali boshqariladi. Adashgan nerv me'da osti bezidan shira ajralishini kuchaytiradi. Simpatik nerv tolalari shira ajralishini pasaytiradi, lekin organik moddalar sintezini (*beta-adrenergik effekt*) kuchaytiradi, qon-tomirlarning torayishi (*alfa adrenergik effekt*) me'da osti bezining qon bilan ta'minlanishini kamaytirilishi natijasida ham shira ajralishi pasayadi. Jismoniy va aqliy zo'riqish, og'riq, uyqu shira ajralishini pasaytiradi. Gastrointestinal gormonlardan sekretin, XSK-PZ me'da osti be'zi shira ajralishini kuchaytiradi. Sekretin - bikarbonatga boy va XSK-PZ - fermentlarga boy shira ajralishini ta'minlaydi. Me'da osti bezi shirasi ajralishi gastrin, serotonin, bombesin, insulin, o't kislotalari tuzlari ta'sirida kuchayadi. Ximodenin ximotrypsinogen ajralishini kuchaytiradi. GIP, PP, glukagon, kalsitonin, somatostatin, enkefalinir shira ajralishini tormozlaydilar.

Me'da osti bezida shira ajralishi 3 davrdan iborat: murakkab- reflektor, me'da va ichak davrlari. Pankreatik shira ajralishiga iste'mol qilingan ovqat tarkibi ta'sir

qiladi. Bu ta'sirlar gastrointestinal gormonlar orqali amalga oshiriladi. Me'da xlorid kislotasi ishlab chiqarilishini kuchaytiruvchi moddalar (go'sht, sabzavotlar, oqsil hazmida hosil bo'lgan ekstraktlar) sekretin hosil bo'lishini kuchaytiradi natijada bikarbonatga boy bo'lgan me'da osti bezi shirasi ajralishini ta'minlaydi. Oqsil va yog'larning dastlabki gidrolizidan hosil bo'lgan moddalar XSK-PZ ishlab chiqarishini kuchaytiradi va pankreatik shira ajralishini ta'minlaydi.

Me'da osti bezi, shuningdek, ichki sekretor faoliyatga ham ega, u qonga insulin, glukagon, somatostatin, pankreatik polipeptid (PP), serotonin, VIP, gastrin, enkefalin, kallikrein moddalarini ishlab chiqaradi.

O't hosil bo'lishi va ajralishi. O't jigarda hosil bo'ladi va hazm jarayonida ishtirok etadi. O'tning hazmdagi ahamiyati quyidagilardan iborat: yog'larni emulsiyaga aylantiradi, natijada lipaza ta'sir etadigan sath kattalashadi; lipidlar gidrolizidan hosil bo'lgan moddalarni eritadi, ularning so'rilishini va enterotsitlarda triglitseridlar resintezini osonlashtiradi; me'da osti va ichak bezlari fermentlarini, ayniqsa lipaza faolligini orttiradi, shuningdek, o't oqsil, karbonsuvlar gidrolizi va so'rilishlarini kuchaytiradi.

O't quyidagi boshqaruv vazifalarini ham o'taydi: o't hosil bo'lishini va ajralishini, ingichka ichakning motor va sekretor faoliyatini, enterotsitlar proliferatsiyasi va ko'chib tushishini kuchaytiradi. O't kislotalilikni kamaytirish va pepsin faolligini yo'qotish orqali 12 barmoqli ichakka tushgan me'da shira ta'sirini to'xtatadi. O't bakteriostatik ta'sirga ega. Yog'da eruvchi vitaminlar, xolisterin, aminokislotalar va kalsiy tuzlarini ichakda so'rilishida o'tning ahamiyati katta.

Bir sutkada 1000–1800 ml o't hosil bo'ladi. *O't hosil bo'lishi (xolerez)*- uzluksiz ketadi, *o't ajralishi (xolekinez)*-davriy, ovqat iste'mol qilgandagina sodir bo'ladi. Nahor paytida o't ichakka tushmaydi, o't pufagida yig'iladi va u yerda depo sifatida saqlanadi, hamda quyüqlashadi, shuning uchun ham ikki xil o't tafovut qilinadi- *jigar va pufak o'tlari*.

O't bir vaqtning o'zida ham shira, ham ekskret moddadir. O'tning tarkibida har xil endogen va ekzogen moddalar ajraladi, biroz fermentativ faollikka ega. Jigar o'tining PH 7,3–8,0 ga teng, o't pufagida saqlangan o'tning PH 6,0–7,0 ga teng bunga sabab pufakda o'tning tarkibidagi gidrokarbonatlar so'rilishi va o't kislotalari tuzlari hosil bo'lishidir. Jigar o'ti suyuq, oltinga o'xshash sariq rangga ega, solishtirma og'irligi 1,008–1,015 ga teng, pufakda saqlangan o't esa (suv va mineral tuzlar so'rilishi hisobiga) quyuq, rangi to'q sariq, solishtirma og'irligi 1,026–1,048 ga teng, o't yo'llarida ishlab chiqarilgan mutsin hisobiga o't yopishqoqligi ortadi.

O't glikoxol (80%) va tauroxol (20%) kislotalarini saqlaydi. Odamlarda asosiy o't pigmenti bilirubin bo'lib qizg'ish-sariq rangga ega. Bilirubin oksidlanishi natijasida ichaklarda hosil bo'luvchi ikkinchi pigment biliverdin zangori rangga ega. O't tarkibiga fosfolipidlar, o't kislotalari, xolesterin, oqsil va bilirubin kiruvchi

lipoproteinli birikma majmuasi bor. Bu birikma ichakda lipidlarning tashilishi, ularning ichak jigar orasida aylanib yurishi va umumiy modda almashinuvida katta ahamiyat kasb etadi.

Parasimpatik nerv tolalari qitqlanganda o't hosil bo'lishi va ajralishi kuchayadi, simpatik tola qitqlanganda esa, aksincha susayadi. Parasimpatik tola qo'zg'alganda o't pufagi tanasi mushaklari qisqaradi, sfinkterlari esa bo'shashadi, natijada o't o'n ikki barmoqli ichakka ajraladi. Simpatik nerv qo'zg'algan da sfinkter qisqaradi va o't pufagi tanasi bo'shashadi.

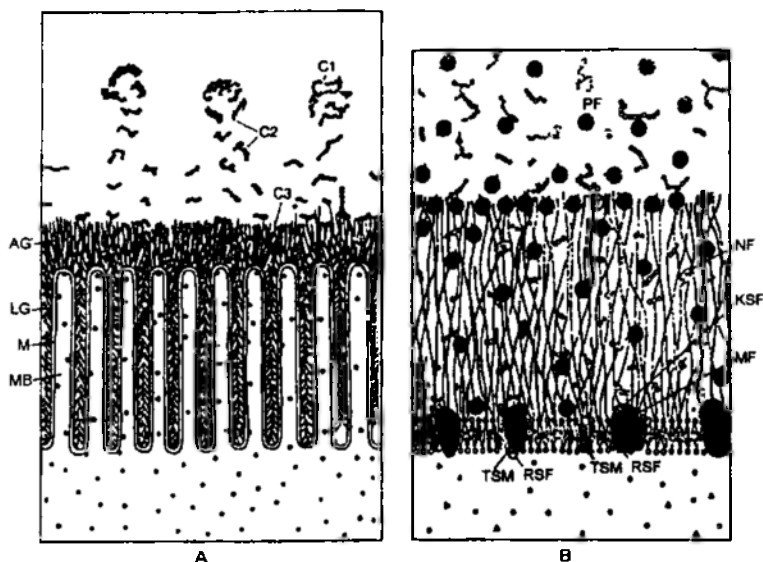
O't haydovchi gumoral omillarga birinchi bo'lib o'tning o'zi kiradi. Shuningdek, *gastrin*, *XSK-PZ*, *sekretin*, *prostoglandinlar* ham o't ishlab chiqarilishini kuchaytiradi. Tuxum sarig'i, sut, yog'lik ovqatlar, non, go'sht kabi oziq moddalar o't hosil bo'lishini va ajralishini kuchaytiradi.

O't ajralishini *XSK-PZ*, *gastrin*, *sekretin*, *bombezin*, *atsetilxolin*, *gistaminlar* kuchaytiradi, *glukagon*, *kalsitonin*, *VIP*, *PP lar* tormozlaydi.

Ichak shirasi tarkibi va xossalari. Ichak shirasi ichakning shilliq qavatida joylashgan (duodenal, yoki brunner, ichak burmalarida joylashgan liberkyun, ichak epiteliotsitlari, bokalsimon hujayra, ponet hujayrasi) bezlar mahsulidir. Katta yoshdagi odamlarda bir sutkada 2–3 litr ichak shirasi ajraladi. Shira PH 7,2 da 9,0 gacha ajraladi, u suv va quruq anorganik va organik moddalardan iborat. Shira tarkibida anorganik moddalardan bikorbonatlar, xloridlar, natriy, kalsiy, fosfatlardan bor. Organik tarkibiga oqsil, aminokislatalar, mutsinlar kiradi. Ichak shirasi tarkibida 20 dan ortiq gidrolitik fermentlar mavjud. Bularga *enterokinaza*, *peptidazalar*, *ishqoriy fosfataza*, *nukleaza*, *lipaza*, *fosfolipaza*, *amilaza*, *laktaza* va *saxarazalar* kiradi. Fermentlarning ichak shirasi, asosan, shilliq qavatidan yemirilgan epiteliotsitlar tarkibida tushadi. Katta miqdordagi fermentlar epiteliotsitlar yuzasiga shimdirilib olinadi va devor oldi hazmida ishtirok etadi.

Ichakda shira ajralishining boshqarilishi. Ingichka ichak bezlari faoliyati mahalliy, reflektor mexanizmlari, hamda gumoral ta'sir qilish va ximus tarkibidagi moddalar ta'sirida boshqariladi. Ingichka ichak shilliq qavati mexanik qitqlansa kam ferment saqllovchi suyuq shira ajraladi. Oqsil, yog' gidrolizi natijasida hosil bo'lgan mahsulotlar, xlorid kislota, pankreatik shiralarning shilliq qavatga mahalliy ta'siri fermentga boy ichak shirasi ajralishini ta'minlaydi. Ichak shirasi ajralishini *GIP*, *VIP*, *motilinlar* ham kuchaytiradi. Ingichka ichak shilliq qavatida hosil bo'ladigan enterokrinin va duokrinin gormonlari liberkyun va brunner bezlari shira ajratish faoliyatini kuchaytiradi. Shira ajratishni somatostatin tormozlaydi.

Ingichka ichakdagi bo'shliq va devoroldi hazmlari. Ingichka ichakda ikki xil: bo'shliqdagi va devoroldi hazmlari tafovut qilinadi. *Bo'shliqdagi hazm* ichakka hazm shiralari (me'da osti bezi shirasi, o't, ichak shirasi) tarkibida tushgan fermentlar ta'sirida amalga oshiriladi. Bo'shliqdagi hazm natijasida yirik molekulali (polimerlar) moddalar oligomerlargacha parchalanadi. Keyingi gidroliz jarayoni shilliq qavati sohasida sodir etiladi.



78-rasm. Bo'shliq va devoroldi hazmlarining munosabati
(A. M. Ugolev bo'yicha).

A – ovqatli moddaning bo'shliqdagi va ingichka ichak yuzasidagi ketma-ket depolimerizatsiyasi; B – lipoproteid membrananing unga adsorbsiyalangan va ichakning hususiy fermentlar bilan birgalikdagi bir qismi; M – membrana; MV – mikrovorsinkalar; AG – apikal glikokaliks; LG – lateral glikokaliks; S_1, C_2, S_3 – substratlar; PF – pankreatik fermentlar; TSM – membrananing transport tizimi; RSF – fermentlarning boshqaruv markazi; NF – ferment bo'lmagan omillar.

Devoroldi hazmi shilliq qavat, shilimshiq qoplama, glikokaliks va mikrovorsinkalar sohasida davom etadi. Shilimshiq qoplama ichak shilliq qavatida ishlab chiqarilgan shilimshiq modda va ko'chib tushgan ichak epiteliylaridan iborat. Bu qavatda ko'p miqdorda me'da osti bezi va ichak shirasi fermentlari bor. Bu qavat orqali o'tayotgan oziq moddalar ana shu fermentlar ta'siriga uchraydi, glikokaliks yuzasiga ichak bo'shlig'idagi hazm shirasidan shimib olingan fermentlar yordamida oziq moddalar gidrolizga uchraydi. Enterotsitlarning apikal pardasida ichak fermentlari sarflanib turadi va bu yerda haqiqiy devoroldi hazmi sodir bo'ladi, oziq moddalar shu pardaga tegib monomerlargacha parchalanadilar. Apikal pardadagi fermentlar va tashuv tizimi yaqin turganliklari tufayli gidroliz va so'rilish jarayonlari bir-biri bilan bog'liq holatda ketadi. Gidrolizning tugallanishi so'rilishning boshlanishiga sharoit yaratib beradi.

Devoroldi hazmining asosiy belgilari quyidagilar: ichak burmalaridan vorsinkalar uchiga borgan sari epiteliotsitlarning shira ajratish faolligi kamayib boradi. Vorsinkalar uchida asosan dipeptidlar, asosida esa disaxaridlar fermentlar faolligiga,

pardaning shimib olish xossasiga, ingichka ichak harakatiga, bo'shliqdagi hazm jadalligiga, parhezga bog'liq.

Ingichka ichak harakat faoliyati. Ingichka ichak harakati ximusning hazm shiralari bilan aralashishini, ximusning ichak bo'ylab siljishini, ichak shilliq qavati sohasidagi moddalarning almashishini ta'minlaydi, ichakdan suyuq moddalarni qon va limfaga filtrlanib o'tishi uchun zarur bo'lgan bosimni hosil qiladi. Demak, ingichka ichak harakati oziq moddalarning gidrolizi va so'rilishi uchun imkoniyat yaratib beradi.

Ingichka ichak harakati bo'ylanma va halqasimon muskullarining qisqarishi orqali amalga oshadi. Ingichka ichakda bir necha xil harakatlar o'ziga xos xususiyatlari bilan tafovut qilinadi: ritmik segmentatsiya, mayatniksimon, peristaltik (juda sekin, sekin, tez va juda tez), tonik.

Ritmik segmentatsiya asosan halqasimon muskullar qisqarishi natijasida ichak qismlarga ajratib qo'yiladi. Navbatdagi qisqarish tufayli yangi segment hosil qilinadi, ya'ni avvalgi segment bir necha qismlarga bo'linadi. Bu qisqarishlar tufayli ichakda ximus aralashishi va har bir segmentda bosim ortishi kuzatiladi.

Mayatniksimon harakat bo'ylama va halqasimon muskullar qisqarishi natijasida amalga oshiriladi. Bunda ximus oldinga va orqaga siljiriladi. Ichakning boshlang'ich qismlarida bunday harakat 1 daqiqada 9–12 marta va quyi qismida 6–8 marta gacha sodir bo'ladi.

Peristaltik to'lqin ichakda bo'g'iq hosil qilish va quyi qism kengayishi natijasida amalga oshirilib, ximusning kaudal yo'nalishda harakatlantirishidan iborat. Ichakda peristaltik harakatlar har xil tezlikda 0,1–0,3 sm/s dan 7–21 sm/s gacha bo'lishi mumkin.

Tonik qisqarish natijasida ichak teshigi ma'lum uzunlikda kichrayadi. Tonik qisqarish mahalliy bo'lishi yoki kichik tezlikda harakatlanishi mumkin.

Ichakning dastlabki (bazal) bosimi 5–14 sm ga teng. Ichak harakat bu bosimni 30–90 sm suv. ust. gacha ko'tarishi mumkin.

Ingichka ichak motorikasi miogen, nerv va gumoral mexanizmlar yordamida boshqariladi. **Miogen mexanizmlar** ichak muskullari avtomatiyasi va ichak cho'zilganda uning qisqarishini ta'minlaydi. Ichakning davriy harakatini ritmik avtomatiya xossasiga ega bo'lgan muskul ichak - mienteral nerv (auerbax) tuguni ta'minlaydi. Bundan tashqari, ichak harakatini ta'minlovchi ikkita maxsus tuzilmalar bor qabul qilib, uzatib beruvchi, birinchisi umumiy o't yo'lining o'n ikki barmoqli ichakka quyilayotgan joyida, ikkinchisi yonbosh ichakda joylashgan. Bu tuzilmalar va nerv tugunlari nerv va gumoral mexanizmlar yordamida boshqarilib tuziladi.

Parasimpatik ta'sir ichak harakatini kuchaytiradi, simpatik ta'siri tormozlaydi.

Ovqat iste'mol qilish ichak harakatini dastlab tormozlaydi, birozdan so'ng kuchaytiradi. Keyinchalik ximusning fizik va kimyoviy xossalriga muvofiq, ichak harakati o'zgaradi dag'al, ingichka ichakda hazm bo'lmaydigan moddalar, yog'li ovqatlar esa uni kuchaytiradi.

Ichakka mahalliy ta'sir qilib, uning harakatini kuchaytiruvchi moddalarga quyidagilar kiradi: yog'lar, kislotalar, ishqorlar, tuzlar (yuqori konsentratsiyali eritmalar.)

Ingichka ichak harakatini boshqarishda hazm yo'lining har xil qismlaridan boshlanuvchi reflekslar: qizilo'ngach-ichak (qo'zg'atuvchi), me'da ichak (qo'zg'atuvchi va tormozlovchi), rektoenteral (tormozlovchi).

Gumoral boshqarilishi. Serotonin, gistamin, gastrin, motilin, XSK, R moddasi, vazopressin, oksitotsin, bradikinin va boshqalar miotsitlarga bevosita yoki enteral neyronlar orqali ta'sir etib ingichka ichak harakatini kuchaytiradi, sekretin, VIP, GIP va boshqalarni tormozlaydi.

Yo'g'on ichakdagi hazm. Iliotsekal sfinkter orqali ingichka ichakdan ximus yo'gon ichakka o'tadi. Hazm jarayonida yo'gon ichakning ahamiyati kamroq, chunki o'simlik kletchatkasidan boshqa barcha oziq moddalar ingichka ichakda hazm bo'ladi va so'riladi. Yo'gon ichakda asosan suv so'rilishi orqali ximus quyuqlashadi, kal massasi shakllanadi va ichakdan chiqarib yuboriladi. Yo'g'on ichakda shuningdek, elektrolitlar, suvda eruvchi vitaminlar va karbonsuvlar so'riladi.

Yo'g'on ichakning shira ajratish faoliyati. Yo'g'on ichak bezlari, asosan, shilimshiq, modda, ko'chib tushgan epitelial hujayra va oz miqdorda fermentlar (*peptidazalar, lipaza, amilaza, ishqoriy fosfataza, katepsin, nukleaza*) saqlovchi shira ajratadi. Yo'g'on ichakdagi fermentlar faolligi ingichka ichakka nisbatan ancha sust bo'ladi. Lekin ingichka ichakda hazm jarayoni buzilganda uni kompensatsiyalash uchun yo'g'on ichak shira ajratish faoliyati kuchayishi mumkin. Yo'g'on ichak shirasi (PH 8,5–9,0) ishqoriy muhitga ega. Shira ajralish jarayoni mahalliy mexanizmlar yordamida amalga oshiriladi. Shilliq qavatini mexanik ta'sirlash shira ajratishini 8–10 marta kuchaytiradi.

Yo'g'on ichak harakati. Odamlarda hazm jarayonining davomiyligi 1–3 sutkani tashkil qiladi. Shundan eng ko'p vaqt ovqat qoldiqlarining yo'g'on ichakda bo'lishiga sarflanadi, yo'gon ichak motorikasi rezervuar (ovqat qoldiqlarining to'planishi) vazifasini, ayrim moddalarni, asosan suvning so'rilishini, ximusning harakatini, najasning shakllanishini va uni chiqarib yuborilishini (defekatsiya) ta'minlaydi.

Sog'lom odam qabul qilgan kontrast modda 3–3½ soatdan so'ng yo'g'on ichakka kelib tusha boshlaydi va 24 soat davomida u to'la tushib bo'ladi va 48–72 soatdan so'ng organizmdan to'la chiqarib yuboriladi.

Yo'g'on ichakda bir necha xildagi qisqarishlar turi kuzatiladi: kichik va katta mayatniksimon, perestaltik va antiperestaltik, (propulsid) tozalovchi qisqarishlar. Shulardan dastlabki 4 turdagi qisqarishlar ichakdagi moddalarning aralashishini va bosimning ortishini, suv so'rilishi natijasida ximusning quyuqlanishini ta'minlaydi. Sutka davomida 3–4 marta tozalovchi qisqarishlar bo'lib ichakdagi moddalarni distal yo'nalishda siljitadi.

Yo'g'on ichak intra- va ektramural innervatsiyaga ega. Adashgan nerv va chanoq nervlari parasimpatik innervatsiyani tashkil qiladi. Parasimpatik neyronlar ta'sirida ichak harakati kuchayadi. Qorin nervi tarkibida simpatik tolalar boradi va ichak harakatini tormozlaydi.

To'g'ri ichak mexanoretseptorlari qitiqlansa, ingichka ichak harakatini

tormozlaydi. Shuningdek serotonin, adrenalin, glukagonlar ham ichak harakatini tormozlaydi.

Defekatsiya – to'plangan moddalar to'g'ri ichak retseptorlarini qitiqlashi natijasida yo'gon ichakdan najasni chiqarib yuborilishidir. To'g'ri ichakda bosim 40–50 sm. suv ustunidan ortgandan so'ng odamda defekatsiya sodir qilish xohishi paydo bo'ladi. Bosim 20–30 suv ustuniga yetganda to'g'ri ichak to'lganligi hissi paydo bo'ladi. To'g'ri ichakning silliq muskullardan tashkil topgan - ichki va ko'ndalang targ'il muskullaridan iborat - tashqi sfinkterlari defekatsiyadan tashqari paytlarida tonik qisqargan holida bo'ladi. Bu sfinkterlarni reflektor bo'shashi, ichakning perestaltik qisqarishi, orqa peshovni ko'taruvchi (m. Lavator ani) muskulning qisqarishi, to'g'ri ichakning halqasimon muskullarining qisqarishi - najasni to'g'ri ichakdan tashqariga chiqishini ta'minlaydi. Defekatsiyada kuchanish katta ahamiyatga ega, bunda qorin devori va diafragma muskullari qisqarib qorin bo'shlig'idagi bosimni 220 sm. suv ustunigacha ko'tarishi mumkin.

To'g'ri ichak retseptorlari orqa miyaning bel-dumg'aza sohasi bilan bog'laydi va birlamchi reflektor yoyni hosil qiladi. Bu reflektor yoy ixtiyorsiz defekatsiya holatini boshqaradi. Ixtiyoriy defekatsiya holati bosh miya po'stlog'i, uzunchoq miya markazlari va gipotalamus ishtirokida amalga oshiriladi.

Orqa miyaning chanoq nervi tarkibidagi parasimpatik tolalaridan kelgan impulslar sfinkterlar tarangligini susaytirish va to'g'ri ichak harakatini kuchaytirish orqali defekatsiyani kuchaytiradi. Simpatik nervlar esa sfinkterlar qisqarishini kuchaytiruvchi va to'g'ri ichak harakatini susaytiruvchi ta'sir ko'rsatadi.

Ixtiyoriy defekatsiya holati bosh miyadan orqa miya markazlariga yuborilgan tashqi sfinkterni bo'shashtiruvchi, diafragma va qorin devori muskullarini qiskartiruvchi ta'siri natijasidir. Sog'lom odamlarda bir sutkada 1–2 marta defekatsiya sodir etiladi.

Yo'g'on ichak mikroflorasi. Yo'g'on ichakda hazm jarayoni davrida me'yordagi mikroflaraning ahamiyati katta. Yo'g'on ichakda anaerob mikroflora aerob mikroflaradan ko'p. Yo'g'on ichakdagi mikroflora hazm bo'lmagan oziq moddalarni, kletchatkani parchalaydi; lipid, o't va yog' kislotalar, bilirubin, xolesterin almashinuvlarida qatnashadi; ingichka ichakdan ximus tarkibida tushgan fermentlarni susaytiradi (ishqoriy fosfataza, tripsin, amilaza); karbonsuvlarni kislotali mahsulotlarga qadar (sut va sirka kislotalari) achitadi; yo'gon ichakda K va B guruh, vitaminlarni sintezlaydi; umumiy immunitetni hosil qilishda ishtirok etadi; patogen mikroblar ko'payishini to'xtatadi. Mikroblar ta'sirida oqsillar chiriydi va zaharli moddalar: indol, skatol, fenollarni hosil qiladi. Achish natijasida hosil bo'lgan kislotali moddalar chirishni to'xtatadi, shuning uchun ham to'g'ri ovqatlanish ichakdagi achish va chirish jarayonlarini bir xil muvozanatda ushlab turadi. Ayrim kasalliklarda, hamda uzoq muddat davomida antibakterial preparatlar iste'mol qilinishi ichakning me'yordagi mikroflora tarkibi buzilib patogen mikrofloralarning ko'payib ketishiga (disbakterioz) sabab bo'lishi mumkin.

MODDA VA ENERGIYA ALMASHINUVI

Tirik organizmdagi har qanday jarayonlar energiya ajralishi bilan kechadi. Energiya ajralishi organizmning ish bajara olishidan dalolat beradi. Energiyalarning xossalari va tizimda ularning o'zgarishini fizikaning maxsus bo'limi *termodinamika* o'rganadi. Atrof muhitdan shartli ravishda ajratib olingan mavjudotlar majmuyi *termodinamik tizim* deyiladi. Termodinamik tizimni *alohida, yopiq va ochiq* turlarga bo'ladilar. Alohida yoki ajratib olingan tizimga kiruvchilarning energiya va massasi o'zgarmaydi, ular atrof-muhit bilan modda va energiya almashmaydilar. Yopiq tizimda atrof-muhit bilan energiya almashadilar, lekin modda almashmaydilar, shuning uchun ularning massasi doimiy o'zgarmas holda bo'ladi. Ochiq tizimda esa atrof-muhit bilan ham modda, ham energiyasi almashinuvi sodir etiladi. Termodinamika nuqtayi nazaridan tirik organizmlar ochiq termodinamik tizimga kiradilar, chunki ular hayoti davomida tashqi muhit bilan tinimsiz modda va energiya almashinuvida bo'ladilar.

Termodinamikaning birinchi qonuniga asosan energiya bir turdan ikkinchi turga aylanishi mumkin, lekin yo'qolmaydi. *Termodinamikaning ikkinchi qonuniga* muvofiq energiyaning barcha turi oxirida issiqlik energiyasiga aylanadi va materiya tarkibida tartibsizlik vujudga keladi. Tizimning tartibsizlik darajasi *entropiya* deb ataladi. Bu qonunga asosan, yopiq tizim ichida entropiya ortib beradi va foydali energiya (ya'ni ish bajarishda foydalaniladigan energiya) kamayib boradi. Entropiyaning ortishi kimyoviy energiyaning issiqlik energiyasiga aylanishiga olib keladi, natijada tirik organizm tarkibiy va funksional holatini tutib turish uchun yangi energiya manbayi ovqat iste'mol qilishi zarur bo'ladi.

Modda va energiya almashinuvi tirik organizmda modda va energiya o'zgarishini organizm va tashqi muhit o'rtasida modda va energiya almashinuvini ta'minlovchi fizik-kimyoviy va fiziologik jarayonlar majmuyidir. Tirik organizmdagi modda almashinuvi tashqi muhitdan har xil moddalarning tashishi, o'zgarishi, ularning hayot faoliyati uchun ishlatish va hosil bo'lgan chiqindi moddalarni tashqariga chiqarib yuborishdan iborat.

Organizmdagi barcha modda va energiya o'zgarishlarini umumlashtirib *metabolizm* (modda almashinuvi) deb nomlangan. Bu o'zgarishlar hujayra darajasida metabolizm yo'llari deb ataluvchi ketma-ket keluvchi murakkab reaksiyalardan iborat. Bu reaksiyalar genetik va kimyoviy mexanizmlar yordamida boshqarilib turiladi. Metabolizm ikki qarama-qarshi yo'nalgan va bir-biri bilan bog'liq bo'lgan anabolizm (assimilyatsiya) va katabolizm (dissimilyatsiya) jarayonlaridan iborat.

Anabolizm-hujayra, to'qima va a'zolar tarkibidagi organik moddalar biosintez jarayonlari majmuyidir. U organizmda o'sish, rivojlanish, biologik tarkibini yangilash, energiyaning to'plash (makroergik bog'larni sintezlash) jarayonlarini ta'minlaydi. Anabolizm oziq moddalar tarkibiga tushgan molekulalarini boshqa murakkab molekulalarga kimyoviy o'zgartirishdan iborat. Masalan, aminokislotalarni hujayra

genetik apparatidagi ko'rsatmaga asosan sintezlanayotgan hujayra oqsillari tarkibiga kiritish.

Katabolizm—murakkab molekulalarning sodda moddalargacha parchalanishi, ularning bir qismini biosintezga asos qilib olinishi va boshqa qismining esa oxirgi mahsulotlargaacha parchalanishi va energiya ajratishi jarayonlarining majmuyidan iborat. Metabolizm natijasida quyidagi oxirgi mahsulotlar hosil bo'ladi: suv (odamlarda bir kunda taxminan 350 ml), karbonat angidrit (230 ml/min), is gazi (0,007 ml/min), mochevina (bir kunda 30 g cha), azot saqllovchi boshqa moddalar (bir kunda taxminan 6 g).

Katabolizm natijasida oziq moddalar molekulalaridan energiya ajralib chiqadi va organizm ehtiyoji uchun sarflanadi. Masalan, ovqat tarkibida tushgan oqsillar aminokislotalargacha parchalanadi va aminokislotalar oksidlanib CO_2 va H_2O gacha parchalanadi, bu jarayon energiya ajralishi bilan kuzatiladi.

Anabolizm va katabolizm jarayonlari organizmda dinamik muvozanatda bo'ladi. Katabolizmdan anabolizmning ustun turishi organizmning o'sishi, to'qima massasining ortishiga olib kelsa, katabolik jarayonlar ustunligi esa to'qima tarkibini qisman bo'lish-bo'lmasligi inson yoshiga (bolalarda anabolizm ustunlik qiladi, katta yoshdagi odamlarda muvozanatli holat va keksalarda katabolizm ustunligi kuzatiladi), sog'lomlik holatiga, organizmning jismoniy yoki psixoemotsional zo'rqiqligiga bog'liq.

Organizmda energiya hosil bo'lishi va uning ishlatishi. Modda almashinuv jarayonida doimo energiya aylanishi sodir bo'ladi: ovqat tarkibida organizmga tushgan murakkab organik birikmalar energiyasi issiqlik, mexanik va elektrik energiyalarga aylanadilar. Odam va hayvonlar atrof-muhitdan energiyani yog', oqsil, karbonsuv molekulalarining kimyoviy bog'laridagi *potensial* energiya sifatida oladi. Hayot faoliyatining barcha jarayonlari anaerob va aerob metabolizm natijasida hosil bo'lgan energiyalar bilan ta'minlanadilar. Energiyani kislorod ishtirokisiz hosil bo'lishi, masalan, glikoliz (glukozaning sut kislotasigacha parchalanishi) *anaerob almashinuv*i deyiladi. Glukozaning (glikoliz) yoki glikogenni (glikogenoliz) anaerob parchalanishi natijasida 1 mol glukozaga 2 mol laktatga aylanadi va 2 mol ATF hosil bo'lishiga olib keladi. Anaerob jarayonlaridan hosil bo'lgan energiya faol hayot uchun kamlik qiladi, kislorod ishtirokidagi reaksiyalar energiyaga boyroq bo'ladi. kislorod ishtirokidagi barcha energiya hosil qiluvchi jarayonlarga *aerob almashinuv*i deyiladi. Murakkab molekulalar oksidlanganda kimyoviy bog'lar uziladi, organik molekulalar dastlab uchkarbonatli birikmalargacha parchalanadilar. Biologik oksidlanishdan hosil bo'lgan energiyaning bir qismi yuqori energetik fosfat (ATF bog'lari hosil qilishga sarflanadilar va) energetik zaxira sifatida saqlanadi. 1 mol glukozaga CO_2 va H_2O gacha oksidlanganda 25,5 mol ATF hosil bo'ladi. Yog'lar to'la oksidlanganda hosil bo'lgan ATF molekulalari karbonsuvlar oksidlanganligidan ko'proqni tashkil qiladi.

Hujayralarda sodir bo'layotgan kimyoviy o'zgarishlar dinamikasini biokimyo o'rganadi. Fiziologiyaning vazifasi esa organizmdagi umumiy modda va energiya sarfini bilish va uni to'la qoplash uchun qanday ovqatlanish kerakligini aniqlashdan

iborat. Energiya almashinuvi organizmning umumiy holatini va fiziologik faolligini ko'rsatuvchi kattalik hisoblanadi.

Biologiya va tibbiyotda energiya kaloriya (kal) o'lchov birligi qo'llaniladi. Bir kaloriya 1 g suvni 1°C isitish uchun zarur bo'lgan issiqlikdir. Xalqaro (CI) sistemasida energetik kattalik djoulida qo'llaniladi. (1 kkal = 4,19 kJ)

Oziq moddalarning energetik qiymati. Birorta modda oksidlanganda ajralib chiqadigan energiya uning bosib o'tgan bosqichlariga bog'liq emas (ya'ni yonadimi yoki katabolik jarayoni natijasida oksidlanadimi va h. k.). Oziq moddalardagi energiya miqdori suv hammomida, yopiq kamera *kalorimetrik bombada* aniqlanadi. Kameraga ma'lum miqdordagi modda solinadi, toza O_2 bilan to'ldiriladi va modda yondiriladi. Kamerani o'rab turgan suvni isishiga qarab ajralgan energiya aniqlanadi.

Karbonsuvlar oksidlanganda 17,17 kJ/g (4,1 kkal/g) 1 g yog' oksidlanganda 38,96 kJ (9,3 kkal) issiqlik ajraladi. Energiyani uzoq muddat davomida yog' sifatida zaxira qilish organizm uchun eng qulaydir. Oqsillar organizmda to'la oksidlanmaydilar. Oqsildan aminogruppalari ajralib mochevina sifatida organizmdan chiqarilib yuboriladi. Shuning uchun ham oqsilning kalorimetrik bombada yondirilgani organizmda oksidlanganligidan ko'proq energiya ajratadi; kalorimetrik bombada oqsil yondirilganda 22,6 kJ/g (5,4 kkal/g), organizmda oksidlanganda esa 17,7 kJ/g (4,1 kkal/g) ga teng. Bularning orasidagi farq mochevina yonganda ajralgan energiyaga to'g'ri keladi.

Metabolizm darajasini aniqlash. Katabolizm natijasida hosil bo'lgan energiyaning deyarli yarmi ATF molekulasi sintezi paytidagi issiqlik sifatida sarflanadi. Muskul qisqarishi paytidagi energiyaning 80% i issiqlik sifatida yo'qoladi, faqat uning 20% igina mehanik ishga (muskul qisqarishi) sarflanadi. Agar inson ish bajarmasa unda hosil bo'layotgan energiyaning barcha qismi issiqlik sifatida chiqarib yuboriladi (m: inson tinch holatda yotganda). Demak, ajralib chiqayotgan issiqlik kattaligi odam organizmidagi modda almashinuvi darajasini to'la o'zida aks ettirar ekan.

Organizm sarflayotgan energiyasini aniqlash uchun vositasiz va vositali usullardan foydalaniladi. Energiya sarfini vositasiz aniqlashni Lavuaze va Lapiaslar birinchi bo'lib 1788 yilda qo'llaganlar.

Vositasiz kalorimetriyada – organizmdan ajralib chiqayotgan issiqlik bevosita aniqlanadi. Buning uchun tekshiruvchi (odam yoki hayvon) mahsus germetik kameraga kiritiladi. Kamera orqali quvurda suv o'tkazilgan bo'lib, shu suvning issiqlik sig'imi, ma'lum vaqt birligida o'tgan suv miqdori, kameraga kiiayotgan va undan chiqayotgan suvning haroratini hisobga olgan holda tekshiriluvchidan ajralgan issiqlik miqdori hisoblab topiladi.

Vositali kalorimetriyada – ma'lum bir vaqt oralig'ida iste'mol qilingan O_2 va ajralib chiqayotgan CO_2 gazini aniqlash orqali organizmdagi energetik sarf hisoblab topiladi. Chunki energiya ajralishi asosan organizmdagi oksidlanish jarayoniga bog'liqdir. Shuning uchun ham gaz almashinuvini o'rganish orqali organizmdagi energetik sarfni aniqlash mumkin. Duglas-Xoldeyin usuli eng keng tarqalgan vositali kalorimetrik usuldir. Bu usul bo'yicha 10–15 minut davomida tekshiriluvchi

mahsus moslama yordamida atmosfera havosidan nafas olib Duglas qopchasiga nafas chiqaradi. Shu qopchadagi havo tarkibidagi O_2 va CO_2 gazlarining miqdori foizlarda aniqlanadi. Muayyan vaqt ichida ajralib chiqqan CO_2 ni sarflangan O_2 ga nisbati-*nafas koeffitsientiga* qarab organizmda oksidlanayotgan moddani aniqlash mumkin. Oqsil oksidlanganda nafas koeffitsienti 0,8 ga, yog'lar oksidlanganda 0,7 ga, karbonsuvlar oksidlanganda 1,0ga teng bo'ladi. Nafas koeffitsientining har bir qiymatiga *kislorodning kalorik ekvivalenti* mos keladi. Organizm 1 litr kislorod sarflaganda ajralib chiqadigan energiya miqdoriga kislorodning kalorik ekvivalenti deb aytiladi. Kislorodning kalorik ekvivalenti kattaligi muayyan paytda oksidlanayotgan moddaning turiga bog'liq, agar karbonsuvlar oksidlanayotgan bo'lsa 21 kDj (5 kkal)ga, oqsil oksidlanganda—18,7kDj (4,5 kkal)ga va yog' oksidlanganda—19,8 kDj (4,7kkal)ga teng bo'ladi.

Asosiy almashinuv. Energiya almashinuvi jadalligi turli omillar ta'sirida o'zgarib turadi. Shuning uchun ham har xil odamlardagi energiya almashinuvini solishtirish uchun asosiy almashinuv-degan o'lchov, kattalik qabul qilishgan. *Asosiy almashinuv* —deb tiyrak organizmning fiziologik tinch holatda turgan holatdagi energetik sarfiga aytiladi.

Fiziologik tinch holatga quyidagilar kiradi:

1) Komfort harorat ($18-20^{\circ}$ issiqlik), bunda inson sovqotmaydi va isib ham ketmaydi; 2) yotgan holatda (jismoniy tinchlik, lekin uhlamasligi kerak); 3) Emotsional tinch holat, chunki emotsional stress holatda metabolism kuchayib ketadi; 4) Nahorda, ya'ni oxirgi marta ovqatlananganidan 12–16 soat o'tgandan so'ng.

Asosiy almashinuv kattaligi jinsga, yoshga, bo'y uzunligiga va tana vazniga bog'liq. O'rtacha yoshda, bo'y uzunligi va vaznga ega bo'lgan erkaklarning asosiy almashinuvi kattaligi 1 kg vazniga 1 soatda 1kkaloriyaga teng, bu o'rtacha 1700 kkal ni tashkil qiladi. Ayollarda bu ko'rsatkich erkaklarga nisbatan 10% kam, bolalarda esa katta yoshdagilarga nisbatan yuqori.

Yuza qoidasi. Asosiy almashinuv kattaligi 1kg tana vazniga nisbatan olinganda sut emizuvchilarda keskin farq qiladi: hayvon qancha kichik bo'lsa unda asosiy almashinuv shuncha katta. Agar modda almashinuv jadalligi $1m^2$ tana yuzasiga nisbatan olinsa, ulardagi farq uncha katta bo'lmaydi. Maks Rubner 1868 yili energiya sarfi (almashinuv jadalligi) tana yuzasi kattaligi to'g'ri proporsional ekanligini aniqladi. Tana yuzasi qancha katta bo'lsa, organizmda issiqlik yo'qotish shuncha yuqori bo'ladi, natijada yo'qotilgan issiqlikni qoplash uchun organizm ko'proq issiqlik ishlab chiqara boshlaydi. Odamlarda asosiy almashinuvning tana yuzasiga bo'lgan nisbati deyarli turg'un holatda bo'ladi. Chunki issiqlik ajralishi $1m^2$ tana yuzasiga 3559–5234 kDj (850–1250 kkal) ni tashkil qiladi.

Tana yuzasini aniqlashda quyidagi formuladan foydalaniladi:

$$R=K \cdot m$$

bu yerda m-tananing kg lardagi massasini, K-konstanta, odamlarda 12,3 ga teng.

Dyubua formulasi yordamida yana ham aniqroq xulosaga kelish mumkin.

$$R=WO,425 \cdot H0,725 \cdot 71,84$$

bu yerda W –tananing kg lardagi massasi, H-bo'y uzunligi(sm larda).

Yuza qoidasi ham nisbiy to'g'ri hisoblanadi, chunki tana yuzasi bir xil bo'lsa ikki kishida metabolizm jadalligi har xil bo'lishi mumkin. Bunday bo'lishiga nerv, endokrin va boshqa tizimlarning holati sabab bo'lishi mumkin.

Energiyaning kunlik sarfi. Sog'lom odam organizmidagi kunlik energetik sarf asosiy almashinuvdan farqlanadi va u quyidagi qismlardan tarkib topgan: asosiy almashinuv; ishchi qo'shimcha, ya'ni ma'lum bir ishni bajarish uchun sarflangan energiya; ovqatli moddalarning spetsifik dinamik ta'siri. Bir sutkada ajralib chiqqan energiyalarning yig'indisi ishchi almashinuvni tashkil qiladi. Har xil jismoniy harakatlarda ajralib chiqadigan energiya-jismoniy faollik koeffitsienti bilan aniqlanadi, u umumiy energetik sarfning asosiy almashinuv kattaligiga bo'lgan nisbat bilan aniqlanadi.

Kunlik energetik sarflariga ko'ra barcha odamlar 5 guruhga bo'linadi.

Guruh hosligi	Kasbining o'ziga koeffitsienti	Jismoniy faollik sarfi kDj (kkal)	Sutkalik energiya
Birinchi	Aqliy mehnat (2100–2450)	1,4	9799–10265
Ikkinchi	Yengil jismoniy mehnat	1,6 (2500–2800)	10475–11732
Uchinchi	O'rtacha og'irlikdagi jismoniy mehnat	1,9 (2950–3300)	12360–13827
To'rtinchi	Og'ir jismoniy mehnat	2,2 (3400–3850)	14246–16131
Beshinchi	O'ta og'ir jismoniy mehnat	2,5 (3850–4200)	16131–17598

O'tirgan holda yengil ish bajarish uchun bir sutkada 2400–2600 kkal jismoniy zo'riqish bilan bajarilayotganda 3400–3600kkal, o'ta og'ir jismoniy mehnat bilan shug'ullanganda 4000–5000 kkal va undan ortiq energiya zarur. Chiniqqan sportchilarda qisqa vaqt ichida jadal mashq bajargan paytlarida ishchi energetik sarf asosiy almashinuvga nisbatan 20 martagacha ortishi mumkin. Jismoniy zo'riqish paytda umumiy energetik sarfni sarf bo'layotgan O_2 miqdori bilan aniqlab bo'lmaydi, chunki energiya bir qismi glikoliz (anaerob) natijasida hosil bo'ladi. Kislorodga bo'lgan ehtiyoj va iste'mol qilinayotgan O_2 o'rtasidagi farq anaerob jarayon hisobiga hosil bo'layotgan energiyaga to'g'ri keladi va kislorod qarzi deb ataladi. Jismoniy ish to'xtagandan so'ng ham O_2 iste'mol qilinishi yuqori qoladi, chunki bu paytda kislorod qarzi organizmga qaytariladi. Ushbu kislorod anaerob metabolizm hisobiga hosil bo'lgan mahsulot-sut kislotasini pirovinograd kislotasiga aylantirish, energetik birikma (kreatinfosfat)ni fosforlash va O_2 zaxirasi bo'lgan mioglobinni sintezlash uchun sarflanadi.

Ovqat iste'mol qilinishi energetik sarfni kuchaytiradi (ozuq moddalarning spetsifik dinamik ta'siri). Oqsilli ovqat modda almashinuv jadalligini 25–30%ga,

1
karbonsuv va yog'lar esa 10% ga orttiradi. Uxlayotgan paytda modda almashinuv jadalligi asosiy almashinuvdan 10% ga kamayadi. Buning sababi uxlayotgan paytda muskullarning bo'shashgan holda bo'lishidir. Qalqonsimon bezi giperfunksiyasida asosiy almashinuvi kuchayadi va gipofunksiyada esa susayadi. Gipofiz va jinsiy bezlar gipofunksiyasida asosiy almashinuv jadalligi pasayadi.

Aqliy mehnat paytida energetik sarf jismoniy mehnatga nisbatan ancha past. Zo'r berib aqliy mehnat qilganda ham energetik sarf, tinch holatga nisbatan, 2–3% ga ortishi mumkin holos. Agar aqliy mehnat emotsional qo'zg'alish bilan birga sodir bo'lsa energetik sarf ancha ortadi. Emotsional qo'zg'alishdan so'ng bir necha kun davomida modda almashinuvi 11–19% ga ortgan holda qolishi mumkin.

Modda almashinuvi. Oziq moddalarning hazm yo'liga va havoni o'pkaga tushishi modda almashinuvining boshlanishidir.

Oqsil, yog' va karbonsuvlarning fermentlar ta'sirida suvda eruvchi aminokislotalarga, mono-va disaxaradlarga, glitserin, yog' kislotalari va boshqa mahsulotlarga parchalanish va so'rilish jarayoni modda almashinuvining birinchi bosqichidir.

Oziq moddalar va kislorodning qonda tashilishi, to'qimalarga yetkazilib berilishi, hujayralardagi moddalarning murakkab kimyoviy o'zgarishlari modda almashinuvining ikkinchi bosqichidir. Hujayralarda bir vaqtning o'zida oziq moddalarning oxirgi mahsulotlarga parchalanishi, fermentlar, gormonlar, hujayra tarkibiy qismi sintezlanishi sodir bo'ladi. Moddalar parchalanishi natijasida energiya ajralib chiqadi va u sintez jarayonida, a'zo va butun organizm faoliyatini ta'minlash uchun sarflanadi.

Hosil bo'lgan oxirgi moddalarning tashilishi, buyrak, o'pka, ter bezlari va ichak orqali chiqarib yuborilishi modda almashinuvining uchinchi bosqichidir.

Oqsil, yog', karbonsuv, mineral tuzlar va suv almashinuv bir-biri bilan bog'liq holda ketadi. Har bir moddaning almashinuvida o'ziga xos tomonlari bor, ularning fiziologik ahamiyati har xil. Shuning uchun ham har bir moddaning almashinuvi alohida ko'rib chiqiladi.

Oqsil almashinuvi. Oqsillar organizmda avvalo plastik material sifatida sarflanadi. Oqsilga bo'lgan extiyoj organizmdan ajralib chiqayotgan oqsil mahsulotlari miqdori bilan belgilanadi. Organizmda oqsil tinimsiz almashinib, yangilanib turadi. Sog'lom odam organizmida bir sutkada parchalangan va sintezlangan oqsil miqdoriga teng bo'ladi. Yigirmata aminokislotalardan o'ntasi (valin, leytsin, izoleytsin, lizin, metionin, triptefon, treonin, fenilalanin, arginin, gistidin) yetarli miqdorda organizmga tushmasa, ular sintezlanmaydilar va almashtirib bo'lmaydigan aminokislotalar deb ataladilar. Qolgan o'nta aminokislotalar (almashtirib bo'ladigan) organizmda sintezlanadilar. Hazm natijasida hosil bo'lgan aminokislotalardan shu turga xos bo'lgan maxsus oqsillar sintezlanadilar. Oqsillarning bir qismi energetik maqsadda ishlatiladi. Dastlab dezaminlash sodir bo'ladi - HH_2 guruhini yo'qotadi, natijada ammiak va ketokislotalar hosil bo'ladi. Ammiak zaharli modda bo'lib jigarda mochevinaga aylantirish orqali zararsizlantiriladi. Ketokislotalar bir necha o'zgarishlardan so'ng CO_2 va H_2O gacha parchalanadi.

Organizmida oqsillarning parchalanishi va yangilanish tezligi bir necha minutda 180 sutkagacha (o'rtacha 80 sutka) bo'lishi mumkin. Ajralib chiqayotgan azot miqdoriga qarab organizmda parchalanayotgan oqsil miqdorini aniqlash mumkin. 100g oqsil 16g azot saqlaydi. Organizmdan ajralib chiqqan 1g azot 6,25g oqsil parchalanganligidan dalolat beradi. Katta odam organizmidan bir sutkada 3,7g azot ajraladi. Demak, parchalangan oqsil massasi $3,7 \cdot 6,25 = 23g$, yoki tananing 1 kg massasiga 0,028–0,075g azot to'g'ri keladi. (*Rubnerning yeyilish koeffitsienti*). Agar organizmga tushayotgan va undan ajralib chiqayotgan azot miqdori teng bo'lsa, organizm *azot muvozanati* holatida bo'ladi. Agar organizmga tushayotgan azot undan ajralayotgan azotdan ko'p bo'lsa, *musbat azot muvozanati* (azot retensiyasi) dan dalolat beradi. Bunday holat muskul massasi ortayotganda (jismoniy chiniqish davrida), organizm o'sayotganda, homiladorlik davrida, og'ir kasallikdan tuzalayotgan davrda kuzatiladi. Organizmdan chiqarilayotgan azotning unga tushayotgan azotdan ustunligi *manfiy azot muvozanati* deyiladi. Bunday holat to'la qimmatga ega bo'lmagan oqsil iste'mol qilinganda, ya'ni organizmga almashtirib bo'lmaydigan aminakislotalarning birortasi tushmasa, oqsil ochligi yoki to'la ochlik paytida kuzatiladi.

Katta yoshdagi sog'lom odam bir sutkada tananing 1kg massasiga 0,75g oqsil iste'mol qilishi zarur, 70 kg massaga ega bo'lgan odam 52,5g to'la qimmatli oqsil iste'mol qilishi zarur. Azot muvozanatini ishonarli holatda ushlab turish uchun bir sutkada 85–90 g oqsil iste'mol qilgan ma'qul. Bolalar, homilador va emizikli ayollarda bu ko'rsatkich yana ham yuqoriroq, shulardan oqsillar asosan plastik vazifasini o'taydi degan hulosasi qilish mumkin.

Lipidlar almashinuvi. Lipidlar glitserin va yog' kislotalaridan iborat. Yog' kislotalarining to'yingan va to'yinmagan turlari mavjud. Lipidlar organizmda energetik va plastik vazifalarni bajaradilar. Katta yoshdagi odamlar organizmdagi energetik sarfning 50%ini yog'lar oksidlanishi hisobiga amalga oshadi. Yog'lar oziqlanish uchun ham sarflanadi, uning organizmdagi zaxirasi tana vaznining 10–20% ini tashkil qiladi. Uning deyarli yarmi teri osti yog' kletchatkalarida, katta miqdorda qorinyog' sifati, buyrak oldi yog' va muskullar orasida saqlanadi. Ochlikda, organizmga sovuq ta'sir qilganda, jismoniy yoki psixosotsional zo'rliq paytida zaxiradagi yog'lar parchalanishi kuchayadi. Tinch holatda ovqat iste'mol qilingandan so'ng yog'lar resintez bo'lib, yana yog' deposida yig'ila boshlaydi. Energetik maqsadda asosan neytral yog'lar – triglitseridlar, plastik material sifatida esa fosfolipidlar, xolesterin va yog' kislotalari ishlatiladi, ular hujayra lipoproteid tarkibiga kiradi, steroid gormonlari, o't kislotalari va prostoglandinlar o'tmishdoshlari hisoblanadi.

Ichakdan so'rilgan lipid molekullari epitelotsitlarda tashiluvchi zarrachalarni (xilomikronlar) hosil qiladilar va limfatik tomirlar orqali qonga tushadilar. Kapillyarlar endoteliysidagi lipoproteidlipazalar ta'sirida xilomikronning tarkibidagi neytral triglitseridlar glitserin va yog' kislotalariga parchalanadilar. Yog' kislotalarining bir qismi albumin bilan birikadi, glitserin va erkin yog' kislotalar yog' hujayralariga qo'shilib triglitseridlarni hosil qiladilar. Xilomikronning qoldiq qismini hepatotsitlar

ushlab qoladi, endotsitozga uchratadi va lizosomada parchalanib ketadi. Jigarda sintezlangan lipid molekulalarini tashish uchun lipoproteidlar hosil bo'ladi. Bu lipoproteidlar past va o'ta past zichlikka ega bo'lib, jigardan boshqa to'qimalarga triglitserid va xolesterinlarni tashiydilar. To'qima hujayralari lipoproteidlarni sezuvchi retseptorlar yordamida qonda aylanib yurgan past zichlikka ega bo'lgan lipoproteidlarni sezib oladi va endotsitoz yo'li bilan qamrab oladilar, lizosomalarda ular parchalanib hujayra extiyojiga muvofiq xolesterinni ajratadilar. Agar qonda past zichlikka ega bo'lgan lipoproteidlar ko'payib ketsa makrofaglar va boshqa leykotsitlar tomonidan ushlab olinadi. Bu hujayralar metabolik kam faol bo'lgan xolesterin efirlarini o'zida yig'ib, qon-tomirlar devorida ateroskleroz toshmalari tarkibiy qismini tashkil qiladi.

Yuqori zichlikdagi lipoproteidlar ortiqcha xolesterin va uning efirlarini to'qimalardan jigarga tashib keladi. Jigarda ulardan o't kislotasi sintezlanadi, so'ngra organizmdan chiqarib yuboriladi. Bundan tashqari, buyrak usti bezida steroid gormonlari sintezida yuqori zichlikka ega bo'lgan lipoproteidlar ishlatiladi.

Sodda va murakkab lipid molekulalari organizmda sintezlanadi, faqat linol, linolen va araxidin, to'yinmagan yog' kislotalari bundan mustasno, ular albatta ovqat tarkibida tushishlari zarur. Bu almashtirib bo'lmaydigan yog' kislotalari fosfolipidlar molekulasi tarkibiga kiradi. Araxidin kislotasidan prostoglandin, prostotsiklin, tromboksan va leykotriyenlar hosil bo'ladilar. Almashtirib bo'lmaydigan yog' kislotalarini organizmda bo'lmasligi yoki kam miqdorda organizmga tushishi, organizm o'sishining to'xtashi, buyrak faoliyati buzilishi, teri kasalliklari, pushtsizlik kabi oqibatlarni keltirib chiqaradi. Yog'larning biologik qimmati tarkibida almashtirib bo'lmaydigan yog' kislotalarining borligi va ularni o'zlashtirish darajasiga qarab aniqlanadi. Organizmda maska yog'i, to'ng'iz yog'i – 93–98 % ga, kungaboqar yog'i – 96–90 % ga, margarin 94–98 % ga o'zlashtiriladi.

Karbonsuvlar almashinuvi. Karbonsuvlar asosan energetik material sifatida ishlatiladi, shuningdek, plastik vazifani ham o'taydilar, glukoza oksidlanganda nukleotidlar va nuklein kislotalari tarkibiga kiruvchi oraliq modda pentoza hosil bo'ladi. Glukoza ayrim aminokislotalarning sintezlanishi, lipidlar sintezi va oksidlanishi uchun zarurdir. Odam organizmi karbonsuvlarni asosan o'simlik polisaxaridi – kraxmal va hayvon polisaxaridi - glikogen holida iste'mol qiladilar. Oshqozon-ichak yo'lida ular monosaxaridlargacha (glukoza, fruktoza, laktoza, galaktoza) parchalanadilar. Monosaxaridlar, asosan glukoza, qonga so'riladi va darvoza venasi orqali jigarga keladi. Bu yerda fruktoza va galaktozalar glukozaga aylanadilar. Gatotsidlarda glukozaning konsentratsiyasi qondagi glukoza konsentratsiyasiga yaqin bo'ladi. Jigarga ortiqcha miqdorda karbonsuvlar tushganda glukoza fosforlanib glikogenga aylanadi va jigarda depo sifatida saqlanadi. Katta yoshdagi odamlarda glikogen miqdori 150–200 g ga teng bo'lishi mumkin. Oz miqdorda iste'mol qilinib, qondagi glukoza miqdori kamayib ketsa glikogen parchalanib glukoza hosil qiladi va qonga chiqariladi. Ovqat iste'mol qilinganda dastlabki 12 soat va undan ham ko'proq vaqt davomida jigarda glikogen parchalanishi hisobiga qondagi glukoza konsentratsiyasi doimiyliigi ushlab turiladi.

Glikogen zaxirasi sarf bo'lgandan so'ng glikoneogenez – laktat yoki aminokislotalardan glukoza sintezini amalga oshiruvchi fermentlar hosil bo'lishi kuchayadi. Odamlar bir sutkada 400–500 g karbonsuv iste'mol qiladi, shundan 350–400 g kraxmal, 50–100 g esa – mono va disaxaridlardan iborat. Karbonsuvlarning ortiqchasi yog' sifatida depoga o'tadi.

Suv va mineral moddalar almashinuvi

Katta yoshdagi odamlar organizmdagi suv tana vaznining 75 % ini tashkil qiladi. Organizmdagi suv muvozanati iste'mol qilingan va organizmdan chiqarib yuborilgan suvlar miqdori tengligi bilan ta'minlanadi. Bir sutkada suvga bo'lgan ehtiyoj 1 kg tana vazniga nisbatan olinganda 21–43 ml/kg (o'rtacha 2400 ml) ga teng bo'lib, ichilgan (o'rtacha 1200 ml), ovqat tarkibida tushgan (o'rtacha 900 ml) va modda almashinuvi natijasida hosil bo'lgan (endogen suv 300 ml) suvlar hisobiga qoplanadi. Xuddi shuncha miqdordagi shuncha suv – siydik (1400 ml), kal (100 ml) tarkibida va tana yuzasidan hamda nafas yo'llaridan (900 ml) bug'lanish hisobiga organizmdan chiqarib yuboriladi.

Suvga bo'lgan ehtiyoj ovqatlanish tarziga bog'liq. Asosan karbonsuv va yog' moddalari bilan ozuqalanib, NaCl ni kam iste'mol qilinsa suvga bo'lgan ehtiyoj katta bo'lmaydi. Oqsilga boy moddalar bilan ovqatlanganda va tuzni ko'p iste'mol qilganda suvga bo'lgan ehtiyoj ortadi, chunki suv osmotik faol moddalarni (mochevina va mineral ionlar) ekskresiya qilish uchun zarurdir. Organizmga suvning kam tushishi yoki uni ko'p miqdorda chiqarib yuborilishi dehidratatsiyaga olib keladi va bu holat qonning quyuqlanishi natijasida gemodinamikaning buzilishiga sabab bo'ladi. Organizmda suvning tana vazniga nisbatan 20 % yetishmasligi o'limga olib keladi. Organizmga suvning ortiqcha tushishi uning organizmdan ajralishini kamayishi suv intoksikatsiyasini keltirib chiqaradi. Suv intoksikatsiyasida osmolyarlikning kamayishini nerv oxirlari va markazlari sezadi va hatto tomir tortishishi holati ham kelib chiqishi mumkin.

Organizmda suv va mineral ionlari almashinuvi bir-biriga bog'liq bo'lib, hujayra ichi va tashida osmotik bosimning nisbiy doimiyligini saqlash uchun zarur. Hujayra ichida va tashqarisida Na^+ , K^+ , Ca^{2+} va boshqa ionlarning ionlarning konsentratsiyasi ma'lum darajada bo'lgandagina fiziologik jarayonlar (qo'zg'alish, qo'zg'alishning sinaptik uzatilishi, muskullar qisqarishi) amalga oshirilishi mumkin. Bu ionlar barchalari ovqat tarkibida organizmga tushishi zarur.

XI

TANA HARORATI DOIMIYLIGI VA UNING BOSHQARILISHI

XVIII asrning oxirida Lavuaze va Laplas hayvonlardan uzluksiz ravishda issiqlik ajralib turishini aniqlashgandan keyin termoregulyatsiya va bioenergetikani o'rganish boshlangan. Har qanday tirik organizmda ketadigan deyarli barcha biokimyoviy jarayonlar energiya sarfi bilan ketadi. Sarflanayotgan energiyaning barchasi oxir oqibatda issiqlik energiyasiga aylanadi. Issiqlik yoki harorat organizmda ketadigan barcha hayotiy jarayonlarga sezilarli ta'sir ko'rsatadi.

Organizmda ketadigan kimyoviy reaksiyalarning tezligini temperaturaga bog'liqligini Vant-Goff qonuniga ko'ra tushuntirish mumkin. Bu qonunga ko'ra kimyoviy reaksiyaning tezligini o'zgarishi haroratning 10°C ga ortishi yoki kamayishiga qarab 2–3 marta ortadi yoki kamayadi. Buni Q_{10} koeffitsienti deyilib to'qimada ketayotgan almashinuv jarayonlarining tezligini 10°C ga farq qiladigan haroratda aniqlanadi.

Hayotiy jarayonlar natijasida organizmda uzluksiz issiqlik hosil bo'lib turadi. Hosil bo'layotgan issiqlik yuqori haroratli muhitdan past haroratli muhitga termodinamikaning ikkinchi qonuniga ko'ra o'tadi. Shunga ko'ra tirik organizmdan tashqi muhitga ko'tarilayotgan issiqlik tana harorati muhit haroratidan yuqori bo'lgan taqdirda uzluksiz bo'ladi.

Organizm to'qimalarining harorati ularning hujayralarida almashinuv jarayonlari natijasida hosil bo'layotgan issiqlik va uni tashqi muhitga chiqarish tezligi bilan belgilanadi. Demak tana harorati doimiy organizmlarning yashashi uchun ular organizmda hosil bo'layotgan issiqlik miqdori organizmdan chiqayotgan issiqlik miqdoriga teng bo'lishi lozim. Bu qoidaning buzilishi tana haroratining o'zgarishiga olib keladi.

Uzoq davom etgan evolyutsiya davomida hozir yashayotgan hayvonlar yerda -70°C dan $+85^{\circ}\text{C}$ gacha muhitda yashashga moslashganlar. Albatta haroratning bu chegarasida yashash uchun organizmlar ma'lum bir moslashish mexanizmlarini yaratishgan.

Tana haroratining doimiyligi bo'yicha organizmlar «*poykiloterm*» va «*gomoyoterm*» organizmlarga bo'linadi. Poykiloterm organizmlar tana haroratini doimiy saqlay olmaydilar. Gomoyoterm organizmlar tana haroratining doimiyligini sutkali va mavsumiy 2°C darajasidan ortmagan holda saqlay oladilar. Bu nomlar dastlabki *sovuq qonli* va *issiq qonli* hayvonlar degan atamalarining o'rniga ishlatilmoqda.

Gomoyoterm organizmlar poykiloterm organizmlardan bir qator belgilari bilan keskin farq qiladi. Haqiqiy gomoyoterm organizmlarga yo'ldoshli sut emizuvchilar va qushlar kiradi. Ular tashqi muhit haroratining keng darajada o'zgarishiga qaramasdan tana haroratini doimiy saqlaydilar.

Tashqi muhit haroratini va tanada issiqlik hosil bo'lishini o'zgarishiga

qaramasdan gomoyoterm organizmlar tana haroratini nisbatan doimiylikini saqlaydi.

Tana haroratining doimiylikini saqlashda gomoyoterm organizmlar tanada issiqlikni ishlab chiqarish va tanadan issiqlikni chiqarib tashlash jarayonlarini o'zaro moslashtirish mexanizmlaridan foydalanadi.

Tanadan issiqlikni chiqarib tashlashga yo'naltirilgan jarayonlarni fizikaviy termoregulyatsiya deb ataladi. Fizikaviy termoregulyatsiya tanani qoplovchi to'qimalarning issiqlik o'tkazuvchanligini o'zgartirish yo'li bilan amalga oshadi. Muhit harorati bir xil sharoitda teridan oqayotgan qonning miqdorini, yung va patlarning holatini va tana yuzasi hamda og'iz bo'shlig'idan suvni bug'lanishini o'zgartirish orqali tanadan chiqayotgan issiqlikning miqdori o'zgarishi mumkin.

Tanadan issiqlikni chiqarib tashlash uch xil yo'l bilan amalga oshadi: o'tkazish, nurlanish va bug'lanish. O'tkazish yoki konveksiya yo'li bilan issiqlikni chiqarish tana harorati uni o'rab turgan havo va jismlar haroratidan yuqori bo'lgan taqdirdagina amalga oshadi. Nurlanish yoki radiatsiya yo'li bilan issiqlik chiqarish uchun ham tana harorati uni o'rab turgan havo haroratidan yuqori bo'lgan taqdirda yoki tanaga sovuq jismlar yaqin joylashgan sharoitda amalga oshadi. Bug'lanish hisobiga issiqlikni chiqarish teri yuzasidan va nafas yo'llaridan suvni bug'latish orqali amalga oshadi.

Odamda sezilarli terlash bo'lmagan taqdirda ham teri orqali bir sutkada taxminan 0,4–0,6 l suv bug'lanib turadi. Nafas yo'llari orqali chiqayotgan havo suv bug'lariga to'yinib chiqadi va shu yo'l bilan tanadan taxminan 0,3–0,4 l suv bug'lanadi. Shunday qilib o'rta haroratli muhitda ham odam bir sutkada 0,7–1,0 litr suvni bug'latib 400–600 kkal issiqlikni chiqarib tashlaydi. Yuqori haroratli tashqi muhit sharoitda, bug'lanish orqali tanadan issiqlikni chiqarib tashlashning ahamiyati keskin ortib ketadi.

Odam organizmidan +10°C li muhitdan past sharoitda tanadan chiqayotgan issiqlikni 70–80 % o'tkazish va nurlanish orqali amalga oshadi. Bunday sharoitda teridan oqayotgan qonning miqdorini o'zgartirish orqali chiqib ketayotgan issiqlik miqdori boshqariladi. Teridan oqayotgan qonning miqdori qancha oz bo'lsa chiqib ketayotgan issiqlikning miqdori ham shuncha kam bo'ladi. Bu teri qon tomirlarining torayishi yoki kengayishi orqali boshqariladi.

Yuqori haroratli muhitda tana haroratini doimiy saqlash uchun tanadan issiqlikni chiqarib tashlashni ko'paytirish kerak. Muhit harorati teri haroratidan ortiq sharoitda tanadan issiqlikni chiqarish faqat bug'lanish orqali bo'ladi. Teri va nafas yo'llarining yuzasi orqali tanadan suv bug'latiladi. Odamlarda teri yuzasidan suvni bug'latish ter bezlari orqali amalga oshadi.

Muhit harorati past va o'rta bo'lganda odam juda oz terlaydi, yuqori haroratda terlash keskin ortadi. Odamda teridan ajralayotgan terning miqdori aniqlaganda shu narsa ma'lum bo'ldiki, ter bezlari tanada issiqlik ishlab chiqarishga keskin reaksiya beradi. Og'ir jismoniy ish bilan shug'ullanish yoki issiq suyuqlikni ichish terlashni keskin orttiradi. Og'ir jismoniy ish bilan shug'ullanganda odam tanasidan 5–6 l sutkasiga ter chiqishi mumkin. Issiq muhitda og'ir jismoniy ish bilan shug'ullanganda odam sutkasiga 10–12 l suvni terlash orqali yo'qotadi.

Ter bezlarini boshqaruvchi efferent tolalarning markazlari orqa miya segmentlari bo'ylab joylashgan. Shu sababli tananing ayrim joyida terlashning buzilishi orqa miyaning shu bo'limi faoliyati buzilganligini ko'rsatadi.

Sovuq ta'sir qilganda tana haroratining doimiylikini saqlash uchun qo'shimcha issiqlik ishlab chiqarishga yo'naltirilgan jarayonlar *kimyoviy termoregulyatsiya* deb ataladi. Gomoyoterm organizmlar kimyoviy termoregulyatsiya orqali tanada issiqlik hosil qilishni keskin (3–5 marta) orttirishi mumkin.

Kimyoviy termoregulyatsiyada qo'shimcha issiqlik hosil qilish muskullarning faoliyatini o'zgartirish – qisqaruvchi issiqlik ishlab chiqarish va boshqa manba'larda issiqlik ishlab chiqarish orqali amalga oshadi.

Muskullarda qo'shimcha issiqlik ishlab chiqarish ularning tonusini o'zgartirishi va qaltirashi orqali sodir bo'ladi. Gomoyoterm organizmlarga sovuq ta'sir qilganda skelet muskullarida nisbatan kuchsiz elektr faolligi kuzatiladi. Ayni vaqtda organizmning kislorod iste'moli ham ortadi. Buni muskullarning «termoregulyatsiyaviy tonusi» deb ataladi. Odamlarda olib borilgan kuzatishlarda ham skelet muskullarida elektr faolligining ortishi kislorod iste'molini kuchayishi bilan namoyon bo'ladi.

Organizmga sovuq ta'siri kuchaysa «termoregulyatsiyaviy qaltirash» yuzaga keladi. Organizmda «qaltirash» vaqtida skelet muskullarining elektr faolligi 3–4 martaga ortadi. «Termoregulyatsiyaviy tonus» va «qaltirash» vaqtida sarflanayotgan energiya hisobiga issiqlik ajralib chiqadi.

Qisqarishsiz issiqlik ishlab chiqarishda issiqlik manbayi bo'lib qo'ng'ir yog' to'qimasi hisoblanadi. Bu to'qima kichik sut emizuvchi hayvonlardagina bo'lmasdan, qishda uyquga ketuvchi va chaqaloqlarda ham bo'ladi. U asosan tananing bo'yin qismida va kuraklar orasida joylashgan bo'ladi. Qo'ng'ir yog' to'qimasida boshqa yog' to'qimalariga qaraganda mitoxondriyalar ko'p bo'ladi. Bu o'z navbatida yog' kislotalarini qo'ng'ir yog' to'qimasida oksidlanishini tezlatadi. Natijada issiqlik ko'p hosil bo'ladi.

Shunday qilib gomoyoterm organizmlar tashqi muhit harorati va o'zining tana haroratidan kelib chiqib kimyoviy yoki fizikaviy termoregulyatsiya jarayonlarini ishga tushirish hisobiga o'zining tana haroratining doimiylikini saqlaydi.

Tana harorati doimiylikini saqlashning markaziy mexanizmi. Tana haroratining doimiylikini saqlashda ishtirok etuvchi nerv markazlari gipotalamusda joylashgan. Issiqlikni tanadan chiqarib tashlash jarayonlari oldingi gipotalamus tomonidan boshqariladi. Tanada qo'shimcha issiqlik hosil qilish jarayonlarini boshqarish orqa gipotalamus tomonidan amalga oshadi.

Tana harorati, harorat gomeostazi tushunchalari birmuncha mavhum tushunchalardir. Shu sababli tana haroratining doimiylikini saqlashda tananing qaysi qismidagi harorat asos qilib olinishi hozirgacha aniq emas.

Tana harorati doimiyliyi yoki gomoyotermiyani faqat organizmning chuqur to'qimalaridagina ta'minlay oladi. Yuza joylashgan to'qimalarda harorat sezilarli darajada o'zgarib turadi. Shu sababli organizmni shartli ravishda «yadro» va «po'stloq» qismlarga bo'linadi. Bu iboralarning shartlilik shundaki, organizm issiq

muhitda shunday holatga yetadiki «po'stloq» deganda faqat terini tushunish kerak bo'ladi. Organizmni uzoq vaqt sovuq muhitda ushlab turilsa, gavda to'qimalari, qo'l va oyoqda joylashgan barcha to'qimalarning harorati shu qadar pastlaydiki «yadro» tushunchasini faqat miya va ichki a'zolariga nisbatan ishlatish mumkin. Shu sababli tana harorati iborasini faqat «yadro» ga nisbatan ishlatish mumkin.

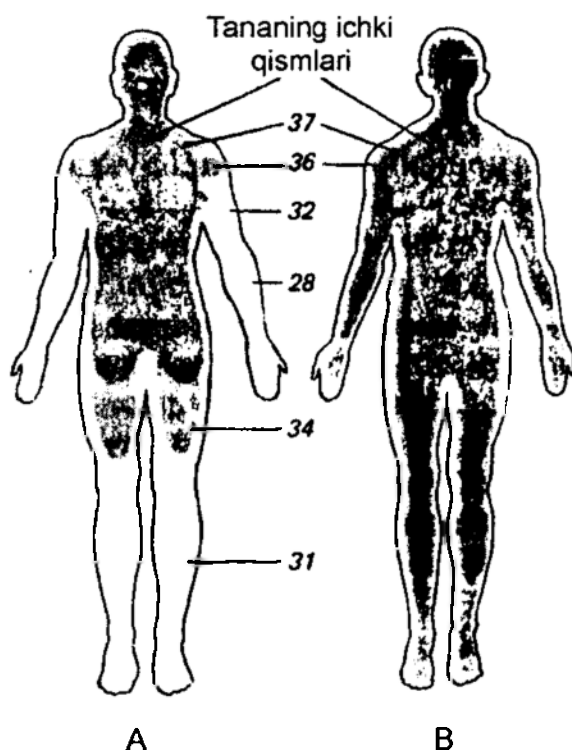
Tananing turli qismlari, hattoki ichki a'zolarining ayrim joylari harorati orasida ham sezilarli farq mavjud.

Masalan: odamning markaziy to'qimalari harorati bilan yuza joylashgan to'qimalari orasidan farq 10°C ni tashkil qiladi. Miyaning o'zida ham, miya o'zagi bilan po'stlog'i orasida 1°C farq mavjud.

Tana haroratining sutka davomida yil fasllariga qarab o'zgarib turishi kuzatilgan.

Odamning tana harorati $0,5^{\circ}\text{--}1^{\circ}\text{C}$ darajasida sutka davomida o'zgarib turishi mumkin.

Eng past tana harorati taxminan ertalab soat 4 da, eng yuqori harorat soat 16–18 da kuzatiladi.

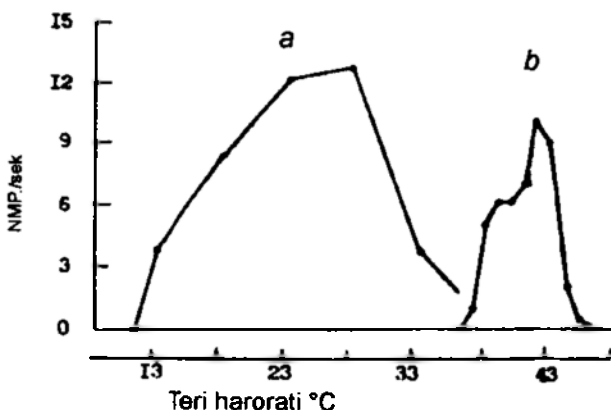


79-rasm. Tashqi muhit harorati 20°C (A) va 35°C (B) sharoitida odam tanasi turli qismlarining harorati ($^{\circ}\text{C}$).

Shunday qilib, gomoyoterm organizmlar tana haroratining doimiyligini saqlash uchun kimyoviy va fizikaviy termoregulyatsiyani boshqaruvchi maxsus mexanizmdan foydalanadi. Termoregulyatsiya tizimini ishlashi qaysidir bir haroratning doimiyligini saqlashga qaratilgan bo'lmisdan tananing turli qismlaridan kelayotgan termik stimullarni yig'ish asosida organizmning umumiy temperaturaviy gomeostazini ta'min etadi.

Termik signallar termoretseptorlarda hosil bo'ladi. Termoretseptorlarning ikki xili mavjud. Birinchisi tana «po'stlog'ida» joylashgan bo'lib: terida va teri osti to'qimalarida (teri va teri osti qon tomirlari) periferik (chekka) retseptorlar, ikkinchisi markaziy nerv tizimining turli bo'limlarida joylashgan neyronlar. Ular gipotalamusda nisbatan ko'p uchraydilar (markaziy termoretseptorlar).

Yuqori sutemizuvchilar va odamlarda boshqa ta'sirlarga nisbatan haroratga sezgir xususiy termoretseptorlarning mavjudligi isbotlangan. Termoretseptorlarning ikki turi mavjud: sovuqni sezuvchi va issiqni sezuvchi. Ikkala tur termoretseptorlar ham doimiy faollikka ega bo'lib, ularning impulslari soni temperaturaga bog'liq. Haroratning o'zgarishi impulslarning o'rtacha sonini o'zgartiradi. Sovuqni sezuvchi termoretseptorlarning maksimal faolligi 20–33°C (o'rtacha 26°C), issiqni sezuvchilar uchun esa 40–46°C (o'rtacha 43°C)da eng ko'p impulslar hosil qiladi.



80-rasm. Sovuqni sezuvchi (a) va issiqni sezuvchi (b) retseptorlarni statik tavsifnomasi.

Agar o'rtacha haroratdan asta-sekinlik bilan haroratni u yoki bu tomonga o'zgartirilsa, sovuqni va issiqni sezuvchi termoretseptorlarning maksimal faolligi pasayadi.

Termoretseptorlarni farqlash uchun temperaturaviy ta'sir ko'rsatiladi. Sovuqni sezuvchi retseptorlar sovuq ta'siriga impulslarni qisqa vaqt keskin ko'paytirish va issiq ta'siriga qisqa vaqt faollikni to'xtatish bilan javob beradi. Issiqni sezuvchi retseptorlar qarama-qarshi javob beradi, issiq ta'siriga keskin impulslarni ko'paytirish va sovuq ta'siriga faollikni susaytirish bilan javob beradi.

Perifik termoretseptorlarning ko'pchiligini sovuqni sezuvchi termoretseptorlar tashkil qilsa, markaziy termoretseptorlarning ko'pchiligini issiqni sezuvchi gipotalamus neyronlari tashkil qiladi.

Termoretseptorlarda hosil bo'lgan impulsar tegishli yo'llar orqali bosh miya yarim sharlari po'stlog'i va gipotalamus tuzilmalariga boradi. Periferik termoretseptorlardan signallar oldingi gipotalamusga borib, markaziy etalonlar bilan solishtiriladi. Natijada organizmni «yadro» si va «po'stlog'i» haroratlari solishtirilib gipotalamus tuzilmalari tomonidan kimyoviy va fizikaviy termoregulyatsiyani boshqaruvchi axborot tayyorlanadi.

Mo'tadil haroratli muhitda tana haroratining doimiyligini saqlash uchun termoregulyatsiyaning maxsus mexanizmlarini ishlatish talab qilinmaydi.

Mo'tadil haroratli muhitdan sovuqroq muhitda sovuqni sezuvchi termoretseptorlarning faolligi ortadi. Hosil bo'lgan impulsar orqali gipotalamus tuzilmalarining tonusini ortiradi, natijada simpatik nerv tizimi ta'siri orqali teri va teri osti qon tomirlari torayadi. «Po'stlog'da qon oqishining kamayishi issiqlikning chiqib ketishini ozaytirib, organizmni sovushdan saqlaydi.

Organizmning isishi periferik sovuq termoretseptorlarning faolligini susaytiradi. Bu o'z navbatida gipotalamus tuzilmalarining simpatik nerv tizimiga ta'sirini susaytiradi. Natijada teri osti qon tomirlari kengayib ulardan qon oqishi ortadi. Bu o'z navbatida teri orqali issiqlikning chiqishini ko'paytirib organizmni isib ketishdan saqlaydi.

Shunday qilib gipotalamusdagi tana haroratini boshqaruvchi markaz termoretseptorlarda hosil bo'layotgan signallarni to'plab, organizmning termik holatiga qarab kimyoviy va fizikaviy termoregulyatsiyalarni amalga oshiruvchi jarayonlarni boshqarish orqali gomoyoterm organizmning temperaturaviy gomeostazini ta'minlaydi.

XII

CHIQUARUV JARAYONLARI. BUYRAKLAR FIZIOLOGIYASI

Inson hayot faoliyati davomida juda ko'plab modda almashinuvi mahsulotlari hosil bo'ladi. Bu mahsulotlar hujayralar tomonidan foydalanilmaydi va albatta tashqariga chiqarib yuborilishi kerak. Bundan tashqari organizm turli zararli moddalardan, yot moddalardan, dorivor moddalardan, organik moddalardan, ortiqcha suv va tuzlardan hosil bo'lishi kerak. Inson chiqaruv jarayonlarida *buyraklar, o'pka, teri, hazm tizimi, jigarlar* ishtirok etadi. Chiqaruv a'zolarining asosiy vazifasi organizm ichki muhiti doimiyligini saqlashdan iborat. Chiqaruv a'zolari bir-biri bilan uzviy bog'langan bo'lib, birining faoliyati buzilishi boshqasini faoliyatiga ta'sir etadi.



81-rasm. Chiqaruv jarayonida ishtirok etuvchi a'zolar.

Buyraklar insonning asosiy chiqaruv a'zosi hisoblanadi. Buyraklar organizmdan oshiqcha bo'lgan suv, organik va noorganik moddalarni, moddalar almashinuvining oxirgi mahsulotlarini, organizm uchun yot va zararli moddalarni chiqarib yuboradi.

O'pka karbonat angidridi va suvni, ayrim uchuvchi moddalarni organizmdan chiqarib yuboradi. Masalan: narkoz qo'llanganda organizmdan efir va hloroformlarni chiqarib yuboradi. Ko'p miqdorda alkogol ichimliklari iste'mol qilinganda, spirtni chiqarib yuboradi. Buyraklarni faoliyati buzilganda esa, qonda yig'ilib qolgan ayrim chiqindi moddalar o'pka orqali chiqarib yuboriladi, bularga mochevina, ammiak va hokazolar kiradi.

Hazm trakti orqali oziq mahsulotlar parchalanishidan hosil bo'lgan mahsulotlar, suv, o't va xazm shirasi tarkibiga tushgan moddalar (morfın, hinin, salitsilatlar, simob, yod) chiqarib yuboriladi.

Jigar orqali esa gemoglobin almashinuvini mahsulotlari va boshqa porfirinlar o't pigmenti shiklida, xolesterin almashinuvini oxirgi mahsulotlari o't kislotasi shiklida chiqarib yuboriladi. Bundan tashqari dorivor moddalar (antibiotiklar), fenolrot, mannit, inulin va boshqalar chiqarilib yuboriladi.

Teri asosan *ter bezlari* va *yog' bezlari* hisobiga chiqaruv a'zosi hisoblanadi. *Ter bezlari* orqali suv, organik moddalar jumladan, mochevina, sut kislotasi, kreatinin, siydik kislotasi, ishqoriy metal tuzlari, (Na), uchuvchi yog' kislotalari, mikroelementlar, hazm fermentlari (pepsinogen, amilaza, lipaza va ishqoriy fosfetoza). Buyrakning og'ir xastaliklarida oqsil almashinuvi mahsulotlarini chiqarib yuborishi kuchayadi.

Yog' bezlari va sut bezlari chiqaruv a'zolari ichida alohida ahamiyatga ega. Ularning mahsulotlari alohida fiziologik ahamiyatga ega. Ya'ni sut chaqaloqning asosiy oziq mahsuloti bo'lsa, yog' esa terini moylab, har xil shikastlardan saqlaydi. Yog' bezlari orqali erkin yog' kislotalari va jinsiy gormonlar mahsulotlari chiqarilib yuboriladi.

Buyrak va uning vazifalari. Buyraklar asosiy chiqaruv a'zosi bo'lib, juda ko'plab vazifalarni bajaradi.

1. *Chiqaruv yoki ekskretor vazifasi.* Buyraklar organizmdan ortiqcha bo'lgan suv, noorganik va organik moddalar, azot almashinuvi mahsulotlari, yot moddalar, mochevini, siydik kislotalari, kreatinin, ammiak, dorivor moddalar.

2. *Suv muvozanatini saqlash.* Hujayra ichi va hujayra tashi suv miqdorini bir xilda ushlab turish (volyumoregulyatsiya).

3. *Ichki muhit suyuqliklarini osmotik bosimi barqarorligini saqlash* (osmoregulyatsiya).

4. Ichki muhit suyuqliklarini ion barqarorligini ta'minlash.

5. Kislota- asos muvozanatini saqlash.

6. *Fiziologik faol moddalar ishlab chiqarish:* renin, eritropoetin, vitamin D₃, prostoglandinlar, bradikininlar, urokinaza.

7. Qon bosimini boshqarishda ishtirok etish.

8. Eritropoezda ishtirok etish.

9. Gemostozda ishtirok etish.

10. Oqsil, yog', uglevodlar almashinuvida ishtirok etish.

11. *Himoya vazifasi*-organizm ichki muhitidan yot moddalar, hamda zaharli moddalarni chiqarib yuborish.

Umumlashtirib olganda buyraklar quyidagi vazifalarni bajaradi: ekskretor, gomeostatik, metabolitik, inkretor va himoya.

Buyraklar faoliyatini tekshirish usullari. Buyraklar faoliyatini tekshirish klinik va tajriba usullariga bo'linadi. Tajriba usullari esa o'z navbatida o'tkir va surunkali usullarni o'z ichiga oladi. O'tkir tajribalar keng ko'lamda qo'llanilmaydi, chunki bu usul qator kamchiliklardan holi emas. Eng avvalo narkoz ostida olib borilib, MNT tormozlangan holda bo'ladi. Surunkali tajribalar I.P. Pavlov taklif qilgan siydik pufagiga fistulalar qo'yish usuli yordamida yangi pog'onaga ko'tarilib, tabiiy sharoitda kechadi. I.P. Pavlovning shogirdlaridan L.A. Orbeli taklif qilgan usul, siydik chiqaruv yo'llarini alohida-alohida qorin sohasiga tikib qo'yish usuli yordamida esa har bir buyrakning siydik ajratish mexanizmini o'rganish mumkin. Bunda bir tomonlama denervatsiya qilingan yoki bir buyragini olib tashlash yo'li bilan siydik hosil bo'lishini o'rganiladi.

Buyraklar faoliyatini o'rganishning asosiy usullaridan biri bu mikropunksiya va mikroperfuziya usullaridir. Birinchi bo'lib Pensilvan Universitetida A.N. Richards taklif etgan mikropipetka yordamida naftronning turli qismlaridan suyuqliklar olinib, nefronning turli qismlarini siydik hosil bo'lishidagi roli o'rganiladi.

Inson va hayvonlar buyraklarining funksional holatini o'rganish uchun, ayrim moddalarni qonda va siydikdagi miqdorini aniqlab, siydik hosil bo'lishining asosiy

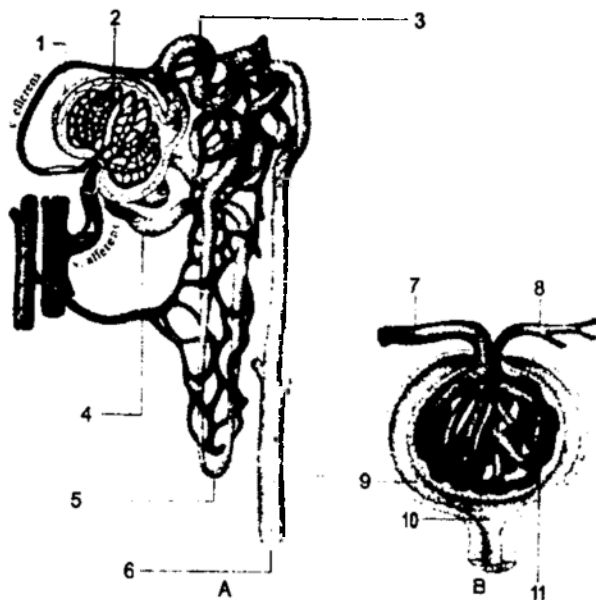
jarayonlari to'g'risida miqdoriy ma'lumot beradi (tozalanish koeffitsienti). Bu usul klinikada keng ko'lamda qo'llanilmoqda.

Buyraklarning fiziologik faol moddalarni sintez qilishini aniqlash uchun, arteriya va vena qon tomirlaridagi qon tarkibi tekshirilib, solishtirib ko'riladi.

Elektron mikroskopiya, sitokimyoy, biokimyoviy va elektrofiziologik usullar yordamida buyrak hujayralarining ishlash mexanizmi, turli vazifalarni bajarishi metabolitik vazifalari hamda kanalchalarning turli qismlarini funksional ahamiyati o'rganiladi.

Diurezni o'rganish klinik tekshirishlarining asosiylaridan hisoblanadi. Siydikning tarkibi, undagi fermentlarni, gormonlarni o'rganish hozirgi kunning asosiy tekshirish usullaridan biri hisoblanadi.

Nefron va uning qon bilan ta'minlanishi. Nefron buyraklarning morfo-funksional birligi bo'lib hisoblanadi. Bu yerda siydik hosil bo'ladi. Insonni har bir buyragida o'rtacha 1–1,3 mln nefron bo'ladi. Nefron murakkab tuzilishga ega bo'lib, bir necha o'zaro tutashgan qismlardan iborat. U kapillarlar to'rini tutgan malpigiy koptokchasidan boshlanadi. Koptokcha tashqi tomondan ikki qavatli Shumlyaskiy-Baumen kapsulasi bilan qoplangan (rasm-atlasdan). Kapsulaning ichki qavati epitelial hujayralardan iborat. Tashqi qavati esa kubsimon epitelial hujayralar bilan qoplangan bazal membranadan iborat.



82-rasm. Nefronning tuzilishi va qon bilan ta'minlanishi.

A – nefron; B – malpigiy koptokchasi: 1,9 – kapsula, 2 – koptokcha, 3 – distal egri- bugri kanalcha, 4 – proksimal egri-bugri kanalcha, 5 – Genle qovuzlog'i, 6 – yig'uvchi naycha, 7 – olib keluvchi arteriya, 8 – olib ketuvchi arteriya, 10 – kapsula bo'shlig'i, 11 – kapillarlar.

Tashqi va ichki qavatlar oralig'ida bo'shliq bo'lib, nefronning proksimal qismi bo'shlig'iga tutashgan. Nefronning bu segmentini ichidan qoplagan ko'plab mikrovarsinkalar bor. Proksimal qism burama, so'ngra to'g'ri qismlardan iborat. Proksimal segmentning davomi – Genle qovuzlog'ining ingichka pastga tushuvchi qismiga tutashgan bo'lib, epitelial hujayralardan iborat. Pastga tushuvchi qismi buyrakning mag'iz moddasiga o'tib 180 ° ga burilib, yo'g'on yuqoriga ko'tariluvchi qism sifatida davom etadi. Genle qovuzlog'ini davomi distal burama naychaga davom etib, buyrakning po'stloq moddasida yig'uvchi naychalarga ulanadi. Yig'uvchi naychalar po'stloq moddadan mag'iz moddaga o'tib, chiqaruv yo'llariga qo'shiladi va buyrak jomchalariga ochiladi. Buyrak jomchalari esa siydik yo'llariga ulashib, siydik pufagida tugallanadi.

Inson va sut emizuvchi hayvonlarda joylashgan joyiga, nefronning uzunligi va tuzilishiga, siydik quyiltirish darajasiga qarab bir necha turdagi nefronlar *superfitsial, intrakortikal, yukstamedulyar* tafovut qilinadi.

Superfitsial nefronlar asosan po'stloq qismida joylashgan. *Yukstamedulyar nefronni* koptokchasi superfitsialnikidan kattaroq, koptokchasi buyrakning mag'iz va po'stloq moddasi chegarasida joylashgan (rasm). Superfitsial nefronni genle qovuzlog'i yukstamedulyar nefronnikidan qisqaroq.

Buyraklarni qon bilan ta'minlanishini o'ziga hos xususiyatlaridan biri shuki, qon nafaqat trofik vazifani balki siydik hosil qilish uchun ham zarurdir. Qorin aortasidan boshlangan buyrak arteriyasi orqali qon bilan ta'minlanadi. Buyrak arteriyalari mayda tomirlarga tarmoqlanib, arteriolalarni hosil qilib, Shumlyapskisy-Baumen kapsulasiga kiradi va kapillarlarga maydalanib, malpigiyo koptokchasini hosil qiladi. Olib keluvchi arteriola diametri olib ketuvchi arterioladan ikki barobar katta. Bu esa kapillarlarda yuqori bosimni hosil qiladi (70 mm sim. ust.). Olib keluvchi arteriolani muskul qavati yaxshi rivojlangan bo'lib, tomir diametrini boshqarishda ahamiyati katta. Olib ketuvchi arteriolalarga bo'linadilar proksimal, distal, naychalar va genle qovuzlog'i atrofida maydalanib yana kapillarlarga va so'ngra vena qon tomirlariga o'tadilar. Koptokcha tomirlari faqat siydik hosil qilishda ishtirok etadilar. Yukstamedulyar nefronni qon bilan ta'minlanishini o'ziga xos xususiyati shundan iboratki, olib ketuvchi arteriola kapillarlar to'ri hosil qilmay genle qovuzlog'iga parallel mag'iz moddaga to'g'ri tushib, siydikni osmotik qo'yilishida ishtirok etadi.

Bir minutda yurakdan otilib chiqqan qonning $\frac{1}{4}$ – $\frac{1}{3}$, qismi buyraklar orqali o'tadi. Bu qonni 91–93% buyrakning po'stloq moddasi orqali qolgan qismi esa mag'iz moddasi orqali o'tadi. Koptokchada qon oqishi o'z-o'zini boshqarilishi hisobiga arterial bosim (90 dan 190 mm sim ust) o'zgarsa ham siydik hosil bo'lishiga ta'sir etmaydi.

Yukstamedulyar kompleks. Renin va biologik faol moddalar sintez qiluvchi hujayralar yig'indisi morfologik jihatdan uchburchak shaklini eslatadi. Bu uchburchakning ikki tomonini olib keluvchi va olib ketuvchi arteriolalar, asosini esa distal naychani zich dog' hujayralari (macula densa) hosil qiladi. Koptokcha yaqinida afferent arteriolaning muskul qavati shira ajratuvchi epitelial hujayralar bilan almashadi.

Siydik hosil bo'lish jarayoni. Siydik hosil bo'lishi birin-ketin keluvchi uchta jarayonni o'z ichiga oladi.

1. Koptokchalardagi filtratsiya (ultrafiltratsiya), buyrak koptokchalarida qon plazmasidan suv va past molekularli moddalarni kanalchalarga o'tishi – birlamchi siydikni hosil bo'lishi.

2. Kanalchalardagi reabsorbsiya. Birlamchi siydikdan suv va filtratdagi organizm uchta zarur bo'lgan moddalarni qonga qayta surilishi.

3. Kanalchalardagi sekretsia- organik moddalar va ionlarni qondan kanalchalar bo'shlig'iga sekretor yo'l bilan o'tkazilishi.

Koptokchalardagi filtratsiya. Buyraklarda siydik hosil bo'lishi buyrak koptokchalarida qon plazmasidagi suv va pastmolekularli moddalarni kanalcha bo'shlig'iga sizib o'tishidan iborat.

Suyuqlik qon tomirlar bo'shlig'idan koptokchalar bo'shlig'iga koptokchalar devori orqali sizib o'tadi. Filtrlovchi membrana uch qavatdan: kapillarlar endoteliysi, bazal membrana, visseral endoteliy yoki padotsitlardan iborat. Kapillyarlar endoteliysida 50–100 nm diametirli teshikchalar mavjud. Yirik molekularli oqsillar bu teshikchalar sohasida himoya qavatlarini hosil qilib, globulinlar va albuminlarni o'tkazmaydi. Teshikchalar orqali shaklli elementlar va oqsillarni o'tishi chegaralangan, ammo qon plazmasida erigan past molekularli moddalar erkin o'ta oladi.

Keyingi qavat bazal membrana bo'lib, filtrlanuvchi moddalarni asosiy qalqoni hisoblanadi. Ularning teshikchalari kattaligi 3,4nm ga teng. Teshikchalar molekularli kattaligi, shakli va qutbiga qarab o'tishini chegaralaydi. Teshikchalar ichki yuzasi manfiy zaryadlangan bo'lib, manfiy zaryadli moddalarni, jumladan, oqsillarni o'tkazmaydi.

Padotsitlar, moddalarni filtrlovchi uchinchi qavatni tashkil qilib, uni oyoqchalari bazal membranaga tegib turadi. Padotsit oyoqchalari orasidan filtrlanuvchi suyuqlik o'tadi. Bu teshikchalar albumin va boshqa yuqori molekularli moddalarni o'tkazmaydi. Ko'p kavatli filtr qon oqsillarini o'tkazmaydi va oqsilsiz birlamchi siydik hosil qiladi.

Molekular og'irligi 5500 dan past bo'lgan moddalarni teshikchalar oson o'tkazadi. Normal holatda suv bilan ultrafiltrat tarkibida barcha past molekularli moddalar bo'ladi. Qonning shaklli elementlari va oqsillarning aksariyat qismi bo'lmaydi.

Filtratsiya sodir bo'lishi uchun filtr, filtrlanuvchi suyuqlik va filtrlovchi bosim bo'lishi kerak. Filtrni tuzilishini ko'rib chiqdik, filtrlanuvchi suyuqlik esa qon plazmasi. Filtrlovchi bosim asosiy omillardan biri hisoblanadi. Koptokchalardagi ultrafiltratsiya qonning gidrostatik bosimni ta'minlaydi. Filtrlanish tezligini esa samarali filtratsiya bosimi belgilaydi. Bu bosimni quyidagi formula bilan ifodalash mumkin:

$$P_{filtr} = P_{gidr} - (P_{onkotik} + P_{kapsula\ ichidagi\ gidrost\ bosim})$$

Koptokchalardagi gidrostatik bosimdan (P_{gdr}), qon plazmasi oqsillarini onkotik bosimi (P_{onk}) va kapsula ichi gidrostatik bosim ($P_{kapsula\ ichi}$) yig'indisini ayirmasiga teng.

Insonning buyrak koptokchalaridagi gidrostotik bosim 70 mm sim ust, qon plazmasi oqsillarining onkotik bosimi 30 mm sim ust ga teng. Kapsula ichi gidrotatik bosim esa 20 mm sim ust ga teng.

Demak filtratsiya bosimi $70 - (30 + 20) = 20 \text{ mm}$ sim ust ga teng ekan. Filtratsiya bosim yuqoridagi ko'rsatilgan omillar o'zgarishiga qarab ortib yoki kamayib ketishi mumkin. Agar insonda arterial bosim keskin pasayib ketsa siydik hosil bo'lishi to'xtaydi.

Filtrlanish jarayonini miqdoriy ko'rsatkichi koptokchalardagi filtratsiya tezligi bilan ifodalanadi. Buning uchun qon va siydikdagi ma'lum moddalar miqdori aniqlanib tekshiriladi. Shu maqsadda qon biron bir zararsiz qon plazmasi oqsillari bilan birikmaydigan, reabsorbsiyalanmaydigan va sekretsiyalanmaydigan modda yuboriladi. Bunga misol qilib inulin, mannit, kreatinin va boshqalarni keltirish mumkin.

Filtrlanish jarayonini quyidagi formula bilan aniqlab topish mumkin.

$$C_{in} = \frac{U}{P} \cdot \frac{V}{t}$$

bu yerda : C_{in} —inulindan tozalanish koeffitsienti. U —siydikdagi inulin miqdori, P —qon plazmasidagi inulin miqdori, V — 1 minutda ajralib chiqqan siydik miqdori (minutli diurez).

Bir minutdagi filtratsiya hajmini shu vaqt ichida qonning qancha inulindan halos bo'lganligini ko'rsatadi. Bu miqdor inulindan tozalanish koeffitsienti deb ataladi.

Koptokchalardagi filtrlanish tezligi erkaklarda 125 ml/min, ayollarda esa 110 ml/min ga teng.

Kanalchalardagi reabsorbsiya. Buyrak koptokchalarida hosil bo'lgan birlamchi siydik, kanalchalar va yig'uvchi naychalarda qayta surilishi (reabsorbsiya) jarayoni hisobiga ikkilamchi siydikka aylanadi. Bir necha kunduzda har ikkala buyraklardan oqib o'tayotgan 1500–1700 l qondan 150–180 l birlamchi siydik hosil bo'ladi, undan esa 1–1,5 ikkilamchi l siydik hosil bo'ladi. Qolgan suyuqlik kanalchalarda va yig'uvchi naychalarda qayta surilib ketadi. Kanalchalardagi reabsorbsiya —bu kanalchalar bo'shlig'idagi suv va undagi organizm uchun zarur bo'lgan moddalarni qon va limfaga qayta surilishidan iborat. Reabsorbsiya mohiyati hayotiy zaruriy moddalarni qonga qaytarish va keragidan ortiqchalarini, yot moddalarni moddalar almashinuvi natijasida hosil bo'lgan chiqindilarni esa birlamchi siydik tarkibida qoldirishdan iborat. Reabsorbsiya jarayoni nefronni barcha qismlarida sodir bo'ladi. Proksimal kanalchalarda glukoza, vitaminlar, oqsillar, mikroelementlar to'liq qayta suriladi. Genle qovuzlog'i, distol kanalcha va yig'uvchi naylarda suv va elektrolitlar reabsorbsiyalanadi.

Nefronning proksimal qismida Na^+ , Cl^- lar 70%, HCO_3^- —90% qayta so'riladi.

Moddalarni kanalchalardagi reabsorbsiyasi aktiv va passiv tashish yo'li bilan amalga oshiriladi. Passiv tashish elektrohimik, konsentratsiya yoki osmotik gradiyent farqi yo'nalishi bo'yicha energiya sarfisiz kechadi. Bu yo'l bilan suv, CO_2 , xlor, mochevina qayta so'riladi.

Aktiv tashish deb konsentratsion va elektrokimyoviy gradiyentga qarama-qarshi

yo'nalishda, energiya sarfi hisobiga moddalarning tashilishiga aytiladi. Faol tashish o'z navbatida birlamchi va ikkilamchi aktiv tashish turlariga bo'linadi. Birlamchi aktiv tashish, elektrohimik gradiyentga qarama-qarshi, hujayra metabolizmi energiyasi hisobiga kechadi. Bu yo'l bilan tashilishga Na^+ ionini misol qilish mumkin. Na^+ , K^+ ATF aza fermenti ishtirokida ATF energiyasidan foydalanib tashiladi.

Ikkilamchi aktiv transport, konsentratsion gradiyentga qarshi energiya sarfsiz tashiladi. Bu yo'l bilan glukoza, aminokislotalar o'tadi.

Qayta so'rilayotgan moddalar kanalchalarning qoplagan hujayralarning bo'shliqqa qaragan lyuminal va asosiy membranasidan o'tishi kerak. Lyuminal membranada ko'pchilik moddalar uchun tashuvchilar va ion kanallari bor, ular moddalarni hujayra ichiga o'tishini ta'minlaydi. Bazolateral membranada Na^+ , K^+ ATF aza, va boshqa organik moddalarni tashuvchilari bor.

Glukoza reabsorbsiyasi. Odamlarda har daqiqada kanallchalarga 990 mmol glukoza o'tadi, undan 989,8 mmol qismi buyraklarda reabsorbsiyalanib ketadi, ya'ni siydikda deyarli glukoza bo'lmaydi. Glukoza reabsorbsiyasi konsentratsion kattalikka qarshi o'tadi. Glukoza proksimal kanalcha bo'shlig'idan hujayralarga o'tishi maxsus tashuvchilar yordamida amalga oshiriladi, tashuvchi bir vaqtning o'zida Na^+ ni ham biriktirib oladi. Bu hosil bo'lgan kompleks hujayra ichiga o'ta olish xossasiga ega bo'lib qoladi. Hujayra ichida bu kompleks bo'linadi, natijada hujayra ichida glukozani miqdori ortadi, so'ngra glukoza hujayraaro bo'shliqqa o'tadi, undan esa qonga o'tadi.

Qondagi glukozaning miqdori 5 dan 10 mmol/l dan ortib ketsa, u siydik bilan ajralib chiqib boshlaydi. Buning sababi shundaki proksimal kanalchalar lyuminal membranasidagi tashuvchilar miqdori chegaralangan bo'ladi. Tashuvchilarning barchasi glukoza bilan birikib olgandan so'ng, qayta so'ril olmay qoladi. Ortiqchasi siydik bilan chiqarib yuboriladi.

Glukozaning maksimal reabsorbsiya (Tm_G) miqdorini aniqlash uchun qonga glukoza yuboriladi va uning qondagi konsentratatsiyasini siydikdan paydo bo'ladigan darajasiga oshiriladi. Glukozaning maksimal tashilishi (Tm_G)ni aniqlash uchun filtratga o'tgan glukoza miqdoridan (koptokchalardagi filtrat miqdori C_{in} bilan plazmadagi glukoza konsentratatsiyasi R_G ko'paytmasi) siydik bilan ajralayotgan (U_G -siydikdagi glukoza konsentratatsiyasi, V – ajralgan siydik hajmi ko'paytmasi) glukoza ayirib yuboriladi:

$$Tm_G = C_{in} \cdot P_G - U_G \cdot V$$

Aminokislotalar reabsorbsiyasi ham natriy tashilishiga bog'liq. Koptokchalardan kanalchalarga o'tgan oqsil va aminokislotalarning 90% kanalchalarining proksimal qismida reabsorbsiyalanadi. Bu jarayon ikkilamchi aktiv tashish yo'li bilan amalga oshiriladi. Turli guruh neytral, ikki asosli, dikarboksilli aminokislota va iminokislotalar reabsorbsiyasini to'rtidan ortiq aktiv tashish tizimlari ta'minlaydi:

Oqsil reabsorbsiyasi. Normal holatda oz miqdorda oqsil birlamchi siydik

tarkibida bo'lad i va u proksimal kanalchalarda qayta so'rilib ketadi. Oqsillar reabsorbsiyasi pinotsitez yo'li bilan amalga oshiriladi. Kanalchalar epiteliysi oqsilni adsorbsiyalab oladi, so'ngra membrana sitoplazmasiga botadi va pinotsitoz vokuoli hosil bo'lad i. Vakuollar bazal membrana tomon siljiydi va yuqori lizosomalar bilan qo'shiladi. Lizosomalar yuqori proteolitik aktivlikka ega. Oqsillar lizosomalar bilan birikib aminokislotalargacha parchalanadi. Barcha aminokislotalar gidrolizga uchramaydilar. Qolganlari qonga o'zgarmagan holda o'tadi. Bu jarayon aktiv bo'lib energiya sarfi bilan kechadi. Bir kecha kunduzda siydik bilan 20–75mg dan ko'p bo'lmagan oqsil chiqib ketadi. Siydikda oqsilni paydo bo'lishi proteinuriya deb ataladi. Buyrakning qator hastaliklarida proteinuriya kuzatiladi. Ayrim fiziologik holatlarda, masalan, og'ir jismoniy ishdan so'ng ham proteinuriya kuzatilishi mumkin.

Mochevina reabsorbsiyasi. Nefroning proksimal qismida passiv tashish yo'li bilan mochevinaning ma'lum qismi qayta so'riladi. Qolgan qismi esa yig'uvchi naychalarga borib u yerda ADG ta'sirida qayta so'riladi. ADG ta'sirida yig'uvchi naychalarda suv reabsorbsiyasi kuchayishi natijasida birlamchi siydikdagi mochevina konsentratsiyasi ortadi. ADG kanalchalar o'tkazuvchanligini oshirib mochevina buyrakni mag'iz moddasiga o'tadi va u yerdagi osmotik bosimni oshiradi. Hujayralar aro suyuqlikda miqdori ortgan mochevina konsentratsion kattalik bo'yicha genle qovuzlog'iga o'tadi distal kanalga va yig'uvchi naychalarga boradi. Shu yo'l bilan mochevina buyrak ichi aynishi sodir bo'lad i. Ko'p suv iste'mol qilganda yoki siydik ajralishi kuchayganda, suv reabsorbsiyasi ozayadi natijada siydik bilan mochevina chiqishi kuchayadi.

Suv va elektrolitlar reabsorbsiyasi. Suv nefronning barcha qismlarida qayta so'riladi. Proksimal kanalchalarda suvning $\frac{2}{3}$ qismi, 15% Genle qovuzlog'ida, 15% distal kanalchada va yig'uvchi naylarda reabsorbsiyalanadi.

Suv passiv yo'l bilan qayta so'riladi. Osmotik faol moddalar: glukoza, aminokislotalar, oqsillar Na^+ , K^+ , Ca^{++} , Cl^- ionlari o'zi bilan suvni ham olib o'tadi. Osmotik faol moddalar reabsorbsiyasi kamayganda suv reabsorbsiyasi ham kamayadi. Masalan, siydikda glukozaning paydo bo'lishi diurezni kuchayishiga olib keladi.

Suvning passiv so'rilishini ta'minlovchi ion natriy hisoblanadi. Natriy oqsil va aminokislotalar transporti uchun zarur. Bundan tashqari natriy buyrakning mag'iz moddasi hujayralararo bo'shliqda siydikning qo'yilishi uning osmotik faol muhit hosil qilishiga zarur. Natriy reabsorbsiyasi nefronning barcha qismlarida sodir bo'lad i. Proksimal kanalchalarda 65%, Genle qovuzlog'ida 25%, distal kanalchalarda 9% va yig'uvchi naychalarda 1% natriy qayta so'riladi.

Natriyning qayta so'rilishi birlamchi faol yo'l bilan bo'lib, energiyaning asosiy qismi shu jarayonga sarflanadi. Natriyni tashilishida Na^+ , K^+ -ATF-aza yetakchi ahamiyat kasb etadi. Hujayra ichiga natriyning tashilishi turli yo'llar bilan amalga oshishi mumkin. Ulardan biri Na^+ ni H^+ bilan almashinishi (antiport). Bu holatda Na^+ hujayra ichiga tashiladi, H^+ ioni esa tashqariga. Natriyning tashilishini boshqa yo'li, aminokislota yoki glukoza ishtirokida amalga oshiriladi.

Kanalchalardagi sekretiya. Kanalchalardagi sekretiya – bu moddalarni

qondan kanalchalar bo'shlig'iga sekretor yo'l bilan o'tishi. Bu jarayon ko'pchilik ionlarni tez ekskresiya bo'lishini ta'minlaydi. Bunday ionlarga kaliy misol bo'lishi mumkin. Sekresiya hisobiga organik kislotalar (siydik kislotalari) va asoslari (xolin, guanidin), organizm uchun yot moddalar, antibiotiklar (penitsillin), rentgenkontrast moddalar (diodrast), bo'yoqlar (fenol qizil) paraaminogippur kislotalari –PAG. Sekresiya jarayoni gemostazni ushlab turish mexanizmlaridan biri hisoblanadi.

Kanalchalarning proksimal va distal qismi epitelial hujayralari sekretiya qilish xususiyatiga ega. Proksimal kanalga hujayralar organik birikmalarni sekretiya qiladi. Buning uchun maxsus tashuvchilar zarur. Ulardan ba'zilari organik kislotalarni (PAG, diodrast, fenolrot, penitsillin...) boshqalari organik asoslari (guanidan, piperidin, tiamin, xolin, xinin, serotonin, morfin...). Vodorod ionlari sekretsiyasi proksimal kanalchalarda distal qismga nisbatan ko'proq.

Kaliy sekretsiyasi distal kanalchalar va yig'uvchi naylarda sodir bo'ladi. Kaliy sekretsiyasi aldosteron gormoni ishtirokida boshqarilib, reabsorbsiyasini kamaytiradi. Hujayralarning o'zida hosil bo'lgan ammiak sekretsiyasi kanalchalarni proksimal hamda distal qismlarida amalga oshiriladi.

Siydik miqdori, tarkibi va xossalari. Vaqt birligi ichida ma'lum miqdorda siydik ajralib chiqadi. Bir sutkada ajralib chiqqan sutkalik diurez miqdori 0,7–2,0 l tashkil qiladi. Ko'p suyuqlik, oqsilli mahsulotlar iste'mol qilgandan so'ng diurez kuchayadi. Iste'mol qilingan suyuqlikning 65–80% siydik bilan chiqarilib yuboriladi. Normal holda suyuqlik iste'mol qilib ko'p terlanganda diurez ozayadi. Siydik hosil bo'lishi sutka davomida o'zgarib turadi. Kechqurun kunduzgiga nisbatan sekinlashadi.

Siydik och sariq rangli, solishtirma og'irligi 1,005–1,025 ga teng. Siydik tarkibidagi anorganik va organik moddalar uning solishtirma og'irligini belgilaydi. U esa iste'mol qilingan suyuqlik miqdoriga bog'liq.

Siydikning rN muhiti kuchsiz kislotali bo'lib, PH 5,0–7,0 ga teng. Oqsilli mahsulotlarni ko'p iste'mol qilinsa, kislotali tomonga, o'simlik mahsulotlariga ko'p iste'mol qilinsa ishqoriy tomonga o'zgaradi. Siydik tiniq suyuqlik bo'lib, ozgina qoldiq qismi ham bo'ladi. Agar siydik sentrifugalansa tubida qoldiq qismi bo'lib, bu qism juda oz miqdorda eritrotsitlar, leykotsitlar va epiteliy hujayralardan iborat bo'ladi. Bundan tashqari siydik kislotalari kristallari, uratlar, kalsiy, oksalat (rN kislotali muhit bo'lsa) yoki kalsiyfosfat va kalsiy karbonat, ammoniy kristallari (rN i ishqoriy bo'lsa) dan tashkil topgan.

Siydikda oqsil bo'lmaydi uning qoldiqlari bo'lishi mumkin. Aminokislotalar miqdori bir kunda 0,5 g dan ortmaydi.

Siydik tarkibida mochevinaning miqdori 2% to'g'ri keladi. Bir kecha kunduzda ajralgan miqdori esa 20–30 g ga teng.

Siydik tarkibida siydik kislotalari (1 g), ammiakpurin asoslari, kreatinin, uncha ko'p bo'lmagan miqdorda ichakda oqsillar bijg'ishi natijasida hosil bo'lgan indol, skatol, fenollar bo'ladi.

Azotsiz organik moddalardan siydik tarkibida *Movul* kislotalari, sut kislotalari, keton va suvda eruvchi vitaminlar uchraydi.

Oddiy holatda siydik tarkibida glukoza bo'lmaydi. Buyrak va siydik yo'llar

kasalliklarida siydik tarkibida eritrotsitlar paydo bo'ladi (gematuriya). Siydik tarkibida pigmentlar (urobilin, uroxrom) bo'lib, unga rang berib turadi.

Siydik tarkibida ko'p miqdorda anorganik moddalar bo'ladi. Ular ichida eng ko'pi –10–15 g kaliy, xlorid 3–3,5 g, sulfat tuzlar 2,5 g, fosfat tuzlar 2,5 g, elektrolitlar ham ajralib chiqadi: Na^+ , K^+ , Cl^- , Ca^{++} , Mg^{++} .

Siydik tarkibida gormonlar va ularning metabolitlari, fermentlar, vitaminlar bo'ladi.

Siydikning quyuqlashish mexanizmlari. Issiq qonli hayvonlarning buyragi qonga nisbatan yuqori konsentratsiyali siydik chiqarish xususiyatiga ega. Buning sababini buyraklar turli qismlarini burib teskari oqish mexanizmi bilan izohlash mumkin. Suv muvozanati holatiga qarab, buyraklar goh suyuq, goh quyuq siydik ajratishi mumkin. Bu jarayonda nefronning barcha qismlari mag'iz modda tomirlari hujayralararo suyuqlik ishtirok etadi.

Burib teskari oqizuvchi sistemaning ishlash mohiyati shundan iboratki, Genle qovuzlog'ining ikki qismi-tushuvchi va ko'tariluvchi qismlari bir-biroviga jips taqalib, bir butun mexanizm sifatida ishlaydi. Qovuzloqning tushuvchi (proksimal) qismidagi epiteliy faqat suvni o'tkazadi-yu, natriy ionlarini o'tkazmaydi. Ko'tariluvchi (distal) qismidagi epiteliy esa faqat natriy ionlarini faol reabsorbsiya qila oladi, ya'ni kanalcha siydigidan buyrakning to'qima suyuqligiga o'tkaza oladi, lekin ayni vaqtda suvni kanalchalardan to'qima suyuqligiga o'tkazmaydi.

Siydik genle qovuzlog'ining tushuvchi (proksimal) qismidan o'tayotganda suv to'qima suyuqligiga o'tgani tufayli siydik asta-sekin quyuqlashadi. To'qima suyuqligiga suv o'tishi passiv protsessdir, buning sababi shuki, qovuzloqning proksimal qismi yonidagi distal qismi epiteliysi natriy ionlarini aktiv reabsorbsiya qiladi, ya'ni ularni kanalchalardan to'qima suyuqligiga (interstitsial suyuqlikka) o'tkazadi; to'qima suyuqligiga o'tgan natriy ionlari bu yerda suv molekulalarini distal kanalchadan emas, balki proksimal kanalchadan tortib oladi.

Suvning proksimal kanalchadan to'qima suyuqligiga chiqishi sababli bu kanalchada siydik tobora quyuqlanadi va qovuzloq cho'qqisida ko'proq konsentrlanib qoladi. Siydik yuqori konsentratsiyali bo'lib qolgani tufayli distal qismidagi natriy ionlari to'qima suyuqligiga o'tadi, chunki distal kanalcha devorlari suvni o'tkazmaydi, lekin natriy ionlarini aktiv reabsorbsiya qiladi. Qovuzloqning distal kanalchasidan natriy ionlarining to'qima suyuqligiga o'tishi o'z navbatida bu suyuqlikning osmotik bosimini oshiradi, buning natijasida esa, yuqorida ko'rsatilganidek, suv proksimal kanalchadan to'qima suyuqligiga chiqadi. Shunday qilib, proksimal kanalchada suvning siydikdan to'qima suyuqligiga o'tish tufayli distal kanalchada natriy reabsorbsiyalanadi, natriyning reabsorbsiya kanalchadan suvning to'qima suyuqligiga chiqishiga sabab bo'ladi. Bu ikkala protsess birga o'tadi. Natriy siydikdan to'qima suyuqligiga chiqishi sababli qovuzloq cho'qqisidagi gipertonik siydik keyinchalik Genle qovuzlog'ining distal kanalchasi oxirida qon plazmasiga nisbatan izotonik va hatto gipotonik bo'lib qoladi.

Qovuzloqning turli yerlarida yonma-yon yotgan proksimal va distal

kanalchalardagi siydikning osmotik bosimi juda kam farq qiladi. Kanalcha atrofidagi to'qima suyuqlig'ining osmotik bosimi proksimal va distal kanalchalarning shu qismidagi siydikning osmotik bosimiga taxminan baravar keladi.

Proksimal kanalchada suv so'rilganidan, siydikning osmotik bosimi asta-sekin oshib boradi, distal kanalchada esa natriy reabsorbsiyasi tufayli siydikning osmotik bosimi shuga yarasha sekin-asta pasayadi. Shunday qilib, proksimal (yoki distal) kanalchaning qo'shni ikki qismi orasidagi osmotik bosimlar farqi uncha katta emas. Qovuzloq bo'ylab esa bosimning bu kichik farqlari qanalchalarning har bir qismida qo'shilib boradi va qovuzloqning boshlang'ich (yoki oxirgi) qismi bilan cho'qqisi orasida bosimning juda katta farqini (gradiyentini) vujudga keltiradi. Qonga nisbatan izotonik bo'lgan bir talay siydik qovuzloqning boshlang'ich qismiga yig'ilishini ta'kidlab o'tish zarur. Genle qovuzlog'ida siydik ko'plab suv va natriyni yo'qotadi va qovuzloqdan ancha kam siydik oqib chiqadi, bu siydik qon plazmasiga nisbatan yana izotonik, hatto gipotonik bo'ladi. Shunday qilib, qovuzloq ko'p miqdorda suv va natriy ionlarini reabsorbsiyalovchi konsentratsion mexanizm sifatida ishlaydi. Texnikada qanday bo'lmasin moddalar konsentratsiyasini katta tafovut qildirish zarur bo'lganda boya tasvir etilganiga o'xshash *burib teskari oqizuvchi sistema* prinsipini tatbiq etishadi.

Ikkinchi tartibdagi burama kanalchalarda natriy, kaliy, ionlari, suv va boshqa moddalar hamon so'rilaveradi. Birinchi tartibdagi burama kanalchalar va Genle qovuzlog'i protsesslarga qarama-qarshi o'laroq ikkinchi tartibdagi burama kanalchalarda natriy va kaliy ionlarining reabsorbsiyalanadigan miqdori (*majburiy reabsorbsiya*) doimiy bo'lmay o'zgaruvchandir (*fakultativ reabsorbsiya*). Bu miqdor qondagi natriy va kaliy ionlarining miqdoriga bog'liq bo'lib, organizmda shu ionlar konsentratsiyasini doim bir darajada saqlab turuvchi muhim regulyator mexanizm hisoblanadi.

Yig'uvchi naylar funksiyasi. Buyrak kanalchalaridan yig'uvchi naylarga bir talay suyuq siydik kelib, bu yerda konsentrlanadi va shunday qilib, buyrak jomlariga bir kecha-kunduzda 1–1,5 l siydik o'tadi. Yig'uvchi naylarga keladigan gipotonik siydik asosan suv so'rilishi tufayli konsentrlanadi.

Yig'uvchi naylarning devorlari suvni o'tkazishi mumkin; buyrakning mag'iz qavatidagi to'qima suyuqligining osmotik bosimi yuqori, yig'uvchi naylar shu qavatdan o'tadi, shunga ko'ra suv yig'uvchi naylar bo'shlig'idan interstitsial suyuqlikka o'tadi; suv reabsorbsiyasi esa shunga bog'liq.

Buyraklarning qon ion tarkibini boshqarishdagi ishtiroki. Ionlar gomeostazini bir xil ushlab turishda buyraklarning ahamiyati juda katta. Buyrak kanalchalarida turli ionlar reabsorbsiyasi va sekretsiyasi boshqarilib turadi va ularning miqdorini bir xil ushlab turadi.

Natriy reabsorbsiyasi buyrak usti bezi po'stloq moddasining aldosteron gormoni ta'sirida nefronning distal kanallari oxiri va yig'uvchi naychalarda kuchayadi. Aldosteron sekretsiyasi qon hajmi kamayganda va plazmada natriy ionlari miqdori kamayganda kuchayadi. Yurak bo'lmachalaridan ajralib chiqadigan natriyuretik gormon natriy reabsorbsiyasini tormozlab, uni chiqib ketishini

kuchaytiradi. Bu gormon ishlab chiqarilishi, aylanib yurgan qon miqdori va hujayralararo bo'shliq suyuqligi ortganda kuchayadi.

Aldesteron gormoni nefronning distal kanalchalarida va yig'uvchi naylarda kaliy sekretsiasini kuchaytiradi. Insulin gormoni esa kaliy chiqishini kamaytiradi. Qon faol reaksiyasi ishqoriy tomonga siljiganda (alkaloz) siydik bilan kaliy chiqishi kuchayadi, kislotali tomonga siljiganda (atsidoz) esa ozayadi.

Qalqonsimon oldi bezi gormoni buyrak kanalchalarida kalsiy reabsorbsiasini tezlashtiradi, suyaklardan uning ajralishini kuchaytiradi, oqibatda qonni miqdori ortadi.

Qalqonsimon bez gormoni tirokalsionin buyraklar orqali kalsiy chiqishini kuchaytirib, uni suyaklarga o'tishini kuchaytiradi va natijada kalsiyning miqdori qonda kamayadi. Buyrakning yukstaglomerual kompleksida vitamin D ning faol formasi ishlab chiqarilib, u kalsiy almashinuvini boshqarishda ishtirok etadi.

Aldesteron gormoni qon plazmasida xloridlar almashinuvini boshqarishda ishtirok etadi. Natriy reabsorbsiyasi kuchayganda xlor reabsorbsiyasi ham kuchayadi. Xlorning ajralib chiqishi natriyga bog'liq bo'lmazligi ham mumkin.

Buyraklarning kislota-asos muvozanatini saqlashdagi ishtiroki. Buyraklar moddalar almashinuvi natijasida hosil bo'lgan kislotali mahsulotlarini tashqariga chiqarish orqali qonda vodorod ionlari muvozanatini saqlashda ishtirok etadi. Siydikning PH muhiti juda keng ko'lamda o'zgarishi mumkin. Ayrim hollarda 4,5 gacha tushib, 8,0 gacha ko'tarilishi mumkin. Shu yo'l bilan qon plazmasi faol reaksiyasini 7,36 da ushlab turishda ishtirok etadi.

Kanalchalar bo'shlig'ida natriy bikarbonat bo'ladi. Kanalchalar hujayralarida esa karboangidraza fermenti bo'lib, CO_2 va suvdan ko'mir kislotasi hosil bo'ladi.

$\text{SO}_2 + \text{N}_2\text{O}$! karboangidraza H_2CO_3 , $\text{H}^+ + \text{HCO}_3^-$, karbonat kislotasi dissotsiatsiyalanib, vodorod (H^+) ioni va anion (HCO_3^-) hosil bo'ladi. N^+ ioni hujayralardan sekretsiyalanib kanalcha bo'shlig'iga o'tadi va bikarbonatdan natriy siqib chiqarib yuboriladi, karbonat kislotasi hosil qiladi, so'ngra suv va karbonat anidridiga parchalanadi. Hujayra ichida HCO_3^- anionik filtratdan reabsorbsiyalangan Na^+ bilan birikadi.

Karbonat anidridi membrana orqali konsentratsiyalar farqi hisobiga hujayra ichiga kiradi. Hujayra ichida moddalar almashinuvi natijasida hosil bo'lgan CO_2 bilan birgalikda karbonat kislotasini hosil qiladi.

Kanalchalar bo'shlig'iga sekretiya yo'li bilan birikib, undan natriyni siqib chiqarib, bir asosli fosfat ($\text{Na H}_2\text{PO}_4$) ga aylanadi.

Buyraklarda aminokislotalarning dezaminlanishi natijasida ammiak hosil bo'lib, u kanalcha bo'shlig'iga o'tadi. Vodorod ionlari ammiak bilan birikadi $\text{NH}_3 + \text{H}^+ \rightarrow \text{NH}_4^+$ va ammoniy ion hosil qiladi. Shu yo'l bilan ammiak zararsizlanib ammiak tuzi shaklida siydik bilan chiqarib yuboriladi.

Buyraklarning inkretor faoliyati. Buyraklar qonga fiziologik faol moddalar sintezlab chiqaradi. Bu moddalar boshqa a'zolariga ta'sir etadi yoki buyraklarda qon aylanishining boshqarish va buyraklar metabolizmidan ishtirok etish kabi mahalliy ta'sir ko'rsatadi.

Yukstaglomerulyar aparatning donador hujayralarida hosil bo'luvchi renin, proteolitik ferment bo'lib, qon plazmasidagi D₂-globulin–angiotenzinogenni parchalaydi va angiotenzinogen I hosil bo'ladi. Angiotenzin I 10 ta aminokislota qoldig'idan iborat peptid. Ferment ta'sirida undan ikkita aminokislota qoldig'i ajralib chiqadi. Natijada qon tomirlarini toraytiruvchi angiotenzin II hosil bo'ladi. Angiotenzin II tomirlarni toraytirib, arterial bosimni oshiradi. Aldesteron sekretsiasini kuchaytiradi, natriy reabsorbsiasini oshiradi, chanqoq hosil bo'lib, suyuqlik ichishga ehtiyoj ortadi.

Angiotenzin II aldesteron va renin bilan birgalikda organizmdagi asosiy boshqaruvchi sistemalaridan biri renin-angiotenzin sistemasini hosil qiladi. Bu tizim buyrak qon aylanishini, aylanib yurgan qon hajmini, suv-tuz balansini boshqarishda qatnashadi. Agar buyraklarni koptokchalarida olib keluvchi arteriolalarida bosim ortsa renin ishlab chiqarilishi kamayadi va aksini NaCl ning miqdori distal kanalchalarda ko'p bo'lsa renin sekretsiasini tormozlanadi. Donador hujayralarda β -adrenoretseptorlar qo'zg'alsa, renin sekretsiasini kuchayadi, α -adrenoretseptorlar qo'zg'alsa tormozlanadi. Araxidon kislotasi va PGI – 2 tipidagi prostoglandinlar renin sekretsiasini kuchaytiradi.

Eritropoetin ishlab chiqarilib, suyak ko'migida eritropoezni kuchaytiradi. Buyraklar qonning fibrinolitik aktivligida ishtirok etadi. Plazminogen aktivatori-urokinoza sintez qiladi. Buyraklar mag'iz moddasi prostoglandinlar sintezlanadi. Ular buyraklar va umumiy qon aylanishini boshqarishda qatnashadi. Siydik bilan natriy chiqishini kuchaytirib, kanalchalar hujayralarini ADG ga sezgirligini kamaytiradi.

Buyraklarda kininlar sintezlanadi. Ulardan brodikinini qon tomirini kuchli kengaytirib, buyraklarda qon oqishini va natriy ajralishini boshqarib turadi.

Buyraklarning metabolitik funksiyasi. Buyraklarning metabolitik funksiyasi organizm ichki muhiti metabolitlar miqdorini bir xilda ushlab turishda ishtirok etishdan iborat. Buyraklar metabolizm natijasida hosil bo'lgan moddalarni chiqarib yuboribgina qolmay, uning o'zida metabolizm jarayonlarida sodir bo'lgan moddalarni ham chiqarib yuboradi. Buyraklar kanalchalari filtrlanib o'tgan past molekular og'irlikka ega bo'lgan peptidlar va denaturatsiyaga uchragan oqsillarni parchalaydi. Aminokislotalarni qonga qaytarib, bu peptidlar va gormonlarni qondagi miqdorini ushlab turadi.

Buyrak to'qimalari glukoneogenezda ishtirok etadi. Agar a'zo og'irliklarga nisbatan olinsa, buyraklarda bu xususiyat jigarga nisbatan yuqori. Uzoq vaqt och qolganda qonga tushayotgan glukozaning yarmi buyraklarda hosil bo'ladi. Buyraklar inozitolni oksidlanuvchi katabolizmida ishtirok etuvchi asosiy a'zolaridan biri hisoblanadi. Bu yerda qonga tushgan hujayra membranasi asosiy qismi bo'lish fosfatidilinozitol, glyukuron kislotasi, triatsilglitserinlar va fosfolipidlar sintezlanadi.

Buyraklar yog'lar almashinuvida ham ishtirok etadi. Erkin yog' kislotalari uning hujayralarida triatsilglitserinlar va fosfolipidlar tarkibiga qo'shib, qonga tushadi.

Buyraklar faoliyatining boshqarilishi

Nerv yo'li bilan boshqarilishi. Nerv tizimi buyrak gemodamikasini,

yukstaglomerulyar apparat ishi, filtratsiya, reabsorbsiya va sekretsiasini boshqaradi. Buyraklarni innervatsiya qiluvchi simpatik nerv ta'sirlansa, uning tomirlariga toraytiruvchi ta'sir etadi. Koptokchalarning olib keluvchi arteriolasi toraysa, filtratsion bosim va filtratsiya pasayadi Olib ketuvchi arteriola toraysa, filtratsion bosim va filtratsiya kuchayadi. Shundan ham ko'rinib turibdiki simpatik nerv ta'sirlansa qaysi tomirlarga ta'sir etishiga qarab ikki xil effekt kelib chiqadi. Simpatik efferent tolalar ta'sirlansa natriy va suv reabsorbsiyasi kuchayadi. Parasimpatik adashgan nerv ta'sirlansa glukoza reabsorbsiyasi va organik kislotalar sekretsiasini kuchayadi.

Og'riq bo'lganda siydik ajrashi kamayadi, hatto og'riq kuchli bo'lsa butunlay to'xtashi ham mumkin.

Simpatik nerv tizimisi qo'zg'alishi hisobiga buyrak usti bezidan katexolaminlar ishlab chiqarilishi kuchayib, buyrak arteriyalari torayadi va buyraklarga qon kelishi ozayadi. Bir vaqtning o'zida gipofizni orqa bo'lagidan antidiuretik gormon ishlab chiqarilishi kuchayadi.

Diurezni kuchayib, ozayishi shartli reflektor yo'l bilan ham boshqarilishi mumkin. Bu esa bosh miyaning oliy bo'limlarini buyraklar faoliyatida muhim o'rin egallashidan dalolat beradi. L.A. Orbeli laboratoriyasida itlarga og'rituvchi ta'sirlar berilganda siydik ajrashi to'xtaganligi kuzatilgan. Bu ish ko'p marotaba takrorlansa itning stanokka o'rnatilishi o'zi ham diurezni kamaytiradi.

Agar oshqozoniga va siydik pufagiga fistula o'rnatilgan itlarga shatli signal bilan birgalikda oshqozoniga suv kiritilsa va bu bir necha marotaba takrorlangandan so'ng, shartli signalning o'zini yolg'iz qo'llash diurezni kuchaytiradi.

Gumoral boshqarilishi. Buyraklar faoliyatini boshqarilishida gumoral tizim asosiy o'rin egallaydi. Juda ko'p gormonlar buyrak faoliyatiga ta'sir etadi, ularning eng asosiylari antidiuretik gormon yoki vazopressin va aldosteron hisoblanadi.

ADG yoki vazopressin, nefronni distal kanalchalari va yig'uvchi naylarni suvga o'tkazuvchanligi ortib, suv reabsorbsiyasi kuchayadi. ADG adenilatsiklaza fermentini faollab, ATF dan SAMF hosil bo'lishini ta'minlaydi. sAMF esa sAMF moyil proteinkinazani faollashtiradi. U esa hujayra membrana oqsillarini fosforillanishida qatnashib, uning suvga o'tkazuvchanligini oshiradi. Bundan tashqari ADG gialuronidaza fermentini faollashtirib, hujayralararo bo'shliqdagi gialuron kislotasini depolimerlaydi. Gialuron kislotasi dipolimerlanganda yig'uvchi naylarning devori g'ovak bo'lib, suvni o'tkazib yuboradi.

ADG ko'p ishlab chiqarilsa siydik hosil bo'lishi butunlay to'xtashi mumkin. Agar bu gormon ishlab chiqarilishi ozaysa, og'ir xastalik qandsiz diabet kasalligini keltirib chiqaradi. Nefronning distal kanalchalari va yig'uvchi naylari suvni o'tkazmay qo'yadi va juda ko'p suyuq siydik hosil bo'la boshlaydi. Kasallar bir-kecha kunduzda 25 l gacha siydik chiqarishi mumkin.

Aldosteron buyrak kanalchalarida natriy ioni reabsorbsiyasini, kaliy va vodorod ionlari sekretsiasini kuchaytiradi. Bir vaqtda suvning reabsorbsiyasi kuchayadi. Bu gormon proksimal kanalchalarda kalsiy va magniy reabsorbsiyasini kamaytiradi.

Natriuretik gormon (atriopeptid) siydik bilan natriy chiqishini kuchaytiradi.

Qalqonsimon old bezi gormoni-paratgormon kalsiy reabsorbsiyasini kuchaytiradi. Natijada qon plazmasida kalsiy miqdori ortadi, siydik bilan fosfatlar chiqishi kuchayadi. Proksimal kanalchada natriy va Na^+ reabsorbsiyasini tormozlab, Genle qovuzlog'ini yuqoriga ko'tariluvchi qismida magniy reabsorbsiyasini kuchaytiradi.

Kalsitonin kalsiy va fosfatlar reabsorbsiyasini tormozlaydi. Insulin – bu gormon ishlab chiqarilishi kamayganda gipoglikemiya, glukozuriya kuzatiladi. Siydikning osmotik bosimi ortadi va diurez kuchayadi.

Siydik chiqarish. Nefronda hosil bo'lgan ikkilamchi siydik yig'uvchi naylarga o'tib, undan buyrak jomchalariga tushadi. Jomchalarga ma'lum miqdordagi siydik yig'ilgandan so'ng, u yerdagi baroreseptorlarni ta'sirlaydi. So'ngra jomcha muskullari qisqarib siydik yo'llari ochiladi va siydik siydik pufagiga tushadi.

Siydik pufagi silliq muskullardan tashkil topgan bo'lib, siydik pufak bo'shlig'iga asta-sekin tushib, uni to'ldiradi, natijalauning devorlari cho'ziladi. Siydik pufagiga siydik tushayotganda bosim avvaliga uncha o'zgarmaydi, so'ng juda tez oshib ketadi. Siydik miqdori 250 ml ga yetganda, siydik pufagidagi mexanoreseptorlar ta'sirlanadi, tos nervini afferent tolalari orqali orqa miyaning 2–3–4 sakral bo'limiga boradi. Bu yerda siydik chiqarish markazi joylashgan. Efferent impulslari parasimpatik markazdan siydik pufagiga va siydik chiqaruv yo'llariga keladi. Natijada siydik pufagining silliq muskuli qisqaradi va siydik pufagi hamda siydik chiqaruv yo'li sfinkterlari bo'shashadi, siydik pufagidan siydik chiqadi va siydikdan xolis bo'ladi. Siydik pufagini asosiy ta'sirlovchisi bo'lib, undagi bosim ortishi emas, balkim uni devorlarining cho'zilishi hisoblanadi. Siydik pufagining siydik bilan to'lishi ham katta o'rin egallaydi. Tez to'lsa, ya'ni siydik hosil bo'lish kuchayganda impulslar hosil bo'lishi tezlashadi. Siydik chiqarishni spinal markaziga yuqorida joylashgan markazlar boshqaruvchisi bo'ladi: bosh miya yarim sharlari po'stlog'i va o'rta miya tormozlaydi, varoliyev ko'prigining oldingi qismini va gipotalamusning orqa qismi qo'zg'atadi. Bosh miya yarim sharlarining turg'un boshqaruv roli bolaning ikki yoshidan boshlab shakllanib bo'ladi.

Ter ajralishi. Ter bezlari ter chiqaradi (ter sekretsiyasi). Ter bezlari: 1) moddalar almashinuvi natijasida hosil bo'lgan parchalanish mahsulotlarini chiqarib tashlaydi; 2) termoregulyatsiyada ahamiyati bor, chunki badandan ter bug'lanishi issiqlik chiqarish omili hisoblanadi. 3) osmoregulyatsiyada, ya'ni suv va tuzlarni chiqarib tashlash yo'li bilan osmotik bosimni doim bir xil saqlashda ahamiyati bor.

Ter bezlari teri ostidagi qo'shuvchi to'qima kletchatkasida joylashgan, ular badanda bir tekis tarqalmagan. Ular qo'l-oyoq kaftida, qo'ltiqda ko'p bo'lib, 1 sm^2 terida 400–500 ter bezi bor.

Terning miqdori, tarkibi va xossalari. Terda aksari 0,7–2 % qattiq modda bor; shundan 0,4–1 % anorganik va 0,31 % organik birikmalardir. Terda mochevina (konsentratsiyasi 0,03–0,05 % ga teng), siydik kislotasi, ammiak, gippur kislotasi, indikan bo'ladi. Bulardan tashqari, terda azotsiz organik birikmalar ham bor. Masalan, qandli diabet bo'lgan bemorlarda ter bilan glukoz ham chiqadi.

Terning reaksiyasi salgina ishqoriy; badanda ter parchalanadi va undagi

yog'lardan uchuvchan yog' kislotlari hosil bo'ladi, shu sababli ter nordon bo'lib qoladi. Terda qattiq moddalar siydikdagiga nisbatan kam; terning solishtirma og'irligi 1,005–1,010, siydikniki esa odatda 1,012–1,020 ga teng.

Harorat qulay bo'lgan sharoitda sutkasiga o'rta hisob bilan 500 ml ter chiqib turadi. Shuncha ter bilan 2 g gach osh tuzi va 1 g gacha azot chiqib ketadi. Ter to'xtovsiz chiqib turadi, lekin badanga chiqishi bilan bug'lanib ketadi.

Ter va siydik tarkibi farq qilishiga qaramay, ba'zi kasalliklar sababli buyrakdan siydik chiqishi kamayganda ter bezlari buyrak funksiyasini bir qadar o'tay oladi. Bunday hollarda ter bezlari odatdagidan ikki-uch xissa ko'proq ter chiqaradi, bundan tashqari, terning tarkibi ham o'zgaradi – unda mochevina ko'payadi.

Turli sharoitda ter ajralishi. Badanning biror joyida yoki butun badanda ter ajralishini kuzatmoq uchun odatda ter bezlari sekretsiyasini kuchaytirishga harakat qilinadi.

Odamlarda ter ajralishini V.L. Minomning yod-kraxmal usulida tekshiriladi. Bu usulda teriga yodning spirtli eritmasi surtiladi. Spirt bug'lanib ketgach quruq, ozgina moy surtilgan teriga kraxmal sepiladi. Kraxmal quruq ekan, yod unga ta'sir etmaydi, biroq badan terlay boshlashi bilan kraxmal ter bilan ho'llanib, yod ta'sirida ko'k tusga kiradi.

Ter ajralishini tekshirish uchun terining elektr qarshiligini aniqlash usuli ham qo'llaniladi. Bu usul shunga asoslanganki, badan terlayotgan vaqtda terining elektr qarshiligi kamayadi va badan ter bilan qancha tez ho'l bo'lsa, terining elektr qarshiligi o'shancha ko'p kamayadi.

Tashqi muhit harorati yuqori bo'lgan sharoitda ter ajralishi kuchayadi. Tekshiriluvchi kishi havo harorati 50–60° bo'lgan maxsus kamerada 1,5 soat turganda 2,5 l ter ajralgan. Gavda haroratini oshiruvchi boshqa omillar ta'sirida ham ter ajralishi kuchayadi, masalan, jadal jismoniy ish vaqtida moddalar almashinuvi kuchayganidan, issiqlik ko'p hosil bo'ladi. Organizmga ko'p miqdorda suyuqlik kirgandan keyin ham ter ko'p ajraladi. Ayniqsa issiq ichimliklar ichilgandan so'ng ter ko'p chiqadi. Organizmda suv kamayganda, masalan, ich ketganda ter kam chiqadi. Organizmdagi suv muvozanatini boshqarib turishda ter bezlarining qatnashuvini shu omillar isbot etadi.

Ko'pincha ruhiy qo'zg'alish, emotsional holatlar – jahl chiqish, qo'rquv, og'riqda badandan ter chiqadi. «Qo'rqqanidan sovuq ter bosdi» degan ibora shu bilan tushuntiriladi (sovuq ter deyilishiga sabab shuki, ter chiqishi bilan bir vaqtda tomirlar torayadi, natijada teri qonni kam olib soviydi). Bosh miya katta yarim sharlari po'stlog'i ter ajratilishiga ta'sir ko'rsata olishi shundan ko'rinib turibdi.

Ter bezlarining innervatsiyasi va shu bezlar faoliyatining boshqarilishi. Ter bezlarining sekretor nervlari simpatik nervlardir.

Badanning har bir qismidagi ter bezlari orqa miyaning muayyan segmentidan innervatsiya oladi. Odamda ter bezlarini innervatsiyalovchi orqa miya simpatik yadrolarning joylashishi orqa miyaning turli qismlari jarohatlanganda o'rganilgan. Bosh, bo'yindagi va ko'krak qafasining yuqori qismidagi ter bezlarining sekretor nervlarining yadrolari orqa miyaning oxirgi bo'yin segmenti bilan 6-ko'krak segmenti

XIII SENSOR TIZIM

Sensor tizimning umumiy fiziologiyasi. Sensor tizim (I.P. Pavlov bo'yicha analizator) nerv tizimining bir qismi hisoblanib, u qabul qilishga ixtisoslashgan elementlar – sensor retseptorlar deyiladi, ular tashqi va ichki muhitdan ta'sirotlarni qabul qiluvchi, retseptorlardan olingan axborotni miyaga o'tkazuvchi nerv yo'llari va olingan axborotni qayta ishlovchi bosh miyadan iboratdir. Sensor tizim bosh miyaga axborotni yetkazib beradi. Har qanday sensor tizimning ishi turli ko'rinishda qabul qilingan ta'sirotlarni nerv impulslariga aylantirib, ularni neyronlar zanjiri orqali markaziy nerv tizimiga yetkazib berishdan iborat bo'ladi. Impulslar kelishi tufayli bosh miya katta yarim sharlari sezgilar, idroklar, tasavvurlar, ya'ni tashqi olam hissiy in'ikosining turli shakllari yuzaga chiqadi. Bosh miya yarim sharlariga kelgan axborotlar oddiy reflekslardan tortib, to insonning ruhiy faoliyati uchun zarurdir. Shuning uchun I.M. Sechenov «Bosh miya reflekslari» asarida «Psixik akt ongda tashqi hissiy qo'zg'alishdan tashqari hosil bo'la olmaydi» - deb yozgan edi.

I.P. Pavlov retseptorlarni – analizatorning periferik bo'g'ini, afferent neyronlar o'tkazuvchi yo'llar bo'limini tashkil etsa, katta yarim sharlar po'stlog'i analizatorlarning markaziy oxirlari deb hisoblanadi.

Sensor tizimning tekshirish usullari. Sensor tizimning elektrofiziologik, neyrokimyoviy, morfologik hamda asosan sog'lom va nosog'lom insonlarda qabul qilishning psixofiziologik analizi o'tkaziladi, bundan tashqari, sensor tizimni o'rganishda modellashtirish va protezlash usullari ham qo'llaniladi.

Modellashtirish – sensor tizimning biofizik va komputer modellaridir, hozircha eksperimental usullar bilan o'rganib bo'lmaydigan vazifalarni va xossalarni modellashtirish orqali o'rganiladi.

Protezlash – sensor tizim faoliyatini qanday darajada bilishimizni tekshiradi. Elektrofosfen ko'ruv protezlari bunga misol bo'la oladi.

Sensor tizim tuzilishining umumiy tarzlari. Hayvon va shu jumladan insonlarda sensor tizim quyidagi tarzlar asosida tuzilgan.

1. *Ko'p qatlamlilik* – sensor tizim ko'p qatlamdan iborat topgan nerv hujayralaridan tashkil topib, ularning birinchisi retseptorlar bilan bog' hosil qilsa, oxirgisi bosh miya katta yarim sharlaridagi neyronlar bilan bog'lanadilar. Sensor tizimning bu xossasi organizmning turli xildagi axborotlarga tezda javob berishini ta'minlaydi.

2. *Ko'p kanallik* – sensor tizim axborotni bir vaqtning o'zida juda ko'p kanal orqali (har bir kanalda o'n mingdan milliongacha nerv hujayralari bo'ladi) ular o'zaro bir-birlari bilan bog'langan bo'ladi. Sensor tizimdan bir-biriga bunday parallel joylashgan kanallarning bo'lishi, axborotlarni uzatish va qayta ishlashini aniq va atroflicha sintezini ta'minlaydi.

3. *Qo'shni qatlamlarda, elementlarning har xil bo'lishi «sensor voronkalari»* ni hosil qiladi. Ko'zning to'r pardasida 130 mln ga yaqin fotoretseptorlar mavjud, to'r pardaning ganglioz hujayralari qavatida esa 100 marotaba kam neyronlar topilgan

(torayuvchi voronka). Ko'ruv tizimining keyingi qismida esa «kengayuvchi voronka» kuzatiladi. Po'stloqning birlamchi ko'ruv qismida to'r pardaning ganglioz qavatiga nisbatan neyronlar soni ming marotaba ko'p.

4. Sensor tizimning vertikal va gorizontaal bo'yicha shakllanishi:

Sensor tizimning vertikal bo'yicha shakllanishining ma'nosi shundan iboratki, bir necha neyron qavatlari maxsus bo'limlarni hosil qiladi. Shunday qilib bunday bo'lim yirik morfofunksional tuzilma bo'lib hisoblanadi. Har bir bo'lim (masalan, hidlov piyozchasi, eshituv tizimning xoxlear yadrosi yoki tizzasimon tana) muayyan aniq bir vazifani amalga oshiradi.

Sensor tizimning gorizontaal bo'yicha shakllanishida retseptorlar va neyronlar orasidagi bog'lanish shu qavatlar ichida yuz beradi.

Sensor tizimning asosiy vazifalari. Sensor tizim quyidagi asosiy vazifalar yoki operatsiyalarni amalga oshiradi. 1) signallarni topish (aniqlash) 2) signallarni bir-biridan ajratish, 3) signallarni o'tkazish va o'zgartirish, 4) ma'lumotlarni kodga solish, 5) signallarning u yoki bu xossalarini detektorlash, 6) obrazni topish.

Signallarni topish. Bu hodisa maxsus hujayra-retseptorlarda ro'yobga chiqadi. Bu hujayralar fizik va kimyoviy shakldagi ta'sirotlarni nerv impulsiga aylantiradi.

Retseptorlarning sinflanishi. Amaliyotda retseptorlarning psixofiziologik sinflanishi muhim ahamiyatga ega bo'lib, ta'sirotlarga nisbatan sezish xarakteriga ko'ra: insonlarda ko'ruv eshituv, hid biluv, ta'm biluv retseptorlari, termo-proprio-vestibuloretseptorlar va og'riq retseptorlari tafovut etiladi. .

Retseptorlar ichki va tashqi retseptorlar deb ataluvchi ikkita katta guruhga ham bo'linadi. Ichki retseptorlar (interoretseptorlar) va tashqi (ekstraretseptorlar). Interaretseptorlarga vestibulo-va proprioretseptorlar (tayanch-harakat apparatini retseptorlari) hamma visseroretseptorlar (ichki organlar holatidan signal beruvchi) retseptorlar kiradi. Ekstraretseptorlarga esa eshituv, ko'ruv, hid biluv, ta'm biluv retseptorlari kiradi.

Retseptorlarning tashqi muhit bilan aloqasining xarakteriga ko'ra distant, ta'sirlovchi manbadan axborotni ma'lum masofadan qabul qilinadi. (Ko'ruv, eshituv va hid biluv) va kontakt, retseptorlar ta'sirlovchini bevosita ta'sirida qo'zg'aladi (tam biluv, taktil).

Ta'sirlovchilarning tabiatiga ko'ra: retseptorlar: fotoretseptorlar, mexanoretseptorlar va boshqalarga bo'linadi.

Barcha retseptorlar birlamchi – sezuvchi va ikkilamchi – sezuvchi retseptorlarga bo'linadi. Birlamchi sezuvchi retseptorlarga hid biluv, taktil va proprioretseptorlar kiradi. Ularning o'ziga xos tomoni shundan iboratki, ta'sirlovchi energiya nerv impulsiga sensor tizimning birinchi neyronida yuzaga chiqadi. Ikkilamchi sezuvchi retseptorlarga ta'm biluv, kuruv, eshituv, vestibulyar apparat kiradi. Ularda ta'sirlovchi bilan birinchi neyron o'rtasida maxsus retseptor hujayrasi bo'lib, impulsar generatsiya qilmaydi. Shunday qilib, birinchi neyron bevosita qo'zg'almasdan balki retseptor hujayrasi orqali qo'zg'aladi.

Retseptorlarning umumiy qo'zg'alish mexanizmlari. Retseptor hujayralarida tashqi muhitdan berilgan ta'sirotlar yangi retseptor signaliga aylanadi yoki sensor

signali transduksiyasi amalga oshiradi. Bu jarayon 3 bosqichni o'z ichiga oladi.

1. Hid taratuvchi molekula yoki ta'm biluv moddasi (hid biluv, ta'm bilud) yorug'lik (kurud) yoki mexanik ta'sirotlar bilan retseptorlar hujayra membranasida joylashgan oqsil molekulasida bilan o'zaro aloqasi yuzaga chiqadi.

2. Retseptor hujayralarida sensor signallarning hosil bo'lishi va uning uzatilishiga bog'liq bo'lgan jarayonlar ro'y beradi.

3. Retseptor membranasida joylashgan ion kanallari ochilish va ular orqali ion tok oqimi o'ta boshlaydi. Bu o'z navbatida retseptor hujayra membranasini depolyarizatsiyaga uchratadi (retseptor potentsiali deb ataluvchi potentsial yuzaga chiqadi).

Birlamchi sezuvchi retseptorlarda bu potentsial membranani o'ta sezuvchan qismlarga ta'sir etib, harakat potentsialni generatsiyasini yuzaga chiqaradi – (elektr nerv impulslari). Ikkilamchi-sezuvchi retseptorlarda, retseptor hujayralarning presinaptik membranasidan mediatorlar ajratilishini yuzaga chiqaradi. Mediator (masalan, atsetilxolin) birinchi neyronni postsinaptik membranasidagi qutblanishni o'zgarishiga olib keladi (postsinaptik potentsial generatsiyasi yuzaga chiqadi) sensor tizimning birinchi neyronida hosil bo'lgan postsinaptik potentsial generator potentsial deb ataladi.

Sensor tizimni absolyut sezgirliги bo'sag'a reaksiyasi bilan o'lchanadi. Sezgirlik va bo'sag'a bular xarakteriga ko'ra bir-biriga qarama-qarshi tushunchalardir: bo'sag'a qancha yuqori bo'lsa, sezgirlik shuncha past yoki aksincha.

Retseptor elementlarini adekvat ta'sirlovchilarga (odatda, ularga evolyutsion moslashgan) sezuvchanligi juda yuqori. Masalan, hid biluv retseptori, hid taratuvchi bitta molekula ta'sirida ham – hid bilish ro'yobga chiqadi. Eshituv retseptorlarning sezuvchanligi ham me'yorida: agar u juda yuqori bo'lganida edi, biz qulog'imiz ostida doimo shovqin eshitgan bo'lardik.

Signallarni bir-biridan ajratish. Sensor tizimning o'ziga xos xususiyati shundan iboratki, bir vaqtda yoki ketma-ket berilayotgan turli ta'sirotlarni bir-biridan ajrata oladi. Signallarni bir-biridan ajratish retseptorlardan boshlanadi va bu jarayonda sensor tizimning barcha neyronlari ishtirok etadi. Ta'sirotning o'sishi sezilarli darajada bo'lishi uchun u ilgari ta'sirotidan muayyan qismgacha ortiqroq bo'lishi kerak degan qonunni 1834 yilda E. Veber ta'riflab berdi. Veber o'z tajribalarida qo'l terisiga muayyan vaznli yuk qo'ydi. Ilgari ta'sir etgan yukning vaznidan muayyan miqdorda ortiq bo'lgan qo'shimcha yuk qo'yilgandagina bosim sezgisi kuchayadi. Masalan, odam qo'l terisini 100 g vaznli qadoq tosh bosib tursa, shu bosim sezgisini kuchaytirish uchun 3 g vaznli qadoq tosh qo'shish kerak. Terini 200 g vaznli qadoq tosh bosayotgan bo'lsa, bosim oshganligining minimal sezgisi kelib chiqishi uchun 6 g vaznli qadoq tosh qo'shish kerak, teriga 600 g vaznli qadoq tosh ta'sir etayotgan bo'lsa, 18 g yuk qo'shiladi. Veber aniqlagan bog'lanishni quyidagi tenglama bilan ifodalash mumkin:

$$\frac{DJ}{J} = K$$

bu yerda: J – ta'sir, DJ – ta'sirning o'sishi, K – doimiy miqdor.

G. Fexren sezgi ta'sir kuchiga bog'liq ekanligini qo'shimcha tekshirib va olingan ma'lumotlarni matematik tahlil qilib, Veber qonunini bir oz boshqacharoq ifodalaydigan ushbu formulani chiqardi:

$$E = \alpha \cdot \log J + b$$

bu yerda: E – sezgi miqdori, J – ta'sir miqdori, a va b doimiy miqdorlar. Shunday qilib, Fexner formulasiga muvofiq, sezgi ta'sirov kuchining logarifmiga proporsional ravishda olib boradi.

Signallarni o'tkazish va o'zgartirish. Sensor tizimda signallarni o'zgartirish va o'tkazish jarayonlari bosh miyani oliy bo'limlariga shunday muhim axborotni olib boradiki, u yerda tez va aniq axborotning tahlili amalga oshadi. Signallarni o'zgartirish shartli ravishda ikki turga bo'linadi: fazoviy va vaqtga nisbatan. Fazoviy o'zgartirishlar ichida signallarning turli qismlarini bir biriga nisbatan o'zgarishi muhim o'rin tutadi. Ko'ruv va somatosensor tizimni po'stloq bo'limida, signallarning miqyosi yoki nisbatini o'zgartirish ko'proq uchraydi. Masalan, to'rpardada o'zgina joyni egallagan markaziy chuqurcha miya po'stlog'idagi ko'ruv sohasiga to'rpardaning ancha katta bo'lgan chet qismidan ko'proq joyga impulslar yetkazadi. Axborotni vaqtga nisbatan o'zgartirilishi retseptorlarning uyg'un ritmdagi tonik impulsatsiyasini bosqichli, dastalangan impulsatsiyaga aylantirishdan iborat bo'ladi. Keragidan ortiq axborotlarni chegaralash va muhimini ajratib o'tkazish axborotlar o'zgartirilishining yana bir turidir. Bunga torayuvchi voronkada ikkinchi darajadagi axborotlarni ajrata boshlanishi misol bo'lishi mumkin. Katta retseptiv sohadan yuzaga chiqadigan va uzoq vaqt davom etadigan impulsni ham uzluksiz ravishda sensor markazga o'tkazish shart emas. Masalan, taktil retseptorlar og'ir kiyim kiyganda va yechilganda kuchli qo'zg'aladi va rag'bat ta'siri boshlanishi va tugashi to'g'risida axborot beradi. Bu xildagi miyaga o'tkazuvchi axborot hajmini kamaytirish boshqa sensor tizimlarida ham uchraydi.

Ikkinchi darajadagi axborotlarni sensor tizimining periferik va o'tkazuvchi qismlarida tahlil qilib, yuqori markazlarga o'tkazmasligi bu markazlarni ortiqcha ishdan halos qiladi.

Axborotlarni kodlash. Retseptorlar berilayotgan turli ko'rinishdagi ta'sirotlarni sensor tizimning po'stloq markazi qabul qilib olishi uchun uni miyaga mukammal va «tushunarli» bo'lgan nerv impulsiga aylantirishi kerak. *Kodlash* deb axborotlarni ma'lum qoidalarga asosanib o'zgartirilishi, ya'ni shartli shaklga aylantirilishi tushuniladi. Ta'sirotlarni kodlashda, eng avvalo, rag'batning bor-yoqligi belgilanishi kerak. Bu vazifani odamda analizatorlarning po'stloq osti qismidagi on-va off-neyronlari bajaradi. Masalan, ko'ruv analizatorlarida yorug'lik paydo bo'lishini (on-neyronlar) va yorug'lik yo'qolishini (off-neyronlar) qayd qiladigan yoki yorug'lik paydo bo'lganida va yo'qolganida qo'zg'aladigan on-, off neyronlar bor. Kodlash jarayonida faqat retseptorlar emas, balki sensor tizim zanjirining keyingi halqalari ham ishtirok etadi.

Tashqi ta'sirotlarni saralash va kodlash birinchi galda, retseptorlarning tuzilish xususiyatlarini, ularning ma'lum rag'batni qabul qilishga ixtisoslashganligini

ta'minlaydi. Masalan, nurni qabul qilishga moslashgan ko'ruv analizatori tovushga nisbatan befarq.

Shunday bo'lsa ham, barcha neyronlarning harakat potentsiallari deyarli bir xil bo'lsa, qanday qilib markazlar turli tabiatli ta'sirotlarning farqini bir-biridan ajratadi, degan savol tug'ilishi tayin. Ma'lumki, tabiati bir bo'lgan ta'sirlovchilarni qabul qiladigan retseptorlarda ham o'ziga xos farq bor. Demak, sensor tizim ta'sirlarning turli belgilarini tahlil qilishda bir xil retseptorlardan emas, balki bir necha xil retseptorlardan markazga kelgan axborotlar inobatga olinadi.

Kodlashning keng tarqalgan muhim usuli impuls'larni boylamlar shaklida vujudga keltirish va har qaysi boylamda impuls'lari soni va joylashish tartibini o'zgartirishdan iborat. Bunday kodlash ta'sirlovchi xossalari to'g'risidagi axborotni boylamdagi impuls'lari soniga, boylamlar oralig'idagi masofaga, impuls'larni boylamning bosh qismida, o'rtasida yoki oxirida zichroq bo'lishiga bog'lab sensor markazga yetkazilishini ta'minlaydi.

Signallarni detektorlash. Hozirgi zamon aloqa tizimlari axborotlar ma'lum manzilga uzatilishidan avval kodga solinadi, manzilga yetganida esa koddan chiqariladi. Masalan, telefon go'shagidagi mikrofoniga aytilgan gap kodlanib elektr impuls'larga aylanadi, simning narigi uchida impuls'lari dekodlanib, asli holiga-tovush to'liqlaridan iborat nutqqa aylantiradi.

Sensor tizimlarda dekodlash, masalan, tovush retseptorlardan impuls shaklida markazga yetib kelganda yana tovushga aylanmaydi. Bu tizimlarda detektorlanish sodir bo'ladi, ya'ni ta'sirlovchining ayrim belgilari tahlil qilinadi va ularning biologik ahamiyati baholanadi. Bu tahlilni maxsus ixtisoslashgan detektor neyronlar bajaradi.

Obrazni tanish. Bu sensor tizimning oxirgi va o'ta murakkab operatsiyasidir. Bu jarayon obrazning sinflanishi bilan davom etib, uni oldin uchratgan va tanish bo'lgan obyektlarning qaysi biriga mansubligini aniqlashdan iboratdir. Sensor tizimning oliy bo'limi, neyron-detektorlardan qabul qilingan ta'sirlardan «obraz» ni yaratadi va xotirada saqlanayotgan boshqa obrazlar bilan solishtiradi.

Obrazni tanish, organizmning qaysi obyekt yoki vaziyat bilan uchrashgani to'g'risida xulosa qilish bilan tugaydi, ya'ni oldimizda kim yoki nima turganini, kimning ovozi eshitayotganimizni, qanday hid yoki ta'm sezayotganimizni idrok etish imkoniyatini yaratib beradi.

Obrazni tanish signalning o'zgarishiga bog'liq bo'lmagan holda ro'y beradi. Masalan, ko'ruv maydonida predmetni qanday yoritilganligi, rangi, o'lchami, joylashuvi turlicha bo'lishiga qaramasdan ishonchli tarzda obrazni taniy olamiz.

Sensor tizimda axborotlarni qayta ishlash mexanizmlari. Sensor tizimda axborotlarni qayta ishlashida qo'zg'atuvchi va tormozlovchi neyronlar orasidagi o'zaro bog'lanish jarayonlari yotadi. Qo'zg'atuvchi o'zaro bog'lanish jarayoni negizida shu narsa yotadiki, markazga intiluvchi har bir akson yuqorida joylashgan sensor tizimni bir necha neyronlari bilan aloqa hosil qiladi, bularning har biri oldingi qavatdagi hujayralardan bir nechtasidan signal oladi.

Bir neyronga signallarni olib keluvchi retseptorlar majmuasiga *retseptor maydoni* deb ataladi.

Reseptiv maydon qo'shni neyronlar tomonidan qisman berkiladi. Sensor tizimdagi bunday bog'lanish nerv turi degan tuzilmani hosil qiladi. Bunday tur yordamida sensor tizimni kuchsiz signallarga ham sezuvchanligi ortadi, bundan tashqari o'zgaruvchan tashqi muhitga moslashuvini ta'minlaydi.

Sensor tizim tormozlovchi axborotlarni qayta ishlashida odatda, har bir qo'zg'atuvchi sensor neyron tormozlovchi interneyronni faollashtiradi. Interneuron o'z navbatida eng qo'zg'algan elementning impulsatsiyasini bo'g'ib qo'yadi (ketma - ket yoki qaytar tormozlanish) yoki shu qavatdagi qo'shnisini tormozlaydi (yon yoki lateral tormozlanish). Bu tormozlanishning kuchi qanchalik katta bo'lsa, unga yaqin qo'shni hujayralarga nisbatan shunchalik birinchi element qo'zg'alganligi yuqori bo'ladi.

Sensor tizimning moslashishi (adaptatsiyasi). Sensor tizim organizm ehtiyojiga hamda tashqi muhit sharoiti o'zgarishiga qarab o'zining xususiyatlarini o'zgartira oladi. *Sensor adaptatsiya* - bu sensor tizimning umumiy xossasi bo'lib, uzoq vaqt mobaynida berilgan ta'sirotlarga moslashishi tushuniladi. Adaptatsiya-sensor tizimni absolyut sezuvchanligining kamayishi va differensial sezuvchanligining ortishi bilan namoyon bo'ladi. Subyektiv olib qaralganda, doimiy berilayotgan ta'sirotga moslashishi yotadi (masalan, odatiy kiyimlarni teriga berayotgan doimiy bosimini sezmaymiz).

Moslanish jarayonlari retseptorlardan boshlanib, asta-sekin sensor tizimning barcha neyronlarini qamrab oladi. Vestibulo- va propretoretseptorlarda moslashish jarayoni juda kuchsiz namoyon bo'ladi.

Ushbu jarayonning rivojlanish tezligiga ko'ra barcha retseptorlar tez va sekin moslashuvchi retseptorlarga bo'linadi. Tez moslashuvchi retseptorlarda moslashish yuz bergandan so'ng ta'sirlovchi to'g'risidagi axborotlarni bosh miyaga umuman jo'natmaydi, sekin moslashuvchi retseptorlardan esa axborot kuchsizlangan ko'rinishda uzatilib turiladi.

Doimiy ta'sirlovchi ta'siri tugashi bilanoq sensor tizimning absolyut sezuvchanligi qayta tiklanadi.

Sensor moslashishda sensor tizimning afferent idorasi muhim ahamiyat kasb etadi. Efferent idora etish yuqori bo'limlarni past bo'limlarga ta'sir etishi bilan namoyon bo'ladi. Sensor tizim holati retikulyar formatsiya tomonidan ham nazorat qilinadi. Sensor tizimda efferent ta'sirlar asosan tormozlovchi xarakterga ega bo'lib, bu o'z navbatida ularning sezuvchanligini kamayishiga olib keladi, hamda afferent signallar oqimini ham kamaytiradi. Retseptorlarga yoki sensor tizimning biror qavatiga keluvchi efferent neyronlarning umumiy soni odatda, shu qavatga kelayotgan afferent neyronlarning umumiy sonidan ko'p marotaba ozdir. Bu sensor tizim afferent nazorat bilan ta'minlangani holda uning tarqoq va keng tarmoqli harakterini ham ko'rsatib beradi.

Sensor tizimlarning o'zaro aloqasi. Sensor tizimlarning o'zaro aloqasi spinal, retikulyar, talamik va po'stloq darajasida yuzaga chiqadi. Ayniqsa signallar integratsiyasi retikulyar formatsiyada ro'y beradi. Bosh miya po'stlog'ida oliy

tartibli signallar integratsiyasi amalga oshiriladi. Po'stloq neyronlarini ko'plab nospetsifik va sensor tizimlar bilan bo'lgan aloqasi har xil kombinatsiyalangan signallarga javob bera olish imkonini tug'diradi. Ayniqsa bu xususiyat miya katta yarim sharlari assotsiativ bo'limidagi nerv hujayralarida yaqqol namoyon bo'ladi. Ular yuqori plastiklik xossasiga ega bo'lib, bu narsa doimo yangi obrazlarni tanishida yordam beradi.

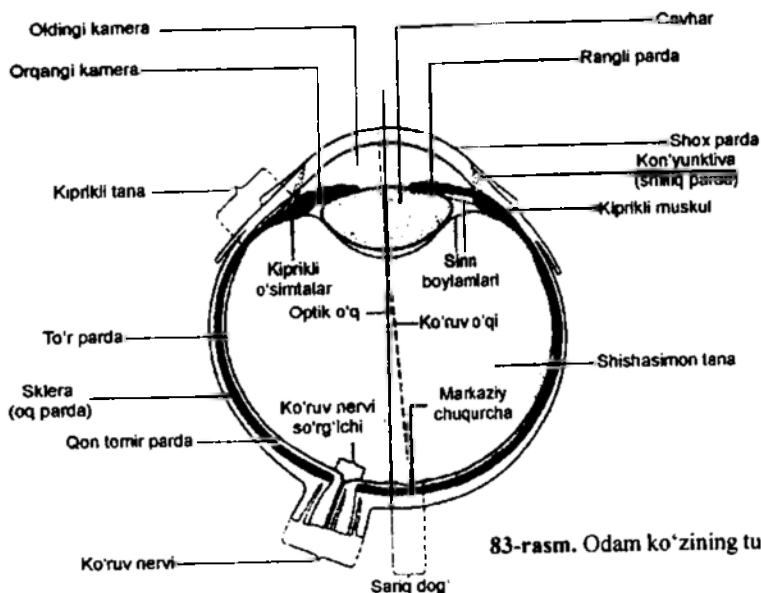
Bosh miya po'stlog'idagi sensoraro (kross-modal) o'zaro aloqa «dunyo karta»-sining shakllanishida muhim ahamiyat kasb etadi.

Sensor tizimning xususiy fiziologiyasi

Ko'ruv tizimi (analizatori). Ko'ruv sensor tizimi boshqa analizatorlar orasida muhim ahamiyat kasb etadi. Chunki bu tizim miyaga tashqi muhitdan tushgan axborotlarning 90% ini yetkazadi. *Ko'rish* – ko'p bo'g'inli jarayon bo'lib, ko'ruv obrazining shakllanishi va aks ettirilgan nurlarni to'r pardaga aniq proyeksiyalashdan boshlanadi va analizatorning po'stloq markazida ko'ruv doirasida qanday jism borligi to'g'risida xulosa chiqarish bilan tugaydi.

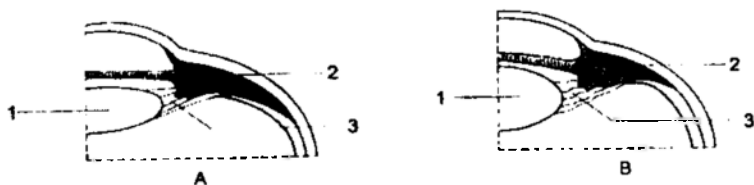
Ko'zning optik tizimi tuzilishi va funksiyasi. Ko'z olmasi sharsimon shaklga ega bo'lib, chap va o'ng, past va tepada harakat qiluvchi jismlarni ko'rish uchun ko'zni turli tomonlarga harakatlanishini ta'minlaydi. Ko'zga kiradigan yorug'lik nurlari to'r pardaga tushishdan oldin nur sindiruvchi bir necha yuzalar - shox parda, gavhar va shishasimon tananing oldingi va orqa yuzalaridan o'tadi. Nurlarning bosib o'tgan yo'li shox parda, gavhar va shishasimon tana yuzasining nur sindirish ko'rsatkichlariga va egrilik radiusiga bog'liq. Ko'z optik tizimining nur sindiruvchi kuchi dioptriya bilan ifodalanadi. (D) Bir dioptriya (D)-fokus masofasi 100 sm bo'lgan linzaning nur sindiruvchi kuchidir. Nur sindiruvchi kuch oshganda fokus masofasi kamayadi. Fokus masofasi 50 sm bo'lganda linzaning nur sindiruvchi kuchi 2 D ga, fokus masofasi 25 sm bo'lganda nur sindiruvchi kuch 4 D ga teng va hokazo.

Ko'zning optik tizimida shox parda, gavhar va shishasimon tananing oldingi va orqa yuzasi har qaysi nurni turlicha sindiradi. Agar bu nur sinishlarining barchasi e'tiborga olinsa, ko'zning optik tizimini talqin qilish juda murakkablashib ketadi. Shuni e'tiborga olib masalani soddalashtirish uchun nurlar ko'zning optik tizimidan o'tish jarayomida bir marta sinadi, deb faraz qilinadi. Ko'zning optik tizimi narsalarning kichraygan va teskari aniq tasvirini to'r pardada hosil qiladi. Uzoqdagi narsalarga qaralganda ko'z optik tizimining nur sindirish kuchi 59 dioptriya atrofida, yaqindagi narsalarga qaralganda 70,5 dioptriya teng bo'ladi. Buning sababi shuki, uzoqdagi narsalardan kelayotgan nurlar ko'zga parallel tushadi va ularni to'r pardaga fokuslash uchun kuchli sindirish zaruriyati bo'lmaydi. Yaqin masofadagi jismdan ko'zga tarqoq nurlar tushadi. Ularni to'r pardaga fokuslash uchun kuchli sindirish kerak. Bu narsaga gavharning qabariqligini oshirish yo'li bilan erishiladi.



83-rasm. Odam ko'zining tuzilishi.

Akkomodatsiya. Narsani ravshan ko'rish uchun uning har bir nuqtasidan keluvchi nurlar to'r pardada bir nuqtaga yigilishi, ya'ni fokuslanishi kerak. Uzoqqa qaralsa, yaqindagi narsalar ravshan ko'rinmay, chaplashib ketadi. Buning sababi shundaki, yaqin nuqtalardan keluvchi nurlar to'r parda orqasida to'planadi, to'r pardada esa yorug'likni sochish doiralari hosil bo'ladi. Ko'zdan turlicha masofadagi narsalarni bir vaqtda bir xil ravshan ko'rish mumkin emas. To'r pardadan yetarlicha uzoqdagi kitobni doka to'r orqali o'qishga ishonish qiyin emas. To'r pardadan turlicha masofada joylashgan narsalarni ravshan ko'rishga ko'zning moslashuvi **akkomodatsiya** deb ataladi. Gavhar egriligining, binobarin, nur sindirish ko'rsatkichining o'zgarishi yo'li bilan akkomodatsiya yuzaga chiqadi. Yaqindagi narsalarga qaralganda gavhar qabariqroq bo'lib qoladi, shunga ko'ra taraluvchi nurlar bir nuqtada uchrashadi.



84-rasm. Ko'zning akkomodatsiya mexanizmi. A-tinch holat:

1-gavhar yassi holatda; 2-siliar muskul (bo'shashgan); 3-Sinn boylami (qisqargan).
B-zo'riqqan holat: 1-gavhar qabariq holatda; 2-siliar muskul (qisqargan); 3-Sinn boylami (bo'shashgan).

Akkomodatsiya mexanizmi. Gavharning qabariqligini o'zgartiradigan kipriksimon muskullarning qisqarishi ko'zning akkomodatsiya mexanizmidagi muhim ahamiyat kasb etishini G. Gelmgols ko'rsatib berdi. Gavhar kapsulaga o'ralgan, bu kapsula chetlari esa kipriksimon tana (*corpus ciliare*)ga yopishuvchi Sinn boylamining tolalariga o'tadi. Sinn boylamlari hamisha tarang turadi va ularning tarangligi gavharni qisib yassilaydi. Kipriksimon tanada silliq muskul tolalari bo'lib, bu tolalar qisqarganda Sinn boylamlari silqillab qoladi, natijada gavharni kamroq qisadi. Shundan ma'lumki, kipriksimon muskullar akkomodatsion muskullardir. Ularni harakatlantiruvchi nervning parasimpatik tolalari idora etadi. Ko'zga atropin tomizilganda bu muskulga qo'zg'alish o'tmay qoladi, natijada ko'z yaqindagi narsalarni ko'rishga moslasha olmaydi. Aksincha, parasimpatomimetik moddalar-pilakarpin va ezerin kabilar muskulning qisqarishini chaqiradi. Yoshlarning normal ko'zi uchun ravshan ko'rish uzoq nuqtasi cheksizdir. Ular uzoqdagi narsalarni akkomodatsiyaga zo'r bermasdan ko'raveradi. Ravshan ko'rishning eng yaqin nuqtasi ko'zdan 10 sm masofada bo'ladi. 10 sm dan yaqinroq turgan narsalarni 20 yashar odam hatto kipriksimon muskulni maksimal qisqartirganda ham ravshan ko'ra olmaydi.

Qarilik davrida uzoqdan ko'rish. Odamning yoshi ulg'aygan sayin akkomodatsiya kuchi kamayib boradi, chunki odam keksaygan sayin gavhar elastikligi kamayadi va Sinn boylamlari bo'shashganda gavhar qavariqligi yo'zgarmaydi yoki salgina oshadi. Bu holat qarilikdagi uzoqdan ko'rish yoki *presbiopiya* deb ataladi. Shuning uchun keksaygan kishilar kitob o'qiyotganda uni ko'zlaridan uzoqroq ushlaydilar.

Ko'z refraksiyasining anomaliyalari.

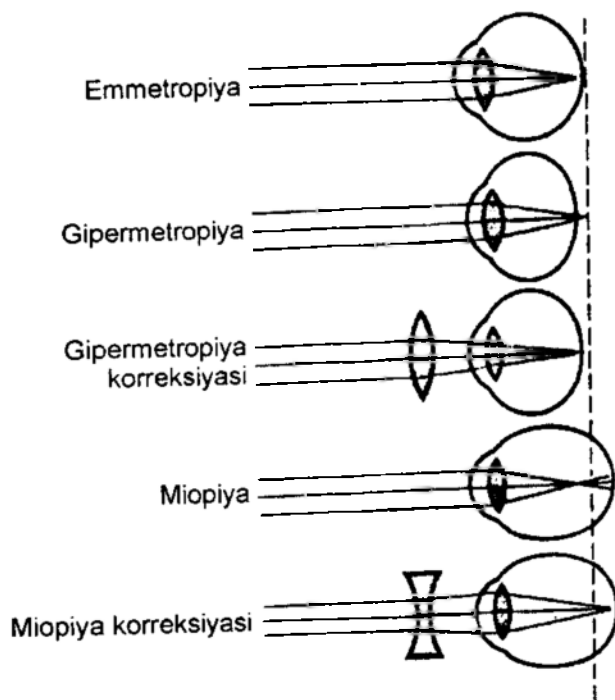
Ko'zning asosan ikkita refraksiya anomaliyalari tafovut etiladi: yaqindan ko'rish-*miopiya* va uzoqdan ko'rish-*gipermetropiya*. Bu anomaliyalar odatda nur sindiruvchi muhitlarning kamchiligiga bog'liq bo'lmay, ko'z soqqasining anomal uzunligidan kelib chiqadi.

Ko'zda normal refraksiya (A), yaqindan ko'rish (B), uzoqdan ko'rish (G), yaqindan ko'rish (B) va uzoqdan ko'rishning (D) korreksiyasi.

Yaqindan ko'rish. Ko'zning bo'ylama o'qi haddan tashqari uzun bo'lsa, asosiy fokus to'r pardada emas, uning oldida shishasimon tanada bo'ladi. Bunday ko'z yaqindan ko'ruvchi – *miopik* ko'z deb ataladi. Yaqindan ko'ruvchi kishida ravshan ko'rishning uzoq nuqtasi cheksizlikdan oxirgi va anchagina yaqin masofaga keladi. Yaqindan ko'ruvchi kishi uzoqni ravshan ko'rish uchun botiq ko'zoynak taqishi kerak. Botiq ko'zoynak gavharning nur sindiruvchi kuchini kamaytiradi va tasvimi to'r pardaga tushiradi.

Uzoqdan ko'rish. Uzoqdan ko'ruvchi ko'zning bo'ylama o'qi kalta, shu sababli uzoqdagi narsalardan kelayotgan parallel nurlar to'r parda orqasida to'planadi. To'r pardada esa yorug' sochish doirasi vujudga keladi, ya'ni narsa tasviri noaniq, yoyilib tushadi. Refraksiyaning bu kamchiligini bartaraf qilish uchun akkomodatsiyaga zo'r berish ya'ni, gavhar qabariqligini oshirish zarur. Shu sababli uzoqdan ko'ruvchi kishi faqat yaqinga qaraganda emas, balki uzoqqa qaraganda

ham akkomodatsion muskullarga zo'r beradi. Uzoqdan ko'rishni bartaraf qilish uchun odamlar ikki tomoni qabariq ko'zoynak taqishadi. Gipermetropiyaning qarilik davridagi uzoqdan ko'rishga aralashtirmaslik kerak.

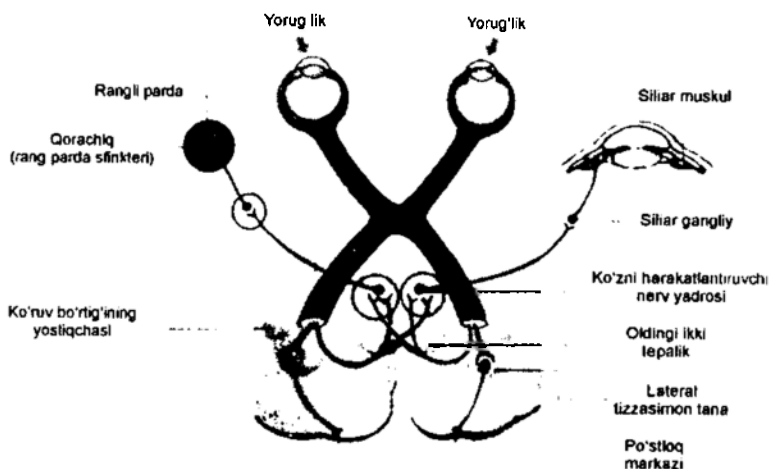


85-rasm. Ko'zning nur sindiruvchi qismidan nurning o'tish chizmasi.

Astigmatizm. Turli yo'nalishlarda (masalan, gorizontaal va vertikal meridianlar bo'yicha) nurlarning turlicha sinishi astigmatizm deb yuritiladi. Astigmatizmi ham refraksiya anomaliyalariga qo'shmoq maqsadga muvofiq bo'ladi. Barcha yoshdagi kishilarni bir qadar astigmatik hisoblanadi, shuning uchun astigmatizmi optik sistema bo'lgan ko'z tuzilishining takomillashmaganligiga yo'ymoq kerak.

Astigmatizmning asosiy sababi, ko'zning shox pardasi tom ma'nodagi sferik yuzaga ega emasligida bo'lib, shox pardaning turli yo'nalishlardagi egrilik radiusi turlicha.

Astigmatizmning kuchli darajalari silindrik yuzaga o'xshab ketadi, natijada to'r pardadagi tasvir buziladi.



86-rasm. Ko'ruv yo'llari

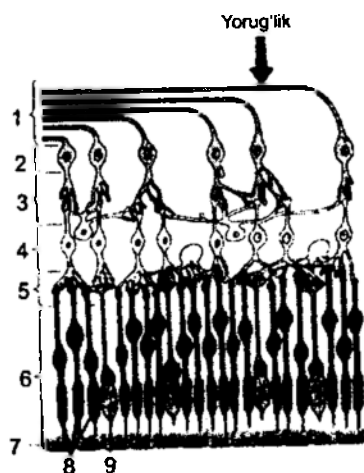
(ko'ruv yo'llarining qorachiq va ukkomodatsiya jarayonlariga bog'liqligi).

Qorachiq va qorachiq refleksi. Ko'z ichiga tushadigan hamma yorug'lik nurlarini rangdor parda markazidagi teshik o'tkazadi, shu teshik *qorachiq* deb ataladi. Qorachiq faqat markaziy nurlarni o'tkazadi va sferik abberatsiyani bartaraf qilib, to'r pardaga narsalarning ravshan tasviri tushishiga yordam beradi. Agar ko'zni qisib, yorug'lik nurlarini tushishiga to'sqinlik qilinsa, keyin ko'z ochilganda qorachiq kengayganini ko'ramiz («qorachiq refleksi»). Rangdor pardaning muskullari qorachiq kattaligini o'zgartirishi orqali ko'zga tushayotgan yorug'lik oqimini idora etadi.

Oddiy sharoitda yosh odamda ko'z qorachiq'ining diametri 1,8 mm dan 7,5 mm gacha bo'ladi. Juda yorug' joyda qorachiq diametri minimal bo'ladi 1,8 mm. Kunduzgi o'rtacha yorug' joyda qorachiq diametri 2,4 mm ni tashkil qilsa, qorong'ulikda esa qorachiq maksimal 7,5 mm gacha kengayadi. Rangdor pardada qorachiq kattaligini o'zgartiradigan muskullar bor, bulardan bir turi – halqasimon muskullar (m. sphincter iridis) ko'zni harakatlantiruvchi nervning parasimpatik tolalarini idora qiladi, ikkinchisi esa radial muskullar (m. dilatator iridis) simpatik nerv tolalarini idora qiladi. Halqasimon muskullar qisqarganda qorachiq torayadi, radial muskullar qisqarganda esa, qorachiq kengayadi. Shunga ko'ra, atsetilxolin va ezerin qorachiqni toraytiradi, adrenalina esa qorachiqni kengaytiradi. Bundan tashqari, qorachiq inson qo'rqqanida, g'azablanganida, kuchli og'riq sezganda va gipoksiyada ham kengayadi. Qorachiqning kengayishi – bir qator patologik holatlarda muhim diagnostik simptom hisoblanadi. Masalan, og'riqdan kelib chiquvchi karaxtlik, gipoksiya va hokazo. Sog'lom odamning ikkala ko'z qorachiq'i bir xilda kengaygan yoki toraygan bo'ladi. Bir ko'zga yorug'lik tushirilsa, ikkinchi ko'z qorachiq'i ham torayadi; bunday reaksiya hamjihatlik reaksiyasi deb ataladi.

Ba'zi patologik holatlarda ikkala ko'z qorachilari katta-kichik bo'ladi (anizokoriya). Bir tomondagi simpatik nervning zararlanishi natijasida qorachiq torayadi (mioz) va ayni vaqtda ko'z yorig'i ham toraysa (Gorner simptomi) N. oculomotoriusning falaj bo'lishi natijasida bir ko'z qorachig'i kengayishi mumkin (midriaz).

To'r pardaning tuzilishi va funksiyalari. To'r parda ko'zning yorug'likni sezuvchi ichki qavati hisoblanadi. U murakkab ko'pqavatli tuzilishga ega. Bu yerda o'zining funksional ahamiyatiga ko'ra ikki xil: ikkilamchi-sezuvchi fotoretseptorlar (tayoqchalar va kolbachalar) va bir necha nerv hujayralari mavjud. Fotoretseptorlarni qo'zg'alashi to'r pardani birinchi neyron hujayrasini qo'zg'atadi (bipolyar neyron). Bipolyar neyronlarning faollashuvi, o'z navbatida impulsning potentsial osti ko'ruv markazlariga yetkazib beruvchi ganglioz hujayralarni faollashtiradi. To'r pardada bu hujayralardan tashqari axborotlarni uzatishda va qayta ishlash jarayonida gorizontal va amakrin hujayralar ham ishtirok etadi. Yuqorida sanab o'tilgan barcha neyronlar va ularning o'simalari birgalikda ko'zning nerv apparatini hosil qiladi, ular nafaqat axborotlarni markazda uzatishda, balki analiz va qayta ishlash jarayonlarida ham ishtirok etadi. Shuning uchun u markaziy nerv tizimining go'yoki periferiyaga chiqarib qo'yilgan bir qismi bo'lib hisoblanadi. Ko'ruv nervining ko'z soqqasidan chiqqan joyi, ya'ni ko'ruv nervining so'rg'ichida fotoretseptorlar mutlaqo yo'qligi sababli bu joy yorug'likni sezmaydi, shuning uchun u ko'r dog' deb ataladi.



87-rasm. To'r pardaning tuzilishi:
1 – ko'z nervi tolalari; 2 – ganglioz hujayralar; 3 – ichki sinaptik qavat; 4 – bipolyar hujayralar; 5 – tashqi sinaptik qavat; 6 – retseptor hujayralar; 7 – pigment hujayralar; 8 – tayoqchalar; 9 – ko'zachalar.

Ko'r dog' borligiga Mariott tajribasi yordamida ishonish mumkin.

Pigment qavat. Bu qavat bir qator epiteliyal hujayralardan tashkil topgan bo'lib, o'z ichida juda ko'p miqdorda hujayra ichi organellarini ushlaydi. Melanosomalar, bu qavatga qora rang berib turadi. Bu pigment ekranlovchi pigment ham deb yuritiladi, unga tushgan yorug'likni yutadi, bu holat yorug'lik sochilishining oldini oladi va shu tufayli narsalardan kelayotgan yorug'likning fokuslanishi aniq bo'ladi.

Bu pigment epitelial hujayralarning juda ko'plab o'simtari bo'lib, bu o'simtalar kolbacha va tayoqchalarning tashqi qismlarini jips o'rab oladi. Pigment epitelial hujayralar bundan tashqari boshqa muhim vazifalarni ham bajaradi, shu jumladan, ko'ruv pigmentining resintezida, fagotsitozda, kolbacha va tayoqcha qoldiqlarini hazm qilishda ishtirok etadi. Boshqacha aytganda, ko'ruv hujayralarini doimiy tarzda yangilanib turishini ta'minlaydi. Yana shuni aytib o'tish kerakki, pigment epitelial hujayralar bilan fotoretseptorlar orasidagi aloqa juda kuchsiz bo'ladi.

Aynan shu joydan to'r pardaning ko'chishi ko'zni juda havfli kasalligi ko'p hollarda uchraydi.

To'r pardaning ko'chishida ko'rishning yomonlashuvi faqat tasvir fokuslanishi-ning buzilishi bilan bog'liq bo'lib qolmay, balki retseptorlar degeneratsiyaga ham uchraydi va retseptorlarda jiddiy metabolitik o'zgarishlar ro'y beradi.

Fotoretseptorlar. Pigment qavatning ichki yuzasiga fotoretseptorlar qavati tegib turadi: bular kolbachalar va tayoqchalar. Odamning har bir ko'zini to'r pardasida 6–7 mln. kolbacha va 110–123 mln. tayoqcha uchraydi. Ular to'r pardada bir tekisda tarqalmagan. To'r pardaning markaziy chuqurchasida (Fovea centralis) faqat kolbachalar bo'ladi (1 mm² da 140 mingtagacha). To'r pardani periferiyasi tomon ularning soni kamayib, aksincha tayoqchalarning soni ortadi. To'r pardaning eng chekka qismlarida faqat tayoqchalar mavjud xolos. (Kolbachalar kunduzdagi ko'rishni hamda ranglarni ajratishni ta'minlaydi). Kolbachalar yuqori yorug'likda faollik ko'rsatib, rang ko'rishni ta'minlaydi. Tayoqchalar g'ira-shira nurlarni qabul qilishga moslashgan retseptorlardir. Ularning faoliyati shikastlansa, odam g'ira-shirada mutlaq ko'rmaydi, kunduzi ko'rish qobiliyati esa to'la saqlanadi. Bu shabko'rlik A vitamini yetishmovchiligidan rivojlanadi. Ranglar yorqin yorug'lik ostida markaziy chuqurchada yaxshi ajratiladi. U yerda faqat kolbachalar bo'ladi. To'r pardaning periferiyasi tomon tayoqchalar soni ortib boradi va ular esa ranglarni yomon ajratadi.

Kolbachalar jarohatlanganda yorug'likdan «qo'rqish» simptomi yuzaga keladi, bemorlar g'ira-shirada bemalol ko'ra olsada, yorug'likda ko'rish qobiliyati batamom yo'qoladi. Bunday holatlarda butunlay rang ajrata olmaslik-*axromaziya* kelib chiqishi mumkin.

Fotoretseptor hujayraning tuzilishi. Fotoretseptor hujayra – kolbacha va tayoqcha – yorug'lik ta'siriga sezuvchan tashqi segment, ko'ruv pigmenti, ichki sigment, qo'shuvchi oyoqcha, katta yadro va presinaptik oxiridan tashkil topgan. Kolbacha va tayoqcha o'zining tashqi segmenti bilan yorug'likka qarama-qarshi tomon pigment qavatga qaragan bo'ladi. Odamlar fotoretseptorlarining tashqi segmentida mingga yaqin fotoretseptor disklar bo'ladi. Tayoqchalarning tashqi segmenti, kolbachalarning tashqi segmentidan birmuncha uzunroq va pigmentga boy bo'ladi. Bunda yorug'likka nisbatan tayoqchalarning sezuvchanligi juda yuqori bo'lib, uning atigi bir kvant yorug'ligi ham ko'zg'ata oladi. Kolbachalarni qo'zg'atish uchun esa yuzlab kvant yorug'lik zarur bo'ladi. Fotoretseptor disk ikkita membranadan tashkil topib, qirralari bir-biri bilan birlashgan bo'ladi. Disk membranasi biologik membrananing o'zginasidir.

Fotoretseptorning ichki segmenti tashqi segmenti bilan takomillashgan kiprikchalar yordamida birlashadi, ularda o'z navbatida to'qqiz juft mikrotrubkachalar bo'ladi. Fotoretseptorlar ichki segmentida yirik yadro va hujayraning butun metabolitik apparati, bu shuningdek, fotoretseptorlarning energetik ehtiyojini qondiruvchi mitoxondriyalar ham mavjud. Ayni shu yerda pigment molekulasi kiritmalari sintez qilinadi. Tashqi va ichki segmentlar chegarasida bir soat mobaynida 3 ta yangi disk hosil bo'ladi. Keyin ular asta-sekin (2–3 hafta mobaynida) tashqi segmentni asosidan uchi tomon harakat qiladi. Natijada tashqi segment uchida joylashgan yuzlab eski disklar pigment qavat hujayralari tomonidan fagotsitoz qilinadi. Kolbachalarning tashqi segmenti ham sekinroq kechsa ham yangilanib turadi.

Ko'ruv pigmentlari. Insonlar ko'zining to'rt pardasida rodopsin pigmenti bo'ladi. Uch turdagi kolbachalarning tashqi segmentida uch xildagi pigmentlar bo'ladi, (ko'k, yashil va qizilni sezuvchi). Qizil kolbachali pigment «yodopsin» degan nomni olgan. Bu ko'ruv pigmenti molekulasining og'irligi unchalik katta bo'lmay (40 kilodaltonga yaqin), uning ko'p qismini oqsil (opsin) va ozroq xromofor (retinal yoki vitamin A aldigid) tashkil qiladi. Bular retinal organizmda, ko'plab fazoviy konfiguratsiyalarda, ya'ni izomer shakllarida uchraydi. Organizm uchun retinal manbai bo'lib karotinoidlar hisoblanadi, agar ular organizmda yetishmasa A Vitaminining kamayishiga olib keladi, bu o'z navbatida rodopsinning resin-tezi yetishmovchiligiga olib keladi, natijada «shabko'rlik» kelib chiqadi.

Fotoretseptorlarning molekular fiziologiyasi. Tayoqchalarning tashqi segmenti molekulasida qo'zg'alishni yuzaga chiqaruvchi jarayonlar ketma-ketligini ko'rib chiqamiz. Rodopsin molekulasi yorug'lik kvantini yutgandan so'ng, uning molekulasining xromofor guruhida juda qisqa vaqt ichida izomerizatsiya ro'y beradi, ya'ni 11-sis-retinal to'g'rilanib, so'ngra butunlay trans retinalga aylanadi. Bu reaksiya 1 ps davom etadi (1–12s) Fotoizomerizatsiyadan keyin molekulani oqsil qismida fazoviy o'zgarishlar ro'y beradi, ya'ni u yer rangsizlanadi va metarodopsin II ga aylanadi. Shundan keyingina bu molekula boshqa oqsil bilan bog'lana oladi, bu oqsil membrana oldi guanozintrifosfat bog'lovchi oqsil transdutsindir (T). Metarodopsin transdutsin bilan birgalikda faol holatga o'tadi, natijada qorong'ulikda guanozindifosfat (GDF) guanozintrifosfatga (GTF) aylanadi. Metarodopsin II transdutsinni 500–1000 molekulasining faollashtirganligi sababli, yorug'lik signalini kuchaytiradi. Faollashgan har bir transdutsin molekulasi bosh membrana oldi oqsili-fosfodiesteraza (FDE) fermentini faollashtiradi. Faollashgan FDE katta tezlik bilan siklik guanozinmonofosfat (s GMF) molekulasini parchalaydi. Har bir faollashgan FDE bir necha ming s GMF molekulasini parchalaydi. Bu esa fotoretsepsiya mexanizmidagi signalni kuchaytirishga yo'naltirilgan yana bir bosqich bo'lib hisoblanadi. Yorug'lik kvantlarining yutilishi hisobiga retseptorning tashqi segmenti siptoplazmasida s GMF konsentratsiyasi kamayib ketadi.

Bu o'z navbatida tashqi segment plazmatik membranasida qorong'ulikda ochiq bo'lgan va ulardan Na⁺ va Sa²⁺ ionlarning o'tishini ta'minlovchi kanallarning yopilishiga olib keladi. Tashqi segment ichiga Na⁺ ionlari kirishining kamayishi yoki

batamom to'xtashiga uning membrana giperpolyarizatsiyasi sabab bo'ladi va retseptor potensialini yuzaga chiqaradi.

Tashqi segment membranasida hosil bo'lgan giperpolyarizatsion retseptor potensial hujayra bo'ylab presinaptik oxirigicha yetib boradi va glutamin mediatori ajralishi tezligini kamaytiradi. Shunday qilib, fotoretseptor jarayon fotoretseptorning presinaptik oxiridan neyromediatorni ajralishining kamayishi bilan tugaydi.

Fotoretseptorlar hujayralar qavatining ichki tomonida bipolyar neyronlar qavati joylashgan, bu neyronlarga ichki tomondan esa ganglioz nerv hujayralari qavati taqalib turadi.

Tayoqcha va kolbachalar tashqi qavatda yotganligi, ganglioz hujayralar esa to'r pardaning ichki (shishasimon tanaga taqalib turgan) qavatini hosil qilganligi uchun yorug'lik shishasimon tana orqali to'r pardaga tushganda, fotoretseptorlarga tushishdan oldin to'r pardaning hamma qavatlaridan o'tadi. Ganglioz hujayralarning o'siqlari ko'ruv nervining tolalarini tashkil etadi. Shunday qilib, yorug'lik ta'sirida fotoretseptorda vujudga kelgan qo'zg'alish ikkita nerv hujayrasi-bipolyar va ganglioz hujayralar orqali ko'ruv nervining tolariga o'tadi. Ana shu nerv hujayralarining bog'langan joylarida sinapslar bor. Ganglioz hujayralarning o'siqlari hisoblanadigan ko'ruv nervining tolaridan atigi 1 milliontasi taxminan 130 mln. fotoretseptor hujayralariga to'g'ri keladi. Impulslar juda ko'p fotoretseptorlardan bir ganglioz hujayraga konvergensiyanishi yuqorida keltirilgan raqamlardan ko'rinib turibdi. Darhaqiqat, bitta bipolyar neyron ko'pgina tayoqchalarga va bir necha kolbachaga bog'langanligini, bir ganglioz hujayra esa, o'z navbatida, ko'pgina bipolyar hujayralarga bog'langanligini Polyan ko'rsatib berdi. Shunday qilib, har bir ganglioz hujayra bir talay fotoretseptorlarda ro'y beruvchi qo'zg'alish jarayonlari uchun oxirgi umumiy yo'l hisoblanadi va bir ganglioz hujayraning retseptiv maydonini hosil qiladi. Turli ganglioz hujayralarning retseptor maydonlari bir – birini yopib o'tadi va o'zaro bog'lanadi. Buning asosiy sababi shuki, to'r pardadagi gorizont va amakrin hujayralar va ulardan tormoqlanuvchi o'siqlar bipolyar va ganglioz hujayralarni gorizontil chiziq bo'yicha birlashtiradi. Shu sababli bitta ganglioz hujayra bir necha o'n ming fotoretseptor bilan bog'lanishi mumkin. Markazga intiluvchi tolalardan tashqari, ko'zda markazdan qochuvchi nerv tolalari ham topilgan, bu tolalar markaziy nerv tizimidan ko'z to'r pardasiga impulslar olib keladi. Markaziy nerv tizimi to'r parda neyronlari o'rtasidagi sinapslarni o'tkazuvchanligini o'sha tolalar yordamida idora qila oladi va qo'zg'alish jarayoniga tortilgan neyronlar sonini shu tariqa boshqara oladi.

Ko'ruv tizimidagi *nerv yo'llari va ularning bir-biri bilan aloqasi*. Ko'zni to'r pardasidan axborotlar ko'ruv nervi orqali (II – juft nerf) bosh miyaga uzatiladi. Har bir ko'zning ko'ruv nervlari miya asosida uchrashadi va kesishadi (xizma). Bu yerda har bir ko'ruv nervining tolalari ko'zning qarama-qarshi tomoniga o'tadi. Tolalarning qisman kesishishi ikkala ko'zdan kelgan axborotlarni katta yarim sharlarga borishini ta'minlaydi. Bu kesishishdan so'ng ko'ruv nervlari *ko'ruv traktlari* deb ataladi. Ular ko'plab miya tizimlarida proyeksilanadi, lekin ko'pgina tolalar po'stloqosti talamik ko'ruv markaziga – lateral yoki tashqi, tizzasimon tanaga

keladi. Signallar bu yerdan po'sloqning ko'ruv sohasini birlamchi proyeksiyalovchi bo'limiga uzatiladi. (Brodman bo'yicha 17-maydon). Po'sloqning barcha ko'ruv zonasi o'zida bir necha maydonlarni birlashtiradi va ularning har biri o'zining ixtisoslashgan vazifasini amalga oshiradi, lekin signallari to'r pardaning barcha qismidan qabul qiladi, va natijada uning topologiyasi yoki retinotopiyasini saqlab qoladi.

Ko'z to'r pardasi va ko'ruv nervidagi elektr hodisalar. Tayoqcha va kolbachalardagi ko'ruv pigmentlarining fotokimyoviy o'zgarishlari, yorug'lik ta'sirida ko'ruv retseptorlarining qo'zg'alish hodisalari zanjiridagi boshlang'ich bo'g'in bo'lib hisoblanadi. Ko'ruv retseptorlarida, so'ngra ko'ruv nervida barcha fotokimyoviy reaksiyalar ro'y bergach, ko'zning murakkab retseptor apparati qo'zg'alib, elektr tebranishlar yuzaga chiqadi.

Elektroretinogramma deb ataladigan elektr tebranishlarini zararlanmagan ko'zga yoki bevosita to'r pardaga yorug'lik ta'sir etib, elektr potentsiallari farqini ajratib olishda aniqlasa bo'ladi. Elektroretinogrammaning vujudga kelishi tayoqcha va kolbachalardagi fotokimyoviy jarayonlarga bog'liq ekanligi shu bilan isbot etiladiki, ko'zning elektr reaksiyalari ontogenezda yorug'likni sezuvchi retseptorlartayoqchalar va kolbachalarning taraqqiy etishi va ularda ko'ruv pigmentlarining vujudga kelishi bilan bir vaqtda ro'y beradi. Ko'ruv pigmentlarining miqdori elektroretinogramma to'liqlarining amplitudasiga qarab o'zgaradi.

Fotokimyoviy jarayonlar bilan elektr jarayonlar o'rtasidagi fermentativ reaksiyasining qandaydir oraliq bo'g'ini mavjuddir.

Aksari hayvonlar ko'ziga 1–2 sekund davomida yorug'lik tushirilganda elektroretinogramma olinadi, bu retinogramma xarakterli bir necha to'lqinga bo'linadi. Birinchi to'lqin – α to'lqin amplituda jihatdan kichik elektr tebranishi bo'lib, tinchlik potentsialining kamayganligidan dalolat beradi. Bu tebranish tez ortadigan va sekin kamayadigan musbat elektr to'lqini – β to'lqinga o'tadi. β to'lqinning pasayish fonida ko'pincha musbat elektr to'lqini-sust γ to'lqin kuzatiladi. Yorug'lik ta'sir etishi to'xtagan paytda yana bir musbat to'lqini – δ to'lqin maydonga keladi.

Ko'zning yorug'likka sezuvchanligi. Ko'zning absolyut (mutlaq) sezuvchanligi. Ko'ruv sezgisi vujudga kelishi uchun yorug'lik manbayida bir qadar muayyan energiya bo'lishi kerak. Ko'ruv sezgisining vujudga kelishi uchun zarur bo'lgan minimal energiya miqdoriga ko'zning absolyut sezuvchanligining ko'rsatkichi bo'lib xizmat qiladi. Sekundiga egrlar hisobida o'lchanadigan bo'sag'a energiyasi miqdori qulay sharoitda juda kam bo'lib, $1 \cdot 10^{-10}$ – $1 \cdot 10^{-11}$ egr/sekni tashkil etadi.

Qorong'ida qolgan ko'zda qo'zg'alish vujudga kelishi zarur bo'lgan minimal yorug'lik kvantlari soni 8 dan 47 gacha ekanligini S.I. Vavilov ko'rsatib berdi.

Ko'ruv adaptatsiyasi. Ko'z sezuvchanligi boshlang'ich yoritilish darajasiga, ya'ni odam yoki hayvonning ravshan yoritilgan yohud qorong'i binoda turganligiga bog'liq. Qorong'i binodan yorug'likka chiqilganda avval ko'z hech narsani ko'rmay qoladi, ko'z sezuvchanligi sekin-asta kamayadi: ko'z yorug'likka nisbatan adaptatsiyalanadi. Ko'zning ravshan yoritilish sharoitiga shunday moslashuvi

yorug'lik adaptatsiyasi deb ataladi. Bunga nisbatan teskari xodisa, esa, ya'ni yorug' xonadan qorong'i xonaga kirganda kuzatiladi, bu *qorong'i adaptatsiyasi* deb yuritiladi.

Qorong'uda turganda to'r parda sezuvchanligi dastlabki 10 daqiqada ko'z sezuvchanligi 50–80 marotaba ortadi, so'ngra bir necha soat davomida esa bir necha o'n ming marotabaga oshadi. Bu jarayonda ko'ruv pigmentlarini qayta tiklanishi muhim ahamiyat kasb etadi. Qorong'ulikda kolbachalar pigmenti tayoqchalar rodopsiniga nisbatan tezroq qayta tiklanadi, shuning uchun qorong'ulikning birinchi daqiqalarida adaptatsiyani kolbachalar ta'minlaydi. Adaptatsiyaning birinchi bosqichida ko'zning sezuvchanligida deyarli o'zgarishlar ro'y bermaydi, buning sababi kolbacha apparatining absolyut sezuvchanligi unchalik yuqori emasligidadir. Adaptatsiyaning keyingi bosqichi tayoqcha rodopsinini qayta tiklanishi bilan bog'liqdir. Bu bosqich faqatgina qorong'ulikda bir soat bo'lgandagina o'z nihoyasiga yetadi. Rodopsinni qayta tiklanishi tayoqchalarni yorug'likka keskin sezuvchanligini oshiradi (100000–200000 marotaba). Qorong'ulikda faqat tayoqchalar sezuvchanligining ortishi, sal-pal yoritilgan narsalar ko'ruv maydonining markazidan tashqarida bo'lgandagina, ya'ni narsalar to'r pardaning periferik qismlariga ta'sir etgandagina ular ko'rinadi. Ko'ruv adaptatsiyasida ko'ruv pigmentlaridan tashqari, to'r pardaning elementlari orasidagi o'zaro aloqalaridagi o'zgarishlar ham muhim ahamiyat kasb etadi. Qorong'uda ganglioz hujayra retseptiv maydonining kengayishi, ya'ni bir ganglioz hujayraga ko'proq fotoretseptorlar ulana olishi aniqlandi. Bu holatda fotoretseptorlarning konvergentsiyasi bipolyar neyronlarga ortsa, o'z navbatida bipolyar neyronlarni esa ganglioz hujayralariga konvergentsiyasi ortadi. Buning natijasida to'r pardaning periferiyasida fazoviy summatsiya hisobiga yorug'lik sezgirliqi qorong'uda ham ortadi.

Yorug'lik kontrasti. Ko'ruv neyronlarining o'zaro lateral tormozlanishi asosida umumiy yoki global yorug'lik kontrasti yotadi. Qora fonda yotgan bir parcha kulrang qog'oz yorug' fonda yotgan shunday kulrang qog'ozga nisbatan ochroq ko'rinishi yorug'lik kontrastiga misol bo'ladi. Buning sababi shuki, yorug' fon ko'plab to'r parda neyronlarini qo'zg'atadi, ularning qo'zg'alishi bir parcha kulrang qog'oz faolligini ta'minlovchi hujayrani tormozlaydi.

Yorug'likning ko'zni qamashtiradigan darajada ravshanligi. Haddan tashqari ravshan yorug'lik ham ko'z qamashuvi kabi noxush sezgiga sabab bo'ladi. Ravshanlikning ko'zning qamashtiradigan yuqori chegarasi ko'zning dastlabki adaptatsiyasiga bog'liq: ko'z qorong'uga qancha ko'proq adaptatsiyalangan bo'lsa, yorug'likning o'shancha kam ravshanligi ko'zni qamashtiradi. Bu ravshanlik quyidagi formula yordamida yechiladi: $g = 8 \cdot \nu$, bu yerda g -ko'zni qamashtiruvchi ravshanlik, ν -ko'z qaysi maydonga adaptatsiyalangan bo'lsa o'sha maydonning ravshanligi.

Rang ko'rish. Turli narsalardan sochiladigan yoki qaytadigan, to'lqin uzunligi 400 nm dan 800 nm orasidagi yorug'lik nurlarini odam ko'radi. To'lqin uzunligi 800 nm ortiq infraqizil va 400 nm dan kichik ultra binafsha nurlar ko'zga ko'rinmaydi. Oq rang bir talay ranglarning aralashish natijasidir.

Rang sezish nazariyalari. Rang sezish haqida turli xil nazariyalar bor. *Uch komponentli nazariya.* Bu nazariyaga muvofiq ko'z to'r pardasida rang sezadigan har xil fotoretseptorlar-kolbachalarning uch xili bor. G. Gelmgols, M.V. Lomonosov fikriga ko'ra, kolbachalarning birinchisi qizil rangga, ikkinchisi yashil rangga va uchinchisi ko'k rangga sezgir bo'ladi. Har qanday rang uchala rang ajratuvchi elementlarga har xil darajada ta'sir etadi. Bu nazariya tajribalarda quyidagicha isbotlangan: odamning ko'z to'r pardasiga mikrospektrofotometrik usul bilan har xil to'liq uzunlikdagi nurlar ta'sir etilganda, aynan bir xil kolbachalar faolligi o'zgargan. E. Gering tomonidan taklif qilingan nazariyaga ko'ra, to'r pardadagi yorug'likni sezadigan uchta gipotetik modda bor: birinchi oq-qoraga, ikkinchisi qizil-yashilga va uchinchisi sariq-ko'k ranglarga sezuvchan bo'ladi. Yorug'lik nurlari ta'sirida shu moddalar parchalanib, dissimilyatsiya nerv oxirlariga ta'sir etadi va oq, qizil yoki sariq rang sezgisi vujudga keladi. Boshqa yorug'lik nurlari o'sha gipotetik moddalar sinteziga (assimilyatsiya) sabab bo'ladi, shu tufayli qora, yashil va ko'k rang sezgisi kelib chiqadi.

Ketma-ket rang obrazlari. Bo'yalgan narsaga uzoq tikilib, keyin oq yuzaga qaralsa, o'sha narsaning o'zi qo'shimcha rangga bo'yalgan ko'rinadi.

Rang ko'rlik. Kishilarning biron rangni ajratolmaslik anomaliyasi *daltonizm* deb ataladi. Barcha erkaklarning 8% ida bu kasallik uchraydi, ayollarda esa kamroq 0,5% gacha uchraydi. Daltonizm erkaklarning jinsini belgilab beradigan toq X-xromosomada muayyan genlar yo'qligidan kelib chiqadi.

Tashxis qo'yishda, ya'ni bu kasallikni aniqlashda polixromatik tablitsalardan foydalaniladi. Qisman rang ko'rlikni 3 turi tafvut etiladi.

Protanopiya deb shunday holatlarda aytiladiki, qizil rangni ajrata olmaydi, to'q havo rang ular uchun rangsiz bo'lib ko'rinadi. Deyteranopiyada yashil rangni to'q qizil va havo rangdan ajrata olmaydi. Tritanopiyada esa ko'k va siyoh rangni ajrata olmaydi. Qisman rang ko'rlikning sababi uch komponentli nazariyada atroflicha yoritilgan. Bundan tashqari butunlay rang ko'rlik ham uchraydi bu *axromaziya* deyiladi. Bu kasallikda ko'z to'r pardasidagi kolbacha apparati jarohatlanganda yuzaga chiqadi.

Ko'rish o'tkirligi. Ko'rish o'tkirligi ko'z ilg'ay oladigan ikki nuqta orasidagi eng kichik masofa bilan belgilanadi. Sariq dog'ning ko'rish o'tkirligi maksimal darajada bo'ladi. Sariq dog'dan periferiyaga tomon ko'rish o'tkirligi kamayib boradi. Ko'rish o'tkirligi maxsus jadvallar yordamida aniqlanadi. Bu jadvallar bir necha qator harflardan yoki katta kichik chala halqalardan tashkil topadi.

Ko'ruv maydoni. Ko'zni bir nuqtaga tikkan vaqtda ko'rinadigan nuqtalar yig'indisi *ko'ruv maydoni* deb ataladi. Periferik ko'ruv maydonining chegaralari perimetr asbobi bilan o'lchanadi. Rangsiz narsalarni ko'rish maydonining chegaralari 70° pastda, 60° yuqorida va 90° tashqari bo'ladi. Odamning ikkala ko'z bilan ko'ruv maydonlari bir-biriga qisman mos keladi, bu esa fazoni idrok qilish uchun katta ahamiyatga ega.

Eshituv tizimi. Eshituv tizimi - insonlardagi eng muhim distant sensor tizimlardan biri bo'lib, insonlarda nutqning paydo bo'lishi va shaxslarning o'zaro munosabatida

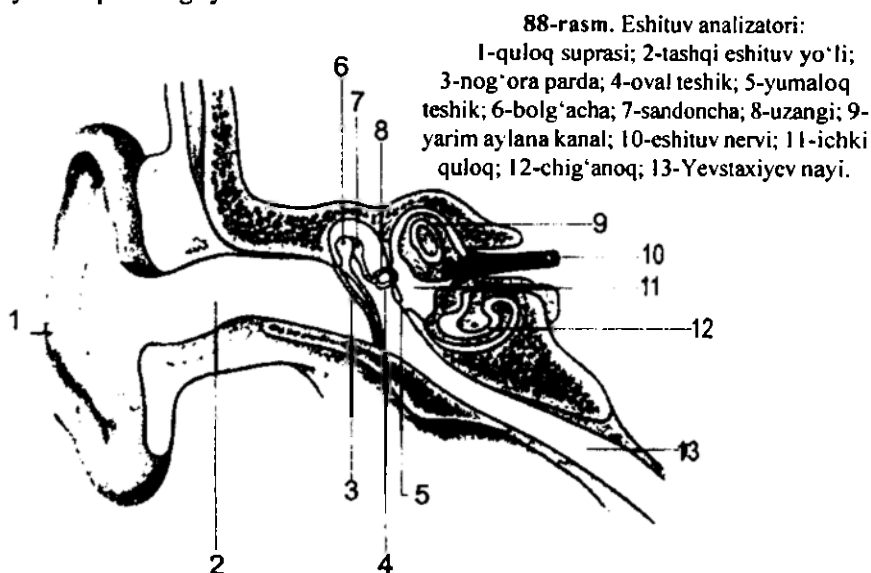
muhim ahamiyat kasb etadi. Akustik signallar havoni har xil chastota va kuchda tebratib, ikkala quloqning chig'anog'ida joylashgan eshituv retseptorlarini qo'zg'atadi.

Tashqi va o'rta quloqning tuzilishi va vazifalari. Tashqi eshituv yo'li tovush tebranishlarini quloq pardasiga (nog'ora parda) yetkazadi. Nog'ora parda tashqi quloqni o'rta quloqdan ajratib turadi, uning shakli ichkariga yo'nalgan voronkani eslatadi (0,1 mm). Nog'ora parda tashqi eshituv yo'li orqali kelgan tovush to'lqinlariga tebranadi.

O'rta quloq. Havo bilan to'lgan o'rta quloqda uch xil suyakchalar mavjud. Ular *bolg'acha*, *sandon* va *uzangi* deb nomlanadilar, bu suyakchalar nog'ora pardaning tebranishlarini ichki quloqqa o'tkazadi. Suyakchalardan biri- *bolg'acha* dastasi nog'ora pardaga suqilib kirgan, *bolg'achaning* ikkinchi tomoni sandonga birlashgan. Nog'ora pardaning tebranishlari *bolg'acha* dastasi bilan sandon o'sig'idan tuzilgan richagning uzunchoq dastasiga o'tadi, shu sababli tovush tebranishlari amplitudasi kamayib, kuchi oshgan holda uzangiga keladi. Uzangining boshi darcha membranasiga tarqalib turadigan yuzasi 3,2 mm² ga teng. Nog'ora pardaning yuzasi esa 70 mm². Nog'ora parda bilan o'zangi yuzasining nisbati 1:22, shu tufayli tovush to'lqinlari oval darcha membranasini taxminan 22 barobar ortiqroq kuch bilan bosadi.

Havoli muhitda yoyiladigan tovush tebranishlari eshituv suyakchalari orqali o'tib, endolimfa suyuqligining tebranishlariga aylanadi.

O'rta quloqning ichki quloqdan ajratib turgan devorchada oval darchadan tashqari, yumaloq darcha ham bor. Chig'anoq endolimfasining oval darcha yonida vujudga keladigan va chig'anoq yo'llari orqali o'tgan tebranishlari so'nmasdan yumaloq darchaga yetib keladi.



O'rta quloqda m. tensor tumpani bilan m. stapedius deb ataluvchi ikkita muskul bor. Birinchisi qisqarganda nog'ora pardani taranglaydi, shu tufayli nog'ora pardada tebranishlarning amplitudasi chegaralanadi, ikkinchisi esa uzangini mahkam ushlab turadi va shu bilan uning harakatlarini cheklaydi. Bu muskullar qattiq tovush berilgandan so'ng 10 ms dan keyin reflektor ravishda qisqaradi. O'rta quloq bo'shlig'ini burun-halqumga tutashtiruvchi Evstaxiy nayi borligidan o'rta quloq bo'shlig'idagi bosim atmosfera bosimiga teng bo'ladi.

Ichki quloq tuzilishi va vazifalari. Ichki quloqda chig'anoq joylashgan bo'lib, u yerda eshituv retseptorlari joylashgan. Chig'anoq suyakdan tuzilgan spiral kanal bo'lib, sekin-asta kengayib boradi, odamda 2,5 o'ramni tashkil qiladi. Suyak kanalining diametri chig'anoq asosida 0,04 mm, chig'anoq uchida esa 0,5 mm ni tashkil qiladi. Suyak kanal boshidan oxirigacha, ya'ni chig'anoqning deyarli uchigacha ikkita parda bilan ajralgan: yuqaroq parda *vestibulyar membrana* yoki *reysner membranasi*, zichroq va mayinroq parda esa *asosiy membrana* deb ataladi. Chig'anoqning uchida ikkala membrana o'zaro birlashadi, ularda helicotma degan teshigi bor. Vestibulyar membrana bilan asosiy membrana chig'anoq bilan suyak kanalini uchta tor yo'l: yuqori, o'rta va pastki kanallarga ajratib turadi.

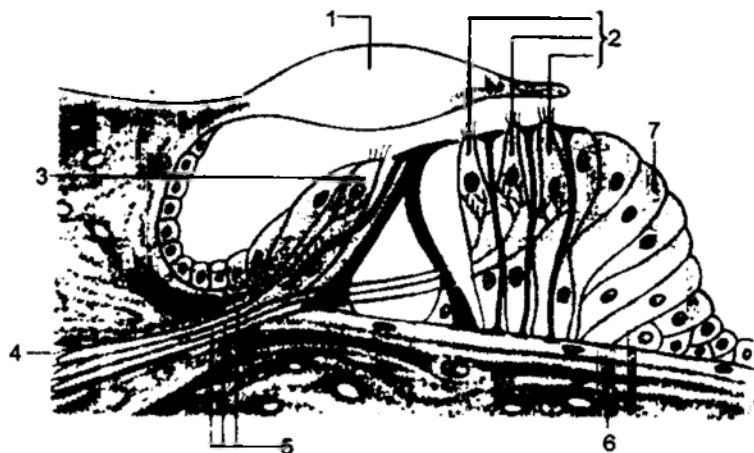
Chig'anoqning yuqori kanali yoki vestibulyar narvoncha (scala vestibuli) oval darchadan boshlanib, chig'anoq uchigacha davom etadi, bu yerda teshik orqali chig'anoqning pastki kanali-nog'ora narvoncha (scala tumpani)ga kelib tutashadi, nog'ora narvoncha esa yumaloq darcha sohasida boshlanadi. Yuqori va pastki kanallari perilimfa bilan to'lgan, o'z tarkibiga ko'ra serebral suyuqlikka o'xshab ketadi.

Yuqori va pastki kanallar orasida o'rta kanal yotadi. Bu kanalning bo'shlig'i ikkala kanal bilan tutashmaydi va endolimfa bilan to'lgan bo'ladi. Bu suyuqlikning tarkibi perilimfaga nisbatan 100 barobar ko'p kaliy ionlarini ushlasa, 10 barobar oz natriy ionlarini ushlaydi. Chig'anoqning o'rta kanali ichida, asosiy membranada tovush sezuvchi apparat-kortiy organi joylashgan. Chig'anoqda tukli retseptor hujayralar mavjud bo'lib, ana shu hujayralar tovush tebranishlarini nerv qo'zg'alishlriga aylantiradi (transformatsiya).

Tovush tebranishlarining chig'anoq kanallari orqali o'tishi. Tovush tebranishlari uzangi orqali oval darcha membranasiga o'tib, chig'anoqning yuqori va pastki kanallaridagi perilimfani tebrantiradi. Perilimfaning tebranishlari yumaloq darchaga yetib borib, yumaloq darcha membranasini tashqariga siljitadi. Vestibulyar membrana juda yupqa parda bo'lib, yuqori kanal perilimfasining tebranishlari shu parda orqali o'rta kanal endolimfasiga bema'lol o'ta oladi. Shu tariqa, yuqori va o'rta kanallaridagi suyuqlik tebranishlarni shunday o'tkazadiki, suyuqlik membrana bilan to'silmaganday va ikkala kanal yagona umumiy kanaldan tuyuladi.

Kortiy organidagi retseptor hujayralarning joylashuvi va tizimi. Asosiy membranada retseptor hujayralar ikki qavat bo'lib joylashadi. Ularning ichki qavati bir qator retseptor hujayralardan tuzilgan, parda kanalining boshidan oxirigacha bunday hujayralarning umumiy soni 3500 ga boradi. Tashqi tukli retseptor hujayralar 3–4 qator bo'lib, ularning umumiy miqdori 12000–20000 ga yetadi. Kortiy

organining har bir retseptor hujayrasi cho'ziqroq shaklda bo'ladi. Hujayraning bir qutbi asosiy membranaga tayanib turadi, ikkinchi qutbi esa chig'anoq parda kanalining bo'shlig'ida bo'ladi. Retseptorning ana shu ikkinchi qutbida 60–70 ta tuk bor. Retseptor hujayralarning tuklari ustida parda kanalning boshidan oxirigacha qoplovchi plastinka (membrana tectoria) yotadi.



89-rasm. Kortiy organi:

- 1 – tektorial membrana; 2 – tashqi sezuvchi hujayralar; 3 – ichki sezuvchi hujayralar;
4 – spiral gangliylar; 5 – nerv tolalari; 6 – bazal membrana;
7 – tayanch hujayralar.

Eshituv retsepsiyasi mexanizmlari. Tovushlar ta'sirida asosiy membrana tebrana boshlaydi, birmuncha uzunroq retseptor tuklari qoplovchi plastinka tegishi natijasida bukiladi. Tukchalarning bir necha gradusga bukilishi nozik vertikal iplarning (mikrofilament) taranglanishiga olib keladi. Vertikal iplarining taranglanishi 1 dan 5 tagacha kanallarning ochilishiga olib keladi. Ochiq kanallar orqali kaliy ionlari oqimi hujayra ichiga kira boshlaydi. Eshituv retseptorining elektrik javobi 100–500 mks dan keyingina yuzaga chiqadi, ya'ni mexanik ta'sir berilgandan so'ng ikkilamchi hujayra ichi tashuvchilarsiz membrana kanallari ochiladi, bu xossa uni sekin ishlovchi fotoretseptorlardan farqlaydi.

Tukli retseptor hujayralarning presinaptik membranasini depolyarizatsiyasi sinaptik yoriqqa neyromediatorlar ajralishini ta'minlaydi (glutamat yoki aspartat). Mediator post sinaptik membranaga ta'sir etib, unda qo'zg'atuvchi post sinaptik potentsialni chaqiradi, so'ngra nerv markaziga impulsning generatsiyasi kuzatiladi.

Chig'anoqdagi elektr hodisalar. Tadqiqotchilar chig'anoqning turli qismlaridagi elektr potentsiallarini qayd qilishda 5 ta turli fenomenni aniqladilar.

Ulardan ikkitasi-eshituv retseptor hujayrasining membrana potentsiali va

endolimfa potentsiali-tovush ta'siriga bog'liq emas. Elektr hodisalaridan uchasi – chig'anoqning mikrofon potentsiali, yig'indi potentsiali va eshituv nervining potentsiali-tovush ta'sirida kelib chiqadi.

Eshituv retseptor hujayrasining membrana potentsiali, boshqa hujayralar kabi eshituv hujayralari membranasi ichki yuzasi tashqi yuzasiga nisbatan manfiy zaryadidan yuzaga keladi va uning kattaligi 70 mv ga teng. Endolimfa potentsiali yoki koxlear potentsiali parda kanalga bir elektrodni kiritib, ikkinchi elektrodni yumaloq darchaga yaqinlashtirganda qayd qilinadi.

Chig'anoqqa elektrodni kiritib, uni kuchaytirgich va radio karnayiga ulab, tovush bilan ta'sir etilsa, radio karnayi tovushni aniq gavdalandiradi. 1930 yilda Uiver va Brey kashf etgan bu tajribadan shu narsa anglashiladiki, chig'anoq tovush tebranishlarini aniq mos keluvchi chastotali elektr tebranishlariga aylantirib, mikrofon kabi ishlaydi. Shu tufayli, bu hodisa *chig'anoqning mikrofon effekti* deb ataladi.

Juda kuchli tovushda va tebranishlarining chastotasi katta bo'lganda, elektr tebranishlarining yozuvidagi nol chizig'ining barqaror o'zgarishi, ya'ni potentsiallar farqining o'zgarishi kuzatiladi, bu hodisa *yig'indi potentsiali* deb ataladi.

Eshituv sezgilari. Inson tovush tebranishlar chastotasini 16-Gs dan 20000 Gs gacha qabul qiladi. Bu diapazon 10–11 aktavaga to'g'ri keladi. Tovush tebranishlarining yuqori chegarasi insonning yoshiga bog'liq bo'ladi, yoshi o'tgan sari pasayib boradi, shuning uchun qariyalar yuqori tonlarni eshitmaydi.

Eshituv organining sezuvchanligi. Eshituv organining sezuvchanligi arang eshtiladigan tovush kuchi bilan o'lchanadi. Sekundiga 100 dan 3000 gacha tebranadigan tovushlarni odam qulog'i maksimal darajada sezadi. Sekundiga 1000 gacha va 3000 dan ortiq tebranishlarda eshituv organining sezuvchanligi keskin darajada kamayadi.

Adaptatsiya. Quloqqa juda kuchli tovush uzoq ta'sir etsa, eshituv sezgilari pasayadi. Eshituv apparatining adaptatsiyasi shunda namoyon bo'ladi. Tovush kuchi qancha katta bo'lsa, quloqning uzil-kesil sezuvchanligi adaptatsiya tufayli o'shancha kam bo'ladi. Adaptatsiya hodisalarining mexanizmi hali yetarli darajada o'rganilgan emas. Eshituv analizatorining markaziy bo'g'inlarida ro'y beruvchi jarayonlaridan tashqari, retseptor apparat, sozlanishining muayyan darajasi ham ahamiyatlidir.

Vestibulyar tizim. Vestibulyar tizim ko'ruv va samotasensor tizimlar bilan birgalikda insonlarda tana harakati tezlashishi va sekinlashishi hamda boshning fazodagi holati o'zgarishi to'g'risidagi axborotlar asosida skelet muskullari tonusining qayta taqsimlanishini ta'minlab, muvozanat saqlash imkoniyatini beradi. Tana harakati tezligi bir tekisda bo'lsa vestibulyar tizim qo'zg'amaydi.

Vestibulyar apparat vestibulyar tizimning chet tuzilmalari chakka suyak piramidasidagi labirintda joylashgan.

Labirintda dahliz (vestibulut) va uchta yarim doira kanallar (canales cemicircularis) bor. Labirintda vestibulyar apparatdan tashqari chig'anoq

ham bor, unda esa eshituv retseptorlari joylashadi. Yarim doira kanallar uchta o'zaro perpendikulyar kengliklarda: yuqoridagi frontal, orqadagisi-sagittal va laterali

esa-gorizontal yo'nalishlarda joylashadi. Har bir kanalning oxiri kengaygan bo'ladi (ampula). Vestibulyar apparatda yana ikkita qopcha ham mavjud: sferik (sacculus) va elliptik (utrugulus). Ularning birinchisi chig'anoqqa yaqin joylashsa, ikkinchisi esa yarim doira kanallarga yaqin joylashadi. Qopchalarning dahlizida otolit apparati joylashadi: retseptor hujayralarning to'plangan joyi (ikkilamchi-sezuvchi mexanoretseptorlar).

Qopcha bo'shlig'iga turtib chiquvchi retseptorning bir qismi bitta uzun harakatchan tukcha va 60–80 ta bir-biriga yopishgan harakatsiz tukchalari bo'ladi. Bu tukchalar jelesimon membranaga kirgan bo'ladi, membrana esa karbonat kalsiy – otolitlardan tashkil topadi. Tukli retseptor hujayralarning qo'zg'alishi otolit membranasini siljitib, tukchalarni bukishi natijasida ro'yobga chiqadi.

Vestibulyar tizimda elektrik hodisalar. Vestibulyar nerv tinch turgan vaqtda ham spontan impulsatsiya qayd qilinadi. Impulslar chastotasi bosh bir tomonga burilganda ortadi, ikkinchi tomonga burilganda esa tormozlanadi.

Ayrim holatlarda har qanday harakatlarda har razryadlar chastotasi oshib ketadi yoki aksincha kamayadi. Vestibulyar neyronlarning yadrolari tananing burilishiga, oyoq va qo'llarning holatiga, ichki organlardan kelayotgan signallarga o'ta sezgirlik bilan reaksiya qiladi.

Vestibulyar tizim bilan bog'liq bo'lgan kompleks reflekslar. Vestibulyar neyronlarning yadrolari turli xil harakat reaksiyalarni nazorat qiladi va boshqaradi. Ulardan eng muhimlari: vestibulospinal, vestibulovegetativ va vestibulokuzni harakatlantiruvchi reaksiyalardir. Vestibulospinal ta'sirlar vestibulo-, retikulo-, va rebrospinal traktlar orqali orqa miyada segmentlar darajasida neyronlar impulsatsiyasini o'zgartiradi. Bundan tashqari skelet muskullari tonusining dinamik qayta taqsimlanishini amalga oshiradi va muvozanatni saqlash uchun zarur bo'lgan reflektor reaksiyalarni yuzaga chiqaradi. Miyacha bu holatlarda bu reaksiyalarning davriy xarakterga ega bo'lib, uni olib tashlaganda vestibulospinal ta'sirlar asosan tonik harakterga ega bo'lib qoladi.

Vestibulovegetativ reaksiyalarga yurak qon tomir tizimi, hazm qilish trakti va ichki organlar jalb qilinadi. Vestibulyar apparatga uzoq va davomli ta'sir etilganda «harakat kasalligi» deb ataluvchi patologik simptomokompleks yuzaga chiqadi. Masalan, dengiz kasalligi.

Vestibulyar tizimning vazifalari. Bu tizim organizmni faol yoki sust harakat qilayotgan paytida fazoda muvozanatini saqlaydi. Organizm sust harakat qilayotganda po'stloq bo'limlari harakatning yo'nalishini, burilishlarni va bosib o'tilgan masofani eslab qoladi. Normal sharoitlarda insonning fazoviy oriyentatsiyasini ko'ruv va vestibulyar tizimlar ta'minlab beradi. Sog'lom odamlarda vestibulyar apparat sezgirligi juda yuqori bo'ladi, otolit apparat to'g'ri chiziqli harakatning 2 sm/s^2 ortishini sezsa, boshning egilishi 1° og'ishi organizm uchun sezilarli bo'ladi.

Hid biluv tizimi. Hid biluv tizimining retseptorlari. Yuqori burun yo'llarida hid biluv retseptorlari joylashadi. Hid biluv epiteliysi bosh nafas yo'llarida joylashib 100–150 mkm qalinlikda bo'lib, diametri 5–10 mkm bo'lgan retseptor hujayralarni

ushlaydi. Odamlarda hid biluv retseptorlarining umumiy soni 10 mln ga yaqin bo'ladi. Har bir hid biluv hujayrada sferik kengaygan qismi bo'lib, unda esa 10 mkm uzunlikdagi 6–12 tagacha kiprikchalari bo'ladi. Kiprikchalar hid biluv bezlari hosil qilgan suyuq muhitda tebranib turadi. Bunday kiprikchalarning bo'lishi ularni hid taratuvchi moddalar molekulasini bilan aloqada bo'luvchi yuzasini o'n marotabaga oshiradi. Hid biluv hujayrasining sferik kengaygan qismi uning muhim sitokimyoviy markazi bo'lib hisoblanadi.

Hid biluv retseptor hujayrasi-bipolyar hujayra bo'lib, kiprikchalar hujayraning apikal qutbida joylashgan bo'lsa, uning bazal qismidan esa miyelinsiz akson boshlanadi. Retseptorlar aksonning hid biluv nervini hosil qiladi, so'ngra bu nerv miya suyagi asosiga kirib, hid biluv piyozchasini hosil qiladi. Ta'm biluv hujayralari kabi hid biluv hujayralari ham doimo yangilanib turadi. Hid biluv hujayralari 2 oyga yaqin hayot kechiradi.

Hid taratuvchi moddalarning molekulasini havo oqimi bilan yoki ovqat iste'mol qilayotganda og'iz bo'shlig'idan hid biluv bezlar ishlab chiqargan shilliq moddaga tushadi. Tez-tez nafas olish molekullarni shilliq moddaga kelishini tezlashtiradi. Shilliq moddada hid taratuvchi moddalarning molekulasini qisqa vaqtga hid biluv retseptori bo'lmagan oqsillar bilan birikadi. Ayrim molekullar esa hid biluv retseptorining kiprikchalariga yetib borib, u yerdagi hid biluv retseptorlarini oqsillari bilan birikadi. Buning natijasida hid biluv oqsillari faollashadi, shundan so'ng s AMF sintez qiluvchi adenilatsiklaza fermenti faollashadi. Sitoplazmada s AMF konsentratsiyasining ortishi retseptor hujayralarni membranasida natriy kanallarining ochilishiga olib keladi, bu o'z navbatida retseptor potentsialning generalizatsiyasiga olib keladi.

Hid biluv hujayralari milliondan ortiq har xil hid taratuvchi moddalar molekulasini ajrata oladi. Shunday bo'lsa ham, retseptor hujayralarning fiziologik qo'zg'alishi shu hujayra uchun harakterli bo'lgan molekula yuzaga chiqadi, ammo hid taratuvchi moddalarning spektri juda kengdir. Lekin bu spektr har xil hujayralar uchun bir xil bo'lishi mumkin. Shundan bo'lsa kerak 50% i ortiq hid taratuvchi moddalar xohlagan ikkita hid biluv hujayralar uchun umumiy bo'ladi.

Yaqingacha tadqiqotchilar past darajadagi molekullarni ajratish ularning membranasidagi ko'plab hid biluv retseptor oqsillarini bo'lishiga bog'liq, deb o'ylandilar.

Hozirda shu narsa ma'lum bo'ldiki, har bir hid biluv retseptor hujayra membranasida faqat bir xil oqsil bo'ladi. Bitta oqsil turli xil hid taratuvchi moddalar molekulasini bilan bog'lanadi.

Elektroolfaktogramma. Hid biluv epiteliysi yuzasidan yozib olingan summar elektr potentsialiga *elektroolfaktogramma* deb ataladi. Bu monofazali negativ to'lqin bo'lib amplitudasi 10 mv gacha yetadi va bir necha sekund davom etadi. Ba'zida elektroolfaktogrammada potentsialning pozitiv og'ishlarini ham payqash mumkin, agar uzoq vaqt davomida ta'sir etilganida katta negativ to'lqin yozib olinadi.

Hid biluv axborotlarini kodlash. Mikroelektrodlar yordamida qilingan tajribalar shuni ko'rsatdiki, ta'siming sifati va intensivligidan kelib chiqib, retseptorlar

impulsatsiyaning chastotasini oshirib javob beradilar. Har bir hid biluv retseptori bir emas, balki bir necha hid taratuvchi moddalarga javob beradi, lekin ularning ayrimlariga ko'proq e'tibor beradi. Retseptorning bu xossasi zahirida har xil moddalar ta'siriga hid biluv sensor tizim markazlarida ayni shu hidlarga nisbatan tanish va kodlash hodisalari ro'y beradi. Elektrofiziologik tekshirishlar shuni ko'rsatdiki, organizmga berilgan har xil hidlarga piyozchaning qo'zg'algan va tormozlangan qismlari turlicha bo'lishi ma'lum bo'ldi. Yuqoridagi tadqiqotlar asosida hid bilish jarayonida *axborotlarning* kodlash usullarini to'la ochib bermadi.

Hid biluv tizimining markaziy proyeksiyasi. Hid biluv tizimining o'ziga xos tomoni shundaki, uning afferent tolalari talamusda kesishmaydi, ya'ni bosh miyaning qarama-qarshi tomoniga o'tmaydi. Hid biluv piyozchasidan chiquvchi trakt bir necha tutamlardan tashkil topadi va quyidagi oldingi miya bo'limlariga yo'naladi: oldingi hid biluv yadrosiga, hid biluv bo'rtig'iga, prepiriform po'stloqqa, periamigdalyar po'stloqqa va bodomsimon yadrolar kompleksining bir qismiga. Hid biluv markazlarining barchasi ham hidni ajratishda ishtirok etmaydi, shuning uchun bu markazlarni assosiativ markazlar tarzida qarash maqsadga muvofiq bo'ladi. Bu markazlar murakkab ovqatlanish, himoya, jinsiy va boshqa refleksni yuzaga chiqaruvchi tizimlar bilan o'zaro bog'lanishini ta'minlaydi. Hid biluv piyozchasining efferent idora etilishi ham yaxshi o'rganilmagan.

Odamlarda hid biluv tizimining sezuvchanligi. Insonlarda bu sezgirlik juda yuqori: bitta hid biluv retseptori hid taratuvchi moddaning bitta molekulasiga asosida qo'zg'alishi mumkin, unchalik ko'p bo'lmagan retseptorlarning qo'zg'alishi hid bilish hissini chaqirishi mumkin. Shunday bo'lsa ham, insonlar hid taratuvchi modda hidi boshlang'ich konsentratsiyaning atigi 30–60% ini ajrata oladi (ajratish bo'sag'asi). Itlarda bu ko'rsatkich odamlarga nisbatan 3–6 marotaba yuqori. Hid biluv tizimida adaptatsiya birmuncha sekin ro'y beradi, bu holat havo tezligiga va hid taratuvchi moddaning konsentratsiyasiga bog'liq bo'ladi.

Ta'm biluv tizimi. Evolyutsiya jarayonida ta'm bilish ovqatni iste'mol qilish yoki qilmaslikda muhim bosqichga ko'tarildi. Tibbiy sharoitlarda ta'm bilish boshqa sensor tizimlar: hid biluv, taktil va termik sensor tizimlar bilan birga kombinatsiyalandi. Ta'm bilish xuddi hid bilish kabi xemoretsepsiyaga asoslangan. Ta'm bilish retseptorlari og'iz bo'shlig'iga tushgan oziq moddalarning xarakteri va konsentratsiyasi to'g'risidagi axborotlarni uzatadi. Ularning qo'zg'alishi miyani turli bo'limlarida shunday murakkab zanjir reaksiyalarini chaqiradiki, bunda yo hazm a'zolarini ishga tushiradi yoki organizm uchun zararli moddalarni og'iz orqali tuflab chiqarib yuboradi.

Ta'm bilish retseptorlari. Ta'm bilish retseptorlari tilda, halqumning orqangi devorida, yumshoq tanglayda, bodomchalarda va kekirdak ustida joylashgan. Ularning ko'pchiligi tilning uchida, qirg'oqlarida va tilning orqangi qismida joylashadi. Ta'm biluv hujayralari kolbachasimon shaklga ega bo'lib, odamlarda uning uzunligi va kengligi 70 mkm atrofida. Ta'm biluv hujayralari tilning shilliq qavati yuzasigacha yetib bormaydi, balki og'iz bo'shlig'i bilan maxsus teshiklari orqali bog'lanadi.

Ta'm biluv hujayralari – organizmdagi eng kam umr ko'ruvchi epitelial hujayralardir, o'rtacha har 250 soatda eski hujayra yangisi bilan almashiniladi. Har bir ta'm biluv hujayralarida uzunligi 10–20 mkm bo'lgan 30–40 ta nozik mikrovorsinkalar bo'ladi. Bu mikrovorsinkalar retseptorlar qo'zg'alishida muhim ahamiyatga egadir. Taxmin qilishlaricha, mikrovorsinkalarda faol markazlar-stereospetsifik qismlar bo'lib, har xil moddalarni tanlab adsorbsiyalaydi. Oziq moddalarning kimyoviy energiyasini retseptorlar nerv qo'zg'alishiga aylanish mexanizmi hali oxirigacha ochildimagan.

Ta'm biluv tizimining elektririk potentsiallari. Hayvonlarda o'tkazilgan tajribalardan shu narsa ma'lum bo'ldiki, til har xil moddalar bilan ta'sirlaganda (shakar, tuz, kislota) retseptorlarning summar potentsialini o'zgarganligi mikroeletrodlar yordamida aniqlangan. Bu potentsial ancha kech yuzaga chiqadi, ta'sirdan so'ng 10–15 sekund vaqt talab etiladi.

Ta'm biluv markazi va o'tkazuvchi yo'llari. Barcha xildagi ta'm biluv sezuvchanlikning o'tkazuvchisi bo'lib nog'ora parda va til-halqum nerv hisoblanadi. Ularning yadrolari uzunchoq miyada joylashadi. Ta'm biluv retseptorlaridan kelayotgan ko'plab tolalar o'ziga xosligi bilan ajralib turadi, masalan, faqatgina tuz, kislotalar va xinin ta'siriga impuls razryadlarining ortishi bilan javob qaytarsa, boshqa tolalar esa faqat shakarga reaksiya qiladi.

Ta'm biluv afferent impulsarlari miya o'zanining birlamchi tutamiga keladi. Birlamchi tutam yadrosidan ikkinchi neyronning aksoni boshlanadi, bu akson talamusgacha davom etadi, bu yerdan uchinchi neyron boshlanadi va u ta'm bilishning po'stloq markazi tomon yo'naladi.

Ta'm sezish. Har xil odamlarda absolyut ta'm bilishning absolyut sezuvchanlik darajasi har xil bo'ladi, ba'zi holatda «ta'm bilish ko'rliigi» gacha boradi. Absolyut sezuvchanlik darajasi organizmning umumiy holatiga bog'liq bo'ladi (ochlik, homiladorlik). Absolyut sezuvchanlik darajasi o'zgarishida 2 ta xususiyatini inobatga olish kerak: ajratib bo'lmaydigan ta'm bilish hissi va ta'mni ajrata olish, shuningdek, uni his qilish. Boshqa sensor tizimlar kabi ta'mni qabul qilish pog'onasi uni sezish hissidan doimo yuqori bo'ladi.

Ta'm bilishning adaptatsiyasi. Moddalar uzoq vaqt ta'sir etilganida bu moddaga nisbatan retseptorlarda adaptatsiya kuzatiladi (ta'm bilish hissining pasayishi). Achchiq va taxirga nisbatan shirin va sho'rga adaptatsiya tez ro'y beradi. Yana shunday almashish adaptatsiyasi ro'y beradiki, bunday holatda bir modda ta'sir etilganda, boshqa bir moddaga bo'lgan sezgirlik susayadi. Bir qancha moddalar bir vaqtda yoki ketma-ket berilganida ta'm bilish kontrasti yoki aralashuvi yuz beradi. Masalan, achchiqqa nisbatan organizmning adaptatsiyasi sho'rga bo'lgan sezuvchanlikni oshirib yuboradi. Bir necha xil ta'mli ovqat iste'mol qilinsa, yangi ta'm hissini sezish ham mumkin.

XIV.

OLIY NERV FAOLIYATI

Hayvon va odam organizmida o'zgaruvchan tashqi muhit sharoitiga moslashuv nerv tizimlari reflektor faoliyati orqali amalga oshiriladi. Evolyutsiya jarayonida organizm bir butunligini ta'minlovchi va har xil a'zolar faoliyatini bir - biriga va tashqi muhit o'zgarishiga moslanishini ta'minlovchi reflektor reaksiya (shartsiz refleks) vujudga keladi. Odam va yuqori rivojlangan hayvonlarda hayot jarayonida o'ttirilgan yangi sifatga ega bo'lgan reaksiya ham mavjud bo'lib, buni I.P. Pavlov shartli refleks deb atadi.

Shartli refleks, I.P. Pavlov bo'yicha, moslashishning mukammal shaklidir. Gomeostoz va organizmning vegetativ funksiyalarini boshqarish mexanizmlari nerv tizimining oddiy faoliyati natijasi bo'lsa, o'zgaruvchan sharoitdagi organizmning murakkab fe'l-atvori oliy nerv faoliyati orqali ta'minlanadi. Oliy nerv faoliyatining funksional birligi shartli refleksdir. Shartli refleks bosh miya po'stlog'i va po'stloq osti tuzilmalari negizida shakllanadi.

Oliy nerv faoliyati o'zgaruvchi tabiat va ijtimoiy sharoitlarga organizm fe'l-atvorini moslashtiruvchi shartsiz va shartli reflekslar va oliy psixik faoliyatlar majmuyidir. Oliy nerv faoliyati reflektor tabiatga ega ekanligi birinchi bo'lib I.M. Sechenov tomonidan e'tirof etilgan, so'ngra bu fikr I.P. Pavlov tomonidan tajribada tasdiqlangan va miyaning oliy qismi faoliyatini baholab bera oladigan-shartli refleks usuli yaratilgan.

I.P. Pavlov barcha reflektor faoliyatlarni ikki guruhga: *shartsiz* va *shartli* reflekslarga bo'ldi.

Shartsiz reflekslar

1. Tug'ma, nasldan-naslga beriluvchi reaksiya, ko'pchiligi tug'ilishi bilan o'zini namoyon qiladi.
2. Turga xos, ya'ni shu vakillarning hammasiga xos.
3. Turg'un, butun hayot davomida saqlanib turadi.
4. MNS quyi qismlari (po'stloq osti yadrolari, miya o'zagi, orqa miya) ishtirokida amalga oshadi.
5. Ma'lum bir retseptor maydonga adekvat ta'sirotlar berilganda yuzaga keladi.

Shartli reflekslar

1. Individual hayot natijasida o'ttirilgan reaksiya.
2. Individual.
3. Turg'un emas, hayot davomida hosil bo'lib, yo'qolib turadi.
4. Asosan bosh miya po'stlog'i faoliyati mahsulidir.
5. Har xil retseptor maydonlarga har qanday ta'sirlar berilganda.

Shartsiz reflekslar oddiy va murakkab bo'lishi mumkin. Tug'ma murakkab shartsiz reflektor faoliyatlar *instinkt* deb ataladi. Ular zanjirli reaksiya sifatida namoyon bo'ladi.

Shartli refleks ko'p komponentli murakkab reaksiya bo'lib, indiferent (befarq, shartli) ta'sirni shartsiz ta'sir bilan mustahkamlash asosida hosil bo'ladi. Shartli refleks ogohlantirish vazifasini o'taydi, organizm shartsiz ta'sirni qabul qilishga tayyor holga keladi. Masalan: organizmning musobaqadan oldingi holatida qonning qayta taqsimlanishi, nafas va qon aylanishining kuchayishi natijasida muskullarning zo'riqib ishlashi uchun tayyor holatga kelishi.

Shartli refleks hosil qilish qoidalarl. Shartli refleks hosil qilish uchun quyidagilar zarur:

1. Ikkita ta'sirlovchining mavjudligi, ulardan biri *shartsiz ta'sir* (ovqat, og'riq chaqiruvchi ta'sir va hokazo) bo'lib, shartsiz reflektor reaksiyani chaqiradi, ikkinchisi esa – *shartli ta'sir*, shartsiz ta'sir bo'lishidan ogoh qiluvchi ta'sir (yorug'lik, tovush, ovqatni ko'rsatish va hokazo);

2. Bir necha bor shartli va shartsiz ta'sirotlarning mos kelishi;

3. Shartli ta'sirning shartsiz ta'sirdan oldin kelishi;

4. Shartli ta'sirlar diqqat-e'tiborni jalb qiladigan har qanday ta'sirotlar bo'lishi mumkin;

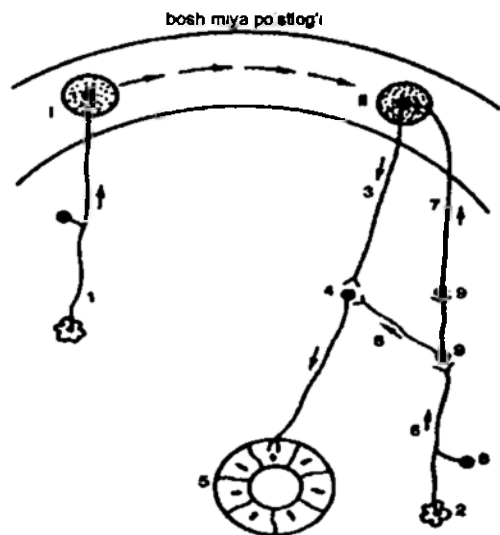
5. Shartsiz ta'sir ma'lum darajada kuchli bo'lishi zarur, aks holda vaqtinchalik aloqa hosil bo'lmaydi;

6. Shartsiz ta'sir natijasida shartli ta'sirga nisbatan kuchli qo'zg'alish vujudga kelishi zarur;

7. E'tiborni chalg'ituvchi yot ta'sirlar bo'lmashligi zarur;

8. Shartli refleks hosil qilinayotgan hayvon sog'lom bo'lishi zarur;

9. Shartli refleks hosil qilinayotganda bosh miya po'stlog'i faol holda bo'lishi shart.

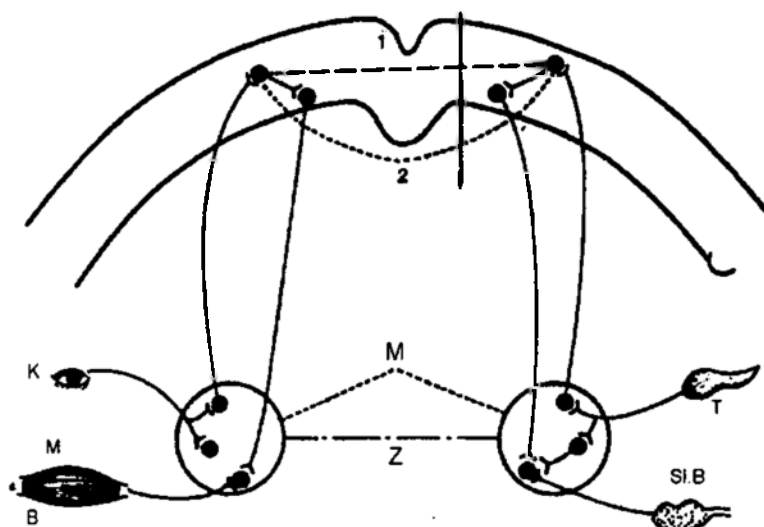
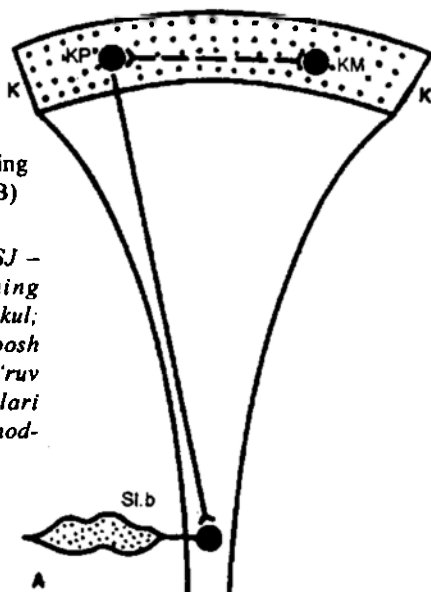


90-rasm. Shartli refleks hosil bo'lish chizmasi.

1, 11 – bosh miya po'stlog'idagi qo'zg'alish o'choqlari; 1 – shartli signalning afferent yo'li; 2 – og'iz bo'shlig'i retseptorlari; 3 – efferent yo'llar; 4 – uzunchoq miya markazi; 5 – so'lak bezi; 6, 7 – shartsiz signal afferent yo'llari; 8 – sezuvchi neyronlar; 9 – oralik neyronlar.

91-rasm. Shartli refleks hosil bo'lishining
I.P. Pavlov (A) va E.A. Asratyanlar (B)
bo'yicha chizmalari.

K – po'stloq; ZS – ko'ruv markazi; SJ – so'lak bezi; KP – hazm markazining po'stloqdagi vakilligi; G – ko'z; M – muskul; Ya – til; S – po'stloq osti markazi; 1 – bosh miya po'stlog'i kulrang moddasidagi ko'ruv markazi bilan so'lak ajralish reflekslari orasidagi vaqtinchalik aloqa; 2 – oq moddadan o'tgan assotsiativ yo'l; 3 – po'stloq osti markazlaridagi yo'l.



Shartli refleks hosil bo'lish mexanizmi. Shartsiz refleksni qandaydir befarq ta'sirot bilan bir necha bor mos kelishi natijasida shartli refleks hosil bo'ladi. Markaziy nerv sistemasi ikki nuqtasining bir necha bor bir vaqtda qo'zg'alishi ular o'rtasida *vaqtinchalik aloqa* hosil bo'lishiga olib keladi, natijada dastlab muayyan shartsiz refleksga hech qanday aloqasi bo'lmagan befarq ta'sirot ushbu refleksni chaqira

boshlaydi. Demak, shartli refleks hosil bo'lishi mexanizmi asosida *vaqtinchalik aloqaning hosil bo'lishi* yotar ekan.

I.P. Pavlov dastlab vaqtinchalik aloqa shartli ta'sirni qabul qiluvchi bosh miya po'stlog'ida va shartsiz refleksning po'stloq osti markazlari o'rtasida hosil bo'ladi, degan. Keyinchalik tajriba natijalariga asoslangan holda, I.P. Pavlov vaqtinchalik aloqa faqat bosh miya po'stlog'ida shartli ta'sirotning va shartsiz refleksning po'stloqdagi markazlari orasida hosil bo'ladi, degan xulosaga keladi. I.P. Pavlov laboratoriyasida har qanday shartsiz refleksning bosh miya po'stlog'ida markazi mavjudligi tajribada isbotlab berildi.

Vaqtinchalik aloqaning hosil bo'lishi fiziologik mexanizmi. I.P. Pavlov bo'yicha vaqtinchalik aloqaning hosil bo'lishi bir vaqtda bosh miya po'stlog'ining ikki nuqtasi qo'zg'alishi: ya'ni, shartli ta'sirotni qabul qiladigan va bosh miya po'stlog'idagi shartsiz refleks markazlarining bir vaqtda qo'zg'alishi natijasidir. Bosh miya po'stlog'idagi bir vaqtdagi qo'zg'alishlarning mavjudligi, qo'zg'alish jarayonining kuchsizroq joydan (shartli ta'sirot natijasida kelib chiqqan), kuchliroq (shartsiz ta'sirot natijasida kelib chiqqan) joyga harakatlanishini keltirib chiqaradi. Shu harakatlar natijasida bosh miya po'stlog'ining ikki nuqtasi o'rtasida yangi yo'l ochiladi. Demak, I.P. Pavlov bo'yicha vaqtinchalik aloqa hosil bo'lishi mexanizmi asosida yangi yo'l ochilishi - dominantlik jarayoni yotadi. Lekin dominant o'choq va vaqtinchalik aloqa o'rtasida katta farq mavjud, dominant o'choq qisqa davom etsa, hosil bo'lgan vaqtinchalik aloqa turg'un bo'ladi. Shuning uchun dominantlik jarayoni vaqtinchalik aloqa hosil bo'lishining boshlang'ich davrida, ya'ni neyronlar orasidagi ishlamay turgan sinapslarning ishlab ketishida katta ahamiyat kasb etadi.

Vaqtinchalik aloqaning mustahkamlanishi, ya'ni bosh miya po'stlog'ining ikki nuqtasi orasidagi sinapslarning o'tkazuvchanligi turg'unligi boshqa mexanizmlar asosida amalga oshiriladi. Ayrim tadqiqotchilar fikricha, neyronlararo sinapslarda o'tkazuvchanlikning osonlashishiga sabab berilayotgan takroriy ta'sirotlar natijasida bosh miya po'stlog'idagi funksional o'zgarishlardir.

Shartli va shartsiz ta'sirotlarning mos kelishi oraliq neyronlarda yo'qolmaydigan iz qoldiradi, natijada bu yerda o'tkazuvchanlik turg'un bo'lib qoladi.

Ayrim tadqiqotchilar fikricha, vaqtinchalik aloqa bosh miya po'stlog'idagi morfologik o'zgarishlar bilan bog'liq. I.S. Beritov bo'yicha shartli va shartsiz ta'sirotlar natijasida qo'zg'alayotgan bosh miya po'stlog'i sohaları orasida neyronlar va ularning sinaps sohasi yo'g'onlashishi kuzatiladi. Bundan tashqari, neyron tanasi impuls kelayotgan tomonga va uning o'simtasi esa qo'zg'alish uzatilayotgan tomonga qarab uzayadi va bu o'zgarishlar natijasida qo'zg'alishning o'tkazilishi tezlashadi.

A.I. Roytbak fikricha, vaqtinchalik aloqaning hosil bo'lishi asosida mana shu ikki nuqta orasidagi neyronlarning miyelin qobig'i bilan qoplanishi yotadi.

P.K. Anoxin bo'yicha vaqtinchalik aloqa shartli va shartsiz ta'sirotlar bosh miya po'stlog'ining bitta neyroniga kelib tugashi va mana shu neyron aksoplazmasida ketadigan kimyoviy jarayon natijasida RNK kodi o'zgaradi va vaqtinchalik aloqani ta'minlovchi oqsil molekulasi sintezlanadi.

Shartli refleks turlari. Organizm javob reaksiyasini chaqirayotgan shartli ta'sirot turiga qarab tabiiy va sun'iy shartli reflekslar tafovut etiladi.

Tabiiy shartli refleks deb, shartsiz ta'sirotning tabiiy belgilariga, xossalari (masalan: go'shning hidiga, ko'rinishiga va h. k.) nisbatan hosil bo'lgan shartli refleks aytiladi.

Sun'iy shartli refleks deb, shartsiz refleksga hech qanday aloqasi bo'lmagan ta'sirotga (masalan: qo'ng'iroq chalish va uni ovqatlantirish bilan mustahkamlash) shartli refleks hosil qilishga aytiladi.

Shartli ta'sirotni qabul qilayotgan retseptorlar tabiatiga qarab ekstraretseptiv, intraretseptiv va proprioretseptiv shartli reflekslar farqlanadi. *Ekstraretseptiv shartli reflekslar*, tananing tashqi retseptorlariga berilgan shartli ta'sirotga hosil qilingan shartli reflekslardir. Bu turdagi shartli reflekslar keng tarqalgan bo'lib, o'zgaruvchan tashqi muhitga moslashish reaksiyasini ta'minlaydi.

Intraretseptiv shartli reflekslar intraretseptorlarning fizikaviy va kimyoviy ta'sirlanishidan hosil bo'luvchi, gomeostaz jarayonini ta'minlovchi shartli reflekslardir.

Proprioretseptiv shartli reflekslar, tana ko'ndalang targ'il muskullari proprioretseptorlarini qitiqlashdan hosil bo'luvchi va harakat ko'nikmasini ta'minlovchi shartli reflekslardir.

Berilayotgan shartli ta'sirotning tarkibiga qarab sodda va murakkab shartli reflekslar aniqlangan.

Sodda shartli refleksda shartli ta'sir sifatida oddiy ta'sirlovchi (yorug'lik, tovush va h. k.) qo'llaniladi. Organizm hayot faoliyatida shartli ta'sir yakka, oddiy bo'lmasdan, balki u makon va zamondagi voqea va hodisalar majmuyi sifatida ta'sir qiladi. Bunday paytda organizmni o'rab turgan tashqi muhit to'la yoki uning ayrim qismlari shartli ta'sirot vazifasini o'tashi mumkin. Bunday ta'sirlar natijasida hosil bo'lgan reflekslar murakkab shartli reflekslar deb ataladi.

Shuningdek, bir vaqtda va ketma-ket ma'lum bir vaqt oralig'ida berilgan shartli ta'sirotlar ta'sirida hosil bo'lgan shartli reflekslar ham mavjud. Bularga mavjud va izli shartli reflekslar kiradi.

Mavjud shartli refleksda shartli va shartsiz ta'sirotlar fazoda mos keladilar. Mavjud shartli reflekslarning bir necha turlari bor. *Mavjud mos keluvchi shartli refleks*, shartli ta'sirot berilgandan 1–2 sekunddan so'ng shartsiz ta'sirot bilan mustahkamlanishidan hosil bo'lgan shartli refleksdir. *Mavjud orqada qolgan shartli refleks* shartli ta'sir berilgandan 5–30 sekund o'tgandan so'ng shartsiz ta'sirot bilan mustahkamlanadi. *Mavjud-kechikuvchi shartli refleks* shartli ta'sirot uzoq vaqt yakka o'zi ta'sir qilgandan so'ng (m: 3 minut) shartsiz ta'sirot bilan mustahkamlanadi.

Izli shartli refleks - shartli ta'sirot to'xtagandan so'ng, ta'sirot natijasida kelib chiqqan qo'zg'alishlardan qolgan izlar shartsiz ta'sirot bilan mustahkamlash orqali olingan shartli refleks.

Shartli ta'sirotni shartsiz ta'sir bilan mustahkamlash usuliga qarab shartli reflekslar birinchi va yuqori tartibli shartli reflekslar, taqlid qilish, assotsiativ shartli refleks va vaqtga hosil qilingan shartli reflekslarga bo'linadi. Agar shartli ta'sir

shartsiz ta'sir bilan mustahkamlanishi orqali shartli refleks hosil qilinsa, bunday shartli refleks *birinchi tartibli shartli refleks* deb ataladi. Agar shartli ta'sirni shartsiz ta'sir bilan emas, balki avval hosil qilingan shartli refleksning shartli ta'siri bilan mustahkamlash orqali shartli refleks hosil qilinsa, bunday shartli refleks *ikkinchi tartibli shartli refleks* deb ataladi.

Taqlid qilish ham shartli refleksning bir turi bo'lib, to'da, poda bo'lib yashaydigan hayvonlarda yaxshi rivojlangan. Agar laboratoriyada bir guruh, maymunlar ko'z oldida bitta maymunda ovqatlanish shartli refleksni hosil qilinsa, «tomoshabinlar» dan birortasi olinib tajriba xonasiga kiritilib, birinchi bor shartli ta'sir berilgandayoq bu maymunda muayyan shartli refleks mavjud ekanligi kuzatiladi. Demak. «tomoshabin» maymunlarda tajribani kuzatish orqali shartli refleks hosil bo'lgan.

Assotsiativ shartli refleks-indiferent ta'sirlovchilarining bir necha bor mos kelishi natijasida kelib chiqadi, shu ta'sirotlar bir-birini eslatadi. I.P. Pavlov laboratoriyasida bir necha bor bir vaqtda itlar tovush va yorug'lik bilan ta'sirlashgan. Yigirma marotaba qaytarilgandan so'ng bular o'rtaida bog'lanish paydo bo'lganligi kuzatilgan. Agar yorug'lik yakka o'zi ta'sir etilsa, it jim turgan tovush manbayiga, tovush berilganda esa yorug'lik manbayiga qaraganligi kuzatilgan. Shu ta'sirlardan biri, yorug'likka – shartli refleks hosil qilingandan so'ng, tovush birinchi marotaba berilgandayoq shu refleksni chaqirgan.

Vaqtga hosil qilingan shartli refleks. Agar shartli ta'sir bir necha bor ma'lum bir vaqt o'tgandan so'ng qaytarilsa, vaqtga shartli refleks hosil bo'lishi mumkin. Natijada vaqt oralig'i o'tgandan so'ng xuddi shartsiz ta'sir berilgandek javob reaksiyasi kuzatiladi. Masalan: bir necha bor it har 30 minutda ovqatlantirilsa, har 30 minutda o'z-o'zidan so'lak ajralish reaksiyasi kuzatiladi.

Shartli reflekslarning tormozlanishi

Shartli reflekslarning hosil bo'lishi neyronlarning qo'zg'alishi bilan bog'liq. Tormozlanish jarayoni odam va hayvonlarni murakkab xulq-atvorini amalga oshirish uchun qo'zg'alish jarayoni kabi muhim ahamiyatga ega. Tormozlanish shartli reflekslarni tartibga solish va mukammallashtirishning asosiy vositasi hisoblanadi. Tormozlanish tufayli organizm uchun eng zarur eng, ahamiyatli faoliyatga e'tibor berilib, qolganlari to'xtatib qo'yiladi (*shartsiz tormozlanish*). Tormozlanish tufayli shartli reflekslar uzluksiz aniqlashtirilib mukammallashtirilib o'zgaruvchi muhit sharoitiga moslashtiriladi. Shartli tormozlanish tufayli shartli reflekslarni nozik mexanizmi orqali organizm o'zini ortiqcha kuchlanishdan saqlaydi (himoyaviy tormozlanish).

Shartli reflekslar tormozlanishining ikki guruhi mavjud:

1. *Shartsiz-tashqi.*

2. *Shartli-ichki.*

Shartsiz (tashqi) tormozlanish. Organizm hayot faoliyati jarayonida tashqi va ichki dunyodan uzluksiz ta'sirlarga uchraydi. Bu ta'sirlarning har qaysisi tegishli refleksni keltirib chiqaradi. Agar hamma ta'sirlarga organizm javob berganda uning faoliyatida hech qanday tartib bo'lmas edi. Aslida bunday bo'lmaydi. Shartsiz

tormozlanish natijasida hozirgi vaqt uchun eng zarur refleks amalga oshib, qolganlari tormozlanadi. Shartsiz tormozlanish nerv tizimining barcha bo'limlarida uchraydi. Uni hosil qilinmaydi, u zarur refleks yuzaga kelishi bilan boshqalarni tormozlaydi. Shartsiz tormozlanishni «tashqi» deyilishiga sabab, uni keltirib chiqadigan tormozlovchi omil refleks yoyidan tashqarida bo'ladi. Shartsiz tormozlanishni keltirib chiqaruvchi ta'sirlagichlarni *doimiy* va *so'nib boruvchilarga* bo'linadi.

Doimiy tormoz. Itda yaxshi so'lak ajratuvchi shartli refleks hosil qilingan holatda shartli qo'zg'atuvchining ta'siriga it kuchli so'lak oqishi bilan javob beradi. Biroq shartli qo'zg'atuvchi ta'siri bilan birga itga og'riq berilsa, bir tomchi ham so'lak oqmaydi: shartli refleks yo'qoladi. Shartli so'lak ajratuvchi refleksning tormozlanishi hayotiy muhim shartsiz himoyaluvchi refleks hisobiga yuzaga keldi. Organizmga ziyon keltiruvchi og'riq reaksiyasi shunchalik muhimki, barcha imkoniyatlarni ishga solib, undan qutulish zarur. Shartsiz tormozlanish boshqa reflekslarni to'xtatib organizmni og'riqdan qutqarishga yo'naltiradi.

Itga ko'p marta og'riqni chaqiruvchi ta'sir qilsa, u shuncha marta reaksiya beradi. Takrorlanish hisobiga javob reaksiyasining kuchi kamaymaydi.

Doimiy shartsiz tormozlanishning manbalari bo'lib, turli shartsiz reflekslar bo'lishi mumkin. Masalan, tajriba vaqtida itda barcha shartli reflekslar o'z-o'zidan yo'qolib ketadi. Agar itni tashqariga olib chiqib siydik pufagini bo'shatishga imkon yaratilsa barcha shartli reflekslar qaytadan paydo bo'ladi. Bunda shartli reflekslar siydik pufagini cho'zilishidan hosil bo'lgan interoretseptorlarning impulsleri hisobiga tormozlanadi.

Shartsiz tormozlanish boshqa shartli refleks ta'sirida ham yuzaga kelishi mumkin. Bu hayvonlar xulq-atvorining nihoyatda egiluvchanligini ko'rsatadi. Masalan, qopqonga sepilgan don qushni unga yaqinlashishiga sabab bo'ladi, biroq shu vaqtda qush tutuvchining sharpasi qushni uchirib yuboradi. Bunda shartli himoyalaniş refleksi shartli ovqatlanish refleksini tormozlaydi.

Odamlarda juda ko'p shartli reflekslar borligi tufayli bir faoliyatini to'xtatish yoki kuchaytirish uchun juda ko'p imkoniyatlarga ega. Odamlarning fikrlashi va xulq-atvorida odamni «irodaviy faoliyati» muhim ahamiyatga ega. Masalan, otishma bo'layotgan joyda askar biologik muhim ahamiyatga ega bo'lgan shartli himoyalaniş refleksiga ko'ra tanasi bilan yerga iloji boricha yopishadi, chunki hayot yoki o'lim masalasi ko'ndalang turibdi. Biroq «Vatan uchun olg'a» buyrug'i beriladi, yonida yotgan o'rtoqlari turadi, shartli himoyalaniş refleksi ongli ravishda tormozlanadi.

So'nib boruvchi tormoz. Shartli reflekslar shartsiz tormozlanishi mo'ljallovchi (turmollash) refleks yuzaga kelganda ro'y beradi. Masalan, so'lak ajratuvchi shartli refleks yuzaga kelgan vaqtda kamera devori taqqillatilsa, it o'sha zahoti hushyor tortib shartli so'lak oqishi to'xtaydi. Biroq shunday taqqillatish ko'p marotaba takrorlansa so'lak ajralishining tormozlanishi susayib, oxiri mutlaqo ta'sir qilmaydi. Demak, takrorlanuvchi mo'ljallovchi refleks o'zining tormozlovchi ta'sirini yo'qotadi. Mo'ljallovchi refleksni bir xil sharoitda asta sekin yo'qolishi muhim biologik ahamiyatga ega. So'nib boruvchi tormoz ta'sirini odam doimo sezadi.

Notanish minbarda ma'ruzachi ayrim hollarda uning uchun yaxshi tanish narsalarni ham esdan chiqaradi, ammo biroz moslashgandan keyin eshituvchilarga maydachuylada narsalarni ham eslab aytib beradi.

Shartli (ichki) tormozlanish

Vaqt o'tishi bilan oliy nerv faoliyati mukammalashadi, ya'ni xulq-atvor keraksiz, eskirgan elementlardan tozalanadi. Bu jarayon har bir shartli refleksni o'zida ketadigan tormozlanish jarayonlari bilan bog'liq holda kechadi.

Shartli tormozlanishni quyidagi turlari farqlanadi: *so'nish, farqlash, kech qolish* va *shartli tormoz*. Ularning barchasi tajriba yo'li bilan hosil qilinganligi sababli shartli hisoblanadi. Shartli tormozlanishda uni keltirib chiqaruvchi sabablar shartli hisoblanadi. Shartli tormozlanishda uni keltirib chiqaruvchi sabablar shartli refleks yoyi ichidaligi uchun ichki tormozlanish deb ham ataladi.

So'nuvchi tormozlanish. Agar shartli qo'zg'atuvchi vaqti-vaqti bilan shartsiz qo'zg'atuvchi bilan mustahkamlanib tuzilmasa, shartli refleks so'nadi. Masalan, itga chiroqni yoqib so'lak oqizuvchi shartli refleks hosil qilgandan so'ng, chiroq yoqib ovqat berilmasa so'lak ozroq chiqa boshlaydi va oxir oqibatda mutlaqo oqmay qo'yadi. Shunday qilib chiroq ovqat berilishi haqidagi xabarchiligini yo'qotdi. So'nuvchi tormozlanish muhim biologik ahamiyatga ega. Yangi sharoitga o'tish eski shartli refleksga ehtiyoj qoldirmasa ular so'nib o'rniga yangilari hosil bo'ladi.

Farqlash hisobiga tormozlanish. Bu turdagi tormozlanishda shartli qo'zg'atuvchiga o'xshash qo'zg'atuvchiga nisbatan tormozlanish jarayoni sodir bo'ladi. Itga 100 Vattli chiroqni yoqishga so'lak oqizuvchi mustahkam shartli refleks hosil qilgandan so'ng 150 Vattli chiroq yoqilsa ham, so'lak ajraladi. Biroq 100 Vattli ovqat bilan mustahkamlab, 150 Vattli ta'sirni mustahkamlamasa bir necha takrorlashdan keyin 150 vattli ta'sirga so'lak oqmaydi, ya'ni o'xshash qo'zg'atuvchining ta'siriga shartli refleks tormozlanadi.

Kundalik hayotda farqlovchi tormozlanishning ahamiyati katta. Tajribasiz kuchuk hayoti davomida juda ko'p xatolar qiladi. Katta it esa farqlash hisobiga xulq-atvorini sharoitdan kelib chiqib amalga oshiradi. Odam atrofdagi voqeiyliklarni nihoyatda nozik farqlaydi. Hattoki, aytilgan so'zlarning ohangiga qarab o'z faoliyatini rejalashtiradi.

Shartli tormoz. Chiroqni yonishiga mustahkam so'lak oquvchi shartli refleks hosil qilingandan keyin chiroqni yonishiga ikkinchi kuchsiz yot qo'zg'atuvchini qo'shilsa va bu kombinatsiya shartsiz qo'zg'atuvchi bilan mustahkamlanmasa, tezda chiroqni yonishiga so'lak ajralaveradi, chiroqqa yot qo'zg'atuvchi qo'shilganda shartli refleks tormozlanadi. Demak, shartli qo'zg'atuvchiga qo'shilgan yot qo'zg'atuvchi shartli tormoz hisoblanadi. Har qanday ta'sir xohlagan qo'zg'atuvchiga shartli tormoz bo'lishi mumkin. Hayot davomida hosil qilingan shartli tormozlar shartli reflekslarni aniqlashtiradi, odam va hayvonlar xulq-atvorini muhit sharoitlariga moslashuvida muhim ahamiyatga ega.

Kech qolish hisobiga tormozlanish. Itda mustahkam so'lak ajratuvchi shartli refleks hosil qilgandan keyin shartli qo'zg'atuvchini shartsiz qo'zg'atuvchi bilan

mustahkamlashni ma'lum muddatga cho'zib qo'ysa, so'lak ajratish reaksiyasi tobora kechika boshlaydi, oxir oqibatda shartli so'lak oqish cho'zilgan vaqtni tugashiga kelib boshlanadi. Shunday qilib shartli qo'zg'atuvchi dastlabida tormozlovchi, vaqt o'tishi bilan qo'zg'atuvchi ta'sir qiladi. Bu paradoksni qo'shimcha qo'zg'atuvchi «vaqt» qo'shilgani bilan izohlash mumkin. Kech qolish hisobiga tormozlanish muhit sharoitiga moslashishda muhim ahamiyatga ega. Masalan: O'tloqda yurgan quyon och bo'ri uchun shartli qo'zg'atuvchi hisoblanadi. Tajribasiz yosh bo'ri quyonni ko'rishi bilan unga tashlanadi va oradagi masofa kattaligi sababli quyon qochib ulguradi. Tajribali bo'ri pisib yotib quyonni iloji boricha unga yaqinlashishiga imkon berib, masofani yetib olish darajasiga yetgandagina quyonga tashlanadi. Kechikish hisobiga tormozlanish hayotiy tajriba asosida yosh ulg'aygan sari kuchayadi.

Shartli tormozlanishni fiziologik mexanizmi

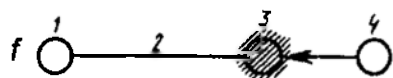
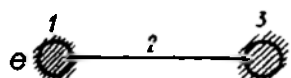
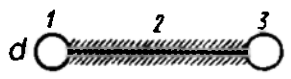
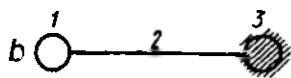
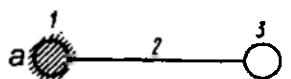
Shartli tormozlanish nerv hujayralarining faol faoliyati tufayli yuzaga keladi. Neyronlar ayniqsa o'xshash qo'zg'aluvchilarni farqlaganda murakkab faoliyatni amalga oshiradi. Shartli tormozlanish charchash jarayoni bilan bog'liq emas. Agar neyronlar faoliyatini turli narkotik moddalar bilan susaytirilsa, shartli tormozlanish turlari ham kuchayishi kuzatilishi kerak edi. Aslida esa teskarisi yuzaga keladi, po'stloq hujayralari susaysa tormozlanish yo'qoladi. Tormozlanish jarayoni faol jarayonligini shundan ko'rish mumkinki, miya hujayrlari boshqa faoliyat bilan band qilinsa, tormozlanish yo'qqa chiqadi. Agar tormozlanish charchash bo'lganda, har bir yangi harakat charchashni kuchaytirgan bo'lar edi. Shunday qilib shartli tormozlanish faol jarayon hisoblanib organizmni o'zgarib turuvchi tashqi muhit sharoitlariga uzluksiz moslashuvini ta'minlaydi. Shartli tormozlanish nerv tizimining qaysi bo'limida yuzaga keladi? Yot ta'sirlagichni takror va takror qo'llanishi natijasida ishda mo'ljallovchi shartli refleks so'nadi.

Bu tormozlanish hosil qilinganligi uchun ichki hisoblanadi. Bosh miya yarim sharlari po'stlog'i olib tashlangan itda shu tajriba qilinsa, mo'ljallovchi shartli refleks so'nmaydi. Bu tajribadan ko'rinib turibdiki, shartli tormozlanish jarayoni miyaning yuqori bo'limlari orqali amalga oshadi. Bosh miya yarim sharlar po'stlog'i murakkab tuzilishga ega. Shartli refleks po'stloqda shartli qo'zg'aluvchi markazi bilan shartsiz qo'zg'aluvchi markazi orasida vaqinchalik bog'lanish hosil bo'lishi hisobiga yuzaga keladi. Shartli refleks yoyining qaysi qismida shartli tormozlanish hosil bo'ladi? O'tkazilgan tajribalardan olingan ma'lumotlarga ko'ra shartli tormozlanish jarayoni refleks yoyining qaeida joylashishi haqida turli xil fikrlar yuzaga keldi.

Rasmda ko'rsatilgandek shartli tormozlanish jarayoni shartli qo'zg'atuvchining po'stloqdagi markazida (a); shartsiz qo'zg'atuvchining po'stloqdagi markazida (b); vaqinchalik bog'lanish tuzilmalarida (d); ham shartli ham shartsiz qo'zg'atuvchilarning markazlarida (e); va nihoyat shartli refleks mustahkamlanmaganda biologik manfiy reaksiya yuzaga kelib po'stloqdagi shartsiz qo'zg'aluvchi markazini tormozlaydi (f).

Shartli tormozlanish miyaning umumiy elektr holatida ham namoyon bo'ladi.

Shartli tormozlanish beta ritmni mutlaqo yo'qotib alfa ritmni keskin susaytirib, uning amplitudasini sezilarli orttiradi, ya'ni shartli tormozlanish vaqtida past chastotali yuqori amplitudali ritmlar ko'payadi.



92-rasm. Shartli tormozlanish jarayonining joylashishi.

- 1 – shartli qo'zg'aluvchining po'stloqdagi markazi;
2 – vaqtinchalik bog'lanish;
3 – shartsiz qo'zg'aluvchining po'stloqdagi markazi;
4 – biologik salbiy reaksiya.

Vaqtinchalik bog'lanishning hosil bo'lishi po'stloqning qo'zg'aluvchi va tormozlanuvchi neyronlarning faoliyati tufayli amalga oshadi. Shartli tormozlanish jarayonida ham po'stloqning qo'zg'aluvchi va tormozlanuvchi neyronlari ishtirok etadi. Shartli tormozlanish rivojlanayotgan vaqtda qo'zg'alish bilan javob beruvchi neyronlarning faolligi susayishi, tormozlanishi bilan javob beruvchi nerv hujayralarining faoliyati ortganligi aniqlangan.

Shunday qilib shartli tormozlanish jarayoni faol jarayon hisoblanib, uni amalga oshirishda po'stloq neyronlarining faoliyati tegishli maqsadni amalga oshirishga yo'naltiradi.

Ichki tormozlanishni o'rganishga yo'naltirilgan ishlar ko'p bo'lishiga qaramay, uning mexanizmini tushuntirishda juda ko'p muammolar mavjud.

Oliy nerv faoliyati tiplari. Nerv jarayonlarining (quzg'alish va tormozlanish) kuchi, muvozanati va harakatchanligi shaxsning oliy nerv faoliyati tiplarga bo'linishiga asos bo'lgan. Oliy nerv faoliyati tipi organizm va muhit munosabatini aks ettiruvchi nerv tizimining tug'ma va orttirilgan hossalari majmuyidir.

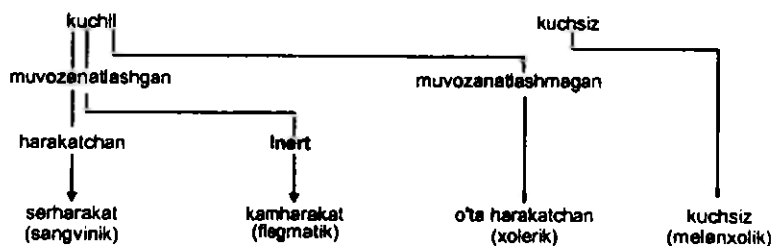
I.P. Pavlov nerv jarayonlari hossalari qaraib hayvonlarni ma'lum guruhlariga bo'lgan va bu bo'lish Gippokrat tomonidan kashf qilingan odamlarning oliy nerv faoliyati tiplari (temperamentlari) ga mos keladi.

Nerv jarayonlari kuchiga qaraib *kuchli* va *kuchsiz* tiplarga bo'linadi. Kuchsiz tipdagilarda qo'zg'alish va tormozlanish jarayonlari kuchsiz kechadi, shuning uchun ham bularda nerv jarayonlarining harakatchanlik va muvozanatlanganligiga aniq

baho berish qiyin.

Nerv tizimlari kuchli tiplar - *muvozanatlashgan* va *muvozanatlashmaganlarga* bo'linadi. Bulardan bir guruhida qo'zg'alish va tormozlanish jarayonlari muvozanatlashmagan, qo'zg'alish tormozlanishdan ustun turadi, bu tipdagilarning asosiy hossasi muvozanatlashmaganligidir. Muvozanatlashgan tipda qo'zg'alish va tormozlanish jarayonlari teng rivojlangan, bir-biridan ustunligi yo'q, qo'zg'alish va tormozlanish jarayonlari bir-biri bilan tez almasha oladi.

oliy nerv faoliyati tiplarining chizmasi



Mana shu ko'rsatkich bo'yicha ONF *harakatchan* va *inert* (kamharakat) tiplariga bo'linadi. O'tkazilgan tajribalarga ko'ra I.P. Pavlov ONF ni quyidagi tiplarga bo'ladi:

1. Kuchli, muvozanatlashgan, harakatchan tip (sangvinik)dagilar quyidagi xossalarga ega: qo'zg'alish va tormozlanish jarayonlari kuchli rivojlangan, muvozanat holatda va bu jarayonlar bir-biri bilan tez almasha oladi.

2. Kuchli, muvozanatlashmagan, o'ta harakatchan (xolerik) tipdagilarda qo'zg'alish jarayoni tormozlanishdan ustunlik qiladi, o'ta harakatchan, labilligi yuqori.

3. Kuchli, muvozanatlashgan, kamharakat (flegmatik) tipdagilarda nerv jarayoni ma'lum darajada kuchga ega, lekin qo'zg'alish va tormozlanish jarayonlari bir-biri bilan sekin almasha oladi, ya'ni kam harakat, labilligi past.

4. Kuchsiz tip (melanxolik), qo'zg'alish va tormozlanish jarayonlari juda kuchsiz, tezda charchab qoladi va ish qobiliyati pasayib ketadi.

Ikkinchi signal tizimi mavjudligi, fikrlash va ijodiy ishlar bilan shug'ullanganligi tufayli odamlar ONF tiplari farqlanadi. I.P. Pavlov shu holatga ahamiyat bergan holda odamlarni ikki tipga bo'ldi: Badiiy va fikrlovchi. *Badiiy tipdagi* odamlar yorqin tasavvur qilish bilan fikrlaydi; ularning bilish, ijod qilish jarayonlari yorqin badiiy siymolar orqali amalga oshiriladi; ular miyasida birinchi signal tizimi orqali olingan yorqin ko'rinishlar aniq ifodalanadi. *Fikrlovchi tipda* esa o'rganish, fikrlash mavhum tushunchalarga asoslanadi; ular uchun signallar haqidagi xabarlar ko'proq ahamiyat kasb qiladi, ya'ni ular miyasida ikkinchi signal tizimidan kelgan axborotlar ko'proq o'z aksini topadi.

Birinchi va ikkinchi signal tizimlari. Ko'rish, eshitish va boshqa sezish a'zolari orqali tashqi dunyoning ongimizga ta'sir etishi *birinchi signal tizimi* deb ataladi,

chunki voqelik ongimizda bevosita o'z aksini topmoqda. Birinchi signal tizimi odam va hayvonlarda mavjud. Yuqori rivojlangan hayvonlarda (sut emizuvchilarda), qushlarda nisbatan murakkabroq signal mavjud bo'lib, ular xavf-xatar, bu maydonning egasi kimligi va boshqa xabarlarni har xil tovushlar yordamida beradilar. Faqat insonlarda, mehnat va ijtimoiy faoliyatlari tufayli *ikkinchi signal tizimi* – nutq rivojlangan.

Nutqdagi so'zlar narsalarning ramzi, sifati, moddiy dunyo voqeliklari haqidagi kuchli shartli ta'sirlovchilardir. Bu signal tizimi-talaffuz qilingan yoki o'qilgan so'zlarni qabul qilishdan iborat. Bir xil voqelik, narsalar boshqa tilda bo'lakcha talaffuzda bo'lib yozilishi ham farqlanadigan so'z-verbal qabul qilinib mavhum tushuncha paydo qilinadi.

Bolalarda so'zlarni tushunish, so'ngra talaffuz qilish eshitilgan so'zlarni ayrim voqelik, narsalar bilan bog'liqligini anglashi natijasida kelib chiqadi. Moddiy dunyoning miyadagi subyektiv siymosi neyronlar mexanizmlari yordamida olingan axborotni mavjud bo'lgan obyektiv dunyo bilan taqqoslash natijasida paydo bo'ladi. Ikkinchi signal tizimi hosil bo'lishi va rivojlanishi natijasida voqelikni ongda abstrakt aks etishi va ulardan tushuncha, tasavvur hosil bo'lishi imkoniyatlari paydo bo'ladi. Ikkinchi signal tizimining ta'sirlovchilari obyektiv dunyoni o'zida aks ettiruvchi, tushunchalarni umumlashtiruvchi so'zlardir. So'zlar yordamida birinchi signal tizimi orqali olingan siymolarni sezishdan ikkinchi signal tizimi yordamida tasavvur qilish va tushunishga o'tiladi. Fikrlash jarayonining asosida so'zlar yordamida ifodalangan mavhum tushunchalar bilan ishlash yotadi.

Til – bu fikrni ifodalovchi va fikrning mavjudligini ko'rsatuvchi vositadir. Fikrlash natijalari so'z va gaplarda o'z ifodasini topadi, ular yordamida fikr almashinish imkoniyati paydo bo'ladi.

Nutq so'zlar yordamida juda ko'p a'zolar faoliyatini boshqarishda ishtirok etadi. So'zlar fiziologik faol omil bo'lib, ichki a'zolar faoliyatini, modda almashinuv jarayonining jadalligini, mushak va sensor tizimlar faoliyatini o'zgartira oladi. Aytilgan yoqimli so'zlar ish qobiliyatini oshirishi va yaxshi kayfiyat hosil qilishi mumkin. Bemor oldida aytilgan birorta noo'rin so'z uning ahvolini og'irlashtirib qo'yishi tabiiy.

Nutqning fiziologik asosi. Ikkinchi signal tizimi harakat, eshitish, ko'rish analizatorlari va miyaning peshana sohasi faoliyatlari mahsulidir. Nutqning boshqarilishi tovush mushaklari, paylari, bog'lamlari, retseptorlaridan afferent impulsleri oluvchi bosh miya po'stlog'ini ishga tushiruvchi va boshqaruvchi ta'siri bilan bog'liqdir.

Nutqni harakatlantiruvchi (Brok) markaz bosh miya po'stlog'ining peshana sohasidagi ikkinchi, uchinchi pushtalarida joylashgan. Nutqni qabul qilish nutqning harakatlantiruvchi va qabul qiluvchi (Vernike) markazlari orqali amalga oshiriladi.

Nutqni kodsizlantirish uchun, eshitgan paytda nutq xotirasida uning barcha elementlarini saqlab qolish, ko'rish paytida esa ko'zining izlanuvchan murakkab harakatlari ahamiyatlidir. Nutqni kodsizlantirish bosh miya chap yarim sharining (o'naqay odamda) chakka-tepa va ensa qismlarida amalga oshiriladi. Bu sohalarida so'zlar ma'nosini tushunish va hisob-kitob ishlarini bajarish buziladi.

Oliy psixik faoliyatlar. *Psixik faoliyat*-ongda obyektiv voqealarning aks etishidan hosil bo'lgan ruhiy kechinmalar majmuyi, ruhiy holat. Sezish va qabul qilish o'z-o'zimizni va tashqi dunyoni bilishimizning boshlang'ich davri hisoblanadi. *Sezish*-sezgi a'zolariga bevosita ta'sir qilgan narsalar va obyektiv borliqning markaziy nerv sistemasida aks etishi. Har qanday sezgi ma'lum bir sifatga, kuch va davomiylikka ega. Sezginig o'ziga xos sifati, uning modalligi deb ataladi. Sezgi tevarak-atrofimizni bilishimiz uchun asos bo'lib qoladi.

Idrok. Narsa yoki hodisalarning sezgi a'zolariga bevosita ta'sir qilish jarayonining kishi ongida aks etishi *idrok* deb ataladi. Idrok etish jarayonida alohida holdagi sezgilarning tartibga solinishi hamda narsalar va voqea-hodisalarning yaxlit obrazlariga birlashuvi yuz beradi.

Qo'zg'atuvchining alohida xususiyatlari aks etadigan sezgilardan farqli o'laroq, idrok narsalarni umuman, uning hamma xususiyatlari bilan birgalikda aks ettiradi. Bunda idrok alohida sezgilar yig'indisidan iborat tarzda emas, balki hissiy bilishning o'ziga xos xususiyatlari bilan sifat jihatidan yuqori bosqichi sifatida tasavvur qilinadi.

Kishining idroki uning tafakkuri bilan, narsaning mohiyatini tushunib yetishi bilan chambarchas bog'liqdir. Narsani ongli idrok etish unga fikran nom berish, ya'ni idrok etilgan narsani narsalarning muayyan guruhiga, sinfiga kiritish, uni o'z vositasida umumlashtirish demakdir. Hatto o'zimizga notanish narsani ko'rganimizda ham uning bizga tanish obyektlar bilan o'xshashlik jihatlari payqab olishga, uni qandaydir toifaga kiritishga urinamiz. Idrok shunchaki sezgi a'zolariga ta'sir qiladigan qo'zg'atuvchilarning oddiy yig'indisi bilan belgilanmaydi, balki mavjud ma'lumotlarni yaxshilab talqin qilish, izohlab berish yo'llarini jadal izlash bo'lib hisoblanadi.

Tafakkur. Jiddiy ravishda yangilikni qidirish va ochishga bog'liq, aloqador psixik jarayondir, uning tahlili va sintezi jarayonida voqelikni bevosita va umumlashtirib aks ettirish jarayonidir. Tafakkur amaliy faoliyat asosida hissiy bilishlardan paydo bo'ladi va hissiy bilish chegarasidan ancha tashqariga chiqib ketadi.

Bilish faoliyati sezish va idrok qilishdan boshlanadi va keyin tafakkurdan o'tib ketishi mumkin. Biroq istagan tafakkur, hatto eng rivojlangan tafakkur ham hamisha hissiy bilish bilan, ya'ni sezish, idrok va tasavvurlar bilan bog'langan bo'ladi. Tafakkur faoliyati o'zining butun «materialini» faqat bitta manbadan, ya'ni hissiy bilishdan oladi.

Kishining tafakkur faoliyati uchun *tilning nutq* bilan o'zaro bog'liqligi ham muhim ahamiyatga egadir. Bunda inson va hayvon psixikasi o'rtasidagi prinsipial farqlardan biri namoyon bo'ladi. Faqat nutq paydo bo'lgach, bilinayotgan obyektдан ma'lum bir xususiyatni ajratib olib, uni maxsus so'z yordamida tasavvurda yoki tushunchada mustahkamlash, qayd qilish imkoniyati tug'ildi. Tafakkur so'zda o'zining zaruriy moddiy qobig'iga ega bo'ladi, tafakkur faqat so'z orqali boshqalar uchun va o'zimiz uchun ham bevosita reallikka aylanadi. Inson tafakkurini, u qanday shaklga ega bo'lmasin, tilsiz amalga oshirib bo'lmaydi.

Diqqat. Individdning hissiy, aqliy yoki harakatlantiruvchi faolligi darajasining

oshirilishini taqozo etadigan tarzda ongning yo'naltirilganligi va bir narsaga qaratilganligidir.

Yo'naltirilgin subyektning ehtiyojlari uning faoliyati maqsadlari va vazifalariga mos keladigan obyektlarning tanlanganligida, ixtiyoriy va ixtiyorsiz tanlashda, ajratishda namoyon bo'ladi. Diqqat e'tiborning bir xil obyektlarda to'planganligi (konsentratsiyalanishi) ayni paytda barcha begona narsalardan chalg'ishni, boshqa obyektlarning vaqtincha inkor etilishini taqozo qiladi. Shu tufayli in'ikos aniq-ravshan bo'la boradi, tasavvurlar va o'y fikrlar faoliyat tugallanmagunga qadar, undan ko'zlangan maqsadga erishilmaguncha ongda saqlanib qoladi. Shu yo'sinda faoliyatning nazorat qilib va boshqarib borilishi ta'minlanadi.

Diqqat sezgi, xotira, tafakkur va harakat jarayonlarida namoyon bo'lishi mumkin. Shu sababli diqqatni biror narsaga qaratish obyektiga (idrok etiladigan buyum, xotira, tafakkur, harakat tasavvurlari) bog'liq holda diqqat namoyon bo'lishining quyidagi: *sensor (perseptid)*, *aqliy harakatlantiruvchi* shakllarini ajratib ko'rsatadilar.

Diqqat bamisoli bilish (idrok, xotira va tafakkur) jarayonlari orasida namoyon bo'lib, ular samaradorligining oshishiga yordam beradi. Jumladan, idrokning aniq-ravshanligi va to'laqlonligi diqqatga bog'liq, diqqatning susayishi perseptiv jarayonlarning birmuncha darajada buzilishiga va shakllanayotgan siymoning o'zgarib ketishiga olib borishi mumkin.

Hosil bo'lish xususiyatiga amal qilish usullariga ko'ra diqqatning ikkita asosiy turi-*ixtiyorsiz* va *ixtiyoriy* turlari mavjud. Ixtiyorsiz diqqat kishining anglashilgan niyatlari va maqsadlaridan mustasno hosil bo'ladi va qo'llab-quvvatlanadi. Ixtiyoriy diqqat ongli ravishda boshqariladigan va tartibga solinadigan e'tibordir. Ixtiyoriy diqqat ixtiyorsiz diqqat zahirida hosil bo'ladi.

Ixtiyorsiz diqqatda bevosita qiziqishning ahamiyati benihoya kattadir. Nimaiki qiziqarli, maroqli hissiyotga boy, zavqli bo'lsa, diqqatning uzoq vaqt mobaynida to'planib turishini taqozo qiladi. Ixtiyorsiz diqqat subyektning anglashilgan niyatlaridan mustasno tarzda, uning biron bir irodaviy urinishlarisiz ro'y beradi.

Ixtiyoriy diqqat diqqatning oliy turi sifatida mehnat jarayonida tarkib topgandir. Ixtiyoriy diqqat agar kishi faoliyati jarayonida o'z oldiga ma'lum bir vazifa qo'ygan va harakat dasturini ongli tarzda ishlab chiqqan bo'lsa yuz beradi. Uning diqqatini jalb etadigan obyektlarning alohida ajratib ko'rsatilishi ana shu hol bilan bog'lanadi. Diqqat ancha yangi, qiziqarli, maroqli bo'lgan narsalarga qaratilmasdan, aksincha faoliyatning maqsadi bilan bog'liq holatlar, uni amalga oshirish uchun muhim va zarur bo'lgan narsalarga jalb etilgan sharoitlarda ko'pincha irodaviy kuch-g'ayratlarni ishga solish talab qilinadi.

Diqqatni boshqarishda miya o'zagining retikulyar formatsiyasi, talamik, subtalamik va gipotalamik yadrolar ishtirok etadilar. Bosh miya po'stlog'ining assotsiativ sohaları diqqat-e'tiborni boshqarishdagi markaziy zvenodir.

Xotira-markaziy nerv tizimining asosiy xossalariidan biri bo'lib, voqelikning esda olib qolinishi, esda saqlanishi va esga tushirilishidir. MNS ga tushgan axborotni esda olib qolish ikki xil: *ixtiyoriy* va *ixtiyorsiz* bo'lishi mumkin. Biron

narsani esda olib qolish yoki eslash uchun maxsus maqsad bo'lmagan holda esda olib qolish yana esga tushirish ixtiyorsiz xotira deb ataladi. Oldimizga bironta maqsad qo'yib esda olib qolganimizda ixtiyoriy xotira haqida gap boradi. Ixtiyoriy esda olib qolish samaraliroq bo'ladi. Biologik va ijtimoiy ahamiyatga ega bo'lgan axborotlar, qanday kuchga ega bo'lishidan qat'iy nazar, yaxshiroq esda olib qolinadi. Voqelikni esda olib qolish xotiraning markaziy bo'g'ini hisoblanadi.

Voqelikni qabul qilish, uni esda olib qolish va saqlash MNS da bo'lgan murakkab jarayonlar natijasidir. Xotiraning quyidagi turlari mavjud: naslga beriladigan (genetik) xotira, naslga berilmaydigan (individual) xotira, harakat xotirasi, obrazli, siymo xotirasi, (obyektning siymosi esga tushiriladi), Emotsional-hissiyot xotirasi (voqelik ma'lum bir his tuyg'uni chaqiradi), so'z mantiqiy xotira.

Harakat xotirasi turli xildagi ish-harakatlari va ularning sistemasini esda olib qolish va yana qayta esga tushirishdan iborat. Xotiraning bu turi benihoya katta ahamiyatga ega ekanligining boisi shundaki, u xuddi yurish, yozish va xuddi shu kabi malakalar bilan bab-baravar tarzda turli xil amaliy va mehnat malakalari shakllanishi uchun asos bo'lib xizmat o'yladi.

Emotsional xotira his-tuyg'uga xos xotiradir. His etilgan va xotirada saqlab qolingani tuyg'ular yohud harakatga chorlaydi, yohud o'tmishda salbiy kechinmalar sabab bo'lgan harakatlardan tiyilishga undovchi signallar tarzida amal qiladi.

Obraz xotirasi tasavvurlarni, tabiat va hayot manzaralarini, shuningdek, tovushlarni, hidlarni, ta'mlarni esda olib qolishdan iborat xotira hisoblanadi. U ko'rish, eshitish, hid bilish, ta'm bilishga oid xotiradir.

Bizning o'y-fikrlarimiz *so'z-mantiq xotiraning* mazmunini tashkil qiladi. O'y-fikrlar nutqsiz mavjud bo'la olmaydi, shuning uchun ham ularga oid xotira ham shunchaki mantiqiy deb emas, balki so'z-mantiq xotira deb ataladi.

Xotiraning fiziologik mexanizmi. Odamlarni ongli faoliyatini muvaffaqiyati hayvonlarni moslashuvga xulq-atvorini samarasi ko'p tomonlama ularni hayot tajribalari va bilimlariga bog'liq bo'ladi. Bu bilimlarni odam va hayvonlar xotirasidan oladi. Xotirani neyrofiziologik mexanizmining asosida vaqtinchalik bog'lanish turadi. Shartli refleksni hosil bo'lishi xotirani dastlabki qismini, ya'ni eslab qolishni tushuntiradi. Ikkinchi qismi eslab qolgan narsani uzoq vaqt saqlab qolish, ya'ni esda saqlash muhimroq hisoblanadi. Shu sababli xotira deganda ko'proq ikkinchi qismi tasavvur qilinadi. Biroq olingan foydali axborotdan vaqti kelganda foydalanish uchun uni xotira tizimlaridan saqlanibgina qolmasdan olish imkoniyatiga ega bo'lish kerak yani eslay olish kerak.

Shunday qilib, xotira tushunchasi organizmni shaxsiy hayoti davomida olgan axborotlarni ushlab qolish, saqlash va zaruriyatga ko'ra o'qiy olish jarayonlarini yig'indisini o'z ichiga oladi.

Qisqa muddatli xotira. Tibbiyot amaliyotida odamda ayrim kasalliklar davrida miyani eslab qolish qobiliyati yo'qoladi vaholanki avval esda saqlangan narsalarni yaxshi eslaydi. Bu miyani chayqalishi, kuchli alkogolizmga uchragan odamlarda kuzatiladi.

Ruxshunoslar kuchli ruhiy iztirobga tushgan odamlar ham shu voqeadan oldingi

voqealarni eslay olmaganini ko'rsatishgan. Ular ham oldin esda qolgan voqealarni yaxshi eslashadi.

Shularni hisoba olib E. Xebb (1949 y) xotirani qisqa va uzoq muddatli xotiraga bo'ldi. Qisqa muddatli xotirani buzilishi miyaga voqelikdan keyin kuchli ta'sir qilinishi bilan bog'liq. Hayvonlarda o'tkazilgan tajribalar asosida shu narsa aniqlandiki hayvonni biror narsaga o'qitilgandan so'ng miyasi kuchli ta'sirga uchrasa o'rganilgan narsa yo'q bo'lib ketadi, avvalgi olgan malakalari esa saqlanib qoladi. Miyaga farmakologik dorilar, narkotiklar, o'ta sovitish, kislorod bilan ta'minlanishni buzilishi kuchli ta'sir ko'rsatadi.

Tajribada sichqonlar maydonga chiqib elektr toki urgandan keyin unga chiqishdan o'zlarini olib qochadilar. Maydonchada elektr toki ta'siriga uchragan sichqonlarni dastlabki 30 s davomidagi xulq-atvori kuzatilgan. Agar sichqonni tok urgandan keyin 10 min. vaqt ichida efir narkoziga uchratilsa, maydonchadan qochuvchi shartli refleks yo'qolib, sichqon yana maydonga chiqaveradi. Efir narkozini 16–20 min o'tkazib berilsa shartli refleksni qisman buzgan 24 min. dan keyin berilgan narkoz esa hosil bo'lgan shartli refleksga mutlaqo ta'sir qilmaydi.

O'tkazilgan tajribalar natijalari shuni ko'rsatmoqdaki, tanlab qisqa muddatli xotirani yo'q qilish mumkin yoki qisqa muddatli xotirani qoldirib uzoq muddatli xotirani o'chirib tashlash mumkin ekan.

Maymunlarda o'tkazilgan tajribalar asosida quyidagi xulosaga kelindi. Qisqa va uzoq muddatli xotiralarni mexanizmlari bir-birlari bilan mustahkam bog'langan bo'lib, bir jarayonni ketma-ket davrlari hisoblanadi. Birinchi davrda xotira izi kuchsizroq, ikkinchi davrda esa mustahkamroq bo'ladi.

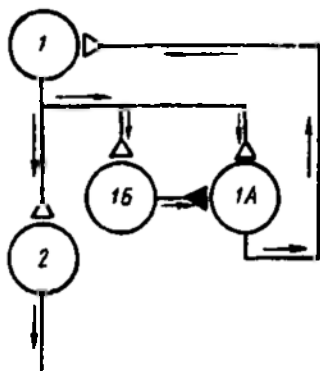
Uzoq muddatli xotira. Odamlarning bilimlari, hayvonlarni hayotiy tajribalari uzoq muddatli xotira shaklida bo'ladi. Uzoq muddatli xotiraning mexanizmi haqida turli xil fikrlar mavjud.

Qisqa muddatli xotira mexanizmini ko'pchilik qo'zg'alishni neyronlarning yopiq zanjirida aylanishi bilan tushuntiradi. Buni morfologik asosi bo'lib markazda neyron bog'lanishlarida qaytar bog'lanish bog'lari mavjudligi tajribada isbotlangan (R. Lorente de No, 1934). Shartli va shartsiz ta'sirlar yuqoridagi bog'lardan o'tib neyronlarni qo'zg'atish hisobiga ular da mustahkam o'zgarishlar hosil qilib uzoq muddatli xotirani hosil qiladi. Haqiqatda qisqa muddatli xotirani buzuvchi barcha ta'sirlar impuls larni yopiq nerv zanjirlarida harakatlanishini buzadi.

Biroq keyingi tajribalarda yopiq nerv zanjirlarida qo'zg'atuvchi neyronlar bilan birga tormozlovchi neyronlar ham mavjudligi aniqlandi.

Elektro fiziologik tadqiqotlar natijasida qisqa muddatli xotira posttetanik potentsiallanish hisobiga hosil bo'ladi degan fikrlar mavjud.

Qisqa muddatli xotira mexanizmi haqida turli fikrlar bo'lishiga qaramasdan ularni hammasi neyronlarning membranalarida uzoq davom etmaydigan qaytar fizik-kimyoviy o'zgarishlar yuzaga kelishi, sinapslardagi o'zgarishlar, nerv bog'lanishlarida vaqtinchalik qayta qurilishga olib keladi. Agar yuqoridagi o'zgarishlar chuqur iz qoldirsa qisqa muddatli xotira uzoq muddatli xotiraga o'tishi mumkin.



93-rasm. Impulslar oqimi aylanib yurishi mumkin bo'lgan yopiq neyronlar halqasi (E. Kendel bo'yicha):

- 1 – afferent signal oluvchi po'stloq neyroni, 1A va 1B-oraliq neyronlar,
2 – efferent neyron; oq uchburchak bilan qo'zg'atuvchi sinaps, qora uchburchak bilan – tormozlovchi sinaps, strelka bilan impulslar oqimining yo'nalishi ko'rsatilgan.

Rasmdan shuni ko'rish mumkinki 1 neyronni qo'zg'alishi 2 neyronni qo'zg'atadi. 1 neyron 1 A neyron bilan yopiq zanjir hosil qiladi. Shu vaqtda 1 B neyron ham qo'zg'atiladi. 1 B neyron qo'zg'alganda 1 A neyronga tormozlovchi ta'sir ko'rsatib yopiq zanjirda impulslar harakati to'xtaydi.

Ko'rinib turibdiki yopiq zanjirda qo'zg'alish impulslarini yangi yo'llar orqali aylanishi sinapslar orqali amalga oshib vaqtinchalik sinaps bog'lanishlarini hosil qiladi. Sinapslardan qo'zg'alish o'tishining vaqtinchalik ortishini turli yo'llar orqali tushuntiriladi.

Har qanday ta'lim jarayonining asosida neyronlararo yangi bog'lanishlarning hosil bo'lishi yoki mavjud bog'lar orqali qo'zg'alish o'tishining osonlashishi yotadi. Qo'zg'alish o'tishining osonlashishi sinapsdan impulslarni o'tishini tezlashishi orqali amalga oshadi. Buni suvaraklarda o'tkazilgan tajribada yaqqol ko'rish mumkin. Oldingi oyoqlari kesib tashlangan suvaraklar mo'ylovlarini orqa oyoqlari bilan tozalashga o'rganadi orqa oyoqlarini harakatga keltiruvchi motor neyronlarda qo'zg'alishni sinapsdan sekinlab o'tishi keskin kamayadi. Shartli reflekslarni hosil qilinayotganda jarayonda qatnashayotgan sinapslarda tikonlar paydo bo'lganligi haqida ma'lumotlar mavjud. Sinapslarda tikonlarning paydo bo'lishi shartli refleks faoliyati kuchaygan yoshda tezlashadi, bundan tashqari murakkab masalalarni hal qilayotgan individlarda faol sinapslarning soni ortganligi kuzatilgan. Boshqa bir fikrga ko'ra uzoq muddatli xotirada ishtirok etayotgan sinapslarda qo'zg'alishning o'tishi osonlashadi. Shartli va shartsiz qo'zg'atuvchilarni takror va takror ta'sir qilinishi natijasida markaziy neyron sinapslari membranalarini fizik kimyoviy o'zgarishlarga uchrab impulslarning o'tishi osonlashadi.

Membranani qutbliligi mustahkam siljishi uni fizik-kimyoviy o'zgartirib xotira izlarini shakllanishiga asos bo'lib xizmat qiladi. Bosh miya yarim sharlari po'stlog'ida doimiy tok ta'sirida qutblilikni o'zgartirib yuqori qo'zg'aluvchan sohalarni tajribada hosil qilingan. Bunday o'zgarishlar tabiiy sharoitda dominant markazlarda ham yuzaga kelishi mumkin. Bu shartli reflekslarni hosil bo'lishini osonlashtiradi.

Sinapslarning samaradorligini orttirishda ularni posttetanik potentsiallashtirishni

muhi ahamiyati bor. Orqa miya motoneyronlarini afferent yo'llar orqali ta'sirlash ulardan qo'zg'alish o'tkazishning osonlashishi 7 min. davomida yuqoriligicha qoladi. Gippokampni ta'sirlash yuqoridagi holatni bir necha soatga cho'zadi.

Sinapslardan qo'zg'alish o'tishining ortishida qo'zg'atuvchi mediatorlardan atsetilxolinga alohida e'tibor berilgan tajribalar qilingan. Tajriba natijalariga ko'ra shartli refleks hosil qilinayotganda xolinesteraza fermenti faolligining ortganligi aniqlangan, agar xolinesteraza faolligi sun'iy yo'l bilan susaytirilsa, xotiraning tuzalishi kuzatilgan. Demak, xotira izlarining shakllanishida va mustahkamlanishida mediatorlar va ularni parchalovchi fermentlarning ahamiyati katta.

Uzoq muddatli xotira nerv hujayralari kimyoviy tarkibiga ta'sir qiladi. Xotirani tushuntirishda sinapslardan qo'zg'alish o'tishining o'zgarishi orqali amalga oshirishini ko'rdik. Biroq sinapslarni funksional holati va ularning faoliyati ko'p jihatdan hujayra tanasida va neyrop plazmada va yadrodag i jarayonlarga bog'liq.

Hujayra tanasi qo'zg'alishlarni o'tkazish uchun asosiy vazifani bajarishi hammaga ma'lum. Shu sababli uzoq muddatli xotiraning mexanizmini neyrop plazma kimyosi bilan bog'liq holda yechishga urinilgan tajribalar mavjud.

Shunday moddiy asos bo'lib RNK ni ko'rsatish mumkin. Tadqiqotchilarning fikricha har qanday habar RNK molekulas i tuzilishida maxsus iz qoldiradi. RNK molekulas i oqsil molekulasini sintezlash uchun qoliqlik vazifasini bajaradi. Uzoq muddatli xotirani hosil bo'lishi RNK molekulasida nukleotidlarni joylashishini o'zgarishi bilan amalga oshsa kerak. O'tkazilgan tajribalardan shu narsa aniqlandiki, murakkab harakat qilishga o'rgatilgan kalamushlarning neyronlarida nukleotidlar tarkibida o'zgarishlar bo'lganligini ko'rsatadi. Oddiy harakatlar bajargan kalamushlarda yuqoridagi o'zgarishlar kuzatilmaydi. Biroq RNK molekulasini uzoq vaqt saqlanmasligi u orqali uzoq muddatli xotirani tushuntirishga to'sqinlik qiladi. Shu sababli xotira izini hujayraning irsiy apparatidan izlashga to'g'ri keladi va bu narsa DNK hisoblanadi. DNK molekulas i uzoq muddatli xotirani shakllanishida ishtirok etishi kalamushlarda o'tkazilgan tajribalarda ko'rsatildi.

Tajriba natijalaridan shu narsa ma'lum bo'ldiki, shartli reflekslarni hosil bo'lishida DNK molekularini metillanish darajasi ortib ketadi. Bu o'z navbatida ayrim genlarning faolligini orttiradi. Bu o'zgarishlar gippokam va bosh miya yarim sharlarida sezilarli bo'lib, miyachada unchalik ko'rinmaydi.

Nerv hujayrasining asosiy tuzilmalari oqsil molekulari hisoblanadi. Shu sababli uzoq muddatli xotirani o'rganuvchilarning e'tibori neyron oqsillari va ularni fraksiyalarini o'rganishga qaratilgan. O'qitish vaqtida oqsillar sintezini tezlashishi ularni xotirada ahamiyati borligini ko'rsatadi. Kabutarlarda o'tkazilgan tajribalarda o'rgatish jarayonida miya oqsillarining membranadagi glikoproteidlarning fraksiyalari ko'payganligini kuzatiladi. Oqsillarning uzoq muddatli xotirani shakllanishdagi ahamiyatini ko'rsatuvchi tajriba natijalariga ko'ra oqsil sintezi to'xtatilsa, qisqa muddatli xotirani uzoq muddatli xotiraga o'tishi buzilgan.

Shunday qilib qisqa muddatli xotirani uzoq muddatli xotiraga o'tishida oqsillarni ayniqsa membranadagi kislotali oqsillarni va glikoproteidlarni ahamiyati katta ekan.

Uzoq muddatli xotirani moddiy asosi sifatida peptidlarni ham ahamiyati bor.

Ular aminokislotalardan tarkib topgan, biroq oqsilga nisbatan soddaroq tuzilishiga ega. Bunday peptidlar shartli reflekslarni hosil bo'lishini tezlatadi.

Ularni boshqa organizmlarga yuborilsa orttirilgan malakalarni namoyon etadi. Bu xotirani ko'chirish masalasiga olib kelmoqda.

Xotirani ko'chirish. Xotirani ko'chirishga oid tajribalar alohida ahamiyatga ega. Bu muammo yuzaga kelishi planariyalarda o'tkazilgan tajribaga bog'liq. «O'qigan» planariyalarni iste'mol qilgan chuvalchanglarda shartli reflekslarni hosil qilish tezlashgan. Bu tajribalarda xotirani bir individdan ikkinchi individge o'tish RNK orqaliligi aniqlangan.

Umurtqali hayvon miyasi ekstraktini boshqa hayvonlarga yuborish hisobotga xotirani o'rganish tajribalari natijalari doimo bir xil chiqmagan. Miya ekstraktidan ajratib olingan peptidni aniq ta'sir qilish imkoniyati borligi aniqlanadi. Qorong'idan qochishga o'rgatilgan kalamush miya ekstraktidan ajratib olingan peptid (15 aminokislota) o'rganilmagan kalamushlarga yuborilsa, ular ham qorong'idan qochishgan. Bu peptidga *skotofobin* deb nom berishgan. Sun'iy yo'l bilan sintezlangan skofobin ham tabiiyday ta'sir ko'rsatgan. Qorong'ida qolgan kalamushlarda u stress holatini yuzaga keltirgan. Biroq xotirani ko'chirish konsepsiyasi ko'pchilik tomondan tan olingan emas. Shunga qaramasdan bu muammoni hal qilish xotira mexanizmlarini hal qilishda zarur bo'ladi.

Emotsiya, hissiyot. Emotsiya, lotincha «Emovere» so'zidan olingan bo'lib, «qo'zg'atmoq to'liqlantirmoq» ma'nosini anglatadi. Emotsiya bu insonni tashqi dunyoga va o'ziga bo'lgan munosabatini ko'rsatuvchi qisqa muddatli somatik va vegetativ javoblar majmuasi.

Emotsiya davomiyligiga qarab uchga bo'linadi:

1. *Kayfiyat* – eng uzoq davom etuvchi, lekin eng sust namoyon bo'luvchi hissiyot;

2. *Ehtiros* – qisqa davom etadi, kuchli namoyon bo'luvchi hissiyot;

3. *Jazava* – o'ta qisqa davom etuvchi, o'ta kuchli namoyon bo'luvchi hishayajon, emotsional portlash sodir bo'lishi.

Emotsiya xususiyatiga ko'ra *ijobiy* va *salbiy* bo'lishi mumkin. Birinchisi, quvonch, zavqlanish, huzurlanishlar misol bo'lishi mumkin; ikkinchisiga esa xafa bo'lish, qo'rqish, qayg'urishlar misol bo'la oladi. Ijobiy hissiyotga insonlar intiladilar, salbiysidan esa qochadilar.

Yana emotsiyani *stenik* va *astenik* hissiyotlarga bo'lish mumkin. Birinchisida ichki ko'tarinkilik, ruhiy tetiklik, irodasini safarbar qilish, g'ayrati oshishi hollari bo'lsa, ikkinchisida aksincha – faoliyatning susayishi, ruhan ezilish, bezovtalik, tushkunlik holatlari kuzatiladi.

Vegetativ javob ko'rinishlari hissiyotni adekvat ifodalaydi, chunki ular inson xohishiga bo'ysunmaydi. Hissiyotda namoyon bo'ladigan vegetativ javoblarga quyidagilar kiradi. Birinchidan, qorachiq kattaligining o'zgarishi, emotsiya turi va kuchiga qarab kattalashishi yoki kichrayishi mumkin. Masalan, qo'rqqanda qorachiq kattalashadi, jahl chiqqanda kichrayishi mumkin. Aqliy zo'riqish qorachiq kattalashishini keltirib chiqaradi. Hissiyotda yuz terisi rangi o'zgaradi. Inson

uyalganida yuzi qizaradi, qo'rqanida esa oqaradi. Bu teridagi qon tomirlarining kengayish va torayishi bilan bog'liq. Shunga ko'ra teri harorati ham o'zgaradi.

Emotsiyada teri tukchalarining qopchalaridagi mushaklar qisqarishi natijasida tukchalar ko'tariladi, do'mboqchalar hosil bo'ladi (bunday holda «tovuq eb» haqida gapiriladi). Emotsional terlash – sovuq ter chiqish holati kuzatiladi. Bunday ter ajralish kaftda va peshanada sodir bo'ladi, harorat boshqarilishidagi ter butun tana yuzasida amalga oshadi.

Emotsiyada yurak-qon tomir tizimi faoliyatida ham o'zgarish yuz beradi, yurak urishi tezlashishi yoki sekinlashishi mumkin, ba'zida aritmiya kuzatiladi, arterial qon bosimi o'zgaradi, tananing har xil qismidagi qon tomirlarda qonning qayta taqsimlanishi kuzatiladi.

Emotsiyada nafas olish tezlashishi yoki aksincha, sekinlashishi mumkin, ba'zida qisqa vaqtga to'xtashi, so'ngra chuqur nafas olish bilan almashinuvi (xo'rsinish) kuzatiladi, nafas olish va chiqarish vaqtlari ham o'zgarishi aniqlangan.

His-tuyg'u hazm tizimi faoliyatiga ham ta'sir qiladi. His tuyg'uda ko'pincha hazm yo'li harakati susayishi, so'lak ajralishi kamayishi va og'iz qurib qolishi kuzatiladi. Me'dada shira ajralishi va harakat o'zgarganligi tufayli ko'ngil aynishi kelib chiqishi mumkin, bu holatda so'lak ajralishi kuchayadi. Hazm tizimida o'zgarish har xil kechishi mumkin, masalan, bir odamda jahl ishtahani bo'g'ib qo'ysa, ikkinchisida, aksincha, ishtahani ochib yuborishi mumkin. Qattiq qo'rqanda ayrim odamlarda ixtiyorga bo'ysunmagan ich ketish holatini kuzatish mumkin. Bu ichak peristaltik qisqarishining kuchayishi va anal sfinktermi bo'shashishi natijasida kelib chiqadi. Ko'pgina his-tuyg'ularda endokrin bezlar faoliyati va markaziy nerv tizimi ta'sirida modda almashinuvining kuchayishi kuzatiladi. His-tuyg'ular qonning tarkibini ham o'zgartiradi, qonda glukoza, adrenalin, eritrotsit, leykotsitlar miqdorlari o'zgaradi.

Vegetativ reaksiyalar ijobiy hissiyotda salbiy hissiyotga nisbatan kuchliroq namoyon bo'ladi, lekin ijobiy hissiyotda vegetativ nosozliklar kuzatilmaydi. O'z kuchiga, haq ekanligiga ishongan odamlar hissiyotni zarar keltiruvchi ta'siriga qarshi tura oladilar. Salbiy hissiyotga qarshilik ko'rsatmagan odamlar organizmiga zarar keltirishi mumkin.

Hissiyotda somatik nerv tizimi javoblari ham kuzatiladi. Bu javob hatti-harakatda, mimikada, tana holatida, tana muskullari tonusida, ularning ritmik qisqarishida (qaltirash, oyoqda tura olmaslik) namoyon bo'ladi. Ba'zi bir his tuyg'uda ko'zning pipirashi, ko'z soqqasi harakatining kuchayishi kuzatiladi. Kuchli his-tuyg'uda ko'z soqqasi harakati susayadi.

Har qanday his-tuyg'u ma'lum bir mimik ko'rinishga mos keladi.

His-tuyg'uda miyadagi elektrik faollikning ortishi kuzatiladi. Bosh miya po'stlog'ining har xil sohasida yuqori chastotali potensiallar yuzaga keladi.

Kishi uchun subyektiv hisoblangan his-tuyg'ular, uning ehtiyojlari qondirilish jarayonlari qanday kechayotganligining belgisi sifatida namoyon bo'ladi. Munosabat va faoliyat jarayonida paydo bo'lgan ijobiy hissiy holatlar (zavqlanish, mamnunlik va shu kabilar) ehtiyojlarni qondirish jarayonining xush keladigan tarzda

kechganligidan dalolat beradi. Ehtiyojlarning qondirilmasdan qolishi salbiy hissiy kechinmalarga (uyalish, o'kinish, hasrat va shu kabilarga) olib keladi.

His-tuyg'uning ahamiyatlari va kelib chiqish sabablari. His-tuyg'uning biologik ahamiyati uning ogohlantiruvchi va boshqaruvchi vazifalarni bajarishidir. Muayyan ta'sirot organizm uchun foydali yoki zararli ekanligi hatti-harakatlar samaralimi yoki samarasiz ekanligi haqida ogohlantirishdan iborat.

His-tuyg'uning boshqaruvchi ahamiyati organizmga berilayotgan ta'sirotning kuchaytirish yoki uni to'xtashga yo'naltirilgan hatti-harakatlarda namoyon bo'ladi. Ehtiyojni qondirmaganligi salbiy his-tuyg'uga sabab bo'ladi. Ehtiyoj qondirilganda esa ijobiy his-tuyg'uni hosil qiladi va organizm ishlashni tugallaydi.

His-tuyg'u kelib chiqishini asoslab beruvchi bir necha nazariyalar mavjud. Ulardan biri P. K. Anoxinning *biologik nazariyasi*. Bu nazariyaga asosan, reflektor faoliyatda olingan va kutilgan natija mos kelsa his-tuyg'u ijobiy va kutilgan natijaga erishilmasa - salbiy bo'ladi.

P.F. Simonovning *informatsion nazariyasi* bo'yicha organizm ehtiyoji uchun zarur bo'lgan axborotni olgan va olmaganligiga qarab ijobiy va salbiy his-tuyg'ular paydo bo'ladi. His-tuyg'uni quyidagi formula bo'yicha ifodalash mumkin.

E-P(In-Is), bu yerda -P qoniqtirilmagan ehtiyojni, In-zaruriy (kutilgan) axborotni, Is-mavjud axborotni anglatadi.

Ehtiyoj muayyan paytda qondirilganligining ongdagi in'ikosi sifatida his-tuyg'u paydo bo'lar ekan, maqsadga erishilganligi, ya'ni ehtiyoji qondirilganligiga qarab ijobiy yoki salbiy his-tuyg'u paydo bo'lishi mumkin.

P.S. Simonov ehtiyojni uch guruhga bo'ladi: birinchisi - *hayotiy ehtiyojlar*, ya'ni *biologik ehtiyojlar*. Ikkinchisi - *ijtimoiy ehtiyojlar*, jamiyatda e'tiborli odam bo'lish, ma'lum bir darajaga erishish va hokazo, uchinchisi - *g'oyaviy ehtiyoj* - o'zi va o'rab turgan dunyoni anglash, san'atga bo'lgan ehtiyoj va h. k.

Agar insonda ehtiyoj bo'lmasa, (P=O) his-tuyg'u paydo bo'lmaydi (E=O). Zaruriy va mavjud axborotlar teng bo'lganda ham (In=Is) hech qanday his-tuyg'u paydo bo'lmaydi.

Salbiy his-tuyg'u axborot tanqisligidan, ijobiy his-tuyg'u esa axborotning yetarli darajada ekanligidan kelib chiqadi.

Yana bir nazariyani G.I. Kositskiy yaratdi va uni *fiziologik nazariya* deb atadi. G.I. Kositskiy bo'yicha informatsion nazariya his-tuyg'uni to'la aks ettirib berolmaydi, chunki salbiy his-tuyg'u faqatgina axborot tanqisligidangina kelib chiqmasdan, vaqt va energiya (kuch-quvvat) yetishmasligidan ham kelib chiqishi mumkin. Ushbu nazariyada his-tuyg'u zo'riqish holatining bir davri deb hisoblangan.

Zo'riqish holatining (SN) kelib chiqishini quyidagi tenglama bilan ifodalash mumkin:

$$SN = S \cdot (In \cdot En \cdot Vn - Is \cdot Es \cdot Vs)$$

Bu yerda S maqsad, In - zaruriy axborot, En-zaruriy energiya (kuch), Vn-zaruriy vaqt, Is-mavjud axborot, Es-mavjud energiya (kuch), Vs-mavjud vaqt. Demak, maqsadga erishish uchun uchragan qarshiliklarni yengishda zo'riqish holati kelib

chiqishi tabiiy. Maqsadga erishish uchun faqatgina axborot zarur bo'lmagan vaqt va energiya ham zarurdir. Zaruriy axborot, energiya va vaqt insonning mavjud axborot, energiya va vaqtlariga solishtirilib uning maqsadga erishish imkoniyati aniqlanadi. Agar maqsad yo'q (S-O) bo'lsa, zo'riqish holati kelib chiqmaydi. In·En·Vn·Is·Es·Vs=O bo'lganda ham xuddi shunday holat kuzatiladi. In·En·Vn·Is·Es·Vs>O bo'lganda zo'riqish holati kelib chiqadi.

Zo'riqish holati quyidagi ketma-ket keluvchi 4 davr mavjud:

1. VMA (diqqat, safarbarlik, faollik)
2. SOE (stenik salbiy emotsiya)
3. ASOE (astenik salbiy emotsiya)
4. Nevroz

Har bir davr uchun ma'lum bir subyektiv va obyektiv holatlar xosdir. Birinchi davrda modda almashinuvining ortishi, vegetativ (nafas, qon tomir) va somatik (muskullar tonusini, jismoniy va aqliy ish qobiliyatining ortishi) faoliyatlarning kuchayishi kabi moslashuv reaksiyalari kuzatiladi. Diqqat e'tibor ortadi, ilhom bag'ishlovchi ruhiy ko'tarinkilik kuzatiladi. Bu holatlarning ko'rinishi qo'yilgan maqsadning qiyinligiga bog'liq, lekin o'ta qiyin bo'lmazligi zarur. Mazkur holatning muntazamligi chiniqtiruvchi omil bo'lish qobiliyatini va har xil zararli omillarga chidamliligini orttiradi.

Ikkinchi davrda, qo'yilgan maqsadga erishish uchun vegetativ va somatik faoliyatlar kuchli safarbar qilinadi: o'ta kuchli qo'zg'alishlar, organizmda «bo'ron» bo'lishi, g'azab, nafrat, idrokning susayishi holatlari kelib chiqishi mumkin.

Uchinchi davrda jismoniy va aqliy ish qobiliyati keskin susayadi, bosh miya po'stlog'ida tormozlanish holati kelib chiqadi, sezgi a'zolarining faoliyati susayadi, yurak-qon tomir tizimi faoliyati o'zgaradi. Insonda g'amginlik, qo'rqish, ojizlik, voqelikni to'g'ri baholay olmaslik holatlari kuzatiladi.

To'rtinchi davrda-nevroz-xulq-atvorning buzilishi, bosh miya po'stlog'ida qo'zg'alish va tormazlanish o'rtasida muvozanatsizlik, ish qobiliyati keskin susayishi kuzatiladi. Insonda ruhiy ezilish, o'zining keraksizligini, kelajagi yo'qligini his qilish paydo bo'ladi.

G.I. Kositskiy bo'yicha zo'riqish holatidan chiqqanda insonda ijobiy his-tuyg'u vujudga keladi. Qanchalik og'ir zo'riqish holatidan chiqsa, shunchalik kuchli ijobiy his-tuyg'u vujudga keladi.

Hissiyot shakllanishida miya turli qismlarining ishtiroki. XIX asrda olimlar hissiyotni miyaning oliy bo'limlari mahsuli deb tushunishgan. V.M. Bextero emotsiyaning markazi *talamusda* degan taxminni aytgan. XX asrda U. Kennon va F. Bardlar nazariyasiga asosan, hissiyot hosil bo'lishida dastlab talamusda va so'ngra bosh miya po'stlog'ida faollik kuzatiladi. D. Lindsli hissiyot yaratuvchilar tarkibiga ritikulyar formatsiyani ham kiritib bu nazariyani kengaytirdi. D. Lindsli nazariyasi bo'yicha ichki va tashqi muhitdan kelgan ta'sirotlar retikulyar formatsiyani qo'zg'atadi, qo'zg'alish u yerdan gipotalamus, talamus, gippokamp va bosh miya po'stloqlariga tarqaladi.

Dj. Peyz nazariyasiga asosan, hissiyot kelib chiqishida eng muhim sanalgan

miyaning qismi *limbik tizimdir*: Gippokampdan qo'zg'alish gumbaz va mamliyar tana, belbog' pushta va bosh miya po'stlog'iga tarqaydi.

Ko'pgina tadqiqotchilar neyroxirurgik va nevrologik amaliyotda hayvonlarda o'tkazilgan tajribalar natijasiga ko'ra hissiyotni miyaning ma'lum chegaralangan qismi faoliyati sifatida qarash noto'g'ri degan fikrga kelishgan.

Uyqu fiziologiyasi. Subyektning tashqi dunyo bilan faol psixik aloqasi yo'qolishini chaqiradigan fiziologik holat *uyqu* deyiladi. Odam va yuqori rivojlangan hayvonlar uchun uyqu hayotiy zaruriy holatdir. Juda uzoq vaqt davomida uyqu bosh miya hujayralarida tiyraklik paytida sarflagan energiyani tiklash uchun zaruriy dam olish deb hisoblanilgan. Lekin uyqu paytida miyada tiyraklik paytiga nisbatan ham yuqori faollik holati kuzatiladi. Miyaning ayrim tuzilmalaridagi faollik uyqu paytida ortadi, demak, uyqu bu faol fiziologik jarayon ekan.

Uyqu paytida reflektor javoblar susayadi. Uxlayotgan odam ko'pgina tashqi ta'sirotlarga agar ular o'ta kuchli bo'lmasa, javob bermaydi. Uyqu paytida ONF da davriy o'zgarishlar kuzatiladi, ayniqsa tiyraklikdan uyquga o'tish jarayonida bu davrlar (tenglashtiruvchi, paradoksal, ultraparadoksal va narkotik davrlar) yaqqol kuzatiladi. Narkotik davrida hayvonlar har qanday shartli ta'sirotlarga shartli reflektor faoliyat bilan javob bermay qo'yadi. Uyqu paytida vegetativ ko'rsatkichlar va miya bioelektrik faolligining o'ziga xos o'zgarishlari kuzatiladi. Tiyrak payti uchun miya EEG sida past amplitudali va yuqori chastotali ritmlar (beta ritm) kuzatiladi. Ko'z yumilganda, uyquga ketish paytida bu faollik alfa-ritm bilan almashadi. Bu davrda o'yg'onish oson sodir bo'ladi. Ma'lum vaqt o'tgandan so'ng urchuqsimon ritmlar kuzatiladi, 30 minutdan so'ng esa bu ritm yuqori amplitudali sekin teta-to'liqlarga almashinadi. Bu paytda vegetativ o'zgarishlardan quyidagilar kuzatiladi: yurak qisqarishlari soni kamayadi, qon bosimi va tana harorati pasayadi, uyg'onish qiyin kechadi.

Teta-to'liqin o'ta sekin yuqori amplitudali delta-to'liqin bilan almashadi. Delta uyqu bu juda chuqur uyqu davri hisoblanadi. Sekin to'liqinli uyqu davri 1-1,5 soat davom etadi va so'ngra EEG da, tiyraklikka xos bo'lgan past amplitudali yuqori chastotali to'liqlar (beta-ritm) paydo bo'ladi.

Demak, butun uyqu davri tun davomida 6-7 marotaba: sekin to'liqinli (ortodoksal) uyqu tez to'liqinli (paradoksal) uyqu bir-biri bilan o'rin almashadilar. Agar inson paradoksal uyqu davrida uyg'otilsa, tush ko'rayotgan ekanligi haqida aytadi. Sekin uyqu davrida uyg'otilgan odam tush ko'rganini eslay olmaydi. Agar odamni faqat paradoksal uyqu paytida uyg'otib yuborib, bu uyqudan mahrum qilinsa, unda psixik faoliyat buzilishi kuzatiladi.

Uyqu nazariyalari. Gumoral nazariyaga binoan uyqu kelib chiqishiga tiyraklik paytida organizmda yig'ilgan moddalar sabab bo'lar ekan. Bu nazariyaning haq ekanligini olib borilgan tajriba tasdiqlaydi. Agar sutka davomida uxlamagan it qoni tiyrak itga quyilsa resipiyent it darhol uxlab qolganligi kuzatilgan. Hozirgi paytda delta uyquni chaqiradigan gipnogen modda - peptit aniqlangan. Lekin gumoral moddalar uyqu chaqiradigan absolyut omil deb hisoblash noto'g'ri. Chunki tanasi yopishib qolgan, nerv tizimi alohida, lekin qon tomirlari bir-biri

bilan tutashgan egizaklar kuzatilganda biri uxlasa, ikkinchisi tiyrak holatda bo'lganligi aniqlangan.

Uyquning po'stloq osti va po'stloq nazariyalari. Po'stloq osti, ayniqsa miya o'zani sohasida o'sma yoki yuqumli kasalliklar paytida odamda uyqu har xil darajada bo'lishi yoki letargik uyqu holati kuzatiladi. Shunga asosan po'stloq osti sohasida uyqu markazi bor deyiladi. Subtalamus va gipotalamusning orqangi sohasi qitirlansa, hayvonda uyqu holati kelib chiqqan va ta'sirlash to'xtatilganda uyg'onganligi shu sohada uyqu markazi bor ekanligidan dalolat beradi.

I. P. Pavlov laboratoriyasida uzoq muddat juda nozik farqlash tormozlanishini hosil qilish paytida hayvonlar ko'pincha uxlab qolganlar. Shunga asosan I. P. Pavlov uyquga ichki tormozlanish natijasida kelib chiqadigan holat sifatida qaradi. Uyqu bosh miya po'stlog'i va unga yaqin turgan po'stloq osti tuzilmalarida keng tarqalgan chuqur tormozlanish natijasidir (uyquning po'stloq nazariyasi).

Lekin, uyquda shunday holatlar borki, ularni po'stloq osti va po'stloq nazariyalari bilan tushuntirib berish qiyin. Deyarli barcha sezgi a'zolari ishdan chiqib, faqatgina bir ko'zi ko'ra oladigan kasalni kuzatish natijasida shunday holga duch kelindi, kasal shu ko'zini yumishi bilan uyquga ketgan. Uyqudagi ko'pgina holatlarni, miya o'zani retikulyar formatsiyasining bosh miya po'stlog'iga faollashtiruvchi ta'siri kashf qilinishi bilan, tushuntirish imkoniyati yaraldi.

Retikulyar formatsiyaning bosh miya po'stlog'iga faollashtiruvchi ta'siri to'xtashi bilan hayvonlar uxlab qolishi tajribada isbotlandi. Shuningdek, bosh miya po'stlog'ining po'stloq osti tizimlariga ta'siri ham aniqlandi. Tiyrak organizm retikulyar formatsiyasi bosh miya po'stlog'iga faollashtiruvchi ta'sir ko'rsatishi natijasida peshana po'stloq sohasi gipotalamusdagi uyqu markaziga tormozlovchi ta'sir ko'rsatadi. Uyqu paytida esa bosh miya po'stlog'iga retikulyar formatsiyadan kelayotgan faollashtiruvchi ta'sir to'xtaydi va po'stloqning orqangi gipotalamus sohasidagi uyqu markaziga tormozlovchi ta'siri susayadi.

Miyaning limbiko-gipotalamik va retikulyar tuzilmalari o'rtasidagi payvasta (resiprok) munosabat mavjud. Limbik gipotalamik soha qo'zg'alganda miya o'zanining retikulyar formatsiyasi tormozlanadi va aksincha.

Uyquning po'stloq-po'stloqosti nazariyasi. P. K. Anokin po'stloq-po'stloqosti nazariyasini yaratdi. Bu nazariyaga asosan, gipotalamik markaz limbik tizim bilan bog'liq bo'lganligi tufayli bosh miya po'stlog'iga faollashtiruvchi ta'sir ko'rsatishi mumkin. Yangi tug'ilgan chaqaloqlarda bosh miya po'stlog'i peshana sohasining orqangi gipotalamusdagi uyqu markaziga ta'siri sust bo'ladi, natijada bu markaz retikulyar formatsiya neyronlariga tormozlovchi ta'sir ko'rsatadi va miya o'zini retikulyar formatsiyasidan bosh miya po'stlog'iga faollashtiruvchi ta'sir susayadi, natijada uyqu holati kelib chiqadi. Chaqaloqlarning vaqti-vaqti bilan uyg'onishi lateral gipotalamusda joylashgan ochlik markazining qo'zg'algandagi uyqu markaziga tormozlovchi ta'siri bilan bog'liq. Uyqu markazini tormozlanishi esa retikulyar formatsiyadan bosh miya po'stlog'iga faollashtiruvchi ta'sirining borishiga imkon yaratib beradi.

Oliy nerv faoliyati jarayonlari dinamikasi

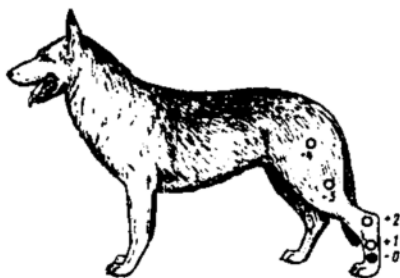
Nerv tizimi oliy bo'limlarining faoliyati asosan ikkita asosiy jarayonlar bo'lmish qo'zg'alish va tormozlanish hisobiga amalga oshadi.

Bu jarayonlarning irradiatsiyalanishi, konsentratsiyalanishi va induksiyaalanishi hisobiga organizm faoliyati shakllanadi.

Miyada hosil bo'lgan qo'zg'alish, yoki tormozlanish jarayoni bir joyli bo'libgina qolmasdan boshqa bo'limlarga tarqalishi mumkin. Nerv jarayonlarining o'zi hosil bo'lgan o'chog'idan qo'shni hujayralarga tarqalishini *irradiatsiya* deyiladi.

Tormozlanish irradiatsiyalanishi. Shartli tormozlanishning irradiatsiyalanishini teri analizatorida kuzatish qulay. Farqlovchi tormozlanishning irradiatsiyasini kuzatish uchun itning orqa oyog'iga panjalaridan to son qismigacha terisini mexanik ta'sirlanishi uchun metall tugmachalar yopishtiriladi. To'rtta yuqori tugmachalarini ta'sirlab so'lak oqizuvchi shartli refleks hosil qilinadi va yaxshi mustahkamlanadi. Eng pastki tugmacha farqlovchi ta'sirlagich bo'lib xizmat qiladi va ovqat bilan mustahkamlanmaydi. Tajriba yo'li bilan bir tomchi ham so'lak oqmaydigan holat hosil qilindi. Demak, yuqorigi to'rtta tugmacha shartli refleksni qo'zg'atuvchi va oxirgi beshinchi tugmacha tormozlovchi bo'lib xizmat qiladi. Tajribada qo'zg'atuvchi tugmachalar ta'sirlanganda 30 sekunda 5 tomchidan so'lak oqishi kuzatilgan. Farqlovchi tormozlanish chiqaradigan beshinchi tugmacha ta'sirlanganda tormozlanish jarayoni chegarasidan chiqib qo'shni qo'zg'atuvchi tugmachalarning sohalarining funksional holatini ham o'zgartiradi. Bir minut intervalda tormozlovchi farqlovchi tugmacha uch marta ta'sir qilgandan so'ng shartli refleks qo'zg'atuvchi tugmachalardan joylanishiga qarab turlicha o'zgaradi. Tormozlovchi tugmachaga eng yaqin joylashgan 1-tugmachaning shartli refleks to'la tormozlangan, biroq uzoqroq joylashgan 2-tugmachaniki esa ozaygan. Qolgan tugmachalarni shartli refleks tormozlanish ta'siriga uchramagan, aksincha ularni javob reaksiyasi kuchaygani kuzatilgan.

94-rasm. Farqlovchi tormozlanishni po'stloq hujayralaridagi irradiatsiyasi:
0 – farqlovchi ta'sirot, 1, 2, 3, 4 – musbat shartli ta'sirlovchilar.



Tormozlanish jarayoni keng irradiatsiyalangandan so'ng, dastlab hosil bo'lgan joyiga to'planadi, ya'ni konsentratsiyalanadi. Tormozlanish jarayonining konsentratsiyalanishi irradiatsiyalanishga teskari ketma-ketlikda amalga oshadi.

Qo'zg'alishning irradiatsiyalanishi. Qo'zg'alishni irradiatsiyalanishi ham tormozlanishning irradiatsiyalanishini ko'rsatuvchi tajribaga o'xshagan tajribani ko'rish mumkin.

Itni orqa oyog'iga panjalaridan chanoq suyagigacha bir xil masofada beshta

tugmacha yopishtiriladi. Eng pastki '1 tugmachaga so'lak oquvchi shartli refleks hosil qilinadi. Shundan keyin '2,3,4,5 tugmachalar qo'zg'atilsa ham itdan so'lak oqish kuzatiladi. Doimo '1 tugmacha shartsiz qo'zg'atuvchi bilan mustahkamlanib, qolgan tugmachalar mustahkamlanmasa, oxir oqibatda farqlovchi tormozlanish yuzaga keladi, ya'ni 2,3,4,5 tugmachalardan kelayotgan xabarlariga so'lak oqmaydi. Shundan so'ng asosiy tajriba boshlanadi '1 tugmachani ta'sirlab so'lak oqish reaksiyasini qo'zg'atgandan keyin 15 sekund o'tkazib '2 tugmacha ta'sirlansa so'lak oqish reaksiyasi tormozlanish o'rniga qo'zg'aladi. Demak, '1 tugmacha qo'zg'alganda teri analizatorida qo'zg'alish '2 tugmagacha irradiatsiyalanganligi kuzatildi.



95-rasm. Po'stloq hujayralardagi qo'zg'alishning irradiatsiyasi:

1-musbat shartli ta'sirot, 2,3,4,5-farqlovchi ta'sirotlar

Boshqa tajribada teri analizatorining keng qismida ish olib borildi. Qo'zg'atuvchi tugmachalarni itning oldingi oyog'idan boshlab tanasi orqali orqa oyoqlarigacha joylashtiriladi. Birinchi tugmacha qo'zg'atuvchi, qolganlari tormozlovchi qilib tayyorlanadi. Birinchi tugmachani qo'zg'atib 0,5–1,0s o'tgandan keyin qo'shni tugmachalarda ham qo'zg'alishni irradiatsiyalanganligi kuzatilgan.

Shunday qilib miya po'stlog'ida qo'zg'alishning irradiatsiyalanishi tormozlanishni irradiatsiyalanishga qaraganda tez amalga oshadi. Teri analizatorida qo'zg'alishni irradiatsiyalanish bir sekundgacha vaqt sarflanadi.

Nerv jarayonlarining induksiyanishi

Oliy nerv faoliyatining asosiy jarayonlarining harakati faqat irradiatsiyalanish yoki konsentratsiyalanish orqaligina amalga oshmasdan ularni o'zaro induksiya orqali ham amalga oshishi mumkin. Induksiya deb asosiy nerv jarayonlarining o'z atrofida qarama-qarshi jarayonni keltirib chiqarishga aytiladi.

Induksiya hodisasini quyidagi tajribada ko'rishimiz mumkin. Musbat induksiya hodisasini kuzatish uchun itning oldingi oyog'iga so'lak oqizuvchi shartli refleks tugmachasi, orqa oyog'iga esa farqlovchi tugmacha o'rnatilgan tormozlovchi tugmachani ta'sirlaganda so'lak oqmaydi, ammo shundan keyin oldingi oyoqdagi tugmacha qo'zg'atilsa shartli refleksni kuchayganini kuzatiladi.

Analizatorni bir joyi bilan bog'liq bo'lgan o'xshash ta'sirlagichlarni farqlash tormozlanishini kuzatilganda ham qo'zg'alishning induksiyanishini ko'rish mumkin. Itda kuchli yorug'likka so'lak oquvchi shartli refleks hosil qilingandan keyin kuchsiz yorug' ta'siriga farqlash tormozlanishni hosil qilingan. Kuchsiz yorug' ta'sir qilgandan keyin birdaniga kuchli yorug' bilan qo'zg'atilsa so'lak oqish taxminan 50% ortishi kuzatiladi.

Demak, musbat induksiya hodisasini bir analizatorning qo'shni qismlarida yoki bir joyining o'zida kuzatish mumkin.

MUNDARIJA

Kirish (Sh. Q. Qodirov)	3
I. Qo'zg'aluvchan to'qimalarning umumiy fiziologiyasi	
(Sh. H. Hamroqulov)	9
<i>Hujayra membranasining tuzilishi va asosiy xossalari</i>	10
<i>Ion kanallarining tuzilishi va funksiyalari</i>	10
<i>Tinchlik potentsiali</i>	12
<i>Harakat potentsiali</i>	16
<i>Ta'sir etish qonunlari</i>	18
<i>Lokal javob</i>	22
<i>«Bor yoki yo'q» qonuni</i>	23
<i>Labillik</i>	25
<i>Neyronlar fiziologiyasi</i>	26
<i>Nerv tolalarida qo'zg'alishning tarqalishi</i>	32
<i>Sinapslar fiziologiyasi</i>	34
<i>Muskullar fiziologiyasi</i>	39
<i>Silliqlik muskullar</i>	51
II. Markaziy nerv tizimining umumiy fiziologiyasi	
(E.H. Halilov)	54
<i>Nerv tizimining refleks faoliyati</i>	54
<i>Nerv markazlari va ulardan qo'zg'alishning o'tish xususiyatlari</i>	56
<i>Markaziy nerv tizimida tormozlanish hodisasi</i>	63
<i>Refleks jarayonlarining koordinatsiyasi</i>	65
III. Markaziy nerv tizimi (xususiy qism)	
(Sh.Q. Qodirov, O. T. Alaviya)	69
<i>Markaziy nerv tizimining funksiyalarini tekshirish usullari</i>	69
<i>Orqa miya</i>	74
<i>Uzunchoq miya va Varoliy ko'prigi (keyingi miya)</i>	82
<i>Uzunchoq miyaning funksiyalari</i>	84
<i>O'rta miya</i>	87
<i>Deserebrasion rigidlik</i>	89
<i>Miya o'zanining retikulyar formatsiyasi</i>	93
<i>Miyacha</i>	99
<i>Organizmning harakat funksiyalariga miyachaning ta'sir ko'rsatish mexanizmi</i>	104
<i>Oraliq miya va po'stlog ostidagi yadrolar</i>	105
<i>Talamus funksiyalari</i>	106
<i>Bosh miya katta yarim sharlar po'stlog'i</i>	112
<i>Katta yarim sharlar po'stlog'idagi elektr hodisalar</i>	115
<i>Katta yarim sharlar po'stlog'ining sensor sohalari</i>	119

<i>Katta yarim sharlar po'stlog'ining assotsiativ va mator sohalari</i>	123
<i>Limbik sistema funksiyalari</i>	126
<i>Po'stloqdagi va po'stloq ostidagi strukturalarning halqasimon o'zaro ta'siri</i>	126
<i>Katta yarim sharlar po'stlog'i bilan retikulyar formatsiya o'rtasidagi ikki tomonlama bog'lanishlar</i>	128
<i>Harakat reaksiyalarining katta yarim sharlar po'stlog'ida nazorat qilinishi (kortikal nazorat)</i>	128
<i>Miyaning qon bilan ta'minlanishi va likvor</i>	129
<i>Gemato-ensefalik barer</i>	130

IV. Vegetativ (avtonom) nerv tizimi

(Sh.Q. Qodirov, O.T. Alaviya)	131
<i>Avtonom nerv tizimining umumiy tuzilishi va asosiy fiziologik xossalari</i>	133
<i>Vegetativ gangliylar (tugunlar) sinflanishi va funksiyalari</i>	135
<i>Vegetativ markazlar tonusi</i>	138
<i>Avtonom nerv tizimi tolalarining xossalari</i>	139
<i>To'qima va a'zolarining vegetativ innervatsiyasi</i>	141
<i>Ter bezlari va qon tomirlarining innervatsiyalanish xususiyatlari</i>	144
<i>Skelet muskullari, markaziy nerv tizimi va retseptorlarning simpatik innervatsiyasi</i>	145
<i>Vegetativ funksialarni boshqaruvchi markazlar va vegetativ reflekslar</i>	147
<i>Gipotalamus funksiyalari</i>	150
<i>Vegetativ funksiyalarning boshqarilishida retikulyar formatsiya, miyacha va po'stloq osti yadrolarining ahamiyati</i>	152

V. Fiziologik funksiyalarning gormonal idora etilishi

(Sh.H. Hamroqulov)	155
<i>Gormonlar sekretsiyasi va ularning qonda tashilishi</i>	157
<i>Gipofiz</i>	160
<i>Qalqonsimon bez</i>	164
<i>Qalqonsimon oldi bezlari</i>	167
<i>Buyrak usti bezlari po'stlog'ining gipo- va giperfunksiyasida organizmda ro'y beradigan o'zgarishlari</i>	171
<i>Oshqozon osti bezi</i>	174
<i>Jinsiy bezlar</i>	176
<i>Epifiz bezlarining ichki sekretsiyasi</i>	179
<i>Ayrisimon bez (timus)</i>	179
<i>To'qima gormonlari</i>	179

VI. Qon fiziologiyasi (Sh.Q. Qodirov)	183
<i>Qon sistemasi haqida tushuncha</i>	184

<i>Qonning asosiy vazifalari, tarkibi va xossalari</i>	184
<i>Qonning shaklli elementlari</i>	192
<i>Gemostaz tizimi</i>	201
<i>Qon ivishiga qarshi mexanizmlar</i>	205
<i>Qon guruhlari. Rezus sistema</i>	207
VII. Yurak-qon tomirlar fiziologiyasi (A.N. Qodirov)	210
<i>Yurak faoliyati</i>	215
<i>Elektrokardiografiya</i>	217
<i>Yurakning qon haydash vazifasi</i>	217
<i>Yurak sikli bosqichlari</i>	218
<i>Yurak faoliyatining asosiy ko'rsatkichlari</i>	220
<i>Yurak faoliyatining mexanik va tovush hodisalari</i>	221
<i>Yurakdan tashqari boshqaruv mexanizmlari</i>	224
<i>Yurakning endokrin vazifasi</i>	228
<i>Qon tomirlar tizimi</i>	228
<i>Gemodinamikaning asosiy qonunlari</i>	231
<i>Arterial qon bosimi</i>	233
<i>Arterial puls</i>	235
<i>Kapillyarlarda qon aylanishi</i>	236
<i>Venalarda qon aylanishi</i>	237
<i>Tomirlarda qon harakatining boshqarilishi</i>	237
<i>Qon depolari</i>	241
<i>Limfa sistemasi</i>	242
VIII. Nafas fiziologiyasi (A. N. Qodirov)	245
<i>Tashqi nafas</i>	245
<i>Nafas olish va chiqarish mexanizmi</i>	246
<i>Plevra va alveola bo'shliqlaridagi bosim</i>	247
<i>O'pka hajmi va sig'imi</i>	249
<i>O'pka ventilyatsiyasi</i>	251
<i>O'pkada gazlar almashinuvi va tashilishi</i>	252
<i>To'qimalarda gazlar almashinuvi</i>	257
<i>Nafasning boshqarilishi</i>	257
<i>Turli sharoitlarda nafas olish. Jismoniy ish vaqtida nafas</i>	264
<i>Gipoksiya</i>	267
IX. Hazm fiziologiyasi (Sh.Q. Qodirov)	269
<i>Hazm turlari</i>	270
<i>Hazm tizimining funksiyalari va shira ajratish faoliyati</i>	270
<i>Hazm tizimining o'rganish usullari</i>	274
<i>Hazm jarayoni boshqarilishining umumiy tarzi</i>	275
<i>Og'iz bo'shlig'idagi hazm</i>	276

<i>Me 'dadagi hazm</i>	276
<i>Me 'dada shira ajralishining boshqarilishi</i>	282
<i>Me 'daning harakat faoliyati</i>	283
<i>Ingichka ichakdagi hazm</i>	285
<i>Me 'da osti bezi shirasi tarkibi va xossalari</i>	285
<i>O 't hosil bo 'lishi va ajralishi</i>	286
<i>Ichak shirasi tarkibi va xossalari</i>	287
<i>Ingichka ichakdagi bo 'shliq va devoroldi hazmlari</i>	287
<i>Ingichka ichak harakatining faoliyati</i>	289
<i>Yo 'g'on ichakdagi hazm</i>	290
<i>Defekatsiya</i>	291
 X. Modda va energiya almashinuvi (Sh.Q. Qodirov)	292
<i>Organizmda energiya hosil bo 'lishi va uning ishlatishi</i>	293
<i>Oziq moddalarning energetik qiymati</i>	294
<i>Asosiy almashinuv va energiyaning kunlik sarfi</i>	295
<i>Modda almashinuvi</i>	297
<i>Suv va mineral moddalar almashinuvi</i>	300
 XI. Tana harorati doimiyligi va uning boshqarilishi (E. H. Halilov)	301
 XII. Chiqaruv jarayonlari. Buyraklar fiziologiyasi (A.N. Qodirov)	306
<i>Buyrak va uning vazifalari</i>	308
<i>Siydik miqdori, tarkibi va xossalari</i>	315
<i>Buyraklarning inkretor va metabolitik faoliyati</i>	318
<i>Buyraklar faoliyatining boshqarilishi</i>	319
<i>Siydik chiqarish</i>	321
<i>Ter ajralishi</i>	321
 XIII. Sensor tizim (Sh.H. Hamroqulov)	325
<i>Sensor tizimning tekshirish usullari va asosiy vazifalari</i>	325
<i>Sensor tizimda axborotlarni qayta ishlash mexanizmlari</i>	329
<i>Sensor tizimning moslashishi (adaptatsiyasi)</i>	330
<i>Sensor tizimning xususiy fiziologiyasi</i>	331
<i>Eshituv tizimi</i>	342
<i>Vestibulyar tizim</i>	346
<i>Hid biluv tizimi</i>	347
<i>Ta'm biluv tizimi</i>	349

XIV. Oliy nerv faoliyati (Sh. Q. Qodirov, E. H. Halilov)	351
<i>Shartli refleks</i>	<i>351</i>
<i>Shartli reflekslarning tormozlanishi</i>	<i>356</i>
<i>Oliy nerv faoliyati tiplari</i>	<i>360</i>
<i>Birinchi va ikkinchi signal tizimlari</i>	<i>361</i>
<i>Oliy psixik faoliyatlar</i>	<i>303</i>
<i>Xotira, emotsiya va hissiyot</i>	<i>369</i>
<i>Uyqu fiziologiyasi</i>	<i>373</i>
<i>Oliy nerv faoliyati jarayonlari dinamikasi</i>	<i>375</i>

**O.T. ALYAVIYA, SH.Q. QODIROV, A.N. QODIROV,
SH.H. HAMROQULOV, E.H. HALILOV**

NORMAL FIZIOLOGIYA

Darslik

*O'zbekiston faylasuflari milliy jamiyati nashriyoti
100083, Toshkent, Buyuk Turon ko'chasi, 41.
Tel: 136-55-79; faks: 139-88-61*

*Muharrir: Q. Qayumov
Musahhih: H. Zokirova
Dizayner: N. Mamanov*

*Bosishga ruxsat etildi 25.08.2007-y. Bichimi 60 x 90^{1/16}.
Ofset qog'ozi. Sharhli bosma tabog'i 24,75. Nashriyot-hisob tabog'i 23,875.
Adadi 500 nusxa. Buyurtma № 243.
«Yoshlar matbuoti» boshmahonasida bosildi.
100113. Toshkent, Chilonzor-8, Qatortol ko'chasi, 60.*

