

ƏLİSƏFA SƏMƏDOV

ÜMUMİ HİSTOLOGİYA

Ali məktəblər üçün dərslik

Azərbaycan Respublikası Təhsil Nazirliyinin 15.03.2012-ci il tarixli 408 sayılı əmri ilə dərslik kimi təsdiq edilmişdir.

BAKİ-2012

UOT 611.018

Elmi redaktor

b.e.d., professor **R.Ə. Quliyev**

Rəyçilər

b.e.d., professor **M.Ş.Bababyev;**
b.e.d., professor **E.M.Axundova;**
b.e.d., professor **F.B.Əsgərov;**
b.e.d., professor **A.M. Məmmədov;**
t.e.d., professor **M.İ. Səfərov;**
t.e.n. dosent **Y.Ə.Ağayev.**

Bakı Dövlət Universitetinin Nəşriyyat Şurasının 27.01.2012 tarixli qərarı ilə nəşrə məsləhət görülmüşdür.

Ə.Ə.Səmədov. Ümumi histologiya. Ali məktəblər üçün dərslik. Bakı, “Çaşıoğlu”, 2012. 366 səh.

Dərslikdə histologiya sahəsində əldə olunan müasir məlumatlar verilmişdir.

Kitab məzmununa və həcmində görə nəinki universitet tələbələri, aspirant və müəllimlər üçün, həm də tibb sahəsində çalışan mütəxəssis-lər üçün də faydalıdır.

A 1903030000-618
082-12

GİRİŞ

Histologiya fundamental bioloji elm olaraq canlı orqanizmlərin incə quruluş xüsusiyyətlərini və bu sahədəki qanuna uyğunluqları öyrənir. Müasir histologiya elmi orqanizmi təşkil edən toxumaların mikroskopik quruluşunu, habelə onların mənşəyini, topoqrafik və funksional xüsusiyyətlərini xarakterizə edir. Bu cəhətinə görə histologiya ümumi fundamental bioloji elmlər arasında xüsusi yer tutur. Lakin son illər histologiya elminin sürətli inkişafı ilə əlaqədar olaraq bu sahədə çoxlu yeni elmi məlumatlar əldə edilmişdir. Bu məlumatların tələbələrə çatdırılması üçün azərbaycan dilində yeni dərsliyin olması çox vacibdir. Bu dərslikdə canlı orqanizmləri təşkil edən toxumaların inkişafı, quruluşu, topoqrafik və funksional xüsusiyyətləri haqqında müasir məlumatlar verilmişdir. Toxumaların həm adı işiq və həm də elektron mikroskopik quruluşu ətraflı təsvir olunmuşdur. Tərtib olunan dərslik elmin müasir tələblərinə cavab verən yeni məlumatlarla daha da zənginləşmişdir.

Dərslik Azərbaycan Respublikası Təhsil Nazirliyi tərəfindən təsdiq edilmiş proqrama əsasən yazılmışdır.

Dərslik giriş və doqquz fəsildən ibarətdir: I fəsildə histologiya haqqında ümumi məlumat, onun predmeti və digər tibbi-bioloji elmlərlə əlaqəsi; II fəsildə histoloji tədqiqat metodları; III fəsildə histologiyanın inkişaf tarixi; IV fəsildə toxumaların ümumi xarakteristikası və təsnifati; V fəsildə epitel toxuması; VI fəsildə birləşdirici toxuma (daxili mühit toxuması); VII fəsildə əzələ toxuması; VIII fəsildə sinir toxuması; IX fəsildə bitki toxumaları ətraflı təsvir olunmuşdur.

Dərslikdə latin və yunan terminlərindən istifadə edilmiş, toxumaların işiq və elektron mikroskopik quruluşunu eks etdirən coxsayılı şəkillər verilmişdir.

Bu dərslikdən nəinki Bakı Dövlət Universitetinin biologiya fakültəsinin tələbələri, habelə digər ali məktəblərin biologiya fakültəsinin və həmçinin tibb universitetinin tələbələri, bioloqlar və orta məktəb müəllimləri istifadə edə bilərlər.

I FƏSİL

HİSTOLOGİYA HAQQINDA ÜMUMİ MƏLUMAT, ONUN PREDMETİ VƏ DİGƏR TİBBI-BİOLOJİ ELMLƏRLƏ ƏLAQƏSİ

“Histos” məfhumunu ilk dəfə 1671-ci ildə ingiltərə alimi botanik N.Qryu işlətmişdir. Lakin 1819-cu ildə alman tədqiqatçısı K.Meyer histologiyani müstəqil bir termin kimi təklif etmişdir. Histologiya yunan sözü olub hərfi mənasi histos-toxuma, logos-təlim, elm deməkdir. Deməli, digər bioloji elmlərdən fərqli olaraq histologiyanın əsas predmeti toxumalardır. O, toxumaların mənşəyini, inkişafını, quruluşunu, kimyəvi tərkibini və funksional xüsusiyyətlərini öyrənir. Beləliklə, histologiya toxumalarda gedən fizioloji prosesləri də öyrənir və bununla da toxumaların quruluşu ilə funksiyaları arasındaki münasibətləri də müəyyən edir.

Histologiya əsasən 4 hissədən (bölmədən) ibarətdir: ümumi histologiya, xüsusi histologiya, sitologiya və embriologiya. Ümumi histologiya toxumalara xas olan ümumi qanuna uyğunluqları, toxumaların ayrı-ayrı növlərinin mənşəyini, inkişafını, histoloji quruluşunu, kimyəvi tərkibini, funksional xüsusiyyətlərini, regenerasiyasını və onlarda gedən fizioloji prosesləri öyrənir. Xüsusi histologiya orqanizmi təşkil edən ayrı-ayrı orqanların mikroskopik quruluşunu, onların toxuma və hüceyrə tərkibini öyrənir. Ona görə histologiyanın bu bölməsi mikroskopik anatomiya da adlanır. Xüsusi histologiyanın köməkliyi nəticəsində müxtəlif orqanların morfolofunksional vahidlərinin inca quruluşları haqqında ətraflı məlumatlar əldə edilir. Sitologiya bölməsində yalnız hüceyrədən bəhs edilir. Sitologiya özü də iki hissəyə ayrılır: ümumi və xüsusi sitologiya. Ümumi sitologiya hüceyrə strukturlarının mikroskopik quruluşunu və fiziologiyasını öyrənir. Xüsusi sitologiya isə müxtəlif orqanlarda və toxumalarda olan ixtisaslaşmış

hüceyrələrin mikroskopik quruluş xüsusiyyətlərindən bəhs edir. Hüceyrələr toxumaların inkişaf və quruluşunun əsasını təşkil etdiyi üçün sitologiya histologiyanın zəruri tərkib hissəsi hesab olunur. Histologiya insan, heyvan və bitki orqanizmlərində hüceyrə və toxumaların mikroskopik quruluşunu ontogenezin müxtəlif mərhələlərində, o cümlədən rüşeym mərhələsində öyrənir. Bununla əlaqədar olaraq histologiya habelə embriologiyani da özündə birləşdirir.

Müasir histologiya mikroskopik tədqiqatları molekulyar, hüceyrə, toxuma və orqan səviyyələrində aparır. Həmin tədqiqatlar zamanı mikrostrukturların öyrənilməsi işıq və elektron mikroskopları vasitəsilə həyata keçirilir.

Histologiya müasir biologiya və tibb elmlərinin istər praktik, istərsə də nəzəri problemlərinin həllində mühüm əhəmiyyət kəsb edir.

Fundamental nəzəri problemlərə aşağıdakılardır:

-hüceyrələrin və toxumaların histogenesinin, quruluşun və funksiyasının öyrənilməsi;

-toxumaların diferensiasiya və regenerasiyasının qanuna uyğunluqlarının öyrənilməsi;

-hüceyrə, toxuma və orqanların morfogenezi proseslərinin tənzimlənməsində orqanizmin sinir, endokrin və immun sistemlərinin rolunun aydınlaşdırılması;

-yaşdan asılı olaraq hüceyrə, toxuma və orqanların dəyişilmələrinin tədqiqi;

-müxtəlif bioloji, fiziki, kimyəvi və digər amillərin təsiri nə qarşı hüceyrə, toxuma və orqanların uyğunlaşmalarının tədqiqi.

Toxumaların transplantasiyası və qanköçürmə, habelə müxtəlif stress faktorlarının təsiri zamanı hüceyrə və toxumaların tədqiqi, müxtəlif şəraitdə toxumaların regenerasiya imkanlarının öyrənilməsi və s. praktik problemlərə aiddir.

Histologiya müxtəlif tibbi-bioloji elmlərlə sıx əlaqədardır. Həmin elmlərə anatomiya, fiziologiya, biokimya, embriologiya, genetika və s. aiddir.

Bu elmlərin tədqiqatlarında müxtəlif histoloji metodlardan istifadə olunur. Histoloji analizlərə əsaslanaraq qeyd olunan elm sahələrində müxtəlif qanuna uyğunluqlar aşkar edilir. Bununla bərabər hüceyrə və toxumaların mikroskopik quruluşunu öyrənmək üçün müxtəlif biokimyəvi metodlardan istifadə olunur. Hüceyrə, toxuma və orqanların normal mikroskopik quruluşu haqqında əldə edilən biliklər pataloji şəraitdə onlarda baş verən dəyişikliklərin mexanizmini aydınlaşdırma bilmək üçün mühüm əhəmiyyət kəsb edir. Buna görə də histologiya pataloji anatomiya ilə sıx əlaqədardır.

II FƏSİL

HİSTOLOJİ TƏDQİQAT METODLARI

Müasir histologiyada müxtəlif tədqiqat metodları tətbiq edilir. Bu metodlar hüceyrə, toxuma və orqanların inkişafını, quruluşunu və funksiyalarını hərtərəfli öyrənməyə imkan verir.

Histoloji analizlərin əsas mərhələləri tədqiqat obyektinin seçilməsi, mikroskopik quruluşunu öyrənmək üçün onun hazırlanması, mikroskopiya metodlarının tətbiqi, nəhayət hüceyrə və toxuma strukturlarının kəmiyyət və keyfiyyətcə analizləridir. Tədqiqat obyekti olaraq canlı və olmuş (fiksə edilmiş) hüceyrə və toxumalar götürülür, sonra onların ince strukturları mikroskop altında tədqiq edilir. Buna görə də histoloji tədqiqat metodları içərisində mikroskopiya metodları xüsusi mərhələ təşkil edir.

Canlı toxumaları tədqiq etmək metodları

Canlı toxumaların öyrənilməsi onların həyat fəaliyyəti haqqında hərtərəfli məlumat verir. Belə ki, bu metodların köməkliyi ilə toxumalarda baş verən hərəkəti, bölünmə, zədələnmə, böyümə proseslərini, hüceyrələrin qarşılıqlı təsiri və diferensiasiyasını, onların həyat tsiklinin davametmə müddətini, habelə müxtəlif faktorların təsirinə qarşı reaktiv dəyişilmələrini izləmək mümkün olur.

Canlı toxumaların strukturlarını aşağıdakı metodlar ilə öyrənirlər: 1) hüceyrə və toxumaların orqanizmin, yaxud orqanın tərkibində öyrənilməsi (in vivo metodu); 2) canlı strukturların hüceyrə və toxuma kulturasında öyrənilməsi (in vitro metodu); 3) toxuma strukturlarının vital və supravital boyama üsulu ilə tədqiq edilməsi

1. Hüceyrə və toxumaların orqanizmin yaxud orqanın tərkibində öyrənilməsi (in vivo metodu). Bu metod vasitəsi ilə bilavasitə canlı orqanizmdə toxuma strukturlarını müşahidə

etmək olur. Bu məqsədlə xüsusi işiq salan mikroskoplardan-illüminatorlardan istifadə olunur, məsələn, bu mikroskopların köməkliyi ilə qan damarlarında qanın hərəkət dinamikasını öyrənmək mümkündür. Heyvanlarda tədqiq edilən obyektdə, məsələn, bağırsağın periton büküşünə keyləşdirici maddə yeritdikdən sonra orqanizmlə əlaqəsini kəsmədən, onu xaricə çıxarıraq mikroskopda öyrənilir. Bu zaman toxuma daimi fizioloji məhlulla isladılmalıdır. Lakin belə müşahidənin müddəti məhdud olur. Toxumaları orqanizmdə öyrənən zaman daha yaxşı nəticələr almaq üçün heyvan orqanizminin içərisinə şəffaf yaxud xüsusi süngəri maddədən hazırlanmış kamera yeridilir. Kameraya müxtəlif orqan hissələri yaxud toxumalar yerləşdirilir. İçərisində orqan hissəsi və ya toxuma kulturası olan kamera orqanizmin müəyyən nahiyyəsinə, məsələn, dəri altına, gözün ön kamerasına yeridilir. Beləliklə, toxuma strukturlarının həyat fəaliyyəti tam orqanizmin daxilində gedir və bu üsulla öyrənilən toxuma strukturları orqanizmlə qarşılıqlı əlaqədə olur. Belə ki, kameranın divarı vasitəsi ilə toxuma və orqanizm arasında maddələr mübadiləsi gedir.

Canlı toxuma strukturlarını orqanın tərkibində öyrənmək üçün məməlilərin (məsələn, dovşanın) qulaq seyvanının bir hissəsini şəffaf kamera içərisinə yerləşdirib həmin kameranı işiq salan mikroskopun əşya masasının üzərinə qoyurlar. Bu şəraitdə uzun müddət ərzində hüceyrə və toxuma dəyişilmələrinin dinamikasını öyrənmişlər. Bu üsulla leykositlərin qan damarlarından çıxması prosesini, habelə sinirlərin, kapilyaların, birləşdirici toxumanın əmələ gəlməsinin müxtəlif mərhələlərini və digər prosesləri də öyrənmək olur. Təbii şəffaf kamera kimi heyvanların gözündən istifadə etmək olar. Belə ki, bu məqsədlə hüceyrə, toxuma yaxud orqan hissəsi gözün ön kamerasının mayesinə yerləşdirilir və həmin obyekt gözün kamera rolunu oynayan şəffaf buynuz qışası vasitəsi ilə müşahidə edilir. Bu üsulla mayalanmış yumurtanın inkişafının ilkin mərhələləri müşahidə edilmiş və habelə balığın bir hissəsi

köçürülrək aybaşı tsiklinin müxtəlif fazalarında onun selikli qışasında baş verən dəyişikliklər öyrənilmişdir.

Transplantasiya metodu sümük iliyinə və qanın hüceyrələrinə geniş tətbiq edilir. Bunları sağlam heyvanlardan (domorlardan) şüalanmış heyvanlara (resipientlərə) köçürmüşlər. Transplantasiyadan sonra köçürürlən hüceyrələrin bitişmələri nəticəsində şüalanmış heyvanlar sağ qalmışlar. Köçürürlən qanın hüceyrələri dalaqda qanyaradıcı hüceyrələrin koloniyasını əmələ gətirir. Koloniyaların miqdarının və onların hüceyrə tərkibinin tədqiqi qanyaradıcı hüceyrələrin əedadlarının miqdarını və onların diferensiasiyasının müxtəlif mərhələlərini aşkar etməyə imkan verir. Koloniyanın əmələ gəlməsini öyrənməklə qanın hüceyrələrinin inkişaf mənbəyini müəyyən etmək olur.

2. Hüceyrə və toxuma kulturalarında canlı strukturların tədqiqi (*in vitro* metodu). Bu metod ən geniş yayılmış metodlardan biridir. İnsan yaxud heyvan orqanizmindən ayrılmış hüceyrələr, toxuma və orqanların kiçik hissələri əvvəlcə steril fizioloji məhlula salınır, sonra isə içərisində xüsusi qidalı mühit-qan plazması, rüseym ekstratı və s. olan şüşə yaxud plastmas qaba yerləşdirilir. İlk dəfə öyrənilən obyekt şüşə qab içərisinə yerləşdirildiyi üçün bu metod *in vitro* metodu adlandırılmışdır (latınca *vitrum*-şüşə deməkdir). Bu zaman mühitin sterilliyi və temperaturun bədən temperaturuna uyğun olması təmin edilir. Belə şəraitdə hüceyrə və toxuma kulturaları uzun müddət öz həyat fəaliyyətini-böyümə, çoxalma, diferensiasiya və hərəkət etmə qabiliyyətini saxlayırlar. Əgər içərisində qidalı mühit olan qablar yeniləri ilə əvəz olunarsa belə şəraitdə hüceyrə və toxuma kulturaları aylarla, hətta illərlə canlılıq qabiliyyətini saxlayır. Bəzi hüceyrə növləri fasılısız bölünərək yeni hüceyrə sıraları yaradır. Hal-hazırda fibroblastların, miositlərin, epitheliositlərin, makrofaqların hüceyrə sıraları alınmışdır.

Hüceyrə və toxuma kulturalarının tədqiqi nəticəsində differensiasiyaya, hüceyrələrin bir-biri ilə, habelə onların virus

və bakteriyalarla qarşılıqlı təsirinə aid bir sıra qanuna uyğunluqlar aşkar edilmişdir. Embrional toxuma və orqanların kulturasının öyrənilməsi sümüyün, dərinin və digər orqanların inkişafını izləməyə imkan verir. Digər hüceyrələrlə yanaşı sinir hüceyrələrinin də kulturasının yaradılması metodu işlənib hazırlanmışdır.

Son illərdə hüceyrə kulturası hüceyrə hibridlərinin alınmasında geniş tətbiq edilir. Hibridizasiya metodu vasitəsi ilə inkişafın müxtəlif mərhələlərində hüceyrələrin hibridlərini almışlar. Yaranmış hibridlərdə iki növ genotipə malik olan heterokarion formalaşır.

3. Toxuma strukturlarının vital və supravital boyama üsulu ilə tədqiq edilməsi

Vital (latınca *vita-həyat*) boyama üsulunda zəhərləyici təsiri olmayan boyaqlardan, məsələn, tripan abisi, litiumlu karmin, alizarin və digər boyaqlardan istifadə edilir. Bunlar diri heyvanın dərisi altına, qarın boşluğununa, qan damarına və s. nahiyələrinə yeridilir. Müəyyən müddətdən sonra heyvan öldürülür, onun toxumaları və orqanları mikroskop altında öyrənilir. Boyaqlar spesifik təsir xüsusiyyətinə malikdir. Onların bəziləri hüceyrələri, orqanoidləri, digərləri isə hüceyrəarası maddəni rəngləyir. Məsələn, tripan abisi və litiumlu karmin fəqisitləri, alizarin sümüyün yeni yaranan matriksini aşkar edir.

Orqanizmdən ayrılmış diri hüceyrələrin boyanması supravital boyama adlanır. Bu məqsədə müxtəlif boyaqlardan istifadə olunur və bu metodla müxtəlif hüceyrə və orqanoidlər aşkar edilir. Məsələn, bu metodla eritrositlərin cavan formaları (retikulositləri), mitoxondriləri, lizosomları və s. öyrənirlər.

Ölmüş (fiksə edilmiş) hüceyrə və toxumaların tədqiq edilməsi

Hüceyrə və toxumaları bu üsulla öyrənmək üçün əvvəlcə heyvan öldürülür. Sonra isə tədqiqat obyekti olaraq müəyyən orqan hissələri və toxumalar götürülür. Orqan və toxumaların

mikroskopik quruluşunu müəyyən etmək üçün histoloji preparatlar hazırlanır. Bu məqsədlə material aşağıdakı mərhələlərdən keçirilir:

1. Fiksasiya (latınca fixus -sərt, dəyişməyən). Toxuma strukturlarının tamlığını saxlamaq üçün orqan hissəsi fiksatora yerləşdirilir. Fiksator kimi müxtəlif maddələrdən-formalindən, spirtdən, ağır metal duzlarının məhlullarından, osmium turşusundan, xrom turşusundan, karnua məhlulundan və digər maddələrdən istifadə olunur. Fiksatorun təsiri nəticəsində toxuma və orqanlarda mürəkkəb fiziki-kimyəvi dəyişikliklər baş verir. Onlardan ən başlıcası zülalların dönməyən koaqulyasiyası prosesidir. Bunun nəticəsində toxumada həyatı proseslər dayanır, toxuma strukturları ölürlər və fiksasiya olunur. Fiksasiya prosesi götürürlən materialın həcminin kiçilməsinə, sıxlamasına, habe-lə hüceyrə və toxumaların yaxşı rənglənməsinə səbəb olur.

2. Materialın adı suda yaxud distillə suyunda yuyulması. Bu mərhələdə fiksatorun artıq hissəsi materialdan çıxarılır.

3. Susuzlaşdırma-ardıcıl olaraq 70^0 , 96^0 və 100^0 -li spirtlərdən keçirilir.

4. Şəffaflaşdırma-ksilol yaxud toluoldan istifadə olunur.

5. Materialın sıxlığındırılması. Bu məqsədlə material sellloidin məhluluna, 54^0 - 56^0 -də ərimiş parafinə və digər sıxlışdırıcı maddələrə keçirilir.

6. İçərisində material olan blokların hazırlanması

7. Bloklardan qalınlığı 5-6 mkm olan histoloji kəsiklərin alınması.

8. Histoloji kəsiklərin əşya şüşəsinə yapışdırılması

9. Əgər material parafinə salınarsa o zaman həmin material parafinsizləşdirilir. Bu məqsədlə o, ksilol yaxud toluola keçirilir.

10. Ardıcıl olaraq 100^0 , 96^0 və 70^0 -li spirtə salınır.

11. Distillə suyunda yuyulur.

12. Histoloji kəsiklərin rənglənməsi

13. Distillə suyunda yuyulur.

14. Susuzlaşdırma- 70^0 , 96^0 və 100^0 -li spirtə salınır.
15. Şəffaflaşdırma-karbol yaxud toluola keçirilir.
16. Kəsik üzərinə Kanada balzamı (1-2 damla) töküb örtücü şüşə ilə örtdükdən sonra preparata işıq mikroskopunda baxılır. Bu cür hazırlanmış histoloji preparatlarda hüceyrə və toxunma strukturları uzun müddət (illərlə) dəyişilməyərək fiksasiya olunduğu kimi saxlanılır.

Qeyd etmək lazımdır ki, histoloji boyaqların seçilməsi qarşıya qoyulan məqsəddən asılıdır. Histoloji boyaqlar başlıca olaraq üç qrupa bölünür: turş, əsas və neytral boyaqlar. Turş boyaqlarla yaxşı boyanan strukturlar oksifil, əsas boyaqlarla boyananlar-bazofil və həm əsas, həm də turş boyaqları qəbul edən strukturlar isə neytrofil (heterofil) strukturlar adlanır.

Elektron mikroskopu üçün hazırlanmış kəsikləri (ultra mikrotomla kəsilmiş) xüsusü tora yerləşdirirlər, onu kobalt, marqans duzları və s. ilə işlətdikdən sonra mikroskopda baxırlar.

Hüceyrə və toxumaların kimyəvi tərkibini tədqiq etmək metodları (Histokimyəvi metodlar)

Histokimyəvi metodlar vasitəsi ilə hüceyrə, toxuma və orqan strukturlarında müxtəlif kimyəvi maddələrin-DNT, RNT, züləllər, karbohidratlar, lipidlər, amin turşuları, mineral duzlar, vitaminlər və fermentlərin fəallığı aşkar edilir, onların keyfiyyəti və lokalizasiyası müəyyənləşdirilir. Bu məqsədlə müxtəlif kimyəvi reaktivlər işlədirilir. Histokimyəvi metodlar kimyəvi reaktivlərlə hüceyrə və toxuma strukturlarının tərkibinə daxil olan substratlar arasında gedən reaksiyaların spesifikliyinə əsaslanır. Kimyəvi reaktivlər tədqiq edilən maddələrlə reaksiyaya girərək spesifik rəngli yeni maddə əmələ gətirir. Histokimyəvi reaksiyaların spesifikliyini artırmaq üçün çox vaxt ferment nəzarəti tətbiq edilir. Məsələn, hüceyrədə RNT-ni aşkar etmək üçün çox vaxt əsas xassəli boyaqdan-hallosianindən

istifadə olunur. RNT-nin varlığını onu parçalayan ribonukleaza fermentinin nəzarəti ilə təsdiq edirlər. Hallosianinin təsiri nəticəsində RNT göy-fiolet rəngə boyanır. Histoloji kəsik əvvəlcədən ribonukleaza fermenti ilə işlənmişdir. Sonra isə hallosianın rəngləndikdə həmin kəsik rənglənmir. Preparatın rənglənməməsi tədqiq edilən strukturda RNT-nin varlığını sübut edir, belə ki, ferment RNT-ni parçaladığı üçün preparat rənglənmir.

Hüceyrə və toxumaların kimyəvi tərkibini öyrənmək üçün xüsusi histokimyəvi metodlardan istifadə edilir. Biokimyəvi metodlardan fərqli olaraq bu metodlar vasitəsi ilə hüceyrə və toxumanın konkret strukturlarının kimyəvi tərkibini öyrənmək mümkün olur. Histokimyəvi metodlara radioavtoqrafiya, interferometriya, sitospektrofotometriya, diferensial sentrifuqlaşdırma, sitospektrofluorimetriya, immunoflüorescent analiz və s. aiddir.

Radioavtoqrafiya metodu. Bu metod müxtəlif strukturarda maddələr mübadiləsini dəqiq öyrənməyə imkan verir. Radioavtoqrafiya metodu radioaktiv maddələrdən, məsələn, fosfor- p^{32} , karbon- C^{14} , kükürd- S^{35} , hidrogen- H^3 və s. yaxud həmin elementlərlə nişanlanmış birləşmələrdən istifadə olunmasına əsaslanır. Qarşıya qoyulan məqsəddən asılı olaraq heyvan orqanizminə hər hansı bir radioaktiv maddə yeridilir. Müəyyən vaxtdan sonra toxuma və orqanlardan hazırlanmış histoloji kəsiklərdə fotoemulsiyanın köməkliyi ilə radioaktiv maddələr aşkar edilir. Bu məqsədlə fotoemulsiya preparatın üzərinə çəkilir və sonra aydınlaşdırıcı fotoməhlulda radioaktiv maddəni aşkar edirlər. Preparatda fotoemulsiyanın radioaktiv maddəyə toxunduğu yerdə fotoreaksiya baş verir, nəticədə işıqlanmış yerlərdə qara ləkələr (treklər) əmələ gəlir. Bu metodla nişanlanmış amin turşularının sintez olunan zülal molekuluna birləşmə sürətini, nuklein turşularının əmələ gəlməsini, qalxanabənzər vəzi hüceyrələrində yod mübadiləsini və digər prosesləri dəqiq müəyyən etmək olar.

Interferometriya metodu. Bu metod canlı və fiksasiya edilmiş hüceyrələrdə six maddələrin quru kütləsini və qatılığını öyrənməyə imkan verir. Bu metod vasitəsi ilə hüceyrədə müxtəlif maddələrin, məsələn, zülalların ümumi miqdarını təyin etmək olur, yəni miqdarı analiz aparılır.

Sitospektrofotometriya metodu hüceyrə strukturlarında olan maddələrin udma (absorbsion) spektrlərinə əsasən həmin maddələrin miqdarnı müəyyən edir.

Diferensial sentrifuqlaşdırma metodu. Bu zaman bir dəqiqlidə 20.000-150.000 dəfə dövr edən sentrifuqlardan istifadə olunur. Belə sentrifuqlar hüceyrələrin müxtəlif komponentlərini-nüvələri, mitoxondriləri və s. bir-birindən ayırmaga və onları çökdürməyə, habelə onların kimyəvi tərkibini müəyyən etməyə imkan verir.

Sitospektroflüorimetriya metodu. Bu metodla hüceyrdaxili maddələrin flüoresensiya spektrlərinə əsaslanaraq yaxud əvvəlcədən seçilmiş bir dalğanın flüoresensiya intensivliyinə əsasən hüceyrdaxili maddələrin miqdarnı öyrənirlər.

Müasir sitoflüorimetr mikroskopları müxtəlif hüceyrə strukturlarında maddələrin çox kiçik miqdarlarını ($10^{-14} \div 10^{-16}$ qrama qədər) aşkar etməyə və mikrostrukturlarda tədqiq olunan maddələrin lokalizasiyasını müəyyən etməyə imkan verir.

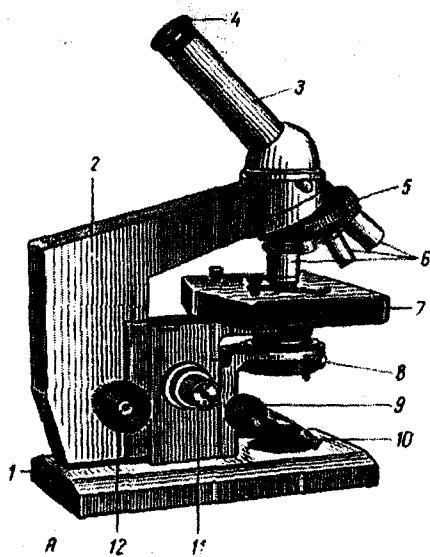
Son illərdə tətbiq edilən elektron histokimyəvi metod nəinki hüceyrə, habelə subhüceyrə və molekulyar səviyyələrdə müxtəlif kimyəvi maddələrin lokalizasiyasını öyrənməyə imkan verir.

Immunoflüorescent analiz metodları. Onlardan müasir histologiyada çox effektiv şəkildə istifadə olunur. Bu metodlar hüceyrələrin diferensiasiyası proseslərini öyrənmək, hüceyrələrdə spesifik kimyəvi birləşmələri və strukturları aşkar etmək üçün tətbiq edilir. Bu metodlar antigen-antitel reaksiyalarına əsaslanır. Orqanizmin hər bir hüceyrəsi spesifik antigen tərkibə malikdir və həmin antigen başlıca olaraq zülallarla müəyyən

edilir. Reaksiya məhsulları rənglənir və lüminesent mikroskoplarda aşkar edilir.

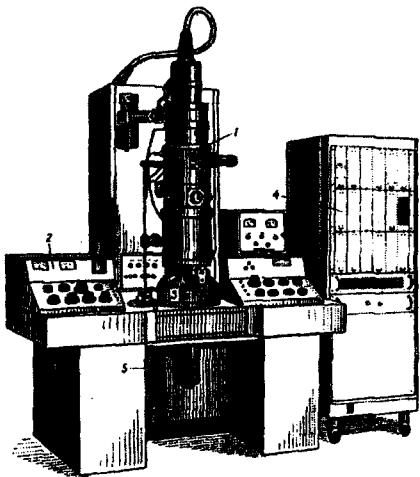
Mikroskopiya metodları

Mikroskopiya-histoloji preparatları öyrənmək üçün tətbiq edilən əsas metoddur və 300 ildən çoxdur ki, bu metoddan bioloji tədqiqatlarda istifadə olunur. Müasir histologiyada müxtəlif növ işıq mikroskoplarından (şəkil 1) və elektron mikroskoplarından (şəkil 2) istifadə olunur.



Şəkil 1. «Biolam -1» bioloji işıq mikroskopu:

1-əsasi; 2- tubussaxlayıcı (stativ); 3-tubus; 4-okulyar; 5-revolver (obyektiv saxlayan); 6-obyektivlər; 7-kürsü; 8-kondensor; 9- kondensorun vinti; 10-güzgү; 11-mikrometrik vint; 12-makrometrik vint



Şəkil 2. EMB-100AK elektron mikroskopu.

1-nümunələr ölçü elektron-optik sistem və kamera yerləşən sütun;
2-idarəetmə pultu; 3-lüminesent ekranlı kamera; 4-obyektiň şəklini
analiz edən blok; 5-signal ötürücüsü.

İşıq mikroskopiyası. Tədqiqat məqsədləri üçün tətbiq edildiyi vaxtdan başlayaraq işıq mikroskopları daimi təkmilləşdirilmişdir. Müasir işıq mikroskopları müxtəlif və mürəkkəb optik sistemlərə malikdir. Buna görə də onlar hüceyrə və toxuma strukturlarının ən kiçik hissəciklərini öyrənməyə imkan verir. İşıq mikroskopları obyekti 3000-3500 dəfəyə qədər böyüdə bilir. Mikroskopda görünən ən kiçik strukturların ölçüsü mikroskopun optik seçmə qabiliyyəti yaxud görmə məsafəsi (d_0) ilə müəyyən edilir. Görmə məsafəsi şüa dalgalarının uzunluğundan (λ) asılıdır və bu asılılıq $d_0 = \frac{1}{2} \cdot \lambda$ formulu ilə ifadə olunur. Beləliklə, şüa dalgalarının uzunluğu kiçik olduqca görmə məsafəsi də kiçik olur, yəni daha incə strukturları aşkar etmək olur. Deməli mikroskopun böyütmə qabiliyyəti yüksək

olur. Məsələn, görünən şüa dalğalarının uzunluğu minimum 0,4 mkm-ə bərabərdir. Buna müvafiq olaraq adı işıq mikroskopu üçün görmə məsafəsi 0,2 mkm-ə bərabər olur. ($d_0 = \frac{1}{2} \cdot \lambda = \frac{1}{2} \cdot 0,4 \text{ mkm} = 0,2 \text{ mkm}$). Ultrabənövşəyi şüa dalğalarının uzunluğu isə görünən şüa dalğalarının uzunluğundan iki dəfə qıсадır (minimum 0,2 mkm).

Şüa dalğalarının uzunluğundan asılı olaraq ultrabənövşəyi mikroskop üçün görmə məsafəsi 0,1 mkm-ə bərabər olur ($d_0 = \frac{1}{2} \cdot \lambda = \frac{1}{2} \cdot 0,2 \text{ mkm} = 0,1 \text{ mkm}$). Deməli, ultrabənövşəyi mikroskop aralarındaki məsafə 0,1mkm-ə qədər olan strukturları aşkar etməyə imkan verir, yəni adı işıq mikroskopuna nisbətən daha kiçik (təxminən iki dəfə kiçik olan) strukturları görmək olur. Adı işıq mikroskopu ilə aralarındaki məsafə 0,2 mkm-dən az olan strukturları görmək olmur. İşıq mikroskopiyasının müxtəlif növləri ayırd edilir. Bunlara adı mikroskop, fazalı kontrast, interferensiyalı, polyarizasiyalı, qaranlıq sahəli, ultrabənövşəyi və flüoresent (lüminesent) mikroskoplar aiddir.

Adı mikroskop müxtəlif histoloji preparatları öyrənmək üçün geniş tətbiq edilir. Bu mikroskopda işıq şüalarının görünən spektrlərindən istifadə olunur. İşıq mənbəyi təbii yaxud süni işıq ola bilir. Adı mikroskopun optik seçmə qabiliyyəti yaxud ən yaxın görmə məsafəsi 0,2 mkm-ə bərabərdir, yəni o, aralarındaki məsafə 0,2 mkm-ə qədər olan strukturları aşkar edə bilir.

Fazalı kontrast mikroskop. Bu mikroskop adı mikroskopda görünməyən şəffaf və rəngsiz obyektlərin kontrast şəklini almaq üçün tətbiq edilir. Adı işıq mikroskopunda preparatları öyrənmək üçün strukturların zəruri olan kontrastlığını onları boyamaqla əldə edilir. Fazalı kontrast mikroskopiya metodu tədqiq olunan boyanmamış strukturların zəruri olan kontrastlığını kondensora yerləşdirilmiş xüsusi həlqəvi diaf-

raqma hesabına təmin edir. Mikroskopun optik hissəsinin belə konstruksiyası boyanmamış preparatdan keçən işq dalğaları fazalarının dəyişilməsinə və onların başqa amplitudlu dalğalara çevrilməsinə səbəb olur, nəticədə tədqiq olunan strukturlarda kontrastlıq meydana çıxır. Kontrastlığın artması boyanmamış bütün strukturların aydın görünməsini təmin edir.

İnterferensiyalı mikroskop (latınca *interferentio*-üstəgəlmə, üzərinə düşmə). Belə mikroskopda obyektə tərəf istiqamətləndirilən işq şüaları dəstəsi iki hissəyə ayrıılır. Bundan biri obyektdən, digəri isə obyektin kənarından keçir. Sonra isə ayrılmış işq şüası dəstələri yenidən bir-biri ilə birləşdirilir. İşq dəstələrinin interferensiyası nəticəsində hüceyrələr görünür. Bu mikroskopla boyanmamış hüceyrə və toxuma strukturlarında müxtəlif maddələrin qatılığını öyrənmək olur.

Polyarizasiyalı mikroskop. Bu mikroskopda şüa dəstəsi iki hissəyə ayrıılır və sonra onlar bir-biri ilə perpendikulyar səthlərdə polyarizasiya olunur. Hüceyrə və toxuma strukturlarından keçərkən həmin şüaların sıxma dərəcəsi müxtəlif sürətdə dəyişir, onların biri digərinə nisbətən gecikir və nəticədə işq dəstəsi fazaları arasında fərq yaranır. Fazalar arasındakı fərqə əsasən müxtəlif strukturları (mitoxondriləri və s.) öyrənmək olur.

Qaranlıq sahəli mikroskop. Hüceyrə və toxuma strukturlarını bu mikroskopda tədqiq etmək üçün xüsusi qaranlıq sahə kondensoru tətbiq edilir. Bunun nəticəsində yan tərəfdən işıqlandırılan obyekt qaranlıq sahə fonunda öyrənilir. Bu metodla hüceyrənin müxtəlif ölçülü kiçik kolloid hissəciklərini aşkar etmək mümkün olur.

Ultrabənövşəyi mikroskop. Bu mikroskopda dalğalarının uzunluğu $0,2 \text{ mkm}$ -ə yaxın olan qısa ultrabənövşəyi şüalardan istifadə olunur. Belə şüa dalğalarının uzunluğu görünən şüa dalğalarının uzunluğundan iki dəfə qıсадır. Buna görə də görünən şüalara əsaslanan adı mikroskoplardan fərqli olaraq ultrabənövşəyi mikroskopun böyütmə dərəcəsi iki dəfə çoxdur və o,

aralarındaki məsafə 0,1 mkm-ə qədər olan strukturları aşkar edə bilir, yəni ən yaxın görmə məsafəsi 0,1 mkm-ə qədər olur. Gözlə görünməyən ultrabənövşəyi şüalarda tədqiq olunan obyekti aşkar etmək üçün strukturların şəkli qeyd olunan lövhədən yaxud xüsusi qurğulardan (məsələn lüminesent ekrandan və s.) istifadə edilir. Bu mikroskopla ultrabənövşəyi şüaları udmaq qabiliyyətinə malik olan hüceyrə və toxumaların kimyəvi tərkibini, məsələn, nuklein turşularını və s. öyrənmək olur.

Flüoresent (lüminesent) mikroskop (latınca fluoraxan maye). Flüoresensiya hadisəsi zamanı bir sıra maddələrin atom və molekülləri qısalışlı şüaları udaraq həyəcanlanmış vəziyyətə keçir. Lakin həmin atom və moleküllerin həyəcanlanmış vəziyyətdən normal vəziyyətə keçməsi uzun dalğalı şüaların buraxılması ilə baş verir. Flüoresent mikroskopda flüoresensiyanın həyəcanlanması üçün işıq mənbəyi kimi çox yüksək təzyiqli cıvəli yaxud ksenon maddəli lampalardan istifadə olunur. Həmin lampalar 0,25-0,4 mkm (ultrabənövşəyi şüalara yaxın) və 0,4-0,5 mkm (göy-bənövşəyi şüalar) spektrlər olan sahədə yüksək parlaqlığa malik olur. Flüoresent işıq dalğasının uzunluğu həmişə həyəcanlanmış işıq dalğalarının uzunluğundan böyük olur. Buna görə də onları işıq filtrlərinin köməyi ilə ayıırlar və sonra obyekti yalnız flüoresent işıqda öyrənilərlər. Flüoresent mikroskopa lüminesent mikroskop da deyirlər (latınca lumen-işıq, şüa). Ona görə ki, bu mikroskop öyrənilən obyektin qısalışlı şüaların təsirindən şüaburaxma xüsusiyyətinə əsaslanır. Obyektin təbii lüminesensiyasını (şüaburaxmasını) gücləndirmək üçün xüsusi boyaqlardan-flüroxromlardan istifadə edilir. Məsələn, narıncı akridinlə boyanmış preparatda hüceyrənin DNT-si yaşıl rəngdə, RNT-si qırmızı rəngdə şüalanır. Beləliklə, flüoresent (lüminesent) mikroskop vasitəsi ilə hüceyrə və toxumaların daxili quruluşu, onların kimyəvi tərkibi haqqında məlumat əldə etmək mümkün olur.

Elektron mikroskopiyası. İşıq mikroskopundan fərqli olaraq elektron mikroskopunda işıq şüalarından deyil, çox qısa

dalgalı elektron şüalarından (elektron selindən) istifadə olunur. Vakuunda elektron selinin hərəkəti zamanı meydana çıxan elektromaqnit dalğalarının uzunluğu $0,0056 \text{ nm-ə}$ (yaxud $0,0000056 \text{ mkm}$) bərabərdir, görünən işıq şüası dalğalarının uzunluğu isə $0,4\text{-}0,75 \text{ mkm-dir}$. Beləliklə, elektromaqnit dalgalarının uzunluğu işıq şüası dalğalarının uzunluğundan 100.000 dəfə qıсадır. Buna görə də elektron mikroskopu obyekti bir neçə yüz min dəfə böyüdə bilir. Nəzəri olaraq hesablanmışdır ki, elektron mikroskopunda ən yaxın görmə məsafəsi $0,002 \text{ nm}$ yaxud $0,000002 \text{ mkm}$ ola bilir, yəni işıq mikroskopunda olduğundan 100.00 dəfə azdır (işıq mikroskopunda görmə məsafəsi $0,2 \text{ mkm-dir}$). Praktik olaraq müasir elektron mikroskoplarında aralarındaki məsafə $0,1\text{-}0,7 \text{ nm}$ olan strukturları aşkar etmək olur, yəni ən yaxın görmə məsafəsi $0,1\text{-}0,7 \text{ nm-dir}$. Buna görə də hüceyrə və toxumanın işıq mikroskopu ilə görünməyən strukturları elektron mikroskopu vasitəsi ilə aşkar olunaraq dəqiq öyrənilər.

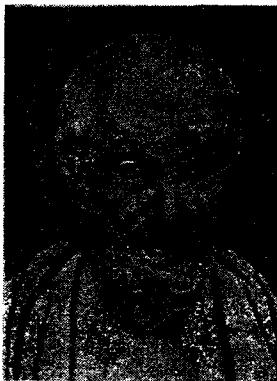
III FƏSİL

HİSTOLOGİYANIN İNKİŞAF TARİXİ

Histologiyanın inkişafı və onun müstəqil bir elm kimi yaranması texnikanın, optikanın və mikroskopiya metodlarının inkişafı ilə əlaqədardır. Mikroskopik tədqiqatlar nəticəsində əldə edilmiş müvəffəqiyyətlər yeni-yeni məlumatlar toplamağa imkan verirdi. Lakin qeyd etmək lazımdır ki, mikroskopdan əvvəl histoloji strukturları öyrənməyə cəhd göstərmişlər. Hələ mikroskopun kəşfindən əvvəl qədim tədqiqatçılar, məsələn, A.Krotonski, Hippokrat, Aristotel, Herofil, Erazistrat, K.Qalen, Əbu-Əli-İbn-Sina, Leonardo da Vinci, Andrey Vezali, Qaspar Azello və başqaları müxtəlif orqanların quruluşu haqqında məlumatlar vermişlər.

Yunan alimi A.Krotonski (b.e.ə. V əsr) gözün və qulağın sinirlər vəsi-təsi ilə beyninlə rabitədə olduğunu kəşf etmişdir. Qədim Yunanistanın məşhur alimi, həkimi Hippokrat (b.e.ə 460-377-ci illərdə) kəllə sümüklərini, kəllə sümüklərinin arasındaki tikişləri, arteriyaları, vətərləri və sinirləri öyrənmişdir. Lakin o, belə hesab edirdi ki, vətərlər və sinirlər eyni şeydir.

Qədim Yunanistanın böyük alimi və mütəfəkkiri Aristotel (b.e.ə 384-322-ci illərdə) sinirləri vətərlərdən ayırmış, yuxarı və aşağı boş venaları təsvir etmiş, ürəyin quruluşunu, onun damarlarla əlaqəsini, sümüklərin rolunu və sümüyü qidalandıran damarları öyrənmişdir. Aristotel belə hesab edirdi ki, bütün arteriyalar ürəkdən çıxan bir damarın şaxəsidir. O, bu damarı aorta adlandırmışdır.



Hippokrat
(b.e.ə. 460-377-ci illər)

İsgəndəriyyə şəhərinin məşhur anatomu Herofil (b.e.ə. 304-cü ildə anadan olmuşdur) b.e.ə III əsrдə onikibarmaq bağırsağı və prostat vəzini kəşf etmiş, uzunsov beyin, beyin qışalarını təsvir etmiş, hissi və hərəki sinirləri ayırmış, duyğu üzvlərini və damar sistemini öyrənmişdir.

İsgəndəriyyə şəhərinin məşhur anatomu Erazistrat b.e.ə III əsrдə (b.e.ə. 300-250-ci illər) ürək qapaqlarını kəşf etmiş, beyin mədəciklərini təsvir etmiş, sinirlərlə beyin arasındaki əlaqəni öyrənmiş, hissi sinirləri hərəki sinirlərdən ayırmış, beyin yarımkürələri səthinin qırışiq və şırımlardan təşkil olunduğunu göstərmişdir.

Bizim eranın II əsrində məşhur italyan alimi K.Qalen (130-210-cu illər) ilk dəfə heyvan meyitlərini yarmaqla



K.Qalen.
(130-210-cu illər)

sümüklərin formasını ayırd etmiş, sümün inkişafını və daxili quruluşunu öyrənmiş, onurğa beyni sinirlərinin nahiyyələrə görə təsvirini vermişdir.

X-XI əsrlərdə məşhur tacik alimi, həkim və mütəfəkkir Əbu-Əli-ibn-Sina (980-1037-ci illər) "Təbabət qanunu" adlı əsərində anatomiyadan ətraflı məlumat verilmişdir və anatomiya sahəsində bəzi kəşflər etmişdir, göz əzələləri ilk dəfə ibn-Sina tərəfindən kəşf edilmişdir. XV-XVI əsrlərdə məşhur italyan alimi, anatom, rəssam və mütəfəkkir Leonardo da Vinci (1452-1519) insan meyitini yararaq bədənin daxili quruluşu ilə maraqlanmış, plastik anatomiyanın əsasını qoymuş, ürək arakəsmə-



Ibn-Sina (980-1037)

sini kəşf etmiş, gözün və daxili orqanların quruluşunu öyrənmişdir.



Leonardo da Vinci
(1452-1519)



Andrey Vezali
(1514-1565)

XVI əsrda Belçika alimi A.Vezali (1514-1565) müasir anatomiya elminin əsasını qoymuşdur. O, ilk dəfə orqanizmin quruluşunu sistematik sürətdə öyrənmiş skeleti, bağları, əzələləri, daxili üzvləri, duygu orqanlarını, sinirləri və damarları dəqiq təsvir etmişdir.

İtalyan alimi Qasper Azello (1581-1626) ilk dəfə limfa sistemini öyrəndi.

Beləliklə, histologianın inkişaf tərixinde iki mərhələ ayırd etmək olar: 1) mikroskopa qədərki mərhələ, 2000 ilə yaxın davam etmişdir (b.e.ə IV əsrən və XVII əsrin ortalarına qədər); 2) mikroskopdan sonrakı mərhələ (350 ilə yaxın). Birinci mərhələdə anatomlar orqanların xarici görünüşünə, sıxlığına, rənginə və s. əlamətlərinə görə toxumalar haqqında ümumi təsəvvürlər yaradırdılar. Həmin dövrdə toxumaları makroskopik üsullarla öyrənirdilər. Bu da çox vaxt ciddi səhvlərə səbəb olurdu. Belə ki, xarici görünüşcə bir-birinə oxşayan sinir və vətər, yəni müxtəlif histoloji strukturlar olan sinir və birləşdirici toxumalar eyni qrupa aid edilirdi.

Mikroskopun XVII əsrə hazırlanmasına baxmayaraq, toxumaların makroskopik üsulla öyrənilməsi XVIII əsrin sonuna qədər davam etmişdir. Məşhur fransız anatomo və fizioloqu K.Bişa (1771-1802) makroskopik üsulla toxumaları öyrənməyə çalışmış və toxumalar haqqında kitab yazdı. O, anatomik məlumatlara əsaslanaraq 1801-ci ildə həmin kitabda ilk dəfə toxumaların təsnifatını vermişdir. İlk histoloq hesab

olunan Bişa 21 növ toxuma ayırdı edirdi. Bu təsnifat toxumaların müasir təsnifatına müvafiq gəlməsə də öz dövrü üçün böyük yenilik idi. Bununla da Bişa toxumalar haqqında anlayışı ilk dəfə biologiyaya daxil etdi.

Histologianın inkişaf tarixində ikinci mərhələ XVII əsinin ikinci yarısında, mikroskopdan bioloji məqsədlər üçün istifadə olunmasından sonra başlamışdır. Histologianın inkişafının və onun bir elm kimi yaranmasının əsasını ikinci mərhələ təşkil edir.

Bəzi müəlliflər (Y.M.Vermel, 1970, N.A.Manuilova, 1973) göstərir ki, 1590-cı ildə hollandiyalı optik Z.Yansen ilk mikroskopun konstruksiyasını vermişdir. Lakin 1612-ci ildə ilk mikroskopu italyan alimi Qalileo Qaliley hazırladı. Böyüdücü cihaza 1625-ci ildə İohan Faber mikroskop adını verdi. İlk mikroskoplar sonralar bir qədər də təkmilləşdirildi. Belə ki, 1659-cu ildə ingilis fiziki X.Qyuyhens yeni okulyar düzəltdi və onun həmyerlisi fizik Robert Huk həmin mikroskopu daha da təkmilləşdirdi. O, ilk dəfə olaraq 1665-ci ildə mikroskopdan bioloji məqsədlər üçün istifadə etməyə başladı. R.Huk özünün təkmilləşdiriyi mikroskopda ilk dəfə bitki qabığının mantar qatını öyrənməyə başladı. O, mantar qatının bir-birindən xüsusi divarı ilə ayrılan kiçik boşluqlaradın təşkil olunduğunu müəyyən etmiş və o, həmin boşluqlara hüceyrə adını vermişdir. Hüceyrə sözünün hərfi mənası boşluq yaxud qutu deməkdir. Mantar olmuş toxuma olduğu üçün onun hüceyrələrinin yalnız qışası (qılafi) mikroskopda göründü. Ona görə də R.Huk boşluqları hüceyrə adlandırmışlar. Lakin sonralar canlı hüceyrələrin mikroskop vasitəsi ilə tədqiq olunması nəticəsində müəyyən edildi ki, onlar heç də boşluqdan ibarət deyil və mürəkkəb quruluşa malikdir. Hüceyrə termini öz məzmununa uyğun olmasa da elmdə möhkəm yer tutdu.

R.Hukun tədqiqatlarından sonra müxtəlif tədqiqatçılar (botanik N.Qryu, 1671 və s.) ayrı-ayrı bitki növlərinin canlı toxumalarını öyrənməyə başladılar. Lakin həmin dövrdə heyvanların toxuma və hüceyrələri mikroskopda tədqiq olun-

murdu. Bu bir tərəfdən heyvan orqanlarının yumşaq olması və digər tərəfdən heyvan hüceyrələrinin çox kiçik və qışalarının çox nazik olmaları ilə əlaqədar idi. Lakin italyan alimi, anatому Marçello Malpigi 1672-ci ildə ilk dəfə heyvan orqanizmi üzərində tədqiqat işləri apardı. O, dərinin, ifrazat orqanının, dalağın və digər orqanların mikroskopik quruluşunu öyrənmiş və həmin orqanlardakı bəzi histoloji strukturlar, məsələn, epidermisin daxildən 1-ci və 2-ci qatı, həşəratların ifrazat orqanlarındakı borucuqlar və s. onun adı ilə adlanır.

Mikroskopun təkmilləşdirilməsində hollandiyalı optik şüşə ustası Anton van Levenhukun (1632- 1723) böyük xidməti olmuşdur. Alım olmasa da Levenhuk 1677-ci ildə obyekti 300 dəfə böyüdən mikroskop yaradaraq biologiya sahəsində bir sıra kəşflər etmişdir. O, ilk dəfə qırmızı qan hüceyrələrini (eritrositləri), kişi cinsi hüceyrəsini (spermatozoidi), əzələ və vətər liflərini və s. strukturları mikroskop altında öyrənmişdir. O, ilk dəfə yağış suyunda olan ibtidai (birhüceyrəli) canlıları-bakteriyaları mikroskopda izləmişdir. Levenhuk 50 ilə yaxın bir müddətdə biologiya sahəsində tədqiqatlar aparmaqla histologianın inkişafında mühüm rol oynamışdır.

XVIII əsrдə Rusiyada mikroskopik tədqiqatlar görünməyə başlandı. Məşhur həkim A. M. Şumlyanski 1782-ci ildə Rusiyada ilk dəfə histoloji tədqiqatlar apardı. O, yeni üsul tətbiq edərək böyrəklərin mikroskopik quruluşunu-qıvrım və düz sidik borucuqlarını, kapillyar damar yumaqcığını və onu əhatə edən kapsulu təsvir etmişdir. Həmin kapsul 60 il sonra - 1842-ci ildə Boumen tərəfindən ikinci dəfə təsvir edilmişdir.

XVII əsrin ortalarından XVIII əsrin ortalarına qədər olan kəşflər təsadüfi xarakter daşıyırdı. Bu da o dövrün mikroskoplarının təkmil olmaması ilə əlaqədar idi.

Histologianın bir elm kimi sistematik inkişafi XVIII əsrin axırından və XIX əsrin əvvəllərindən başlanmıştır. Buna səbəb XVIII əsrin axırında (1784) Hollandiya, habelə Peterburq alimlərinin və optik şüşə ustalarının daha təkmil olan

axromatik mikroskop hazırlaması idi. Axromatik mikroskop sistematik olaraq bitki və heyvan orqanizmlerinin mikroskopik quruluşunu daha dərindən öyrənməyə imkan yaratdı. Belə ki, bitki və heyvan toxumalarının hüceyrə tərkibi, hüceyrələrin ayrı-ayrı komponentləri öyrənildi. Beləliklə, axromatik mikroskopun tətbiqi histologiyanın inkişafına yeni impluslar verdi.

XIX əsrin əvvəlində histologiyanın inkişafında məşhur çex alimi Yan Purkinyenin böyük xidmətləri olmuşdur. O, 1825-ci ildə ilk dəfə toyuq yumurtasında nüvəni təsvir etmişdir, sonra isə heyvanların müxtəlif toxumalarındakı nüvənin təsvirini vermişdir. Purkinye ilk dəfə protoplazma terminini histologiyaya daxil etdi, sinir hüceyrələrinin formasını, vəzi-lərin quruluşunu və s. təsvir etdi, histoloji preparatlarda tətbiq olunan Kanada balzamını, habelə histoloji kəsiklərin hazırlanmasında istifadə olunan mikrotom terminini biologiyaya daxil etdi. R.Broun 1831-ci ildə ilk dəfə bitki hüceyrələrində nüvəni təsvir etdi. Bu dövrda Q.Valentin (Purkinyenin şagirdi), Y.Henle (I Müllerin şagirdi), rus bioloqu P.F.Qoryaninov və başqaları da hüceyrələri öyrənmək məqsədi ilə müxtəlif tədqiqat işləri aparmışdır. Beləliklə, XIX əsrin 30-cu illərində bitki və heyvan toxumalarının mikroskopik quruluşu haqqında çoxlu faktik materiallar toplandı. Lakin orqanizmdə hüceyrənin rolu və onun çoxalmasının mexanizmi haqqında hələ heç bir məlumat yox idi.

1838-ci ildə alman botaniki M.Şleyden ilk dəfə bitki orqanizmlerinin hüceyrələrdən təşkil olunması haqqında fikri irəli sürdü. O, hüceyrənin diferensiasiya olunmamış kütlədən əmələ gəlməsini müşahidə etmiş və bu prosesdə nüvənin əhəmiyyətinə diqqət yetirmişdir. M.Şleydən göstərmişdir ki, yeni hüceyrələrin formallaşması yalnız nüvə maddəsinin ətrafinda baş verir. Bununla da o, yeni hüceyrələrin əmələ gəlməsində nüvə maddəsinin rolunu göstərmişdir. XIX əsrin 30-cu illərində, habelə sonraki illərdə aparılan elmi işlər, xüsusilə

Şleydenin apardığı tədqiqatlar hüceyrə nəzəriyyəsinin yaranması üçün zəmin oldu.

M.Şleydenin həmyerlisi, alman zooloqu T.Şvann heyvanlar üzərində tədqiqat işləri apardı. O, qığırdaq toxumasını və xordanı təşkil edən toxumanı tədqiq edərək hüceyrənin əmələ gəlməsi prosesində nüvənin roluna diqqət yetirmiş və bu prosesin bitki və heyvanlarda oxşar şəkildə getdiyini aşkar etmişdir. Şvann hüceyrə haqqında o zaman mövcud olan, həmçinin Şleydenin əldə etdiyi məlumatlara yekun vuraraq və apardığı dəqiq tədqiqatlarla əsaslanaraq belə bir nəticəyə gəldi ki, bitkilərdə olduğu kimi, heyvan toxumalarının da quruluşunun əsasını hüceyrələr təşkil edir. Şvann 1839-cu ildə nəşr etdirdiyi "Bitki və heyvanların böyüməsində və quruluşundakı oxşarlıq haqqında mikroskopik tədqiqatlar" adlı əsərində hüceyrə nəzəriyyəsini formalasdırdı. Hüceyrə nəzəriyyəsi biologyanın ən böyük kəşfi oldu. Bu nəzəriyyə bütün bitki və heyvan orqanizmlərinin hüceyrəvi quruluşda olduğunu göstərdi və bütün orqanizmlərin eyni inkişaf planına malik olduğunu müəyyən etdi.

Hüceyrə nəzəriyyəsi yarandıqdan sonra-XIX əsrin ortalarında histologianın, xüsusilə təsviri histologianın sürətli inkişaf dövrü başlandı. Bu dövrдə məşhur histoloqlar-A.Kelliker, Leydiq, Remak, Virxov, Hassal və başqları yetişdi. Həmin histoloqların apardıqları tədqiqatlar nəticəsində ayri-ayri orqanların və onları təşkil edən toxumaların mikroskopik quruluşu və histogenezi haqqında çoxlu məlumatlar əldə edildi, nəticədə təsviri histologiya ilə yanaşı mikroskopik anatomiya da (xüsusi histologiya) inkişaf etməyə başladı. Bu zaman Kelliker, Leydiq, Hassal və başqları Avropada ilk histologiya kitabları yazdırılar və həmin kitablarda toxumalar və onların növləri haqqında düzgün məlumatlar verildi. Belə ki, Kelliker və Leydiq ilk dəfə olaraq dörd toxuma qrupu-epitel toxuması, birləşdirici toxuma, əzələ toxuması və sinir toxumasını ayırdılar. Bunlar toxumaların müasir təsnifatına müvafiq gəlir.

R.Remak 1852-ci ildə toxumaların hüceyrə tərkibini öyrənmiş və hüceyrənin çoxalmasında bölünmənin yeganə vasitə olduğunu göstərdi. O, amitoz bölünməni kəşf etdi.

Məşhur alman anatomu R.Virxov 1856-ci ildə yazdığı "Hüceyrə patologiyası" adlı əsərində göstərdi ki, hər bir hüceyrə yalnız bölünmə yolu ilə hüceyrədən əmələ gəlir və heç bir hüceyrə yenidən meydana çıxmır.

Hüceyrə nəzəriyyəsinin təkmilləşməsində R.Remak və R.Virxovun tədqiqatlarının çox böyük əhəmiyyəti olmuşdur.

XIX əsrin ikinci yarısında histoloji texnikanın və mikroskopik tədqiqat metodlarının daha da təkmilləşməsi yeni kəşflərə səbəb oldu. Bu dövrdə su və yağ immersion obyektivləri yaradıldı, yeni fiksatorlar-formalin, xromat və osmium turşuları tətbiq edildi və yeni boyaq maddələrinən istifadə olundu. Yeni metodların tətbiqi nəticəsində XIX əsrin axırında bir sıra kəşflər edildi. 1874-cü ildə rus botaniki I.D.Çistyakov bitkilərdə kariokinez bölünməni kəşf etdi. 1875-ci ildə Hertviq və Van Beneden hüceyrə mərkəzini kəşf etdilər. 1878-də Kiyev universitetində işləyən, məşhur histoloq P.I.Peremejko heyvan hüceyrələrində ilk dəfə kariokinez bölünməni təsvir etdi. Həmin dövrdə V.Flemming kariokinez bölünməni təsvir edərək xromatin, mitoz və amitoz terminlərini elmə daxil etdi. 1883-cü ildə V.Valdeyer xromosom terminini təklif etdi. 1884-cü ildə O.Hertviq və E.Strasburger hüceyrə nüvəsinin irsi əlamətlər daşımıASI haqqında fikir irəli sürdülər. E.Strasburger mitozun fazalarından profaza, metafaza, anafaza, habelə xromosomların haploid və diploid yığını terminlərini ilk dəfə elmə daxil etdi. 1898-ci ildə italyan alimi K.Holci gümüşləmə metodu ilə sinir hüceyrəsində lövhəli kompleksi kəşf edərək onu hüceyrədaxili tor aparat adlandırdı. Bu dövrdə gümüşləmə metodunu modifikasiya etməklə, məşhur ispan histoloqu R.Kaxal sinir sistemini öyrənmək üçün fundamental tədqiqatlar apararaq neyrohi-s-tologianın əsasını qoymuşdu. Elmi nailiyyətlərinə görə K.Holci və

R.Kaxal 1906-ci ildə Nobel mükafatı aldılar. 1898-ci ildə Benda və Altman mitokondrinin təsvir etdilər.

XIX əsrin sonunda epitel hüceyrələrində tonofibrillər və əzələ liflərində miofibrillər kəşf edildi. XIX əsrin sonu və XX əsrin əvvəllərində sinir hüceyrələrini, sinir liflərini və sinir uclarını öyrənmək üçün geniş tədqiqat işləri aparıldı. Bu sahədə ispan histoloqu R.Kaxal, alman alimi F.Ştern, holländiyalı Y.Buke, macaristanlı alim Bete, Peterburq histoloji məktəbinin nümayəndələri N.M.Yakuboviç və M.D.Lavdovski, Kazan neyrohistoloqu K.A.Arństeyn və onun şagirdləri A.S.Dokel, A.Y.Smirnov, D.A.Timofeyev və digər neyrohistoloqların böyük xidməti olmuşdur.

1892-ci ildə İ.I.Meçnikov özünün məşhur faqositoz nəzəriyyəsini yaratdı.

XIX əsrin sonunda diri orqanizmin hüceyrələrini öyrənməyə başladılar. 1884-cü ildə I.P.Skvortsov hüceyrə və toxuma kulturasını hazırlamaq metodunu təklif etdi və sonralar R.Harrison, A.Karrel və başqaları bu metodu daha da təkmilləşdirildilər. Diri orqanizmdə toxuma strukturlarının boyanması üsulu tətbiq edildi. 1900-cü ildə N.M.Haydukov qaranlıq sahədə diri obyektlərin mikroskopiya metodunu təklif etdi.

XX əsrin birinci yarısı və ortalarında histokimyəvi metodların və elektron mikroskopunun tətbiqi histologiyanın inkişafı üçün daha geniş imkanlar açdı. Əsası XIX əsrde Fransua-Vinsent Raspayl (1794-1878) tərəfindən qoyulan histokimyəvi tədqiqat metodu XX əsrin birinci yarısında L.Lizon, R.Lilli, J.Braše, Q.İ.Roskin və başqaları tərəfindən daha yüksək inkişaf səviyyəsinə çatdı.

E.Ruska, M.Knoll və B.Borriye 1931-ci ildə ilk elektron mikroskopu yaratırlar. K.Porter, A.Klod və J.Fullman elektron mikroskopu vasitəsi ilə 1945-ci ildə sitoplazmada endoplasmatik şəbəkəni kəşf etdilər. 1955-ci ildə isə F.Şestrənd, Q.Pallade və başqaları ribosomu kəşf etdilər.

Histologiyanın inkişafında Rusiya histoloqlarınının F.V.Ovsyannikov, A.İ.Babuxin, N.M.Yakuboviç, M.D.Lavdovski, F.N.Zavarinkin, K.A.Arństeyn, P.İ.Peremejko, N.A.Xrjonşevski və başqalarının çox böyük xidməti olmuşdur. Rusiyada ilk sistematiq histoloji tədqiqatlara XIX əsrin 30-40-cı illərində başlandı. Bu zaman hələ Rusiyada müstəqil histoloji kafedralar yox idi və histoloji tədqiqatlar anatomiya və fiziologiya kafedrallarında aparılırdı.



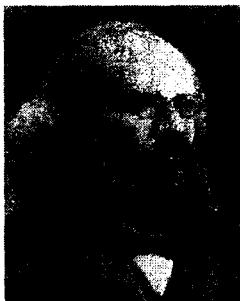
F.V. Ovsyannikov
(1827-1906)



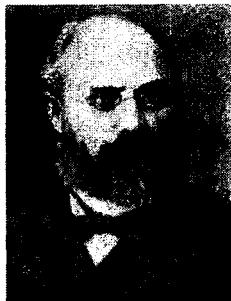
A.İ. Babuxin
(1827-1891)

Rusiyada ilk müstəqil histologiya kafedraları XIX əsrin 60-cı illərində eyni vaxtda Peterburq və Moskva universitetinin tibb fakültəsi nəzdində yaradıldı, sonra isə Xarkov Kazan və Kiyev universitetlərində təsis olundu. Peterburq universitetində 1864-cü ildə histologiya kafedrası yaradıldı və kafedraya məşhur histoloq akademik F.V.Ovsyannikov (1827-1906) rəhbərlik etdi. O, müxtəlif heyvanlarda sinir sistemi və duyu orqanlarına dair tədqiqatlar aparmışdır. Moskva universitetində də histologiya kafedrası 1864-cü ildə yaradıldı. Həmin kafedraya Moskva histoloji məktəbinin banisi professor A.İ.Babuxin (1827-1891) rəhbərlik etmişdir. O, əzələ və sinir toxumlarının histogenəzi və histofiziologiyasına, gözün torlu qışasının quruluş və inkişafına, sinir liflərinin ox silindirlərinin inkişafına həsr edilmiş müxtəlif tədqiqat işləri aparmışdır. Xarkov universitetində histologiya kafedrası 1867-ci

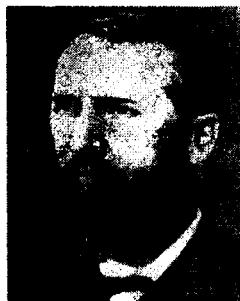
ildə yaradıldı. Kafedraya görkəmli histoloq professor N.A.Xrjonşevski rəhbərlik etmişdir. O, böyrəküstü vəzinin, ağ ciyərin, qara ciyərin, böyrəyin və digər orqanların quruluşunu öyrənmək üçün müxtəlif tədqiqat işləri aparmışdır.



N.A. Xrjonşevskiy
(1836-1917)



K.A. Arnşteyn
(1840-1919)



P.I. Peremejko
(1833-1893)

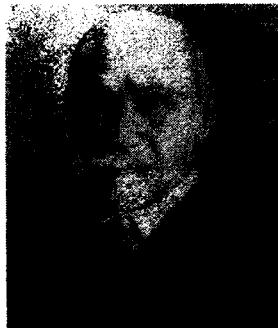
1868-ci ildə Kazan universitetində histologiya kafedrası yaradıldı. Bu kafedraya K.A.Arństeyn rəhbərlik etdi. Arństeyn və onun şagirdləri (A.S.Dogel, A.Y.Smirkov və b.) müxtəlif toxuma və orqanlarda (sidik kisəsində, sidik axarlarında, cinsiyyət orqanlarında, ağ ciyərdə, yemək borusunda, dəridə və s.) sinir düyünlərinin və sinir uclarının quruluşuna dair çoxlu materiallar topladılar. A.S.Dogel 1888-ci ildə Tomsk universitetində histologiya kafedrasını təşkil etdi. Burada neyrohistoloji məktəb yaradıldı.

1868-ci ildə həmçinin Kiyev universitetində histologiya kafedrası təsis edildi. Bu kafedraya məşhur histoloq P.İ.Peremejko rəhbərlik etdi. Peremejko ilk dəfə heyvan hüceyrələrində mitoz bölünməni təsvir etdi. Kiyev histoloji məktəbinin əsas tədqiqatları rüşeym vərəqlərinin, gözün, böyrəküstü vəzinin, dalağın, saya və eninə zolaqlı əzələlərin inkişafını, habelə müxtəlif orqanların-qara ciyərin, qalxanabənzər vəzinin, mədəaltı vəzinin, sümük iliyinin, qan damarlarının və s. orqanların quruluşunu öyrənməyə yönəldilmişdir.

Sonra isə müxtəlif yerlərdə çoxlu histoloji məktəblər və histoloji kafedralar təşkil olundu, histologiyanın inkişaf tarixinə yeni səhifələr yazılıdı və histologiya elmi daha yüksək səviyyəyə qalxdı.

Azərbaycanda ilk histologiya kafedrası 1919-cu ildə Bakı Universitetinin Tibb fakültəsi nəzdində yaradılmışdır. Kafedraya məşhur histoloq M.S.Milman rəhbərlik etmişdir. Kafedraya 21 il rəhbərlik edən professor M.S.Milman böyümə, qocalma və ölümün trofik nəzəriyyəsinin, nevrogen nəzəriyyənin və digər ümum bioloji nəzəriyyələrin müəllifidir.

Sonralar isə histologiya kafedrası Bakıda tibb institutunda yaradıldı. Hal-hazırda Azərbaycanda histologiya kafedrası yalnız tibb universitetində fəaliyyət göstərir.



*M.S. Milman
(1867-1940)*

IV FƏSİL

TOXUMALAR, TOXUMALARIN ÜMUMİ XARAKTERİSTİKASI

Toxuma tarixi inkişaf prosesində diferensiasiya nəticəsində meydana çıxmış, ümumi quruluş planına və mənşəyə malik, hüceyrəarası maddədən və hüceyrələrdən təşkil olunmuş, müəyyən funksiyaları icra etmək üçün ixtisaslaşmış mürəkkəb histoloji sistemdir.

Toxumalar aşağıdakı xüsusiyyətləri ilə xarakterizə olunur:

- 1) Toxumalar canlılar aləmində tarixi inkişafin (filogenetik inkişafın) müəyyən mərhələsində meydana çıxmışdır və ilk dəfə proterozoy erasında heyvanlarda yaranmışdır. 2) Diferensiasiya nəticəsində əmələ gəlmişdir. 3) Ümumi quruluş planına malik olub hüceyrəarası maddədən və hüceyrələrdən təşkil olunmuşdur, lakin bunların inkişaf dərəcəsi müxtəlif toxumalarda fərqlənir. 4) Toxumalar bütün orqanların quruluş əsasını təşkil edir. 5) Onlar müəyyən funksiyaları yerinə yetirmək üçün ixtisaslaşmışdır, bununla əlaqədar olaraq canlı orqanizmlərdə müəyyən funksiyanın icra olunması ayrı-ayrı hüceyrələrdən deyil, toxumaldan asılıdır. 6) Toxumalar arasında qarşılıqli rabitə mövcuddur. Toxumaların bir-birilə əlaqəsi endokrin və sinir sistemləri vasitəsi ilə həyata keçirilir. Ona görə də bu sistemlər orqanizmin tənzimedici sistemləri adlanır. 7) Toxumalar orqanizmin integrativ sistemidir (latınca integrer-tam, integratio - birləşdirmə). Onlar orqanizmin bütün hissələrini birləşdirərək onun tamlığını, vəhdətini təmin edir. Toxumaların meydana çıxması orqanizmlərin yüksək integrasiyasına imkan yaratmışdır. Sinir toxumasının meydana çıxması orqanizmlərin integrasiyasını daha da yüksəldir. 8) Toxumalar diferensiasiya etmək qabiliyyətinə malikdir (latınca differentia - müxtəliflik). Diferensiasiya nəticəsində toxumalarda morfoloji, fizioloji və

kimyəvi dəyişikliklər baş verir. Toxuma differensiasiyası zamanı toxuma mayasının hüceyrəvi və qeyri-hüceyrəvi elementləri müxtəlif istiqamətlərdə inkişaf edir. 9) Toxumalarda determinasiya prosesi müşahidə edilir (latınca determinare-müəyyənləşdirmə). Diferensiasiya prosesi getdikcə rüseymin toxuma strukturları yalnız müəyyən istiqamətdə inkişaf etmək xüsusiyyəti əldə edir, yəni determinasiya edir, nəticədə toxuma strukturlarında spesifiklik meydana çıxır və belə toxuma başqa toxumaya çevrilə bilmir. 10) Toxumalar regenerasiya qabiliyyətinə malikdir. Toxumalarda fizioloji və reparativ regenerasiya müşahidə edilir. Orqanizmin bütün ömrü boyu toxumalarda köhnəlmış və aradan çıxmış hüceyrələrin yeniləri ilə əvəz olunması prosesi fizioloji regenerasiya adlanır. Qanın məhv olmuş hüceyrələrinin yaxud epidermisin xarici qatındaki hüceyrələrin yeniləri ilə əvəz olunması fizioloji regenerasiyaya aiddir. Fizioloji regenerasiya az differensiasiya etmiş hüceyrələrin fəaliyyəti ilə əlaqədardır. Belə ki, tərkibində az differensiasiya etmiş hüceyrələr olan toxumalar yüksək regenerasiya qabiliyyətinə malikdir. Az differensiasiya etmiş hüceyrələri A.A.Zavarzin və N.Q.Xlopin kambial hüceyrələr adlandırmışlar (latınca cambium-əvəz, mübadilə). Belə hüceyrələr mitoz üsulu ilə bölünərək çoxalır və sonra differensiasiya edərək digər hüceyrələrə çevrilə bilir. Bu cür hüceyrələr epitel və birləşdirici toxumalar üçün xarakterikdir. Toxuma və orqanların spesifik funksiyalarını yalnız differensiasiya etmiş hüceyrələr təmin edir. Kambial hüceyrələr epitel və birləşdirici toxumalarda olduğu üçün həmin toxumalar yüksək fizioloji regenerasiya qabiliyyətinə malikdir. Lakin saya əzələ toxumasında da fizioloji regenerasiya müşahidə edilir. Adətən orqanın iş fəaliyyəti artlığı zaman uyğunlaşdırıcı hipertrofiya formasında saya əzələ toxumasında fizioloji regenerasiya baş verir. Bu prosesi hamiləlik zamanı balalığın divarında (əzələ qatında) müşahidə etmək olur. Bu zaman miositlərdə sintez prosesləri intensivləşir, nüvə aktivləşir, endoplazmatik şəbəkə elementlərinin, ribosomun və Holci

kompleksinin miqdarı artır. Miositlər bölünməyə başlayır. Onlar həm miqdarda çoxalıb artır və həm də böyüür. Bu zaman miositlərin uzunluğu 500 mkm-ə çata bilir, amma adı halda onların uzunluğu maksimum 250 mkm olur. Fizioloji regenerasiya nəticəsində orqanın əzələ qatı qalınlaşır və bu da orqanın divarının qalınlaşmasına səbəb olur.

Eninəzolaqlı əzələ və sinir toxumasında adətən kambial hüceyrələr olmur. Bunlar yüksək diferensiasiya etmiş toxumalar hesab olunur. Ona görə də bu toxumalarda fizioloji regenerasiya prosesini zahirən müəyyən etmək olmur.

Toxumanın zədələnmiş hissələrinin bərpa olunması prosesi reparativ regenerasiya adlanır. Reparativ regenerasiya bütün toxumalarda müşahidə edilir. Lakin epitel, birləşdirici və saya əzələ toxumasında baş verən reparativ regenerasiyanın sürəti və keyfiyyəti digər toxumalardakından üstündür. İbtidai onurğalılarda, məsələn, baliqlarda və amfibilərdə zədələnmiş eninəzolaqlı əzələ toxuması tam bərpa olunur. Lakin yüksək inkişaf etmiş onurğalılarda, məsələn, məməlilərdə eninəzolaqlı əzələ toxumasında reparativ regenerasiya zəif nəzərə çarpar. Sinir toxumasında isə periferik sinir sistemində-sinir liflərində reparativ regenerasiya nisbətən yaxşı müşahidə olunur, daha doğrusu zədələnmiş sinir lifləri öz tamlığını bərpa edə bilir. Ağır patoloji vəziyyətdə bütövlükdə zədələnmiş yaxud nüvəsi zədələndikdə neyron yenidən bərpa olmur, lakin qismən zədələnmiş neyronun bərpası mümkünür, məsələn, onun hüceyrə-daxili orqanoidləri zədələndikdə yeniləri ilə əvəz olunur yaxud zədələnmiş aksonun bərpası mümkün olur. 11) Embriogenezdə meydana çıxan toxuma yaşlı orqanizmdə də fasılısız olaraq inkişafını davam etdirir. Diferensiasiya nəticəsində toxumada ixtisaslaşmış hüceyrələr yaranır. Toxumanın əsas funksiyasını onlar yerinə yetirir. Lakin həmin hüceyrələrin yaşama müddəti müxtəlif toxumalarda eyni olmur. Yaşama müddəti az olan ixtisaslaşmış hüceyrələr epitel və birləşdirici toxumalar üçün

xarakterikdir. Ona görə də orqanizmin bütün hayatı boyu bu toxumalarda hüceyrələrin yeniləşməsi prosesi gedir.

Toxumaların təsnifatı

Morfoloji quruluşuna, funksional və inkişaf xüsusiyyətlərinə görə insan və heyvan orqanizmində olan toxumalar dörd əsas qrupa bölünür: 1.Epitel toxumaları; 2.Birləşdirici toxumalar (daxili mühit toxumaları); 3.Əzələ toxumaları; 4.Sinir toxuması.

Hər bir toxuma qrupunun özünə məxsus histoloji quruluş, inkişaf və funksional xüsusiyyətləri vardır.

V FƏSİL

EPİTEL TOXUMASI (TEXTUS EPİTHELIALIS)

Ümumi xarakteristikası

Epitel toxuması yaxud epitel (yunanca epi-üstündə, üstündən, telos-uc) orqanizmin xarici səthini, seroz qışaların-plevranın, perikardin və peritonun azad səthini, habelə bütün boşluqlu daxili orqanların (mədə, bağırsaq, sidik kisəsi, balalıq, balalıq borusu və s.) daxili səthini örtür. Bundan əlavə epitel toxuması vəzilərin histoloji quruluşunun əsasını təşkil edir. Bununla əlaqədar olaraq örtük və vəzi epiteli ayırd edilir.

Örtük epiteli orqanizmin daxili və xarici mühiti arasında hüdud təşkil etdiyi üçün hüdudi toxuma da adlanır. O, orqanizmi xarici mühitdən ayırmalı yanaşı, eyni zamanda xarici mühitlə orqanizm arasında maddələr mübadiləsində iştirak edir. Belə ki, xarici mühitdən qəbul edilən maddələrin sorulmasını və mübadilə məhsullarının ifraz olunmasını həyata keçirir. Məsələn, bağırsaq epitelisi vasitəsi ilə orqanizmə lazım olan qida maddələri qana və limfaya sorulur. Həmin maddələr orqanizm üçün tikinti materialı və enerji mənbəyi rolunu oynayır. Büyrək epitelisi vasitəsi ilə orqanizmə lazım olmayan maddələr ifraz edilir. Göstərilən funksiyalardan əlavə, örtük epiteli müdafiə funksiyasını yerinə yetirir, orqanizmi müxtəlif xarici təsirlərdən-kimyəvi, mexaniki təsirlərdən, infeksiyalardan və s. təsirlərdən qoruyur. Məsələn, dəri epitelisi müxtəlif zəhərli maddələr və mikroorqanizmlər üçün baryer vəzifəsini daşıyır. Nəhayət, seroz qışaların azad səthini örtən epiteli bədən boşluqlarında yerləşən daxili orqanların rahat hərəkətliliyi üçün şərait yaradır. Beləliklə, örtük epiteli hüdudi, mübadilə, mühafizə, sorulma, ifrazat vəzifələrini yerinə yetirir, bədən boşluqlarında yerləşən daxili orqanların hərəkətliliyini təmin edir və onların kənar törəmələrə bitişməsinə mane olur.

Vəzi epiteli isə sekresiya və ekskresiya (orqanizmə lazımlı olmayan maddələrin ifraz olunması) vəzifələrini həyata keçirir. Ekskresiya vəzifəsini, qeyd olunduğu kimi, böyrək epitelisi də yerinə yetirir.

Epitel toxuması müxtəlif orqanların qurulmasında iştirak edir. Bununla əlaqədar olaraq toxumanın morfofizioloji xüsusiyyətlərində müxtəliflik aşkar edilir. Lakin epithel toxumاسını orqanizmin digər toxumalarından fərqləndirən və onun növlərinə xas olan bir sıra ümumi morfoloji xüsusiyyətlər vardır. Bunlar aşağıdakılardır: 1) epithel toxumasında hüceyrəarası maddə çox az miqdardadır, demək olar ki, yoxdur və adı işıq mikroskopunda nəzərə çarpmır. Lakin elektron mikroskopunda epithel hüceyrələri arasında eni 10-15 nm-ə çatan çox ince yarıqlar olur. Həmin yarıqlarda hüceyrəarası maye yerləşir; 2) Hüceyrəarası maddə (maye) çox az olduğundan epithel hüceyrələri (epiteliositlər) bir-birinə çox sıx yerləşir və lay əmələ gətirir. Sıx yerləşən epithel hüceyrələri arasında möhkəm rabitə vardır; 3) epithel toxuması bazal (əsas) membran (zar) üzərində yerləşir. Bazal membranın altında kövşək birləşdirici toxuma yerləşir. Bazal membran epithel və birləşdirici toxuma hesabına əmələ gəlir. O, amorf maddədən və fibriliar strukturdan, kimyəvi tərkibcə karbohidrat-zülal-lipid kompleksindən təşkil olunmuşdur, qalınlığı 1 mkm-ə yaxındır. Bazal membran müxtəlif funksiyalar yerinə yetirir: epithel və birləşdirici toxumanı bir-birindən ayırrı, epithel toxuması üçün istinad vəzifəsini görür, mübadilə prosesində iştirak edir, yəni qida maddələrini kövşək birləşdirici toxumanın qan damarlarından epithel toxumasına və epithel hüceyrələrinin mübadilədən sonrakı məhsullarını isə birləşdirici toxumaya ötürür, epithel hüceyrələrinin kövşək birləşdirici toxumanın içərisinə daxil olmasına mane olur, yəni baryer vəzifəsini yerinə yetirir; 4) epithel toxumasında qan damarları yoxdur və epithelin qidalanması bazal membranın altındaki birləşdirici toxumada olan qan damarları hesabına yerinə yetirilir; 5) epithel hüceyrələri polyarlıq-qütblük

xüsusiyyətinə malikdir, belə ki, epitel hüceyrələrinin bazal membrana temas edən daxili-bazal (proksimal) hissəsi onun xarici-apikal (distal) hissəsindən quruluşca fərqlənir; buna görə də hüceyrələrin əmələ gətirdiyi epitel toxuması da polyarlıq xüsusiyyətinə malikdir; epitelin bu xüsusiyyəti onun xarici mühitlə rəbitdə olması ilə əlaqədardır; 6) daima mexaniki və kimyəvi təsirlərə məruz qaldığı üçün epitel toxuması yüksək regenerasiya qabiliyyətinə malikdir, regenerasiya prosesi epitelin sütun hüceyrələrinin mitoz yolla bölünməsi və differensiasiyası hesabına baş verir. 7) digər toxumalardan fərqli olaraq epitel toxuması hər üç rüşeym vərəqindən inkişaf edir, və epitelin mənşəyi onun yerləşdiyi orqanın mənşəyinə müvafiqdir.

Örtük epitel toxumasının təsnifatı

Örtük epitel mənşəyinə, morfo-funksional və quruluş xüsusiyyətlərinə görə müxtəlif olur. Mənşəyinə və morfo-funksional xüsusiyyətlərinə görə yaxud ontofilogenetik cəhətdən epitelin aşağıdakı tipləri ayırd edilir: epidermal, enterodermal, nefrodermal, selomik, ependimoqlial və angiодermal epitel.

Epidermal epitel ektodermadan inkişaf edir, çoxqatlı yaxud çoxsırılı quruluşa malikdir və hər şeydən əvvəl mühafizə funksiyasını yerinə yetirməyə uyğunlaşmışdır. Məsələn, dərinin çoxqatlı yastı buynuzlaşan epiteli.

Enterodermal epitel entordermdan inkişaf edir, birqatlı quruluşa malikdir. Məsələn, bağırsaq epiteli birqatlı quruluşda olmaqla sorulma prosesini yerinə yetirməyə uyğunlaşmışdır.

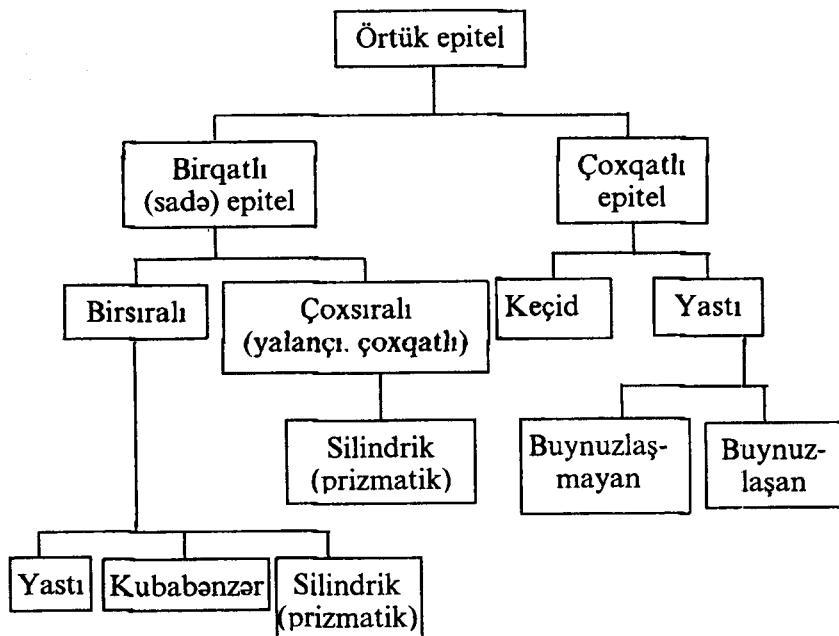
Nefrodermal epitel mezodermdan inkişaf edir, quruluşa birqatlıdır, kubabənzər və silindrik hüceyrələrdən təşkil olunmuşdur, mühafizə, sorucu və başlıca olaraq ekskretor funksiya daşıyır. Məsələn, böyrək epiteli böyrəkdə sidik kanalçılarını daxildən örtərək mühafizə, sorucu və ekskretor funksiyaları yerinə yetirir.

Selomik epitel yaxud mezotel mezodermadan inkişaf edir, birqatlı quruluşa malikdir, yastı hüceyrələrdən təşkil olunmuşdur. Selomik epitel seroz qışaların səthini hamar və nəm edir.

Ependimoqlial epitel sinir borusunun divarının daxili qatundakı hüceyrələrdən inkişaf edir, yəni ektoderma mənşəlidir, birqatlıdır, silindrik hüceyrələrdən təşkil olunmuşdur və polyarlıq xüsusiyyətinə malikdir. Onurğa beyni kanalını və beynin mədəciklərini daxildən örtür. Hündüri, istinad və sekretor funksiyaları yerinə yetirir.

Angiodermal epitel mezenximdən inkişaf edir. Birqatlı olub yastı epitel hüceyrələrindən təşkil olunmuşdur. Belə epitelə qan damarlarının divarında təsadüf edilir. Baryer və trofik funksiyaları yerinə yetirir.

Histoloji quruluşuna görə örtük epitelin təsnifatı



Epitel toxumasının ən geniş yayılmış təsnifatı başlıca olaraq onun quruluş xüsusiyyətlərinə əsaslanır. Bu təsnifatda yerinə yetirdiyi funksiyasından asılı olaraq örtük epitelin histoloji quruluşu əks olunmuşdur. Histoloji quruluşuna görə bir-qatlı və çoxqatlı örtük epiteli ayırd edilir.

Birqatlı və çoxqatlı epitel bir sıra xüsusiyyətlərinə görə bir-birindən fərqlənir. Birqatlı epitel aşağıdakı əlamətləri ilə xarakterizə olunur: 1) Birqatlı epitelin bütün hüceyrələri bazal membrana (zara) təmas edir və bu əlamətinə görə o birqatlı epitel adlanır; 2) Birqatlı epiteldə hüceyrələr çox vaxt eyni formada olur, məsələn, birqatlı yasti epiteldə bütün hüceyrələr yasti formada, birqatlı kuba bənzər epiteldə kub şəklində və birqatlı silindrik epiteldə isə silindr formasında olur və epitelin bu növlərində hüceyrələr adətən eyni funksiya yerinə yetirir; 3) Birqatlı epiteldə adətən nüvələr eyni səviyyədə yerləşir. Lakin birqatlı epiteldə hüceyrələr müxtəlif formada da ola bilər. Birqatlı epitelin bu növündə müxtəlif formalı hüceyrələrin nüvələri eyni səviyyədə yerləşmir və nəticədə bir neçə sıra əmələ gətirir. Formasından asılı olmayaraq bütün hüceyrələr bazal membrana təmas etdiyi üçün belə epitel birqatlı, nüvələrin əmələ gətirdiyi sıralara görə isə çoxsırалı adlanır. Ona görə də birqatlı epitel birsəralı və çoxsırалı epitelə bölünür; 4) Birqatlı birsəralı epiteldə bütün hüceyrələr eyni formada və nüvələri eyni səviyyədə olduğu üçün onlar izomorf epitel adlanır, (yunanca iisos-bərabər, eyni, morphe-forma). Çoxqatlı epiteldən fərqli olaraq birqatlı epitel bu əlamətə malikdir. Birqatlı epitelin növleri içərisində yalnız çoxsıralı epitel ani-zomorf epitel də adlanır; 5) Adətən birqatlı epiteldə, məsələn, birqatlı yasti, kubabənzər və silindrik epiteldə bütün hüceyrələr bölünmək qabiliyyətinə malikdir və onların hamısı regenerasiya prosesində iştirak edə bilir.

Çoxqatlı epitel qeyd olunan bütün əlamətlərə görə birqatlı epiteldən fərqlənir: 1) Çoxqatlı epiteldə yalnız daxildən birinci qatda yerləşən hüceyrələr, yəni birinci qat bazal

membranla təmasda olur, digər hüceyrə qatlarının heç biri bazal membranla təmasda olmur; 2) çoxqatlı epiteldə hüceyrələr müxtəlif formada olur və morfo-funksional cəhətdən fərqlənən hüceyrələr müxtəlif qatlar əmələ gətirir; 3) Ayrı-ayrı hüceyrələrin nüvələri müxtəlif səviyyədə yerləşir; 4) çoxqatlı epitelin bütün növlərində hüceyrələr müxtəlif formada olduğu üçün onların içərisində izomorf epitelə təsadüf edilmir, yəni hamısı anizomorf epitel adlanır. Çoxqatlı epiteldə adətən daxildən birinci qatin hüceyrələri silindr formasında olur, xarici qatlara doğru getdikcə hüceyrələrin hündürlüyü azalır və çox vaxt səthi qatin hüceyrələri yastı formada olur. Çoxqatlı epiteli adlandırdıqda adətən səthi qatin hüceyrələrinin əlaməti nəzərə alınır. Məsələn, çoxqatlı epitelin səthi qatındaki hüceyrələrin yastı olması və buynuzlaşmaya məruz qalması ilə əlaqədar olaraq belə epiteli çoxqatlı yastı buynuzlaşan epitel adlanırlar. 5) Birqatlı epiteldən fərqli olaraq çoxqatlı epiteldə bütün hüceyrələr bölünmə qabiliyyətinə malik deyildir yalnız əsas, yəni birinci, bəzilərində həm də qismən ikinci qatin hüceyrələri bölünür və epitelin regenerasiyasında iştirak edir.

Epitel hüceyrələri (epitheliocyt)

Epitel hüceyrələri epitel toxumasının əsas struktur elementidir. Hər bir hüceyrə kimi bunlar da sitoplazma və nüvədən təşkil olunmuşdur. Epitel hüceyrələri müxtəlif formada olur: yastı, kubabənzər, silindrik, konusabənzər, iyə və qanadabənzər (tikanlı), qədəhbənzər və s. formada olur. Hüceyrələrin forması yerinə yetirdikləri funksiyalara uyğunlaşmışdır. Epitel hüceyrələrində adətən bir nüvə olur, lakin bəzi hüceyrələrdə iki və daha artıq nüvəyə təsadüf edilir. Məsələn, seroz qişaları örtən mezotel hüceyrələrində iki və üç nüvəyə rast gəlmək olur. Hüceyrənin formasından asılı olaraq nüvələrin də forması müxtəlif olur: girdə, oval, diskşəkilli və s. formada ola-

bilir. Kubabənzər hüceyrələrdə nüvələr girdə, silindrik hüceyrələrdə nüvələr oval formada və yasti hüceyrələrdə isə nüvələr disk şəklində olur. Nüvələr yerləşmə xarakterinə görə də fərqlənir. Belə ki, kubabənzər hüceyrələrdə nüvə adətən mərkəzdə, silindrik və qədəhbənzər hüceyrələrdə isə nüvə qütbə yaxın yerləşir. Hüceyrənin funksional vəziyyətindən asılı olaraq nüvə yerini dəyişə bilir.

Sitoplazmada müxtəlif ümumi və xüsusi orqanoidlərə təsadüf olunur. Ümumi orqanoidlərdən endoplazmatik şəbəkəni, ribosomu, Holci kompleksini, mitoxondriləri, hüceyrə mərkəzini və lizosому göstərmək olar. Lakin hüceyrələrin funksiyasından asılı olaraq ümumi orqanoidlərin inkişaf dərəcəsi eyni olmur. Məsələn, zülal sintez edən hüceyrələrdə endoplazmatik şəbəkə daha çox olur, sekretor fəaliyyət göstərən epitel hüceyrələrində Holci kompleksi yaxşı inkişaf edir. Epitel hüceyrələrində adətən mitoxondrilərin miqdarı çox olur. Bəzi birqatlı epitelin silindrik hüceyrələrində sentrosom hüceyrənin apical ucuna yaxın yerləşir, lakin çox vaxt nüvənin üstündə yerləşir. O, kirpiklərin, qamçıların və s. xüsusi strukturların əmələ gəlməsində iştirak edir. Lizosoma isə epitel hüceyrələrinin bəzi növlərində, məsələn, qara ciyər hüceyrələrində təsadüf olunur.

Epitel hüceyrələrində olan xüsusi orqanoidlərə sitoplazmadakı tonofibrillər, hüceyrənin sərbəst səthində olan kirpiklər, mikroxovcuqlardan təşkil olunan sorucu və firçalı haşiyə aiddir.

Tonofibrillər fibriliyar zülal moleküllərindən təşkil olunmuşdur (yunanca *tonos*-gərginlik və latinca *fibrilla-lif*). O, incə saplar şəklində bəzi epitel hüceyrələrində, məsələn, epidermisdəki epitel hüceyrələrində olur. Diametri 1 mikrom-ə yaxındır. Elektron mikroskopu ilə müəyyən edilmişdir ki, tonofibrillər qalınlığı 6-15 nm olan daha incə saplardan-tonofilamentlərdən təşkil olunmuşdur. Onlar bir hüceyrədən digərinə keçmir. Tonofibrillər mexaniki və ya istinad vəzifəsini daşımaqla epitel hüceyrələrinə möhkəmlik verirlər.

Kirpiklər ehtizazlı epitel hüceyrələrinin azad səthində olur. Belə epitelə tənəffüs yollarını örtən selikli qışada, balalıq borusunun daxili qatında və s. yerlərdə təsadüf olunur. Kirpiklərin uzunluğu adətən 10 mkm-ə qədər, diametri isə 0,2 mkm-ə yaxın olur. Kirpiklər xaricdən membran (zar) ilə əhatə olunmuşdur. Bu membran sitoplazmatik membranın ardıdır. Membranın altında 9 cüt periferik və 1 cüt mərkəzi fibrillər yerləşir. Elektron mikroskopu göstərir ki, borucuq şəklində olan hər bir fibrilin diametri 25-50 nm-ə bərabərdir. Kirpiklərin tərkibində olan zülallar əzələlərin yığılmásında iştirak edən miozin züllələna oxşayır. Kirpiklər epitel ilə təmasda olan müxtəlif maye-lərin hərəkətini təmin edir və qoruyucu funksiya daşıyır. Məsə-lən, tənəffüs yollarına düşən toz hissəciklərinin ağ ciyərlərə düşməsinə mane olur.

Mikroxovcuqlar sapşəkilli incə sitoplazmatik çıxıntılardır. Onlar bəzi epitel hüceyrələrinin azad səthini örtür. Uzunluğu 1-3 mkm, diametri isə 0,05-0,1 mkm-dir. Mikroxovcuqlar epitel hüceyrələrinin səthini genişləndirir. Elektron mikroskopu ilə müəyyən edilmişdir ki, bir epitel hüceyrəsində çoxlu miqdardır, hətta bəzən 3000-ə qədər mikroxovcuqlar olur. Mikroxovcuqlarda mürəkkəb birləşmələri parçalayan fermentlərə (lipaza, fosfataza və s.) təsadüf edilir. Mikroxovcuqlardan sorusu və fırçalı haşiyələr əmələ gəlir.

Sorucu haşiyə güclü sorulma prosesində iştirak edən epitel hüceyrələrinin azad səthini örtür. Belə sorucu haşiyəli hüceyrələrə bağırsaq epitelində təsadüf edilir. Sorucu haşiyəni əmələ gətirən mikroxovcuqların uzunluğu 1-1,5 mkm-ə yaxın olur.

Fırçalı haşiyə də güclü sorulma prosesində iştirak edən epitel hüceyrələrinin azad səthini örtür və bu da çoxlu miqdardır mikroxovcuqlardan təşkil olunmuşdur. Lakin buradakı mikroxovcuqlar nisbətən uzun olur və uzunluğu 3 mkm-ə qədər çatır. Fırçalı haşiyəyə böyrəyin birinci dərəcəli qıvrım sidik boru-

cuqlarında və ödlüyün selikli qışasını örtən epiteldə təsadüf edilir.

Qeyd olunan orqanoidlərlə yanaşı epitel hüceyrələrinin sitoplazmasında müxtəlif növ törəmələrə, məsələn, trofik, sekretor, pigment və s. törəmələrə təsadüf etmək olur.

Epitel hüceyrəleri polyarlıq (qütblük) xüsusiyyətinə malikdir. Bunlarda iki qütb ayırd edilir: bazal membrana temas edən proksimal yaxud basal (əsas) qütb və epitelin azad səthində baxan apikal (zirvə) yaxud distal qütb. İstər quruluş və istərsə də vəzifəcə proksimal qütb distal qütbən fərqlənir. Qütblərin bir-birindən fərqlənmələrinin əsas səbəbi, onların müxtəlif şəraitdə olmalarıdır. Adətən epitel hüceyrəsinin distal hissəsi xarici mühitlə rabitədə olur və bununla əlaqədar olaraq hüceyrənin distal hissəsi daha mürəkkəb quruluşa malikdir. Nüvə və dənəli endoplazmatik şəbəkə müstəsna olmaqla digər orqanoidlər və törəmələr distal hissədə yerləşir.

Epitel hüceyrəleri bir-biri ilə müxtəlif üsullarla birləşir. Bunlardan biri onların desmosomla birləşməsidir (yunanca desmos-rabitə, birləşmə və soma-cisimcik). Desmosom hüceyrəleri bir-biri ilə birləşdirən sitoplazmatik çıxıntılar arasında olan six dənələrdir. Onlar bir-birinə temas edən sitoplazmatik membranların xüsusi strukturlarıdır. Bəzi nahiylərdə, məsələn, epidermisin tikanlı hüceyrələr olan qatında desmosomlara tonofibrillər bağlanır. Belə rabitə daha möhkəm olur.

Epitel hüceyrələrinin digər rabitə üsulu invaginasiya yolu ilə baş verir (latinca in-daxili və vagi-yataq). Bu zaman hüceyrələrdən birinin çıxıntısı digər qonşu hüceyrənin müvafiq girintisinə daxil olur. Belə rabitə üsuluna böyrək epitelində və birqatlı yastı epiteldə təsadüf etmək olur.

Örtük epitelin müxtəlif növləri

Birqatlı epitel

(*Epithelium unistratificatum*)

Qeyd olunduğu kimi birqatlı epiteldə bütün hüceyrələr bilavasitə bazal membranla rabitədə olur. Lakin hüceyrələrinin forması və epitel hüceyrələrində nüvələrin yerləşmə xarakteri müxtəlif ola bilir. Bu cəhətdən birqatlı epitel birsıralı və çoxsırалı olur. Birsıralı epiteldə hüceyrələrin nüvələri eyni səviyyədə, çoxsırалı epiteldə isə müxtəlif səviyyədə yerləşir. Hüceyrələrinin formasına görə birqatlı birsıralı epitelin müxtəlif növləri ayırd edilir: yasti, kubabənzər və silindrik (prizmatik) epitel.

Birqatlı çoxsıralı epitelin bir növü vardır: çoxsıralı ehtizazlı epitel.

Birqatlı yasti epitel

(*epithelium simplex squamosum*)

Birqatlı yasti epitel iki cür olur: endotel və mezotel.

Endotel (yunanca *endos-daxili* və *thele-örtən*) qan və limfa damarlarının, habelə ürəyin kameralarının daxili səthini bütöv bir qat kimi örtür. O, bazal membran üzərində bir qatda yerləşən yasti endotel hüceyrələrdən-endoteliositlərdən təşkil olunmuşdur. Endoteliositlər çoxbucaqlı, kənarları girintili-çixıntılı hüceyrələr olub bir-birinə çox sıx temas edirlər, bəzən onların hüdudlarını müəyyən etmək çətin olur. Endotel hüceyrələrin qalınlığı 20-40 nm və diametri 1-2 mkm olur. Adətən kapilyar qan və limfa damarlarının divarındaki endotel hüceyrələr daha yasti olur və onların qalınlığı manometrlərə ölçülür. Elektron mikroskopu vasitəsi ilə endotel hüceyrələrin qanla temasda olan sərbəst səthində submikroskopik tükçükler aşkar edilmişdir. Endotel hüceyrələrin sitoplazmasında organoidlərin miqdarı çox azdır. Orqanoidlərdən endoplazmatik şəbəkə və mitokondrilər təsvir edilmişdir. Sitoplazmada çoxlu qlikogen və C vitamini aşkar edilmişdir. Endotel hüceyrələr mezen-

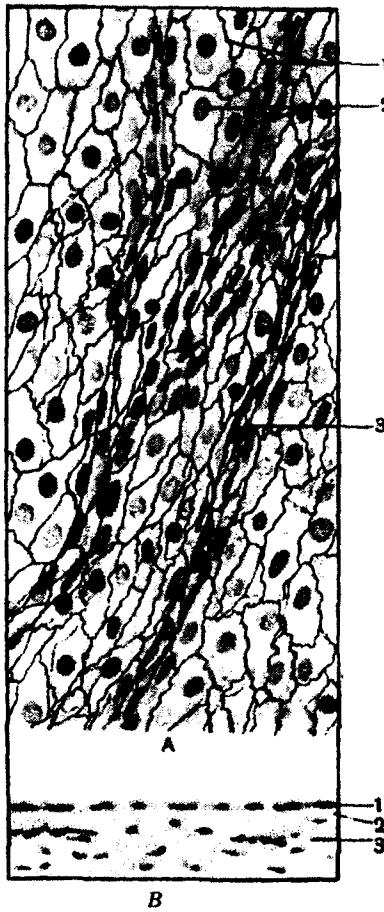
ximdən inkişaf edirlər. Onlar mitoz və amitoz üsulu ilə bölünüb çoxala bilirlər.

Endotel qan ilə organizmin digər toxumaları arasında maddələr və qazlar (O_2, CO_2) mübadiləsində iştirak edir, habelə hüdudi vəzifə daşıyır.

Mezotel (yunanca mesos-orta və thele-örtən) seroz qişaların-plevranın, peritonun, perikardin azad səthlərini və bədən boşluqlarının divarını örtür, bu toxumaya habelə ağ ciyər alveollarında və böyrək yumاقığı kapsulasında təsadüf olunur. Mezotel yastı epitel hüceyrələrindən-mezoteliositlərdən təşkil olunur. Mezoteliositlər (mezotel hüceyrələri) mezodermanın inkişaf edirlər. Bununla əlaqədar olaraq toxuma mezotel adlanır. Bəzi orqanları, məsələn, qara ciyəri və dalağı örtən peritonda mezotel hüceyrələri formasını dəyişib kubabənzər şəkildə ola bilir.

Mezotel digər yastı epitel toxumalarından fərqli olaraq xarici mühitlə bilavasitə rabitəni itirmişdir. Buna görə də mezotel hüceyrələrində polyarlıq (qütblük) xüsusiyyəti yoxdur. Mezotel hüceyrələri çoxbucaqlı formada olur və kənarları girintili-çixıntılıdır (şəkil 3). Hər hüceyrədə adətən bir nüvə olur, bəzilərində isə iki və üç nüvəyə təsadüf olunur. İki yaxud üç nüvəli hüceyrələr amitoz və ya bitməmiş mitoz nəticəsində yaranır.

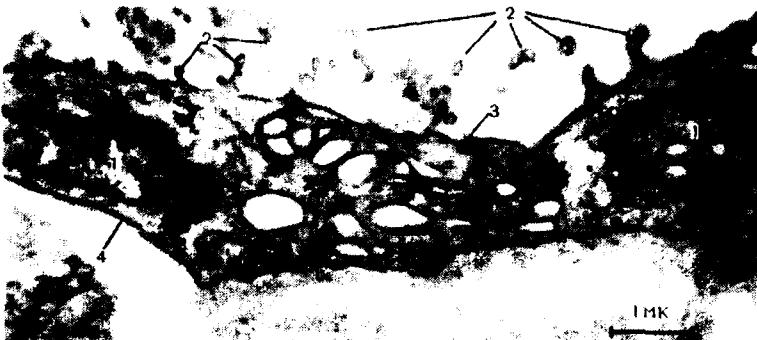
Elektron mikroskopu vasitəsi ilə mezotelin azad səthində submikroskopik xovlar aşkar edilmişdir (şəkil 4). İltihab prosesi nəticəsində bəzən mezotel hüceyrələri bazal membrandan qonub ayrılır və bu zaman həmin yerlərdə stomata adlanan dəliklər əmələ gəlir. Mezotel hüceyrələri xüsusi maye ifraz edirlər. Mezotel hesabına seroz qişaların səthi daima hamar və nəm olur. Bununla əlaqədar olaraq mezotel müvafiq daxili orqanların rahat hərəkəti (sürüşməsi) üçün yaxşı şərait yaradır və bədən boşluğununda olan orqanların ətrafdakı törəmələrlə bitişməsinə mane olur, beləliklə, mühafizə vəzifəsini daşıyır.



Şəkil 3. Birqatlı yastı epitel (mezotel).

A-üstdən görünüşü; 1-mezotelial hüceyrələr; 2-mezotelial hüceyrələrin nüvəsi; 3-epitelin altında yerləşən qan damarları.

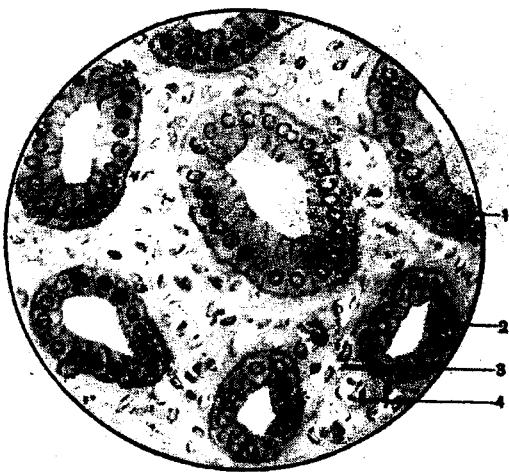
*B-yandan görünüşü; 1-mezotel; 2-bazal membran;
3-lifli birləşdirici toxuma*



Şəkil 4. Mezotelin elektron mikroskopik quruluşu.
1-mezotel hüceyrələrinin nüvəsi; 2-submikroskopik xovlar;
3- mezotel hüceyrələri arasında olan hüdud; 4-bazal membran

Birqatlı kubabənzər epitel (epithelium simplex cuboideum)

Birqatlı kubabənzər epitel qara ciyərin və mədəaltı vəzinin kiçik axacaqlarını, ağ ciyərin kiçik bronxlarını, böyrəyin sidik kanalcıqlarını (qırırm sidik borucuqlarını) daxildən, habelə yumurtalığı xaricdən örtür. Birqatlı kubabənzər epitel bir-birinə çox sıx yerləşmiş kubabənzər hüceyrələrdən təşkil olunur. Bu hüceyrələrin eni və hündürlüyü adətən eyni ölçüdə olur (şəkil 5). Bütün hüceyrələr basal membranla təmasda olur və epitel basal membran vasitəsi ilə birləşdirici toxumadan ayrılır. Kubabənzər epitel hüceyrələri nüvə və ümumi orqanoidlərə malikdir. Hüceyrədə bir nüvə olur və nüvə sitoplazmanın mərkəzində yerləşir. Bəzi nahiylərdə, məsələn, ağ ciyərin kiçik bronxlarında kubabənzər epitelin sərbəst səthində ehtizazlı kirpiklərə təsadüf olunur.



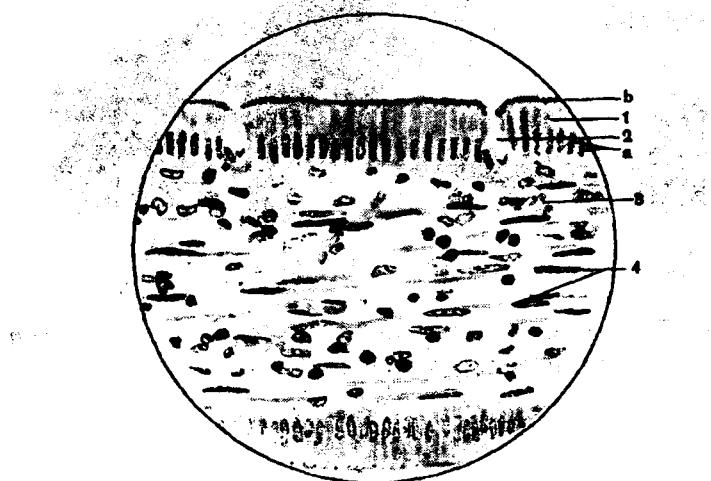
Şəkil 5. Birqatlı kubabənzər və silindrik epitel. 1-silindrik epitel; 2-kubabənzər epitel; 3-lifli birləşdirici toxuma; 4-qan damarları

Kubabənzər epitel müxtəlif rüseym vərəqələrindən-entodermadan və mezodermadan inkişaf edir. Qara ciyərin və mədəaltı vəzinin kiçik axacaqlarında, ağ ciyərdəki kiçik bronxlarda olan epitel entodermadan, böyrəkdəki sidik kanalcıqlarında (qıvrım sidik borucuqlarında) və yumurtalıqda olan epitel isə mezodermadan inkişaf edir. Kubabənzər epitel örtük epitelin digər növləri kimi mühafizə vəzifəsini yerinə yetirir. Böyrək kanalcıqlarındakı epitel bir sıra maddələrin ilk sidikdən qana sorulmasını təmin edir. Bu proses reabsorbsiya adlanır.

Birqatlı silindrik (prizmatik) epitel (epithelium simplex columnare)

Birqatlı silindrik yaxud prizmatik epitel mədənin, nazik və yoğun bağırsaqların, öd kisəsinin, qara ciyər və mədəaltı vəzi axacaqlarının, balalığın boynunun, balalıq borularının və böyrəyin yığıcı borucuqlarının daxili səthini örtür. Birqatlı

silindrik epiteli təşkil edən hüceyrələr silindrik formada olur. Hüceyrələrin hamısı eyni formada olduğu üçün onların nüvələri kubabənzər epiteldə olduğu kimi bir sıradə yerləşir. Bütün hüceyrələr bilavasitə basal membranla təmasda olur, bir-birinə çox sıx yerləşir və ara maddə nəzərə çarpır (Şəkil 6). Qeyd edilən ümumi xarakterik xüsusiyyətləri ilə yanaşı müxtəlif nahiylərdə yerləşən silindrik epitel bir sıra fərqli əlamətlərə malikdir. Məsələn, bağırsaqlardakı silindrik epiteldə silindrik



Şəkil 6. Birqatlı silindrik haşiyəli epitel.

1-epitel; a-epitel hüceyrələrinin nüvəsi; b-sorucu haşiyə;
2-qədəhəbənzər hüceyrə (vəzi); 3-lifli birləşdirici toxuma; 4-saya
əzələ hüceyrələri

hüceyrələrin arasında qədəhəbənzər hüceyrələrə də təsadüf olunur. Bunlar bir hüceyrəli vəzilərdir və epitelin üzərinə selik ifraz edir. Bu selik (sekret) epiteli kimyəvi və mexaniki təsirlərdən qoruyur. Bundan əlavə sorulma prosesi güclü olan nahiylərdə epitelin səthində epitheliositlər mikroxovcuqlardan ibarət sorucu haşiyəyə malik olur. Bunlar sorulma prosesində iştirak edir. Belə epithel birqatlı silindrik haşiyəli epithel adlanır

(şəkil 7). Mədənin daxili səthini örtən bütün silindrik epitel hüceyrələri (epiteliositlər) sekretor fəaliyyətə malikdir. Bu cür epitel birqatlı silindrik vəzi epiteli aflanır. İfraz olunan sekret mədənin divarını qidanın mexaniki və mədə şirəsinin kimyəvi təsirlərindən qoruyur.



Şəkil 7. Birqatlı silindrik epitelin sorucu haşıyəsinin elektron mikroskopik görünüşü. 1-hüceyrə mikroxovcuqları; 2-sorucu haşıyə; 3-epitel hüceyrələrinin distal şöbəsi; 4-nazik bağırsağın işıq zolağı

Balalığı və balalıq borularını daxildən örtən birqatlı silindrik epitelin sərbəst səthində ehtizazlı kirpiklər olur. Bunlar hərəkət funksiyasını yerinə yetirir. Beləliklə, birqatlı birsəralı silindrik epitelin üç yarımmövü ayırd edilir: haşıyəli, vəzi və ehtizazlı silindrik epitel.

Kubabənzər epitel kimi birqatlı birsəralı silindrik epitel də entodermadan və mezodermadan inkişaf edir. Mədənin, bağırsaqların, öd kisəsinin, qara ciyər və mədəaltı vəzi axacaqlarının epiteli entodermadan, balalıqda, balalıq borusunda və böyrəyin yığıcı borucuqlarında olan silindrik epitel isə mezodermadan inkişaf edir.

Birqatlı silindrik epitel hüdudi, mühafizə, sorulma və sekretor funksiyalarını yerinə yetirir.

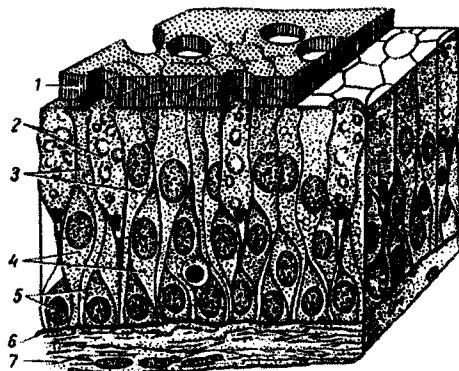
Çoxsırılı (psevdoçoxqatlı) epitel

Birqatlı birsırılı epiteldən-yastı, kubabənzər və silindrik epiteldən fərqli olaraq çoxsırılı epiteldə çoxqatlı epitelə xas olan bəzi əlamətlərə təsadüf olunur. Belə ki, çoxsırılı epiteldə hüceyrələr müxtəlif formada olur, hüceyrələrin nüvələri eyni səviyyədə yerləşmir və bəzi hüceyrələr bölünmə qabiliyyətinə malikdir. Lakin örtük epitelin bu növündə də formasından asılı olmayaraq bütün hüceyrələr bilavasitə basal membranla temasda olur. Ona görə də çoxsırılı epitel birqatlı epitelin bir növüdür və çoxqatlı epitelin qeyd olunan bəzi əlamətlərinə malik olduğundan həm də psevdoçoxqatlı (yalançoxqatlı) epitel də adlanır.

Çoxsırılı epitel tənəffüs yollarını-burun boşluğununu, traxeyanı, iri bronxları, habelə bəzi cinsiyyət orqanlarını-balalığı, balalıq borularını və toxumdaşıyıcı axacağı daxildən örtür.

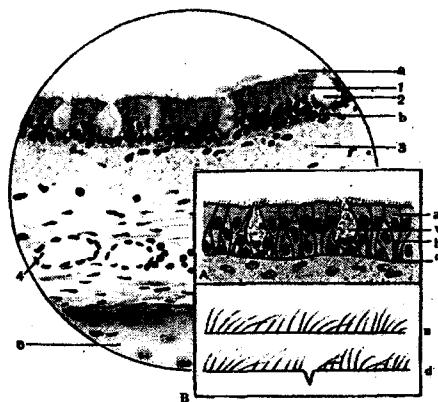
Çoxsırılı epitelin basal membran üzərində yerləşən hüceyrələri müxtəlif formaya və böyüklüyü malik olduğu üçün onların nüvələri bir neçə sırada (adətən 3 sırada) əmələ gətirir. Ona görə də epitelin bu növü çoxsırılı epitel adlanır. Bu epitelin sərbəst səthində ehtizazlı kirpiklərə təsadüf edilir. Bununla əlaqədar olaraq çoxsırılı epitel ehtizazlı yaxud kirpikli epitel də adlanır. Çoxsırılı ehtizazlı epiteldə 4 növ hüceyrə ayırd edilir: ehtizazlı (kirpikli) hüceyrələr, qədəhəbənzər hüceyrələr, qısa ara hüceyrələr və uzun ara hüceyrələr (şəkil 8, 9).

Bütün hüceyrələrin proksimal qütbü basal membrana birləşmişdir. Ehtizazlı hüceyrələrin həmin hissələri dardır, distal hissələri geniş olur və üzəri çoxlu sayıda (250-yə qədər) kirpiklərlə örtülmüşdür. Nüvə hüceyrənin distal hissəsində yerləşdiyi üçün ehtizazlı hüceyrələrin nüvələri yuxarı sıranı əmələ gətirir. Ehtizazlı hüceyrələrin geniş olan distal hissələri bir-birinə temas edir və üzəri kirpiklərlə örtülərək ümumi ehtizazlı səth əmələ gətirir. Kirpiklər tərkibindəki fibrillərin hesabına hərəkət etmək qabiliyyətinə malikdir. Onlar yalnız nəm mühitdə hərəkət edir. Qədəhəbənzər hüceyrələr selik



Şəkil 8. Çoxsırалı ehtizazlı (kirpikli) epitel.

1-ehtizazlı kirpiklər; 2-qədəhəbənzər hüceyrələr; 3-ehtizazlı hüceyrələr; 4,5-ara hüceyrələr; 6-bazal membran; 7-birləşdirici toxuma



Şəkil 9. Çoxsırалı ehtizazlı (kirpikli) epitel 1-epitel; a-kirpiklər; b-nüvələrin sıraları; 2-qədəhəbənzər hüceyrə (vəzi); 3-lifli birləşdirici toxuma; 4-traxeya vəziləri; 5-hialin qığırdaq. A-çoxsırala kirpikli (ehtizazlı) epitelin quruluşu. a-kirpikli epitel hüceyrələri; b-ara epitel hüceyrələri; v-qədəhəbənzər hüceyrə (vəzi); q-bazal membran. B-kirpiklərin hərəkəti a-normal; b-zədələnmə zamanı

hazırlayır və həmin selik (mutsin) epitelin səthinə idraz olunur. Selik epitelin səthini nəm edir, nəticədə orqanların daxili səthi nəm olur, tənəffüs yollarında isə selik həm də toz hissəciklərini özünə yapışdırır və kirpiklərin hərəkəti nəticəsində toz hissəcikləri burun boşluğununa, sonra isə xarici mühitə doğru itələnir. Beləliklə, qədəhəbənzər və ehtizazlı hüceyrələr toz hissəciklərinin ağ ciyərə düşməsinə mane olur və qoruyucu vəzifə daşıyır. Yumurta borusunda isə kirpiklər seliklə birlikdə rüşeyimi balalığa doğru ötürür.

Qısa ara hüceyrələrin bazal membrana temas edən proksimal ucları geniş və distal ucları isə dardır. Nüvə hüceyrənin proksimal hissəsində yerləşdiyi üçün bu hüceyrələrin nüvəsi bazal membrana çox yaxın olur və aşağı sıranı əmələ gətirir. Qısa ara hüceyrələrin distal ucları epitelin səthindən xeyli aralı olur.

Uzun ara hüceyrələr qısa ara hüceyrələrdən xeyli hündür olur. Bu hüceyrələr iy şəklində olur. Uzun ara hüceyrələrlə qədəhəbənzər hüceyrələrin nüvələri orta sıranı əmələ gətirir.

Qısa və uzun ara hüceyrələr çoxsırılı epitelin sütun hüceyrələri hesab olunur. Onlar bölünmək qabiliyyətinə malikdir. Əmələ gələn ara hüceyrələr differensiasiya edərək ehtizazlı və qədəhəbənzər hüceyrələrə çevrilir. Çoxsırılı epitelin mühabizə funksiyasını ehtizazlı və qədəhəbənzər hüceyrələr yerinə yetirir.

Çoxsırılı ehtizazlı epitel də birqatlı kubabənzər və silindrlik epitel kimi entodermal və mezodermal mənşəlidir. Tənəffüs orqanlarında olan çoxsırılı ehtizazlı epitel entodermadan, cinsiyət orqanlarının çoxsırılı ehtizazlı epiteli isə mezodermanın inkişaf edir.

Çoxqatlı epitel (*epithelium multistratificatum*).

Birqatlı epiteldən fərqli olaraq çoxqatlı epitel sorulma və sekretor funksiyaları yerinə yetirmir. Bu da çoxqatlılığın mey-

dana çıxması ilə əlaqədardır. Çoxqatlı epitelin, məsələn, epidermisin səthində olan sekret epitelin altında yerləşən vəzilər tərəfindən ifraz olunur. Həmin vəzilərin axacaqları epitelin səthinə açılır. Çoxqatlı epitel başlıca olaraq mühafizə vəzifəsini yerinə yetirir. Buna görə də çoxqatlı epitel orqanizmin xarici təsirlərə daha çox məruz qalan nahiyyələrində olur. Çoxqatlı epitel dərinin xarici qatını təşkil edərək orqanizmin bütün xarici səthini örtür. O, həmçinin ağız boşluğunun, dilin, udlağın, qida borusunun, balalıq yolunun selikli qişasının azad səthini və göz almasının ön tərəfini örtür. Çoxqatlı epitel habelə böyrək kasalarının, böyrək ləyəninin, sidik axarlarının, sidik kisəsinin və qismən sidik kanalının daxili səthini örtür.

Çoxqatlı epiteli əmələ gətirən hüceyrələr bir neçə qatda yerləşir. Bunlardan yalnız ən dərində olan birinci qat əsas (bazal) membranla bilavasitə rəbitədə olur. Birinci, habelə ikinci qatdakı hüceyrələr ən cavan və səthi qatın hüceyrələri isə əksinə, yüksək diferensiasiya etmiş ən qoca hüceyrələrdir. Çoxqatlı epitel başlıca olaraq ektodermadan inkişaf edir. Lakin çoxqatlıının növlərindən biri olan keçid epiteli mezodermadan inkişaf edir.

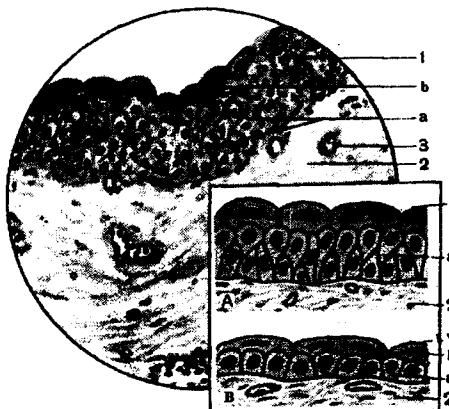
Çoxqatlı epitelin üç növü ayırd edilir: keçid epiteli, çoxqatlı yasti buynuzlaşmayan epitel və çoxqatlı yasti buynuzlaşan epitel.

Keçid epiteli (epithelium transitionale)

Keçid epiteli divarları gərilməyə məruz qalan orqanlar üçün xarakterikdir. Belə ki, epitelin bu növü böyrək kasalarının, böyrək ləyəninin, sidik axarlarının, sidik kisəsinin və qismən sidik kanalının daxili səthini örtür. Orqanların boş və sidiklə dolu olmasından asılı olaraq keçid epitelin qalınlığı və onun hüceyrələrinin forması dəyişir.

Keçid epitelində iki qat ayırd edilir: bazal (əsas) qat və örtük qatı (şəkil 10). Orqan dolu olduqda, yəni orqanın divarı dərtildiğdə keçid epitelin qalınlığı azalır, örtük qatın hüceyrə-

rələri yastılaşırlar. Bazal qatın bəzi hüceyrələri nisbətən yastı olub tünd rəngə boyanır, digərləri isə nisbətən böyük olub, formaca çoxbucaqlı yaxud girdə olub açıq rəngə boyanır. Hüceyrələr eyni səviyyədə yerləşir. Yastı hüceyrələrin nüvələri bazal membrana yaxın, girdə hüceyrələrin nüvələri isə bir qədər yuxarıda yerləşir.



Şəkil 10. Keçid epiteli. 1-epitel; a-bazal qatın hüceyrələri; b-örtük qatın hüceyrələri; v-örtük hüceyrələrin kutikulası; 2-lifli birləşdirici toxuma; 3- qan damarı; A- orqanın divarı dərtilmədiqda; B- orqanın divarı dərtildiğda

Orqan boş olduqda onun divarı yiğilir. Bu zaman keçid epitelin qalınlığı kəskin şəkildə artır. Bazal qatın hüceyrələri müxtəlif səviyyələrdə yerləşir və nəticədə çoxsırалı forma yaranır, lakin həmin hüceyrələrin hamısı bazal membranla rabitədə olur. Bazal qatda müxtəlif formalı-silindrəbənzər və qısa hüceyrələr nəzərə çarpır. Həmin hüceyrələrin nüvələri müxtəlif səviyyədə yerləşir. Qısa hüceyrələrin nüvələri bazal membrana daha yaxın yerləşir. Örtük qatın hüceyrələri kümbəz şəklini alır və eyni səviyyədə yerləşir.

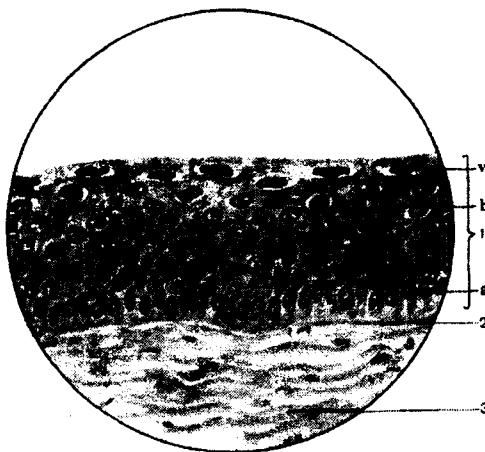
Keçid epiteli mühafizə vəzifəsini yerinə yetirir və mezodermadan inkişaf edir.

**Çoxqatlı yasti buynuzlaşmayan epitel.
(epithelium stratificatum squamosum)
noncornificatum.**

Çoxqatlı yasti buynuzlaşmayan epitel daxili və ya xarici səthi nəm olan orqanlar üçün xarakterikdir. Nəmliyi yaranan maye epitelin altındaki kövşək birləşdirici toxumada yerləşən vəzilər tərəfindən ifraz olunur. Bu epitel nəmliyi habelə göz yaşı vəziləri də əmələ gətirir.

Çoxqatlı yasti buynuzlaşmayan epitel gözün buynuz qişasını xaricdən, ağız boşluğunun, dilin, udlağın, qida borusunun və balalıq yolunun selikli qişasının azad səthini örtür. Bu epitelin səthi qatını təşkil edən epitel hüceyrələri buynuzlaşmaya məruz qalmır.

Çoxqatlı yasti buynuzlaşmayan epiteldə üç qat ayırd edilir: bazal (əsas) qat, tikanlı hüceyrələr qatı və yasti hüceyrələr qatı (səthi qat) (şəkil 11).



Şəkil 11. Çoxqatlı yasti buynuzlaşmayan epitel 1-epitel; a-bazal qat; b-tikanlı hüceyrələr qatı; v-səthi qat; 2-bazal membran; 3-lifli birləşdirici toxuma

Bazal qat silindrik (prizmatik) epitel hüceyrələrindən təşkil olunmuşdur. Bu qatin hüceyrələri bazal membran üzərində yerləşirlər. Onlar bir-birinə six yerləşərək bir sıra əmələ gətirir. Bazal qatin hüceyrələri bölünmək qabiliyyətinə malikdir. Bu hüceyrələr mitoz üsulu ilə bölünüb artır və sonra səthi qata doğru miqrasiya edərək epitelin yuxarı qatlarının hüceyrələrinə çevrilir. Ona görə bu qat böyümə qatı da adlanır.

Tikanlı qatin hüceyrələri bir neçə ədəd qısa tikanabənzər çıxıntıllara malikdir. Bu qatin hüceyrələri bir neçə sıradə yerləşir və burada müxtəlif formalı hüceyrələrə təsadüf olunur. Tikanlı qatin bazal qata temas edən hüceyrələri nisbətən hündür olur, lakin yuxarı sıralara doğru getdikcə hüceyrələr nisbətən yastılaşaraq girdə yaxud çoxbucaqlı forma alır. Hər hüceyrədə bir nüvə yerləşir.

Bazal və tikanlı qatin hüceyrələrinin sitoplazmasında tonofibrillərə təsadüf edilir. Elektron mikroskopu ilə müəyyən edilmişdir ki, tonofibril daha ince zülal saplardan-tonofilamentlərdən ibarətdir. Tonofilamentlər dəstələr şəklində olur və bunlar hüceyrənin istinad strukturu hesab olunur. Bundan əlavə həm bazal, həm də tikanlı qatin hüceyrələri sitoplazmatik çıxıntıllar yaxud körpülər vasitəsi ilə bir-birilə rabitədədir. Hüceyrəarası körpülər bütöv olmur. Belə ki, onları əmələ gətirən iki qonşu hüceyrənin sitoplazmatik çıxıntılarının bir-birinə temas etdiyi yerdə desmosomlar olur. Epitel hüceyrələrinin sitoplazmatik çıxıntılarındakı tonofilament dəstələri bilavasitə desmosomlara birləşir.

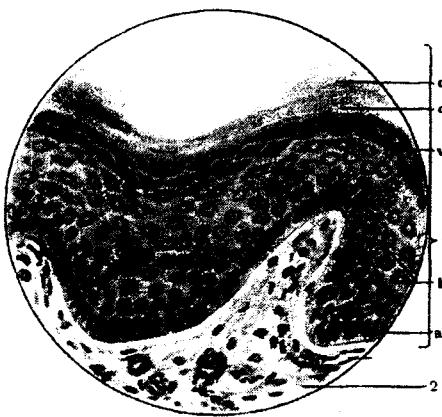
Səthi qat yasti hüceyrələrdən təşkil olunmuşdur. Hüceyrələrin kənarları düz olur. Buna görə də onlar bir-birinə six söykənir. Yalnız bu qatin hüceyrələri xarici mühitlə bilavasitə rabitədədir. Bununla əlaqədar olaraq hüceyrələrin sitoplazmasında bir sıra dəyişikliklər müşahidə olunur: sitoplazma sıxlışır, hüceyrənin nüvələri və organoidləri çox vaxt reduksiyaya uğrayır. Səthi qatin hüceyrələri inkişaf dövrünü (həyat tsiklini) bitirdikcə ölürlər və səthi qatdan qonub ayrılır. Səthi qat böyümə

qatın hüceyrələrinin miqrasiyası hesabına yenidən bərpa olunur. Çoxqatlı yastı buynuzlaşmayan epitel mühafizə vəzifəsini yerinə yetirir. Epitelin bu növü ektodermadan inkişaf edir.

Çoxqatlı yastı buynuzlaşan epitel (epithelium stratificatum squamosum cornificatum).

Çoxqatlı yastı buynuzlaşan epitel dərində yerləşən qatların (1-ci və 2-ci) quruluş və funksional xüsusiyyətlərinə görə çoxqatlı yastı buynuzlaşmayan epitellə oxşarlıq təşkil edir. Lakin bu epiteli xarakterizə edən və fərqləndirən əsas xüsusiyyət onun səthində buynuzlaşma prosesinin getməsidir. Bu zaman əvvəlcə müəyyən müddət canlı olan səthi qatın hüceyrələri tədricən buynuz pulcuqlarına çevrilir. Çoxqatlı yastı buynuzlaşan epitel onurğalılarda dərinin xarici qatını epidermisi əmələ gətirir. Epidermis məməlilərdə, o cümlədən insanda ən yüksək inkişaf dərəcəsinə çatmışdır. Qalınlığı 0,03-1,5 mm olur. Orqanizmin müxtəlif nahiyyələrində epidermisin qalınlığı eyni deyildir. Belə ki, orqanizmin xarici mühitin mexaniki təsirlərinə daha çox (daima) məruz qalan yerlərdə epitelin bu növü daha mürəkkəb quruluşa malikdir və qatların miqdarı çox olur. Məsələn, ovucda, barmaqda və ayaqaltında epidermis ən yüksək qalınlığa çatır.

Epidermisi təşkil edən hüceyrə qatlarının sayından asılı olmayaraq morfo-funksional xüsusiyyətlərinə görə çoxqatlı yastı buynuzlaşan epiteldə 4 yaxud 5 qat ayırd edilir (şəkil 12). Ovucda, ayaqaltında və barmaqda olan dərinin epidermisində 5 qata təsadüf olunur: 1) bazal (əsas) qat; 2) tikanlı hüceyrələr qatı; 3) dənəli qat; 4) parlaq qat; 5) buynuz qat. Bədənin digər yerlərdə isə 4 qat olur. Həmin nahiyyələrdəki epidermisdə parlaq qat olmur və bu yerlərdə epidermis nisbətən nazik olur.



Şəkil 12. Çoxqatlı yastı buynuzlaşan epitel. 1-epidermis; a-bazal qat; b-tikanlı hüceyrələr qatı; v-dənəli qat; q-parlaq qat; d-buynuz qat; 2-lifli birləşdirici toxuma

Qeyd olunduğu kimi basal və tikanlı qatin hüceyrələri morfo-funksional xüsusiyyətlərinə görə çoxqatlı yastı buynuzlaşmayan epiteldəkinə oxşardır.

Bazal qat silindrik epitel hüceyrələrindən təşkil olunur. Hüceyrələr bir sıradə düzülür. Onların sitoplazmasında spesifik zülallar sintez olunur və həmin zülallardan tonofilamentlər formalasılır. Bu qatdakı hüceyrələr bölünmək qabiliyyətinə malikdir və onlar sütun hüceyrələri adlanır. Sütun hüceyrələri mitoz üsulu ilə bölünərək çoxalır və əmələ gələn cavan hüceyrələr differensiasiya edərək yuxarı (səthi) qatlara doğru yerlərini dəyişirler. Buna dörə də basal qat böyümə yaxud maya qatı adlanır. Bu qata Malpigi qatı da deyilir.

Tikanlı qat 5-10 sıradə yerləşən və tikanabənzər çıxın-tılara malik olan hüceyrələrdən təşkil olunur. Tikanlı hüceyrələr nisbətən yastı, yaxud girdə və çoxbucaqlı formada olur. Bu qatin hüceyrələri çoxlu sayda desmosomlar vasitəsi ilə bir-birlə birləşirlər. Tikanlı qatın da hüceyrələrinin sitoplazmasında tonofilament dəstələrindən təşkil olunmuş tonofibrillər vardır.

Bazal və tikanlı qatda epiteliositlərdən başqa desmosom-la rabitəsi olmayan və sərbəst yerləşən çıxıntılı piqmentli hüceyrələrə-melanositlərə və epidermal makrofaqlara-dendrositlərə və limfositlərə təsadüf olunur. Epiteliositlərə nisbətən melanositlərin sayı 10 dəfə azdır. Melanositlər qara rəngli melanin piqmenti toplayır və onlarda tonofibrillər olmur. Dəriyə rəng verən melanin piqmentidir. Piqmentin miqdərindən asılı olaraq dərinin rəngi dəyişir. Günəş şüasının təsirindən piqmentin miqdəri artır, yəni dəridə sintez prosesi güclənir. Piqment dəriyə rəng verməklə bərabər habelə qoruyucu vəzifə daşıyır: piqment günəş şüasını udur və bununla da dərinin altdakı qatlardını qısaladğalı şüaların güclü təsirindən qoruyur. Makrofaqlar isə epidermisdə yerli immunitet sistemi yaradırlar.

Dənəli qat 3-4 sıradə yerləşən yasti hüceyrələrdən təşkil olunmuşdur. Bu hüceyrələrin sitoplazmasında mitoxondri, ribosom, lizosom, tonofibrillər və buynuzlaşma prosesinin başlanması ilə əlaqədar olaraq keratohialin dənələri müşahidə edilir. Keratohialin fibriliyar zülallardır. Bunlar sonrakı qatlarda əvvəlcə eleidin maddəsinə, sonra isə keratinə (buynuz maddəyə) çevrilir.

Parlaq qat da dənəli qat kimi 3-4 sıradə yerləşən yasti hüceyrələrdən təşkil olunmuşdur. Bu qatın hüceyrələrində nüvə karioreksisə uğrayır (yunanca *rhexis*-dağıılma, parçalanma) və məhv olur. Hüceyrələrin sitoplazmasına isə keratohialin dənələrindən əmələ gəlmış xüsusi zülal maddə-eleidin hopur. Bu maddə işığı güclü şəkildə sindirir və qata parlaqlıq verir, nəticədə parlaq qat homogen zolaq şəklində olur və hüceyrələr arasında hüdud müəyyən edilmir.

Buynuz qat ovucda, ayaqaltında və barmaqda olan dəridə daha qalındır. Bu qat buynuz pulcuqlarından təşkil olunmuşdur. Bunlar keratin (buynuz maddə) və hava qovuqcuqları ilə dolu olur. Beşqatlı epidermisin səthi qatında buynuzlaşma prosesinin baş verməsi mexanizmi aşağıdakı formada gedir. Bu zaman əvvəlcə parlaq qatın canlı hüceyrələri buynuz qata doğ-

ru yerlərini dəyişir. Bu hüceyrələrdə lizosomların iştiraki ilə tədricən nüvə və organoidlər məhv olur, lakin həmin hüceyrələrdə olan keratohialin kompleksi tonofibrillərlə birlikdə keratin fibrillərinə çevirilir və nəticədə hüceyrələr özləri buynuz pulcuqlarından ibarət olur. Bu proses nəticəsində buynuz qatda olan hüceyrələr keratin fibrillərindən təşkil olunmuş keratin (buynuz maddə) və habelə hava ilə dolur. Bu qatı əmələ gətirən buynuz pulcuqları bir neçə sıradə (qatda) yerləşir. Lizosom fermentlərinin təsiri nəticəsində ən səthi (xarici) qatda olan buynuz pulcuqları bir-biri ilə əlaqələrini itirir və tədricən epitelin səthi qatından qopub ayrılır. Onlar böyümə qatının hüceyrələrinin bölünüb çoxalması, diferensiasiyası və miqrasiyası nəticəsində yeniləri ilə əvəz olunur.

Buynuzlaşma prosesi həmçinin mühit şəraitindən asılıdır. Bu prosesdə A vitamini mühüm rol oynayır. Qidada A vitamini çatışmadıqda böyümə qatındaki hüceyrələrin bölünüb çoxalmasına baxmayaraq epiteldə buynuzlaşma prosesi ləngiyir.

Buynuz qat müxtəlif funksiyalar yerinə yetirir: 1) o, suyu çox zəif keçirir, demək olar ki, keçirmir və buna görə də alt qatlarda yerləşən canlı hüceyrələrdən suyun buxarlanması qarşısını alır, habelə xarici mühitdən orqanizmə suyun daxil olmasına mane olur və qeyd etmək lazımdır ki, dərinin tər şəklində suyu ifraz etməsi axarları epitelin səthinə açılan tər vəziyəti ilə əlaqədardır; 2) buynuz qat istiliyi pis keçirdiyi üçün orqanizmi istilik itirməkdən qoruyur, bununla da temperaturun tənzimində mühüm rol oynayır; 3) buynuz qat qalın, möhkəm və elastik olduğu üçün altındakı qatlarda yerləşən canlı epitel hüceyrələrini mexaniki təsirlərdən (zədələnməkdən) qoruyur; 4) bu qat bakteriyaları keçirmədiyi üçün epitelin digər qatlarını infeksiyalardan mühafizə edir; 5) buynuz qat turş reaksiyaya malikdir və buna görə də mikroolların çoxalması üçün əlverişsiz mühit yaradır, yəni onların çoxalmasına mane olur; 6) zəhərli və zərərli maddələri daxilə keçirmir.

Beləliklə, çoxqatlı yastı buynuzlaşan epitel buynuz qatın, habelə bazal və tikanlı qatlarda olan melanositlərin və epidermal makrofaqların hesabına müxtəlif üsulla mühafizə funksiyalarını yerinə yetirir.

Örtük epitelin regenerasiyası, vaskulyarizasiyası, innervasiyası və yaşıla əlaqədar olan xüsusiyyətləri

Örtük epiteli orqanizmin daxili və xarici mühiti arasında hüdűd təşkil etdiyindən daima təsirlərə məruz qalır. Bununla əlaqədar olaraq epitel hüceyrələri zədələnir və məhv olur. Lakin qeyd olunduğu kimi epitel toxuması yüksək regenerasiya qabiliyyətinə malikdir.

Örtük epitelin bütün növlərində regenerasiya mənbəyi bölünmək qabiliyyətinə malik olan epitel hüceyrələridir. Bu hüceyrələr epitelin sütun hüceyrələri adlanır və onlar orqanizmin bütün həyatı boyu bölünmək qabiliyyətini saxlayırlar. Mitoz bölünmə nəticəsində əmələ gələn yeni hüceyrələr epitelin zədələnmiş və məhv olmuş hüceyrələrinə çevrilərək epiteli yenidən bərpa edir. Lakin birqatlı birsəralı epiteldə, yəni birqatlı yastı, kubabənzər və silindrik epiteldə adətən bütün hüceyrələr bölünmək qabiliyyətinə malikdir. Bu cəhətdən birqatlı çoxsırалı ehtizazlı epitel fərqlənir: bu epiteldə ara (qısa) hüceyrələr bölünür. Çoxqatlı epitelin növlərində sütun hüceyrələri bazal qatda yerləşir. Sonrakı qatların bərpası isə bazal qatda əmələ gələn hüceyrələrin miqrasiyası hesabına əvəzetmə yolu ilə baş verir.

Örtük epitelin bütün növlərində regenerasiya eyni principə gedir. Bütün hallarda regenerasiya zamanı epitel öz histotipik xüsusiyyətini saxlayır, yəni hər epitel növü özünə bənzər epitel yaradır, birqatlı epitel həmişə birqatlı, çoxqatlı epitel isə çoxqatlı epitel əmələ gətirir. Lakin bu prosesdə birqatlı çoxsırалı epitel müstəsnalıq təşkil edir, belə ki, regenerasiya zamanı birqatlı çoxsırалı ehtizazlı epitel əvəzinə bəzən çoxqatlı

epitel-dəri epiteli əmələ gəlir. Belə hadisə reparativ regenerasiya zamanı müşahidə olunur. Bu, çoxsırалı və çoxqatlı epitel toxumalarının bir-birinə yaxın formalar olması ilə əlaqədardır.

Epitelin yüksək fizioloji regenerasiya qabiliyyəti onun patoloji şəraitdə reparativ regenerasiyasının əsasını təşkil edir. Epitel zədələnən zaman onun yenidən bərpa olunması yaranın (zədələnmiş yerin) kənarındakı epitel hüceyrələrinin sürətlə bölünməsi hesabına yerinə yetirilir. Əmələ gələn cavan hüceyrələr zədələnmiş nahiyyələrə doğru miqrasiya edərək tədricən zədələnən yeri nazik qat kimi örtür. Sonra isə həmin qat diferensiasiya edərək definitiv forma alır. Beləliklə, reparativ regenerasiya baş verir. Qeyd etmək lazımdır ki, reparativ regenerasiya prosesində epitelin altında olan birləşdirici toxuma mühüm əhəmiyyət kəsb edir. Belə ki, zədələnmiş nahiyyədə yeni epitel meydana çıxmazdan əvvəl cavan birləşdirici toxuma qatı əmələ gəlir. Bu toxuma qan damarları ilə çox zəngin olduğunu üçün qidalandırıcı funksiya daşıyır və bu da epitelin bərpası üçün şərait yaradır.

Vaskulyarizasiya. Örtük epitelində qan damarları olmur. Epitelə qida maddələri onun altındakı birləşdirici toxumada olan qan damarlarından diffuziya yolu ilə daxil olur.

İnnervasiyası. Epitel sinir sistemi ilə çox yaxşı innervasiya olunur. Onun daxilində çoxlu sayıda müxtəlif növ hissə sinir uclarına-reseptorlara təsadüf edilir. Bunlara toxunma, təzyiq, ağrı və temperatur (istilik və soyuqluq) kimi qıcıqları qəbul edən reseptorlar aiddir.

Yaşla əlaqədar olan xüsusiyyətləri. Yaşla əlaqədar olaraq örtük epitelində yeniləşmə (təzələmə) prosesləri zəifləyir.

Vəzi epiteli (epithelium glandulare)

Vəzi epiteli vəzi hüceyrələrindən yaxud sekretor hüceyrələrdən-qlandulositlərdən təşkil olunmuşdur. Vəzi hüceyrələri spesifik maddələr-sekret sintez edirlər. Sekretin tərkibi

bində olan hər bir maddə müxtəlif növ hüceyrələr tərəfindən sintez olunur. Onlar sintez etdiyi sekreti orqanizmin xarici səthinə yaxud epidermisin üzərinə, selikli qişaların səthinə yaxud borulu daxili orqanların epitellə örtülü boşluqlarına yaxud da qana və limfaya ifraz edirlər. Bəzi vəzi hüceyrələri, məsələn, kişik ağız suyu vəzi hüceyrələri, mədə və bağırısaqda olan vəzi hüceyrələri müvafiq orqanın tərkibində yerləşir, lakin sekretor fəaliyyət icra edən bəzi vəzi hüceyrələri müstəqil yerləşərək xüsusi orqanların quruluş əsasını təşkil edir, daha doğrusu, xüsusi orqanlar əmələ gətirir. Belə orqanlar vəzilər adlanır. Bütün vəzilər sekrefor fəaliyyətə malikdir. Vəzilərin ifraz etdiyi məhsul başlıca olaraq iki cürdür: sekret və ekskret.

Sekret vəzi hüceyrələrinin sintez nəticəsində hazırladığı mürəkkəb spesifik məhsuldur. Sekretə selik, həzm fermentləri (züllallar), öd, piy, hormon (inkret) və başqaları aiddir. Qeyd olunduğu kimi, vəzilər hazırladığı sekreti ya epitel örtüyünün üzərinə, ya da bilavasitə qana və limfaya ifraz edir. Sekretin orqanizm üçün çox böyük əhəmiyyəti vardır. Məsələn, inkişaf etmiş çox hüceyrəli orqanizmlərdə vəzi hüceyrələrinin hazırladığı və ifraz etdiyi seliyəbənzər maddələr toxumaları mexaniki və kimyəvi təsirlərdən qoruyur, züllallar mübadilə proseslərində fəal iştirak edir. Zülal tərkibli sekretə müxtəlif fermentlər və hormonlar aiddir. Zülal ifraz edən vəzi hüceyrələrində dənəli endoplazmatik şəbəkə və mitokondrilər daha yaxşı inkişaf etmişdir.

Ekskret mübadilə zamanı üzvi maddələrin parçalanması (katabolizm) nəticəsində əmələ gələn və hüceyrədən xaric olunan maddələrdir. Bunlar orqanizmə lazım olmayan məhsullardır. Ekskretə karbon qazı, sidik cövhəri, sidik turşusu, tər və s. maddələr aiddir.

Vəzilər (Qlandulae)

Vəzilər vəzi epitelinin törəmələridir. Onlar orqanizmdə sekretor funksiya yerinə yetirir. Vəzilərdə sintez olunan sekret orqanizmdə baş verən müxtəlif proseslərdə: həzm prosesində, orqanizmin böyüməsində və inkişafında, orqanlar arasında qarşılıqlı əlaqənin yaranmasında, ayrı-ayrı orqanların fəaliyyətinin tənzimlənməsində və s. proseslərdə mühüm əhəmiyyət kəsb edir.

Çoxlu sayda vəzilər, məsələn, qalxanabənzər vəzi, qalxanabənzərətraf vəzi, qaraciyər, mədəaltı vəzi, iri ağız suyu vəziləri, böyrəküstü vəzilər, timus (çəngələbənzər) vəzi, cinsiyət vəziləri və s. vəzilər orqanizmdə sərbəst yerləşərək müstəqil orqan kimi fəaliyyət göstərir. Digər vəzilər müxtəlif orqanların, məsələn, tənəffüs yollarının, mədənin, bağırsağın və s. orqanların tərkibində yerləşir və belə vəzilər müstəqil orqan əmələ gətirmir.

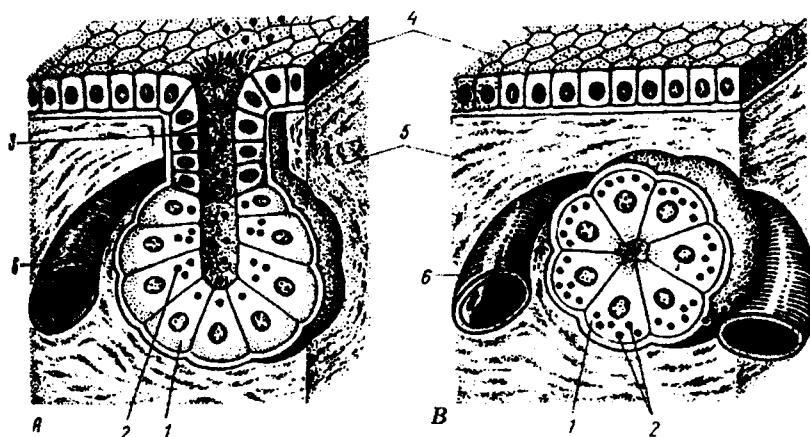
Histoloji quruluşuna görə vəzilərin üç növü ayırd edilir:

1. Daxili sekresiya vəziləri yaxud endokrin vəzilər.
2. Xarici sekresiya vəziləri yaxud ekzokrin vəzilər.
3. Qarışiq vəzilər.

Endokrin vəzilər (Qlandulae endokrina)

Endokrin vəzilərin ümumi xarakteristikası. Axacağı olmayan və öz məhsulunu bilavasitə qana yaxud limfaya ifraz edən vəzilərə endokrin yaxud daxili sekresiya vəziləri deyilir. Bu vəzilər yalnız sekretor şöbədən təşkil olunmuşdur və çoxlu miqdarda qan damarları ilə təchiz olunmuşdur (şəkil 13). Endokrin vəzilərin ifraz etdiyi məhsul hormon adlanır (termin yunanca "hormao" - oyatmaq). "Hormon" termini 1905-ci ildə E.Starling tərəfindən elmə daxil edilmişdir. Axacağı olmadığı üçün endokrin vəzilər öz məhsullarını-hormonlarını bilavasitə qana və limfaya ifraz edir. Daxili sekresiya vəzilərində olan kapillyar qan damarları genişlənir və bu da vəzin məhsulunun

qana keçməsinə daha yaxşı imkan yaradır. Hormonlar qan ya-xud limfa ilə orqanızmin hər yerinə yayılıraq müxtəlif orqan-ların fəaliyyətini sürətləndirir yaxud ləngidir, orqanlar arasında qarşılıqlı əlaqə yaradır, genləri fəallaşdırır, maddələr mübadile-sini, böyüməni, inkişafi və s. prosesləri tənzim edir. Endokrin vəzilər orqanızmə öz təsirini mayelər (qan, limfa) vasitəsi ilə yerinə yetirdiyi üçün bunların əmələ gətirdiyi sistem humoral sistem adlanır (latınca “humor” - maye deməkdir). I.P.Pavlov, A.A.Uxtomski və başqaları göstərir ki, humoral (endokrin) sistemin tənzimi müstəqil olmayıb sinir sisteminin nəzarəti altında həyata keçirilir. Sinir sistemi orqanızmin əsas tənzimedici sistemidir. Lakin endokrin sistem də müəyyən dərəcə sinir sisteminə təsir edə bilir. Beləliklə, daxili sekresiya vəziləri (endokrin sistem) və sinir sistemi bir-birilə qarşılıqlı rabitədə olub birlikdə orqanizmdə mühüm tənzimedici sistem olan neyro-humorall sistemi əmələ gətirir.



Şəkil 13. Ekzokrin və endokrin vəzilərin quruluş sxeməsi. A-ekzokrin vəzi; B-endokrin vəzi; 1-sekretor yaxud uc şöbə; 2-sekret dənələri; 3-ekzokrin vəzinin axacağı; 4-örtük epiteli; 5-birləşdirici toxuma; 6-qan damarı

Daxili sekresiya vəzilərinə qalxanabənzər vəzi, qalxanabənzərətraf vəziləri, epifiz, hipofiz, böyrəküstü vəzilər, timus (çəngələbənzər) vəzi və s. vəzilər aiddir.

Daxili sekresiya vəziləri mənşə etibarilə müxtəlif olur. Bəziləri embrional dövrdə əmələ gələn qəlsəmə aparatının epitelindən inkişaf edir. Məsələn, bunlara qalxanabənzər vəzi, qalxanabənzərətraf vəziləri, timus (çəngələbənzər) vəzi və hipofizin ön payı aiddir. Digər endokrin vəzilər sinir sisteminin məyasından inkişaf edir. Bu vəzilərə epifiz, hipofizin dal payı, böyrəküstü vəzilərin beyin maddəsi və s. aiddir. Böyrəküstü vəzilərin qabıq maddəsi selomik (ikinci bədən boşluğu) epitelindən inkişaf edir.

Qalxanabənzər vəzi

Qalxanabənzər vəzi tək orqan olub boyunda, nəfəs borusunun önündə və qırılağın yan tərəfində yerləşir. Vəzin sekretor şöbəsi xüsusi fassiyadan əmələ gəlmış kapsulun daxilində yerləşir. Bu vəzinin kütləsi birləşdirici toxumadan təşkil olunmuş stromadan və epiteldən əmələ gəlmış follikullardan ibarətdir. Sekret (hormon) ifraz edən vəzi hüceyrələri bir qatda yerləşərək qapalı qovuqcuqlar-follikullar əmələ gətirir. Follikulların epitel hüceyrələrinin ifraz etdiyi yodlu hormon-tiroksin qana keçərək maddələr mübadiləsinə, zülalların, yağların, karbohidratların oksidləşməsinə, sinir sisteminin fəaliyyətini tənzim edir, su mübadiləsinə və sümüklərin böyüməsinə təsir edir. Qalxanabənzər vəzin digər hormonu kalsitonin kalsiumun sümük toxumasından qana keçməsinə mane olur, digər tərəfdən qanda olan kalsiumu sümük toxumasına birləşdirir, nəticədə qanda kalsiumun miqdarını azaldır.

Qalxanabənzər vəzinin hormonları artdıqda Bazedov xəstəliyi meydana çıxır. Bu cür xəstələrdə vəzi böyüyür, dombagözlük əmələ gəlir və gözlər bərəlir, ürək döyünmələrinin sayı artır, sinir sisteminin həssaslığı yüksəlir, tələsik danışq, tez yorulma, ümumi zəiflik, əsəbilik, narahat yuxu, arıqlama, ağla-

mağa meyl və əllərin əsməsi müşahidə edilir. Bu xəstəliyə qadınlarda kişilərə nisbətən daha çox təsadüf olunur. Bu vəzinin hormonu azaldıqda uşaqlarda kritinizm (ağıldan kəmlik, sıfətdə eybəcərlilik, cinsiyyət vəzilərinin atrofiyası, boyun kiçikliyi), yaşlı insanlarda miksodema-selikli şiş (maddələr mübadiləsi və ürək fəaliyyətinin zəifləməsi, ruh düşkünüyü, kökəlməyə meyl, tüklərin tökülməsi, dərinin quruluğu və şiş olması, eşitmə qabiliyyətinin zəifləməsi və s.) müşahidə edilir.

Qalxanabənzərətraf vəzilər

İnsanda 4 ədəd qalxanabənzərətraf vəzilər olur. Onlar qalxanabənzər vəzin arxa səthində yerləşir. Qalxanabənzərətraf vəzilər xaricdən sıx birləşdirici toxumadan əmələ gəlmiş kapsul ilə örtülmüşdür. Kansuldan vəzin daxilinə arakəsmələr gedir və bu arakəsmələr onu bir sıra payçıqlara bölür. Bu vəzilər epitel hüceyrələrindən təşkil olunmuş epitel cisimcikləri adlanan atmalardan ibarətdir. Qalxanabənzərətraf vəzilərin hormonu parathormon adlanır. Parathormon fosfor birləşmələrinin böyrəklər vasitəsilə ifrazını tənzim edir (böyrəklərdə fosforun geriyə sorulmasının qarşısını almaqla) və sümükdən kalsiumu azad etməklə kalsium ionlarının sümük toxumasından qana keçməsini sürətləndirir, nəticədə qanda kalsiumun miqdarı artır. Deməli, kalsitonin və parathormon qanda kalsiumun miqdərini sabit saxlayır. Qalxanabənzərətraf vəzilərin hipofunksiyası (parathormonun çatışmamazlığı) fosfor və kalsium mübadiləsinin pozulmasına səbəb olur. Yəni bu zaman fosfor birləşmələrinin sidiklə ifrazi azaldığına görə qanda fosforun miqdarı artır və kalsiumun sümük toxumasından ayrılmاسının zəifləməsi nəticəsində qanda kalsium ionlarının miqdarı azalır. Parathormon həmçinin bağırsaqlardan kalsiumun qana sorulmasını tənzim edir. Əgər bu vəzilər bədəndən çıxarılsara qanda kalsiumun miqdəri kəskin azalır, hissi və hərəki sinirlərin həssaslığı artır, əzələlərdə qüvvətli yiğilmalar, tetanik əsmələr,

ətraf əzələlərində uzun süren qıçılmalara, qırtlaq əzələlərində spazm müşahidə edilir.

Epifiz

Ara beynin üst artımıdır. Tək orqan olub beyin yarımkürələrinin altında, orta beynin yuxarı təpəcikləri arasında yerləşir. Vəzin kütləsi xaricdən birləşdirici toxumadan əmələ gəlmış kapsul ilə örtülüür. Kapsuldan vəzinin daxilinə gedən atmalar onu payçıqlara bölür. Epifizin məhsulu hipofizin follitropin, lyutropin və adrenokortikotrop hormonlarının sekresiyasını dayandırır və karbohidratların parçalanmasını gücləndirməklə enerji mübadiləsini artırır. Epifiz melatonin hormonu ifraz edir. Bu hormon epifizdə aşkar edilən fizioloji aktiv maddə-serotonin hesabına əmələ gəlir. Serotonin fermentlərin təsiri ilə melatoninə çevirilir. Melatonin hormonu uşaqlarda cinsiyyət vəzilərinin vaxtından əvvəl yetişməsini ləngidir. Melatonin hormonunun sintezi işqda zəifləyir, qaranlıqda isə bərpa olunur.

Melatonin hormonu cinsi yetişməni ləngitdiyi üçün bu vəzin fəaliyyəti azaldıqda erkən cinsi yetişməyə təsadüf edilir.

Epifiz uşaq anadan olandan yeddi yaşına qədər fəaliyyət göstərir. Yeddi yaşından sonra isə vəzi elementləri tədricən birləşdirici toxuma ilə əvəz olunmağa başlayır.

Hipofiz

Hipofiz ara beynin alt artımı olub, beyinin əsasında əsas sümüyü-yünün üzərindəki türk yəhəri çuxurunda yerləşir və beyinin əsasında olan boz qabara birləşir. Hipofiz ön, orta və arxa paylara bölünür. Hipofizin ön payı tor əmələ gətirən şaxələnmiş epitel hüceyrələrindən təşkil olunmuşdur, aralarında kövşək birləşdirici toxuma yerləşir.

Hipofizin ön payının hormonları aşağıdakılardır:

1. Somatotrop hormon (somototropin yaxud boyatma hormonu)

2. Adrenokortikotrop hormon (kortikotropin yaxud AKTh)

3. Tirotrop hormon (tirotropin)

4. Follikultənzimedici hormon (follitropin)

5. Lüteinləşdirici hormon (lyutropin)

6. Laktogen hormon (prolaktin yaxud laktotropin).

Follikultənzimedici, lüteinləşdirici və laktogen hormonları, qonadotrop hormonlar (qonadotropin) adlandırırlar. Hər bir hormon müxtəlif növ epitel hüceyrələri tərəfindən ifraz olunur.

Somatotrop hormon mübadilə proseslərinə kəskin təsir göstərir. Somatotropin hüceyrələrin bölünməsini, hüceyrə nüvəsinin və sitoplazmanın tərkibinə daxil olan zülalların biosintezini sürətləndirir. Hormonun boyatmaya təsiri bununla əlaqədardır. Somatotrop hormon karbohidrat mübadiləsinə də güclü təsir göstərir və somatotropin həmçinin ontogenezi prosesində iştirak edən fosfataza fermentinin miqdarnı artırır.

Adrenokortikotrop hormonun böyrəküstü vəzilərin qabiq maddəsinin fəaliyyətinin sürətləndirilməsində spesifik rolü vardır. AKTh-nin təsiri nəticəsində hipofizlə böyrəküstü vəzilərin bir-birilə funksional əlaqədə olduğu sübut edilmişdir. Hipofizin çıxarılması nəticəsində böyrəküstü vəzilərin qabiq maddəsi atrofiyaya uğrayır.

AKTh kortikoidlərin sintezinin başlangıç mərhələlərinə təsir etməklə qlükokortikoidlərin sintezini və sekresiyasını sürətləndirir. AKTh-nin böyrəküstü vəzilərə göstərdiyi təsirlə əlaqədar olaraq, qanda və sidikdə ketosteroidlərin və qlükokortikoidlərin miqdarı artır. AKTh maddələr mübadiləsinə təkcə böyrəküstü vəzilər vasitəsilə deyil, həm də bilavasitə təsir göstərə bilir.

Tirotropin qalxanabənzər vəzin fəaliyyətinə tənzimedici təsir göstərir.

Follikultənzimedici hormon (follitropin) dişİ heyvanların yumurtalığındakı follikullara təsir edir və erkəklərin toxumluğunda gedən spermatogenez prosesini tənzim edir.

Lüteinləşdirici hormon (lyutropin) dişİ heyvanlarda ovulyasiyanı (follukulun partlaması və yumurta hüceyrənin yumurtalıqdan çıxmazı) və yumurtalıqlarda sarı cismin əmələ gəlməsini sürətləndirir, erkək heyvanlarda isə androgenləri sintez edən Leydiq hüceyrələrinin fəaliyyətini tənzim edir.

Laktogen hormon (prolaktin yaxud laktotropin) aktiv sarı cismin fəaliyyətini mühafizə edir, sürətləndirir və laktasiya (süd vəzilərində südün əmələ gəlməsi) prosesinə təsir göstərir. Südvermə dövründə dişİ heyvanların hipofizi çıxarıldıqda südün əmələ gəlməsi dayanır. Prolaktin mərkəzi sinir sistemi vasitəsilə müxtəlif onurğalı heyvanlarda valideynlik instinktini tənzim edir. Hamiləlik dövründə süd vəzisi hipertrofiyaya uğradığına baxmayaraq, süd ifraz etmir. Bu, hamiləlik dövründə bədəndə prolaktinin təsirini tormozlayan estrogen və prokesteronun yüksılması ilə əlaqədardır. Doğuşdan sonra orqanizmdə həm estrogenin, həm də prokesteronun konsentrasiyasının sürətlə azalması ilə əlaqədar olaraq, prolaktin sintezinin tormozlanması baş vermir.

Hipofizin arxa payında həqiqi endokrin vəzilər üçün səciyyəvi olan sekretor hüceyrələrə təsadüf edilmir, lakin o, neyroqliya hüceyrələrindən və hipotalamusun çoxlu miqdar aksonlarından təşkil olunmuşdur. Bununla əlaqədar olaraq, hipofizin arxa payını neyrohipofiz adlandırırlar. Hipofizin arxa payında olan neyroqliya ependimoqliya hüceyrələrindən ibarət olub pituisitlər adlanır.

Hipofizin arxa payının ifraz etdiyi vazopressin və oksitotin hipotalamusun nüvələrindəki neyrosekretor hüceyrələr də əmələ gəlir. Bu hormonlar hipotalomo-hipofizar sistemin sinir lifləri (aksonları) boyunca hipofizin arxa payına doğru hərəkət edir və neyrosekretor hüceyrələrin aksollarının uclarında (Xerrinq cisimciklərində yaxud toplayıcı cisimciklərdə)

toplanır. Deməli, hipofizin arxa payı bu hormonlar üçün rezervuar rolunu oynayır və onları qana keçirir. Vazopressin hipotalamusun supraoptik, oksitosin isə paraventrikulyar nüvələrində əmələ gəlir.

Oksitosin (pitosin) uşaqlığın və digər saya əzələli orqanların yiğilmasını artırmaq xüsusiyyətinə malikdir. Oksitosin həm də laktasiya zamanı süd vəzilərinin fəaliyyətini artırır. Hamiləliyin erkən dövrlərində uşaqlığa təsir göstərmir. Sonralar isə uşaqlığın oksitosinə qarşı həssaslığı artır və doğuşun əvvəlində maksimal səviyyəyə çatır.

Estrogenlər (qadın cinsiyyət hormonu) uşaqlığın oksitosinə qarşı həssaslığını artırır. Oksitosin süd vəzilərində olan mioepitelial hüceyrələrin yiğilmasını gücləndirir, nəticədə süd vəzisinin fəaliyyətini yüksəldir və südvermə prosesini tənzim edir.

Vazopressin (antidiuretik hormon) gündəlik sidik ifrazını (diurezi) azaldır və qan təzyiqini yüksəldir. Vazopressin böyrək kanalcıqlarında və yiğici borucuqlarda ilk sidiyin tərkibindən suyun reabsorbsiyasını (geri sorulmasını) gücləndirir. Bu proses vazopressinin təsiri nəticəsində böyrək borucuqlarının epitel hüceyrələrinə gətirilən fermentinin artması ilə əlaqədardır.

Hipofizin orta payı nazik epitel qatından təşkil olunmuşdur. Orta pay nazik kövşək birləşdirici toxuma qatı vəsi-təsilə arxa paydan ayrılır. Hipofizin orta payı melanositotropin və lipotropin hormonları ifraz edir. Melanositotropin dəridəki piqment hüceyrələrinə təsir edərək, onlarda piqment dənəciklərinin yerdəyişməsini tənzim edir. Lipotropin isə lipidlərin metabolizmini sürətləndirir.

Böyrəküstü vəzilər

Böyrəküstü vəzilər cüt orqanlardan olub böyrəklərin yuxarı uclarının üzərində peritonarxası boşluqda yerləşir. Sağ vəzi üçbucaq, sol vəzi isə aypara formada olur. Bu vəzilərin kütləsi xaricdən lifli birləşdirici toxumadan əmələ gəlmış kap-

sul ilə əhatə olunmuşdur. Vəzilərin hər biri müxtəlif mənşəli iki endokrin komponentdən-beyin və qabiq maddələrdən ibarətdir.

Beyin maddə endokrinosit və xromaffinositlərdən təşkil olunmuşdur. Beyin maddədə avtonom sinir sisteminin multipolyar neyronları yerləşir.

Qabiq maddə dairəvi epitel hüceyrələrindən əmələ gəlmış atmalardan ibarətdir. Beyin və qabiq maddə bir-birindən nazik birləşdirici toxuma qatı ilə ayrılır.

Böyrəküstü vəzilərin beyin maddəsinin hüceyrələri üç növ hormon-adrenalin, noradrenalin və izopropiladrenalin sintez edirlər. Adrenalin və noradrenalinini endokrinislər sintez edirlər. Adrenalin və noradrenalin, böyrəküstü vəzilərin beyin maddəsindən başqa, simpatik sinir sisteminin hüceyrələrində də əmələ gəlir. Bununla əlaqədar olaraq, böyrəküstü vəzilərin xəstəliyi, orqanizmdə adrenalinin biosintezini tamamilə dayandırırmır.

Adrenalin ürəyin yiğilmasını sürətləndirir və qan damalarını (ürəyin tac damarları müstəsna olmaqla) daraldaraq qan təzyiqini yüksəldir. Adrenalin əzələ fəaliyyətinin tənzimində iştirak edir. O, əzələ tonusunu artırır və skelet əzələlərinin işləmə qabiliyyətinin bərpa olunmasına kömək edir, bronxların əzələ qışasını boşaldaraq bronxlarda meydana çıxan spazmatik yiğilmaları azaldır, onun təsiri ilə dalağın trabekulalarında (atmalarında) olan əzələ lifləri yiğilir və dalaqdə depo halında saxlanan qan ümumi qan dövranına keçir. Adrenalin bəbəyi genəldən əzələnin tonusunu artırmaqla bəbəklərin genəlməsinə səbəb olur, qara ciyər və əzələlərdə qlikogenin parçalanmasını sürətləndirməklə karbohidrat mübadiləsinə tənzimedici təsir göstərir, bu zaman qara ciyərdə qlikogenin parçalanması nəticəsində qanda qlükozanın miqdarı yüksəlir. Qlikogen əzələlərdə süd turşusuna qədər parçalanır, əmələ gəlmış süd turşusunun bir hissəsi qanın tərkibində qara ciyərə getirilərək qlikogenin resintezinə (yenidən sintezinə) sərf edilir. Adrenalin qlikogenin parçalanmasını sürətləndirməklə bərabər yağların

piy depolarından qana keçməsini və oksidləşməsini də tənzim edir, mərkəzi sinir sisteminin oyanma qabiliyyətini yüksəldir.

Noradrenalin əsasən qan damarlarının divarındaki saya əzələ liflərinə təsir edərək, damarları daraldır və qan təzyiqini yüksəldir, karbohidrat mübadiləsinə və oksidləşmə prosesinə təsir göstərir (amma adrenalinə nisbətən axırıncı proseslərə 5-8 dəfə zəif təsir göstərir).

İzopropiladrenalinə çox az miqdarda təsadüf edilir. Yüksek dozaları güclü damar genəldici təsir göstərir, orta dozaları isə ürək yiğilmasının ritmini kəskin sürətdə artırır (taxikardiya əmələ gelir).

Böyrəküstü vəzilərin qabiq maddəsinin hormonlarını kortikosteroidlər və ya kortikoidlər adlandırırlar. Bu hormonlara başlıca olaraq, kortikosteron, kortizon, kortizol, aldosteron və dezoksikortikosteron aiddir.

Orqan və toxumalara göstərdikləri fizioloji təsirə görə kortikosteroidləri 2 qrupa bölmək olur:

1. Əsasən karbohidrat və zülal mübadiləsinə təsir göstərən kortikosteroidlər-qlükokortikoidlər.

2. Başlıca olaraq mineral maddələr və su mübadiləsini tənzim edən kortikosteroidlər-mineralokortikoidlər.

Qlüükokortikoidlərə kortikosteron, kortizon, kortizol (hidrokortizon) aiddir. Qlüükokortikoidlər zülalların toxumadaxili parçalanma məhsullarından karbohidratların sintezini tənzim edir. Onlar həm qanda qlükozanın miqdarnı, həm də qara ciyər və əzələlərdəki qlikogen ehtiyatını artırırlar. Bu hormonların təsiri altında qlükozanın böyrək kanalcıqlarından reabsorbsiyası azalır, nəticədə qanda qlükozanın miqdarı normal səviyyədən aşağı olan hallarda da qlükozuriya davam edir.

Mineralokortikoidlərə aldosteron və dezoksikortikosteron aiddir. Aldosteron hüceyrə qışasının sodium və kalium ionlarını keçirmə qabiliyyətində dəyişiklik törədir. O, həm hüceyrələrdə, həm də hüceyrəarası maddədə kationlarla (Na və K -la) suyun miqdarcaya nisbətinin tənzimində iştirak edir. Adı hal-

da kalium ionları əsasən hüceyrələrin daxilində, natrium ionları isə hüceyrəarası maddədə toplanır.

Dezoksikortikosteron da öz təsirinə görə aldosterona oxşardır, lakin o, kalium və natrium ionlarının hüceyrə qışalarından keçməsinə təsir göstərmir.

Çəngələbənzər vəzi (Timus)

Çəngələbənzər vəzi yaxud timus döş qəfəsində, orta divarın yuxarı hissəsində yerləşir. Yuxarı ucu qalxanabənzər vəziyədək və aşağı ucu 4-cü qabırğa qıçırdığınadək çatır. O, ön tərəfdən döş sümüyü ilə, yan tərəfdən-ağciyər ilə, arxa tərəfdən-ürək kisəsinin yuxarı hissəsi ilə və böyük damarların başlanan ucları ilə əhatə olunmuşdur. Bu vəzi ürək kisəsi və orta divar plevrasına möhkəm bitişmişdir, döş sümüyünə isə kövşək (boş) birləşdirici toxuma vasitəsilə birləşmişdir.

Çəngələbənzər vəzi uşaqlarda həddi-bülüg dövrünədək (15 yaşınadək) inkişaf edir və bu dövrə qədər fəaliyyətdə olur. Yeni doğulmuş uşaqda çəkisi 10-15 q olur. Həddi-bülüg dövründə çəkisi 25-40 q-a çatır. Bu dövrdən sonra isə yavaş-yavaş reduksiya etməyə başlayır, həcmi kiçilir, elementləri piy toxuması ilə əvəz olunur və vəzi fəaliyyətdən qalır. Ona görə də, bu vəzi uşaqlıq dövrü vəzilərindən hesab olunur.

Çəngələbənzər vəzi iki hissədən: sağ və sol paydan ibarətdir. Bunlar bir-birilə ancaq birləşdirici (piy) toxuma vasitəsilə birləşmişdir. Bunların hər birini ayrı-ayrı orqan hesab etmək olar. Aşağı tərəfdən sağ və sol paylar bir-birinə çox yaxındır, yuxarı tərəfdən isə ayrılaraq çəngəl ucuna oxşar buynuzlar əmələ gətirir. Ona görə də çəngələbənzər vəzi adlanır. Hər iki payın xarici səthi nazik elastiki lifli birləşdirici toxuma qışası ilə örtülüdür. Bu qışadan vəzin daxilinə doğru arakəsmələr gedərək onu çoxlu payçıqlara bölür.

Mikroskopik quruluşca çəngələbənzər vəzi qabiq və beynin maddədən təşkil olunmuşdur. Beyin maddə vəzinin mərkəzi ilə yuxarıdan aşağıya doğru gedərək yol təşkil edir və

xaricdən qabıq maddə ilə əhatə olunmuşdur. Bu maddələr hüdüdsuz olaraq bir-birinə qarışır, lakin quruluşca bir-birindən fərqlənir. Qabıq maddə limfositlərlə zəngin olub hüceyrələrinin çox olması ilə beyin maddədən fərqlənir. Beyin maddədə isə limfositlər az olur və xüsusi yastı epitel hüceyrələrinə təsadüf edilir. Yastı epitel hüceyrələri konsentrik formada bir-birinin üzərində yerləşərək Hassal cisimciklərini əmələ gətirir.

Çəngələbənzər vəzi müxtəlif funksiyalar yerinə yetirir. Uşaq anadan olandan sonra çəngələbənzər vəzi öz vəzifəsini yerinə yetirməyə başlayır, qana timozin hormonu ifraz edir və cinsiyət vəziləri yetişdikdə vəzifəsindən qalır, çünki cinsiyət vəziləri çəngələbənzər vəzini antoqonist orqanlar kimi tormozlayır.

Çəngələbənzər vəzin ifraz etdiyi hormon-timozin sümük-lərdə kalsium duzlarının çökməsini və boyatma prosesini tənzim edir. Cavan heyvanlardakı çəngələbənzər vəzini çıxar-dıqda, skeletləri yumşalmağa başlayır və boyatmadan qalır; beləliklə çəngələbənzər vəzi, qalxanabənzər vəzi kimi boy vəzilərindəndir. Çəngələbənzər vəzi həmçinin turşuların əmələ gəlməsinə mane olur və artıq miqdarda əmələ gələn turşuları neytrallaşdırır. Çəngələbənzər vəzi hormonal vəzifəsindən başqa limfold üzv (orqan) kimi fəaliyyət göstərərək limfositlərin (ağ qan hüceyrələrinin) yaranmasında iştirak edir, yəni qanya-radıcı orqan kimi də fəaliyyət göstərir.

Bəzən yaşlılarda çəngələbənzər vəzi qalır. Belə halda orqanizmdə limfa sistemi çox inkişaf etmiş olur, cinsiyət orqanlarının hipoplaziyası meydana çıxır və orqanizmin psixi müqaviməti azalır.

Qarışiq vəzilər

Qarışiq vəzilərə mədəaltı vəzi və cinsiyət vəziləri aiddir.

Mədəaltı vəzi (Pankretik vəzi).

Mədəaltı vəzi digər qarışiq vəzilər kimi iki hissədən ibarətdir: 1. axacağı olan hissə-xarici sekresiya hissəsi (ekzokrin

hissə). Onun bu hissəsinin hazırladığı həzm şirəsi xüsusi axacağı vasitəsi ilə onikibarmaq bağırsağa tökülür. Mədəlti vəzinin ifraz etdiyi həzm şirəsi amilaza, maltaza, lipaza və tripsin fermentləri ilə zəngindir. Bunlardan 1-ci və 2-ci karbohidratları, lipaza yağları və tripsin isə zülalları parçalayırlar.

Mədəlti vəzinin daxili sekresiya hissəsinə epitel hüceyrələrindən əmələ gəlmış ovalşəkilli Langerhans adacıqları aiddir. Bu adacıqlarda müxtəlif növ hormonlar hazırlanır ki, bunlardan ən əhəmiyyətli insulin və qlükaqondur.

İnsulin kimyəvi quruluşca zülali maddədir. Onun molekullarında sink atomlarına da təsadüf edilir. İnsulin polimer birləşmədir və monomeri amin turşularıdır. İnsulin mədəlti vəzidən qeyri-aktiv şəkildə ifraz olunur. Onun qeyri-aktiv forması proinsulin adlanır. İnsulinin molekulu 51 amin turşu qalığından ibarət olduğu halda, proinsulinin molukuluna 84 amin turşu qalığı daxildir. Proinsulinin tərkibində 33 amin turşu qalığından ibarət olan əlavə polipeptid vardır. Proinsulin proteolitik (zülalları parçalayan) fermentlərin təsiri altında, asanlıqla əlavə polipeptid zəncirini itirərək aktiv insulinə çevrilir.

İnsulin karbohidrat mübadiləsinə tənzimedici təsir göstərir: qanda şəkərin miqdari artdıqda, o, qanda şəkərin (qlükozanın) miqdarını azaldır. Buna görə də qanda şəkərin miqdarının müəyyən səviyyədə saxlanmasında insulin mühüm rol oynayır. Belə ki, insulin qlükozanın qandan qara ciyər və əzələ toxumalarına keçməsini, orada ehtiyat halında energetik material kimi qlikogenin sintezini tənzim edir (sürətləndirir), nəticədə qandakı qlükozanın artığı qara ciyər və əzələlərdə qlikogen şəklində toplanır.

Qlükaqon hormonu qanda şəkərin miqdarını artırır. Qlükaqon 29 amin turşu qalığından ibarət olan polipeptiddir (zülali maddədir). Qlükaqonun karbohidrat mübadiləsinə təsiri bundan ibarətdir ki, o qara ciyərdə olan fosforilaza fermentini aktivləşdirir, aktivləşmiş fosforilaza qara ciyər qlikogeninin parçalanmasını sürətləndirir, lakin əzələ qlikogeninə təsir etmir.

Qlikogen təkcə qara ciyerdə deyil, eyni zamanda digər orqan və toxumalarda da sintez olunur. Əzələlərdə qlikogenin sintezinin mühüm əhəmiyyəti vardır. Fiziki iş yaxud yorğunluq zamanı əzələlərdə qlikogen azalır, istirahət zamanı isə əzələlər yenidən qlikogenlə zənginləşirlər. Beləliklə, fiziki iş zamanı əzələlər qlikogendən istifadə edir, istirahət zamanı isə onu sintez edir. Qan vasitəsi ilə əzələlərə gətirilən qlükoza, burada qlikogenin sintezi üçün ilkin material vəzifəsini daşıyır, yəni əzələlərdə də qlikogenin sintezi qara ciyerdəkinə müvafiqdir. Lakin qara ciyər və əzələ toxumasında qlikogenin parçalanma xüsusiyətləri bir-birindən fərqlənir. Qara ciyerdə qlikogen fosforilaza, qlükoamilaza, qlükozidaza və s. fermentlərin iştirakı ilə sərbəst qlükozaya parçalanır. Əzələlərdə və digər toxumalarda isə qlikogenin parçalanması zamanı qanın sərbəst qlükoza ilə zənginləşməsi müşahidə edilmir. Əzələlərdə də qlikogen parçalandıqda ilk növbədə qlükoza-1-fosfat efiri əmələ gəlir. Lakin əzələdə fosfataza fermenti olmadığına görə, bu birləşmə sərbəst qlükozaya və fosfat turşusuna parçalana bilmir. Əzələlərdə qlikogenin parçalanmasının son məhsulu karbon qazı və sudan ibarət olur.

Mədəaltı vəzi insulin və qlükaqondan başqa, üç hormon hazırlayırlı: lipokain, vaqotonin və sentropnein.

Lipokain qara ciyerdə fosfatidlərin sintezini və alifatik turşuların oksidləşmə prosesini sürətləndirir, beləliklə lipidlərin qara ciyerdə toplanmasının qarşısını alır.

Vaqotonin azan sinirin nüvələrinin tonusunu artırır, parasimpatik sinir sisteminin aktivliyini yüksəldir və hemopoezi (xüsusiylə, eritropoezi) sürətləndirir.

Sentropnein tənəffüs mərkəzini oyadır, bronxların mənfəzini genəldir, bronxların spazmasını aradan qaldırır və hemoqlobinin oksigenlə birləşmə qabiliyyətini artırır.

Cinsiyyət vəziləri. Toxumluq (xaya)

Toxumluğun xarici sekresiya hissəsinə toxum borucuqları aiddir. Burada cinsiyyət hüceyrələri hazırlanır və xüsusi axacaqla xaric olunur. Toxumluğun daxili sekresiya (endokrin) hissəsinə toxum borucuqları arasında olan interstisial (Leydiq) hüceyrələri aiddir. Bu hüceyrələrdə kişi cinsiyyət hormonları androgenlər sintez olunur. Androgenlərdən ən aktivи testosterondur. Testosteron spermatogenezin normal gedişini təmin edir, ikinci cinsi əlamətlərin meydana çıxmamasına səbəb olur. İkinci cinsi əlamətlərə bədənin tüklü olması, bigin və saqqalın çıxması, əzələlərin qüvvətli inkişaf etməsi, səsin kobud olması aiddir.

Kişi cinsiyyət hormonları həmçinin maddələr mübadiləsinə, mərkəzi sinir sisteminin funksional vəziyyətinə və ali sinir fəaliyyətinə də təsir göstərilər.

Yumurtalıq

Yumurtalığın xarici sekresiya funksiyası cinsiyyət hüceyrələri (yumurta hüceyrə) hazırlamaqdan ibarətdir. Cinsiyyət hüceyrələri xüsusi qovuqlarda (follikullarda) hazırlanır və yetişir. Yumurtalığın daxili sekresiya hissəsinə follikul epiteli və sarı cisim aiddir. Bu hissə qadın cinsiyyət hormonları (estrogenlər) hazırlayır. Bunlara estradiol, estriol, estron və prokesteron aiddir.

Estrogenlər qadınlarda ikinci cinsi əlamətlərin, yəni bədəndə tüklərin zəif inkişaf etməsi, qasıqa tüklərin əmələ gəlməsi, çanağın enli olması, səsin ince olması, süd vəzilərinin inkişaf etməsi və aybaşı prosesinin baş verməsi kimi əlamətlərin meydana çıxmamasına səbəb olur.

Yumurtalıqda partlamış yetişmiş follikulun yerində əmələ gələn həqiqi sarı cisim müvəqqəti daxili sekresiya vəzi funksiyasını yerinə yetirir. Onun ifraz etdiyi prokesteron hormonu

mayaalanmış yumurtanın uşaqlığın selikli qışasına bitişməsinə səbəb olur, hamiləlik zamanı ovulyasiyanın kəsilməsini və süd vəzillərinin inkişafını tənzim edir. O, həmcinin mineral maddələr mübadiləsinə və mərkəzi sinir sisteminin funksional vəziyyətinə də təsir göstərir.

Ekzokrin vəzilər (*glandulae exocrina*)

Ekzokrin yaxud xarici sekresiya vəziləri digər növ vəzilərə nisbatən orqanizmdə daha geniş yayılmışdır. Xarici sekresiya vəziləri hazırladığı məhsulları (sekreti) epitel örtüyünün üzərinə, daha doğrusu, orqanizmin xarici səthinə-dərinin epidermisi üzərinə yaxud orqanların epitellə ərtülü boşluqlarına ifraz edir. Buna görə də yalnız sekretor şöbədən ibarət olan daxili sekresiya vəzilərindən fərqli olaraq, xarici sekresiya vəziləri iki hissədən (şöbədən) təşkil olunur: 1) sekretor (ifrazat yaxud uc və ya son) hissə; 2) axacaq hissə

Xarici sekresiya vəzilərinin bəziləri müstəqil orqanlar əmələ gətirir, məsələn, iri ağız suyu vəziləri, qaraciyər və s.

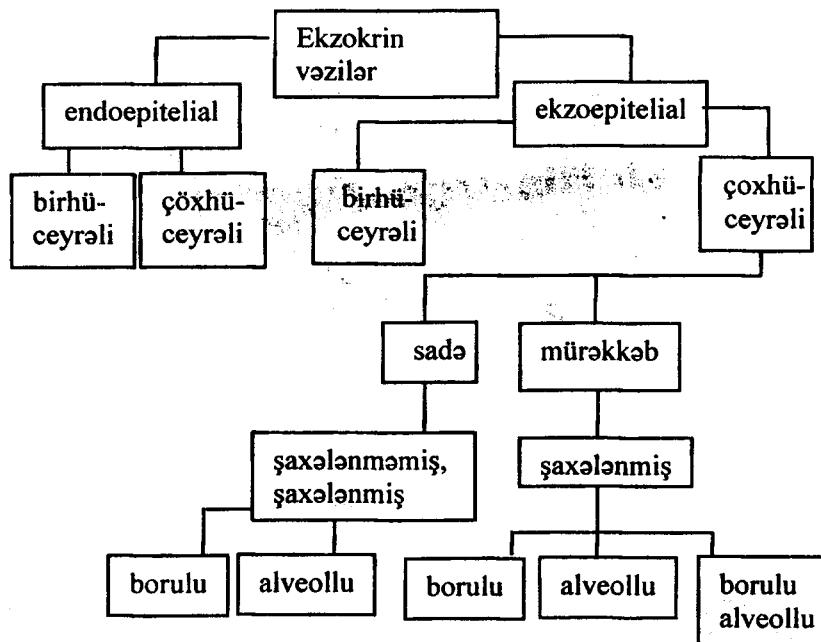
Orqanizmdə olan ekzokrin vəzilərin çoxu isə ayrı-ayrı orqanların tərkibinə daxil olaraq quruluşca onların ayrılmaz hissəsini təşkil edir, məsələn, xırda ağız suyu vəziləri, mədə vəziləri, bağırsaq vəziləri, tənəffüs yollarındaki vəzilər və s. Ekzokrin vəzilər öz məhsullarını xüsusi axacaqları vasitəsi ilə epitel örtüyü üzərinə ifraz edir.

Ekzokrin vəzilər olduqca müxtəlidir. Onlar müxtəlif cəhətdən təsnif olunur. Ekzokrin vəzilər mənşəyinə, quruluşuna, topoqrafik xüsusiyyətinə, sekretin kimyəvi tərkibinə və sekretin ifrazı mexanizminə görə təsnif olunur.

Mənşəyinə görə ekzokrin vəzilər 3 cür olur: entodermal, ektodermal və mezodermal vəzilər. Entodermal vəzilərə, yəni entodermadan inkişaf edən vəzilərə qara ciyər, mədə vəziləri, bağırsaq vəziləri və s., ektodermal vəzilərə ağız suyu vəziləri, göz yaşı vəziləri, dəri vəziləri və s., mezodermal vəzilərə sidik-

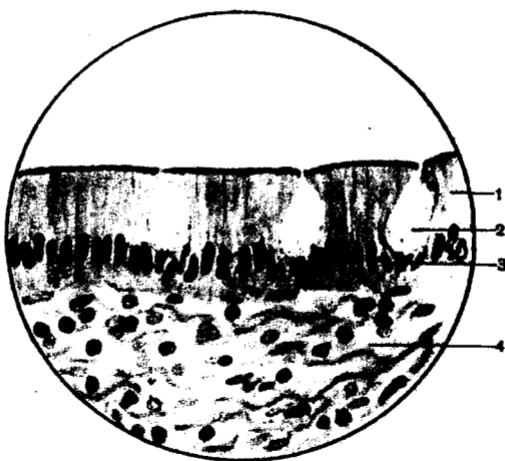
cinsiyyət sistemi vəziləri (məsələn, sidik axarları vəziləri, sidik kanalı soğanağı vəziləri, toxumluq, yumurtalıq, prostat vəzi və s.) addır.

Quruluşuna və topoqrafik xüsusiyyətinə görə ekzokrin vəzilərin aşağıdakı təsnifatı mövcuddur:



Ekzokrin vəzilərin eksəriyyəti ekzoepitelial vəzilərdir. İnsanda yalnız bir növ endoepitelial vəzi mövcuddur. Bunlar qədəhəbənzər hüceyrələrdir. Bu hüceyrələr eyni zamanda, bir-hüceyrəli vəzilərdir. Qədəhəbənzər birhüceyrəli vəzilər çoxlu miqdarda nazik və yoğun bağırsağın, xüsusilə yoğun bağırsağın divarında, tənəffüs yollarının selikli qişa epitelində yerləşir (şəkil 14). Qədəhəbənzər hüceyrələr (vəzilər) selik ifraz edərək selikli qişanı mexaniki və kimyəvi təsirlərdən qoruyur. Onların apikal (zirvə) hissəsi daha geniş olur, burada sekret toplanır. Nüvə və orqanoidlər isə hüceyrənin bazal (əsas) hissəsində

yerləşir. İnsanın bütün digər ekzokrin vəziləri ekzoepitelial və çox hüceyrəli vəzilərdir. Bir hüceyrəli vəzilər onurğasız heyvanlarda daha geniş yayılmışdır.



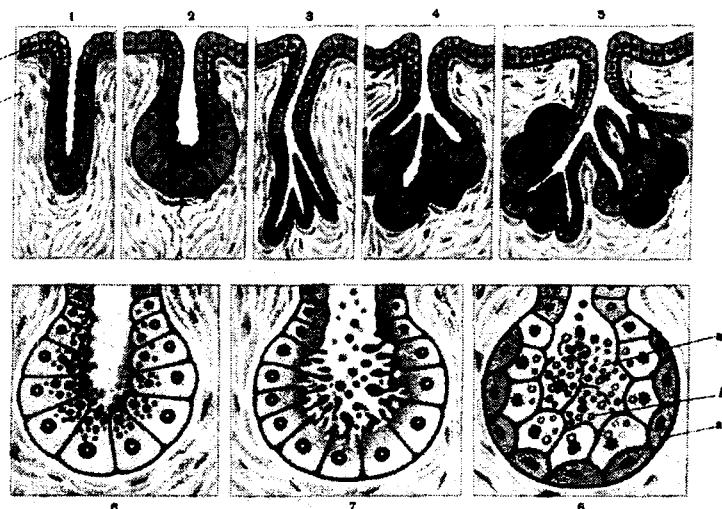
Şəkil 14. Nazik bağırsaq epitelində olan qədəhəbənzər bir hüceyrəli vəzilər. 1-silindrik haşiyəli epithel; 2-qədəhəbənzər bir hüceyrəli vəzi; 3- qədəhəbənzər bir hüceyrəli vəzinin nüvəsi; 4-lifli birləşdirici toxuma

Qeyd olunduğu kimi, hər bir ekzokrin vəzinin iki hissəsi (şöbəsi) vardır: sekretor (ifrazat və ya uc yaxud son) hissəsi və axacaq hissəsi. Çox hüceyrəli ekzokrin vəzilərin sekretor şöbəsi basal membran üzərində yerləşən qlandulositlərdən (sekretor hüceyrələrdən) təşkil olunur. Bu hüceyrələrin ifraz etdiyi məhsul sekretor şöbənin boşluğununa töküür.

Sekretor şöbədən fərqli olaraq axacaq hissə əksər vəzilərdə sekretin əmələ gəlməsində iştirak etmir. Lakin bəzi vəzilərin həm sekretor şöbəsində, həm də axacağında sekret əmələ gəlir. Ağız suyu vəziləri və tər vəziləri belə vəzilərdəndir. Bunnaların axacaqlarının divarı bir qatda yerləşən epithel hüceyrələrdən təşkil olunur. Bu cür vəzilər birqatlı epitheldən inkişaf edir. Əgər vəzi çoxqatlı epithelin törəməsidirsə onun axacağı da

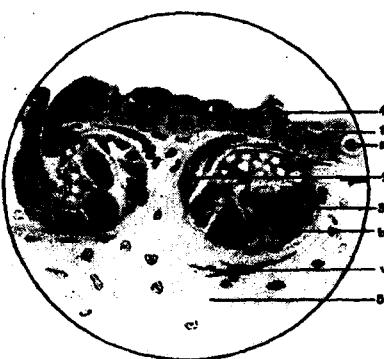
çoxqatlı olur, yəni epitel hüceyrələri bir neçə qatda yerləşir. Divarı birqatlı olan axacaqlarda epitel hüceyrələri formasına görə silindrik, kubabənzər və yasti olur.

Axacaq hissə müxtəlif vəzilərdə eyni quruluşda olmur (şəkil 15). Axacaq hissənin quruluşuna görə vəzilər iki cür olur: sadə və mürəkkəb vəzilər. Sadə vəzilərdə axacaq adətən şaxələnmir və axacağa bir sekretor şöbə açılır, məsələn, dəri vəzilərində (şəkil 16). Bəzi sadə vəzilərdə (məsələn, mədə vəzilərində) axacaq şaxələnir, amma digər sadə vəzilərdə olduğu kimi, hər şaxəyə bir sekretor şöbə açılır (şəkil 17). Əgər axacaq qısa olarsa belə axacaq vəzinin boynu adlanır.

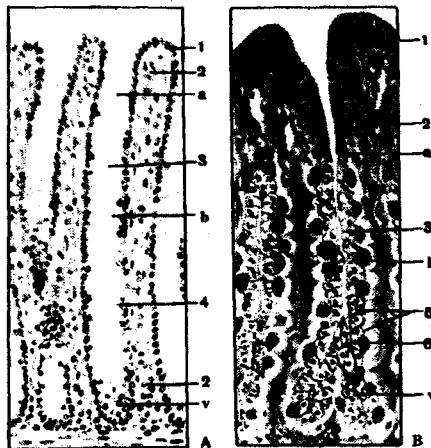


Şəkil 15. Ekzoepitelial ekzokrin vəzilərin quruluşu və sekresiyanın tipləri.

A-epitel; B-lifli birləşdirici toxuma; 1-şaxələnməmiş sadə borulu vəzi; 2-şaxələnməmiş sadə alveollu vəzi; 3-şaxələnmiş sadə borulu vəzi; 4-şaxələnmiş sadə alveollu vəzi; 5-mürəkkəb borulu-alveolu vəzi; 6-mezokrin tipli sekresiya; 7-apokrin tipli sekresiya; 8-holokrin tipli sekresiya; a- böyülmə qatın hüceyrələri; b-dağılan hüceyrələr; v-dağılmış hüceyrələr

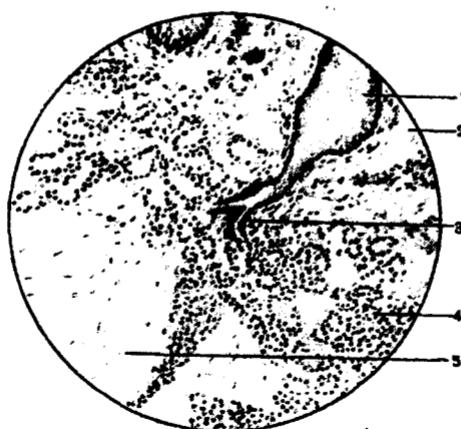


Şəkil 16. Şaxələnməmiş sadə alveollu vəzi. 1-dəri epiteli; a-hüceyrədə mitoz; 2-mioepitelial hüceyri; 3-vəzinin sekretor şöbəsi; b-sekretor hüceyri; 4-vəzinin axacığı; 5-birləşdirici toxuma; v- pigmentli hüceyri



Şəkil 17. A-yoğun bağırsaqda olan şaxələnməmiş sadə borulu vəzi; B-mədədə olan şaxələnməmiş sadə borulu vəzi; 1-selikli qışanın epiteli; 2-lifli birləşdirici toxuma; 3-vəzi; a-vəzinin axacığı (boynu); b-vəzinin sekretor şöbəsi (cismi); v-vəzinin dibi; 4-vəzinin qədəhabənzər hüceyrələri; 5-vəzinin əsas və əlavə hüceyrələri; 6-vəzinin örtük hüceyrələri

Mürəkkəb vəzilərin axacaqları həmişə şaxələnir və hər bir şaxəyə bir neçə sekretor şöbə açılır (şəkil 18). Ağız suyu vəziləri belə vəzilərdəndir.



Şəkil 18. Mürəkkəb borulu-alveollu vəzi (ağız suyu vəzisi).
1-dilin çoxqatlı yastı buynuzlaşmayan epiteli; 2-lifli birləşdirici toxuma; 3-vəzinin axacağı; 4-vəzinin sekretor şöbəsi; 5-eninəzolaqlı əzələ lifləri

İstər sadə, istərsə də mürəkkəb vəzilərdə sekretor şöbə boru yaxud alveol (girdə), yaxud da qarışq-həm boru, həm də alveol formasında olur.

Sadə borulu vəzilərə-mədə vəzilərini, tər vəzilərini, sadə alveollu vəzilərə-amfibilərdəki selik ifraz edən dəri vəzilərini, mürəkkəb borulu vəzilərə göz yaşı vəzilərini, mürəkkəb alveollu vəzilərə-piy vəzilərini, mürəkkəb borulu-alveollu vəzilərə-ağız suyu vəzilərini, qida borusunda olan vəziləri və s. aid etmək olar.

Əksər vəzilərdə sekretor şöbədə vəzi hüceyrələri bir qatda yerləşir. Bəzi vəzilərin, məsələn, piy vəzilərinin sekretor şöbəsində vəzi hüceyrələri bir neçə qatda yerləşir. Belə vəzilər mənşə cəhətdən çoxqatlı epitelin törəməsidir.

Bəzi ektodermal vəzilərin, məsələn, ağız suyu vəzilərinin, təri vəzilərinin sekretor şöbəsində vəzinin sekretor hüceyrələrindən əlavə yiğilmaq qabiliyyətinə malik olan xüsusi mioepitelial hüceyrələrə-mioepiteliositlərə təsadüf olunur. Bu hüceyrələr çıxıntırlara malik olub sekretor şöbəni əhatə edir və bilavasitə onunla temasda olur. Mənşə cəhətcə mioepitelial hüceyrələr də epitelin törəmələridir, lakin onların sitoplazmasında xüsusi yiğilma fibrilləri-mikrofilamentlər vardır. Bu hüceyrələrin yiğilmaq qabiliyyətini nəzərə alaraq onlara mioepitelial adı verilmişdir (yunanca *myo-s-əzələ deməkdir*), çünki yiğilmaq qabiliyyəti əzələ hüceyrələrinə xasdır. Mioepitelial hüceyrələr yiğilaraq vəzinin sekretor şöbəsinin hüceyrələrini sıxır və onlardan sekretin çıxarılmasına kömək edir.

Bunlardan əlavə bəzi vəzilərin sekretor şöbəsində vəzinin əsas hüceyrələri ilə yanaşı örtük və əlavə hüceyrələrə də (əlavə qlandulositlərə) təsadüf olunur. Bu hüceyrələr morfoloji və funksional xüsusiyyətlərinə görə həmin vəzinin digər hüceyrələrindən fərqlənir. Belə hüceyrələrə mədə vəzilərinin sekretor şöbəsində olan örtük və əlavə hüceyrələri aid etmək olar. Örtük hüceyrələr girdə formada olub xlorid turşusu ifraz edir və mədədə turş mühit yaradır, əlavə hüceyrələr selik ifraz edir, əsas hüceyrə isə ferment ifraz edir.

Sekretor hüceyrələr müxtəlif formada olur: girdə, silindrik, qədəhəbənzər, armudabənzər və s. Bu hüceyrələr sekresiya prosesi zamanı öz formalarını dəyişir. Məsələn, sekretlə dolu olduqda armudabənzər olan hüceyrələr boşaldıqda silindrik formada olur. Sekretor hüceyrələrdə nüvə və nüvəcik iri olur. Sekresiya prosesində nüvə proksimal şöbəyə doğru yerini dəyişir. Sitoplazmanın quruluşu vəzinin hansı növ sekret (zülal, selik) ifraz etməsindən asılı olaraq müxtəlif vəzi hüceyrələrində eyni olmur. Məsələn, zülal ifraz edən vəzi hüceyrələrində dənəli endoplazmatik tor yaxşı, dənəsiz endoplazmatik tor zəif nəzərə çarpar, RNT-nin miqdarı çox olur. Selik ifraz edən vəzi hüceyrələrində isə dənəli endoplazmatik tor zəif, dənəsiz

endoplazmatik tor isə güclü olur. Zülal ifraz etməyən sekretor hüceyrələrdə sitoplazmada steroidlər və lipidlər sintez olunur. Mitoxondrilərin çox olması vəzi hüceyrələri üçün xarakterik əlamət hesab olunur. Onlar adətən sekretin sintez olunduğu yerdə toplanır. Sekresiya prosesi ilə bilavasitə əlaqədar olan lövhəli kompleks də vəzi hüceyrələrində yaxşı inkişaf etmişdir. Sekretor hüceyrələrdə bəzən məhsulun daşınması üçün incə şaxəli borucuqlar sistemi-hüceyrədaxili sekretor kapilyarlar olur. Sekretor kapilyarlar sitoplazmatik zarla əhatə olunaraq hüceyrəarası sekretor kapilyarlara açılır. Hüceyrə-daxili sekretor kapilyarlar hüceyrədə hazırlanan sekretin xaricə çıxarılmasında mühüm rol oynayır.

Vəzi hüceyrələrinin sitoplazmasında zülal dənələri, yağ damlaları, qlikogen qaymaqcıqları və digər törəmələr olur.

Digər hüceyrələr kimi vəzi hüceyrələri də bir-birinə temas edir və onların arasında ensiz hüceyrəarası yarıq qalır. Hüceyrələrin bir-birinə temas etdiyi səthlərində desmosomlar (sitoplazmatik çıxıntılar arasında olan dənələr) və qapayıcı lövhələr olur.

Bəzi vəzilərin, məsələn, ağız suyu vəzilərinin və mədə vəzilərinin sekretor hüceyrələri arasında hüceyrəarası sekretor kapilyarlar adlanan xüsusi kanalcıqlara təsadüf olunur. Bunlar bir tərəfdən hüceyrədaxili kapilyarlarla, digər tərəfdən sekretor şöbənin boşluğu ilə rabitədə olaraq sekretin boşluğa tökülməsində iştirak edir.

Qeyd olunduğu kimi, ekzokrin vəzilər həm də sekretin kimyəvi tərkibinə və sekretin ifrazi mexanizminə görə təsnif olunur. Kimyəvi tərkibinə görə sekret dörd cür olur: zülal, selik, zülal-selik (qarışq) və piy. Bunlara müvafiq olaraq ekzokrin vəzilərin 4 növü ayırd edilir: zülal ifraz edən vəzilər (məsələn, qara ciyər), selik ifraz edən vəzilər (tənəffüs yollarında olan vəzilər), zülal və selik ifraz vəzilər (ağız suyu vəziləri, mədə vəziləri, bağırsaq vəziləri və s.) və piy vəziləri.

Sekresiya (latınca sekretio-ifrazat, ayrılma) çox mürəkkəb proses olub 4 mərhələdən ibarətdir:

Birinci mərhələdə sekretor hüceyrələr sekret hazırlamaq üçün lazımlı olan maddələri-suyu, qeyri-üzvi duzları, amin turşularını, yağ turşularını, monosaxaridləri və s. maddələri qandan və limfadan alır.

İkinci mərhələdə həmin maddələrdən sekret sintez olunur və sekretor hüceyrələrin sitoplazmasında toplanır. İlk mürəkkəb üzvi maddələr əvvəlcə endoplazmatik torda sintez olunur, sonra əmələ gələn sekret Holci kompleksində toplanır və bura da yetişərək sekret dənələrinə çevrilir. Daha sonra onlar öz yerlərindən qoparaq sekret qovucuqlarına çevrilir.

Üçüncü mərhələdə sekret qovucuqları sekret sintez edən hüceyrələrin apikal (zirvə) hissəsindən sekretor şöbənin boşluğununa ifraz olunur.

Dördüncü mərhələdə sekret ifraz edən hüceyrələr öz tamlığını yenidən bərpa edir və yeni sekresiyaya hazırlanır.

Üçüncü mərhələdə baş verən sekretin ifrazi mexanizminə görə üç tip sekresiya mövcuddur: merokrin, apokrin və holokrin sekresiyalar. Bunlara müvafiq olaraq ekzokrin vəzilərin üç tipi ayırd edilir: merokrin tipli vəzilər, apokrin tipli vəzilər və holokrin tipli vəzilər (şəkil 15-ə bax).

Merokrin tipli sekresiya zamanı sekretor hüceyrə dağılmır. Sekret hüceyrənin daxilində sintez olunaraq dənələr yaxud damlalar formasında qovucuqlarda toplanır və sonra sitoplazmadan xaricə çıxarılır. Sekret hüceyrədən iki yolla çıxarılır. Birinci halda sekretlə dolu olan qovucuq sekretor hüceyrənin qışasına yaxınlaşaraq onunla bitişir, sonra onların bitişdiyi yerdə dəlik əmələ gəlir və sekret hüceyrədən bayır (sekretor şöbənin boşluğununa) çıxır. İkinci halda sekret hüceyrənin qışasını dağıtmır (dəlik əmələ gəlmir) və sekret diffuziya yolu ilə hüceyrənin qışasından keçir. Orqanizmdə olan vəzilərin çoxu, məsələn, ağız suyu vəziləri, mədə vəziləri, bağırsaq vəziləri,

qara ciyər, qədəhəbənzər vəzilər, mədəaltı vəzi və s. vəzilər merokrin tipli vəzilərdir.

Apokrin tipli sekresiya zamanı sekretor hüceyrələrin yalnız apikal (zirvə) hissələri dağılır və sitoplazmanın bütün apikal hissəsi hüceyrədən ayrılaraq əmələ gələn sekretin tərkibinə daxil olur, müvəqqəti olaraq sekret ifrazı dayanır. Sonra hüceyrənin apikal hissəsi yenidən bərpa olunur və sekret ifrazı başlanır. Merokrin və apokrin tipli vəzilərdə hüceyrənin özündə bərpa prosesi, yəni hüceyrədaxili fizioloji regenerasiya baş verir. Bu prosesdə başqa hüceyrələr iştirak etmir. Hüceyrənin bütün apikal hissəsinin dağıılması ilə müşahidə olunan sekresiya makroapokrin sekresiya adlanır. Bundan başqa mikro-apokrin sekresiya da mövcuddur. Bu cür sekresiya zamanı hüceyrənin apikal hissəsi tamamilə deyil, qismən, yəni yalnız submikroskopik xovların zirvələri dağılır. Apokrin tipli vəzilərə süd vəzilərini, tər vəzilərini misal göstərmək olar.

Holokrin tipli sekresiya zamanı sekretor hüceyrələr özləri dağılıraq məhv olur. Sekret dağılmış hüceyrələr və onlarda sintez olunmuş maddələr hesabına əmələ gəlir. Hüceyrələrin dağılması prosesi mərhələlərlə gedir: əvvəlcə sekretor hüceyrələr çoxalır, sonra onların sitoplazması degenerasiyaya uğrayır, nüvə büzülərək dağılır və sonuncu mərhələdə hüceyrə tamam dağılır. Holokrin tipli sekresiya sekretor şöbəsində hüceyrələri bir neçə qatda yerləşən vəzilər üçün xarakterikdir. Belə vəzilərdə yalnız səthi qatın hüceyrələri dağılır. Dağılmış hüceyrələr dərin qatda yerləşən və bilavasitə birləşdirici toxumaya yaxın olan az diferensiasiya etmiş epitel hüceyrələri hesabına yeniləri ilə əvəz olunur. Dəridə olan piy vəziləri holokrin tipli vəzilərə aiddir.

VI FƏSİL

BİRLƏŞDİRİCİ TOXUMA (TEXTUS CONJUNCTIVUS)

Ümumi xarakteristikası

Birləşdirici toxuma aşağıdakı xarakterik xüsusiyyətlərə malikdir:

1. Birləşdirici toxuma orqanizmdə ən geniş yayılmış toxumadır. Bu toxuma orqanların həm daxilində və həm də aralarında yerləşərək, orqanizmin daxili mühitinin əsasını təşkil edir. Buna görə də birləşdirici toxumaları daxili mühit toxumaları da adlandırırlar.

2. Birləşdirici toxuma xarici mühitlə bilavasitə rabitədə deyil. Buna görə də xarici mühitlə bilavasitə rabitədə olan epitel toxumasından fərqli olaraq, bu toxumanın hüceyrələri polyarlıq (qütblük) xüsusiyyətinə malik deyildir və hüceyrələri bütün daxili mühit içərisində yerləşir.

3. Birləşdirici toxuma orqanların daxilində və aralarında yerləşməklə orqanizmdəki bütün digər toxumaları orqanlarda bir-biri ilə, həmçinin orqanları vahid sistemdə birləşdirir. Ona görə də bu toxumanın ən çox işlədilən adı birləşdirici toxumadır. Bütün orqanlarda müxtəlif toxumalar bir-biri ilə birləşdirici toxuma vasitəsi ilə rabitəyə girir və nəticədə onların arasında mübadilə prosesinin getməsi üçün ümumi şərait yaranır.

4. Birləşdirici toxumanın bütün quruluş strukturları bir-biri ilə arası kəsilməz səx qarşılıqlı rabitədə olur.

5. Birləşdirici toxuma da digər toxumalar kimi hüceyrələrdən və hüceyrəarası maddədən təşkil olunmuşdur. Lakin bu toxuma hüceyrəarası maddənin güclü inkişaf etməsi ilə digər toxuma qruplarından fərqlənir. Birləşdirici toxumanın bütün növlərində hüceyrəarası maddənin faizlə miqdarı hüceyrələrə nisbətən çox olur.

6. Hüceyrəarası maddə birləşdirici toxumanın müxtəlif növlərində eyni formada olmur. O, maye halından başlayaraq sərt hala qədər olur. Birləşdirici toxumanın ayrı-ayrı növlərində hüceyrəarası maddənin fiziki və kimyəvi xassələri həmin toxumaların funksional xüsusiyyətlərini müəyyənləşdirir. Ara maddəsi maye halında olan növləri-qan və limfa başlıca olaraq trofik (qidalandırıcı) və bioloji mühafizə funksiyasını yerinə yetirir. Maye mühit mübadilə proseslərinin getməsi və qida maddələrinin daşınması üçün əlverişli şərait yaradır. Ara maddəsi yarımmaye halında olan digər növ birləşdirici toxumada da (kövşək birləşdirici toxumada) bu funksiyalar əsas yer tutur. Hüceyrəarası maddə sixlaşdıqca (six birləşdirici toxumada) trofik və bioloji mühafizə funksiyaları zəifləyir və yeni funksiya-istinad (mexaniki) funksiyası meydana çıxır. Birləşdirici toxumanın digər növündə-qığırdaq toxumasında ara maddə daha da sixlaşır, sümük toxumasında isə ara maddə kırəcləşərək tamamilə sərtləşir. Qığırdaq və sümük toxumalarında istinad funksiyası xeyli güclənir və eyni zamanda yeni funksiya-mexaniki mühafizə funksiyası meydana çıxır, trofik funksiya əksinə, xeyli zəifləyir. Beləliklə, hüceyrəarası maddədə sixlaşma gücləndikcə hüceyrələrin mütəhərrikliyi azalaraq tədricən tamamilə itir, trofik və bioloji mühafizə funksiyaları istinad və mexaniki mühafizə funksiyaları ilə əvəz olunur. Birləşdirici toxumanın müxtəlif növlərində qeyd olunan funksional xüsusiyyətlərə görə bu toxumani bəzən istinad-trofik toxuma da adlandırırlar. Qeyd etmək lazımdır ki, birləşdirici toxuma (retikulyar toxuma) orqanizmdə qanyaradıcı vəzifə də daşıyır.

7. Birləşdirici toxumada nəinki hüceyrəarası maddə, eyni zamanda hüceyrəvi elementlər də olduqca müxtəlidir. Bu xüsusiyyət ara maddəsi maye və yarımmaye halında olan birləşdirici toxuma növləri üçün daha xarakterdir, məsələn, qanda və kövşək birləşdirici toxumalarda müxtəlif növ hüceyrələrə təsadüf olunur.

8. Birləşdirici toxumanın hər bir növündə əsasən iki tip hüceyrə vardır: 1. inkişafda olan cavan hüceyrələr. 2. son inkişaf dərəcəsinə çatmış hüceyrələr. Cavan hüceyrələr yüksək metabolizm xüsusiyyətinə malik olub “blast” hüceyrələri adlanır (yunanca *blastos*-maya deməkdir). Məsələn, eritroblast, fibroblast, xondroblast, osteoblast və s. Son inkişaf dərəcəsinə çatmış hüceyrələrin isə metabolizm fəallığı zəif olur. Bunlara eritrosit, fibrosit, xondrosit, osteosit və s. aiddir. Bu hüceyrələr tam differensiasiya etmişdir və digər hüceyrələrə çevrilə bilmir.

9. Birləşdirici toxumanın bütün növlərinin xarakterik xüsusiyyətlərdən biri də onlarda yüksək plastikliyin və regenerasiya fəallığının olmasıdır. Bu xüsusiyyətlərinə görə birləşdirici toxuma dəyişilmiş ətraf mühitə tezliklə uyğunlaşır, yəni birləşdirici toxuma yüksək adaptasiya qabiliyyətinə malikdir.

10. Birləşdirici toxumanın bütün növləri rüseymin inkişafının lap erkən dövründə meydana çıxan mezenximdən inkişaf edir. Rüseyimdə mezenxim bütün toxumalardan əvvəl əmələ gəlir və yarandığı vaxtdan başlayaraq toxuma kimi fəaliyyət göstərir. Bununla o, rüseymin digər mayalarından (ektodermanın, entodermadan və mezodermadan) fərqlənir və rüseyimi birləşdirici toxuma adlanır.

Mezenxim haqqında ümumi məlumat

Mezenximin ilk mayasını, başlıca olaraq mezoderma təşkil edir. İnkişaf prosesində rüseyimdə mezoderma iki hissəyə bölünür: dorzal və ventral hissə. Dorzal hissə seqmentlərə yaxud somitlərə bölünür. Somitlər sonra differensiasiya edir və hər bir seqmentdə üç hissə əmələ gəlir: daxili hissə-sklerotom, orta-miotom və xarici-dermatom. Mezodermanın ventral hissəsi-splanxnotom somitlərə bölünmür və iki lövhəyə ayrılır: parietal lövhə və visseral lövhə. Parietal lövhə ektodermaya, visseral lövhə isə entodermaya təmas edir.

Mezodermadan mezenximin dörd mayası meydana çıxır: iki mayası dorzal seqmentlərdən-sklerotomdan və dermatom-

dan, iki mayası isə splanchnotomun parietal və visseral lövhə-sindən əmələ gəlir.

Mezenxim histoloji quruluşca mezenxim hüceyrələrindən mezenximositlərdən və hüceyrəarası maddədən ibarətdir. Hüceyrəarası maddə maye və ya yarımmaye halında olur. Ulduz şəklində olan mezenxim hüceyrələri çıxıntıları vasitəsilə bir-biri ilə birləşərək torabənzər quruluş əmələ gətirir. Bu cür quruluş sinsiti adlanır (yunanca *syn*-birgə, *cytus*-hueyər). Sinsiti dedikdə hüceyrələrin xüsusi sitoplazmatik çıxıntılar vasitəsi ilə bir-biri ilə six qarşılıqlı rabitəyə girərək tor quruluş kəsb etməsi nəzərdə tutulur. İşıq mikroskopu mezeximdə bir hüceyrənin sitoplazmatik çıxıntısının hüdudsuz olaraq digər hüceyrənin müvafiq çıxıntısına keçdiyini göstərir. Lakin elektron mikroskopu bu hüceyrələrin sitoplazmatik çıxıntıları arasında hüdud olduğunu göstərmışdır. Çıxıntıların müstəqil plazmatik zarı bir-birinə yalnız six təmas edir, lakin əsil sinsiti əmələ gəlmir. Mezenxim hüceyrələrində müxtəlif ümumi orqonoidlərə təsadüf olunur.

Qeyd olunduğu kimi mezenxim birləşdirici toxumanın bütün növlərinin mayasını təşkil edir. Lakin rüseymin digər mayalarından fərqli olaraq o, yarandığı vaxtdan toxuma kimi fəaliyyət göstərir.

Mezenxim başlıca olaraq trofik funksiya yerinə yetirir, belə ki, o, orqanizmin sürətlə inkişafını təmin edən qida maddələrini hər yerə daşıyır. Bu vəzifə ilə əlaqədar olaraq mezenxim çox tez diferensiasiya edərək əvvəlcə qanı və qan damalarını əmələ gətirir. Sonra isə o, müxtəlif istiqamətdə diferensiasiya edərək birləşdirici toxumanın digər növlərini, həmçinin saya əzələ toxumasını əmələ gətirir.

Birləşdirici toxumanın təsnifikasi

Birləşdirici toxumaya aşağıdakılardır:

1. Qan və limfa
2. Xüsusi birləşdirici toxuma

3. Qiğırdaq toxuması

4. Sümük toxuması

Qan və limfa

Birləşdirici toxumanın növləri içərisində bir-birinə daha çox oxşar olan qan və limfadır. Onlar eyni quruluş formasına malik olub, eyni mənşədən (mezenximdən) inkişaf etmiş maye toxumalardır. Hər ikisi xüsusi damarlarda axır və damar qanı damar limfası kimi orqanizmdə olan digər toxumalardan endotel hüceyrələr qatı vasitəsi ilə ayrılmışdır. İstər qan və istərsə də limfa öz mənşələrini əks etdirərək birləşdirici toxumanın digər növləri ilə six rabitədədir. Damarlarda olan qan və limfa yeni histoloji elementlər yaratmaq qabiliyyətini itirmişdir. Qan və limfanın hüceyrəvi (formalı) elementləri birləşdirici toxumadan təşkil olunmuş xüsusi orqanlarda əmələ gəlir. Qeyd olunan oxşar xüsusiyyətlərinə baxmayaraq qandamar və limfa sistemi bir sıra əlamətlərinə görə bir-birindən fərqlənir. Məsələn, limfa kapilyarlarının bir ucunun qapalı olması, limfa damarlarında xüsusi düyünlərin-limfa düyünlərinin olması, hüceyrə tərki-bində, o cümlədən, plazmanın kimyəvi tərkibində olan bəzi fərqlər, limfa damarlarının qapalı dövran təşkil etməməsi və s. cəhətlər limfa sistemini qandamar sistemindən fərqləndirir.

Filogenetik cəhətdən qan damarları və qan limfa damalarından və limfadan əvvəl yaranmışdır.

Qan (sanguis, haima)

Qan birləşdirici toxumanın digər növləri kimi hüceyrə-arası maddədən və hüceyrəvi elementlərdən təşkil olunmuşdur. Qeyd olunduğu kimi hüceyrəarası maddənin (plazmanın) maye halında olması ilə qan birləşdirici toxumanın digər növlərindən fərqlənir. Qan insanın bədən çəkisinin 5-9%-ni (orta hesabla 7-8%-ni) təşkil edir. Çəkisi 70 kq olan insanda təxminən 5-6 litrə yaxın qan olur.

Birləşdirici toxumanın digər növlərində olduğu kimi qanda da miqdarda hüceyrəarası maddə hüceyrəvi elementlərdən çoxdur. Qanın ümumi miqdarının 55-60%-ni plazma (hüceyrəarası maddə), 40-45%-ni isə hüceyrəvi elementlər təşkil edir.

Qanın funksiyaları. Qan orqanizmdə aşağıdakı funksiyaları yerinə yetirir:

1. Daşıyıcı (nəqliyyat) funksiya, yəni qan orqanizmə lazım olan maddələri bütün orqan və toxumalara, lazım olmayan maddələri isə müvafiq orqanlara daşıyır.

2. Trofik funksiya, belə ki, orqanizmə daxil olan qida maddələri həzm sisteminde müəyyən dəyişikliyə uğradıqdan sonra qana sorulur, qara ciyərdə zərərli maddələrdən təmizlədikdən sonra qan vasitəsilə bütün orqan və toxumalara daşınır.

3. İfrazat prosesində iştirak edir. Qan maddələr mübadiləsi nəticəsində toxumalarda, o cümlədən hüceyrələrdə əmələ gələn lazımsız maddələri ifrazatda iştirak edən orqanlara çatdırır.

4. Qan tənəffüs prosesində yaxud qazlar mübadiləsində iştirak edir. Ağ ciyərlərə daxil olan oksigen qan vasitəsi ilə bütün toxumalara və mübadilə prosesində əmələ gələn karbon qazı ağ ciyərlərə daşınır.

5. Qan orqanizm üçün mühafizə funksiyasını yerinə yetirir. Bədənimizdə mikroorqanizmlərlə və zərərli yad maddələrlə mübarizə aparan, onları parçalayan və neytrallaşdırın əkscisimlər-antitellər qandakı leykositlər (limfositlər) tərəfindən yaranır. Leykositlərin bəzi növləri (faqositlər) mikroorqanizmləri və yad maddələri udaraq faqositoz vəzifəsini yerinə yetirir.

6. Orqanizmdə humoral sistemin tənzimedici fəaliyyəti başlıca olaraq qanla icra olunur. Orqanizmdə meydana çıxan müxtəlif tənzimləyici fizioloji fəal kimyəvi maddələr (hormonlar və mediatorlar) qan vasitəsi ilə bədənin hər yerinə yayılır.

7. Qan homeostatik funksiya daşıyır, yəni o, endokrin və sinir sistemi ilə birlikdə orqanizmin daxili mühitinin sabit qalmasında iştirak edir.

Qanın plazması

Qanın plazması maye şəklində olan hüceyrəarası maddədir. Digər toxumaların hüceyrəarası maddəsindən fərqli olaraq qanın plazmasını hüceyrəvi elementlərdən asanlıqla ayırmaq olur. Bunun üçün tə-zə qanı sentrifuqadan keçirirlər. Bu zaman qanın hüceyrəvi elementlərinin xüsusi çəkisi çox olduğu üçün onlar şüşənin dibinə çökür, plazma isə ayrılaraq onların üstündə qalır.

Qanın plazması yapışqanabənzər, rəngsiz yaxud azca sarımtıl rəngli mayedir. Onun 90-93%-ni su, 7-10%-ni isə quru maddə təşkil edir. Quru maddənin 6,6-8,5%-ni zülallar, 1,5-3,5%-ni isə digər üzvi və qeyri-üzvi birləşmələr: yağlar qlükoza, hormonlar, fermentlər, mineral duzlar və mübadilə prosesinin son məhsulları (sidik cövhəri, sidik turşusu, bilirubin, kreatinin və s.) təşkil edir. Qlükoza 0,12% (80-120 mq%) və mineral duzlar 0,9% təşkil edir. Mübadilənin son məhsulları qan vasitəsilə böyrəklərə və dəriyə daşınır. Sonra sidik və tər vasitəsilə orqanizmdən kənar edilir.

Qan plazmasında olan zülallara əsasən albumin, qlobulin, protrombin, fibrinogen, müxtəlif fermentlər və əkscisimlər aiddir. Bunlardan protrombin və fibrinogen xüsusi əhəmiyyət kəsb edir və qanın laxtalanmasında iştirak edir.

Plazmanın mineral maddələrinin tərkibində olan elementlərə, kalium, kalsium, natrium, maqnezium, xlor, fosfor, yod, sink, mis və s. aiddir. Plazmada pH təxminən 7,36-ya bərabərdir. Qanın osmotik təzyiqi xörək duzunun 0,9%-li məhluluna müvafiqdir, yəni plazmada olan mineral duzların faizlə miqdarına bərabərdir.

Qanın hüceyrəvi elementləri

Qanın hüceyrəvi elementlərinə eritrositlər (qırmızı qan cisimcikləri), leykositlər (ağ qan cisimcikləri) və trombositlər (qan lövhəcikləri) aiddir (şəkil 19, 20, 21)

Qiğırdaq toxumasının daxilində qan damarları olmur. Toxumaya qida maddələri diffuziya üsulu ilə onu əhatə edən qiğırdaqüstülüyündən daxil olur.

Qiğırdaq toxuması da hüceyrəarası maddədən və hüceyrəvi elementlərdən təşkil olunmuşdur.

Qiğırdaq toxumasının hüceyrəarası maddəsi. Hüceyrəarası maddə kollagen tipli xondrin liflərindən və əsas amorf maddədən təşkil olunmuşdur. Xondrin lifləri kimyəvi tərkibinə görə birləşdirici toxumanın kollagen liflərinin eynidir və fibriliyar zülaldan əmələ gəlmişdir. Amorf maddə isə qeyri-fibriliyar zülallardan, mukopolisaxaridlərdən, lipidlərdən və qlikogendən təşkil olunmuşdur. Mukopolisaxaridlərin tərkibində xondroitin-sulfat turşuları, kerato-sulfatlar və sial turşusu vardır. Bu birləşmələr ara maddənin bazofilliyinə səbəb olur. Qeyri-fibriliyar zülallar mukopolisaxaridlərlə birləşərək xondromukoid yaxud xondromukoprotein əmələ gətirir. Qiğırdağın yapışqanlılığı, gərginliyi və sıxlığı xondromukoiddən asılıdır. Qiğırdaq toxumasında quru maddənin 50-70%-ni kollagen zülləli təşkil edir. Ara maddədə çoxlu miqdarda fibriliyar zülallar olur. Bunlar başlıca olaraq kollagen tipli zülallardan təşkil olunmuşdur.

Qiğırdaq toxuması üçün xarakter olan xondrin lifləri adı histoloji preparatlarda görünmür, çünkü bu liflərin şúa sindırma qabiliyyəti amorf maddədə olduğu kimiidir. Xondrin lifləri yalnız xüsusi üsullar (gümüşləmə və s.) tətbiq etməklə aşkar etmək olur.

Hüceyrəarası maddə yüksək hidrofillik xassəyə malikdir, bu da onun sıxlığını, turqor halını müəyyən edir, qida maddələrinin, suyun və mineral duzların diffuz etməsini təmin edir. Habelə qazlar və çoxlu miqdarda metabolitlər sərbəst olaraq ara maddəyə diffuziya edir. Lakin antigen xüsusiyyətlərinə malik olan iri molekullu zülallar ara maddədən keçə bilmir.

əridir, nəticədə orada süd turşusu toplanır və makrofaqların əmələ gəlməsi üçün şərait yaranır.

Makrofaqlar mərhələsi zamanı qandan toxumaya keçən limfositlərin və monositlərin makrofaqlara çevriləməsi ilə bərabər toxumanın öz hüceyrələri də, xüsusilə histiositlər və az diferensiasiya etmiş hüceyrələr bölünüb çoxalaraq makrofaqlara çevirilir. Makrofaqlar iltihab nahiyyəsində olan hüceyrə və toxuma hissəciklərini udaraq, regenerasiya prosesinin getməsi üçün xüsusi maddələr ifraz edir.

Üçüncü mərhələdə fibroblastlar fəaliyyətə başlayır. Bu zaman onlar həm bölünüb artır, həm də limfositlərdən, az differensiasiya etmiş adventisial və retikulyar hüceyrələrdən yaranır. Fibroblastlar iltihab ocağına keçərək orada toplanır və kollagen əmələ gətirir, sonra prekollagen və kollagen liflər yaranır, beləliklə, dağılmış toxuma bərpa olunur.

Qiğırdaq toxuması (*textus cartilagineus*)

Qiğırdaq toxuması birləşdirici toxumanın başlıca olaraq mexaniki və dayaq funksiyalarını yerinə yetirən növlərindən bəridir. Bu toxuma tənəffüs sisteminin bir sıra orqanlarının, oynaqların, fəqərəəarası disklərin, qabırğaların, bir sıra eşitmə orqanlarının və s. tərkibində olur.

Qiğırdaq toxumasında hüceyrəəarası maddə güclü inkişaf etmiş, miqdarı artmış və daha çox sıxlışmışdır. Bununla əlaqədar olaraq qiğırdaq toxuması mexaniki və dayaq funksiyalarını yerinə yetirə bilir.

Kimyəvi tərkibcə qiğırdaq toxumasının hüceyrəəarası maddəsində 70-80% su, 10-15% üzvi maddələr və 4-7% mineral duzlar vardır. Üzvi maddələr başlıca olaraq zülallardan, lipidlərdən və mukopolisaxaridlərdən ibarətdir.

Makrofaqlar sistemi

Orqanizmin bu və ya digər növ birləşdirici toxumalarına aid olan müəyyən qrup hüceyrələr faqositoz qabiliyyətinə malikdir. Onlar hüceyrənin ətraf mühitindən kolloid hissəciklərini tutub sitoplazmalarında dənələr şəklində toplayır, mikro-organizmləri, yad cisimləri, ölmüş hüceyrə hissəciklərini udur, habelə orqanizmə düşən mikroorganizmləri, digər yad cisimləri, zəhərli maddələri zərərsizləşdirir. Həmin hüceyrələr qrupu mübadilə prosesində fəal iştirak edir, orqanizmdə mühüm mühafizə funksiyasını yerinə yetirir və immunitetin yaranmasında bilavasitə iştirak edir. Qeyd olunan prosesləri yerinə yetirən bütün hüceyrələrin cəmi makrofaqlar sistemi adlanır. Makrofaqlar sistemi terminini ilk dəfə İ.İ.Meçnikov təklif etmişdir.

Makrofaqlar sisteminə kövşək lifli birləşdirici toxumanın makrofaqları, qaraciyər kapilyarlarının ulduzabənzər (Kupfer) hüceyrələri, qanyaradıcı orqanların faqositoz qabiliyyətinə malik olan retikulyar hüceyrələri, böyrəküstü vəzi və hipofiz kapilyarlarının endotel hüceyrələri, ağ ciyərdə olan spesifik hüceyrələr, qanyaradıcı orqanların sinusoid tipli qan kapilyarlarını örtən hüceyrələr aiddir.

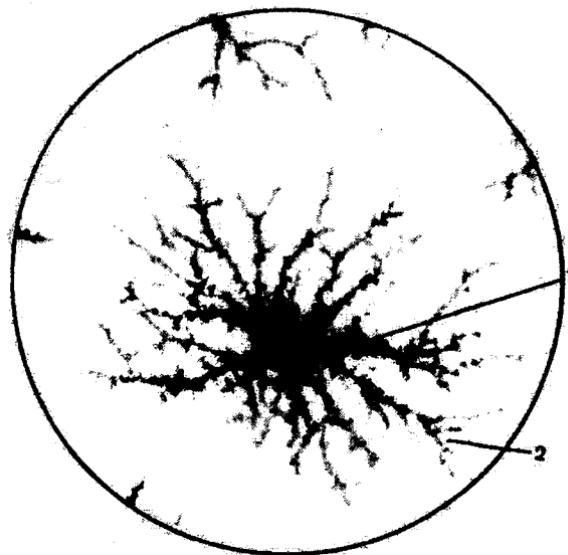
Toxuma zədələndikdə adətən orada iltihab dəyişiklikləri baş verir. Bu zaman üç mərhələ ayırd edilir: 1) leykositar mərhələ; 2) makrofaqlar mərhələsi; 3) fibroblastların fəaliyyətə başlaması mərhələsi.

Leykositar mərhələdə birinci olaraq iltihab nahiyyəsində kapilyarlar genişlənir, onların divarından qan plazması toxumaya sızır. Eyni zamanda iltihab ocağında baş verən kimyəvi dəyişikliklərə cavab olaraq neytrofillər qandan toxumaya keçir. Onlar hər tərəfdən yad cismi əhatə edərək leykosit lövhəsi yaradır. Birinci günün sonunda həmin lövhə qalınlaşır, sonra leykositlər lövhəsinin neytrofilləri dağılır, lizosomun fermentləri iltihab ocağına tökürlür və ölmüş hüceyrə hissəciklərini

və orada kövşək yerləşmiş kollagen fibrillər meydana çıxır. Rüseym inkişaf etdikcə kollagen fibrillərin də miqdarı artır.

Piqmentli toxuma (*textus pigmentosus*)

Birləşdirici toxumanın bir növüdür. Piqmentli birləşdirici toxumada çoxlu piqment hüceyrələri, yəni piqmentositlər-melanositlər olur. Piqmentositlər çoxçixıntılı hüceyrələrdir (Şəkil 62). Bu toxumaya süd məməciklərinin, xayalığın və anusun ətrafindakı dəridə, habelə gözün damarlı və qüzeqli qışasında təsadüf olunur. Melanositlər melanin piqmenti toplayır, ona görə də piqmentli toxuma dərinin müəyyən yerlərinin rəngli olmasını təmin edir.



Şəkil 62. Piqmentli hüceyrələr

1-sitoplazmada melanin pigmentinin dənələri;
2-hüceyrənin çıxıntıları

(selikli hüceyrələrdən) ibarətdir, lakin çox az miqdarda makrofaqlara da təsadüf olunur, bunlar bəzən nəzərə çarpır (şəkil 61).



*Şəkil 61. Selikli toxuma
1-mukositlər; 2-həliməbənzər hüceyrəarası maddə*

Hüceyrəarası maddə həlimə bənzəyir. Histokimyəvi cəhdən həlimin tərkibində çoxlu miqdarda mukopolisaxaridlər, xüsusilə hialuron turşusu olur. Hialuron turşusu hüceyrəarası əsas maddənin həlimə bənzəməsinə səbəb olur. İnsanda hamileliyin birinci yarısında ara maddədə hialuron turşusunun çoxlu miqdarda olması aşkar edilmişdir, bunlar boyanma zamanı bazofilliyyə səbəb olur.

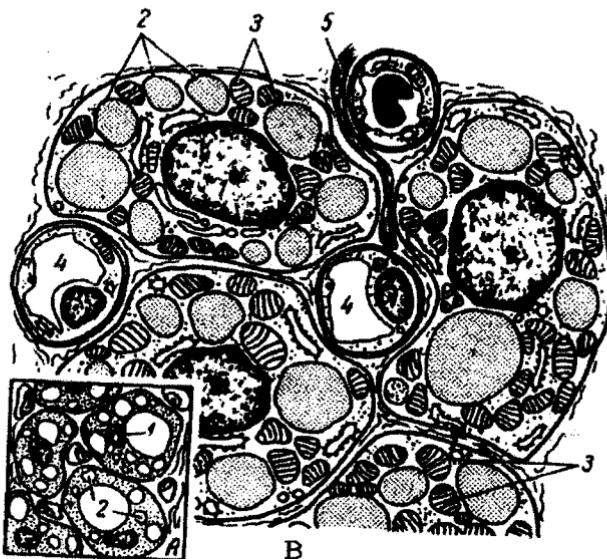
Həliməbənzər birləşdirici toxumanın xüsusi fibroblastları (mukositləri) zəif halda fibriliar zülallar sintez edir. Rüseymin inkişafının sonrakı mərhələlərində həliməbənzər maddə çoxalır

mullaşdırır, nəticədə triqliseridlər qliserin və yağ turşularına parçalanır. Beləliklə, boz piy toxuması termogen (istilik əmələ gətirmək) prosesində çox əhəmiyyətlidir. Buna görə də qış yuxusuna gedən heyvanlar üçün boz piy toxuması səciyyəvidir.

Aclıq zamanı piy toxuması adətən azalır, lakin boz piy az dəyişilir, bu əlamət ağ piy toxuması üçün daha çox xarakterdir. Lakin ağ piyin bütün hüceyrələri maddələr mübadiləsində fəal iştirak etmir. Bununla əlaqədar olaraq, orqanizmin bəzi yerlərində, məsələn, ovucda, ayaq altında və göz yuvasında ən güclü aclıq zamanı belə ağ piy toxuması çox cüzi azalır, lakin itmir. Yəqin ki, bu yerlərdə ağ piy mübadilə vəzifəsi deyil, daha çox mexaniki funksiya yerinə yetirir. Aclıqdan sonra yenidən qidalanma zamanı piy hüceyrələrinin sitoplazmasında əvvəlcə qlikogen toplanır. Sonra isə piy hüceyrələri lipidlərin sintezində həmin qlikogendən istifadə edir. Beləliklə piy toxumadasında aktiv şəkildə yağların, karbohidratların mübadiləsi və karbohidratlardan yağların əmələ gəlməsi prosesi gedir. Yağların parçalanması zamanı çoxlu miqdarda su ayrılır. Belə ki, 1q yağ parçalanan zaman 1,1q su əmələ gelir. Deməli, ağ piy toxuması suyun artığı üçün depo vəzifəsini yerinə yetirir. Bu toxuma həm də enerji mənbəyidir, termorequlyasiyada fəal iştirak edir. Ağ piy toxuması eyni zamanda amortizator vəzifəsini yerinə yetirir.

Selikli toxuma (*textus mucosus*)

Selikli yaxud həliməbənzər birləşdirici toxumaya yalnız embrional dövrdə, yəni rüseyimdə təsadüf olunur, yaşlı adamda və məməlilərdə belə toxuma olmur. Bu toxumaya göbək ciyəsinin həliməbənzər toxuması aiddir. Lakin selikli birləşdirici toxuma rüseyimi birləşdirici toxuma deyildir, bu da birləşdirici toxumanın yetişmiş formalarından biridir. Bu toxuma göbək ciyəsi düşənə qədər mövcud olur. Toxumanın hüceyrə elementləri, başlıca olaraq, fibrobast tipli hüceyrələrdən-mukositlərdən



Şəkil 60. Boz Piy toxumasının quruluş sxemi

A-piylə ayrılmış adipositlər (piy hüceyrələri)

B-adipositlərin (lipositlərin) ultramikroskopik quruluşu

1-adipositin nüvəsi; 2-xirdalanmış lipidlər; 3-çoxsaylı mitoxondrlər; 4-hemokapilyarlar; 5-sinir lifi

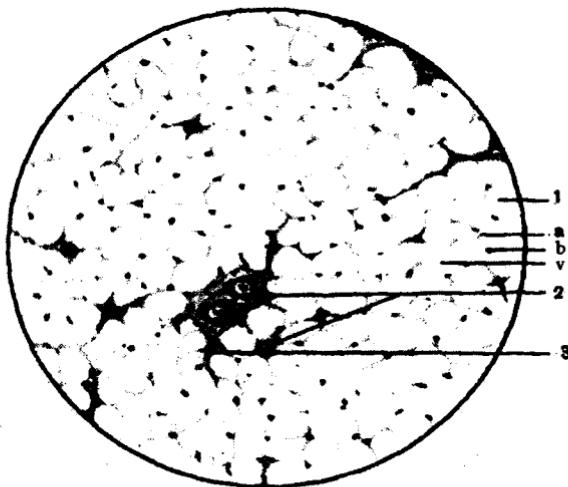
Piy hüceyrələri boz rəngdə olur. Onlara belə rəng verən mitoxondrilərdə olan dəmirli pigment-sitoxromdur. Mitoxondrilərin çox olması hüceyrələrin oksidləşdirici fəaliyyətinin çox olması ilə əlaqədardır. Boz piy hüceyrələrinin oksidləşdirici qabiliyyəti ağ piy hüceyrələrindən təxminən 20 dəfə yüksəkdir. Bunun nəticəsində hüceyrələr ətraf mühitə güclü enerji verir. Ətraf mühitdə temperatur aşağı düşdükdə boz piy hüceyrələrində oksidləşmə prosesləri yüksəlir. Bu zaman ayrılan istilik enerjisi qan kapilyarlarındakı qanı qızdırır. İstiliyin tənzimində habelə simpatik sinir sistemi və böyrüküstü vəzinin beyin maddəsinin hormonları-adrenalin və noradrenalinin mühüm rolü vardır. Onlar tsiklik AMF vasitəsi ilə lipazanın aktivliyini sti-

və funksional xüsusiyyətlərinə görə də ağ piy toxumasından fərqlənir. Boz piy toxumasında piy hüceyrələri nisbətən kiçik olur və sıx qan kapilyarları toru ilə əhatə olunur. Hüceyrələrin sitoplazmasında piy bütöv və iri damla şəklində deyil, çoxlu miqdarda ayrı-ayrı hissələr (törəmələr) kimi olur. Elektron mikroskopu ilə sitoplazmada mitoxondrilərin, miqdarının xeyli çox olduğu aşkar edilmişdir (şəkil 59, 60).



Şəkil 59. Boz piy toxumasının hüceyrəsi (elektron mikroskopunda görünüşü) 1-mitoxondrilər; 2-lipid törəmələri 3-nüvə

rast gəlmək olur. Retikulyar liflər piy hüceyrələri ilə sıx rabitədə olur, onlar qan və limfa kapilyarları ilə birlikdə piy hüceyrələrini səbət kimi əhatə edir. Qan və limfa kapilyarları payçıqları da əhatə edir.



Şəkil 58. Piy toxuması

1-piy hüceyrələri; a-sitoplazma, b-nüvə; v-spirtdə həll olmuş piyin yeri; 2-qan damarları; 3-lifli birləşdirici toxuma

Piy toxumasının iki növü ayırd edilir: ağ və boz piy toxuması. Bunların hüceyrələri müxtəlif rəngdə olur.

Ağ piy toxuması yaşılı adamlarda və heyvanlarda daha geniş yayılmışdır. İnsanda bu toxuma dəri altında, xüsusilə qarnın ön divarının aşağısında, sağrı və bud nahiyyələrində, kürək sümükləri arasında və onların altında, piylikdə, müsariqədə və periton arxasında toplanır.

Boz piy toxumasına başlıca olaraq yenidoğulmuş uşaq-larda və bəzi heyvanlarda (gəmiricilərdə və qış yuxusuna gedən heyvanlarda) təsadüf olunur. Onlarda, adətən, bu toxuma boyun nahiyyəsində, kürəkdə, döş arxasında, onurğa boyunca, əzələ aralarında aşkar edilir. Boz piy toxuması bir sıra quruluş

Retikulyar hüceyrələrdə orqanoidlərdən mitokondrilərə, Holci kompleksinə, hüceyrə mərkəzinə və zəif nəzərə çarpan endoplazmatik şəbəkəyə təsadüf olunur. Az diferensiasiya etmiş retikulyar hüceyrələrin nüvəsində xromatin az olur və buna görə də nüvə açıq rəngdə olur. Nüvə oval formasında olur və içərisində nüvəcik aydın görünür. Az diferensiasiya etmiş retikulyar hüceyrələr birləşdirici toxumanın digər hüceyrələrinə, məsələn, fibroblastlara, sərbəst makrofaqlara, piy hüceyrələrinə, plazmatik hüceyrələrə çevrilə bilir. Bunlar həmçinin, yüksək diferensiasiya etmiş retikulyar hüceyrələrə də çevrilir.

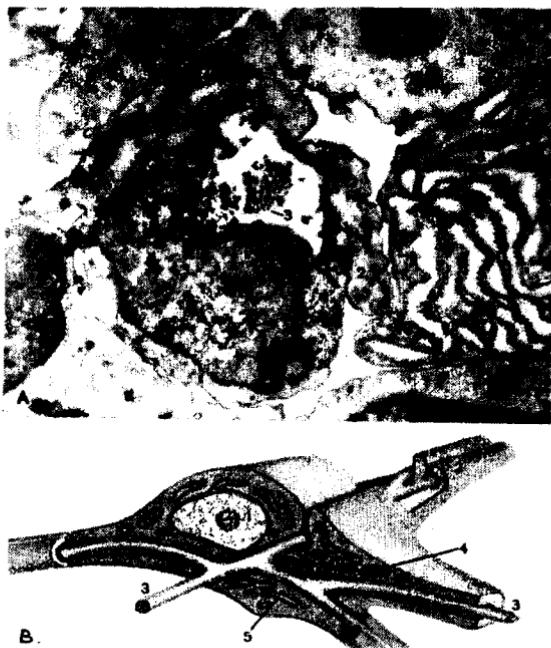
Toxumada olan retikulyar liflər retikulyar hüceyrələrin törəməsidir. Onlar gümüşləmə üsulu ilə aşkar edilir. Bunlarda lipidlər, karbohidratlar, yağ turşuları daha çoxdur və retikulyar liflər fermentlərin, zəif turşu və qələvi məhlullarının təsirinə qarşı çox davamlıdır və onların təsirindən ərimir.

Retikulyar birləşdirici toxuma qanyaradıcı orqanların stromasını əmələ gətirir. Bu toxumaya habelə bağırsaqların selikli qişasında və digər orqanlarda da təsadüf olunur.

Piy toxuması (*textus adiposus*)

Piy toxumasının histoloji quruluşunun əsasını piy hüceyrəleri-adipositlər yaxud lipositlər təşkil edir. Əgər birləşdirici toxumada piy hüceyrələri çox toplanarsa orada piy toxuması əmələ gəlir. Piy toxuması kövşək lifli birləşdirici toxuma qatları ilə payçıqlara bölünür. Buna görə də piy toxuması payçıqlı quruluşa malikdir (şəkil 58). Payçıqlar müxtəlif formada və ölçündə olur, onlar kövşək lifli birləşdirici toxuma qatı ilə bir-birindən ayrıılır. Piy hüceyrələri payçıqların daxilində çox sıx yerləşərək bir-birinə söykənir. Piy hüceyrələri arasında kövşək lifli birləşdirici toxumanın digər növ hüceyrələrinə də-fibroblastlara, limfositlərə, tosqun hüceyrələrə və s. təsadüf olunur. Bu hüceyrələr də sıx yerləşir. Payçıqların daxilində hüceyrələrdən əlavə nazik kollagen, elastik və retikulyar liflərə

Elektron mikroskopu retikulyar hüceyrələrin çıxıntılarının bir-birinə birləşdikləri yerdə hüceyrə qışalarının aydın görünən hüdudlarını və retikulyar hüceyrənin retikulyar liflərlə rabitəsini aşkar etmişdir (şəkil 57). Müxtəlif qıcıqların təsiri ilə retikulyar hüceyrələrin bir qismi formasını dəyişərək girdələşir. Bu cür retikulyar hüceyrələr maktofaqlara çevrilir. Beləliklə, retikulyar toxumada makrofaqlara da təsadüf olunur. Bunlar faqositoz prosesində iştirak edir. Retikulyar hüceyrələrin digər qismi isə faqositoz qabiliyyətinə malik deyildir və onlar az diferensiasiya etmişdir. Retikulyar liflərlə rabitədə olanlar isə fibroblastlara bənzər retikulyar hüceyrələrdir.



Şəkil 57. A-retikulyar toxumanın elektron mikroskopik quruluşu. B-retikulyar hüceyrələrin və retikulyar liflərin münasibəti (sxem)

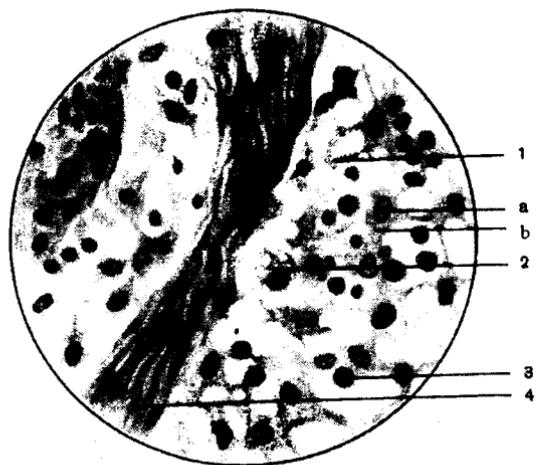
1-retikulyar hüceyrənin nüvəsi; 2-retikulyar hüceyrənin sitoplazmasının çıxıntısı; 3-retikulyar liflər; 4-mitoxondrilər; 5-endoplazmatik şabəkə; 6-plazmatik hüceyrənin bir hissəsi

Spesifik xassəli birləşdirici toxumalar

Spesifik xassəli birləşdirici toxumalara retikulyar, piy, selikli və pigmentli toxumalar aiddir.

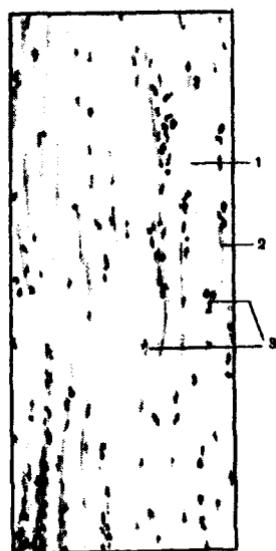
Retikulyar birləşdirici toxuma (textus conjunctivus reticularis)

Retikulyar birləşdirici toxuma torvari quruluşda olub, retikulyar hüceyrələrdən (retikulositlərdən) və retikulyar liflərdən təşkil olunmuşdur. Retikulyar hüceyrələr çıxıntıllara malikdir. Çıxıntıları vasitəsi ilə retikulyar hüceyrələr bir-biri ilə birləşərək tor yaxud retikulum əmələ gətirir (latınca reticulum-tor) (şəkil 56). Bununla əlaqədar olaraq bu toxuma tor birləşdirici toxuma da adlanır. Torvari quruluşun yaranmasında retikulyar liflər də iştirak edir. Toxumada olan retikulyar liflər müxtəlif istiqamətdə gedərək tor əmələ gətirir və bunlar bilavasitə retikulyar hüceyrələrlə sıx rabitədə olur, hətta bəzən hüceyrənin qışasına möhkəm birləşərək onu sitoplazmanın içərisinə doğru basır.

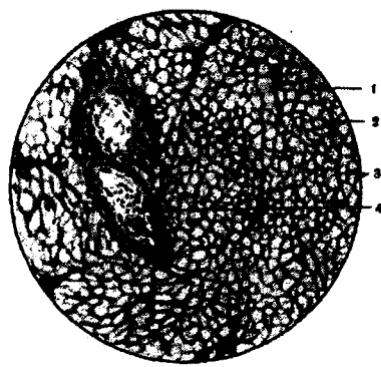


Şəkil 56. Retikulyar toxuma
1-retikulyar hüceyrələr; a-nüvə;
2-sitoplazma;
3-makrofaq;
3-limfosit; 4-limfa düyünün trabekulası

ların, məsələn, aortanın, traxeyanın, bronxların və s. divarında təsadüf olunur.



*Şəkil 54. Elastik birləşdirici toxuma (sarı bağın uzununa kəsiyi).
1-yoğun elastik lif; 2-kollagen liflərin nazik dəstəsi; 3-birləşdirici
toxuma hüceyrələrinin (fibrosit yaxud desmositlərin) nüvələri*



*Şəkil 55. Elastik birləşdirici toxuma (sarı bağın eninə kəsiyi)
1-elastik liflər; 2-kollagen liflərin nazik dəstəsi; 3-fibrositlərin
(desmositlərin) nüvələri; 4-qan damarı.*

Lövhəli lifli birləşdirici toxuma (*textus conjunctivus fibrosus lamellosus*)

Six formalılmış lifli birləşdirici toxuma növlərindən biri də lövhəli lifli birləşdirici toxumadır. Bu toxumada hüceyrə-arası maddə lövhələr şəklində olur. Lövhələr çox six konsentrik qatlar əmələ gətirir və həmin qatların aralarında əsasən yastılaşmış fibroblastlar və az miqdarda fibroblastlar və histiositlər (makrofaqlar) yerləşir. Lövhələrin əsas (amorf) maddəsində başlıca olaraq kollagen liflər olur, onlar əsasən boylama, bəzən isə pərakəndə yaxud köndələn istiqamətdə yerləşir. Bəzi lövhələrdə isə elastik yaxud retikulyar liflərə təsadüf olunur.

Lövhəli lifli birləşdirici toxumaya qıvrım toxum borucularının divarında, sinir dəstələrinin ətrafında (perinevriumda) və lövhəli hissi sinir cisimciklarının qışasında rast gəlmək olur.

Elastik lifli birləşdirici toxuma (*textus conjunctivus elasticus*)

Elastik lifli birləşdirici toxuma da six formalılmış lifli birləşdirici toxumanın bir növdür. Bu toxumanın hüceyrəarası maddəsində yerləşən liflərin əsas hissəsini yoğun yaxud yastılaşmış çoxlu sayıda olan elastik liflər təşkil edir (şəkil 54, 55). Lakin ara maddədə az miqdarda nazik kollagen liflərə də təsadüf edilir. Elastik liflər əksər hallarda şaxələnir və müəyyən bucaq altında bir-birindən aralanır. Elastik liflər bəzən kiçik dəstələr əmələ gətirir. Dəstələrin arasında isə nazik kövşək lifli birləşdirici toxuma qatları yerləşir. Həmin qatlarda qan damarlarına rast gəlmək olur. Bunlar toxumanı qidalandırır. Toxumanın hüceyrəvi elementləri başlıca olaraq desmositlərdən (fibroositlərdən) ibarətdir.

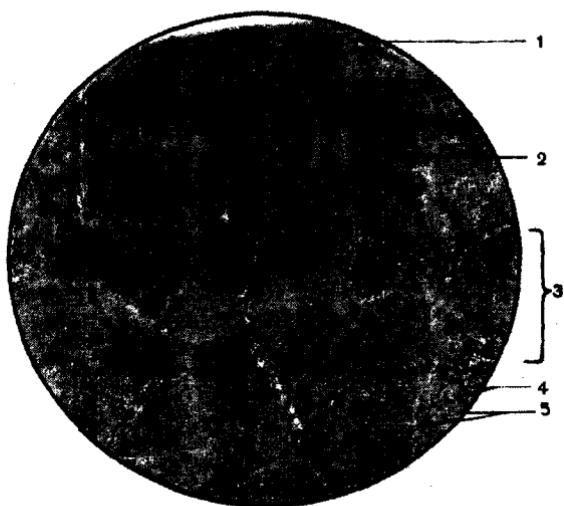
Orqanizmdə olan bəzi bağlar, məsələn, səs bağları, sarı bağ, boyunardı bağlı və s. elastik lifli birləşdirici toxumadan təşkil olunmuşdur. Bu toxumaya habelə bəzi boşluqlu orqan-

olduqda dördüncü dərəcəli dəstəyə də təsadüf olunur. Endotenon və peritenona qan damarları, sinirlər və propriozeptiv sinir ucları daxil olur. Vətərin daxilində olan qan damarları vətəri qidalandırır, proprioceptorlarda əmələ gələn sinir impulsları sinirlər vasitəsi ilə mərkəzi sinir sisteminə ötürülür. Vətəri xaricdən sıx lifli birləşdirici toxuma qışası-xarici peritenon əhatə edir. Bu qışadan vətərin daxilinə qan damarları, sinirlər və propriozeptiv sinir ucları daxil olur. Damarların ətrafında vətərin regenerasiyasında iştirak edən az diferensiasiya etmiş hüceyrələrə təsadüf olunur.

Bağlar, fassiyalar və lifli zarlar. Bunlar da quruluşa vətərə oxşayır. Liflər dəstələr əmələ gətirir. Lakin bağlarda dəstələr elastik liflərdən təşkil olunmuşdur və bu dəstələr bir-birindən kəskin şəkildə ayrılmır.

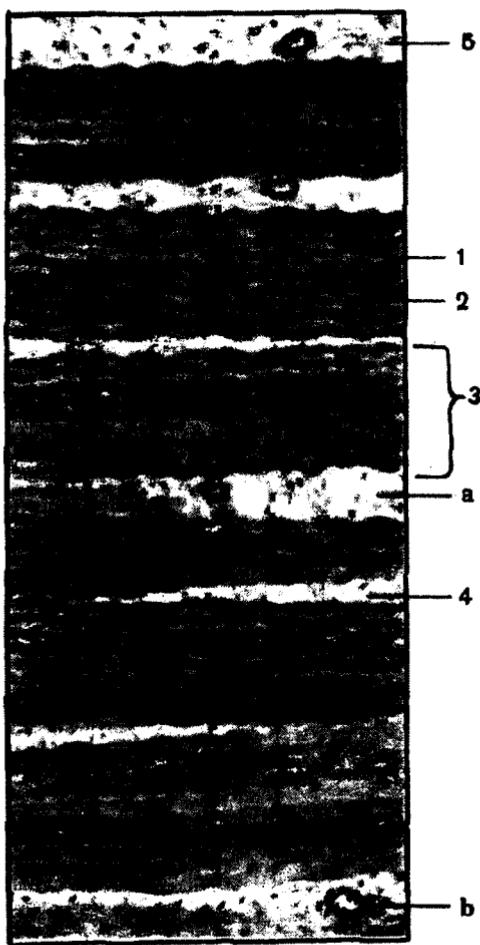
Fassiyalar və lifli zarlar (aponevrozlar, diafraqmanın vətər mərkəzi, bəzi orqanların kapsulları, beynin qışası, sklera, qığırdaqüstülüyü, sümüküstülüyü, yumurtalığın və xayanın ağlı qışaları və s.) isə başlıca olaraq kollagen liflər dəstələrindən təşkil olunmuşdur. Lakin fassiyalarda və lifli zarlarda kollagen liflər dəstələri adı vətərdəki kimi bir-biri ilə sadəcə birləşmir. Fassiya və lifli zarlar çətin dərtlidir. Bu da onunla əlaqədardır ki, kollagen liflər dəstələri və onların arasında yerləşən fibroblastlar və fibrositlər müəyyən nizamla bir-birinin üzərində bir neçə qatda yerləşirlər. Hər bir qatda dalğavari əyilmiş kollagen liflər dəstələri bir istiqamətdə və bir-birinə paralel yerləşir, lakin müxtəlif qatlarda kollagen liflər dəstələrinin istiqaməti eyni olmur. Liflərin bəzi dəstələri bir qatdan digərinə keçərək onları bir-biri ilə birləşdirir.

Fassiyalarda və lifli zarlarda kollagen liflər dəstələrindən əlavə elastik liflər də olur. Lakin elastik liflərin inkişaf dərəcəsi ayrı-ayrı lifli zarlarda eyni deyildir. Bəzi lifli zarlar (membranlar), məsələn, sümüküstülüyü, sklera, xayanın ağlı qışası, oynaqların kapsulları və s. kollagen liflər dəstələrinin az, elastik liflərin isə miqdarının çox olması ilə xarakterizə olunurlar. Aponevrozlarda isə əksinədir.



Səkil 53. Six formalasmış lifli birləşdirici toxuma (vətərin eninə kəsiyi) 1-peritenon; 2-endotenon (daxili kövşək birləşdirici toxuma); 3-ikinci dərəcəli kollagen lif dəstəsi; 4-birinci dərəcəli kollagen lif dəstəsi; 5- vətər hüceyrələri (fibrositlər)

Kollagen liflər dəstələri arasında olan lövhəşəkilli (yastı) nazik çıxıntılı fibrositlər sütun şəklində paralel sıralarla yerləşərək hüceyrə sütunları əmələ gətirir, nəticədə kollagen liflər dəstələri bir-birindən hüceyrə sütunları vasitəsi ilə ayrıılır. Belə dəstələr birinci dərəcəli vətər dəstələri adlanır. Bir neçə birinci dərəcəli vətər dəstələri nazik kövşək lifli irləşdirici toxuma qatı ilə əhatə olunaraq ikinci dərəcəli vətər dəstələrini əmələ gətirir. Deməli, ikinci dərəcəli vətər dəstələrini bir-birindən kövşək lifli birləşdirici toxuma-endotenon ayırır. İkinci dərəcəli vətər dəstələri də öz növbəsində birləşərək üçüncü dərəcəli vətər dəstələrini əmələ gətirir. Bu dəstələr nisbətən qalın kövşək lifli birləşdirici toxuma qatı ilə əhatə olunur, yəni üçüncü dərəcəli dəstələr də bir-birindən kövşək lifli birləşdirici toxuma qatı ilə ayrıılır, lakin bu toxuma qatı peritenon adlanır. Bəzən üçüncü dərəcəli dəstə vətərin özünü təşkil edir. Lakin vətər böyük



*Şəkil 52. Six formalasmuş lifli birləşdirici toxuma (vətərin uzununa
kəsiyi) 1-birinci dərəcəli kollagen lif dəstəsi; 2-vətər hüceyrələri
(fibrositlər); 3-ikinci dərəcəli kollagen lif dəstəsi; 4-endotenon
(kövşək lifli birləşdirici toxuma); a-piy hüceyrələri; b-qan damarı;
5-peritenon*

Liflərin yerləşmə xarakterindən asılı olaraq six lifli birləşdirici toxumanın iki tipi vardır: 1) six formalaşmamış lifli birləşdirici toxuma; 2) six formalaşmış lifli birləşdirici toxuma.

Six formalaşmamış lifli birləşdirici toxuma. Bu toxuma hüceyrəarası maddədə liflərin pərakəndə (nizamsız) yerləşməsi ilə xarakterizə olunur. Amorf maddədə liflər müxtəlif istiqamətdə yerləşən kollagen liflər dəstələrindən və elastik liflər torundan ibarətdir. Liflər bir-biri ilə çarpzlaşır və kollagen liflər dəstələri arasındaki sahə çox vaxt romba bənzəyir. Kollagen liflər dəstələri arasındaki sahədə hüceyrəarası amorf maddə və hüceyrələr yerləşir. Hüceyrələrin və amorf maddənin miqdarı xeyli az olur. Toxumanın hüceyrələri əsasən fibrositlərdən və çox az miqdarda histiositlərdən (makrofaqlardan) ibarətdir. Six formalaşmamış lifli birləşdirici toxumadan əsl dəri yaxud dərinin derma qatı təşkil olunmuşdur.

Six formalaşmış lifli birləşdirici toxuma. Bu toxumada kollagen liflər dəstələri müəyyən nizamla yerləşir, hüceyrəvi elementləri çox az, əsasən, fibrositlərdən və qismən fibroblastlardan ibarət olur. Hüceyrəarası amorf (əsas) maddə olduqca azdır. Kollagen liflərin nizamla düzülüyü həmin toxumanın yerləşdiyi orqanın yerinə yetirdiyi funksional şəraitdən asılıdır. Six lifli birləşdirici toxumadan vətərlər, bağlar, fassiyalar və lifli zarlar təşkil olunmuşdur. Six formalaşmış lifli birləşdirici toxumaya həmçinin lövhəli və elastik lifli birləşdirici toxumalar da aiddir.

Vətərlər (tendae). Vətərlər qalın, six və bir-birinə平行 yerləşən kollagen liflər dəstələrindən təşkil olunmuşdur (şəkil 52, 53). Bu dəstələrin arasında əsasən fibrositlər, az miqdarda fibroblastlar və amorf maddə yerləşir. Fibrositlərin yastı çıxıntıları kollagen liflər dəstələrinin arasına girir və kollagen liflərlə rabitədə olur. Vətərlərin fibrositləri vətər hüceyrələri yaxud tendinositlər (tendinocytı) adlanır. Amorf maddə müxtəlif maddələrdən ibarətdir, lakin o, mukoidlərlə daha zəngindir. Amorf maddəyə nəinki kollagen liflər dəstələri arasında, habelə, dəstələrin daxilində də təsadüf olunur, bunlar lifləri bir-birinə yapışdırır.

sonra müvafiq hüceyrələrin sitoplazmasına keçir; 3) dənəvər endoplazmatik şəbəkənin ribosomlarında amin turşularından polipeptid zəncirlər əmələ gəlir; 4) polipeptid zəncirlər bir-birinə sarılaraq triplet şəklində prokollagen molekullarını yaradır; 5) prokollagen molekulları dənəli endoplazmatik torun (şəbəkənin) sisternalarında toplanır; 6) həmin molekullar sonra hüceyrəarası sahəyə çıxarılır. 7) protofibrillərin və fibrillərin (liflərin) əmələ gəlməsi prosesi. Bu proses artıq hüceyrədən xaricdə gedir. Bu zaman prokollagen molekulları mukopolisaxaridlərin iştirakı ilə polimerləşərək protofibrilləri yaradır. Sonra ATF-in köməkliyi ilə protofibrillər dəstələr şəklində yan-yana yığıllaraq mukopolisaxaridlərin vasitəsi ilə bir-birinə birləşib fibrilləri əmələ getirir. Həmin fibrillərdən kövşək lifli birləşdirici toxumənin müvafiq lifləri yaranır. Kollagen və elas-tik liflərin əmələ gəlməsində başlıca olaraq fibroblastlar, retikulyar liflərin əmələ gəlməsində isə əsasən, retikulyar hüceyrələr iştirak edir. Fibroblastlar habelə, digər hüceyrələrlə (tosqun hüceyrələr, histiositlər və s.) birlikdə həm də əsas maddənin yaranmasında iştirak edir.

Hüceyrəarası maddə orqanizmin bütün ömrü boyu əmələ gəlir.

Six lifli birləşdirici toxuma (*Textus conjunctivus fibrosus compactus*)

Six lifli birləşdirici toxuma aşağıdakı xüsusiyyətləri ilə xarakterizə olunur: 1) toxumada liflər çoxlu miqdarda olub, six yerləşir; 2) kövşək lifli birləşdirici toxumaya nisbətən bu toxumada həm hüceyrəvi elementlərin və həm də hüceyrəarası əsas (amorf) maddənin miqdarı az olur; 3) hüceyrəvi elementlərin növ müxtəlifliyi çox zəifdir, belə ki, toxumada əsasən fibrositlər və az miqdarda histiositlərə (makrofaqlara) təsadüf olunur. Six lifli birləşdirici toxuma başlıca olaraq mexaniki vəzifə yerinə yetirir.



Şəkil 51. Desmoblast (fibroblast). Elektron mikroskopik quruluşu:
1-nüvə; 2-hüceyrədaxili torlu aparat; 3-dənəli endoplazmatik
şabak; 4-mitoxondrilər; 5-prototibrillər; 6-hüceyrə səthində
yerləşən prototibrillər; 7-kollagen fibrillər; 8-elastik fibrillər

Hüceyrəarası maddənin əmələ gəlməsi prosesi bir neçə mərhələdə gedir: 1) hüceyrəarası maddənin inkişafi üçün lazım olan başlangıç maddələr-amin turşuları qan plazması vasitəsi ilə əvvəlcə hüceyrəarası sahələrə daşınır; 2) həmin maddələr

Kimyəvi tərkibinə görə retikulyar liflər kollagen liflərə çox oxşayır, lakin bunlarda prolin və oksiprolin amin turşularının miqdarı azdır, sistein isə çoxdur. Retikulyar liflərdə qliko və mukoproteid tipli polisaxaridlərin, lipidlərin, yağ turşularının miqdarı daha çoxdur. Mukopolisaxaridlərdən yalnız B tipli xondroitin sulfat turşusuna təsadüf edilir.

Retikulyar liflər zəif turşu və qələvi məhlullarının təsirinə qarşı davamlıdır. Bu cəhətdən o, kollagen liflərdən fərqlənir. Retikulyar liflər habelə fermentlərin də təsirinə qarşı davamlıdır və tripsinin təsirindən ərimir. Bu xüsusiyyətinə görə isə o, həm kollagen və həm də elastik liflərdən fərqlənir. Dartılmalarına görə retikulyar liflər kollagen və elastik liflər arasında orta vəziyyətdədir.

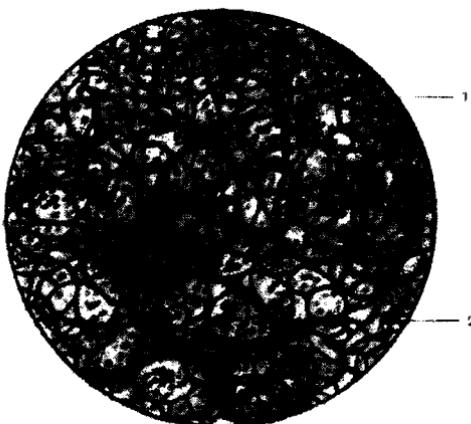
Elektron mikroskopu vasitəsi ilə müəyyən edilmişdir ki, retikulyar liflərin əsasını köndələn cizgili incə mikrofibrillər təşkil edir. Mikrofibrillərin cizgiləri arasındaki məsafə 64 nm-ə bərabərdir, onların diametri isə 40 nm-dir. Mikrofibrillər bir-biri ilə sementləyici maddə ilə çox möhkəm bitişir.

Retikulyar liflər birləşdirici toxumada mexaniki funksiya yerinə yetirir.

Kövşək lifli birləşdirici toxumanın hüceyrəarası maddəsinin inkişafı

Embrional dövrdə hüceyrəarası maddəni cavan fibroblastlar yaxud desmoblastlar yaratır (şəkil 51). Bu hüceyrələr isə mezenxim hüceyrələrindən əmələ gəlir. Yaşlı adamlarda isə hüceyrəarası madənin əmələ gəlməsində fibroblastlarla yanaşı turş mukopolisaxaridlər sintez edən digər hüceyrələr (makrofaqlar və tosqun hüceyrələr) və qanın plazması da iştirak edir.

Retikulyar liflər (fibrae reticulares). Kövşək lifli birləşdirici toxumanın lifli strukturlarından biri də retikulyar liflərdir. Onlar gümüşləmə üsulu ilə aşkar edilir. Ona görə də bu liflər argirofil liflər də adlanır (yunanca *argyros*-gümüş). Retikulyar liflər nazik olub, toxumada müxtəlif istiqamətdə gedərək incə tor (retikulum) əmələ gətirir (şəkil 50).



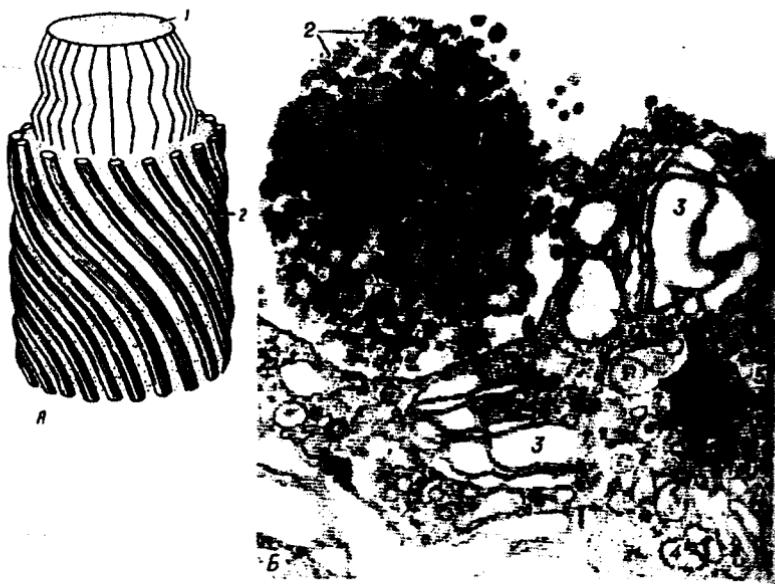
Şəkil 50. Retikulyar liflər

1-retikulyar (argirofil) liflər; 2-limfositlərin və retikulyar hüceyrələrin nüvəsi

Retikulyar liflərə başlıca olaraq qanyaradıcı orqanlarda, qan damarlarının ətrafında, piy hüceyrələri ətrafında və s. yerlərdə təsadüf olunur.

Əsl retikulyar liflər definitiv liflərdir, onlar digər liflərə çevrilmir. Lakin əsl retikulyar liflərdən əlavə argirofil liflər qrupuna həm də prekollagen liflər aiddir. Bunlar definitiv liflər deyildir. Prekollagen liflər sonradan kollagen liflərə çevirilir və deməli, bunlar müvəqqəti (provizor) liflər hesab olunur. Prekollagen liflər başlıca olaraq kövşək birləşdirici toxumanın inkişafı və regenerasiyası zamanı müşahidə olunur.

liflərdən fərqli olaraq onlarda köndələn cizgilər olmur. Protofibrillər qlikoproteinlə əhatə olunaraq, qalınlığı 8-10 nm olan mikrofibrillər əmələ gətirir. Elastik liflərin mərkəzində homogen xassəli amorf komponent, periferik hissəsində isə mikrofibrillər yerləşir (Şəkil 49). Mexaniki möhkəmlik tələb olunan yerlərdə mikrofibrillər daha güclü inkişaf etmişdir.



Şəkil 49. Elastik liflərin elektron mikroskopik quruluşu

A-sxem: 1-mərkəzi homogen hissə; 2-mikrofibrillər;
B-elektron mikroskopik görünüşü: 1-mərkəzi homogen hissə; 2-lifin periferik hissəsində yerləşən mikrofibrillər; 3-fibroblastın Holci kompleksi; 4-endoplazmatik şabaka; 5-sentriol

Kövşək lifli birləşdirici toxumada elastik liflər bir-birilə anastomozlaşaraq ilgəkli tor əmələ gətirir.

Elastik liflər birləşdirici toxumanın elastikliyini təmin edir və kollagen liflər üçün amortizator rolunu oynayır.

Kollagen liflər çox davamlı və möhkəmdir, az dərtilir, qırılmır, lakin elastiklik dərəcəsi az olur. Kollagen liflər suda şişərək 1,5 dəfə (50%) qalınlaşır, zəif turşu və qələvi məhlullarında isə daha çox-10 dəfə qalınlaşır. Bu zaman onların uzunluğu $\frac{1}{3}$ dəfə, yəni 30% qısalır. Cavan liflər daha çox şişir.

Liflərin suya həssaslığını təmin edən qlisin, prolin və oksiprolindir. Kollagen liflər isti suyun, zəif qələvilərin və turşuların təsirindən işib həll olaraq kollagen adlanan yapısqana çevrilir (yunanca kolla-yapışqan, genos-növ). Kollagen turş mühümədə pepsin fermentinin təsirindən asanlıqla əriyir.

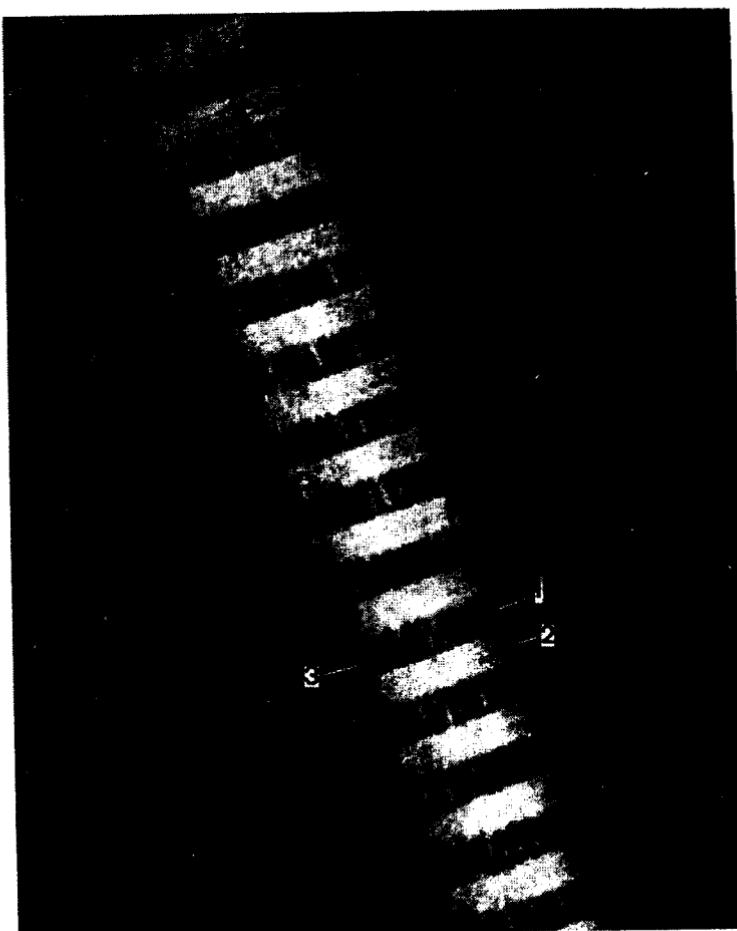
Elastik liflər (fibrae elasticae). Elastik liflər kövşək birləşdirici toxumada kollagen liflərin arasında yerləşir. Kollagen liflərdən fərqli olaraq onlar çox nazikdir, qalınlığı bir neçə mkm-ə bərabər olub şaxələnir və turş boyaqlarla pis rənglənir. Liflər homogen görünür və xüsusi boyaqlarla (rezorsin-fuksin, rezorsin-safranın və s.) rənglənir. Elastik liflər kollagen liflərdən fərqli olaraq asan dərtilir və onların möhkəmlilikləri xeyli azdır.

Elastik liflər zəif turşu və qələvi məhlullarına qarşı çox davamlıdır, bu maddələrin təsirindən şışmir və suda qaynatdıqda ərimir. Lakin fermentlərin-pepsin və tripsinin təsirindən asanlıqla əriyir.

Kollagen liflərdən fərqli olaraq elastik liflərin histokimyəvi tərkibinin əsasını-90%-ə qədərini elastin adlı zülal təşkil edir. O, fibroblastlar tərəfindən sintez olunur və onun molekulunun diametri 2,8 nm-ə bərabərdir. Elastin molekulunda kollagen zülalından fərqli olaraq, valin, qlisin, leysin və prolin kimi amin turşuları olduqca çoxdur. Lakin asparagin, arginin, qlütamin, oksiprolin, lizin, serin və histidin xeyli azdır.

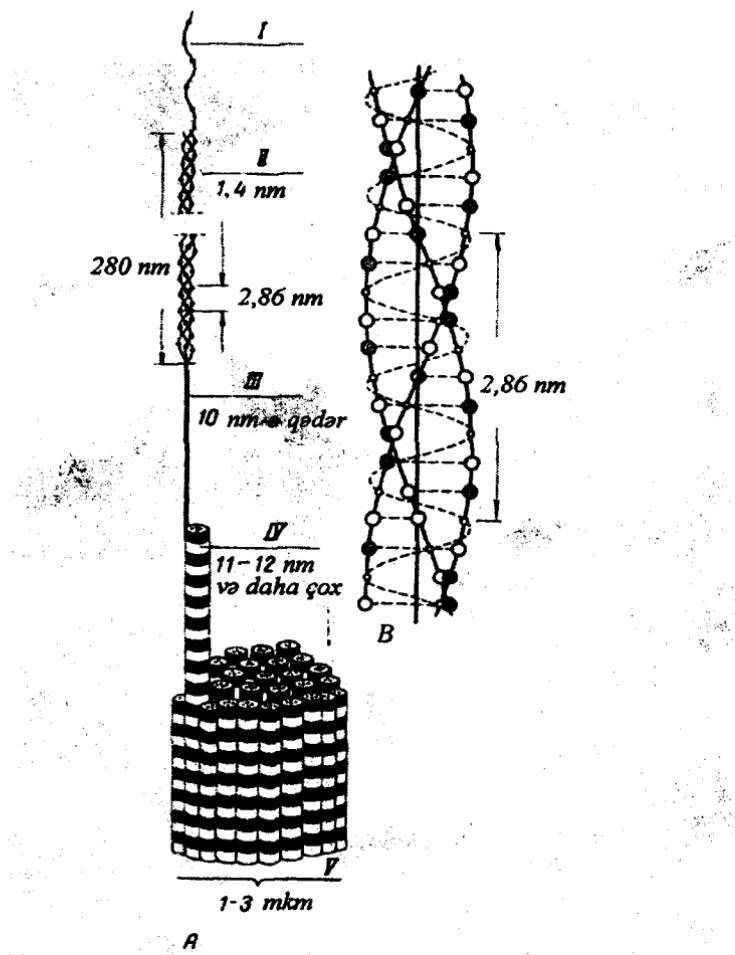
Elektron mikroskopu ilə müəyyən edilmişdir ki, elastik liflər qalınlığı 3-4 nm olan çox nazik fibrillərdən-prototibrillərdən təşkil olunmuşdur. Elastin molekullarından təşkil olunan prototibrillər bəzən qırıcımlar əmələ gətirir və kollagen

Polipeptid zəncirləri spiral şəklində qırılır və qıvrıl-maların təkrar olunma sahəsi $2,86\text{ nm}$ -ə bərabərdir. Spirallar ümumi ox ətrafında birləşir. Kollagen lifləri köndələn cizgili olur və bunların təkrarlanması sahəsi $54\text{-}70\text{ nm}$ -dir (şəkil 48).



*Şəkil 48. Kollagen fibrilin elektron mikroskopik quruluşu
1-tünd zolaqlar; 2-açıq zolaqlar; 3-kollagen protofibrillər*

dəqiqə ərzində prolin və lizin oksidləşərək hidrooksiprolinə və hidrooksilizinə çevrilir.



Şəkil 47. Kollagen lifin elektron mikroskopik quruluşu (sxem).

A: I-polipeptid zəncir; II-kollagen molekulu (tropokollagen); III-prototibril; B: Kollagen makromolekulunun spiralvari quruluşu; kiçik açıq dairələr-qlisin, İri açıq dairələr-prolin; strixlənmiş dairələr -hidrooksiprolin

müəyyən edir. Belə ki, hüceyrəarası maddə nə qədər sıx olarsa, mexaniki və dayaq funksiyaları da bir o qədər güclü olar. Trofik (qidalandırıcı) funksiya isə əksinə, zəifləyir. Endogen və ekzogen histaminlərin, hialuronidazanın təsiri ilə əsas maddənin keçiriciliyi yüksəlir. Hialuronidazanın aktivliyinin azalması onun keçiriciliyini zəiflədir; 8) əsas maddə fizioloji baryer vəzifəsini yerinə yetirir.

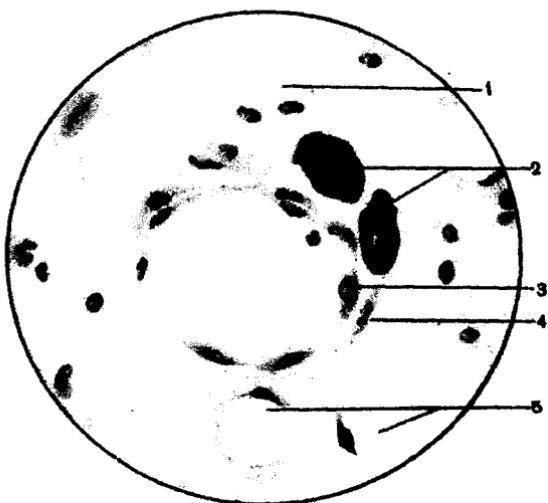
Kollagen liflər (*fibrae collagenae*). Kollagen liflər birləşdirici toxumanın lifli strukturları içərisində daha geniş yayılmışdır. Kövşək lifli birləşdirici toxumada müxtəlif istiqamətdə gedir, formaca düz yaxud spiralvari qırılmış şəkildə olur. Bunların qalınlığı 1-3 mkm və daha artıq olur. Kollagen liflər boylama istiqamətdə yerləşən və bir-biri ilə sementləyici maddə ilə (mukopolisaxaridlər və s.) birləşən daha incə diametri 0,05-0,1 mkm olan liflərdən ibarətdir. Bunlar kollagen lifin daxilində qalınlığı 0,3-0,5 mkm-ə bərabər olan dəstələr əmələ gətirir. Dəstələr yaradan hər bir incə lif isə öz növbəsində olduqca nazik, qalınlığı təxminən 10nm olan bir neçə protofibrillərdən əmələ gəlir (şəkil 47). Protorfirillər isə kollagen adlanan lifli zülal moleküllərindən ibarətdir. Həmin zülallar fibroblastlarda olan dənəli endoplazmatik şəbəkənin ribosomlarında sintez olunur. Kollagen zülal molekulunda çoxlu miqdarda prolin, oksiprolin, qlisin, lizin, asparagin, qlütamin və s. amin turşuları aşkar edilmişdir. Kollagen molekulunun uzunluğu təxminən 280 nm, eni isə 1,4 nm-ə bərabərdir. Bu molekullar tropokollagen adlanır və onlar hələ hüceyrədə yerləşir, sonra isə hüceyrəarası maddəyə ifraz olunur. Tropokollagen triplet adlanan üç polipeptiq zəncirindən təşkil olunmuşdur. Hər bir zəncirin tərkibində 1000-ə qədər amin turşuları vardır, bunların 33%-ə qədərini qlisin və 25%-ə qədərini isə prolinlə oksiprolin təşkil edir. Hər zəncir üç müxtəlif amin turşularından ibarət yığına malikdir, onlar dəfələrlə zəncir boyu təkrarlanır. Belə yığında birinci hər hansı bir amin turşusu olur, ikinci-prolin, yaxud lizin və üçüncü qlisin olur. Bir neçə

Əsas maddə (substantia fundamentalis). Birləşdirici toxumanın hüceyrələri və lifləri əsas maddədə yerləşir. Buna görə də əsas maddə toxumanın əsas komponenti hesab olunur. O, həlimə bənzər hidrofil mühitdir və bunun yaranmasında fibroblastlar, tosqun hüceyrələr və qismən histiositlər mühüm rol oynayır. Əsas maddənin tərkibinə müxtəlif turş mukopolisaxaridlər-xondroitinsulfat turşuları, dermatansulfat, keratinsulfat, heparinsulfat, hialuron turşusu və s. daxildir. Bunlar züləllərlə birləşərək əsas maddənin ən vacib komponenti olan mukoproteidləri əmələ gətirir. Mukoproteidlər su ilə rabitədə olur. Əsas maddənin tərkibinə habelə lipidlər, qanın albuminləri və qlobulinləri, müxtəlif mineral duzlar da (natrium, kalium, kalsium və s.) daxildir. Birləşdirici toxumanın müxtəlif yerlərində əsas maddənin miqdarı eyni deyildir. Kapilyarlar və kiçik qan damarları ətrafında, piy və retikulyar toxuma toplanan yerlərdə əsas maddə az olur, lakin digər toxumalarla hüdud-lanan yerlərdə, məsələn, epitellə temasda olduğu yerdə, onun miqdarı artır və o, retikulyar liflərlə birlikdə əsas zarı əmələ gətirir. Yetkin və qoca insanlara nisbətən uşaqlarda əsas maddə çox olur.

Əsas maddənin duruluğu artıqda əsas zarın lifli strukturları aydın görünür, onun qatılığı artıqda isə zar homogen halda olur. Əsas maddənin fiziki xassəsi və tərkibi yaşdan da asılıdır. Körpə uşaqlarda əsas maddədə su çox, lakin polimerlik dərəcəsi az olur. Qocalarda əksinə, su azalır və polimerlik dərəcəsi çoxalır, eyni zamanda, onlarda xondroitin sulfat turşuları artır, hialuron turşusu azalır.

Əsas maddə bir sıra proseslərdə mühün rol oynayır:

1. Əsas maddə metabolitlərin (mübadilə məhsullarının) qan ilə hüceyrə arasında daşınmasında iştirak edir; 2) dayaq rolunu oynayır; 3) müdafiə funksiyasında iştirak edir 4) mekaniki funksiya daşıyır; 5) əsas maddə su və mineral duz mübadiləsində iştirak edir, ion tərkibi tənzimləyir; 6) hüceyrələrlə liflər arasında əlaqə yaradır; 7) hüceyrəarası maddənin fiziki-kimyəvi halı birləşdirici toxumanın funksional xüsusiyyətlərini



Şəkil 46. Kövşək lifli birləşdirici toxumadakı qan damarının endotel hüceyrələri

1-əsas maddə; 2-tosqun hüceyrələr; 3-endotel hüceyrələr;
4-adventisial hüceyrə; 5-piy hüceyrələri

Hüceyrəarası maddə (Substantia intercellularis)

Kövşək lifli birləşdirici toxumada hüceyrəarası maddə əsas (amorf) maddədən və lifli strukturlardan təşkil olunur. Lifli strukturlara kollagen, elastiki və retikulyar liflər aiddir. İstər rüşeymdə, istərsə də yaşılı orqanizmdə hüceyrəarası maddə həm birləşdirici toxuma hüceyrələrinin ifraz etdiyi sekret nəticəsində və həm də hüceyrəarası sahəyə daxil olan qan plazması hesabına yaranır. İnsan rüşeymində bəndaxili inkişafın 1-2-ci ayından başlayaraq hüceyrəarası maddə meydana çıxır. Orqanizmin bütün həyatı boyu hüceyrəarası maddə daimi yeniləşir-rezorbsiya edilir və yenidən bərpa olunur.

birləşir. 2) qıfıl tipli birləşmə əmələ gətirir. 3) hüceyrələrin kənarları bir-birinin üzərində yerləşir.

Elektron mikroskopu vasitəsi ilə endotel hüceyrələrin sitoplazmasında endoplazmatik şəbəkə, mitoxondri, ribosomlar, Holci kompleksi, vakuollar, pinositoz qovuqcuqlar, nazik saplar (filamentlər) aşkar edilmişdir. Orqanoidlər zəif nəzərə çapır. Sitoplazmada adətən bir, iki bəzən isə üç nüvə olur. Hüceyrə qışasının sərbəst səthində çoxlu miqdarda mikroxovcuqlara təsadüf olunur. Bu əlamət də epitel hüceyrələrinə xasdır.

Endotel hüceyrələrinin nüvə yerləşən mərkəzi nahiyyəsi nisbətən qalın olub bir neçə mkm-ə çatır, periferik hissəsi isə çox nazik olub 20-80 nm-ə bərabərdir.

Bəzi orqanlarda, məsələn, böyrək yumaqçığı kapilyalarında endotel hüceyrələrinin sitoplazmasında diametri təxminən 0,1 mkm olan çoxlu kiçik dəliklər olur. Belə hüceyrələr pəncərəli endotel hüceyrələri adlanır.

Endotel hüceyrələri yüksək regenerasiya qabiliyyətinə malikdir, onlar mitoz və amitoz üsulu ilə çoxala bilir.

Endotel hüceyrələri qan və limfa damarlarının, habelə ürək kameralarının daxili səthini bütöv bir qat kimi örtür (Şəkil 46). Bununla da onlar qan ilə ətraf toxuma arasında bioloji baryer vəzifəsini yerinə yetirir. Digər tərəfdən bu hüceyrələr maddələr mübadiləsində fəal iştirak edir. Bəzi orqanların kapilyalarında endotel hüceyrələri faqositozda mühüm rol oynayır. Məsələn, qara ciyərdəki ulduzabənzər (Kupfer) hüceyrələr buna misal ola bilər.

Tosqun hüceyrələr heparin ifraz edərkən dənələrini itirir. Bu proses deqrənulyasiya adlanır. Digər maddələr, məsələn, histamin ifraz etdikdə hüceyrənin qışası və dənələri dəyişmir.

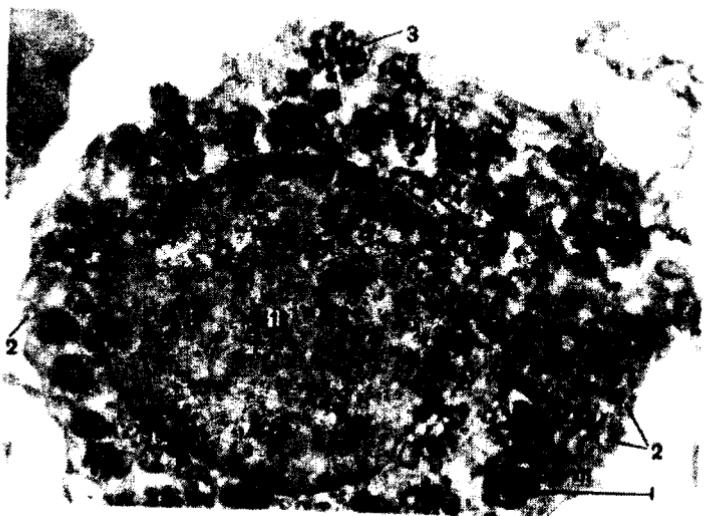
Tosqun hüceyrələrin əmələ gəlməsi haqqında müxtəlif fikirlər vardır. Bəziləri bunların qırmızı sümük iliyinin sütun hüceyrələrindən əmələ gəldiyini göstərir. Digərləri isə nadir hallarda bu hüceyrələrin mitoz üsulu ilə bölünüb çoxalmasını qeyd edirlər. Tosqun hüceyrələrin orqanizmdə çox mühüm əhəmiyyəti vardır. 1) tosqun hüceyrələr heparin, histamin və serotonin kimi fizioloji fəal maddələr ifraz edir. 2) bunlar müxtəlif maddələr ifraz etməklə birləşdirici toxumanın əsas maddəsinin əmələ gəlməsində iştirak edir. 3) heparin ifraz etməklə tosqun hüceyrələr bir sıra proseslərdə mühüm rol oynayır. Heparin hüceyrəarası maddənin keçiriciliyini, qanın laxtalanmasını və qanda lipidlərin miqdarını azaltır. O, qanda lipidləri azaltmaqla arteriya damarlarının divarında xolesterin və lipidlərin toplanmasına mane olur, nəticədə ateroskleroz prosesinin qarşısını alır. 4) tosqun hüceyrələr birləşdirici toxumada hüceyrəarası maddənin tərkibinin dəyişməsində iştirak edir və bununla da ara maddənin kimyəvi tərkibini tənzimləyir.

9. Endotel hüceyrələri (endoteliositlər). Endotel hüceyrələri epitel hüceyrələrinə daha çox oxşayır. Belə ki, bunlar da epitel hüceyrələri kimi formaca yastı olub, qütblük (polyarlıq) xüsusiyyətinə malikdir və əsas zar üzərində yerləşir. Bunlara görə də bəzi müəlliflər endoteli yastı epitel toxumasının bir növü hesab edirlər. Digər müəlliflər endotelə epitel toxuması ilə birləşdirici toxuma arasında kecid forma kimi baxırlar.

Endotel mezenximdən inkişaf edir. Endotel hüceyrələrinin kənarları girintili-çixıntılı olur. Epitel hüceyrələri kimi onlar da bir-birinə six təmas edir və hüceyrəarası maddə nəzərə çarpmır, bu da epitel toxumasına xas olan əlamətdir. Endotel hüceyrələri üç üsulla bir-birinə təmas edir: 1) desmosomlarla

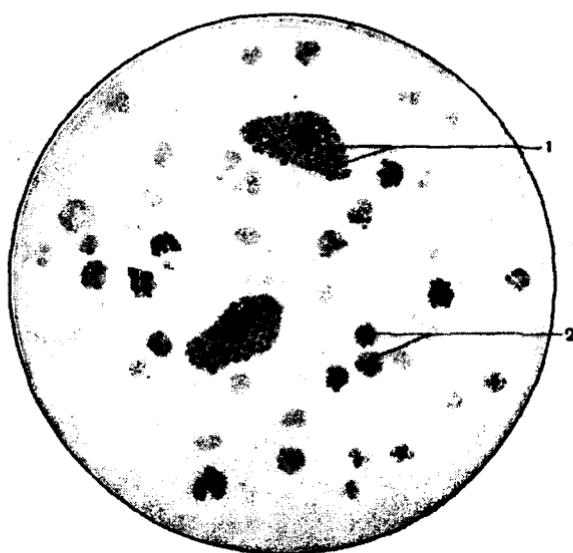
Nüvə kiçik, girdə yaxud oval formada olub xromatinla zəngindir. Hüceyrədə adətən bir, nadir hallarda iki nüvə olur. Sitoplazmada organidlər-mitoxondri, Holci kompleksi və endoplazmatik şəbəkə zəif inkişaf etmişdir.

Tosqun hüceyrələrin sitoplazmasında çoxlu miqdarda bazofil dənələr yerləşir. Dənələr böyüklüyünə və miqdarına görə dəyişkəndir. Elektron mikroskopuna görə onların diametri 0,3-1 mkm-ə qədər olur (Şəkil 45). Dənələrin az miqdarı ortoxromatik, əksəriyyəti isə metaxromatik boyanır. Həmin dənələrdə heparin, histamin, serotonin, A və S tipli xondroitin sulfat turşuları aşkar edilmişdir. Heparin çox olduğu üçün tosqun hüceyrələri heparinositlər də adlandırırlar. Sitoplazmanın əsas maddəsində müxtəlif fermentlər: lipaza, turş və qələvi fosfataza, peroksidaza, sitoxromoksidaza, ATP-aza və s. habelə mukopolisaxaridlər, qlikoproteidlər və lipoidlər vardır.



Şəkil 45. Tosqun hüceyrələrin elektron mikroskopik quruluşu
1-nüvə; 2-mikroxovcuqlar; 3-bazofil dənələr; 4-mitoxondri

və qara ciyerdə daha çox təsadüf olunur. Hamiləlik zamanı bəlaliqda və süd vəzilərində, şiddetli həzm prosesində mədədə, bağırsaqlarda və qara ciyerdə bu hüceyrələrin miqdarı xeyli artır. Qanda bazofil leykositləri az olan orqanizmlərdə məsələn, siçanlarda birləşdirici toxumada tosqun hüceyrələrin miqdarı çox olur yaxud əksinə, qanda bazofil leykositləri çox olan heyvanlarda, məsələn, dovşanlarda tosqun hüceyrələr birləşdirici toxumada az olur.



Şəkil 44. Tosqun hüceyrələr
1-tosqun hüceyrələrin sitoplazmasında olan bazofil dənələr;
2-leykositlər

Tosqun hüceyrələr müxtəlif formalarda: oval, uzunsov və bəzən qısa çıxıntılı olur. Qısa və enli çıxıntıların olması onların amöbvari hərəkət edə bilməsinə səbəb olur, bu zaman onların forması və ölçüsü dəyişir. İnsanda bu hüceyrələrin eni 4-14 mkm olur, uzunluğu 22 mkm-ə qədər çatır.

Epidermisin basal membran üzerinde yerleşen basal qatında iki cür hüceyrələr yerləşir: epiteliositlər və melanositlər (piqmentli hüceyrələr). Bunların müvafiq olaraq miqdarda nisbəti təxminən $10 : 1$ kimidir.

Dərinin piqmentli hüceyrələrində melanin piqmentinin toplanması mexanizmi müxtəlifdir. Belə ki, dərinin epidermis qatının piqmentli hüceyrələri özləri piqment sintez edirlər. Belə hüceyrələr melanoblastlar adlanır. Əsl dəridə olan piqmentli hüceyrələr isə piqment maddəsini epiteldən (epidermisdən) udur. Ona görə də bu hüceyrələrə melanoforlar deyilir. Melanin piqmenti sitoplazmada kiçik dənələr yaxud çöplər şəklində toplanır.

7. Leykositlər. Kövşək lifli birləşdirici toxumada həmişə köçəri xarakterli leykositlər olur. Leykositlər kövşək lifli birləşdirici toxuma üçün az xarakterdir, çox vaxt infeksiyalar zamanı müşahidə edilir. Toxumanın hüceyrə tərkibi müxtəlif səbəblərdən, məsələn, orqanizmin yaşıdan, toxumanın morfoloji və funksional halından və s. asılı olaraq dəyişir yaxud təzələnir. Kövşək lifli birləşdirici toxumada leykositlərin olması toxumanın qanla rabitədə olduğunu sübut edir. Bu toxumada leykositlərdən çox vaxt limfositlərə və neytrofillərə təsadüf olunur. İnsanda bəzi yerlərdə (məsələn, süd vəzilərində, ağ ciyərlərdə, piylikdə və s.) hətta eozinofil leykositlərə də rast gəlmək olur. Digər yerlərin kövşək lifli birləşdirici toxumasında eozino-fillərə nadir hallarda təsadüf olunur.

8. Tosqun hüceyrələr. (Labrositlər). Kövşək lifli birləşdirici toxumanın daimi hüceyrələrindən biri də tosqun hüceyrələrdir. Bu hüceyrələrin sitoplazmasında spesifik bazofil dənələrin olması səciyyəvidir. Bu dənələr qanın bazofil leykositlərində olan dənələri xatırladır (şəkil 44). Kövşək lifli birləşdirici toxumanın yerləşdiyi hər bir yerdə tosqun hüceyrələrə rast gəlmək olur. Bunlar çox vaxt kiçik qan və limfa damarlarının ətrafinda qruplarla yerləşir. Tosqun hüceyrələrə mədə-bağırsaq sisteminde, balalıqda, süd vəzisində, badamlarda, timus vəzisində

ra yaxud tünd qəhvəyi) piqment maddələri-melanin piqmenti toplayır. Ona görə də bunlar piqmentositlər yaxud melanositlər adlanır.

Piqmentli hüceyrələr müxtəlif formalı qısa çıxıntıllara malik olan uzunsov hüceyrələrdir (şəkil 43). Piqmentli hüceyrələrə insanda dərinin müyyən yerlərində-anus ətrafında, xəyalıqda, süd vəzisi məməciyi ətraflında, habelə göz almasının damarlı və qüzeqli qışasında daha çox miqdarda təsadüf edilir. Lakin qara rəngli insanlarda bu hüceyrələrə demək olar ki, dərinin hər yerində rast gəlmək olur. Piqmentli hüceyrələrə dərinin epiteldən əmələ gəlmış epidermis qatında və kövşək lifli birləşdirici toxumadan təşkil olunmuş dermada-əsl dəridə, yəni dərinin hər iki qatında təsadüf olunur.



Şəkil 43. İnsan dərisində olan piqmentli hüceyrələr.
1-epitel; 2-kövşək birləşdirici toxumanın lifləri;
3-piqmentli hüceyrələr

Qana və limfaya sorulan yağ damcıları (diametri 1mkm-ə yaxın olur) damarların endotel hüceyrələri tərəfindən yaradılan lipoproteidlipaza fermentinin təsirindən yağ turşusuna və qliserinə parçalanır. Bunlar isə piy hüceyrələri tərəfindən udulur. Digər fermentin-qliserolkinazanın təsiri ilə həmin maddələrdən yenidən neytral yağ-triqliseridlər sintez olunur.

Piy hüceyrələrində toplanmış triqliseridlər (yağ damları) yenidən sərf olunur. Belə ki, onlar lipolitik hormonların (adrenalin, insulin) və lipolitik fermentin (lipaza) təsiri ilə yağ turşularına və qliserinə qədər parçalanır, qanda həmin maddələrlə albumin arasında əlaqə yaranır və onlar qida maddələrinə ehtiyacı olan digər toxumalara daşınır.

Piy başlıca olaraq neytral yağlardan təşkil olunmuşdur. Piy hüceyrələrində neytral yağlardan əlavə həmçinin digər lipidlər: xolesterin, fosfolipidlər, yağ turşuları, o cümlədən fermentlər-fosfataza, esteraza və s. maddələr də olur. Lipidlər su-dan III boyaqları ilə narıncı rəngə və osmium turşusu ilə qara rəngə boyanır.

Orqanizmin fizioloji halından və başlıca olaraq qidalanmadan asılı olaraq piy hüceyrəlarının sayı, həmçinin piy yiğintisinin miqdarı dəyişir. Orqanizm uzun müddət pis qidalandıqda yaxud ac qaldıqda piy hüceyrələrinin sayı azalır və həm də piyin çox hissəsi yox olur. Bu zaman hüceyrələrdə mitokondrilərin miqdarı artır.

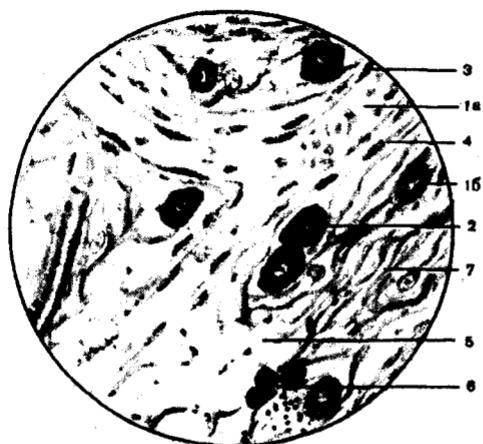
Yaşılı orqanizmin birləşdirici toxumasında piy hüceyrəleri güclü qidalanma şəraitində qan kapilyarlarına söykənən adventisial hüceyrələrdən inkişaf edir. Bu zaman hüceyrələrin sitoplazmasında əvvəlcə kiçik yağ damlaları meydana çıxır, sonra həmin damlalar böyüyür və bir-birilə birləşərək daha iri damlalar əmələ gətirir. Bəzən piy hüceyrələri digər birləşdirici toxuma hüceyrələrindən-fibroblastlardan, retikulyar hüceyrələrdən və s. inkişaf edir.

6. Piqmentli hüceyrələr (piqmentositlər). Piqmentli hüceyrələr yaxud piqmentositlər sitoplazmasında tünd rəngli (qa-

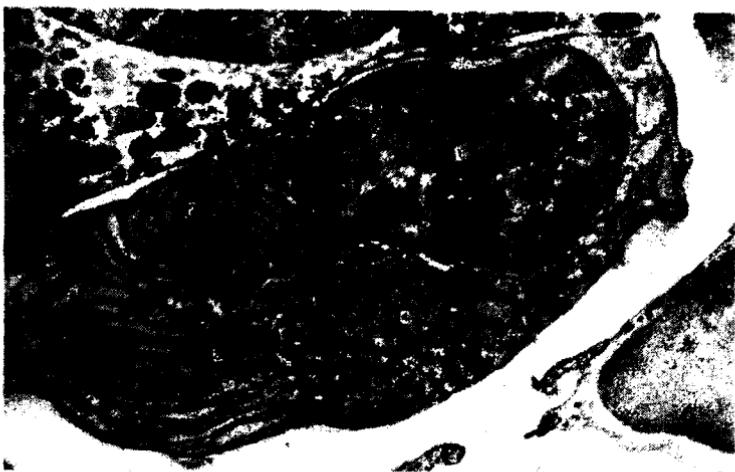
ehtiyat halında toplaya bilmir, onlar həmin törəmələri ətraf mühitdən udaraq sitoplazmada həzm edir. Belə hüceyrələr lipositlərdən fərqli olaraq lipofaqlar adlanır.

Piy hüceyrələri qan damarları ətrafında toplanır. Bu hüceyrələr çox toplandıqda toxumanın digər hüceyrələri aradan çıxır və nəticədə piy toxuması əmələ gəlir. Piy hüceyrələri adətən qruplarla, nadir hallarda tək-tək yerləşir. Onlar əsasən kürə formasında olur. Sitoplazmada piy artıqca onlar böyükür, diametri bəzən 100-120 μm -ə çatır. Belə hüceyrələrdə piy kürə şəklində hüceyrənin bütün mərkəzi hissəsini tutur, sitoplazma nazik qişa kimi onu əhatə edir (Şəkil 42). Sitoplazmada az miqdarda sap yaxud çöpşəkilli mitoxondrilər yerləşir, bunlara nüvənin yaxınlığında təsadüf olunur. Endoplazmatik şəbəkə və Holci kompleksi reduksiyaya uğramışdır. Nüvə yastı formada olur.

Cavan piy hüceyrələrində piy yiğintiləri çox ola bilər, onlar kiçik damlalar şəklində sitoplazmanın müxtəlif yerlərində toplanır. Sitoplazmanın periferik hissəsində çoxlu miqdarda pinositoz qovuqcuqlara təsadüf olunur.



Şəkil 42. Piy hüceyrələri
1a-venula; 1b-arteriola;
2-tosqun hüceyrələr;
3-endotel hüceyrələr;
4-adventisial hüceyrələr;
5-piy hüceyrələri;
6-plazmatik hüceyrələr;
7-kollagen liflər



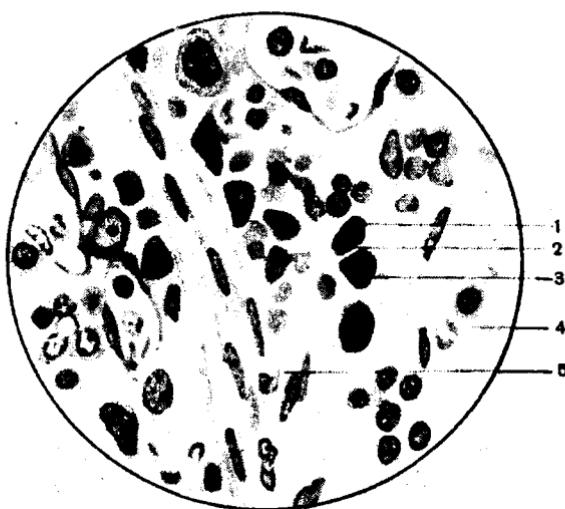
*Şəkil 41. Plazmatik hüceyrənin elektron mikroskopik quruluşu
(dalaqdan hazırlanmış preparat).*

1-nüvə; 2-çoxlu miqdarda ribosomlara malik olan endoplazmatik şabak; 3-mitoxondri; 4- sitoplazmanın açıq rəngli sahəsi

Orqanizmdə plazmatik hüceyrələrin çox mühüm əhəmiyyəti vardır. İltihab zamanı bu hüceyrələrin miqdarı artır. Onlar orqanizmə daxil olan antigenlərə (yad cisimciklərə) qarşı antitellər (əks cisimciklər) və qan plazması qlobulinləri sintez edirlər. Bu hüceyrələr humoral immuniteti təmin edirlər.

Plazmatik hüceyrələr sütun hüceyrələrindən-B-limfositlərdən və retikulyar hüceyrələrdən inkişaf edir.

5. Piy hüceyrələri (lipositlər yaxud adipositlər). Kövşək lifli birləşdirici toxumanın hüceyrələrindən biri də piy hüceyrəlidir. Onlar sitoplazmasında ehtiyat halında piy toplamaq qabiliyyətinə malikdir. Toplanan piy qidalanma prosesində, enerjinin yaranmasında və suyun metabolizmində iştirak edir. Kövşək lifli birləşdirici toxumanın digər hüceyrələrində də, məsələn, makrofofaqların və fibroblastların da sitoplazmasında piy törəmələrinə rast gəlmək olur, lakin bu hüceyrələr piyi



Şəkil 40. Plazmatik hüceyrələr (dalaqdan hazırlanmış preparat)

- 1-plazmatik hüceyrənin nüvəsi;
- 2-bazofil sitoplazma;
- 3-sitoplazmanın açıq rəngli sahəsi;
- 4-dalağın sinusu;
- 5-dalağın trabekulası.

Elektron mikroskopu ilə plazmatik hüceyrələrdə az miqdardır mitokondrilər, çoxlu ribosomlar və yaxşı inkişaf etmiş, dənələrlə zəngin endoplazmatik şəbəkə aşkar edilmişdir (Şəkil 41). Orqanizmə antigen düşdükdə dərhal dənəli endoplazmatik şəbəkədə antitel-qamma-qlobulin zülalı sintez olunur.

Sitoplazma kəskin bazofil xassəlidir, burada çoxlu miqdardır RNT, çoxlu kiçik vakuollar, habelə mukopolisaxaridlər aşkar edilmişdir. Yetişmiş plazmatik hüceyrələrin fəallığı azalır, onlar tədricən degenerasiyaya uğrayır, sitoplazmada asidofil əlavələr görünür, nüvə parçalanmağa başlayır, sitoplazmanın bazofilliyi tədricən zəifləyir və sonra hətta itir. Degenerasiyaya uğramış plazmatik hüceyrələrin əvəzində birləşdirici toxumada oksifil cisimciklər (Russel cisimcikləri) meydana çıxır.

duqdan sonra həmin antigenlərə qarşı orqanizmdə antitellər hazırlanır. Bu zaman limfositlərlə əlaqəyə girərək makrofaqlar limfositlərə antigen məlumatları ötürür və bu da limfositlərin antitel hazırlaması üçün olduqca zəruridir. 2) makrofaqlar zəhərli maddələri neytrallaşdırır. 3) immunitetin yaranmasında iştirak edir, onlar immun cisimciklər əmələ gətirir, beləliklə, orqanizmin infeksiyaya davamlılığını təmin edir. Makrofaqların plazmolemmasının səthində reseptorların yerləşməsi onların immun reaksiyalarda iştirak etməsində mühüm rol oynayır. 4) makrofaqlar mübadilə prosesində fəal iştirak edir. 5) onlar orqanizmin daxili mühitini təmizləyir. 6) qandan birləşdirici toxumaya keçən zülal molekullarını udub parçalayaraq onları amin turşularına çevirir. 7) onlar mukopolisaxaridlər sintez etməklə hüceyrəarası maddənin amorf hissəsinin yaranmasında iştirak edir. 8) makrofaqlar hüceyrəarası maddəyə bioloji aktiv maddələr və fermentlər (interferon, lizosim, pirogenlər, proteazalar, turş hidrolazalar və s.) ifraz edir və bu da makrofaqların müxtəlif qoruyucu funksiyalar yerinə yetirməsində mühüm rol oynayır.

Makrofaqlar mitoz üsulu ilə bölündüb çoxalır. Bunlar həmçinin bəzi şəraitdə, məsələn, iltihab zamanı digər hüceyrələrdən-az diferensiasiya etmiş hüceyrələrdən, monositlərdən, kiçik limfositlərdən və sütun hüceyrələrindən inkişaf edir. Sütun hüceyrələrindən sərbəst makrofaqlar əmələ gəlir.

4. Plazmositlər (*plazmatik hüceyrələr*). Plazmositlərə sümük iliyində, dalaqda, limfa düyünlərində, mədə-bağırsağın selikli qişasının xüsusi qatının kövşək lifli birləşdirici toxumasında, piylikdə, süd, ağız suyu və digər vəzilərin inter stisial (ara) birləşdirici toxumasında və digər yerlərdə təsadüf olunur. Plazmatik hüceyrələr girdə, oval yaxud çoxbucaqlı formada olub nisbətən kiçik hüceyrələrdir, diametri təxminən 6-10 mkm-dir. Nüvələri girdə yaxud oval şəkillidir və adətən eksentrik vəziyyətdə yerləşir (şəkil 40). Nüvənin yanında sitoplazmanın açıq rəngli sahəsi (perinuklear sahə) müəyyən edilir. Bu sahəyə hüceyrənin sferası deyilir. Burada sentriollar və Holci kompleksi aşkar edilir.



Şəkil 39. Makrofaqın elektron mikroskopik quruluşu
1-mikroxoxovcuqlar; 2-lizosomlar; 3-həzm vakuolu; 4-mitochondri;
5-endoplazmatik şəbəkə; 6-hüceyrədaxili torlu aparat

Makrofaqlar aşağıdaki funksiyaları yerinə yetirir: 1) makrofaqlar mikroorganizmləri, yad cisimləri, ölmüş hüceyrə hissəciklərini udur və onları öz sitoplazmasında əridərək həzəm edir. Makrofaqlar udulan materialın hüceyrədaxili həzəm olunması, habelə antibakterial və digər bioloji aktiv maddələrin (pirogen, interferon, lizosim və s.) sintezi üçün çoxlu orqanoidlərə malikdir. Orqanizmə yad zülallar-antigenlər daxil ol-

sitlər kövşək lifli birləşdirici toxumanın daimi hüceyrələridir, sərbəst makrofaqlar isə iltihab nəticəsində və ya digər qıcıqlandırıcıların təsirindən birləşdirici toxumada meydana çıxır.

Makrofaqlar müxtəlif formada: uzun, girdə, oval və s. formada olur. Onların kənarı girintili çıxıntılıdır və hüdudları aydın görünür (37-ci şəkilə bax).

Elektron mikroskopu vasitəsi ilə makrofaqların qişası üzərində sitoplazma tərəfindən yaradılan dərin büküsələr və mikroxovcuqlar aşkar olunmuşdur. Bunların köməkliyi ilə makrofaqlar yad cisimcikləri tutur. Makrofaqların plazmolemmasının səthində reseptorlar yerləşir. Reseptorlar həmin hüceyrələrin immun reaksiyalarda iştirak etməsinə səbəb olur. Sito-plazma bazofildir, içərisində çoxlu lizosomlar, faqosomlar, (həzm qovuqcuqları), pinositoz qovuqcuqlar, kifayət qədər mitokondrilər, dənəli endoplazmatik şəbəkə və Holci kompleksi olur (şəkil 39). Histokimyəvi tədqiqatlar sitoplazmada qlikogen törəmələri, lipidlər, mukopolisaxaridlər, ribonukleoproteidlər, oksidləşdirici və hidrolitik fermentlər olduğunu müəyyən etmişdir. Nüvə adətən bir ədəd, girdə, oval yaxud paxla formada olur, tünd boyanır, xromatin dənələri sıx yerləşir, nəticədə nüvəcik aydın görünmür.

Makrofaqlar amöbvari hərəkət etmək qabiliyyətinə malikdir. Zədələnmələr və iltihab zamanı makrofaqlar fəal surətdə həmin yerlərə yaxınlaşır, bu zaman onların sitoplazmasında qlikogenin miqdarı artır. Qlikogen makrofaqlar üçün əsas enerji mənbəyidir. Bu enerji faqositoz prosesində sərf olunur. Fagositoz zamanı habelə lizosomlarda olan turş fosdataza fermentinin fəallığı daha da artır, bu da həmin fermentlərin bilavasitə udulan hissəciklərin həzmində iştirak etməsi ilə əlaqədardır. Makrofaqlar digər hüceyrələrdən təcrid olunmuş halda, tək-tək yaxud kiçik qruplarla yerləşir. Onlar qan damarları və piy hüceyrələri çox olan yerlərdə, müxtəlif orqanların stromalarında daha çox olur.

rələri-hemositoblastlar, mielositlər və s. inkişaf edir. Bu proses sümük iliyindən kənarda gedir. Ona görə də belə qanyaranma ekstramedulyar mielopoez adlanır. Az diferensiasiya etmiş hüceyrələrdən eyni zamanda digər hüceyrələr də, hətta saya əzələ hüceyrələri də inkişaf edə bilir.

Az diferensiasiya etmiş hüceyrələrə aşağıdakılardır: perisitlər; adventisial hüceyrələr, primitiv retikulyar hüceyrələr, kiçik limfositlər və sütun hüceyrələri.

Perisitlər birləşdirici toxuma hüceyrəlidir və çıxıntılı formada olurlar. Onlar kapilyar qan damarlarını səbət kimi əhatə edir və kapilyarların divarını təşkil edən endotel hüceyrələrin membranına təmas edir. Perisitlərdə efferent sinir ucları aşkar edilmişdir və bunlar kapilyarların diametrinin (eninin) dəyişməsini tənzim edir.

Adventisial hüceyrələr perisitlərdən xaricdə yerləşir. Onlar birləşdirici toxumanın amorf maddəsi ilə əhatə olunmuşdur və həmin maddənin içərisində kollagen liflər yerləşir. Adventisial hüceyrələr formaca fibroblastlara çox oxşayır, uzun yaxud iyə bənzər formada olur. Zəif bazofil sitoplazmasında orqanoidlər və dənələr görünür. Oval yaxud girdə formada olan nüvə nisbətən tünd boyanır. Diferensiasiya olunan zaman bu hüceyrələr fibroblastlara, miofibroblastlara və lipositlərə (piy hüceyrələrinə) çevrilə bilir.

3. Makrofaqlar (makrofaqositlər). Makrofaq anlayışını histologiyaya ilk dəfə İ.İ.Meçnikov daxil etmişdir. Bunlar başlıca olaraq birləşdirici toxumanın daqositoz qabiliyyətinə malik olan hüceyrələridir. Makrofaqlar sistemində kövşək lifli birləşdirici toxumanın makrofaqları (histiositlər), qara ciyərin sinusoid damarlarının ulduzşəkilli hüceyrələri, qanyaradıcı orqanların (sümük iliyinin, dalağın, limfa düyünlərinin) makrofaqları, ağ ciyərin makrofaqları, peritoneal makrofaqlar, osteoklastlar və sinir sisteminin qliya makrofaqları aiddir.

Makrofaqlar iki qrupa bölünür: oturaq makrofaqlar yaxud histiositlər və sərbəst makrofaqlar yaxud poliblastlar. Histio-

Histokimyəvi analizlər vasitəsi ilə sitoplazmada mukopolisaxaridlər, qlikogen, fermentlər və ribonukleoproteidlər təpilmişdir.

Adı şəraitdə fibroblastlar cüzi hərəkət etmək və zəif faqositoz aktivlik qabiliyyətinə malikdir. Fibroblastların hərəkəti onların sitoplazmasındakı mikrofilamentlərin tərkibində olan aktin və miozin zülalları ilə əlaqədardır. Hərəkət zamanı fibroblastların səthi 10 dəfəyə qədər böyüyür.

Fibroblastlar mitoz və amitoz üsulu ilə bölünüb çoxala bilər. Bu, homoplastik çoxalma adlanır. Bununla bərabər, onlar heteroplastik yolla da çoxalır. Belə hallarda fibroblastlar sütun hüceyrələrindən və digər az diferensiasiya etmiş hüceyrələrdən əmələ gəlir. Fibroblastların iki populyasiyası mövcuddur: 1) qısaömürlü; bunlar bir neçə həftə yaşayır; 2) uzunömürlü fibroblastlar, bunlar isə bir neçə ay yaşayırlar.

İnkişaf dövrünü bitirmiş fibroblastlar fibrofitlərə çevrilir. Formaca uzunsov fibrofitlər qanadabənzər çıxıntılarla malikdir. Sitoplazmada az miqdarda orqanoidlər, vakuollar, lipidlər və qlikogen olur. Bu hüceyrələrdə kollagen və digər maddələrin sintezi kəskin şəkildə azalır.

2. Az diferensiasiya etmiş hüceyrələr. Kövşək lifli birləşdirici toxumanın hüceyrəvi elementləri içərisində çox təsadüf olunan hüceyrələrdən biri də az diferensiasiya etmiş hüceyrələrdir. Bunlar kambial hüceyrələr adlanır (latınca cambium - əvəz yaxud mübadilə). Bu hüceyrələr orqanizmin bütün inkişaf mərhələlərində birləşdirici toxumanın digər hüceyrələrinə çevirilə bilir, nəticədə bunlardan spesifik hüceyrələr əmələ gəlir. Həm fizioloji, həm də reparativ regenerasiya zamanı birləşdirici toxumanın hüceyrələri kambial hüceyrələrin hesabına yaranır. İltihab zamanı az diferensiasiya etmiş hüceyrələr fibroblastlara və makrofaqlara çevirilir.

Əgər orqanizmdə qanyaranma prosesi pozularsa, o zaman kövşək lifli birləşdirici toxumada yeni qanyaranma ocaqları yaranır və az diferensiasiya etmiş hüceyrələrdən qan hücey-

Elektron mikroskopu ile müəyyən edilmişdir ki, fibroblastların sitoplazmasında dənəli endoplazmatik şəbəkə və Holci kompleksi yaxşı inkişaf etmiş, mitoxondrilər azdır, lizosomların miqdarı çoxdur. Sitoplazmada, həmçinin qalınlığı 5-6 nm olan incə fibriliar strukturlar (mikrofilamentlər) və diametri 18-23 nm-ə bərabər olan mikroborucuqlar aşkar edilmişdir (şəkil 38).



Şəkil 38. Fibroblastın elektron mikroskopik quruluşu
1-fibroblastın nüvəsi; 2-mitoxondrilər;
3-endoplazmatik şəbəkə; 4-kollagen liflər

birləşdirici toxumanın hüceyrələri və hüceyrəarası maddəsi miqdarda bu və ya digər istiqamətdə dəyişə bilər. Bəzən müxtəlif orqanların kövşək lifli birləşdirici toxuması spesifiklik əldə edir və nəticədə ayrı-ayrı orqanlarda yerləşən kövşək lifli birləşdirici toxuma arasında fərqlər meydana çıxır.

Kövşək lifli birləşdirici toxumanın hüceyrələri (desmocyt)

Kövşək lifli birləşdirici toxumanın hüceyrələri çox müxtəlidir. Toxumanın tərkibində olan hüceyrələr aşağıdakılardır: 1) fibroblastlar 2) az diferensiasiya etmiş hüceyrələr, 3) makrofaqlar, 4) plazmositlər (plazmatik hüceyrələr), 5) piy hüceyrələri (lipositlər), 6) piqmentli hüceyrələr (piqmentositlər), 7) leykositlər, 8) tosqun hüceyrələr, 9) endotel hüceyrələr.

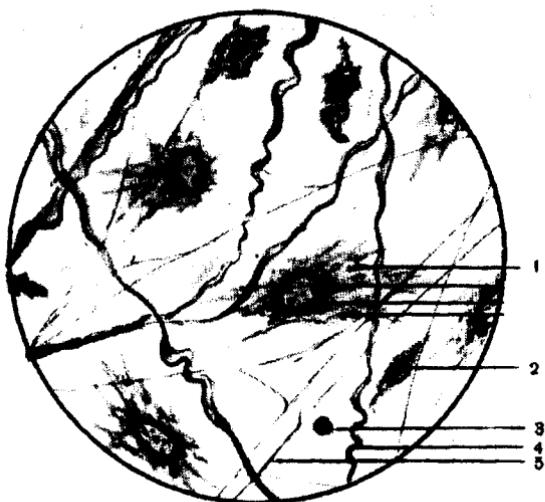
1. Fibroblastlar. Kövşək lifli birləşdirici toxumanın ən çox təsadüf olunan hüceyrələridir. Fibroblastlar toxumanın hüceyrəarası maddəsinin fibriliyar zülallarını (kollagen, elastin) sintez etmək qabiliyyətinə malikdir. Buna görə də onlar liflərin əmələ gəlməsində bilvasitə iştirak edir. Fibroblast termini də buradan meydana çıxmışdır (latınca *fibra-lif*, yunanca *blastos-maya*). Fibroblastlar habelə hüceyrəarası maddənin tərkibinə daxil olan mukopolisaxarıdlar, fermentlər və s. maddələr də sintez edirlər, bununla da əsas maddənin və bütövlükdə hüceyrəarası maddənin əmələ gəlməsində mühüm rol oynayır.

Fibroblastlar formaca uzunsov yaxud girdə olub xüsusi çıxıntılarla malik az ixtisaslaşmış hüceyrələrdir, onların diametri 20-25 mikrom-e qədər olur. Bunlar hüdudsuz olaraq əsas maddəyə keçir. İşıq mikroskopunda fibroblastların sitoplazması zəif bazofil boyanır, nüvəsi aydın görünür, iri olur, ellipsə benzəyir, içərisində 1-2 nüvəcik olur. Xromatin dənələr nüvədə bərabər paylanır.

Lifli birləşdirici toxumalar
Kövşək lifli birləşdirici toxuma
(*textus conjunctivus fibrosus laxus*)

Kövşək lifli birləşdirici toxuma orqanizmdə ən geniş yayılmış birləşdirici toxuma növüdür. Bu toxumaya bütün orqanların tərkibində təsadüf olunur, qan və limfa damarlarını müşayiət edir, çox orqanların stromasını əmələ gətirir. Beləliklə, kövşək birləşdirici toxuma orqanların daxili mühitini təşkil edir, qida maddələrini qandan həmin orqana yaxud əksinə, müxtəlif maddələri orqanlardan qan və limfa damarlarına keçirir, yəni maddələr mübadiləsində iştirak edir, trofik, istinad və qoruyucu funksiyalar yerinə yetirir.

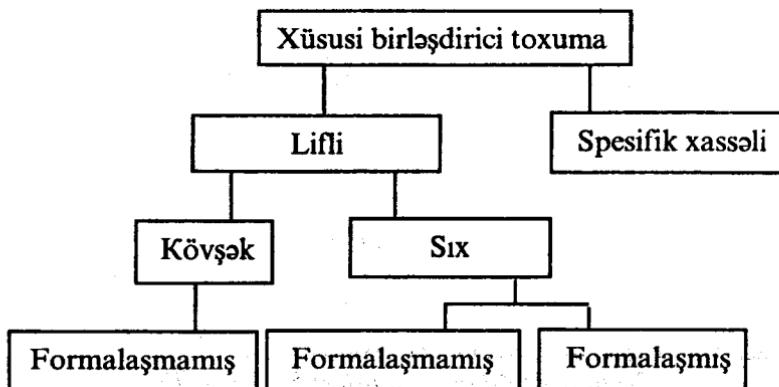
Kövşək birləşdirici toxuma müxtəlif quruluşa və vəzifəyə malik çoxlu miqdarda hüceyrələrdən və hüceyrəarası maddədən təşkil olunmuşdur. Hüceyrəarası maddə müxtəlif istiqamətdə kövşək yerləşən liflərdən və əsas amorf maddədən ibarətdir (Şəkil 37). Orqanın daşıdığı vəzifədən asılı olaraq kövşək lifli



Şəkil 37. Kövşək lifli birləşdirici toxuma. 1-fibroblast; 2-makrofaq; 3-limfosit; 4-kollagen liflər; 5-elastik liflər.

asılı olaraq müxtəlif vəzifələr yerinə yetirir, hər şeydən əvvəl trofik vəzifə daşıyır, hüceyrələrinin qidalanması üçün əlverişli şərait yaradır. 4) Bu toxuma orqanların əksəriyyətinin istinadını (stromasını) təşkil edir, onların hissələrini bir-biri ilə birləşdirərək həmin orqanlar üçün mexaniki vəzifə daşıyır. 5) Xüsusi birləşdirici toxumanın hüceyrəvi elementləri faqositoz qabiliyyətinə malikdir, habelə immun cisimciklər yaradır. Bununla əlaqədar olaraq toxuma mühafizə vəzifəsi daşıyır. 6) Bu toxuma orqanızmin zədələnmiş hissələrinin bərpasında və yaraların sağalmasında fəal iştirak edir. 7) Xüsusi birləşdirici toxuma qanyaradıcı orqanların stromasını təşkil edir, bununla da qanyaranma prosesində bilavasitə iştirak edir. 8) Xüsusi birləşdirici toxumanın quruluşu çox müxtəlifdir.

Xüsusi birləşdirici toxumaların təsnifatının əsasında həmin toxumaların histoloji quruluş xüsusiyyətləri durur, lakin toxumaların vəzifəsi də nəzərə alınır. Xüsusi birləşdirici toxumalar iki qrupa bölündür: lifli birləşdirici toxumalar və spesifik xassəli birləşdirici toxumalar. Lifli birləşdirici toxumalar kövşək və six lifli birləşdirici toxumalara bölündür. Kövşək lifli birləşdirici toxuma həmişə formalışmamış, six lifli birləşdirici toxuma isə həm formalışmamış, həm də formalışmış quruluşda olur. Beləliklə, xüsusi birləşdirici toxuma aşağıdakı sxem üzrə təsnif olunur.



Bəzi müəlliflərin fikrincə eritrositlər, dənəli leykositlər, limfositlər, monositlər və trombositlərin hər birinin öz əcdadı vardır.

Polifiletik nəzəriyyələrin heç biri embrional qanyaranma prosesinə müvafiq gəlmir. Belə ki, embrional dövrdə hər bir qanyaradıcı orqanda əvvəlcə qanın müxtəlif hüceyrələri əmələ gelir və sonra onlardan bəziləri üstünlük təşkil edir, digər tərəfdən bir hüceyrə digərinə çevrilə bilir. Bunlardan əlavə müəyyən edilmişdir ki, eyni bir toxumada, məsələn, birləşdirici toxumada bəzən mieloid, digər halda isə limfovit qanyaranma prosesi baş verə bilir.

Müəlliflərin çoxu monofiletik yaxud unitar nəzəriyyənin tərəfdarıdır. Monofiletik nəzəriyyəyə görə qanın bütün hüceyrəvi elementləri bir mənbədən-sütun hüceyrələrindən əmələ gelir. Sütun hüceyrələrindən hemositoblastlar inkişaf edir. Hemositoblastlar isə qanyaranma prosesində qanın bütün hüceyrəvi elementlərinin bilavasitə başlangıcını təşkil edir. Qeyd olunanları nəzərə alaraq müəlliflərin çoxu monofiletik (unitar) nəzəriyyəni əsas götürürler.

**Xüsusi birləşdirici toxumalar.
(*textus conjunctivus sensu stricto*)
Ümumi xarakteristikası və təsnifikasi**

Xüsusi birləşdirici toxuma da hüceyrəarası maddədən və hüceyrələrdən təşkil olunmuşdur. Birləşdirici toxumanın digər növlərində olduğu kimi bu toxumada da hüceyrəarası maddə yüksək inkişaf dərəcəsinə çatmışdır. Lakin xüsusi birləşdirici toxumanın özünə məxsus morfoloji və funksional xüsusiyyətləri vardır: 1) Bu toxuma orqanizmdə geniş yayılmışdır və demək olar ki, bütün orqanların tərkibində olur; 2) Orqanizmin müxtəlif yerlərdən, o cümlədən ayrı-ayrı orqanlarda quruluş xüsusiyyətlərinə və yerinə yetirdiyi vəzifəsinə görə fərqlənir; 3) Bu toxuma hüceyrələrlə zənginliyindən, hüceyrəarası maddənin inkişaf dərəcəsindən və fiziki-kimyəvi xassələrindən

Monositopoez. Monositlərə bütün qanyaradıcı orqanlarda təsadüf olunur. Monositlər qırmızı sümük iliyinin sütun hüceyrələrindən əmələ gəlir. Monositlərin inkişafı qırmızı sümük iliyində, dalaqda və s. yerlərdə gedir. Monositopoezdə aşağıdakı mərhələlər olur: sütun hüceyrələri-hemositoblast-monoblast-promonosit-monosit.

Qanyaranma nəzəriyyələri

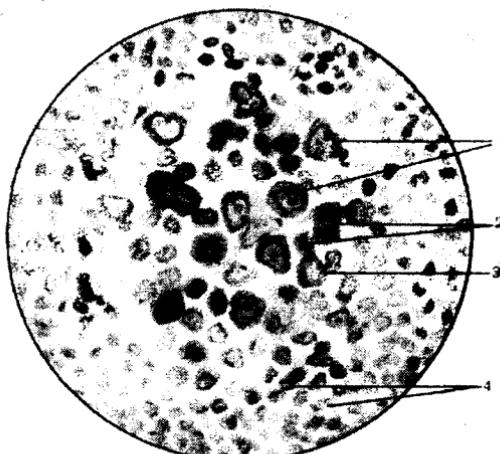
Qanın hüceyrəvi elementlərinin yaranması haqqında müxtəlif nəzəriyyələr mövcuddur. Bunlar iki qrupa bölündür: 1) polifiletik, 2) monofiletik yaxud unitar. Polifiletik (yunanca *polys*-çox, *phyletos*-əcdadı çox olan) nəzəriyyəyə görə qanın ayrı-ayrı hüceyrələri müxtəlif hüceyrələrdən inkişaf edir, yəni qanın hər bir hüceyrəsinin özünün başlangıç hüceyrəsi vardır. Beləliklə, polifiletik nəzəriyyəyə görə başlangıç hüceyrələrin sayı çoxdur. Lakin polifiletik nəzəriyyənin özünün də müxtəlif formaları vardır. Polifiletik nəzəriyyənin bəzi tərəfdarlarına görə bütün qan hüceyrələri iki başlangıç hüceyrədən inkişaf edir. Buna dualistik nəzəriyyə deyilir (latınca *duo*-iki).

Dualistik nəzəriyyəyə görə qanın mieloid elementləri (eritrositlər, dənəli leykositlər və trombositlər) mieloblastdan, limfoid elementləri (dənəsiz leykositlər) limfoblastdan inkişaf edir və heç vaxt bir hüceyrə forması digərinə çevrilə bilmir.

Polifiletik nəzəriyyənin digər tərəfdarlarına görə qanın hüceyrəvi elementləri üç mənbədən inkişaf edir, nəticədə trialistik nəzəriyyə meydana çıxmışdır (yunanca *tri*-üç). Trialistik nəzəriyyəyə görə qanın mieloid elementlərinin, limfositlərin və monositlərin hər birinin öz əcdadı vardır, bu əcdadlar da bir-birinə çevrilə bilmir və onlar ayrı-ayrı hemositoblastlar əmələ gətirir. Trialistik nəzəriyyənin tərəfdarlarına görə mieloid elementlər mieloid sistemdən, (mieloblastdan) limfositlər limfoid sistemdən (limfoblastdan) monositlər isə retikuloendotelial sistemdən inkişaf edir.

orta limfositlerin bir qismi ilə birlikdə ehtiyat halda yerləşərək qanda dövr edən limfositləri əmələ gətirir.

Limfositləri əmələ gətirən limfoblastlar cavan limfositlər olub nisbətən böyük ölçüyə malikdir. Böyük və orta limfositlər metabolik cəhətdən daha fəaldır. Onlar mitoz üsulu ilə bölünmək qabiliyyətinə malikdir (Şəkil 36). Kiçik limfositlər qan-yaradıcı orqanlardan və qan damarlarından çıxaraq birləşdirici toxumanın digər hüceyrələrinə çevrilə bilir.



Şəkil 36. Limfositopoez 1-böyük limfositlər; 2-böyük və orta limfositlərin mitoz bölünməsi; 3-orta limfosit; 4-kiçik limfosit

Limfositlərin xüsusi növü olan B-limfositlər sümük iliyində əmələ gəlir və burada o, diferensiasiya edir. Sonra diferensiasiya olunmuş B-limfositlər limfoid orqanlara-dalağa və limfa düyünlərinə daxil olur. Bu orqanlarda antigenlərin təsiri ilə ixtisaslaşaraq plazmositləri əmələ gətirir.

T-limfositlər də sümük iliyinin sütun hüceyrələrindən inkişaf edir. Sütun hüceyrələri qan vasitəsilə timusa daxil olur, orada limfoblastlara çevrilir, onlar da T-limfositləri əmələ gətirir.



Şəkil 35. Megakariositin bir hissəsi və onun sitoplazmasından ayrılan trombositlər. 1-meqakariositin nüvəsi; 2-meqakariositin sitoplazması; 3-sitoplazmanın meqakariositdən ayrılan hissəsi; 4-trombositlər

Limfositopoez. Limfositlərin inkişafı limfold orqanlarda limfa düyünlərində, dalaqda və timusda gedir. Bu orqanların limfold toxumasında olan limfoblastlar artaraq, əvvəlcə böyük və orta limfositləri, sonra isə bunlar da artaraq kiçik limfositləri əmələ gətirir. Limfoblastlar isə qırmızı sümük iliyinin sütun hüceyrələrindən inkişaf edir. Beləliklə, limfopoez aşağıdakı mərhələlərdən ibarətdir: sütun hüceyrəleri-hemositoblast-limfoblast-böyük limfosit-orta limfosit-kiçik limfosit. Qanda yalnız orta və kiçik limfositlər dövr edir, böyük limfositlər isə limfold orqanlarda, başlıca olaraq limfa düyünlərində qalır. Orada

rələrin bölünməsi hesabına yaşılı orqanizmin dənəli leykositlərə olan ehtiyacı ödənilir. Dənəli leykositlərin belə yaranması homoplastik qranulopoez adlanır. Lakin bəzi xəstəliklər zamanı or-qanizmin dənəli leykositlərə olan ehtiyacı artıqdə mielositlər bu tələbatı ödəyə bilmir, bu prosesə hemositoblastlar və hətta sütun hüceyrələri qoşulur. Bu hadisə heteroplastik qranulopoez adlanır.

Bütün mielositlər, xüsusilə neytrofil mielositlər, faqositoz qabiliyyətinə malikdir, lakin metamielositlərdən başlayaraq hərəkət etmək xüsusiyəti meydana çıxır.

Trombositopoez. Trombositlər yaxud qan lövhəcikləri də qırmızı sümük iliyində əmələ gəlir. Bunların da başlangıç forması hemositoblastlardan inkişaf edir. İnsanda onların inkişafı aşağıdakı mərhələlərlə gedir: hemositblast-meqakarioblast-meqakariosit-trombosit.

Meqakarioblastlar da bölünmə yolu ilə hemositoblastlardan əmələ gəlir. Onların diametri 16mkm-ə yaxın olur, hemositoblastların ölçüsündən (15 mkm) böyük olur. Nüvəsi tor quruluşda olub daxilində xromatin diffuz halda yerləşir, xarici səthində girinti və çıxıntılar təsadüf olunur. Sitoplazması bazofildir. Meqakarioblastlar diferensiasiya edərək meqakariositlərə çevirilir. Bu zaman onların nüvəsi böyür və seqmentləşir. Beləliklə, meqakariositlərdə nüvə iri və seqmentli olur. Sitolazma bölünmədiyinə görə miqdarı get-gedə artır. Nəticədə meqakariositlər nəhəng ölçüyə malik olur, diametri 40 mkm-ə çatır. Meqakariositlərin sitoplazmasında çoxlu sentriollar və digər orqanoidlər olur. Sitoplazmada həmçinin çox kiçik bazofil, polixromatofil yaxud oksifil dənələr vardır. Aqrانulyar endoplazmatik tor kanallarının olması bu hüceyrələr üçün xarakterik əlamət hesab olunur. Meqakariositin sitoplazmasında çoxlu yalançı ayaqcıqlar-psevdopoidlər əmələ gəlir. Sitoplazmanın psevdopodilər olan sahəsi qopub ayrılır və trombositləri (qan lövhəciklərini) əmələ gətirir (şəkil 35).



Şəkil 34. Eozinofil mielositin elektron mikroskopik quruluşu
1-nüvə; 2-hüceyrədaxili torlu aparat; 3-endoplazmatik şəbəkə;
4-ribosom; 5-mitochondri; 6-six cisimciklər

Beləliklə, neytrofil, eozinofil və bazofil leykositlər, yəni dənəli leykositlərin hər üç növü qırmızı sümük iliyində əmələ gəlir və onlar genişlənmiş (sinusoidşəkilli) kapilyarların divarından qana keçir. Normal orqanizmdə sümük iliyində ehtiyat halda çoxlu miqdarda hazır mielositlər olur. Həmin hücey-



Şəkil 33. Neytrofil mielositin elektron mikroskopik quruluşu
1-nüvə; 2-mitoxondri; 3-spesifik neytrofil dənələr;
4-endoplazmatik şəbəkə

Bazofil mielositlərin miqdarı neytrofil və eozinofil mielositlərin miqdardından az olur. Ölçüsünə görə isə onlardan fərqlənmir. Bunlar da bölünmə qabiliyyətinə malikdir və nüvə girdə olur. Lakin mielositlərin digər növlərindən fərqli olaraq bazofil mielositlərin nüvəsində xromatin kövşək yerləşir, nüvəcik olmur, sitoplazmada müxtəlif ölçülü, suda asanlıqla əriyən spesifik bazofil dənələrə təsadüf olunur. Bunlar bölünərək bazofil metamielositlərə çevrilir və onlar da yetişərək bazofil granulositləri əmələ gətirir.

Neytrofil mielositlər yetişmiş neytrofilə nisbətən böyük olur, diametri 12-18mkm-ə qədərdir. Sitoplazması diffuz asidofil xüsusiyyətə malikdir, içərisində spesifik neytrofil dənələr yaranır və onlar sitoplazmanın hər yerini tutur. Bu hüceyrələr intensiv olaraq mitoz üsulu ilə bölünür, əvvəlcə açıq rəngli girdə və ya oval formalı nüvəsi bölünmə davam etdikcə tünd boyanır və nüvəciyi itir. Elektron mikroskopu vasitəsi ilə neytrofil mielositlərin sitoplazmasında bütün orqanoidlər aşkar edilmişdir, lakin mitokondrilərin miqdarı azdır, endoplazmatik şəbəkə qovucuqlardan təşkil olunmuşdur (şəkil 33). Ribosomlar həm qovucuqların membranı üzərində, həm də sitoplazmada sərbəst yerləşir. Neytofil mielositlər mitoz üsulu ilə dəfələrlə bölünərək oval formada nüvəsi olan hüceyrələr əmələ gətirir. Bu hüceyrələr neytrofil metamielosit (cavan neytrofil qranulosit) adlanır.

Neytrofil metamielositlər bölünmür, bunlarda yetişmə prosesi getdikcə nüvənin forması bir qədər də dəyişir, əyilmiş yaxud S-ə bənzər çöp şəklini alır, sitoplazmada spesifik dənələrin miqdarı artır, nüvəcik itir. Bunlar çöpnüvəli cavan neytröfillər adlanır. Yetişmiş qranulositlərdə nüvənin forması yenə dəyişilir və seqment nüvəli neytröfillər əmələ gəlir.

Eozinofil (asidofil) mielositlərin diametri təxminən 14-16mkm-ə yaxındır, nüvə girdə və ya oval formada olur, sitoplazma eozinofil dənələrlə dolur. Elektron mikroskopu vasitəsi ilə sitoplazmada müxtəlif orqanoidlər aşkar edilmişdir (şəkil 34). Yetişmə prosesində eozinofil mielositlər mitoz üsulu ilə bölünərək nal formalı nüvəsi olan yeni hüceyrələr əmələ gətirir. Bunlar eozinofil metamielositlər adlanır. Bu hüceyrələrin sitoplazmasında spesifik dənələrin miqdarı tədricən artır, hüceyrə bölünmə qabiliyyətini itirir, nüvənin forması yenə dəyişilir, nəticədə seqmentnüvəli yetişmiş eozinofil qranulositlər meydana çıxır.

Bəzi qan xəstəlikləri, məsələn, anemiya zamanı eritrositlərin ömrü azaldığı üçün qırmızı sümük iliyində qanyaranma prosesi sürətlənilir, bu zaman hemositoblastların və proeritroblastların mitoz bölünməsi güclənir, nəticədə qana çoxlu miqdarda yetişməmiş eritrositlər-normoblastlar, polixromatofil eritroblastlar, retikulositlər, hətta böyük ölçülü yetişməmiş eritroblastlar (meqaloblastlar) keçir və bunların miqdarı hətta 70-80%-ə çata bilir. Lakin normal halda qanda yetişmiş eritrositlərlə yanaşı 0,5-2% retikulositlər olur.

Qranulositopoez. Dənəli leykositlərin inkişafi qırmızı sümük iliyində gedir. Bunların da başlangıç forması hemositoblastlardan inkişaf edir. Dənəli leykositlərin də inkişafi zamanı bir sıra keçid formalar əmələ gəlir: hemositoblast-promielosit-mielosit-metamielosit-yetişmiş qranulosit.

Qranulositopoez zamanı hemositoblastlardan promielosit əmələ gəlir. Bunlar da hemositoblastlar kimi iri hüceyrələrdir, nüvəsi oval yaxud girdə formada olur. Nüvə açıq rəngdə görünüür və içərisində bir neçə nüvəcik yerləşir. Nüvənin yanında aydın nəzərə çarpan sentrosom yerləşir, Holci kompleksi və lizosomlar yaxşı inkişaf etmişdir. Sitoplazması azca bazofildir. Sitoplazmada turş fosfatazaların yüksək aktivliyi ilə xarakterizə olunan ilk azurofil dənələr toplanır, lakin sitoplazmada dənəli leykositlərin ayrı-ayrı növlərinə xas olan spesifik dənələr olmur. Promielositlər mitoz üsulu ilə bölünərək üç müxtəlif istiqamətdə diferensiasiya edir və nəticədə üç növ mielosit əmələ gətirir: neytrofil, eozinofil (asidofil) və bazofil mielositlər. Bu mielositlərin hər biri sonra müvafiq leykosit əmələ gətirir və bu mərhələdən başlayaraq ayrı-ayrı dənəli leykositlərin (neytrofil-lərin, eozinofillərin və bazofillərin) inkişaf yolu müəyyənləşir. Yetişmiş leykositlər əmələ gəldikcə hüceyrənin ölçüsü kiçilir, nüvənin forması dəyişir və sitoplazmada ayrı-ayrı növ hüceyrələrə xas olan spesifik dənələr meydana çıxır.

Normoblastlarda nüvə dağılımağa başladıqda, onların xromatinləri nüvəyə yaxınlaşır, nəticədə nüvə carxa bənzəyir. Sonra nüvənin forması dəyişir. O, sıxlaşır və tədricən parçalanaraq kiçik hissəciklərə çevrilir. Sonra isə bu hissəciklər əriyir, bəzən sitoplazmadan kənar edilir. Beləliklə, normoblast nüvəsini itirərək retikulositə çevrilir.

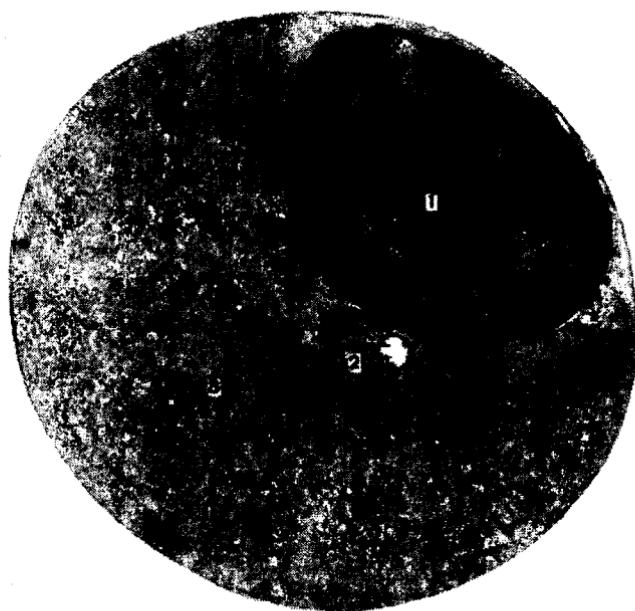
Retikulosit yetişmiş eritrositdən fərqlənir: onun sitoplazmasında dənəli-saplı maddə olur və hemoqlobinin miqdarı çatışır. Dənəli-saplı maddə sitoplazmada olan ribosomlu endoplazmatik torun, mitoxondrilərin və nüvənin qalığıdır. Həmin qalıqları tamamilə itirdikdən sonra retikulositlər yetişmiş eritrositlərə çevrilir və bunlarda hemoqlobinin miqdarı daha çox olur.

Normal halda eritrositopoez zamanı əmələ gələn hüceyrələrdən eritrositlər və qismən retikulositlər (cavan eritrositlər) sümük iliyindən qana keçir. Bu prosesdə sümük iliyinin genişlənmiş kapilyarları (sinusoidləri) mühüm rol oynayır. Eritrositlər sinusoid kapilyarların endotel hüceyrələri ilə təmasda olaraq, onların arasından kapilyarın içərisinə keçir. Bu zaman eritrositlərin psevdopodilər (yalançı ayaqcıqlar) əmələ gətirməsi prosesi daha da asanlaşdırır.

Yaşılı adamlarda eritrositlərə olan ehtiyac adətən sümük iliyinin retikulyar toxumasında ehtiyat halında saxlanan polixromatofil eritroblastların sürətlə bölünməsi hesabına təmin edilir. Eritrositlərin bu cür yaranması homoplastik eritropoez adlanır. Əgər orqanizmin eritrositlərə olan ehtiyacı artarsa (məsələn, qan itirdikdə) eritropoezə təlabat da artır. Bu zaman eritrositlərin əmələ gəlməsində digər hüceyrələr də-hemositoblastlar da iştirak edir. Hemositoblastlar isə sütun hüceyrələrinin bölünməsi nəticəsində yaranır. Eritrositlərin əmələ gəlməsində hemositoblastlar və sütun hüceyrələri də iştirak etdiyinə görə bu proses heteroplastik eritropoez adlanır.

bölünmür, onlar sümük iliyinin retikulyar toxumasında ehtiyat halda qalır və ehtiyac olduqda yeni normoblastlar əmələ gətirir. Oksifil eritroblastlardan fərqli olaraq normoblastların həm öz-lərinin, həm də nüvəsinin ölçüsü kiçilir, sitoplazmasında hemoglobinin miqdarı artır.

Normoblastlar ölçülərinə görə eritrositlərə oxşayır, lakin bəzi xüsusiyyətləri ilə eritrositlərdən fərqlənir; belə ki, onlar əvvəlcə eksentrik yerləşən nüvəyə malik olur, mitoz üsulu ilə bölünə bilir və sitoplazmasında tək-tək mitoxondrilərə təsadüf edilir (Şəkil 32.). Lakin tezliklə nüvəsi degenerasiyaya uğrayaraq yox olur, ona görə də bölünmür və sitoplazmasında mitoxondrilər reduksiya vəziyyətində olur.



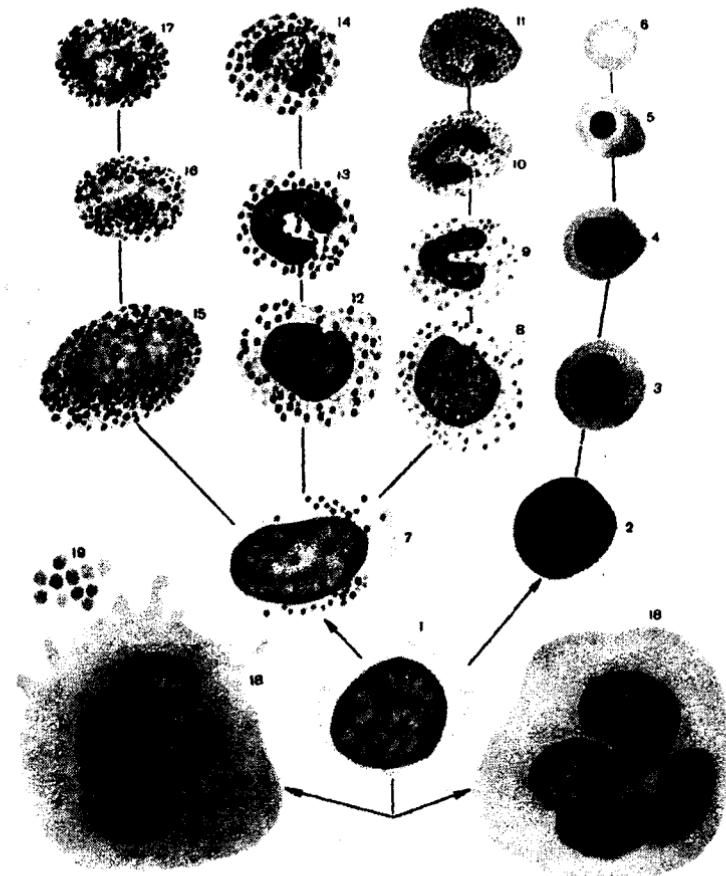
*Şəkil 32. Normoblastın elektron mikroskopik quruluşu
1-eksentrik yerləşən nüvə; 2-reduksiya mərhələsində olan
mitoxondrilər; 3-içərisində hemoglobin olan sitoplazma*

Eritrositopoez. Süniük iliyində eritrositlərin inkişafı aşağıdakı sxem üzrə gedir: hemositoblast-proeritroblast-polixromatofil eritroblast-oksifil eritroblast-normoblast-retikulosit-eritrosit. Sxemdən görünür ki, hemositoblastlar birbaşa eritrositlərə çevrilmir, onlar bir neçə mərhələlər keçirir və bu proses uzun çəkir. Bu zaman bölünmə nəticəsində yaranan hemositoblastların ölçüləri kiçilir, nüvəsi kiçilib sıxlışır, RNT-nin miqdarının azalması ilə əlaqədar olaraq sitoplazmada bazofillik tədricən zəifləyir, sitoplazmada hemoqlobin toplanmağa başlayır, nəticədə hemositoblastlardan proeritroblastlar əmələ gəlir.

Proeritroblastların (bazofil eritroblastların) diametri 10-12mkm-ə bərabərdir, onlar girdə formalı hərəkətsiz hüceyrələrdir. Nüvəsi iri, girdədir, nazik halqaşəkilli sitoplazma ilə əhatə olunur, sitoplazmada bazofillik müşahidə edilir, nüvədə nüvəcik aydın görünür. Elektron mikroskopu ilə sitoplazmada mitoxondrilər, hər fərəfə sərbəst yayılmış ribosomlar və endoplazmatik şəbəkənin bir neçə qovucuqları aşkar edilmişdir. Proeritroblastlar intensiv bölünmək qabiliyyətinə malikdir, interfaza 8-12 saat çəkir, onlarda tədricən hemoqlobin əmələ gəlir, buna görə də onların bazofilliyi zəifləyir. Bu hüceyrələr həm əsas, həm də turş boyaqalar ilə rənglənir.

Polixromatofil eritroblastların diametri 8-10mkm olur. Bunlar da bölünmək qabiliyyətinə malikdirlər. Proeritroblastlardan fərqli olaraq, bu hüceyrələrdə nüvəcik olmur, nüvənin hər yerində xromatinin maddəsi bərabər miqdarda paylanır. Hemoqlobinin miqdarı tədricən artır, nəticədə oksifil eritroblastlar meydana çıxır.

Oksifil yaxud asidofil eritroblastlar polixromatofil eritroblastlara nisbətən kiçik olur, lakin onlarda hemoqlobinin miqdarı artır, nüvə daha da aydın görünür. Oksifil eritroblastlar iki istiqamətdə diferensiasiya edir: onların bir qismi mitoz üsulu ilə bölünür və nəticədə nisbətən kiçik hüceyrələr-normoblastlar əmələ gəlir. Həmin hüceyrələr ölçülərinə görə eritrositlərdən bir o qədər fərqlənmir. Oksifil eritroblastların digər qismi isə



Şəkil 31. Mielopoez

1-hemositoblast; 2-proeritroblast; 3-polixromatosit eritroblast;
4-asidofil eritroblast; 5-normoblast; 6-eritosit; 7-promielosit;
8-neytrofil mielosit; 9-neytrofil metamielosit (cavan neytrofil
granulosit); 10-çöpnüvəli neytrofil granulosit; 11-seqmentnüvəli
neytrofil granulosit; 12-asidofil mielosit; 13-asidofil metamielosit
(cavan asidofil granulosit); 14-asidofil granulosit; 15-bazofil
mielosit; 16-bazofil metamielosit (cavan bazofil granulosit);
17-bazofil granulosit; 18-meqakariosit; 19-trombositlər

Monositlər bütün qanyaradıcı orqanlarda olur və bunlar qırmızı sümük iliyinin sütun hüceyrələrindən inkişaf edir.

Eritrositlərin, dənəli leykositlərin və trombositlərin əmələ gəlməsi, yəni eritropoez, qranulositopoez və trombositopoez birlikdə mielopoez adlanır, buna görə də sümük iliyi mieloid sistem adlanır (yunanca myelos-sümük iliyi deməkdir). Limfositlərin əmələ gəlməsi limfopoez adlanır və bununla əlaqədar olaraq limfositlərin yarandığı orqanlar-dalaq, limfa düyünləri və timus limfoid sistemi təşkil edir. Hər iki sistemdə bütün qan hüceyrələri mezenxim hüceyrələrindən əmələ gəlmiş sütun hüceyrələrindən inkişaf edir. Limfositləri əmələ getirən sütun hüceyrələri mieloid sistemdən (sümük iliyindən) miqrasiya edərək dalağa, limfa düyünlərinə və timusa daxil olur, orada həmin hüceyrələrdən limfositlər inkişaf edir. Sütun hüceyrələri bölünmə qabiliyyətinə malik olan az diferensiasiya etmiş cavan hüceyrələrdir. Ona görə də bunlardan digər hüceyrələr, habelə hemositoblastlar əmələ gəlir.

Mielopoez

Mielopoez (eritrositopoez yaxud eritropoez, qranulositopoez və trombositopoez) hemositoblast mərhələsindən sonra başlanır (şəkil 31).

Hemositoblastlar onurğalı heyvanlarda və insanda qanın müxtəlif hüceyrələrini əmələ getirir. Postembrional dövrdə bu hüceyrələrə yalnız qanyaradıcı orqanlarda və başlıca olaraq sümük iliyində təsadüf edilir. Bunlar qanın digər hüceyrələrinə nisbətən böyük olur və diametri 15 mkm-ə çatır. Girdə yaxud oval formada olan nüvədə xromatin incə dənələr şəklində yılmışdır, nəticədə nüvəcik aydın görünür.

Hemositoblastlar mitoz üsulu ilə bölünərək nisbətən kiçik qız hemositoblastlar əmələ getirir. Qız hemositoblastlardan fərqli olaraq yetişmiş hemositoblastlar fəal, amöbvari hərəkət etmək qabiliyyətinə malikdir.

sümük iliyi universal qanyaranma prosesini yerinə yetirən mərkəzi orqandır. O, timus vəzisini və digər qanyaradıcı (hemopoetik) orqanları sütun hüceyrələri ilə təmin edir.

Postembrional qanyaranma

Postembrional qanyaranma embrional qanyaranmadan bir sıra xüsusiyyətlərə görə fərqlənir: 1) qara ciyərdə qanyaranma prosesi getmir, bu proses sümük iliyində, dalaqda, limfa düyünlərində və timus vəzisində gedir 2) postembrional qanyaranmada qanın fizioloji regenerasiyası baş verir, qanın məhv olmuş hüceyrələri yeniləri ilə əvəz olunur; embrional qanyaranma prosesində isə qan bir toxuma kimi əmələ gəlir və qan damarları formalaşır; 3) embrional qanyaranma prosesində hüceyrəvi elementlərin əmələ gəlməsi qısa yolla gedir, yəni keçid formalar meydana çıxmır, beləliklə, rüseyimdə qanyaranma sürtətlə gedir, daha doğrusu, qan hüceyrələri qısa müddətdə əmələ gəlir; postembrional dövrədə isə qanyaranma zamanı keçid formalar əmələ gəlir, yəni qanyaranma prosesi nisbətən yavaş gedir. 4) postembrional qanyaranma zamanı əmələ gələn qan hüceyrələri daha yaxşı ixtisaslaşmış olurlar, eritrositlərdə hemoglobinın miqdarı çox olur. 5) eyni qanyaradıcı orqanda postembrional dövrədə qanın formalı elementlərini əmələ getirən hüceyrənin inkişaf istiqaməti müxtəlif olur, məsələn, embrional dövrədə qanın sütun hüceyrələrindən limfa düyünlərində eritrositlər, qranulositlər və meqakariositlər yaxud dalaqda qanın bütün hüceyrəvi elementləri diferensiasiya edir, lakin postembrional dövrədə həmin qanyaradıcı orqanlarda yalnız dənəsiz leykositlər əmələ gəlir. Postembrional qanyaranma prosesi sümük iliyində, dalaqda, limfa düyünlərində və müəyyən müddət timus vəzisində gedir. Bu orqanlarda qanyaranma prosesi bir-birindən fərqlənir, belə ki, qırmızı sümük iliyində eritrositlər, dənəli leykositlər və trombositlər əmələ gəlir, dalaqda, timusda və limfa düyünlərində limfositlər yaranır.

(embriogenezin) əvvəllərində bu hüceyrələr eritrositlərə, qranulositlərə və meqakariositlərə differensiasiya edir. Lakin bu hüceyrəvi elementlərin formalşması limfositlərin yaranması ilə əlaqədar olaraq tezliklə sıxışdırılır. Beləliklə, limfa düyünlerinin əsas hüceyrəvi elementlərini limfositlər təşkil edir. Sütun hüceyrələrindən əvvəlcə limfoblastlar (böyük limfositlər) sonra isə orta və kiçik T və B limfositlər əmələ gelir.

Sümük iliyyində qanyaranma. Sümük iliyyi embrional inkişafın 2-ci ayında yaranmağa başlayır. O, ikinci ayın sonuna qədər hələ differensiasiya etmir. Sümük iliyyinin inkişafi bilavasitə sümüyün inkişafi ilə əlaqədardır. Bəndaxili inkişaf dövrünün ikinci ayının sonunda sümükləşmə prosesi zamanı mezenxim toxumasından gələcək sümük iliyyinin stroması-retikulyar toxuma əmələ gelir. Mezenxim toxumasının elementləri qan damarları vasitəsi ilə yaranmaqdə olan təzə sümüyün daxilinə keçir.

Embrional inkişafın 12-ci həftəsində sümük iliyyində qanyaranma prosesi başlanır və bu proses ekstravaskulyar (damar-xarici) yolla gedir. Sümük iliyyində olan sütun hüceyrələrindən qanın bütün hüceyrəvi elementləri formalşır, lakin birinci növbədə eritrositlərin inkişafi (eritropoez) başlayır. Eritrositlər bilavasitə normoblastlardan əmələ gelir, yəni eritropoez prosesi qara ciyərdə olduğu kimi gedir. Bir qədər sonra isə dənəli leykositlərin inkişafi (qranulositopoez) başlayır və proses də qara ciyərdə olduğu kimi qısa yolla gedir, yəni keçid forma olan mielositlər yaranır. Dənəli leykositlər bilavasitə hemositoblastlardan əmələ gelir. Sümük iliyyində həm də meqakariositlər formalşır. Bunlardan isə trombositlər əmələ gelir. Beləliklə, embrional dövrdə sümük iliyyində və qara ciyərdə gedən qanyaranma prosesi bir-birinə çox oxşayır.

Sümük iliyyində olan sütun hüceyrələrinin bir hissəsi differensiasiya olunmamış vəziyyətdə saxlanılır. Bu hüceyrələr digər orqanlara və toxumalara yayılır və onlardan birləşdirici toxumanın, o cümlədən qanın hüceyrələri inkişaf edir. Beləliklə,

prosesi getdikcə zəifləyir və doğulana yaxın tamamilə kəsilir. Qeyd etmək lazımdır ki, bu hüceyrələrin inkişafı qara ciyerdə olduğu kimidir, lakin bəndaxili inkişafın sonunda yalnız dənəsiz leykositlərin əmələ gəlməsi prosesi (aqranoositopoez) davam edir və bu zaman limfositlərin yaranması-limfositopoez üstünlük təşkil etməyə başlayır. Lakin bəzi heyvanlarda (məsələn gəmiricilərdə) dalaqda mielopoez, yəni eritropoez və qranulositopoez prosesi doğulandan sonra da davam edir.

Timus vəzisində qanyaranma. Bəndaxili inkişafın 1-ci ayının sonunda timus vəzisinin əsası qoyulur və 7-8-ci həftədə qanın sütun hüceyrələri timus vəzisində daxil olur, orada yalnız limfositlərə diferensiasiya edir. Bu orqanda T-limfositlər yaranır.

Limfa düyünlərində qanyaranma. İnsanda embrional inkişafın 7-8-ci həftəsində limfa düyünləri əmələ gəlməyə başlayır. Limfa düyünlərinin çoxu isə 9-10-cu həftədə inkişaf edir. Buna görə də limfa düyünlərində qanyaranma prosesi embrional inkişaf dövrünün 3-cü ayında başlanır və proses əvvəlcə boyun limfa düyünlərində müşahidə edilir. Bu dövrdə limfa düyünlərində mezenxim hüceyrələri olur, həmin hüceyrələr həm hemositoblastlara (limfoblastlara), həm də bilavaitə kiçik və orta limfositlərə diferensiasiya edir. Sonra mezenxim hüceyrələrinin bir başa kiçik limfositlərə çevrilməsi dayanır və kiçik limfositlər hemositoblastlardan əmələ gəlir. Sonra isə tədricən mezenxim toxumasından əmələ gələn retikulyar toxuma (tor toxuma) meydana çıxır və bu limfa düyünlərinin əsasını təşkil edir. Retikulyar toxumada müxtəlif formalı sərbəst hüceyrələr, əsasən limfositlər və makrofaqlar toplanır. Əvvəlcə limfa düyünlərində eritroblastlar, qranulositlər və meqakariositlər də yaranır. Sonra bu proses tezliklə dayanır, nəticədə limfa düyünlərinin əsas hüceyrəvi elementləri limfositlərdən ibarət olur.

Embrional inkişafın 9-10 həftəsində (3-cü ayında) limfa düyünlərinə sütun hüceyrələri daxil olur. Embrional inkişafın

Qara ciyərdə eritrositlər, neytrofillər və asidofillərlə birlikdə qan hüceyrələrinin yeni forması olan meqakariositlər də əmələ gəlir. Onların diametri bəzən 40mkm ola bilir. Meqakariositlər nəhəng qan hüceyrələridir və bunlar da hemosito-blastlardan əmələ gəlir. Meqakariositlərin nüvəsi mitoz üsulu ilə bölünür, nəticədə “qız” nüvələr əmələ gəlir. Bu zaman sitoplazma bölünmədiyi üçün telofazada “qız” nüvələr yenidən birləşir, nəticədə meqakariositlərə xas olan payçıqlı və xromatinlə zəngin nüvələr əmələ gəlir. Meqakariositlərin nüvələri amitoz bölünmə üsulu ilə də meydana çıxa bilər.

Meqakariositlər adətən kürə şəklində olurlar və onlarda müxtəlif formalı sitoplazmatik çıxıntılar əmələ gəlir. Adətən homogen olan sitoplazması bulanıq görünür, onun miqdarı olduqca çox olur və içərisində az miqdarda azurofil dənələrə təsadüf edilir.

Yetişmiş meqakarriositlərin çoxalmaq qabiliyyəti yoxdur, lakin onların sitoplazmasında tədricən azurofil dənələrə malik olan hissəciklər ayrılır. Bu üsulla meqakariositlərdən trombositlər-qan lövhəcikləri əmələ gəlir.

Qara ciyərdə qanyaranma prosesi bəndaxili inkişaf dövrünün sonunda kəsilir. Buna görə də doğulduğdan sonra, yəni postembrional inkişaf dövründə qara ciyərdə qanyaranma prosesi olmur.

Dalaqda qanyaranma. Embriogenezin birinci ayının sonunda dalaq əmələ gəlir. Rüseymin inkişafının 5-ci həftəsində (ikinci ayın əvvəlində) qara ciyərlə yanaşı dalaqda da qanyaranma prosesi başlanır. Bu zaman dalağa daxil olan sütun hüceyrələrindən ekstravaskulyar (damarxarıcı) yolla qanın bütün hüceyrəvi elementləri (eritrositlər, dənəli və dənəsiz leykositlər, trombositlər) əmələ gəlir. Ona görə də embrional inkişaf dövründə dalaq universal qanyaradıcı orqan hesab olunur. Embriogenezin 5-ci ayında eritrositlərin və dənəli leykositlərin əmələ gəlməsi maksimuma çatır. Beşinci aydan sonra eritrositlərin, dənəli leykositlərin və trombositlərin yaranması

mositoblastlardan yalnız neytrofil və asidofil leykositlər inkişaf edir. Bununla da yumurta sarısı kisəsinin divarında, yəni emriondan xaric ilk qanyaranma (hemopoez) başa çatır. Yumurta sarısı kisəsi tədricən atrofiyaya uğrayır və orada qanyaranma prosesi kəsilir. Bundan sonra embrional qanyaranma prosesi rüseymin bədənində gedir.

Qara ciyərdə qanyaranma. Yumurta sarısı kisəsindən sonra embrional qanyaranma qara ciyərdə gedir. Burada da qanın hüceyrələri hemositoblastlardan inkişaf edir. Hemositoblastlar qan kapılıyaları ilə qara ciyərə daxil olan mezenxim hüceyrələrindən əmələ gəlir.

Embrional inkişafın təxminən 3-4-cü həftəliyində qara ciyər yaranır, 5-ci həftədə (2-ci ayının əvvəlində) isə orada ekstravaskulyar yolla qanyaranma prosesi başlanır. Qara ciyərdə qanyaranma mənbəyi yumurta sarısı kisəsindən miqrasiya edən sütun hüceyrələridir. Sütun hüceyrələrindən hemositoblastlar əmələ gəlir, onlar da ikincili eritrositlərə diferensiasiya edir. İkincili eritrositlərin əmələ gəlməsi prosesi qara ciyərdə də yumurta sarısı kisəsi divarındaki kimi gedir. Hemositoblastlar əvvəlcə ikincili eritroblastlara çevrilir. Bu proses hemositoblastın sitoplazmasında hemoqlobinin toplanması ilə əlaqədardır və ikincili eritroblastlar polixromatofil və oksifil mərhələlərini keçir, sonra ardıcıl olaraq normoblastlar, daha sonra normoblastlardan isə ikincili eritrositlər əmələ gəlir. Qara ciyərdə də eyni zamanda dənəli leykositlər yaranır və bunlar yumurta sarısı kisəsinin divarındaki kimi neytrofillərdən və asidofillərdən ibarət olur. Dənəli leykositlərin əmələ gəlməsi qara ciyərdə də qısa yolla gedir, yəni keçid forma-mielositlər meydana çıxmır. Bu proses hemositoblastda sitoplazmanın bazofilliyyinin zəifləməsi və orada spesifik dənələrin əmələ gəlməsi ilə əlaqədardır. Bu prosesdə nüvə öz formasını dəyişərək qeyri-müəyyən forma alır, nəticədə dənəli leykosit yaranır.

rilir. Sonra oksifil eritroblastların bəzi orqanoidləri-mitoxondrilər, hüceyrədaxili tor aparat reduksiyaya uğrayır, nüvəsi karioreksis nəticəsində əriyib itir. Beləliklə, oksifil eritroblastlar bölmən mək qabiliyyətini itirərək böyük ölçülü ilk eritrositlərə çevirilir. Bunlar meqalositlər adlanır. Bu tip qanyaranmaya meqaloblastik qanyaranma deyilir. İlk eritroblastların əmələ gəlməsi tezliklə dayanır, nəticədə ilk eritrositlər də tezliklə məhv olub aradan çıxır. Bu, bətdəxili inkişaf dövrünün ikinci yarısında baş verir.

Hemositoblastların hamısı ilk eritroblastlara çevirilmir. Onların bir qismi az diferensiasiya etmiş halda qalaraq rüşeymin hər yerinə yayılır. Bunlar göləcəkdə bütün qanyaranma prosesində qanın hüceyrəvi elementlərini əmələ gətirən hemositoblastlar şəklində qalır. Bunlar yumurta sarısı kisəsinin damalarında ikincili eritroblastlara çevirilir. İkincili eritroblastların da əmələ gəlməsi hemositoblastların sitoplazmasında hemoglobinın toplanması ilə əlaqədardır. Bu proses birinciə nisbətən zəif gedir və uzun çəkir. İkincili eritroblastlar da polixromatotil və oksifil mərhələlərini keçir, lakin bunların oksifil mərhələyə keçməsi çox ləngiyir. Bu prosesdə oksifil hüceyrələr bölmən mək qabiliyyətini itirmir və diferensiasiya edərək normoblastlara çevirilir. Bu tip qanyaranma normoblastik qanyaranma adlanır. Normoblastlardan isə ikincili eritrositlər əmələ gəlir. Birincili eritrositlərdən fərqli olaraq ikincili eritrositlər kiçik olur və yaşılı orqanizmin eritrositlərinə oxşayır, lakin onların hər ikisi nüvəsiz olur.

Embriogenezin əvvəllerində istər birincili və istərsə də ikincili eritrositlərin əmələ gəlməsi prosesi intravaskulyar yolla, yəni damarların daxilində gedir.

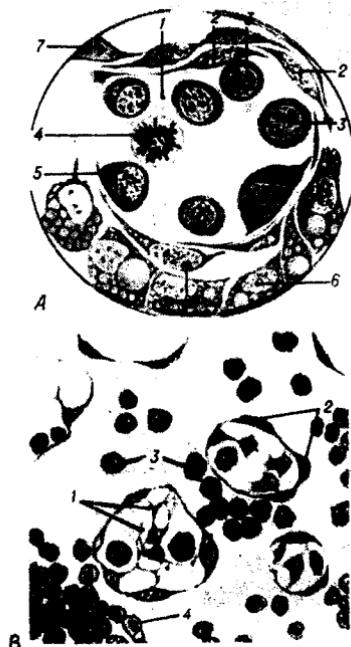
Eritrositlərin əmələ gəlməsi ilə yanaşı yumurta sarısı kisəsinin divarındakı hemositoblastlardan az miqdarda dənəli leykositlər də (qranulositlər) yaranır. Qranulositlərin əmələ gəlməsi ekstravaskulyar yolla gedir, onlar yumurta sarısı kisəsi damarlarının xaricində olan hemositoblastlardan yaranır. He-



*Şəkil 30. Hemositoblastın elektron mikroskopik quruluşu
1-nüvə; 2-nüvəcik; 3-mitochondri; 4-zəif inkişaf etmiş
endoplazmatik şəbəkə; 5-ribosomlar*

İlk eritroblastların əmələ gəlməsi hemositoblastların sitoplazmasında hemoqlobinin meydana çıxması və tədricən toplanması ilə əlaqədardır. İlk eritroblastlarda hemoqlobinin miqdarı az olur. Onlardan polixromatofil eritroblastlar əmələ gəlir. Bu hüceyrələrdə də hemoqlobin az miqdarda olur. Sonra hemoqlobinin miqdarı tədricən artır və həmin hüceyrələr çoxlu miqdarda hemoqlobinə malik olan oksifil eritroblastlara çev-

sytos-hüceyrə, blastos-maya). Qan adacığlarının ətrafında olan mezenxim hüceyrələri yastılaşır, bir-biri ilə birləşərək endotel adlanan lövhə əmələ gətirir. Bu yolla ilk qan damarının divarı yaranır (şəkil 29).



Şəkil 29. Yumurta sarısı kisəsinin divarında embrional qanyaranma

A-qan adacığının eninə kəsiyi;
1-qan damarı boşluğu; 2-endotel;
3-intravaskulyar qan hüceyrələri;
4-bölünən qan hüceyrəsi;
5-ilk qan hüceyrəsinin (hemositoblastın) formalşaması;
6-entoderma; 7-mezodermanın visseral lövhəsi;
B-rüşeymin yumurta sarısının divarında qanyaranma;
1-mezenxim hüceyrələri; 2-qan damarı divarının endoteli; 3-ilk qan hüceyrələri-hemositoblastlar;
4-hemositoblastın mitoz üsulu ilə bölünməsi

Hemositoblastlar adı qan hüceyrələrindən böyük, diameetri təxminən 15mkm-ə bərabər olan girdə hüceyrələrdir. Onların sitoplazması bazofil xassəyə malikdir, nüvələrində iri xromatin qaymacıqları və aydın nəzərə çarpan iri nüvəcik görünür (şəkil 30). Hemositiblastlar amöbvari hərəkət etmək qabiliyyətinə malikdir. Bu hüceyrələr yumurta sarısı kisəsinin damarlarda mitoz üsulu ilə sürətlə bölünür və əmələ gələn hüceyrələrin çoxu get-gedə dəyişərək ilk eritroblastlara (proerit-roblastlara) çevrilir, bunlara meqaloblastlar da deyilir; onlar nisbətən iri ölçüyə malik olur və çoxalmaq qabiliyyətini saxlayır.

prosesinin iki dövrü ayırd edilir: 1) embrional yaxud rüşeymi qanyaranma 2) postembrional yaxud doğulduğdan sonrası qanyaranma. Embrional qanyaranma zamanı qan bir toxuma kimi əmələ gəlir və qan-damar sistemi formalaşır. Postembrional qanyaranmada isə mövcud olan qanın fizioloji regenerasiyası baş verir, yəni qanın hər gün məhv olmuş hüceyrəvi elementləri yeniləri ilə əvəz olunur. Embrional dövrdə qanın istər hü-ceyrəvi elementləri, istərsə də onun plazması ilk dəfə mezenximdən inkişaf edir.

Embrional dövrdə qanyaranma prosesi əvvəlcə yumurta sarısı kisəsinin divarında, sonra ardıcıl olaraq qara ciyerdə, dalaqda, timus vəzisində, limfa düyünlərində və sümük iliyində gedir.

Postembrional dövrdə isə qanın hüceyrəvi elementləri yalnız sümük iliyində, dalaqda, limfa düyünlərində və müəyyən müddət timus vəzisində (çəngələbənzər vəzidə) davam edir.

Yumurta sarısı kisəsinin divarında ilk qanın yaranması damardaxili (intravaskulyar) yolla gedir, yəni qan ilk qan damarlarının daxilində əmələ gəlir. Qalan bütün qanyaradıcı orqanlarda isə bu proses damarxarici (ekstravaskulyar) yolla gedir.

Embrional qanyaranma

Yumurta sarısı kisəsinin divarında qanyaranma. İnsanda embrional inkişafın 2-ci həftəsinin sonunda və 3-cü həftəsinin əvvəlində ilk dəfə embrionun bədənindən xaricdə yumurta sarısı kisəsinin divarında qanyaranma prosesi başlanır. Burada olan mezenximdən əvvəlcə ilk qan adacıqları-qan damarlarının başlangıcı əmələ gəlir. Qan adacıqlarında mezenxim hüceyrələri çıxıntılarını itirir, girdələşir və sütun hüceyrələrinə çevrilirlər. Sütun hüceyrələri isə diferensiasiya edərək ilk qan hüceyrələrinə-hemositoblastlara çevrilir (yunanca *haima*-qan,

lanğıcını təşkil edir. Limfanın əmələ gəlməsində müxtəlif faktorlar, xüsusilə osmotik və hidrostatik təzyiq mühüm rol oynayır. Bilavasitə toxuma mayesindən əmələ gələn limfa mayesi limfa kapilyarlarından periferik limfa damarlarına axır. Limfa damarlarında limfa düyünləri yerləşir. Limfa düyünləri ilə əla-qədar olaraq limfa mayesi periferik limfa damarlarının ayrı-ayrı hissələrinə axdılqca onun tərkibi dəyişilir. Limfa düyünləri bir tərəfdən yad maddələri tutub saxlayır, digər tərəfdən isə onlar qanyaranma prosesində iştirak edir, hüceyrəvi elementləri əmələ gətirir. Limfa mayesi limfa düyünlərindən keçərək daha böyük limfa damarlarına axır və nəhayət iki limfa axacaqları vasitəsilə vena qan damarlarına töküür. Limfa damarlarında limfanın tərkibinin dəyişməsinə müvafiq olaraq üç növ limfa mayesi ayırd edilir: 1) periferik limfa-limfa sistemində limfa düyünlərinə qədər olan limfa, 2) ara limfa-limfa düyünlərindən sonrakı limfa, 3) mərkəzi limfa-limfa axacaqlarında olan limfa mayesi. Limfa sistemi bir sıra funksiyalar yerinə yetirir: 1) hüceyrəarası sahələrdən toxuma mayesini venoz sistemə daşıyır, nəticədə toxuma mayesinin miqdarının sabit qalmasına səbəb olur. 2) trofik-qidalandırıcı funksiya yerinə yetirir, belə ki, nəzik bağırsağın divarından sorulan yaqlar limfa vasitəsi ilə qandamar sistemindən daşınır. 3) mühafizə vəzifəsi daşıyır, limfa damarlarında yerləşən limfa düyünləri mikrobları və yad cisimləri tutub saxlayır, yəni faqositozda iştirak edir. 4) limfa sistemi qanyaranma prosesində mühüm rol oynayır, onun tərkibində olan limfa düyünlərində leykositlər əmələ gelir.

Qanyaranma prosesi (hemopoez)

Qanyaranma prosesi yaxud hemopoez (yunanca haimaqan, poiesis-yaratmaq, əmələ gətirmək) qanın inkişafına deyilir.

Qanyaranma prosesi fərdi inkişafın yaxud ontogenezin 1-ci erkən vaxtlarından, daha doğrusu rüşeym dövrünün 2-ci həftəsinin sonundan yaxud 3-cü həftəsinin əvvəlindən başlayaraq orqanizmin bütün ömrü boyu davam edir. Qanyaranma

Limfa (lympha)

Limfa (latınca *lympha*-nəm, təmiz su) mezenxim mənşəli toxumaların bir növüdür. O da qan kimi maye halında olan toxumadır və başlıca olaraq boruşəkilli damarlarda hərəkət edir. Damar qanı kimi damar limfası orqanizmin digər toxumalarından endotel hüceyrələr təbəqəsi vasitəsi ilə ayrılmışdır. Lakin istər qan və istərsə də limfa birləşdirici toxumanın digər növləri ilə sıx rabitədə olur.

Limfa da digər toxumalar kimi hüceyrəarası maddədən və hüceyrəvi elementlərdən təşkil olunmuşdur. Limfanın hüceyrəarası maddəsi limfoplazma adlanır. Limfanın hüceyrəvi elementləri başlıca olaraq limfositlərdən (98%) və monositlərdən ibarətdir. Lakin bunlardan əlavə limfoplazmada çox az miqdarda dənəli leykositlərə və həttə eritrositlərə təsadüf olunur.

Limfoplazma kimyəvi tərkibinə görə qan plazmasına yaxındır, lakin zülalların miqdarı limfoplazmada azdır (2,9-7,34%). Zülallar içərisində albuminlər globulinlərə nisbətən çoxdur. Limfa zülallarına habelə müxtəlif fermentlər-diastaza, lipaza və qlikolitik fermentlər aiddir. Limfoplazmada həmçinin fibrinogen və protrombin zülalları vardır, lakin bunların miqdarı azdır və ona görə də limfanın laktalanmaq qabiliyyəti qana nisbətən zəifdir. Zülalların az olması ilə əlaqədar olaraq limfanın yapışqanlıq dərəcəsi də zəif olur. Limfoplazmada habelə neytral yağlar, sadə şəkərlər, mineral duzlar ($NaCl$, Na_2CO_3) və həmçinin tərkibində kalsium, maqnezium, dəmir olan digər birləşmələr də vardır. Mineral duzların miqdarı təxminən qan plazmasında olduğu kimidir. Mineral duzların miqdardından asılı olaraq limfa qələvi reaksiyaya malikdir. Limfoplazmada pH-9-a bərabərdir.

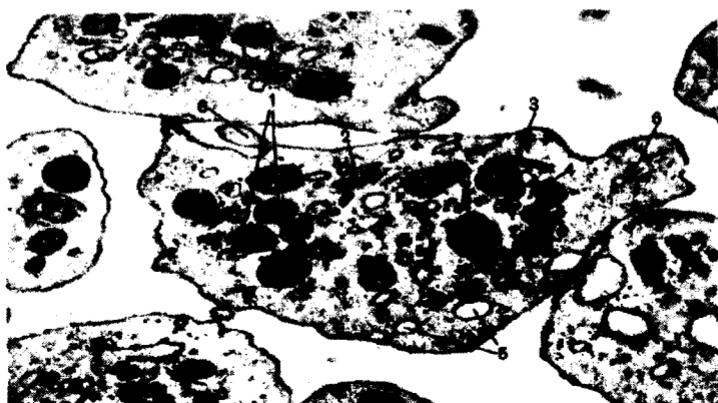
Limfa orqan və toxumaların limfa kapilyarlarında əmələ gəlir. Limfa mayesinin bədənimizdə əmələ gəlməsi qan kapilyarlarından qanın maye hissəsinin toxumaların hüceyrəarası sahəsinə keçməsi ilə əlaqədardır. Qan plazmasından əmələ gələn toxuma mayesi damarlarda olan limfa mayesinin baş-

böyük olur. Hialomer çəhrayı-yasəmən rəngə boyanır, dənələr isə bənövşəyi görünür. Nəhəng qan lövhəcikləri qıcıqlanmış forma hesab olunur.

Trombositlər qanın laxtalanmasında iştirak edir. Bu vəzi-fə trombositlərin tez parçalanması və aqqlütinasiya (bir-birinə yapışma) qabiliyyətinin olması ilə əlaqədardır. Laxtalanma prosesində trombositlər bir sıra maddələr (fosfolipidlər, lipoproteidlər və s.) və müxtəlif fermentlər-trombokinaza, peptidaza, nukleotidaza, turş fosfataza, katalaza və s. ifraz edir. Qanın laxtalanması aşağıdakı maddələrin iştirakı ilə baş verir: trombokinaza, protrombin, fibrinogen və kalsium duzları. Protrombin, fibrinogen və kalsium duzları qan plazmasında, trombokinaza fermenti isə trombositlərin tərkibində olur. Normal halda protrombin və fibrinogen zülalları plazmada qeyri aktiv formada olur. Qan damarları zədələndikdə trombositlər dərhal parçalanır və tərkibində olan passiv trombokinaza fermenti plazmaya keçərək aktiv tromboplastin fermentinə çevrilir. Qanın laxtalanması zamanı əvvəlcə tromboplastin fermentinin təsiri ilə protrombin trombinə çevrilir. Sonra isə kalsium ionlarının və trombinin təsiri nəticəsində həll olan fibrinogen zülalı həll olmayan fibrin zülalına çevrilir. Fibrin zülalı nazik saplar (fibrin sapları) şəklində qan damarlarının zədələnmiş yerində tromb (qan laxtası) əmələ gətirir. Deməli, qanın laxtalanması prosesində üç mərhələ ayırd edilir: 1) trombokinaza fermentinin tromboplastin fermentinə çevrilməsi. 2) protrombinin trombinə çevrilməsi. 3) fibrinogenin fibrinə çevrilməsi.

Qeyd etmək lazımdır ki, qan laxtalanması baş vermədən də tromb əmələ gələ bilər. Bu, yalnız trombositlər ilə əlaqədardır. Bu zaman trombositlər cərəyan edən qanda bir-biri ilə yapışaraq böyük kütlələr əmələ gətirir və onlar qan damarının keçəcəyini mexaniki olaraq tixayır. Bu tixac ağ tromb adlanır.

yən edilmişdir ki, sıx yerləşən girdə dənələr membranla əhatə olunmuş və diametri 0,2 mkm-ə yaxındır. Qranulomerlərdə mitoxondrilər, endoplazmatik torun zarları, vakuollar, tərkibində serotonin olan dənələr, müxtəlif miqdarda qlikogen qaymaççıları, nazik filamentlər, 10-15 mikroborucuqlardan təşkil olunmuş dənələr aşkar edilmişdir (şəkil 28).



Şəkil 28. Trombositin elektron mikroskopik quruluşu
1-dənələr; 2-qliogen qaymaççıları; 3-endoplazmatik şəbəkə;
4-mitoxondrilər; 5-vakuollar; 6-trombositin çıxıntıları

Qan lövhəciklərinin 5 növü ayırd edilir: 1) cavan lövhəciklər, 2) yetişmiş lövhəciklər, 3) qoca lövhəciklər, 4) degenerativ lövhəciklər, 5) nəhəng lövhəciklər. Cavan lövhəciklərdə hialomer bazofil olur, qranulomerdə tək-tək (az miqdarda) görününen azutofil (qırmızı-bənövşəyi) dənələr nəzərə çarpir. Yetişmiş lövhəciklərdə hialomer zəif oksifil olması ilə fərqlənir, qranulomerlərin dənələri bunlarda da azurofil oılır. Qoca lövhəciklər daha tünd boyanır, hialomer göy-bənövşəyi rəngdə, qranulomerdə dənələr isə tünd bənövşəyi rəngdə görünür. Degenerativ növdə hialomer boz-göy, qranulomerin dənələri isə boz-bənövşəyi rəngdə olur. Qan lövhəciklərinin nəhəng forması ölçüləri ilə fərqlənir. Bunlar normal trombositlərdən 2-3 dəfə

Trombositlər (qan lövhəcikləri)

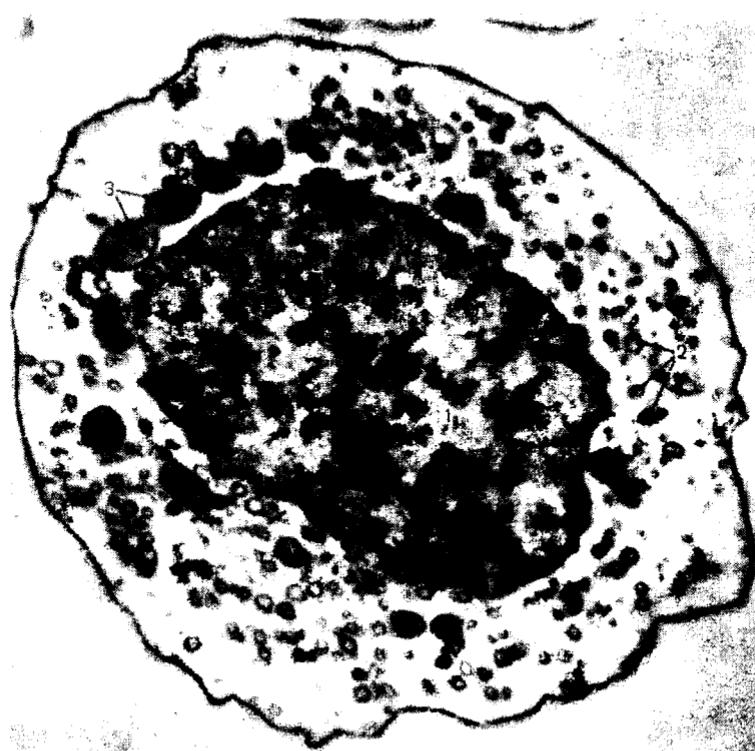
Trombositlər (*thrombosytus*) məməlilər müstəsna olmaqla qalan onurğalılarda tipik hüceyrələrdir, nüvə və orqanojdılərə malikdir. Onların trombosit adlandırılması da bununla əlaqədardır (yunanca *thrombos*-qan laxtası, *cytus*-hüceyrə).

İnsanda və digər məməlilərdə trombositlər hüceyrə deyildir. Onlar qanyaradıcı orqanlardan qırmızı sümük iliyində qanyaranma prosesində, sümük iliyinin meqakariosit adlanan nəhəng hüceyrələrinin sitoplazmasından qopub ayrılan nüvəsiz hissəciklərdir. Beləliklə, trombosit adı insanda və digər məməlilərdə öz hərfi mənasına müvafiq gəlmir. Bununla əlaqədar olaraq Beynəlxalq histoloji nomenklaturada bunlara qan lövhəcikləri adı verilmişdir. Lakin trombosit adı da ədəbiyyatda saxlanılmışdır.

Təzə qanda trombositlər rəngsizdir, işiq mikroskopunda girdə, oval, iy şəklində yaxud qeyri-müəyyən formada olur. Trombositlərin müxtəlif formalarda olması onların ətraf mühitin dəyişikliklərinə qarşı çox həssaslığı ilə əlaqədardır. Ölçüləri 2-3mkm-ə bərabərdir, ömrü çox qısa olub təxminən 5-8 gündür. Trombositlərin miqdarı 1mm^3 200 mindən 400 minə qədər olur. Lakin bəzi xəstəliklər zamanı periferik qanda trombositlərin miqdarı azalır, yəni trombositopeniya baş verir. Bu zaman qanın ləxtalanmaq qabiliyyəti zəifləyir.

Qan lövhəciyində iki hissə ayırd edilir: 1) hialomer, 2) qranulomer yaxud xromomer. Hialomer qan lövhəciyinin əsasını təşkil edir, açıq rəngə boyanır və şəffaf görünür. Onun periferik hissəsində çoxlu nazik çıxıntılar müşahidə olunur. Qranulomerlər dənələr (qranullar) şəklində six maddə olub qan lövhəciyinin mərkəzində toplanır yaxud nadir hallarda hialomerin hər yerində səpilmiş halda yerləşir. Qranulomerlər nisbətən tünd boyandığı üçün həm də xromerlər adlanır (yunanca *chroma*-rəng, *meros*-hissə). Lakin xromerlərdə nüvə madəsi-xromatin olmur; Histokimyəvi reaksiya ilə müəyyən edilmişdir ki, onlarda DNT yoxdur. Elektron mikroskopu ilə müəy-

faqosom və faqolizosmlar görünür. Monositlər müxtəlif böyüklükdə olan yad hissəcikləri, hətta bütöv hüceyrəni uda bilir. Bu zaman onların ölçülərinin iri olmasının böyük əhəmiyyəti vardır. Ölçülərinin böyük olmasını nəzərə alaraq monositləri orqanizmin makrofaqlar (böyük faqlar) sisteminiə aid edirlər. Bu sistemin hüceyrələri qırmızı sümük iliyinin promonositlərindən əmələ gəlməsi ilə, habelə pinositoz və immun faqositoz aktivliyinin olması ilə xarakterizə olunur.



*Şəkil 27. Monositin elektron mikroskopik quruluşu 1-nüvə
2-endoplazmatik şəbəkə; 3-mitoxondrilər.*

Monositlər (monocyti)

İnsan qanında monositlər bütün leykositlərin 6-8%-ni təşkil edir. Monositlər leykositlərə nisbətən bir qədər böyük olur. Onların diametri təzə qan damcısında 10-12 mkm olur, qan yaxmasında isə ölçüsü 18-20 mkm-ə çatır.

Monositlərin nüvəsi müxtəlif formada olur. Nüvə çox vaxt paxla şəklində olur, lakin eyni zamanda nal formasında, payçıqlı (iki yaxud üç) və girintili-çixıntılı nüvəyə də təsadüf edilir. Nüvə zəif boyanır, lakin nüvə membranına yaxınlaşdıqca bir qədər tünd rəng müşahidə edilir. Bunun səbəbi çox xırda olan xromatin dənələrinin nüvə membranının yaxınlığında daha sıx yerleşməsidir. Nüvədə bir və ya bir neçə ədəd kiçik nüvəcik olur. Nüvəcik aydın görünür.

Monositlərin sitoplazması limfositlərin sitoplazmasına nisbətən çoxdur, lakin bazofilliyi limfositlərdə olduğundan bir qədər zəifdir. Bazoflik sitoplazmanın periferik hissəsində daha çoxdur. Burada da azurofil dənələrə təsadüf edilir, lakin onlar çox kiçik və miqdarda çox olur. Elektron mikroskopu vasitəsilə monositlərin sitoplazmasında bütün orqanoидlər aşkar olunmuşdur. Dənəli endoplazmatik şəbəkənin kanalçıqları qısa olur. Mitoxondrilər oval formasında, ölçüləri limfositdə olduğuna nisbətən kiçikdir, miqdari isə çoxdur (şəkil 27). Holci kompleksi adətən nüvəyə yaxın olur. Çoxlu miqdarda lizosomlara təsadüf edilir. Sitoplazmada çoxlu sayıda faqositoz vakuollar, pinositoz qovucuqlar aşkar edilir. Sitoplazmanın periferik hissəsində çox vaxt yalançı ayaqcıqlar-pseudopodilər əmələ gəlir. Monositlərin membranında immunoqlobulinlər üçün reseptorlar vardır.

Monositlər mühafizə vəzifəsini yeyinə yetririr. Onlar tam ixtisaslaşmış, nisbətən yetişməmiş və amöbvari hərəkət edə bilən hüceyrələrdir. Monositlərin qana keçməsi 36-104 saat müddətində baş verir. Monositlər faqositoz prosesində iştirak edir. Onlar qan damarından çıxaraq toxumaya keçir və orada makrofaqa çevrilir. Bu zaman onlarda çoxlu miqdarda lizosom,

rilə bilir. Buna görə də kiçik limfositlər qanın və birləşdirici toxumanın sütun hüceyrələri adlanır.



Şəkil 26. Lemfositin elektron mikroskopik quruluşu
1-nüvə; 2-mitoxondrilər; 3-zəif inkişaf etmiş endoplazmatik şəbəkə;
4-ribosomlar; 5-monositin sitoplazmasının bir hissəsi (sağda)

Limfositlər dezoksiribonukleoproteidləri daşıyır və bununla əlaqədar olaraq onlar trofik fəaliyyətdə iştirak edir.

somların sayı diploid xromosom yiğiminden çox olur. Bu artım böyük limfositlərdə bölünmənin mümkün olduğunu göstərir, lakin limfositlərin çoxu bölünmək qabiliyyətini itirmişdir.

Kiçik və orta limfositlərdə nüvə girdə olub tünd boyanır. Ona görə də adətən bunların nüvəsinin strukturunu və nüvəcini aşkar etmək olmur. Onlarda sitoplazma zəif inkişaf etmişdir, nüvəni nazik qat kimi əhatə edir və kiçik limfositlərdə hətta çətin nəzərə çarpir.

Böyük limfositlərdə nüvə zəif boyanaraq açıq rəngdə olur, bəzən paxla formasında olur, nüvəcik aydın görünür, sitoplazma nisbətən yaxşı inkişaf etmişdir və homogen görünür.

Limfositlərin sitoplazmasında bütün ümumi organoidlər - endoplazmatik şəbəkə, Holci kompleksi, hüceyrə mərkəzi, mitokondri, ribosom və lizosom aşkar edilmişdir. Lakin mitokondrilərin sayı çox olmur, endoplazmatik şəbəkə zəif inkişaf etmişdir, onların üzərində ribosomların miqdarı az olur, zarların arasında, sitoplazmada isə ribosomların miqdarı nisbətən çox olur (şəkil 26).

Limfositlərin sitoplazmasında habelə tənəffüs fermentləri (fosfataza, heksaza, katalaza, qlükolitik fermentlər və s.), proteolitik fermentlər, lipazalar, esterazalar, amilaza, turş fosfataza, RNT və s. aşkar edilmişdir.

Limfositlər başlıca olaraq mühafizə vəzifəsi yerinə yetirir. Onlar antitel əmələ gətirməklə immunitetin yaranmasında iştirak edir, makrofaqlara çevrilərək faqositoz vəzifəsi yerinə yetririr, plazmatik hüceyrələrə çevrilərək əkscisimlər əmələ gətirir. İnfeksiya zamanı limfositlər qan damarlarından çıxaraq birləşdirici toxumaya keçirlər. Limfositlər neytrofillərə nisbətən yavaş hərəkət edir. Buna görə də onlar neytrofillərdən sonra infeksiya ocağına çatır və orada böyüyərək makrofaqlara çevrilirlər.

Kiçik limfositlər az diferensiasiya etdiyi üçün müxtəlif hüceyrələrə, məsələn, fibroblastlara, makrofaqlara, plazmatik hüceyrələrə, saya əzələ hüceyrələrinə və digər hüceyrələrə çev-

T-və B-limfositlər morfoloji quruluşuna görə bir-birindən kəskin fərqlənmir. Lakin elektron mikroskopunun köməkliyi ilə müəyyən edilmişdir ki, B-limfositlərdə dənəli endoplazmatik şəbəkə daha yaxşı inkişaf etmişdir, T-limfositlərdə isə lizosomların miqdarı daha çoxdur. Bu da onların funksional xüsusiyyətləri ilə əlaqədardır.

Limfositlərin membranı çox dinamikliyi ilə xarakterizə olunur. Belə ki, onun kimyəvi komponentləri (zülallar və s.) müxtəlif faktorların məsələn, antigenlərin təsiri nəticəsində membranın daxilində yerlərini dəyişə bilir.

B-limfositlərin membranının səthində antigen üçün müxtəlif reseptorlar vardır. T-limfositlərin membranında həm antigen, həm də müxtəlif hüceyrələr üçün reseptorlar vardır.

B-limfositlərin aktivləşməsi üçün iki prosesin olması vacibdir: 1) B-limfositlərin səthində yerləşən immunoqlobulin reseptorlarının müvafiq antigenləri ilə T-limfositlərin bilavasitə kontaktı, 2) B və T-limfositlərin qarşılıqlı təsiri. T-limfositlərin səthindəki reseptorlarla antigen arasında əlaqə yarananda T-helper faktoru ifraz olunur. T-helper faktoru və antigen birlik də B-limfositləri aktivləşdirir.

Periferik qanda çox yaşayan (aylar və illər) T-limfositlərin miqdarı daha çoxdur, qısa ömürlü (həftələr və aylar) B-limfositlər isə nisbətən az olur. Birləşdirici toxumanın, habelə qanın sütun hüceyrələri hesab olunan kiçik limfositlər qana qırmızı sümük iliyindən daxil olur. Bu hüceyrələr ilk dəfə A.A.Maksimov tərəfindən təsvir edilmişdir.

Periferik qanda olan limfositlərin nüvəsi tünd boyanır və hüceyrənin çox hissəsini tutur. Onların nüvəsi çox vaxt girdə, bəzən isə paxla formada olur. Elektron mikroskopunda nüvə üzərində basıqlar görünür. Xromatin hissəcikləri nüvədə sıx yerləşir. Xromatinin bu cür yerləşməsi nüvənin qışası yaxınlığında daha yaxşı nəzərə çarpir. Limfositlərdə DNT-nin miqdarı normadan aşağı olmur. Lakin limfositlərin bəzilərində, adətən böyük limfositlərdə, DNT-nin miqdarı artıq olur və xromo-

Yaşlı adamlarda elektron mikroskopu vasitəsilə limfositlərin dörd qrupu ayırd edilir: 1) sitoplazması açıq rəngli kiçik limfositlər. Bütün limfositlərin 70-75%-ni təşkil edir. 2) sitoplazması tünd rəngli limfositlər, onlar ümumi limfositlərin 12-13% təşkil edir. 3) orta limfositlər (10-12%-ə yaxın), 4) plazmosit (limfoplazmosit)-1-2% olur. Limfoplazmositlərin xarakterik əlaməti dənəli endoplazmatik şabəkənin kanalcıqlarının nüvə ətrafında konsentrik yerləşməsidir.

Diferensiasiya yerinə və mühafizə reaksiyalarındaki roluna görə kiçik limfositlərin iki əsas növü ayırd edilir: 1) T-limfositlər 2) B-limfositlər. T-limfositlər timusda və limfa düyünlərində sütun hüceyrələrindən əmələ gəlir. Onlar hüceyrə immunitetinin reaksiyalarını təmin edir və habelə humoral immuniteti tənzimləyir. İmmunloji metodlarla T-limfositlərin populyasiyasında limfositlərin iki əsas qrupu aşkar edilmişdir.

Birinci qrupa sitotoksik təsir göstərən T-limfositlər aiddir. Bunlar hüceyrə immunitetinin effektor hüceyrələri hesab olunur.

İkinci qrupa B-limfositlərə tənzimləyici təsir göstərən T-limfositlər daxildir. Onların içərisində T-helper və T-suppressor limfositlər ayırd edilir. T-helperlər (köməkçilər) spesifik antigenləri tanımaq və antitellərin əmələ gəlməsini sürətləndirmək qabiliyyətinə malikdirlər. T-suppressorlər (zəiflədilicilər) B-limfositlərin antitel əmələ gətirmək qabiliyyətini zəiflədir. T-limfositlərin B-limfositlərə təsiri xüsusi maddələrin-limfoksinlərin köməkliyi ilə yerinə yetirilir. Limfoksinlər antigenlərin təsiri nəticəsində T-limfositlərdə əmələ gəlir.

B-limfositlər fabrisi kisəsində (bursa Fabricius), limfa düyünlərində və qırmızı sümük iliyində sütun hüceyrələrindən əmələ gəlir. Onların əsas vəzifəsi humoral immuniteti təmin etməkdir. B-limfositlərdən əmələ gələn effektor hüveyrələr-plazmositlər xüsusi qoruyucu zülallar-immunoqlobulinlər (antitellər) əmələ gətirir. Həmin zülallar qana keçir.

Ümumi xarakterik əlamətlərə malik olması ilə bərabər dənəsiz leykositlər bir sıra xüsusiyyətlərinə görə bir-birindən fərqlənirlər. Morfoloji, fizioloji və bioloji xüsusiyyətlərinə görə onların iki növü ayırd edilir: limfositlər və monositlər.

Limfositlər (lymphocyte)

Yaşlı insanda limfositlər bütün leykositlərin 20-30%-ni təşkil edir. Müxtəlif amillərin təsirində asılı olaraq onların miqdarı dəyişir. Limfositlərin miqdarı normal halda yaşla sıx əlaqədar olaraq müxtəlif olur. Yenidögülmüş və südəmər uşaq-larda onlar bütün leykositlərin yarıdan çoxunu, təxminən 60%-ni təşkil edir. Sonrakı yaşlarda onların miqdarı tədricən azalır və 15-16 yaşında yaşlılarda olduğu faizə qədər enir. Qoca adamlarda limfositlər azalır və maksimum 20%-ə qədər olur. Müxtəlif təsirlər nəticəsində limfositlərin miqdarı dəyişir. Belə ki, infeksion xəstəliklər və zəhərlənmələr zamanı, habelə qalxanabənzər vəzi hormonunun təsirindən onların miqdarı artır, yəni limfositoz baş verir. Rentgen şüalarının, böyrəküstü vəzinin qabıq maddəsinin qlükokortikoid hormonlarının təsirindən limfositlərin miqdarı azalır, yəni limfositopeniya meydana çıxır.

Limfositlər periferik qanda çox yaşamır, onların ömrü çox qıсадır, daha doğrusu, əksəriyyətinin yaşama müddəti günlərlə ölçülür, yalnız bəziləri 5-6 aya qədər yaşaya bilir.

Ölçülərindən asılı olaraq işiq mikroskopunda limfositləri üç qrupa bölgülər: kiçik limfositlər-diametri 4,5-6 mkm, orta limfositlər-diametri 7-10 mkm və böyük limfositlər-diametri 11-12,5 mkm. Yaşlı insanda periferik qanda normal halda yalnız kiçik və orta limfositlərə rast gəlmək olur. Böyük limfositlərə adətən qanyaradıcı orqanlarda, habelə döş limfa axacağında təsadüf edilir. Kiçik və orta limfositlər yenidögülmüşlərin və kiçik yaşlı uşaqların qanında olur, yaşlı adamların periferik qanında böyük limfositlər olmur.

Bazofil leykositlər müxtəlif vəzifələr yerinə yetirir:

- 1) Onlar heparin və histaminin metabolizmində iştirak edir.
- 2) Bazofil qranulositlər birləşdirici toxumanın tosqun hüceyrələri kimi heparin və histamin ifraz etməsi ilə əlaqədar olaraq qanın laxtalanması prosesinin tənzimində və qan damarlarının keçiriciliyində iştirak edir.
- 3) Bazofillər orqanizmin immuno-loji reaksiyalarında, o cümlədən, allergiya xarakterli reaksiyalarda iştirak edir. Onlar antigen-antitel kompleksinə qarşı reaksiya verir. Bazofillər qanda dövr edən xüsusi antiteli-immunoqlobulini asanlıqla birləşdirir.
- 4) Antitel əmələ gəlməsinə səbəb olan yad zülallar (antigenlər) bazofillərə təsir edərək onların histamin ifraz etməsini təmin edir, nəticədə qan damarları kəskin şəkildə genlənir. Beləliklə, bazofillər qan damarlarının divarında olan saya əzələlərin yığılma dərəcəsinə təsir edir.
- 5) Bazofillər yad cisimciklərə qarşı mübarizə aparır, lakin onların fəqositar aktivliyi zəif nəzərə çarpır.
- 6) Bazofillərin diaqnostik əhəmiyyəti vardır. Onların miqdarı bəzi xəstəliklər zamanı dəyişir. Bakteriya zəhərləri, rentgen şüaları, yad zülallar (antigenlər) və s. amillərin təsirindən onların miqdarı qanda artır, yəni bazofil leykositoz baş verir. Lakin adrenalin və tiroksinin təsirindən, habelə orqanizmdə vitamin çatışmadıqda (avitaminoz) bazofillərin miqdarı azalır, yəni bazopeniya müşahidə edilir.

Dənəsiz leykositlər yaxud aqranulositlər

Dənəsiz leykositlər aşağıdakı əlamətləri ilə xarakterizə olunur:

- 1) dənəsiz leykositlərin sitoplazmasında spesifik dənələr olmur;
- 2) onların nüvəsi seqmentləşməmişdir və nüvəsi seqmentlərə bölünmədiyi üçün əvvəllər onları bir nüvəli leykositlər-mononuklearlar adlandırdılar;
- 3) dənəsiz leykositlər tam ixtisaslaşmamış hüceyrələr olduğu üçün onlar digər hüceyrələrə çevrilmək qabiliyyətinə malikdirlər;
- 4) dənəsiz leykositlər bölünmə qabiliyyətini saxlamışdır.

ləq metil spirti ilə fiksə olunduqda dənələr yaxşı saxlanılır. Dənələrdə heparindən əlavə histamin, serotonin, peroksidaza, turş fosfataza, histidindekarboksilaza və s. maddələr vardır. Bazofil dənələrdə neytröfillərin və makrofaqların qoruyucu reaksiyalarını stimullaşdırın maddələr vardır.

Elektron mikroskopu ilə müəyyən edilmişdir ki, bazofillərin sitoplazmasında dənələr müxtəlif sıxlığa malikdir. (Şəkil 25). Bu da onların yetişkənlik dərəcəsinin və funksional vəziyyətinin müxtəlif olduğunu eks etdirir.



*Şəkil 25. Bazofil leykositin elektron mikroskopik quruluşu
1-segmentli nüvə; 2-bazofil dənələr; 3-qlikogen dənələri*

mənbəyinə doğru gedir və orada faqositoz funksiyasını yerinə yetirir. Müəyyən edilmişdir ki, infeksiya zamanı əmələ gələn maddələr eozinofillərin qan damarından çıxmasına stimullaşdırıcı təsir göstərir. Lakin eozinofillərin istər hərəkətliliyi və istərsə də faqositoz qabiliyyəti neytröfillərə nisbətən zəifdir. Eozinofillər habelə zəhərli maddələri neytrallaşdırır, bununla onlar faqositozla bərabər, habelə orqanizmin zəhərlənməsi zamanı da mühafizə vəzifəsini yerinə yetirir.

Bazofil leykositlər (basophilocyt)

Bazofil leykositlərin miqdarı bütün leykositlərin 0,5-1%-ni təşkil edir, yəni bunlar dənəli leykositlərin ən az təsadüf olan növləridir.

Bazofillərin əksəriyyətində çox zəif seqmentli nüvə müşahidə edilir, lakin bəzilərində nüvə şar formasında olur. Onların nüvəsi neytröfil və eozinofillərin nüvəsinə nisbətən zəif boyanır. Sitoplazmada əsas organoidlərin hamısına təsadüf olunur.

Bazofillərin ölçüsü eozinofillərə nisbətən bir qədər kiçik olub, neytröfillərin ölçüsünə yaxındır və qan damcısında 8-9 mkm-dir, qan yaxmasında isə onların diametri 10-12 mkm-ə çatır. Sitoplazmada böyük, girdə bazofil dənələr vardır. Bazofil dənələrin ölçüsü 0,5-1,2 mkm olur. Onlar sitoplazmada bərabər paylanmir və əsas boyaqlarla metaxromatik boyanaraq tünd qırmızı-bənövşəyi rəng alır. Bu, metaxromaziya adlanır (yunanca meta - sonra və chroma - rəng). Metaxromaziya hüceyrə strukturlarının boyaga xas olmayan rəngə boyanmasına deyilir. Məsələn, adətən əsas boyaqlarla boyanan bazofil dənələr həmin boyaqlardan olan toluidin abisi, azur yaxud tionin ilə göy deyil, bənövşəyi qırmızı rənglərə boyanır. Bazofil dənələrin metaxromaziyası onlarda turş mukopolisaxaridlərdən olan heparindən asılıdır. Heparin suda asan həll olur. Buna görə də metil spiriti ilə pis susuzlaşdırılmış preparatlarda bazofillərin sitoplazmasında dənələrin yerində işiqlanma əmələ gəlir. Bazofillər müt-

birləşir. Yetişmiş eozinofillerdə nüvə seqmentli olur. Periferik qanda cavan eozinofillerin miqdarı çox az olur. Nüvədə xromatin maddəsi neytrofilin nüvəsində olduğuna nisbətən azdır və nüvəcik görünmür.



Şəkil 24. Asidofil leykositin elektron mikroskopik quruluşu
1-seqmentli nüvə; 2-spesifik asidofil dənələr; 3-mitokondrilər;
4-endoplazmatik şabəkə

Eozinfillər də neytröfillər kimi hərəkətli hüceyrələrdir, onlar da infeksiya zamanı qan damarlarından çıxaraq infeksiya

peniya). Eozinofillərin miqdarı yaşdan bir o qədər asılı deyil. Qanda eozinofillərin miqdarı sutka (gün) ərzində dəyişir: gecə saatlarında maksimum, səhərlər isə minimum miqdarda olur. Bu, orqanizmdə hidrokortizon hormonunun miqdarı ilə müəyyən edilir.

Eozinofillər qan damarında 3-8 saat qalır, sonra isə, onlar orqanların birləşdirici toxumasına keçir və orada öz funksiyalarını yerinə yetirir.

Eozinofillər neytrofillər kimi tam ixtisaslaşmış hüceyrələrdir və çoxalma qabiliyyəti yoxdur. Amma bunlar özlərinin ölçülərinə, sitoplazmada olan dənələrin xarakterinə, ölçülərinə və nüvələrinin quruluşuna görə neytrofillərdən fərqlənir. Onun sitoplazmasında olan spesifik dənələr başlıca olaraq turş boyalarla (ezozin və s.) rənglənir. Buna görə də eozinofil (ezozin-sevən) adlanır. Dənələr girdə yaxud oval formada və böyük olur, ölçülüri 0,5-1,5 mkm olur. Elektron mikroskopunda dənələr silindrə oxşayır və adətən sitoplazmada bərabər paylanır. (Şəkil 24).

Eozinofillərin dənələrində argininlə zəngin zülallara təsadüf edilir. Bunlarda həmçinin xeyli miqdarda hidrolitik fermentlər, oksidaza, peroksidaza, esteraza və s. fermentlər müəyyən edilmişdir. Peroksidaza yetişməmiş dənələrin hər yerində, yetişmiş dənələrin isə periferik hissəsində yerləşir. Dənələr adətən qırmızı rəngə boyanır. Eozinofillərin də sitoplazmasında müxtəlif orqanoidlərə təsadüf edilir, lakin onlar zəif inkişaf etmişdir.

Eozinofillər neytrofillərə nisbətən iri hüceyrələrdir. Təzə qan damcısında onların diametri 9-10 mkm, qan yaxmasında isə 12-14 mkm olur.

Nüvə üç formada: paxla, əyilmiş çöp (nal) və seqmentli formada olur. Cavan eozinofillərin nüvəsi çox vaxt paxla, bəzən isə nal formada olur. Neytrofillərə nisbətən eozinofillərin nüvəsində seqmentlilik zəif nəzərə çarpır. Seqmentlərin sayı adətən iki, bəzən üç olur və bunlar nazik körpülərlə bir-birilə

Neytrophil leykositlər hərəkətli hüceyrələrdir. Onlar kapılı-
yar qan damarlarının divarından keçərək infeksiya mənbəyinə
doğru hərəkət edir. İnfeksiya ocağında neytrofillər mikrobları
udaraq əridir, yəni faqositoz vəzifəsini yerinə yetririr. I.I.Meç-
nikov neytrofilləri mikrofaq adlandırmışdır, çünki bunların
ölçüləri faqositoz qabiliyyətinə malik olan digər hüceyrələrdən
kiçikdir. Bakteriyaları və digər yad hissəcikləri ududuqdan sonra
neytrophillərin içərisində əvvəlcə spesifik dənələrlə birləşən
faqosomlar (udulan hissəcik ətrafında əmələ gələn qovucuq)
formalaşır. Fagosomların fermentləri (turş fosfataza, lizosim,
laktoferin) neytral yaxud turş mühitdə təxminən 3 dəqiqə müd-
dətində təsir edir. Sonra isə fagosom ilk dənələrlə (lizosom-
larla) birləşir və nəticədə fagolizosomlar əmələ gəlir. Onların
daxilində faqosita olunmuş mikroorganizmləri parçalayan hid-
rolitik fermentlərin təsir etməsi üçün optimal şərait yaranır. Fa-
qositoz prosesini yerinə yetirdikdən sonra qısa müddət ərzində
neytrophil özü məhv olur. Bunlarda xemotaksis yaxşı nəzərə
çarpir. Neytrophillər bakteriyaları və yad cisimcikləri udmaqla
bərabər habelə sekretor vəzifə də yerinə yetrir, onlarda bakteri-
sid maddələr (mieloperoksidaza, muromidaza-lizosim, faqo-
sitin, presipitin, aqqlütinin, apsonin və s.) əmələ gəlir. Qeyd
olunan vəzifələrdən əlavə neytrophillər yaraların sağalmasını sü-
rətləndirir və bununla da onlar regenerasiya prosesinə kömək
edir.

Eozinofil (asidofil) leykositlər

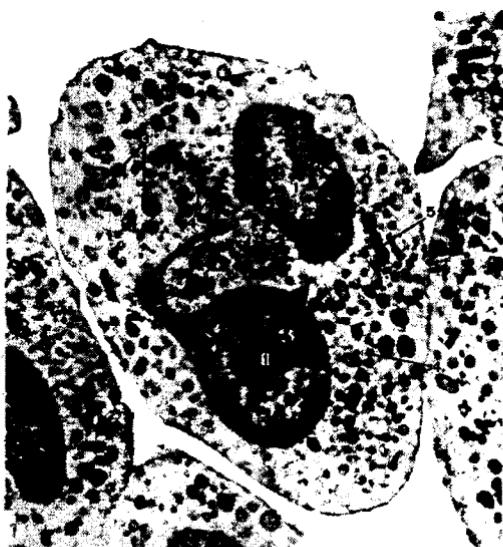
Eozinofillər leykositlərin ümumi miqdarının 2-5%-ni təş-
kil edir. Bunların miqdarı müxtəlif amillərin təsirindən dəyişir.
İnfeksion xəstəliklər zamanı, qurd xəstəliklərində, allergiya baş
verdikdə və s. hallarda eozinofillərin miqdarı çoxalır. Bu hadi-
sə eozinofiliya adlanır. Lakin güclü həyəcanlamalar zamanı
böyrəküstü vəzinin adrenalin və kortizon hormonlarının və
hipofizin adrenokortikotrop hormonunun miqdari qanda artır.
Bunların nəticəsində eozinofillərin miqdarı azalır (eozino-

Endoplazmatik tor zəif nəzərə çarpir. Sitoplazmada züla, lipid və qlikogen törəmələrinə rast gəlinir. Neytrophillərin sitoplazmasında lizosomlara xas olan hidrolitik fermentlərə-turş fosfataza, β -qlükuronidaza, turş β -qliserofosfat dehidrogenaza, turş proteaza, arilsulfataza, katalaza, peroksidaza və s. fermentlərə təsadüf edilir. Həmin fermentlər nisbətən iri dənələrin (diametri 0,4-0,8mkm olan) tərkibində olur. İri dənələr tipik lizosomlar hesab olunur və bunlar ümumi dənələrin 20%-ni təşkil edir. Kiçik dənələrin (diametri 0,1-0,3mkm) tərkibində isə qələvi fosfataza və müxtəlif bakterisid maddələr (presipitin, apsonin, aqqlünün və s.) olur. Kiçik dənələr 80% təşkil edir.

Neytrophil leykositlərin nüvəsində (xüsusilə periferik hissəsində) xromatin maddəsi sıx yerləşir. Ona görə də nüvə tünd boyanır. Nüvəcik çətin ayırd edilir. Nüvə müxtəlif formada olur, ona görə neytrophilləri polimorfnüvəli leykositlər adlandırırlar. Neytrophil leykositlərdə nüvə paxla, kolbasa, çöp, nal, S-ə bənzər, seqmentli və s. formalarda olur. Seqmentlərin sayı çox olduqda nüvə təsbehəbənzər forma alır. Hüceyrənin yetişkənlik dərəcəsindən asılı olraq nüvənin forması dəyişir. Cavan neytrophillərin nüvəsi paxla yaxud kolbasa formasında olur. Bunların miqdarı çox az olur (0-0,5%). Sonra nüvənin forması dəyişir və çöp, nal yaxud S şəklini alır. Belə neytrophillər çöpnüvəli (düz çöp, nalvari çöp və S-ə bənzər çöp) neytrophillər adlanır. Bunlar 3-5% təşkil edir. Yetişmiş neytrophillərdə nüvə bir-biri ilə birleşən 2 yaxud 3 və bəzən daha çox seqmentdən ibarət olur. Bu cür neytrophillər seqmentnüvəli neytrophillər adlanır və ümumi neytrophil leykositlərin 60-65%-ni təşkil edir. Nüvənin belə müxtəlif olması onu göstərir ki, qanda neytrophillər diferensiasiya edir və onlar tədricən qocalır. Müxtəlif neytrophillərin faizlə miqdarının tibbdə müəyyən diaqnostik əhəmiyyəti vardır. Məsələn, cavan və çöpnüvəli neytrophillərin miqdarının artması iltihab yaxud qan itirilməsi nəticəsində qanyaranma prosesinin sürətlənməsi haqqında məlumat verir.

dənələrin diametri 0,4-0,8mkm, yetişmiş dənələrin diametri isə 0,1-0,3 mkm olur. Hər bir hüceyrədə dənələrin miqdarı 50-dən 200-ə qədər ola bilər. Dənələr sitoplazmada bərabər paylanır. Amma sitoplazmanın periferik hissəsində dənələr olmur. Həmin hissə homogen sahə adlanır. Homogen sahə hesabına yalançı ayaqcıqlar (pseudopodilər) əmələ gəlir. Ona görə də homogen sahə neytröfillərin hərəkətində mühüm rol oynayır.

Neytröfillər adətən girdə formada olur. Təzə qan damlasında onların diametri 7-9 mkm-ə yaxındır. Qan yaxmasında isə ölçüsü 10-12 mkm-ə çatır. Neytröfillərin sitoplazmasında müxtəlif orqanoidlərə-endoplazmatik tora, ribosomlara, mitokondrilərə, hüceyrə mərkəzinə, Holci kompleksinə və lizosumlara təsadüf edilir (şəkil 23).



Şəkil 23. Segmentnüvəli neytrofil leykositin elektron mikroskopik quruluşu

1-nüvənin segmentləri; 2-nüvə segmentləri arasındakı birləşdirici atma; 3-sitoplazmadakı spesifik neytrofil dənələr; 4-endoplazmatik şəbəkə; 5-mitoxandri

Dənəli leykositlər yaxud qranulositlər

Dənəli leykositlər aşağıdakı əlamətləri ilə xarakterizə olunur: 1) bütün dənəli leykositlər yüksək ixtisaslaşmış hüceyrələrdir. 2) onların hamısının sitoplazmasında spesifik dənələr vardır. 3) bölünmə qabiliyyətini itirmişlər. 4) mütəhərrik hüceyrələr olub amöbvari hərəkət etmək qabiliyyətinə malikdirlər. 5) nüvələri müxtəlif formada olur və adətən seqmentlərə bölünür. Nüvələri çox seqmentli olduğuna görə əvvəllər qranulositləri çoxnüvəli leykositlər adlandırdılar. Lakin sonralar müəyyən edildi ki, bu seqmentlər bir nüvənin hissələridir və körpülər vasitəsilə bir-birilə birləşir. 6) bütün qranulositlərin plazmasında spesifik rənglənən dənələr olur. Dənələrin hansı maddələrlə rənglənməsindən asılı olaraq qranulositlərin üç növü vardır: neytrofillər, eozinofillər yaxud asidofillər və bazo-fillər.

Neytrofillər (neutrophilocyt)

Normal halda yaşlı insanda neytrofillər leykositlərin digər növlərindən miqdarda çoxdur. Onlar ümumi leykositlərin 65-75%-ni təşkil edir. Yeni doğulmuş uşaqlarda neytrofillərin miqdarı az olur və 50%-ə yaxın olur. Neytrofillər gah qandan toxumaya, gah da toxumadan qana keçir. Neytrofillərin yaşama müddəti 8 sutkaya yaxındır. Periferik qanda onlar 8-12 saat qalır, sonra isə qan damarından birləşdirici toxumaya keçir və orada 3 sutkaya qədər qalır. Buna görə də neytrofillərin miqdarı çox dəyişkən olur və sutka ərzində bu miqdar təxminən 45-80% arasında dəyişir. Neytrofillərin miqdarı həmçinin infeksiyon xəstəliklər zamanı, uzun müddət fiziki iş gördükdə və hamiləlik zamanı dəyişir. Bu zaman onların miqdarı artır, yəni neytrofil leykositoz müşahidə edilir.

Neytrofillərdə dənələr adətən turşu və əsas boyaqların qarışığına neytral reaksiya verir. Ona görə də bu hüceyrələr neytrofil adlanır. Neytrofillərdə dənələr xırda olur. Yetişməmiş

toxumasına keçərək epiteldə hüceyrəarası sahələr üzrə hərəkət edir. Leykositlər içərisində amöbvari hərəkət başlıca olaraq neytröfillər və monositlər üçün səciyyəvidir. Hərəkət istiqaməti müxtəlif amillərdən asılıdır. Bu amillər içərisində xemotaksisin, yəni kimyəvi qıcığın təsiri altında hərəkətin böyük əhəmiyyəti vardır (ərəbcə chimia-kimya, yunanca taxis-yerləşmə). Bu zaman kimyəvi qıcığa doğru hərəkət müşahidə edilir. Hüceyrələrin hərəkət istiqamətində və qarşılıqlı təsirində leykositlərin plazmolemmasında olan xüsusi reseptorlar mühüm əhəmiyyət kəsb edir. Leykositlərin hərəkət sürəti müxtəlifdir. Hərəkət sürəti mühitin qatılığından, onun pH-dan, temperaturdan və digər amillərdən asılıdır. Lekositlər müxtəlif vəzifələr yerinə yetirir. Onlar hər şeydən əvvəl orqanizmdə mühafizə vəzifəsini daşıyır. Leykositlər bu vəzifəni 2 üsulla icra edir. Müəyyən tip leykositlər mikrobları, yad maddələri faqositoz yolu ilə udaraq onlarla mübarizə aparır. Digər tip leykositlər isə bakteriya əleyhinə xüsusi maddələr ifraz etməklə və qanda immun cisimciklər əmələ gətirməklə bakteriyaları məhv edir və immunitetin formallaşmasında iştirak edir.

Bütün leykositlər sitoplazmada xüsusi dənələrin varlığından aslı olaraq iki böyük qrupa bölünür: dənəli leykositlər yaxud qranulositlər və dənəsiz leykositlər yaxud aqranulositlər. Orqanizmin inkişaf səviyyəsi yüksəldikcə dənəli leykositlərin miqdarı çoxalır. Məməlilərdə dənəli leykositlər, balıqlarda, amfibilərdə və sürünlənlərdə isə dənəsiz leykositlər üstünlük təşkil edir.

Dənəli leykositlər sitoplazmada spesifik dənələrin və seqmentli nüvənin olması ilə xarakterizə olunur. Dənəli leykositlərin üç növü vardır: neytröfillər, asidofillər yaxud eozinofillər və bazofillər.

Dənəsiz leykositlərin sitoplasmasında spesifik dənələr və seqmentli nüvə olmur. Dənəsiz leykositlərin iki növü müəyyən edilir: limfositlər və monositlər.

Leykositlər (leucocytı) Leykositlərin ümumi xarakteristikası və təsnifikasi

Leykositlərin hərfi mənası ağ qan hüceyrələri deməkdir (yunanca leucos-ağ, sytus-hüceyrə). Leykositlərin tərkibində hemoglobin yoxdur. Buna görə də onlar ağ rəngdə olurlar. Leykositlər həm onurğasız və həm də onurğalı heyvanlarda qanın əsas hüceyrəvi elementlərindəndir. Onurğasızlarda bunlar dənəli amöbositlər adlanır. Leykositlər onurğalı heyvanlarda və insanda morfoloji əlamətlərinə və bioloji roluna görə çox müxtəlifdir. Onlar nüvəyə və homogen yaxud dənəli sitoplazmaya malikdir. Leykositlərin bəziləri yalan ayaqcıqlar (pseudopodilər) əmələ gətirərək aktiv şəkildə amöbvari hərəkət etmələri ilə fərqlənir. Qanın digər hüceyrələrinə nisbətən leykositlərin miqdarı azdır. Yaşlı insanın 1mm^3 qanında 6000-8000 leykosit vardır. Təxminən orta hesabla 1 leykositə 600-700 eritrosit düşür. Leykositlərin miqdarı bir sırə amillərdən asılıdır. Məsələn, fiziki və zehni iş zamanı, yeməkdən bilavasitə sonra, infeksion xəstəliklər və zəhərlənmə zamanı, qurd xəstəliyində, güclü həyəcanlanmalar zamanı, müxtəlif yaşlarda onların miqdarı xeyli dəyişir. Leykositlərin miqdarının artmasına leykositoz, azalmasına isə leykopeniya deyilir. Uşaqlarda leykositlərin miqdarı nisbətən çox olur. Yeni doğulmuş uşaqlarda 1mm^3 qanda onların miqdarı 13 min-19 min ola bilər. Yaşa dolduqca onların miqdarı azalır və 14-15 yaşda təxminən böyüklerdəki qədər olur. Yeməkdən bilavasitə sonra və fiziki iş zamanı 1mm^3 qanda leykositlərin miqdarı 3 mindən 10 minə qədər dəyişə bilir. Bu miqdardar normal hesab olunur.

Leykositlər nəinki qanda, hətta toxumanın daxilində də aktiv hərəkət edə bilir. Amöbvari hərəkət zamanı onların forması, həmçinin nüvələrinin forması dəyişir. Leykositlər qan kapilyarlarının endotel hüceyrələri arasından əvvəlcə birləşdirici toxumaya keçərək ara maddənin amorf hissəsi (əsas maddə) üzrə hərəkət edir. Sonra isə onlar əsas zardan epitel

boyanır, çox vaxt onlar əsas boyaqlarla boyanır (yəni bazo-fildir). Tədricən bazo filiya oksifiliya ilə əvəz olunur, çünkü inkişaf zamanı eritrositlərdə hemoqlobin artır. Bəzi cavan eritrositlər həm əsas, həm də turş boyaqlarla rənglənir. Bunlar polixromatofil eritrositlər adlanır (yunanca polys-çox, chroma-rəng deməkdir).

Xüsusi üsulla (məsələn, metilen abisi ilə) boyanma zamanı bəzi cavan eritrositlərdə xüsusi dənələr, çöplər yaxud tor şəklində bazo fil komponentlər müşahidə olunur. Belə eritrositlər retikulositlər adlanır. Normal qanda bunlar 1-2% olur.

Eritrositlərin aşağıdakı funksiyaları vardır:

1. Eritrositlər tənəffüs funksiyası yerinə yetirir yaxud qazlar mübadiləsində iştirak edir. Belə ki, tərkibində olan hemoqlobin vasitəsilə o, ağ ciyərdə oksigenlə birləşərək, onu toxumalara aparır. Oksigeni toxumalara verməklə yanaşı, o, karbon qazını toxumalardan alaraq, ağ ciyərlərə gətirir.

2. Eritrositlər orqanizmdə turşu-qələvi müvazinətinin tənzimində iştirak edir. Bu vəzifə eritrositlərin qışasının keçiricilik xassəsindən asılıdır. Onun qışası anionları özündən keçirdiyi halda, kationları və hemoqlobini isə keçirmir. Qanda turşuluğun və qələviliyin dəyişilməsi toxumanın qan kapilyalarında karbon qazının təzyiqinin yüksəlməsi ilə əlaqədardır.

3. Qan plazmasında ion müvazinəti eritrositlərin iştirakı ilə icra olunur.

4. Eritrositlər su və duz mübadiləsində iştirak edir. Böyrəyi xəstə olan adamlarda ödem (şişkinlik) əmələ gəlirsə, eritrositlərə su dolur, nəticədə onların həcmi böyüyür. Şişkinlik çəkildikdə suyu itirir və həcmi kiçilir.

5. Eritrositlər amin turşuları, lipoidlər, zəhərli maddələr və bəzi dərman maddələri üçün adsorbent vəzifəsi görür.

6. Eritrositlər müxtəlif fermentativ proseslərdə fəal iştirak edir.

hemoqlobindən ibarətdir. Elektron mikroskopunda hemoqlobin ölçüsü 4-5 nanometr olan dənələr şəklində görünür. Quru maddənin 5%-ni başlıca olaraq zülallar-qlobulinlər, fermentlər nukleoproteidlər, az miqdarda lipidlər-lesitin, xolesterin və vitaminlər təşkil edir.

Eritrositlərdə 40-a qədər müxtəlif fermentlər aşkar edilmişdir. Bunlara heksaza, fosfataza, katalaza, qlükolitik fermentlər, esterazalar və s. aiddir.

Eritrositlərin tərkibində askarbin turşusu ("C" vitamini), "B" qrupu vitaminləri və s. vitaminlər aşkar edilmişdir.

Sümük iliyinin cavan eritroblastlarında RNT və DNT vardır. Retikulositlərdə RNT-yə təsadüf olunur (DNT olmur). Yetişmiş eritrositlərdə DNT, RNT, qlikogen olmur. Qan plazmasında sodium duzları çox olduğu halda, eritrositlərin tərkibində kalium duzları çox olur. Eritrositlərin tərkibində olan maddələr içərisində hemoqlobin xüsusi əhəmiyyət kəsb edir. Hemoqlobin mürəkkəb zülallara-xromoproteidlərə aiddir. Onun tərkibini zülal maddə olan qlobin və qeyri-zülal hemin qrupu təşkil edir. Hemoqlobin polimer birləşmədir. O, dörd monomerdən təşkil olunmuşdur. Hər bir monomer hemin qrupundan və qlobindən əmələ gelmişdir. Hemin qrupu piqment maddəsi olub, tərkibində dəmirli protoporfirin vardır. Bu hem adlanır. Hemlər ağ ciyərlərdə oksigenlə asanlıqla birləşir, lakin bunlar möhkəm birləşmələr olmadığı üçün toxumalarda asanlıqla da bir-birindən ayrılır. Oksigenlə birləşmiş hemoqlobin oksihemoglobin adlanır. Toxumalarda oksigendən ayrılan hemoqlobin qana keçən karbon qazı ilə birləşərək, karbon qazını ağ ciyərlərə gətirir və ağ ciyərlərdə ondan asanlıqla ayrılır. Lakin qana keçən karbon qazının çox hissəsi əvvəlcə su ilə birləşərək karbonat turşusu əmələ gətirir. Bu isə qanda olan sodium və kaliumla birləşib bikarbonatlara çevirilir.

Eritrositlərin rəngi hemoqlobinlə əlaqədardır. Hemoqlobin turş boyaqlarla (eozinlə) qırmızı rəngə boyanır (yəni oksifildir). Hemoqlobini az olan cavan eritrositlər nisbətən zəif

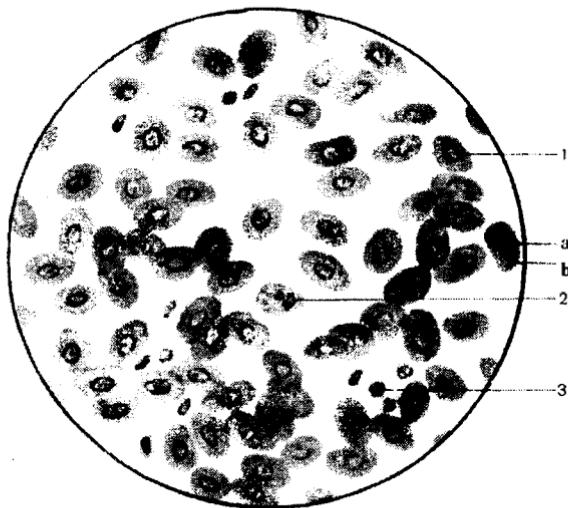
ticəsində baş verir. Hemoliz zamanı qan şəffaflaşır, ləkəbənzər forma alır və eritrosit rəngsiz kütləyə çevrilərək məhv olur.

Hipertonik məhlullarda (osmotik təzyiqi yüksək olan, yəni tərkibində duzun miqdarı 0,9%-dən çox olan məhlullarda) eritrosit suyunu itirir, büzüşür və səthində çıxıntılar əmələ gəlir (tutabənzər forma alır).

2. Duzların yaxud turşuların zəif məhlullarının və qlükoza məhlulunun təsiri nəticəsində eritrositlər bir-birinə cəzb olunub yapışaraq böyük yiğintılar əmələ gətirir. Bu hadisə aq-glutinasiya adlanır (latınca gluten-yapışqan deməkdir).

Kimyəvi tərkibcə eritrositlər 60% sudan və 40% quru maddədən təşkil olunmuşdur. Quru maddənin çox hissəsini tənəffüs piqmentləri təşkil edir. Müxtəlif tənəffüs piqmentləri ayırd edilir: məsələn, hemoqlobin, hemoeritrin, hemosianın və s. Hemoqlobin və hemoeritrində oksigenin akseptoru (oksigeni özünə birləşdirən) dəmir, hemosianında isə mis atomudur. Büttün onurğalılar üçün xarakterik tənəffüs piqmenti hemoqlobin-dir. Onurgasızlıarda isə qeyd olunan hər üç növ tənəffüs piqmentlərinə təsadüf olunur. Lakin bunlar onurgasızların müxtəlif qruplarında qeyri bərabər yayılmışdır. Belə ki, hemosianın molyuskalar və xərçəngkimilər üçün xarakterdir, hemoeritrinə sıpunkulid, priapulid və polixetlərə (çoxqılı həlqəvi qurdalar) yaxın digər onurgasızlıarda və polixetlərdən Magellona cinsində təsadüf olunur, hemoqlobin isə daha geniş yayılmışdır. Hemoqlobinə ibtidai xərçəngkimilər, bəzi molyuskalar, polixetlər, memertinlər, dərisitikanlılar və digər onurgasız heyvanların müxtəlif nümayəndələrində təsadüf olunur. Onurgasızlıarda tənəffüs piqmentləri iki formada olur: 1. sərbəst halda 2. eritrositlərin tərkibində. Hemoeritrin yalnız hüceyrədə, hemosianın hüceyrədən kənarda olur, hemoqlobin isə həm hüceyrədə, həm də hüceyrədən kənarda ola bilir. Onurğalılarda isə o, yalnız hüceyrənin daxilində toplanır. Eritrositlərdə olan quru maddənin çox hissəsini hemoqlobin təşkil edir. Belə ki, insanda eritrositlərin tərkibindəki quru maddənin 95%-ə qədəri

lipoproteid zar quruluşa malik olduğu, həmçinin onun qışasında girintilər və çıxıntılar olması müəyyən edilmişdir.



Şəkil 22. Qanın hüceyrəvi elementləri (qurbağa qanı) 1-nüvəli eritrositlər; a-nüvə; b-sitoplazma; 2-leykosit; 3-trombositlər

Eritrositlərin fiziki xüsusiyyətlərindən biri elastik olmalıdır. O, müxtəlif şəraitdə öz formasını asanlıqla dəyişir. Eritrosit dərtlərəq öz uzunluğunu 5-10 dəfə artırı bilir.

Eritrosit xarici mühitin müxtəlif təsirlərinə qarşı dərhal müəyyən reaksiya verir:

1. O, osmotik təzyiqin dəyişilməsinə qarşı çox həssasdır. Belə ki, hipotonik məhlullarda, yəni osmotik təzyiqi xörək duzunun 0,9%-li məhlulunun təzyiqindən az olan məhlullarda, eritrositə ətraf mühitdən su daxil olur, nəticədə onlar çox şişir və bəzən partlayır. Bu zaman hemoqlobin hüceyrədən bayır çıxır. Bu hadisə hemoliz adlanır (yunanca haema - qan, lysis - ərimə). Eritrositlərin hemolizi yalnız osmotik təzyiq aşağı olduqda deyil, həm də mühitin reaksiyası turşuluğa yaxud qələviliyə doğru dəyişikdə, ilan və həşərat zəhərinin təsiri nə-

qanyaranma prosesi sürətlənir və damar qanına çoxlu miqdarda yetişməmiş (cavan) eritrositlər-polixromatofil erirositlər, normoblastlar, retikulositlər keçir və onların miqdarı 70-80%-ə çatır. Normal qanda da yetişməmiş eritrositlərə təsadüf olunur, lakin onların miqdarı 0,5-2% (bəzən 1-5%) olur. Bunları bilməklə qanyaradıcı orqanın (sümük iliyinin) funksional vəziyyəti haqqında məlumat əldə edilir.

Eritrositlərin forması, daxili quruluşu, fiziki-kimyəvi xarakteristikası və funksiyası

İnsanda və məməlilədə eritrositlər müxtəlif formalarda olur. Onlar adətən iki tərəfi basıq diskə bənzəyir və diskositlər adlanır. Bunlar eritrositlərin ümumi miqdarının 80%-ni təşkil edir. Elektron mikroskopu vasitəsi ilə onların digər formaları da müəyyən edilmişdir: planositlər (yastı), stomatositlər (kümbəzsəkilli), yəhərşəkilli, sferositlər (şarabənzər), exinositlər (çıxıntılı). Sferositlər və exinositlər eritrositlərin yaşılı formalarına aiddir.

Onurğalı heyvanların çoxunda (balıqlarda, amfibilərdə, sürünenlərdə, quşlarda) eritrositlər nüvəli hüceyrələrdir (Şəkil 22). İnsanda və məməlilərdə eritrositlərin nüvəsi və organoидləri olmur. İnsanda və məməlilərdə bunların bütün stroması hemoqlobinlə dolu olur və buna görə də nüvəsiz eritrositlərdə hemoqlobin daha çox olur (Şəkil 19, 20 və 21-ə bax). İstər nüvəli, istərsə də nüvəsiz yetkin eritrositlər bölünmə qabiliyyətinə malik deyil.

Eritrosit çox nazik, qalınlığı 20nm olan qişa (sitolemma) ilə örtülmüşdür. Onun qişası-membrani yarımkəcicilik xüsusiyyətinə malikdir, belə ki, bəzi maddələri-natrium və kalium ionlarını, oksigeni, karbon qazını, suyu, sidik cövhərini və s. yaxşı keçirdiyi halda, digər maddələri-qlükozani, kalsiumu, hemoqlobini və s. maddələri keçirmir. Elektron mikroskopu vasitəsi ilə onun qişasının digər hüceyrələrdə olduğu kimi

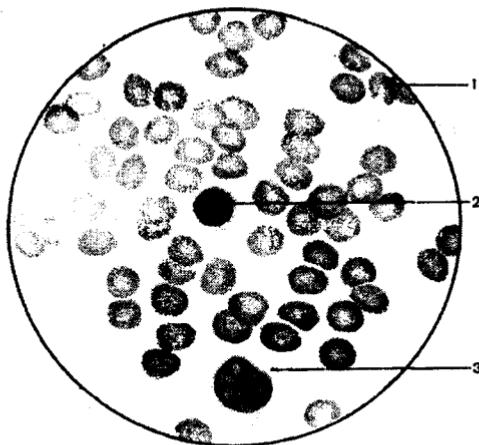
Yeni doğulmuş uşaqlarda 1mm^3 qanda eritrositlərin miqdarı təxminən 6-7 milyon olur. Yaşa dolduqca onların miqdarı azalır və 10-11 yaşda təxminən böyüklərdəki qədər olur. Qoca insanlarda eritrositlərin miqdarı yenidən artır. Bunun səbəbi eritrositlərdə hemoqlobinin miqdarının azalmasıdır. Fiziki iş zamanı oksigenə olan tələbat artlığına görə, yüksək dağlara qalxdıqca oksigenin miqdarı azaldığı üçün eritrositlərin miqdarı xeyli artır. Məsələn, 4 km hündürlükdə onların miqdarı 1mm^3 qanda 8 milyona qədər ola bilir. Müxtəlif xəstəliklər zamanı onların miqdarı ya artır, ya da azalır. Eritrositlərin miqdarının artması eritrositoz, azalması isə eritropeniya adlanır.

Eritrositlərin diametri müxtəlif olur: proteydə (yuqoslaviyada mağaradakı yeraltı su hövzələrində yaşayan amfib) 58 mkm , toyuqda 12 mkm , fildə $8-10\text{ mkm}$, keçidə 4mkm , qoyunda $4,3\text{ mkm}$ olur. Deməli, məməlilərdə aşağı sinif onurğalılara nisbətən eritrositlərin ölçüsü kiçik olur. İnsanda bütün eritrositlərin $75\%-n$ in diametri orta hesabla $7-7,5\text{ mkm}-ə$ bərabərdir (bunlar normosit adlanır); hər bir eritrositin səthi $125-150\text{mkm}^2$ olur; onun qalınlığı periferik hissədə orta hesabla $2-2,5\text{mkm}$, mərkəzində isə $1,4-1,5\text{mkm}$ qədərdir. Eritrositlərin $12,5\%-n$ in diametri $8-9\text{mkm}$ (makrositlər), $12,5\%-n$ in diametri $5-6,5\text{mkm}$ (mikrositlər) olur.

Eritrositlərin ömrü qıсадır: insanda maximum 4 aya qədərdir. Hər gün eritrositlərin ümumi miqdarının orta hesabla

$\frac{1}{100}$ hissəsi, daha doğrusu 200 milyon (hətta 208 milyon)

eritrosit məhv olur və yeniləri ilə əvəz edilir. Eritrositlər dalaqda və qara ciyərdə məhv olur, lakin çox vaxt dalaqda məhv olur, ona görə də dalağı eritrositlərin qəbristanlığı adlandırırlar. Dalaqda, eyni zamanda eritrositlər ehtiyat halında toplanır. Eritrosit dağlırkən onda olan hemoqlobin hemin və qlobinə parçalanır. Bəzi qan xəstəlikləri (anemiya və s.) zamanı eritrositlərin ömrü çox kəskin şəkildə qisalaraq 12-14 günə çatır (bəzən daha da azalır). Bunun nəticəsində sümük iliyində

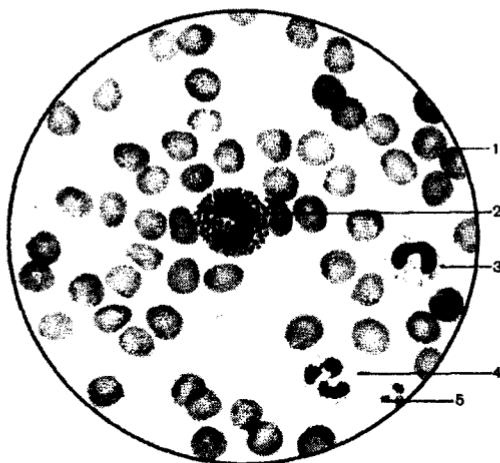


Şəkil 21. Qanın hüceyrəvi elementləri (insan qanı) 1-eritrositlər; 2-kiçik limfosit; 3-orta limfosit

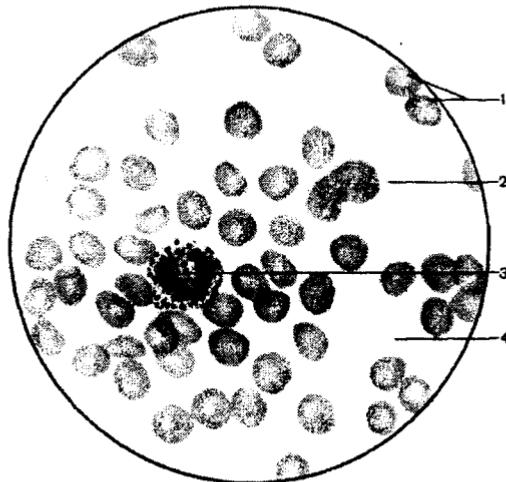
Eritrositlər (erythrocyti) Eritrositlərin ümumi xarakteristikası

Eritrositlər (yunanca erythros-qırmızı, cytos-hüceyrə) qanın hüceyrəvi elementlərinin çox hissəsini təşkil edir. Normal halda kişinin $1mm^3$ qanında 4,5-5,5 milyon, qadının $1mm^3$ qanında isə 4-5 milyon eritrosit olur. Qadınların cinsiyət hormonları eritrositlərin inkişafını tormozlayır (ləngidir), buna görə də qadılarda eritrositlərin miqdarı az olur. İnsanda orta hesabla 25 trilyon eritrosit olur. Bunların ümumi səthi $3500 - 3700m^2$ -ə və tərkibindəki hemoqlobinin çəkisi 800q-a bərabərdir.

Eritrositlərin miqdarı müxtəlif səbəblərdən: yaşdan, əzələ işindən, dəniz səviyyəsindən olan məsafədən, hormonal fonda, emosional vəziyyətdən, ekoloji faktorlardan, xəstəliklərdən və s. asılı olaraq dəyişir.



Şəkil 19. Qanın hüceyrəvi elementləri (insan qanı). 1-eritrositlər;
2-asidofil qranulosit (eozinofil leykosit); 3-çöpnüvəli neytrofil
qranulosit (leykosit); 4- seqmentönüvəli neytrofil qranulosit (leykosit);
5- trombositlər



Şəkil 20. Qanın hüceyrəvi elementləri (insan qanı) 1- eritrositlər;
2-monosit; 3-bazofil qranulosit (leykosit); 4-trombositlər

Qiğırdaq toxumasının hüceyrələri. Qiğırdaq toxumasında iki növ qiğırdaq hüceyrəsi olur: xondroblastlar və xondrositlər.

Xondroblastlar (yunanca chondros-qığırdaq, blastos-maya) yetişməmiş yastı və cavan hüceyrələr olub, bölünmək və hüceyrəarası maddə sintez etmək qabiliyyətinə malikdir. Xondroblastların sitoplazmasında yaxşı inkişaf etmiş dənəsiz və dənəli endoplazmatik şəbəkə, Holci kompleksi nəzərə çarpar. Sitoplazmada RNT-nin miqdarı çox olduğu üçün o, bazofil boyanır. Xondroblastlar qığırdağın periferik hissəsində, yəni qiğırdaqüstülüyünün yaxınlığında yerləşir. Xondroblastların iştirakı ilə qiğırdaqda periferik yaxud appozision böyümə baş verir (latınca appositiō-üstünə gəlmə). Xondroblastlar həmçinin qığırdağın inkişafı zamanı xondrositlərə çevrilir, onlar özləri isə bilavasitə prexondroblastlardan əmələ gəlir.

Xondrositlər (yunanca chondros-qığırdaq, cytos-hüceyrə)-qiğırdaq toxumasının əsas hüceyrə formasıdır. Onlar oval, girdə, bəzən isə çoxbucaqlı formada olur. Hüceyrələrin forma müxtəlifliyi differensiasiya dərəcəsindən və əsas maddənin fiziki-kimyəvi halından asılıdır. Həmin maddədə su və xondromukoid çox olduqda hüceyrələr girdə olur. Belə hüceyrələr cavan qiğırdaq üçün daha səciyyəvidir. Xondositlərdə adətən bir nüvə, bəzən isə iki nüvə olur. Nüvədə bir yaxud iki nüvəcik aşkar edilir. Sitoplazma bazofil boyanır və içərisində bütün organolidlərə təsadüf olunur. Cavan xondrositlərdə mitoxondrlər çox olur, endoplazmatik şəbəkə və Holci kompleksi daha aydın görünür. Hüceyrənin xarici səthində mikroxovcuqlara təsadüf olunur. Sitoplazmada lipaza, oksidaza, fosfataza, qlikogen və lipidlər aşkar edilmişdir. Cavan xondrositlərdə qlikogen daha çox olur (şəkil 63).

Xondrositlər hüceyrəarası maddədə xüsusi boşluqlarda (lakunlarda) tək-tək yaxud qruplarla yerləşir. Ümumi boşluqda yerləşən hüceyrələr qrupu izogen qrup adlanır. Belə qruplar

xeyli miqdarda ola bilir. İzogen qruplardakı hüceyrələr amitoz bölünmə üsulu ilə bir hüceyrədən əmələ gəlir. İzogen qruplarda xondrositlərin üç tipi ayırd edilir:



Şəkil 63. Qiğırdaq hüceyrəsinin elektron mikroskopik quruluşu
1-qiğırdaq hüceyrələri; 2-qiğırdaq hüceyrəsinin iri nüvələri; 3-lipoid dənələri; 4-mitoxondrilər; 5-endoplazmatik şəbəkə;
6-qlikogen dənələri

Xondrositlərin birinci tipi yüksək nüvə-sitoplazma münasibətləri, Holci kompleksinin vakuolyar elementlərinin yaxşı inkişaf etməsi, mitoxondrilərin və sitoplazmada sərbəst ribosomların çox olması ilə xarakterizə olunur. Bu hüceyrələrdə bölünmə prosesi müşahidə olunur. Xondrositlərin birinci tipi inkişaf etməkdə olan cavan qiğırdaqdə üstünlük təşkil edir.

İkinci tip xondrositlərdə nüvə-sitoplazma nisbəti aşağı düşür, DNT sintezi zəifləyir, RNT sintezinin yüksək səviyyəsi saxlanılır, dənəli endoplazmatik şəbəkə və Holci kompleksinin

bütün komponentləri intensiv şəkildə inkişaf edir, nəticədə hüceyrəarası maddəyə müxtəlif zülallar və mukopolisaxaridlər ifraz olunur.

Üçüncü tip xondrositlərdə nüvə-sitoplazma nisbəti çox aşağı səviyyədə olur və dənəli endoplazmatik şəbəkə çox güclü inkişaf etmişdir. Bu hüceyrələr zülal sintez etmək qabiliyyətini saxlayır, lakin mukopolisaxaridlərin sintezi zəifləyir.

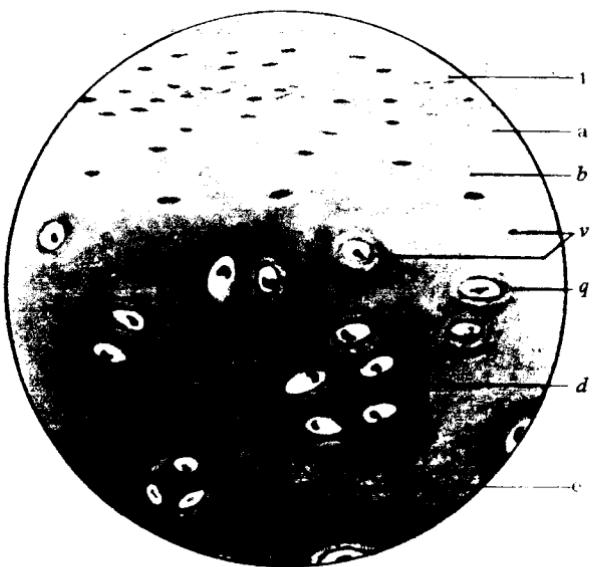
Hüceyrəarası maddənin quruluş xüsusiyyətindən asılı olaraq qıçıraq toxumasının üç növü ayırd edilir: hialin qıçıraq, elastik qıçıraq və kollagen lifli qıçıraq.

Hialin qıçıraq toxuması (*textus cartilagineus hyalinus*)

Hialin qıçıraq toxuması morfoloji və histokimyəvi xüsusiyyətlərinə görə digər qıçıraq toxumalarından fərqlənir. Hüceyrəarası maddədə fibriliyar zülallar yalnız xondrin liflərini əmələ gətirir. Xondrin liflərinin şüa sindırma qabiliyyəti amorf maddədəki kimi olduğu üçün o, adı histoloji preparatlarda görünmür. Bunun nəticəsində adı histoloji preparatlarda hialin qıçıraq toxumasının hüceyrəarası maddəsi homogen, şəffaf görünür və şüşəyə bənzəyir. Ona görə bu toxuma şüşəyəbənzər qıçıraq toxuması da adlanır (yunanca *hyalos-şüşə*).

Hialin qıçıraq toxumasının periferik hissəsində qıçıraq hüceyrələri nisbətən cavan olur və uzunsov, iy şəklində görünür. Hüceyrələr ətrafında kapsullar əmələ gəlir. Hüceyrələr kapsullarda, adətən, tək-tək yerləşir. Qıçıraqın mərkəzinə doğru getdikcə hüceyrələrin forması dəyişir, o, oval yaxud girdə şəkildə olur. Bu hüceyrələrdə sintetik və sekretor proseslər zəifləyir, onlar bölündükdən sonra bir-birindən ayrıılır və hər hüceyrənin ətrafında kapsul əmələ gəlir, bəzən isə onlar ayrılmayaraq bir kapsulda qalır. Bir kapsulda yerləşən izogen qruplarda 2-4 hüceyrə olur və izogen qruplara qıçıraqın mərkəzində daha çox təsadüf olunur (şəkil 64).

Hüceyrələri əhatə edən kapsul (lifli karkas) amorf maddə ilə hopdurulmuş kolagen liflərdən ibarətdir.



Şəkil 64. Hialin qığırdaq toxuması 1-qığırdaq üstlüyü; a-cavan qığırdaq hüceyrələri; b-hüceyrəarası maddə; v-qığırdaq hüceyrələri; q-qığırdaq kapsulu; d-hüceyrələr olan sahə; e-qığırdaq hüceyrələrinin izogen qrupları

Qığırdaq toxumasının periferik hissəsində cavan hüceyrələri əhatə edən hüceyrəarası maddə yalnız oksifil boyanır. Qığırdağın mərkəzinə doğru getdikcə tam diferensiasiya olunan yetişmiş, tək-tək hüceyrələrin və izogen qrupların ətrafında oksifil zonadan əlavə bazofil zona da müşahidə olunur. Ara maddədə bazofil zonanın meydana çıxmazı qığırdaq hüceyrələrinin xondroitin-sulfat turşuları ifraz etməsi ilə əlaqədardır, nəticədə ara maddədə həmin maddələrin miqdarı artır. Hüceyrə kapsulundan uzaqlaşdıqca bazofillik zəifləyir. Yaşa dolduqca xondrositlərin və ara maddədə olan xondroitin-sulfat turşularının miqdarı azalır. Bunların əvəzində isə hüceyrəarası maddə-

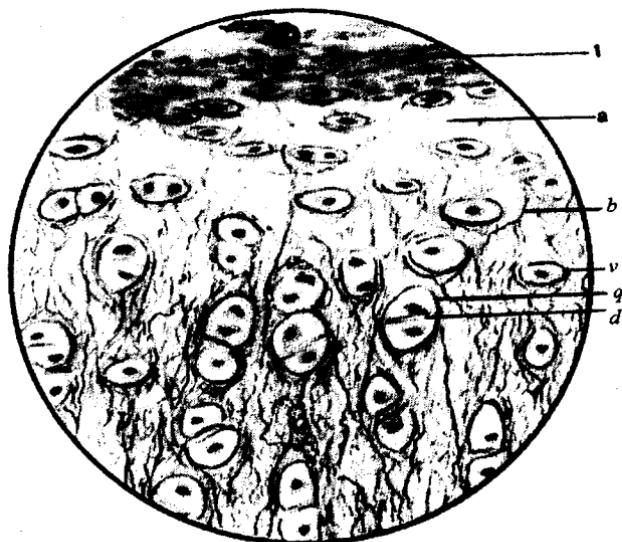
yə, başlıca olaraq kalsium duzları çökür. Duzlar əsasən amorf maddədə olur. Xüsusi üsullarla hazırlanmış histoloji preparatlarda amorf (əsas) maddədə nazik xondrin lifləri aşkar edilir. Xondrin lifləri qıçırdığı xaricdən örtən qıçıraqüstülüyünün kollagen liflərinə keçir.

İnsanda və digər məməlilərdə qıçırdığın digər növlərinə nisbətən hialin qıçırdığı çox yayılmışdır. Lakin onun miqdarı yaşdan asılıdır. Belə ki, inkişaf edən embrionda skeletin əsas hissəsi hialin qıçırdığından təşkil olunur. Yaşlı orqanizmdə hialin qıçırdığına sümüklərin oynaq səthlərində, tənəffüs yollarında və qabırğaların döş sümüyüնə birləşdiyi yerdə və s. təsadüf olunur. Hialin qıçırdığı əsasən mexaniki funksiya yerinə yetirir.

Elastik qıçıraq toxuması (*textus cartilagineus elasticus*)

Ümumi quruluş planına görə elastik qıçıraq hialin qıçırdığa çox oxşayır. Belə ki, bu qıçıraq da xaricdən qıçıraqüstülüyü ilə örtülmüşdür və qıçıraq hüceyrələri (cavan və ixtisaslaşmış xondrositlər) kapsulda tək-tək yaxud izogen qrup halında yerləşir. Lakin bir sıra xüsusiyyətlərinə görə o, hialin qıçıraqdan fərqlənir. Elastik qıçıraq təzə halda sarı rəngdə görünür və şəffaf deyil. Hialin qıçıraqdan əsas quruluş fərqi onun hüceyrəarası maddəsində kollagen liflərlə yanaşı çoxlu elastik liflərin olmasıdır (şəkil 65). Ona görə də sıxılıqda və dərtılıqda bu qıçıraqda elastiklik xüsusiyyəti meydana çıxır. Elastik liflər 1-4 mkm qalınlığında olur. Onlar şaxələnərək tor əmələ gətirir. Qıçıraqın periferik hissəsində mərkəzi hissəyə nisbətən elastik liflər daha nazik olur və qıçıraqüstülüyünün elastik liflərinin arasına keçir. Elastik liflər toru çox sıx olduğu üçün əsas maddə aydın görünmür. Bu cür quruluşu nəzərə alaraq elastik qıçırdığı bəzən torlu qıçıraq da adlandırırlar. Hialin qıçırdığa nisbətən elastik qıçıraqda lipidlər, qlikogen

və xondroitin-sulfat turşuları azdır. Elastik qığırdaq əvvəlcə hialin qığırdaq kimi inkişaf edir, kollagen liflər yaranır, sonra isə əsas maddədə elastik liflər əmələ gəlir. Elastik qığırdaqdə heç vaxt kirəcləşmə olmur. Elastik qığırdaqdən insanda və məməlilərdə qulaq seyvanının, xarici qulaq keçəcəyinin, eşitmə borusunun qığırdaqları, pazabənzər və buynuzabənzər qığırdaqlar, habelə qirtlaq qapağı təşkil olunmuşdur.



Şəkil 65. Elastik qığırdaq toxuması

1-qığırdaqüstülüyü; a-əsas maddə; b-elastik liflər; v-qığırdaq hüceyrəsi; q-qığırdaq kapsulu; d-qığırdaq hüceyrələrinin izogen gruppı

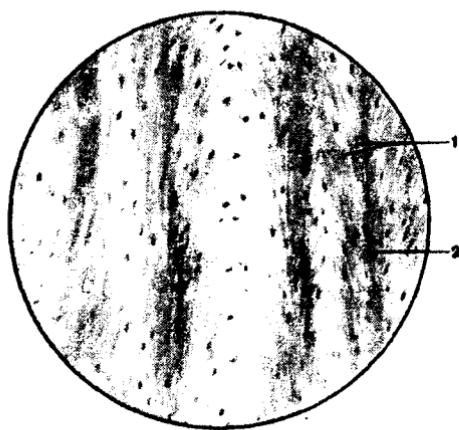
Kollagen lifli qığırdaq (textus cartilagineus collagenofibrosus)

Kollagen lifli qığırdaq six lifli birləşdirici toxuma qığırdağı da adlanır. Qığırdağın bu növünə six lifli birləşdirici toxumanın-vətərin, bağların hialin qığırdağa keçən yerində təsadüf olunur.

Kollagen lifli qığırdağın hüceyrəarası maddəsi six formalaşmış lifli birləşdirici toxumanın hüceyrəarası maddəsindən təşkil olunmuşdur. Ara maddədə kollagen liflər six və paralel istiqamətdə gedərək dəstələr əmələ gətirir, lakin kollagen liflər dəstəsi tədricən kövşəkləşərək hialin qığırdağın ara maddəsinə keçir.

Kollagen lifli qığırdaq toxumasında da hüceyrələr tək-tək yaxud izogen qruplar şəklində xüsusi boşluqlarda (kapsullarda yaxud ləkunlarda) yerləşir. Hüceyrələrin sitoplazmasında çox vaxt vakuollara təsadüf olunur. Hüceyrələrin yerləşdiyi boşluqları əhatə edən ara maddə bazofil boyanır.

Hialin qığırdağından vətərlərə doğru getdikcə kollagen lifli qığırdaq toxumasi vətərlərə daha çox oxşar olur. Qığırdaqla vətər arasında vətər hüceyrələrinin sütunları əvəzinə kollagen liflər dəstələrinin arasında qığırdaq hüceyrələrinin sütunları yerləşir (şəkil 66). Bunlar six formalaşmış lifli birləşdirici toxumada yerləşən vətər hüceyrələrinin arasına keçir.



Şəkil 66. Kollagen -lifli
qığırdaq toxuması
1-qığırdaq hüceyrələri;
2-kollagen lif dəstələri

Kollagen lifli qığırdağa gicgah-çənə və döş-körpüctük oynalarında (oynaq qığırdaqları), qasıq birləşməsində və fəqərələr arasında təsadüf olunur. Fəqərəarası diskler bu toxumadan təşkil olunmuşdur.

Qiğırdaqüstlüyü (perichondrium)

Qiğırdaqüstlüyü six lifli birləşdirici toxumadan ibarət olub, qiğırdağı xaricdən örtür. Qiğırdaqüstlüyündə iki qat ayırdılır: xarici-lifli qat və daxili-xondrogen (kambial) qat. Hər iki qatın hüceyrəarası maddəsində kollagen və elastik liflər vardır, lakin xarici qatda bu liflər daha six yerləşir. Xarici və daxili qatda habelə, qan damarlarına təsadüf olunur. Daxili yaxud xondrogen qatda prexondroblastlar (xondroblastları əmələ gətirən qiğırdaq hüceyrələri) və xondroblastlar yerləşir. Bu qatda liflərə nisbətən hüceyrələr üstünlük təşkil edirlər. Hüceyrəvi elementlər fibroblastlara bənzəyərək iy şəklində olur. Qiğırdaqüstlüyünün altında, daha doğrusu, qiğırdağın qiğırdaqüstlüyünə yaxın üst səthində cavan xondrositlər yerləşir. Xondrogen qatda kollagen və elastik liflər bir qədər kövşək halda olur. Bu qatın kollagen, bəzən həm də elastik lifləri bilavasitə qiğırdağın daxilinə keçir.

Qiğırdaqüstlüyü qan damarları və sinirlərlə zəngindir, lakin qiğırdaq toxumasının öz daxilində qan damarları yoxdur.

Qiğırdaqüstlüyü müxtəlif funksiyalar yerinə yetirir: 1) o, qiğırdağı xaricdən örtərək qoruyucu funksiya daşıyır; 2) qiğırdaqüstlüyü qan damarları ilə zəngin olduğu üçün daxilində qan damarları olmayan qiğırdağı qidalandırır (trofik funksiya). Qida maddələri qiğırdaq toxumasına qiğırdaqüstlüyünün qan damarlarından diffuz üsulu ilə daxil olur. Oynaq qiğırdaqlarının xarici səthində qiğırdaqüstlüyü olmur və həmin qiğırdaqlar oynaq boşluğunun sinovi mayesi hesabına qidalanır. Qiğırdağın daxilində qan damarları olmadığı üçün onun qidalanması, xüsusilə onun mərkəzi hissəsində qidalanması zəif olur. Bunuñla əlaqədar olaraq qiğırdağın qidalanması asanlıqla pozula bilir, bu zaman qiğırdaqda kalsium duzları toplanır, nəticədə qiğırdaq kirəcləşir, şəffaflığını itirərək bulanıq görünür. 3) qiğırdaqüstlüyü qiğırdağın inkişafında və böyüməsində iştirak

edir. Belə ki, onun daxili qatında olan prexondroblastlar intensiv olaraq bölünür, xondroblastlara diferensiasiya olunur, xondroblastlar DNT sintez etmək və bölünmək qabiliyyətini saxlayır, habelə hüceyrəarası maddənin komponentlərini sintez edir. 4) xondrogen (kambial) qatda olan xondroblastlar hesabına qıçıraqüstülüyü qıçıraqın regenerasiyasında iştirak edir.

Qıçıraqın histoloji inkişafı yaxud xondrohistogenez (chondrohistogenesis)

Qıçıraqın histoloji inkişafı yaxud xondrohistogenez iki dövrə bölünür:

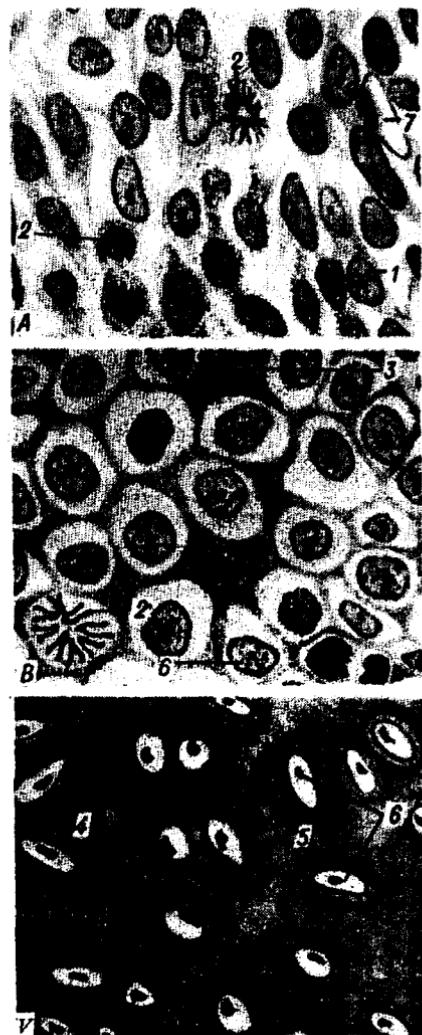
1. Embrional histogenez.
2. Postembrional histogenez yaxud qıçıraqın regenerasiyası.

Embrional histogenez. Embrional histogenezdə iki mərhələ ayırd edilir: 1) ilk qıçıraq toxuması yaxud prexondral toxuma mərhəlesi 2) əsl qıçıraqın yaranması.

Prexondral toxuma mezenximdən inkişaf edir. Əvvəlcə mezenximdə sıxlama prosesi baş verir, mezenxim hüceyrələri çıxıntılarını itirir, mitoz üsulu ilə sürətlə çoxalırlar və bir-birinə yaxınlaşaraq çox səx yerləşir, bəzən bir-birinə söykənirlər. Belə nahiyyələr xondrogen maya (xondrogen adacığ) yaxud xondrogen toxuma adlanır (şəkil 67).

Sonra xondrogen maya ilk qıçıraqa çevrilir. Bu zaman xondrogen mayanı təşkil edən mezenxim hüceyrələri differensiasiya edərək xondroblastları əmələ gətirir. Xondroblastların meydana çıxmazı ilə əlaqədar olaraq ilk qıçıraq yaranmağa başlayır. Xondroblastların sitoplazmasında sərbəst ribosolların miqdarı artır, dənəli endoplazmatik şəbəkənin sahələri meydana çıxır. Xondroblastlar girdələşir, həcmcə böyüyür və onların sitoplazmasında dənəli endoplazmatik şəbəkə inkişaf edir. Endoplazmatik şəbəkədə kollagen fibriliyalar zülalların sin-

tezi və sekresiyası baş verir, nəticədə oksifil xarakterli hüceyrə-arası maddə meydana çıxır və orada tədricən kollagen fibrillər əmələ gəlir. Beləliklə, ilk qığırdaq toxuması yaxud prexondral toxuma yaranır.



Şəkil 67. Hialin qığırdağının inkişafı

- A-xondrogen adacıq;
- B-ilk qığırdaq toxumasi;
- V-xondrositlərin differensiasiya mərhələsi;
- 1-mezenxim hüceyrələri;
- 2-mitoz üsulu ilə bölünən hüceyrələr;
- 3-oksisfil hüceyrəarası maddə;
- 4-qığırdaq hüceyrələrinin izogen qrupu;
- 5-bazofil hüceyrəarası maddə;
- 6-cavan xondrositlər;
- 7-qan kapilyarı

Sonra əsl qıçırdığın inkişafi başlayır. Bu zaman xon-droblastlar hüceyrəarası maddənin lifli zülalları ilə bərabər, habelə qeyri-fibriliyar zülallarla əlaqədar olan turş mukopolisaxaridlər sintez edərək hüceyrələrin arasına ifraz edir, nəticədə hüceyrələrin ətrafında bazofil sahə yaranır. Sonra qeyri-fibriliyar zülallar turş mukopolisaxaridlərlə birləşərək xondromukoid əmələ gətirir. Xondromukoid əsas maddəyə və liflərə hopur. Daha sonra hüceyrəarası maddədən ilk qıçırdaq hüceyrələrinin (cavan xondrositlərin) ətrafında kapsullar əmələ gəlir. Bu mərhələdə cavan qıçırdaq hüceyrələri hələ həm mitoz, həm də amitoz üsulu ilə bölünə bilir. Əmələ gələn iki qız hüceyrə əvvəlcə ümumi boşluqda yerləşir, sonra isə hər bir hüceyrənin ətrafında kapsul yaranır. Əgər belə hüceyrələr ümumi boşluqda qalarsa, o zaman izogen qruplar əmələ gəlir (yunanca isos-bərabər, genesis-inkişaf). Hüceyrələrin bölünməsi hesabına izogen qrupların getdikcə artması nəticəsində qıçırdaq daxildən böyüməyə başlayır. Belə böyümə interstisial böyümə adlanır (yaxud intussussepsiya üsulu ilə böyümə, latınca, intus-daxildə, sussipio-saxlamaq). İnterstisial böyümə embriogenezdə, habelə qıçırdığın regenerasiyası zamanı müşahidə edilir, lakin belə böyümə erkən yaşlar üçün daha səciyyəvidir.

İnterstisial böyümə ilə yanaşı xondrogen mayanı əhatə edən mezenximdən yeni qıçırdaq toxuması inkişaf etməyə başlayır, nəticədə qıçırdaq həm də xaricdən böyür. Qıçırdığın belə böyüməsi appozision böyümə adlanır (latınca appositiō-üstüne gəlmə). Appozision böyümə həm də qıçıraqüstünlüğünün xondrogen qatının xondroblastları hesabına baş verir. Appozision böyümə bütün embrional dövrdə müşahidə olunur.

Inkişaf edən qıçırdığın xarici səthində qalan mezenximdən qıçıraqüstülüyü inkişaf edir.

Postembrional histogenez yaxud *qıçırdığın regenerasiyası*. Yaşlı orqanizmdə qıçırdaq toxuması zədələnərsə bu zaman qıçıraqüstülüyü hesabına əvvəlcə cavan birləşdirici toxuma əmələ gəlir. Sonra isə həmin toxumanın fibroblastları təd-

ricən girdələşir, tədricən qığırdaq hüceyrələrinə differensiasiya edir və hüceyrəarası maddəsi qığırdağın hüceyrəarası maddəsinə çevrilir.

Qığırdaq toxumasında həm də fizioloji regenerasiya müşahidə olunur. Bu proses qığırdaqüstünlüğünün və qığırdağın az differensiasiya etmiş hüceyrələri hesabına həyata keçirilir. Həmin hüceyrələr prexondroblastların və xondroblastların bölünməsi nəticəsində əmələ gelir. Qığırdağın fizioloji regenerasiyası olduqca yavaş gedir.

Yaşla əlaqədar olan dəyişikliklər. Orqanizm qocaldıqca qığırdaq toxumasında qeyri-fibriliar zülalların qatılığı azalır və bununla əlaqədar olaraq toxumada hidrofillik də azalır. Xondroblastların və cavan xondrositlərin çoxalması prosesi zəifləyir. Bu hüceyrələrin sitoplazmasında mitokondrinin, dənəli endoplazmatik şəbəkənin, Holci kompleksinin həcmi kiçilir və fermentlərin aktivliyi aşağı olur, lakin lizosomun və qlikogenin miqdarı artır. Xondrositlər məhv olduqdan sonra ləkunların (boşluqların) bir qismi amorf maddələr və kollagen liflərlə dolur. Hüceyrəarası maddənin bəzi yerlərində kalsium duzları aşkar edilir, nəticədə qığırdaq şəffaflığını itirir, bulanıq və sərt olur; nəhayət qığırdağın mərkəzi nahiyyəsində qidalanmanın pozulması nəticəsində qığırdaqdə kirəcləşmə baş verir.

Sümük toxuması (*textus osseus*)

Sümük toxuması ixtisaslaşmış toxuma olub, birləşdirici toxumanın digər növlərindən hüceyrəarası maddənin yüksək dərəcədə minerallaşması, güclü inkişafi və olduqca sərtliliy ilə fərqlənir. Bu xüsusiyyətlər sümük toxumasının yüksək mexaniki fəaliyyəti ilə əlaqədardır. Skeletin sümükləri bu toxumadan təşkil olunmuşdur. Sümüklər istinad, hərəkət, daxili orqanlar üçün mühafizə və mexaniki funksiyalarını yerinə yetirir. Bunlardan əlavə sümük toxuması maddələr mübadiləsində, xüsusilə mineral duzlar mübadiləsində iştirak edir. Sümüklər

kalsium və fosfor birləşmələri üçün depo rolunu oynayır. Qalxanabənzər vəzinin hazırladığı kalsitonin hormonunun iştirakı ilə qanda olan mineral duzlar sümüyə birləşir. Ehtiyac olduqda qalxanabənzərətraf vəzinin sintez etdiyi parathormonun təsiri ilə həmin maddələr sümükdən digər toxumalara keçir. Sümüklər həmçinin qanyaradıcı fəaliyyət görən qırmızı sümük iliyi üçün tutacaq funksiyasını yerinə yetirir.

Sümük toxumasında hüceyrəarası maddənin kimyəvi tərkibi üzvi və qeyri-üzvi birləşmələrdən təşkil olunmuşdur. Üzvi maddələr sümüyə elastiklik, qeyri-üzvi (mineral) maddələr isə sərtlik verir, lakin üzvi və qeyri-üzvi komponentlər birlikdə sümük toxumasının möhkəmliyinə səbəb olur. Sümüyün sərtliyi onun hüceyrəarası maddəsinə əhəng duzlarının hopması nəticəsində yaranır, nəticədə sümük çox sərt olub, sıxlımağa və gərilməyə qarşı yüksək müqavimət göstərmək qabiliyyətinə malik olur. Sümüyün tərkibində üzvi maddələrin və qeyri-üzvi madələrin (duzların) miqdarı yaşıdan, qidanın tərkibindən, daxili sekresiya vəzilərinin fəaliyyətindən və s. asılıdır. Məsələn, uşaqlarda üzvi maddənin miqdarı 41%, qeyri-üzvi duzlar isə 59% olur. Orta yaşılı adamlarda üzvi maddələr sümük toxumasının təxminən $\frac{1}{3}$ -ni (33%) təşkil edir. Yaşa dolduqca sümükdə qeyri-üzvi duzların miqdarı artaraq 72%-ə çatır, üzvi birləşmələrin miqdarı isə azalır (28%-ə qədər). Üzvi maddələr sümüyə elastiklik və qeyri-üzvi duzlar kövrəklik (sərtlik) qabiliyyəti verdiyinə görə uşaqların sümükləri sınmağa qarşı nisbətən davamlı olur, qocaların sümüyü isə daha tez sinir.

Sümüyün tərkibində olan üzvi maddələr başlıca olaraq osseindən, osseomukoiddən və lipidlərdən ibarətdir.

Ossein züləli kimyəvi tərkibinə görə kollagenə yaxındır və qaynadıldıqda kollagen kimi yapışqana çevrilir, ona görə də bu maddə bəzən osseokollagen adlanır. Sümük toxumasında bütün lifli strukturlar osseindən təşkil olunmuşdur.

Osseomukoid turş mukopolisaxaridlərə qeyri-fibrilyar zülallardan ibarət olub amorf maddənin əsasını təşkil edir. Osseomukoid ossein liflərini bir-birinə yapışdırır. Amorf maddədə 15,7%-ə qədər lipidlər vardır.

Hüceyrəarası maddənin əsas (amorf) hissəsində habelə xondroitinsulfat turşusu, albumoid və s. birləşmələr vardır, lakin xondroitinsulfat turşusunun miqdarı qıçırdaqda olduğundan azdır.

Qeyri-üzvi duzların əsas hissəsini, təxminən 96%-ə qədərini kalsium duzları təşkil edir, bunların əksəriyyəti kalsium fosfatdan ibarətdir. Mineral duzlar ossein lifləri arasında çökərək submikroskopik kristallar əmələ gətirir. Duz kristalları iynə şəklində olur, onların uzunluğu 150 nm, qalınlığı isə 1,5-7,5 nm-dir. Sümük toxumasında 30-dan çox mikroelement vardır.

Sümük toxuması canlı dinamik toxumadır. Yüksək dərəcədə minerallaşmasına baxmayaraq, sümük toxumasının tərkibi daima yeniləşir və orada arası kəsilmədən mübadilə prosesləri gedir.

Sümük toxumasının quruluşu

Sümük toxuması da birləşdirici toxumanın digər növləri kimi hüceyrələrdən və hüceyrəarası maddədən təşkil olunmuşdur. Sümük toxumasında hüceyrələrin miqdarı olduqca azdır. Bununla əlaqədar olaraq qaynadılıb qurudulmuş (maserasiya edilmiş) adı sümüyün tərkibini təşkil edən sümük toxuması yalnız hüceyrəarası maddədən ibarət olur.

Sümük toxumasının hüceyrələri

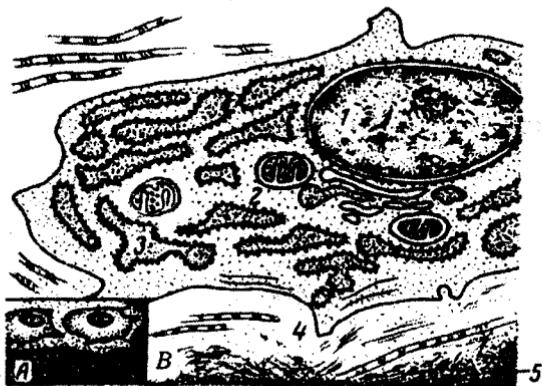
Sümük toxumasının üç növ hüceyrələri vardır: osteoblastlar, osteositlər və osteoklastlar.

Osteoblastlar yaxud sümükyaradan hüceyrələr (yunanca osteo-sümük, blastos-maya). Bunlar bölünə bilən cavan

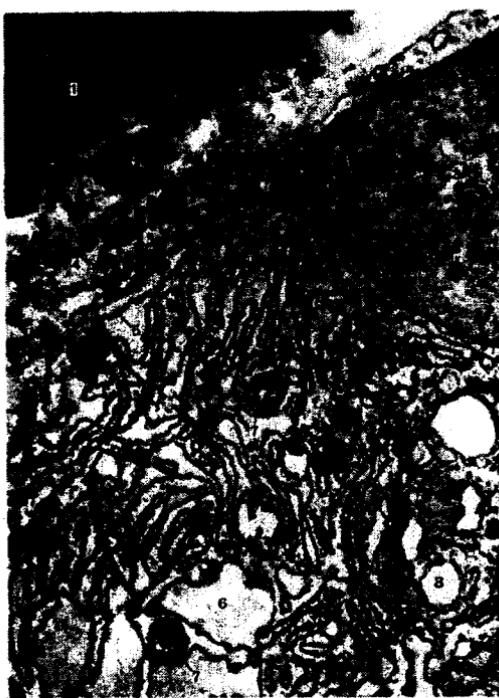
hüceyrələr olub, sümük toxumasını yaradır. Osteoblastlar sümüyün inkişafı və regenerasiyası zamanı osteositləri, habelə toxumanın hüceyrəarası maddəsini əmələ gətirir, özləri isə osteogen sütun hüceyrələrindən əmələ gelir.

Definitiv halda osteoblastlara sümüküstlüyünün daxili qatında və endostda təsadüf olunur. Adətən formalaşmış sümük dağılıqda və sümüyün regenerasiyası zamanı bu hüceyrələrin miqdarı daha çox olur. Sümük yaranan zaman osteoblastlar bütöv qat kimi sümüyün tirlərinin səthini örtür.

Osteoblastlar nisbətən iri hüceyrələrdir, diametri 15-20 mikrom-m-dir. Onlar müxtəlif formada olur: kubabənzər, piramid şəklində və bucaqlı. Nüvələri girdə yaxud oval formada olur, çox vaxt ekszentrik vəziyyətdə yerləşir və içərisində bir yaxud bir neçə nüvəcik nəzərə çarpır (şəkil 68,69). Sitoplazmada dənəli endoplazmatik şəbəkə, mitokondrilər və Holci kompleksi yaxşı inkişaf etmişdir. Burada çoxlu RNT və qələvi fosfatazının yüksək aktivliyi nəzərə çarpır. Beləliklə, osteoblastlarda intensiv olaraq ossein sintez olunur və həmin maddədən ossein lifləri əmələ gelir.



Şəkil 68. Osteoblastın quruluş sxemi A-işq mikroskopundan;
B-elektron mikroskopundan; 1-nüvə; 2-sitoplazma; 3-dənəli
endoplazmatik şəbəkə; 4-osteoid; 5-sümük toxumasının
minerallaşmış maddəsi



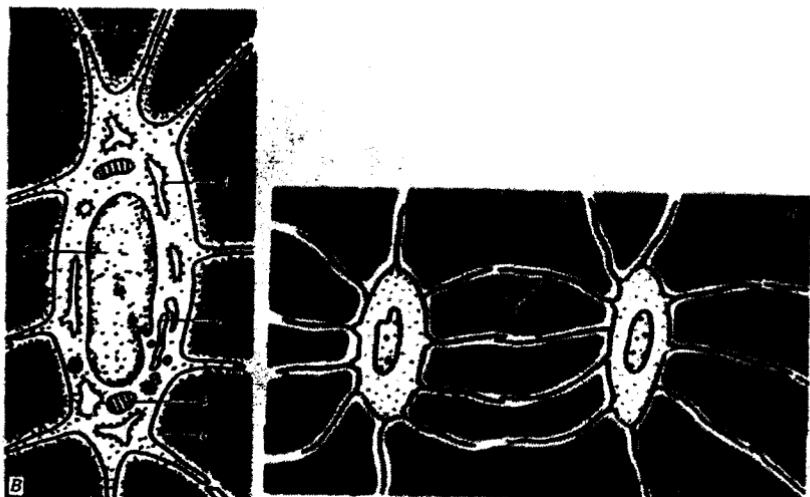
Şəkil 69. Osteoblastın elektron mikroskopik quruluşu
1-sümük toxumasının minerallaşmış əsas maddəsi; 2-kollagen fibrillərlə zəngin olan osteoid; 3-osteoblastın nüvəsi; 4-osteoblastın sitolemması; 5,6-endoplazmatik şəbəkə; 7-mitoxondri;
8-hüceyrədaxili torlu aparat

Sümük toxuması yarandıqdan sonra osteoblastlar osteositlərə çevrilir. Osteoblastlar diferensiasiya edərkən onların sitoplazmasında polisaxarid və zülal dəmələrinə, habelə qlikogenə təsadüf olunur. Lakin fosfataza fəallığı artdıqda qlikogen itir.

Osteositlər yaxud *sümük hüceyrələri* (yunanca *osteon-sümük, cytus-hüceyrə*). Osteositlər tam yetişmiş (definitiv) və bölünmək qabiliyyətini itirmiş sümük hüceyrələridir. Sümük

toxumasında bu hüceyrələr üstünlük təşkil edir və sümük əmələ gətirmək qabiliyyətinə malik deyildir.

Osteositlər nisbətən kiçik və çıxıntılı hüceyrəlardır (şəkil 70, 71). Sitoplazması zəif bazofil, nüvəsi nisbətən iri olur və tünd boyanır. Organoidlər zəif inkişaf etmişdir. Sitoplazmada az miqdarda mitokondrlər, zəif inkişaf etmiş endoplazmatik şəbəkə və Holci kompleksi olur, sentrosomlar isə müəyyən edilməmişdir.



Şəkil 70. Osteositin quruluş sxemi

A-işıq mikroskopundan; B-elektron mikroskopundan

- 1-osteositlərin çıxıntıları; 2-nüvə; 3-endoplazmatik şəbəkə;
4-Holci kompleksi; 5-mitokondri; 6-sümüyün ləkunalarının kənarlarında
olan osseoid (kirəclənməmiş) maddəsi

Osteositlər formalasmış sümüyün hüceyrəarası maddəsi içərisində xüsusi boşluqlarda-ləkunlarda, çıxıntıları isə xüsusi kanalçıqlarda yerləşir. Boşluqların uzunluğu 22-55 mkm, eni isə 6-14 mkm-dir. Boşluqların kanalçıqları toxuma mayesi ilə dolu olur və bir-biri ilə birləşərək anastomozlaşır. Onlar habelə

sümüyün içérisində olan qan damarlarının perivaskulyar sahəleri ilə rabitədə olur, bu da mübadilə proseslərinin getməsi üçün şərait yaradır. Osteositlərlə qan arasında maddələr mübadiləsi toxuma mayesi vasitəsi ilə yerinə yetirilir.

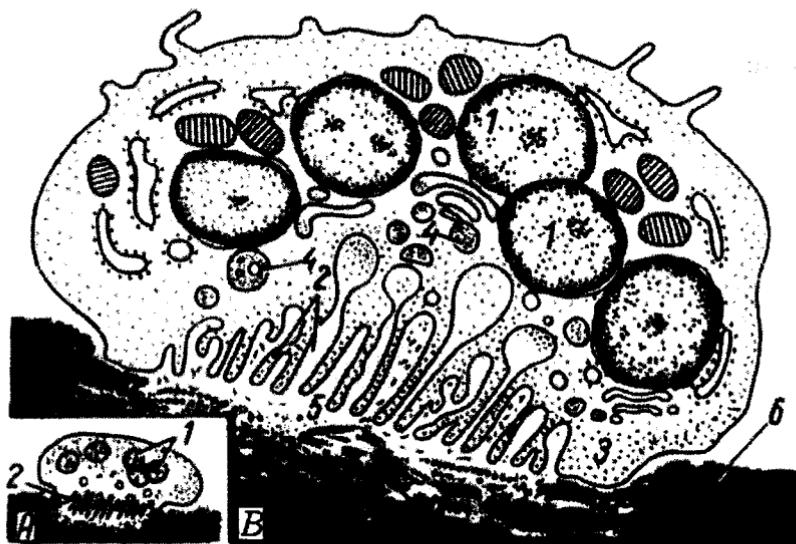


Şəkil 71. Osteositin elektron mikroskopik quruluşu
1-nüvə; 2-endoplazmatik şəbəkə; 3-hüceyrənin qişası (sitolemma);
4-osteositin çıxıntıları; 5-osteosit yerləşən ləkun (boşluq);
6-hüceyrəarası maddə

Boşluqların və kanalcıqların divarları quruluşca qığırdaq boşluqları kapsuluna oxşayır, əsasını prekollagen təşkil edir.

Osteoklastlar yaxud *sümükdağıdan hüceyrələr* (yunanca *osteon-sümük, clao-dağıtmak*). Bu hüceyrələr hematogen mənşəlidir, qanyaradıcı sütun hüceyrələrindən əmələ gəlir. Os-

teoklastlar iri və çoxnüvəli hüceyrələrdir. Onların diametri 90 mkm və daha çox ola bilir. Sitoplazmada minimum üç, maksimum onlarla nüvə olur (şəkil 72). Sitoplazma zəif bazofil, bəzən isə oksifil görünür, içərisində dənələrə təsadüf olunur. Elektron mikroskopunda osteoklastın kənarları çıxıntılı yaxud büzməli (dişli) görünür, sitolemma üzərində çoxlu büküşlər aşkar edilir. Hüceyrədə mitoxondrilər, lizosomlar və vakuollar olduqca çoxdur. Endoplazmatik şəbəkə, xüsusilə dənəli endoplazmatik şəbəkə zəif inkişaf etmişdir.



Şəkil 72. Osteoklastın quruluş sxemi

*A-işıq mikroskopundan; B-elektron mikroskopundan
1-nüvə; 2-osteoklastın büzməli kənarı; 3-açıq zona; 4-lizosomlar*

Osteoklastlar inkişaf zamanı kirəclənmiş qığırdağı və sümüyü dağıdaraq, sümüyün formalaşmasında iştirak edir. Bu hüceyrələr xüsusi hidrolitik fermentlər ifraz edərək kirəclənmiş maddənin əriməsinə səbəb olur.

Osteoklastın zədənmiş yerə toxunan tərəfində iki zona ayırdılır. Birinci zona daha geniş olub, sitoplazmatik çıxıntılarla zəngindir və hidrolitik fermentlər ifraz edir. İkinci zona birincini əhatə edərək sümüyə six birləşir. Sito-plazmanın bu zonesi açıq rənglidir, burada orqanoidlərin miqdarı azdır, lakin aktin zülalından təşkil olunmuş mikrofilamentlər çox olur. Sitoplazmanın periferik hissəsində çoxlu miqdarda xırda qovuqcuqlar və vakuollar (iri qovucuqlar) yerləşir.

Ehtimal olunur ki, osteoklastlar CO_2 ifraz edir və bu hüceyrələrdə aşkar edilən karboanhidraza fermenti karbonat turşusunun (H_2CO_3) əmələ gəlməsinə, sümüyün üzvi maddələrinin dağılmasına və kalsium duzlarının həll olmasına səbəb olur. Osteoklastların sümük maddələrinə toxunduğu yerdə həmin maddələrdə lakunlar əmələ gəlir.

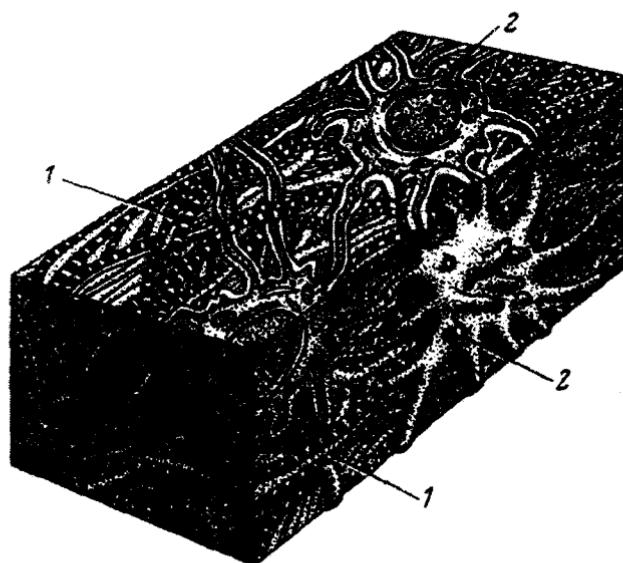
Sümük toxumasının növləri

Hüceyrəarası maddənin quruluş xüsusiyyətindən asılı olaraq sümük toxumasının iki əsas növü vardır: kobud lifli sümük toxuması və lövhəli sümük toxuması.

Kobud lifli sümük toxuması (textus osseus rudifibrosus)

Kobud lifli sümük toxumasının hüceyrəarası maddəsində ossein (kollagen) lifləri pərakəndə halda müxtəlif istiqamətdə gedir və onlar bir-birinə dolaşaraq qalın, kobud dəstələr əmələ gətirir (şəkil 73). Bunlar əsas maddə vasitəsi ilə bir-biri ilə birləşir. Əsas maddə müxtəlif üzvi və qeyri-üzvi maddələrdən təşkil olunmuşdur, az miqdarda xondroitin-sulfat turşusuna təsadüf olunur. Osteositlər də pərakəndə vəziyyətdə kollagen (osein) lifləri arasında, oval şəklində olan xüsusi boçluqlarda-lakunlarda yerləşir. Osteositlərin çıxıntıları bir-biri ilə birləşib anastomozlar əmələ gətirən uzun kanalçıqlarda yerləşir. Kanal-

cıqlar osteositlərlə qan arasındaki maddələr mübadiləsində iştirak edən toxuma mayesi ilə dolu olur.



Şəkil 73. Kobud lifli sümük toxuması

*I-bir-birinə dolaşan kollagen (ossein) liflərin əmələ gətirdiyi
dəstələr; 2-osteositlər*

Kobud lifli sümük toxuması aşağı sinif onurğalılar (balıqlar, amfibilər) üçün səciyyəvidir, lakin ali onurğalılarda, habelə insanda bu toxuma başlıca olaraq rüseyimdə və körpə uşaqlarda aşkar edilir. Yaşlılarda bəzi yerlərdə, məsələn, kəllə sümüklərində tikişlər olan nahiyyədə və vətərlərin sümüklərə bağlanan yerində kobud lifli sümük toxumasına təsadüf olunur.

Lövhəli sümük toxuması (*textus osseus lamellosus*)

Lövhəli sümük toxuması yaşlı orqanizmdə sümük toxumasının ən geniş yayılmış növüdür. O, sümük hüceyrələrindən

və içərisində kollagen tipli ossein lifləri olan minerallaşmış amorf maddədən ibarətdir. Bu toxumanın hüceyrəarası maddəsini sümük lövhələri (lamellae osseae) təşkil edir, onların arasında xüsusi boşluqlarda (lakunlarda) sümük hüceyrələri yerləşir. Sümük lövhələrini bir-birinə paralel, müəyyən nizamla düzülən nazik ossein lifləri dəstələri əmələ gətirir. Dəstələr nazik olduğu üçün bu toxuma zərif lifli sümük toxuması da adlanır. Lövhəli sümük toxuması kobud lifli sümük toxumasına nisbətən daha mütəşəkkil sümük toxumasıdır. Qonşu lövhələrdə ossein lifləri müxtəlif istiqamətdə gedir və çox vaxt bir-birinə perpendikulyar olur. Onların bu cür yerləşməsi toxumanın möhkəm olmasını təmin edir. Lövhəli sümük toxumasının kobud lifli sümük toxumasından digər fərqi fibrilyar maddənin osseomukoidə nisbətən çox olmasıdır. Həm də bu xüsusiyyətinə görə lövhəli sümük toxuması daha möhkəm toxumadır. Skeletin bütün sümüklərinin sıx və süngəri maddəsi bu toxumadan təşkil olunmuşdur.

Lövhəli sümük toxumasında olan lövhələr müxtəlif vəziyyətdə, formada və qalınlıqda olur. Onların qalınlığı 4-15 mkm-ə bərabər olur. Lövhəli sümük toxumasında konsentrik sümük lövhələri, xarici ümumi sümük lövhələri, daxili ümumi sümük lövhələri və ara lövhələr ayırd edilir (şəkil 74). Bunlardan ən xarakterik olanı konsentrik (Havers) sümük lövhələridir. Borulu sümüklərdə bu lövhələr bir-birinə geydirilərək osteon adlanan sütunlar əmələ gətirir. Hər bir sütunda 5-20 silindr şəklli konsentrik sümük lövhəsi olur. Osteonun içərisində xüsusi kanal-osteon kanalı olur (əvvəllər bu Havers kanalı adlanırdı). Burada qan damarları yerləşir. Osteonlar sümüyün quruluş vahidi hesab olunur və borulu sümüklərin sıx (kompakt) maddəsi üçün xarakterdir. Osteonlar adətən bir-birinə təmas etmir, belə ki, sementləyici əsas maddədən təşkil olunan xəttlər onları bir-birindən ayırrı (şəkil 75).



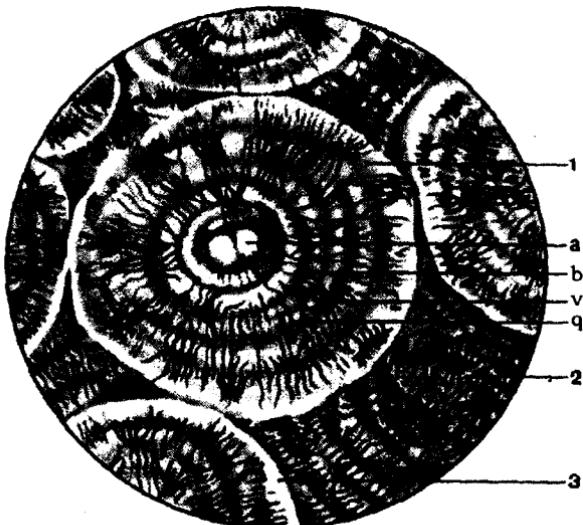
*Şəkil 74. Borulu sümüyin quruluş sxemi A-sümüküstlüyü;
B-sümüyün səx (kompakt) maddəsi; V-sümükiliyi boşluğu;*

Q-endost; 1-sümüküstlüyünün xarici qatı-lifli qat;

*2-sümüküstlüyünün daxili qatı-kambial qat; a-sümüküstlüyünün
qan damarı; 3-xarici ümumi sümük lövhələri; 4-osteon (konsentrik
sümük lövhələri); b-osteon kanalı; v-dəlici kanal; 5-ara lövhələr;
6-daxili ümumi sümük lövhələri; 7-süngəri toxumanın sümük
atması*

Uzun sümüklərin diafizində osteonlar adətən sümüyün uzununa paralel vəziyyətdə yerləşir. Onların qanuna uyğun vəziyyətdə yerləşməsi sümüyə düşən ağırlıq, gərilmə və dartma qüvvələrindən asılıdır. Osteon kanalları bir-biri ilə köndələn kanallar yaxud birləşdirici kanallar vasitəsi ilə anastomozlaşır. Osteon kanalının içərisindən birləşdirici toxuma və osteogen hüceyrələrlə müşayiət olunan qan damarları keçir. Qonşu osteonlarda olan həmin qan damarları birləşdirici köndələn

kanallar vasitəsi ilə bir-biri ilə və həmçinin sümüküstlüyü və sümük iliyi qan damarları ilə anastomozlaşır.



Şəkil 75. Lövhəli sümük toxumasının osteonlar sistemi

I-osteon; a-içərisində qan damarları olan osteon kanalı; b-sümük lövhələri; v-sümük lakunları; q-sümük kanalçıqları; 2-ara lövhələr; 3-laylara ayrılan (sorulan) xətt

Borulu sümüklərin diafizi xaricdən və sümük iliyi boşluğu tərəfdən xarici ümumi sümük lövhələri ilə örtülmüşdür. Bu lövhələr diafiz ətrafında bütöv halqa əmələ gətirmir, onlar digər ümumi lövhələrlə örtülür. Xarici ümumi sümük lövhələri arasında dəlici kanallar yerləşir (əvvəllər Folkman kanalları adlanırdı). Bunlar istiqamətini dəyişərək sümüküstlüyünə doğru yönəlir. Dəlici kanalların içərisi ilə sümüküstlüyündən sümüyün daxilinə doğru qan damarları gedir. Buna görə də bunlar qidalandırıcı kanallar adlanır.

Xarici sümük lövhələri arasında habelə kollagen liflərə təsadüf olunur. Bu liflər müxtəlif bucaq altında sümüküstlüyündən sümüyə daxil olur və dəlici liflər adlanır (əvvəllər

Şarpey lifləri adlanırdı). Dəlici liflər sümüküstlüyüni sümüyə möhkəm birləşdirir. Bu liflər çox vaxt yalnız xarici ümumi lövhələr arasında şaxələnir, bəzən isə çox dərinə, orta osteonlar qatına keçir, lakin heç vaxt osteon lövhələrin içərisinə daxil olmur. Dəlici liflər cavan yaşlıarda böyükən sümüklərdə aydın görünür, qocaların sümüyündə isə onlar kıræcləşmiş olur və buna görə də histoloji preparatda görünmür.

Osteonların arasında ara (interstisial) sümük lövhələri yerləşir.

Daxili ümumi sümük lövhələri yalnız six maddənin sümük iliyi kanalını bilavasitə əhatə etdiyi yerlərdə yaxşı inkişaf etmişdir. Six maddənin süngəri maddəyə keçdiyi yerlərdə daxili ümumi lövhələr süngəri maddənin atmalarında davam edir.

Endost (endosteum). Endost lifli birləşdirici toxumadan təşkil olunmuşdur və tərkibində osteoblastlar, habelə osteoklastlar vardır. Burada olan osteogen lifləri sümük iliyinin retikulyar stromasına daxil olur. Endost çox nazik və zərif qişa şəklində olub borulu sümüklərdə sümük iliyi boşluğunu örtür, nəticədə sümük iliyi boşluğunu sümüyün six maddəsindən ayırr. Endost sümüyün inkişafında və formallaşmasında müüm rol oynayır.

Sümüküstlüyü yaxud periost (periosteum)

Sümüküstlüyü lifli birləşdirici toxumadan təşkil olunmuşdur. O, iki qatdan ibarətdir: xarici yaxud lifli qat və daxili yaxud hüceyrəli qat.

Xarici qat başlıca olaraq kollagen liflərdən ibarət six lifli birləşdirici toxumadan təşkil olunmuşdur (şəkil 76). Burada habelə qan və limfa damarları və sinirlər vardır. Bağlar və vətərlər sümüküstlüyü vasitəsi ilə sümüklərə bağlanır. Bu zaman vətərlər və bağların kollagen lifləri sümüküstlüyüni xarici qatının liflərinə keçir. Sümüküstlüyüni daxili qatında da lif-

lərə, qan və limfa damarlarına təsadüf olunur. Bu qatda kol-lagen liflərlə yanaşı elastik liflər də nəzərə çarpir. Xarici qatdan fərqii olaraq daxili qatda osteoklastlar və çoxlu osteoblastlar (sümükyaradan hüceyrələr) vardır. Osteoblastlar sınmış sümüyün regenerasiyasında fəal iştirak edir. Ona görə də daxili qat osteogen (sümükyaradan) yaxud kambial qat da adlanır.



Şəkil 76. Sümüküstlüyünün quruluşu. 1-xarici-lifli qat; 2-daxili - hüceyrəli qat yaxud kambial qat (osteogen qat); 3-osteogen hüceyrələr; 4-sümük toxuması

Sümüküstüyü aşağıdakı funksiyaları yerinə yetirir:
 1) sümüyü digər toxumalarla əlaqələndirir; 2) tərkibində qan damarları olduğu üçün sümüyün qidalanmasında iştirak edir
 3) daxili qatın hesabına sümüyün eninə (appozision) böyüməsində iştirak edir 4) sümüyün inkişafında mühüm rol oynayır 5) sümüyün regenerasiyasında fəal iştirak edir. 6) sümüyü xaricdən örtməklə onu mühafizə edir.

Sümüyün yalnız oynaq səthlərində sümüküstüyü olmur. Bu nahiyyə hialin qığırdaqla örtülmüşdür. Qığırdaq sümüyün uzununa böyüməsində iştirak edir.

Sümüyün histoloji inkişafı yaxud osteohistogenez (osteohistogenesis)

Birləşdirici toxumanın digər növləri kimi sümük də mezenxim mənşəli toxumadır. Lakin skeletin ayrı-ayrı yerlərində sümüyün mezenximdən inkişafı eyni deyil: bəzi yerlərdə, məsələn, yastı sümüklər olan nahiyyələrdə mezenxim bilavasitə sümük toxumasına diferensiasiya edir, lakin borulu sümüklər meydana çıxan yerlərdə mezenximdən əvvəlcə qığırdaq toxuması əmələ gəlir, sonra isə həmin qığırdaq əsasında sümük inkişaf edir. Lakin borulu sümüklərin də inkişafi zamanı sümüyün ilk mayasını mezenxim təşkil edir. Onu da qeyd etmək lazımdır ki, skeleti təşkil edən bütün sümüklər bilavasitə mezenxim hüceyrələrinin törəməsi olan osteoblastlardan (sümükyaradan hüceyrələrdən) inkişaf edir. Osteoblastlar həm osteositləri (sümük hüceyrələrini) və həm də sümük toxumasının hüceyrəarası maddəsini əmələ gətirir.

Osteohistogenezin iki dövrü ayırd edilir: embrional və postembrional.

Embrional osteohistogenez

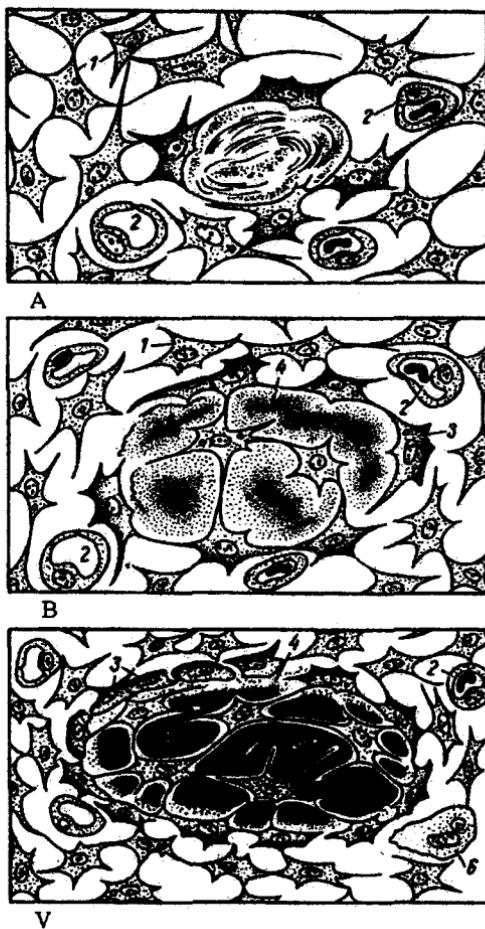
Embrional osteohistogenez zamanı sümük iki üsulla mezenximdən inkişaf edir:

- 1) sümüyün bilavasitə mezenximdən inkişafı.
- 2) sümüyün qığırdaq əsasında inkişafı.

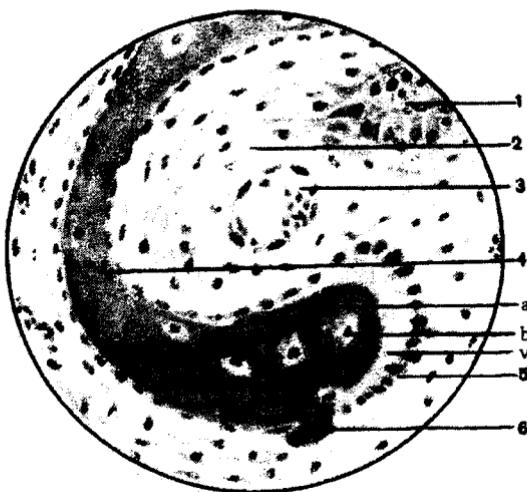
Sümüyün bilavasitə mezenximdən inkişafı

Osteogenezin belə üsulu yastı sümüklərin inkişafı üçün xarakterdir. Bu proses əsasən bəndaxili inkişafın birinci ayında müşahidə edilir və əvvəlcə zarın (membranın) əmələ gəlməsi ilə xarakterizə olunur. Zarın meydana çıxmazı ilə sümüyün ilk modeli yaranır. Sonra osteogenezdə müxtəlif mərhələlər ayırd edilir. Birinci mərhələ skeletogen yaxud osteogen adacığın

əmələ gəlməsidir. Bu zaman zarın müəyyən yerində mezenxim hüceyrələri bölünüb çoxalır və sıx yerləşir, nəticədə skeletogen adacığ əmələ gəlir. Həmin adacığ qan damarları ilə təchiz olunur (şəkil 77, 78).



Şəkil 77. Sümüyün mezenximdən inkişafı
A-osteogen adacığ;
B-osteoid mərhələsi;
V-hüceyrəarası maddənin minerallaşması;
1-mezenxim hüceyrələri;
2-qan kapilyarları;
3-osteoblastlar;
4-osteoid;
5-minerallaşmış hüceyrəarası maddə;
6-osteoklast



Şəkil 78. Sümüyün mezenximdən inkişafı.

1 – skeletogen adacıq; 2 – mezenxim; 3 – qan damarı; 4 – sümük atması; a – kirəcləşmiş əsas maddə; b – osteositlər;
v – kirəcləşməmiş əsas maddə – osteoid; 5 – osteoblastlar;
6 – osteoklast.

İkinci mərhələdə adacığın mərkəzindəki hüceyrələr diferensiasiya edərək osteoblastlara çevirilir. Bu hüceyrələrin arasında sıx kollagen liflər və oksifil hüceyrəarası mədə yaxud kirəclənməmiş əsas maddə-oteoid meydana çıxır. Ona görə osteogenezin bu mərhəlesi osteoid mərhələ adlanır. Bu mərhələdə liflərin miqdarı tədricən artır, nəticədə hüceyrələr bir-birindən aralanır, lakin onlar çıxıntıları vasitəsi ilə bir-biri ilə rəbitədə olur. Əsas maddədə mukoproteidlər (osseomukoidlər) meydana çıxır və onlar lifləri sementləyərək bir-birinə birləşdirir. Ara maddədə osseomukoid və kolagen liflər artıqla, onlar osteoblastları hər tərəfdən əhatə edir. Sonra osteoblastlar bölünmək qabiliyyətini itirərək osteositlərə differensiasiya edir. Osteoid nahiyyənin ətrafında olan mezenximdən yeni osteogen sahələr əmələ gəlir və həmin sahələrdə olan mezenxim hüceyrələri osteoblastlara differensiasiya edir, sonra

tezliklə kollagen liflər və osseomukoidlər (mukoproteidlər) meydana çıxır. Osteoblastlar bölünmək qabiliyyətini itirək osteositlərə çevirilir. Beləliklə, skeletogen mayanın (osteoid nahiyyənin) ətrafindakı mezenxim toxuması hesabına sümük inkişaf edir və onun xaricdən böyüməsi (appozision böyüməsi) baş verir.

Üçüncü mərhələdə hüceyrəarası maddənin minerallaşması, yəni kirəcləşməsi başlanır. Bu zaman əvvəlcə osteoblastlar qələvi fosfataza fermenti ifraz edir. Onlar periferik qanda olan qliserofosfatları şəkərə və fosfat turşusuna parçalayır. Fosfat turşusu kalsium duzları (kalsium xlorid) ilə reaksiyaya girərək hüceyrəarası maddənin əsas mineral tərkibi olan kalsium-fosfatı əmələ gətirir. Kalsium duzlarından əvvəlcə kalsium-fosfat əsas maddəyə və liflərə çökür, nəticədə kirəcləşmə baş verir. Sonra kalsium-fosfat kalsium-karbonatla birlikdə mineral kristallar əmələ gətirir. Beləliklə, rüseymin inkişafının əvvəllərində ilk sümük meydana çıxır. Bu, kobud lifli sümük toxumasından təşkil olunur və ilk zar sümük adlanır. Həmin sümüyə xaricdən temas edən mezenximdən lifli birləşdirici toxuma əmələ gelir və bu toxumada çoxlu miqdarda liflər və osteogen hüceyrələr meydana çıxır. Həmin lifli birləşdirici toxumadan sümüküstlüyü-periost əmələ gelir.

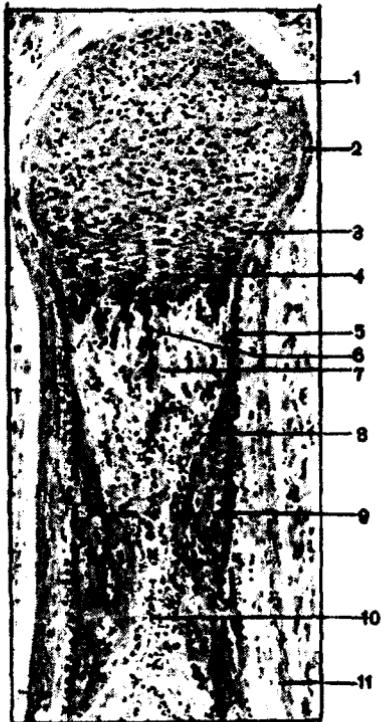
Osteogenezin dördüncü mərhələsində ilk zar sümük ikinci zar sümüklə yaxud yaşılıların zar sümüyü ilə əvəz olunur. İlk zar sümükdən fərqli olaraq bu sümük lövhəli sümük toxumasından təşkil olunur.

Lövhəli sümük toxumasının əmələ gəlməsi osteoklastların fəaliyyəti ilə, yəni sümüyün ayrı-ayrı sahələrinin dağılması prosesi ilə və qan damarlarının ətrafindakı mezenximlə birlikdə kobud lifli sümük toxumasına soxulması ilə sıx əlaqədardır. Sümükdağıdan hüceyrələrin (osteoklastların) fəaliyyəti nəticəsində sümük maddəsi dağıldıqda qan damarlarının ətrafında olan mezenximdən əmələ gələn osteoblastların hesabına yeni lövhələr meydana çıxır. Lövhələr qan damarlarını hər

tərəfdən silindr kimi əhatə edərək bir-birinə geydirilmiş kon-sentrik sümük lövhələrindən təşkil olunmuş osteonları əmələ gətirir. Osteonların yarandığı andan kobud lifli sümük toxumasının inkişafı dayanır və o, lövhəli sümük toxuması ilə əvəz olunur. Lövhəli sümüyün inkişafı zamanı hüceyrəarası mad-dənin lifli strukturları birdən-birə kollagen liflər şəklində yara-nır və prekollagen liflər olmur, lakin kobud lifli sümük toxumasının inkişafı zamanı kollagen liflərdən əvvəl prekollagen mərhələ müşahidə edilir. Lövhəli sümükdə kollagen liflər ni-zamla yerləşir. Sümüküstlüyünün osteoblastları hesabına isə ümumi sümük lövhələri yaranır və sümük qalınlaşır.

Sümüyün qığırdaq əsasında inkişafı

Sümüyün qığırdaq əsasında inkişafı (xondral osteogenez) borulu sümüklər üçün səciyyəvidir. Embrional inkişafın 2-ci ayında borulu sümüklərin mayasını təşkil edən mezenxim əvvəl hialin qığırdağına çevrilir, nəticədə gələcək sümüklərin qığırdaq modeli meydana çıxır. Hialin qığırdaq toxuması qığırdaqüstlüyü ilə örtülü olur. O, həm qığırdaqüstlüyünün hücey-rələri hesabına, həm də öz daxilində olan hüceyrələrin bölün-məsi hesabına böyükür. Qığırdağın yerində sümüyün inkişafı ilk dəfə diafizdən başlayır. Bu proses qan damarları və diafizin ortasında yerləşən qığırdaqüstlüyü ilə əlaqədardır. Diafizi əhatə edən qığırdaqüstlüyünün daxili qatında osteoblastlar meydana çıxır. Sonra osteoblastlar kobud lifli sümük toxumasını əmələ gətirir. Meydana çıxan ilk sümük qığırdaq modelini əhatə edir. Beləliklə, ilk sümük qatı perixondral üsulla əmələ gelir. Buna görə osteogenezin bu mərhəlesi perixondral sümükləşmə adlanır (şəkil 79, 80). İlk sümük qatı diafizin qığırdaq modelini qığırdaqüstlüyündən ayırır və nəticədə qığırdağın qidalanması pozulur (distrofiyaya uğrayır). Bu zaman onun hüceyrələri şişkinleşir, vakuollaşır, nüvələri büzüşür, hüceyrəarası maddəsinə kalsium duzları çökür və nəticədə qığırdaq kıræcləş-məyə uğrayır. Bu proses tədricən epifizə doğru yayılır.



Şəkil 79. Sümüyün qığırdaq əsasında inkişafı.

- 1 – epifizar hialin qığırdağı;
- 2 – qığırdaqüstlüyü;
- 3 – yastılaşmış qığırdaq hüceyrələri qatı;
- 4 – şışkinləşmiş (qabarlı) qığırdaq hüceyrələri qatı;
- 5 – perixondral sümük manjeti (perixondral sümük);
- 6 – kirəcləşmiş qığırdaq qatı;
- 7 – endoxondral sümük;
- 8 – qan damarı; 9 – ilk osteon kanalı; 10 – sümük iliyi;
- 11 – sümüküstlüyü



Şəkil 80. Sümüyün qığırdaq əsasında inkişafı

- 1 – pozulmuş qığırdaq hüceyrəsi;
- 2 – perixondral sümük;
- a - osteosit;
- 3 – sümüküstlüyü;
- 4 – kirəcləşmiş qığırdaq;
- 5 – endoxondral sümük;
- 6 – osteoblast;
- 7 – qan damarı;
- 8 – osteoklast.

Qan damarları şebekesinin arttığı və osteoblastların göründüyü andan diafizin ilk sümük qatını örtən qığırdaqüstülüyü sümüküstlüyünə çevirilir, nəticədə periostal sümükləşmə baş verir. Sonra periostun (sümüküstlüyünün) mezenximlə əhatə olunmuş qan damarları osteoblastlarla, osteoklastlarla və mezenximlə birlikdə ilk sümüyün dəliklərindən kırəclənmiş qığırdağa keçir. Osteoklastların (sümükdağıdan hüceyrələrin) ifraz etdiyi proteolitik fermentlər kırəclənmiş qığırdağı əridir. Bu proses xondroliz adlanır. Xondroliz nəticəsində diafiz qığırdağı dağılır və onun yerində boşluq əmələ gelir. Bu proseslə yanaşı mezenxim mənşəli osteoblastlar kırəclənmiş qığırdaq nahiyyəsində diafizin daxilində sümük maddəsi yaratmağa başlayır. Bu cür sümükləşmə endoxondral yaxud enxondral (qığırdaqdaxili) sümükləşmə adlanır (yunanca endon-daxili). Endoxondral sümükdə hələ qığırdağın hüceyrəarası maddəsinin qalığına təsadüf olunur. Endoxondral sümüyün inkişafı prosesi ilə eyni zamanda mezenxim hüceyrələrindən əmələ gələn osteoklastlar həmin sümüyü tədricən dağıdır və nəticədə onun yerində içərisində qan damarları olan ilk sümük iliyi boşluğu meydana çıxır. Bu boşluğa daxil olan mezenximdən sümük iliyinin stroması əmələ gelir və həmin yerə birləşdirici toxumanın sütun hüceyrələri keçir.

Endoxondral sümükləşmə ilə eyni vaxtda periostal (sümüküstüyü) sümükləşmə də güclənir. Periostal sümükləşmə perixondral sümükləşmədən (ilk kobud lifli sümük toxumasının əmələ gəlməsi) tamamilə fərqlənir. Belə ki, bu zaman kobud lifli sümük toxuması əvəzinə lövhəli sümük toxuması əmələ gelir. Periostal sümükləşmə zamanı qığırdaqüstülüyünün qan damarları ilk sümük qatı üzəri ilə boylama istiqamətdə yayılır. Qan damarlarının ətrafında, dağılmış kobud lifli sümüyün yeyrində osteoblastlar nizamlı yerləşən nazik kollagen liflərdən və sementləyici maddədən təşkil olunmuş konsentrik lövhələr

əmələ gətirir. Bu üsulla ilk osteonlar meydana çıxır. Sonra isə sümüküstlüyü xarici ümumi sümük lövhələri yaradır. Daha sonra periostal sümük endoxondral sümüklə birləşərək borulu sümüyü əmələ gətirir və bu zaman sümüyüün diafizinin kompakt maddəsi yaranır.

Diafizdən sonra sümükləşmə epifizdə müşahidə edilir. Epifiz nahiyyəsində sümükləşmə prosesi əvvəlcə endoxondral üsulla gedir. Burada olan qığırdaq əvvəl kırəcləşməyə uğrayır, sonra isə onun yerində sümükləşmə prosesi başlanır. Bu proses diafizdəki sümükləşmə prosesinə oxşar gedir, lakin epifizin daxilində osteonlar əmələ gəlmir.

Epifizlə diafiz arasında hialin qığırdaq qatı uzun müddət (18-20 yaşına qədər) dağılmır və bu metaepifizar qığırdaq adlanır. Bu qığırdaq hesabına borulu sümüklər uzununa böyükür.

Sümükləşmə prosesində bir sıra histokimyəvi dəyişikliklər baş verir. Osteoblastlar qələvi fosfataza fermenti ifraz edir. Həmin fermentlər fosfor birləşmələrini parçalayır, nəticədə fosfat turşusu qalıqları əmələ gəlir və bunlar kalsium ionları ilə reaksiyaya girir. Əmələ gələn kalsium-fosfat kristallar şəklində hüceyrəarası maddəyə çökür.

Sümüklərin qığırdaq modelində çoxlu miqdarda qlikogen olur. Sümükləşmə zamanı bunlar qığırdaq hüceyrələrindən hüceyrəarası maddəyə keçir. Qlikogen fosfor ionları ilə birləşərək qlükozomonofosfatlar əmələ gətirir. Osteoblastların ifraz etdiyi fosforilaza fermenti bu prosesin sürətlə getməsini təmin edir. Qlükozomonofosfatlar qələvi fosfataza fermentinin təsirindən kalsium ionları ilə birləşərək kalsium-fosfat kristallarını (sümük apatitini) əmələ gətirir və bunlar hüceyrəarası maddəyə çökür.

Sümükləşmə prosesinə təsir edən faktorlar

Sümükləşmə prosesi bir sıra faktorlardan asılıdır:

1. Sümükləşmə prosesinə normal qidalanma və qidanın tərkibi mühüm təsir göstərir. Uşaqların qidasında kalsium ya-xud fosforlu birləşmələrin çatışmaması sümükləşməni zəiflədir, hətta onu dayandırır. Hüceyrəarası maddənin əmələ gəlməsinə baxmayaraq o, kirəcləşə bilmir və sümük maddəsi yumşaq halda qalır. Beləliklə, sümüklər əyilir və deformasiyaya uğrayır, nəticədə uşaqlarda raxit xəstəliyinin əlamətləri meydana çıxır.

2. Qidada D vitamininin çatışmaması. Yeməkdə kalsium duzları olduqda belə, əgər D vitamini çatışmazsa yenə raxit xəstəliyi müşahidə olunur. Bu zaman uşağın qida ilə qəbul etdiyi kalsium qana sorula bilmir, nəticədə hüceyrəarası maddə kirəcləşə bilmir və sümük möhkəm olmur.

3. A vitamini artdıqda (hipervitaminoz A) osteoklastların funksiyası güclənir və sümüklərin quruluşu pozulur.

4. C vitamini çatışmadıqda osteoblastların fəallığı azalır, kollagen liflərin yaranması zəifləyir, sümük maddəsi əmələ gəlmir, kalsiumun miqdarı azalır və kirəcləşmə prosesi baş vermir.

5. Qalxanabənzər vəzinin ifraz etdiyi kalsitonin hormonu qandakı kalsiumu sümüyə birləşdirir, tiroksin hormonu uşaqlarda sümüyün böyüməsinə təsir edir. Hormon azaldıqda uşaqlarda kiçik boyluluq meydana çıxır, osteoblastların aktivliyi zəifləyir.

6. Sümükləşmə prosesi qalxanabənzər ətraf vəzilərin fəaliyyətindən də asılıdır. Bu vəzilər qanda kalsiumun miqdarnın dəyişməsinə qarşı dərhal reaksiya verir. Belə ki, hipokalse-miya zamanı onların fəaliyyəti güclənir, hiperkalsemiya zamanı isə zəifləyir. Qanda kalsiumun miqdarı azaldıqda qalxanabənzər ətraf vəzilərin ifraz etdiyi hormon (parathormon) kalsiumu sümükdən ayırrı, nəticədə qanda kalsiumun miqdarı ar-

tir. Qalxanabənzər ətraf vəzilərin hormonu çox ifraz olunduqda osteoklastların (sümükdağıdan hüceyrələrin) miqdarı artır və onların fəaliyyəti güclənir, nəticədə sümük də sorulma-rezorbsiya (latınca resoptia-sorulma) baş verir və sümükləşmə prosesi pozulur, lifli toxuma meydana çıxır.

7. Sümüyün quruluşunda və inkişafında hipofiz mühüm rol oynayır. Hipofizin ifraz etdiyi somatotrop hormonunun təsirindən sümük hüceyrələrində zülal sintez olunur, sümük sürətlə inkişaf edir.

Postembrional osteohistogenez

Postembrional osteohistogenez sümük toxumasının regenerasiyası və sümüyün ektopik inkişafi zamanı həyata keçirilir.

Sümük toxumasının regenerasiyası. Sümük toxuması yaxşı regenerasiya qabiliyyətinə malikdir. Bu prosesdə sümük-üstlüyü mühüm rol oynayır. Sümük zədələndikdə yaxud sindiqda sümüküstlüyünün də tamlığı pozulur, lakin bu zaman onun hüceyrələri bölünüb artaraq sümüyün zədələnmiş yerinə doğru hərəkət edir və sınan sümük uclarını bir-biri ilə birləşdirir. Bu zaman sümüküstlüyündə həm də çoxlu qan damarları və osteoblastlar meydana çıxır. Osteoblastlar qan damarlarını hər tərəfdən əhatə edərək sümük lövhələri əmələ gətirir və bunların miqdarı tədricən artır. Təxminən 10-15 gün müddətində sınmış yer hər tərəfdən yeni sümük toxuması ilə əhatə olunur. Meydana çıxan bu toxuma sonra sümük ucları arasına keçir və onları bir-birinə möhkəm bitişdirir. Əmələ gələn yeni sümük nahiyyəsi qalın olub sümük döyənəyi adlanır. Sümük döyənəyində əvvəlcə osteonlar olmur. Sonra isə həmin nahiyyədə tədricən osteonlar yarana bilir.

Sümüyün regenerasiyasında sümüküstlüyü ilə yanaşı endost da iştirak edir. Bu proses endostda olan osteoblastlarla əlaqədardır.

Sümüyün ektopik inkişafı. Sümüyün ektopik inkişafı postembrional dövrdə skeletdən kəndə, orqanizmin sümüyə xas olmayan qeyri-adi yerlərində, məsələn, göz almasının qişalarında, böyük qan damarlarının divarında, qalxanabənzər vəzidə və s. yerlərdə sümük toxumasının meydana çıxması prosesidir (yunanca ek-kənar, xaric və topos-yer). Bu proses patoloji şəraitdə baş verir. Sümüyün ektopik inkişafı zamanı az diferensiasiya etmiş birləşdirici toxuma hüceyrələri dəyişir, onlarda qələvi fosfataza fəallığı meydana çıxır, RNT və qlikogenin miqdarı artır və bu hüceyrələr tədricən osteoblastlara çevrilir. Hüceyrəarası maddə 10-12 gündən sonra kirəcləşir və nəticədə sümük toxuması meydana çıxır.

Sümüyün ektopik inkişafını eksperiment zamanı da müşahidə etmək olur. Heyvanlarda böyrək arteriyasını bağladıqda yaxud sidiklik epitelini dəri altına köçürdükdə həmin yerlərdə sümük toxuması yaranır.

VII FƏSİL

ƏZƏLƏ TOXUMASI (TEXTUS MUSCULARIS)

Əzələ toxumasının morfolojsional xarakteristikası və təsnifikasi

Əzələ toxuması sinir impulslarının təsiri nəticəsində yiğilmaq qabiliyyətinə malik olmasına görə digər toxumalardan fərqlənir. Bu zaman onun quruluş elementləri öz formasını dəyişir, yiğilir və nəticədə hərəkət meydana çıxır. Əzələ hərəkəti yüksək diferensiasiya etmiş və geniş diapozonlu hərəkət formasıdır. Lakin canlılar ələmində əvvəlcə ibtidai hərəkət formaları meydana çıxmışdır. Bunlara birhüceyrəli heyvanlardan amöbün sitoplazmatik çıxıntılar- yalançı ayaqlar, yaşıl evqlenanın qamçı və infuzor-tərliyin kirpiklər vasitəsi ilə hərəkətini aid etmək olar. İnsanda və onurğalı heyvanlarda da ibtidai hərəkət formalarına təsadüf olunur. Məsələn, birləşdirici toxuma hüceyrələrində (leykositlərdə) amöbəbənzər hərəkət, tənəffüs yollarındaki birqatlı epitel hüceyrələrində kirpikli (ehtizazlı) hərəkət və spermatozoidlərdə qamçılı hərəkət müşahidə edilir. Lakin insanda və onurğalı heyvanlarda qeyd olunan ibtidai hərəkət formaları ilə yanaşı mürəkkəb əzələ hərəkəti formalaşmışdır. Bu da əzələ hüceyrələrində və əzələ liflərində daha mütəşəkkil hərəkət strukturları olan miofibrillərin meydana çıxması ilə əlaqədardır. Onurğalılarda meydana çıxan əzələ toxuması, onlarda istər orqanizmdaxili hərəkəti (məsələn, mədənin, bağır-sağların, ürəyin, qan damarlarının və s. hərəkətlərini), istərsə də orqanların və bütövlükdə orqanizmin özünün yerdəyişməsini təmin edir. Əzələ toxuması orqanizmdə habelə mexaniki fəaliyyətdə, istinad yaxud dayaq funksiyasında, termogenez (istilik yaranması) və mühafizə proseslərində iştirak edir.

Yığılma strukturlarının quruluşuna görə əzələ toxuması başlıca olaraq iki yarımqrupa bölünür: saya və eninəzolaqlı əzələ toxumaları. Morfofunktional xüsusiyyətlərinə görə eninəzolaqlı əzələ toxumasının iki növü ayırd edilir: skelet əzələ toxuması və ürək əzələ toxuması. Beləliklə, morfofunktional xüsusiyyətlərinə görə əzələ toxumasının üç növü vardır: saya əzələ toxuması, skelet əzələ toxuması və ürək əzələ toxuması.

Saya əzələ toxumasının əsas quruluş elementini saya əzələ hüceyrəleri-miositlər, eninəzolaqlı əzələ toxumasının quruluş elementini isə əzələ lifləri təşkil edir. Saya əzələ toxuması mezenxim, epidermal və neyral (sinir) mənşəli ola bilir, eninəzolaqlı əzələ toxuması isə mezodermadan inkişaf edir. Lakin istər saya və istərsə də eninəzolaqlı əzələ toxumasının quruluş elementlərində üç əsas struktur qruplar (komponentlər) ayırd edilir: trofik strukturlar-nüvə və orqanoidlər, yığılma strukturları-miofibrillər və istinad strukturları-qısa və zərlər.

Saya əzələ toxuması (textus muscularis glaber)

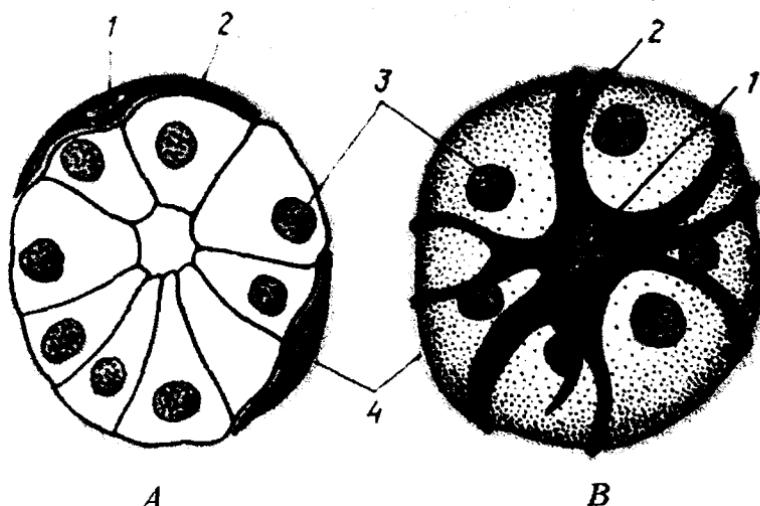
İnkişaf mənbəyinə görə epidermal, neyral (sinir) və mezenxim mənşəli saya əzələ toxumaları ayırd edilir.

Epidermal saya əzələ toxuması

Epidermal saya əzələ toxumasına mioepitelial toxuma aiddir. Bu toxumanın struktur elementini mioepitelial hüceyrələr (mioepiteliositlər) təşkil edir. Həmin hüceyrələr dəri ektondermasından inkişaf edir. Onlara bəzi vəzilərdə-tər, süd, ağız suyu və göz yaşı vəzilərində təsadüf olunur və bu hüceyrələr vəzilərin sekretor epitelial hüceyrələri ilə ümumi mənbədən eyni vaxtda differensiasiya olunur. Mioepiteliositlər vəzilərin epitelial hüceyrələrinə söykənir, onlar vəziləri əhatə edən

birləşdirici toxumadan ümumi bazal membran vasitəsi ilə ayrıılır.

Mioepitelial hüceyrələr ulduzabənzər, çıxıntılı hüceyrələrdir (Şəkil 81). Onlar çıxıntıları ilə vəzilərin sekretor şöbəsini və kiçik axacaqlarını səbət kimi əhatə edir. Ona görə bunları səbətəbənzər hüceyrələr də adlandırırlar. Hüceyrənin mərkəzində nüvə və ümumi organoïdlər, çıxıntılarında isə yiğılma strukturu (miofibrillər) yerləşir. Çıxıntılar yiğilaraq vəzilərin sekret ifraz etməsinə kömək edir. Regenerasiya zamanı istər mioepitelial hüceyrələr, istərsə də vəzilərin sekretor epitelial hüceyrələri epidermal təbiətli az diferensiasiya etmiş hüceyrələrdən inkişaf edir.



Şəkil 81. Ağız suyu vəzisinin sekretor şöbəsində olan mioepitelial hüceyrələr. A – köndələn kəsik; B – yenidən qurulma (rekonstruksiya) 1 – mioepiteliositlərin nüvəsi; 2 – mioepiteliositlərin çıxıntıları; 3 – vəzinin sekretor epitel hüceyrələrinin nüvələri; 4 – bazal membran.

Neyral (nevral) mənşəli saya əzələ toxuması

Bu toxumanın struktur elementləri olan miositlər göz qədəhinin divarındaki sinir mənşəli (nevral) hüceyrələrdən inkişaf edir. Mionevral əzələ toxuması göz almışında olan kirpik əzələsinin və bəbək əzələlərinin (bəbəyi daraldan dairəvi və bəbəyi genəldən radial əzələlərin) tərkibinə daxildir. Həmin əzələlər mionevral toxumadan təşkil olunmuşdur. Kirpik əzələsinin fəaliyyəti ilə əlaqədar olaraq büllur yastılaşır yaxud qalınlaşır, nəticədə göz əşyaları müxtəlif məsafədən aydın görməyə uyğunlaşır.

Mezenxim mənşəli saya əzələ toxuması

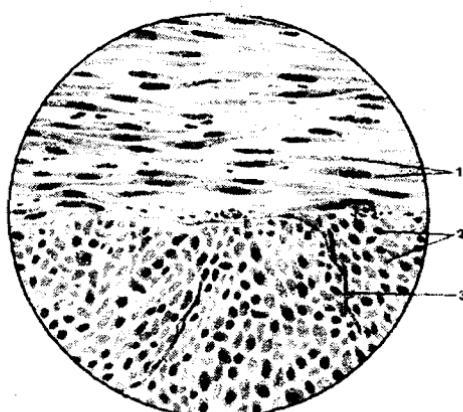
Inkişafı və ümumi xarakteristikası

Saya əzələ toxumasının bu növü embrional inkişafın əvvəllərində mezenximdən yaranır. Bu zaman mezenxim hüceyrələri çıxıntılarını itirir, sonra dərtlaraq uzun iyəbənzər forma alır və saya mioblastlara çevrilir. Diferensiasiya prosesində mioblastlarda yiğılma strukturları olan miofibrillər əmələ gəlir, nəticədə definitiv saya əzələ hüceyrələri-miositlər meydana çıxır. Miositlər mitoz üsulu ilə bölünüb çoxala bilir. Belə hadisəyə damarların divarında və hamiləlik zamanı balığın divarında (əzələ qışasında) daha çox təsadüf olunur.

Saya əzələ hüceyrələri birləşdirici toxumanın az differensiasiya etmiş hüceyrələrindən də inkişaf edə bilir.

Miositlər mezenxim mənşəli saya əzələ toxumasının əsas quruluş vahididir, yəni bu toxuma hüceyrə quruluşlu toxumadır. Miositlər əsasən iyəkilli hüceyrələrdir (şəkil 82, 83). Onların uzunluğu 20-250 mkm, qalınlığı isə 5-8 mkm olur. Hamiləlik zamanı balığın divarındaki miositlərin uzunluğu 500 mkm-ə çata bilir. Bəzi orqanlarda, məsələn, sidikliyin divarında, aortada və endokardda çıxıntılı miositlərə təsadüf olunur. Saya əzələ hüceyrələri bir-birinə çox sıx yerləşir və onların hər

birini əhatə edən bazal membranda dəliklər vardır. Həmin nahi-yədə qonşu miositlər arasında qarşılıqlı funksional təmən edən yarığabənzər birləşmə əmələ gəlir, nəticədə sinir lifi ilə bir hüceyrəyə gedən sinir impulsu toxunma üsulu ilə digər əzələ hüceyrələrinə nəql olunur. Beləliklə, saya əzələ toxumasının hüceyrələri arasında qarşılıqlı fəaliyyət meydana çıxır və nəticədə saya əzələ toxuması sinir impulslarının qıcığına qarşı ümumi kompleks şəklində cavab verir.



Şəkil 82. Saya əzələ toxuması

1 – saya əzələ hüceyrəsinin uzununa kəsiyi; 2 – saya əzələ hüceyrəsinin eninə kəsiyi; 3 – kövşək lifli birləşdirici toxuma.



Şəkil 83. Saya əzələ toxumasının quruluşu.

1 – qan kapilyarı;
2 – saya əzələ hüceyrələri;
3 – saya əzələ hüceyrəsinin nüvəsi;
4 – saya miofibrillər;
5 – saya əzələ hüceyrələrini əhatə edən kollagen və elastiki liflər.

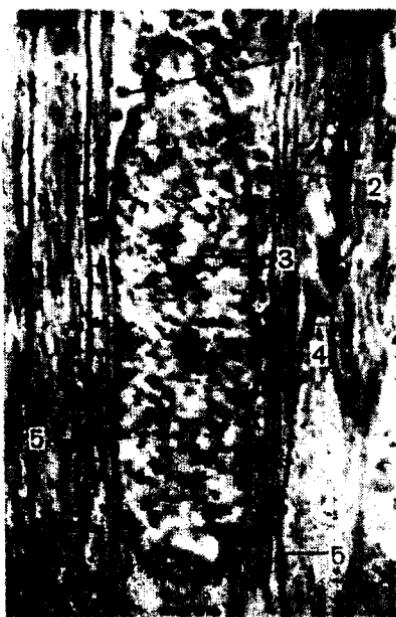
Saya əzələ toxuması vegetativ sinir sistemi ilə inner-vasiya olunur və ona görə də bu toxuma funksional cəhətdən qeyri-iradi toxumadır. Bu əzələnin yiğilması orqanizmin iradəsinə tabe deyildir. O, tədricən yiğilir və uzun müddət yiğilmiş halda qala bilir. Əzələnin yiğilmasına az enerji sərf olunur və o, gec yorulur. Bu cür yiğilma tonik təqəllüs adlanır.

Mezenxim mənşəli saya əzələ toxuması onurğasız heyvanlar üçün xarakterdir, lakin onurğalılarda, habelə insanda, bu əzələ toxuması eninəzolaqlı əzələ toxumasına nisbətən azdır. O, başlıca olaraq daxili orqanların çoxunun, vəzi axacaqlarının, qan və limfa damarlarının divarında, dəridə və s. yerlərdə olur. Borulu orqanların və damarların divarında saya əzələ toxuması bir neçə xüsusi qatlar təşkil edir.

Morfofunksional cəhətdən mezenxim mənşəli saya əzələ toxumasında üç qrup struktur elementlər ayırd edilir: trofik strukturlar, yiğilma strukturlar və istinad strukturları. Birinci və ikinci strukturlar saya əzələ hüceyrəsinin daxili quruluşunun elementlərinə aiddir, üçüncü strukturlar isə toxumanın hüceyrəxarici elementləridir.

Saya əzələ hüceyrəsinin trofik strukturları

Saya əzələ hüceyrəsinin trofik strukturlarına nüvə və sitoplazmada yerləşən orqanoidlər aiddir (Şəkil 84). Hüceyrədə adətən bir ədəd nüvə olur. O, uzunsov ellips formasında olub, hüceyrənin mərkəzində yerləşir. Lakin ulduzabənzər saya əzələ hüceyrələrində nüvə oval formasında ola bilir. Əzələ hüceyrəsi yiğilan zaman nüvənin forması dəyişir, o, əyilir və hətta qırırlaraq burulur. Nüvədə adətən iki nüvəcik olur, bəzən isə nüvəciklərin miqdarı çox ola bilir.



Şəkil 84. Saya əzələ hüceyrəsinin elektron mikroskopik quruluşu.
1 – mitoxondrilər; 2 – saya miosibrillər; 3 – nüvə; 4 – nüvəcik;
5 – hüceyrə qışası (sitolemma)

Miositlərin sitoplazmasında müxtəlif ümumi orqanoidlərə təsadüf olunur. Onlardan mitoxondrilərin miqdarı digərlərinə nisbətən çoxdur və onlar nüvənin qütblerinə yaxın yerləşir. Holci kompleksi və endoplazmatik şəbəkə, xüsusilə dənəli endoplazmatik şəbəkə, zəif inkişaf etmişdir. Bu, hüceyrədə sintetik funksiyaların intensivliyinin az olmasını göstərir. Nüvənin yaxınlığında hüceyrə mərkəzinə təsadüf olunur. Ribosomların əksəriyyəti stoplazmada sərbəst halda yerləşir. Sitolemmannın daxilə çökməsi hesabına stoplazmada çoxlu miqdardır pinositoz qovuqcuqlar əmələ gəlir, nəticədə stoplazmaya müxtəlif ionlar, xüsusilə, kalsium ionları daxil olur.

Saya əzələ hüceyrəsinin yiğılma strukturları

Hüceyrənin yiğılma strukturları miofibrillərdən təşkil olunmuşdur. Bunlar eninəzolaqlı əzələ liflərinin miofibrillərindən fərqli olaraq işiq şüalarına olan münasibətinə görə bir növ maddədən təşkil olunmuşdur, yəni homogendir (Şəkil 83-ə bax). Buna görə də saya miofibrillər adlanır. Miofibrillərin qalınlığı 1-2 mkm olur və hüceyrənin sitoplazmasında çox sıx yerləşir. Miofibrillər hüceyrənin boyu istiqamətdə yerləşir. Elektron mikroskopu vasitəsi ilə miofibrillərin daha nazik, təxminən qalınlığı 10 nm olan saplardan-saya miofilamentlərdən ibarət olduğu müəyyən edilmişdir. Miofilamentlər həm sitoplazmanın hər yerində tək-tək pərakəndə vəziyyətdə yerləşərək dəstələr əmələ gətirmir, həm də dəstələr əmələ gətirərək sitoplazmada müəyyən nizamla yerləşir.

Miofibrillərdə aktin və miozin miofilamentləri ayırdılır. Aktin miofilamentləri sitoplazmada başlıca olaraq hüceyrənin uzununa istiqamətdə yaxud hüceyrə uzunluğuna doğru müəyyən bucaq altında yerləşir. Onların sitolemmaya yaxud bir-birinə birləşdiyi yer elektron mikroskopunda sıx cisimciklər kimi görünür. Həmin cisimciklər aktin zülalından təşkil olunmuşdur. Onlar bəzən tünd ləkələr şəklində nəzərə çarpır. Miozin miofilamentləri sitoplazmada hüceyrənin uzununa istiqamətdə yerləşir. Miofibrillərin yiğilması zamanı aktin və miozin miofilamentləri qismən bir-birinə keçir. Molekullararası təsirə əsasən miozinlə paralel yerləşən aktin miofilamentləri bir-biri ilə görüşmək yerini dəyişərək onunla qarışır, enerji yükü sitolemmaya ötürülür və hüceyrələrin konfiqurasiyası dəyişilir. Sonra əzələ hüceyrələrində miofibrillər sinxron şəkildə yiğilir, həmin nahiyyə qalınlaşır və tünd boyanan yiğılma zolaqlarını əmələ gətirir.

Saya əzələ toxumasının istinad strukturları

Saya əzələ toxumasında miositlərdən əlavə birləşdirici toxuma strukturlarına oxşar liflərə təsadüf olunur. Bu liflər hüceyrə qruplarını bir-birindən ayırrı. Hüceyrələrin arasında retikulyar, kollagen və elastik liflər yerləşir. Bazal membrana çoxlu miqdardır retikulyar liflər birləşir. Hüceyrələrin sitolemması uc nahiyyələrdə daxilə doğru yarıq formada ensiz, nazik çökmələr əmələ gətirir. Həmin yerlərə retikulyar liflər daxil olur. Retikulyar, elastik və incə kollagen liflər hüceyrə qrupu daxilində olan hər bir hüceyrəni əhatə edərək incə uçqat şəbəkə (karkas) əmələ gətirir, nəticədə hüceyrələri bir-birilə birləşdirir. Elastik liflərin daha çox olması saya əzələnin elastikliyinə səbəb olur. Liflər eyni zamanda istinad funksiyasını yerinə yetirir.

Saya əzələdə olan liflər ilə birləşdirici toxuma hüceyrələri arasında heç bir rabiṭə yoxdur. Buradan belə nəticə çıxır ki, bu lifləri saya əzələ hüceyrələrinin özləri əmələ gətirir.

Hər bir saya əzələ hüceyrəsində yaxşı inkişaf edən və aydın nəzərə çarpan hüceyrə qışası-sitolemma vardır. Liflərlə yanışı sitolemma da istinad strukturlarının tərkibinə daxildir. Hüceyrələrin olduqca sıx yerləşməsinə baxmayaraq elektron mikroskopu vasitəsi ilə onların qışalarının bir-birinə bitişmədiyi aşkar edilmişdir. Bəzən müxtəlif hüceyrələrin qışaları bir-biri ilə desmosom vasitəsilə rabiṭədə olur.

Saya əzələ toxumasının qidalanması və regenerasiyası

Qidalanması. Saya əzələ toxuması qan damarları ilə çox zəngindir. Toxumada kapilyar damarların miqdarı daha çoxdur. Onlar saya əzələ hüceyrə qruplarını əhatə edən kövşək lifli birləşdirici toxumanın içərisində kapilyar torlar əmələ gətirir və bunların hesabına toxuma yaxşı qidalanır. Bəzi hüceyrələr, xüsusilə dərində olan hüceyrələr bilavasitə qan kapilyarları ilə

təmasda olmur. Lakin buna baxmayaraq onların normal qidalanması pozulmur. Bu prosesdə saya əzələ hüceyrələrinin bir-birinə sıx yerləşməsi mühüm əhəmiyyət kəsb edir. Belə ki, hüceyrələrin bu cür yerləşməsi toxumadakı hüceyrələr arasında mübadilə prosesinin normal getməsi üçün şərait yaradır və nəticədə hüceyrələrin normal qidalanması pozulmur.

Regenerasiyası. Saya əzələ toxuması regenerasiya qabiliyyətinə malikdir. Toxumada həm fizioloji, həm də reparativ regenerasiya baş verə bilir.

Saya əzələ toxumasının fizioloji regenerasiyası adətən orqanın funksional fəaliyyəti artdığı zaman kompensator hiper-trofiya formasında müşahidə edilir. Bu proses hamiləlik zamanı balalığın divarının saya əzələ qatında aydın nəzərə çarpir. Əzələ hüceyrələrində sintetik proseslər sürətlənir, nüvə aktivləşir, endoplazmatik şəbəkə elementlərinin, ribosomun və Holci kompleksinin miqdarı artır. Əzələ hüceyrələri bölünməyə başlayır, onlar miqdarda artır və həm də böyükür, nəticədə balalığın divarının əzələ qatı qalınlaşır, yəni bütövlükdə balalığın divarı qalınlaşır.

Saya əzələ toxumasının fizioloji regenerasiyasında mio-sitlərlə yanaşı az diferensiasiya etmiş hüceyrələr, xüsusilə mio-fibroblastlar, adventisial-perivaskulyar və s. hüceyrələr də iştirak edir. Məsələn, qan damarları yaranarkən kapılıyar damarların qalınlaşdırıb digər damarlara çevriləsi perivaskulyar hüceyrələrin hesabına baş verir. Qeyd olunduğu kimi, əzələ hüceyrələrinin bölünüb artması ilə əlaqədar olaraq balalığın divarı qalınlaşır. Lakin bu prosesdə hamiləlik zamanı balalığın divarında müşahidə olunan miofibroblastlar da iştirak edir. Həmin hüceyrələr diferensiasiya edərək miositlərə (saya əzələ hüceyrələrinə) çevrilir.

Saya əzələ toxumasının reparativ regenerasiyası (zədə-lənmə zamanı bərpa olunması) prosesi də saya əzələ hüceyrələrinin və az diferensiasiya etmiş hüceyrələrin fəaliyyəti ilə əlaqədardır. Fizioloji regenerasiyada olduğu kimi, reparativ

regenerasiya zamanı da miositlər bölünüb artır yaxud az differensiasiya etmiş hüceyrələr miositlərə (saya əzələ hüceyrələrinə) çevrilir, nəticədə zədələnmiş saya əzələ toxuması bərpa olunur.

Eninəzolaqlı əzələ toxuması (*Textus muscularis transversostriati*) Ümumi xarakteristikası

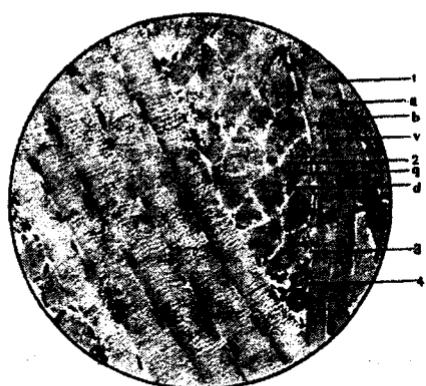
Eninəzolaqlı əzələ toxuması mənşeyinə, quruluş və funksional xüsusiyyətlərinə görə saya əzələ toxumasından fərqlənir. Epidermal, sinir və mezenxim mənşəli saya əzələ toxumasından fərqli olaraq eninəzolaqlı əzələ toxuması mezodermadan inkişaf edir. Saya əzələ toxuması hüceyrələrdən təşkil olunduğu halda, eninəzolaqlı əzələ toxumasının quruluş və funksional vahidi liflərdir, yəni bu toxuma lifli-simplast quruluşlu toxumadır. Saya əzələ hüceyrəsinin yığıılma strukturları olan miofibrillər homogen, lakin eninəzolaqlı əzələ liflərinin miofibrilləri isə heterogen quruluşludur. Funksional cəhətdən saya əzələ toxuması qeyri-iradi, eninəzolaqlı əzələ toxuması (məsələn, skelet əzələ toxuması) isə iradidir. Eninəzolaqlı əzələ toxuması yüksək differensiasiya etmiş və saya əzələ toxumasına nisbətən daha mütəşəkkil əzələ toxuması olub orqanizmdə daha güclü və geniş diapozonlu hərəkətlər yaradır. Bununla əlaqədar olaraq eninəzolaqlı əzələ toxumasından təşkil olunmuş skelet əzələləri mürəkkəb hərəkətlərin meydana çıxmاسını, orqanizmin yaxud onun hissələrinin məkanda yer dəyişməsini təmin edə bilir.

Bütün skelet əzələləri, bəzi daxili orqanlarda, məsələn, dildə, yumşaq damaqda, qırqlaqda, udlaqda, yemək borusunun yuxarı $\frac{1}{3}$ hissəsində, ürəkdə, habelə göz alması ətrafında olan əzələlər eninəzolaqlı əzələ toxumasından təşkil olunmuşdur. Ürəkdə olan əzələlər müstəsna olmaqla, qeyd olunan digər

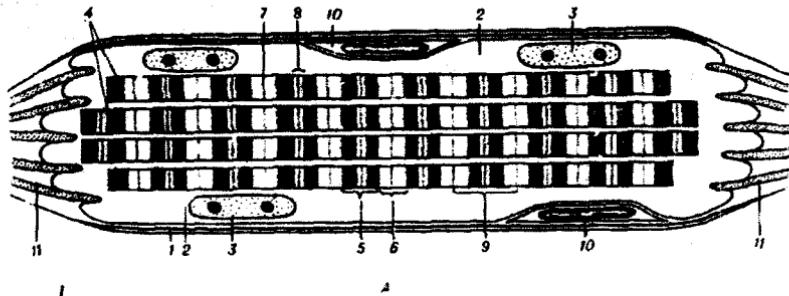
orqanlardakı əzələlər skelet tipli eninəzolaqlı əzələ toxumasından təşkil olunmuşdur. Onlar həm quruluş həm də funksional cəhətdən bir-birinə oxşar olur. Ürək əzələ toxuması isə bir sıra quruluş və funksional xüsusiyyətlərinə görə skelet əzələ toxumasından fərqlənir.

Eninəzolaqlı skelet əzələ toxuması (*textus muscularis striatus sceletalis*) Ümumi xarakteristikası

Skelet əzələ toxumasının əsas quruluş elementlərinə əzələ lifləri və miosatellitositlər aiddir (şəkil 85, 86). Lakin eninəzolaqlı əzələ toxumasının quruluş və funksional vahidi əzələ lifləridir. Eninəzolaqlı əzələ lifi adı hüceyrə deyil. O, daha mürrəkkəb quruluşlu uzun və silindrik formalı simplastik struktur olub miosimplast da adlanır. Miosimplast mioblastlardan əmələ gəlir (yunanca *myos*-əzələ, *syn*-birlikdə və *plastos*-əmələ gələn). O, əzələ lifinin inkişaf mərhələlərindən biridir. Miosimplast terminini 1946-cı ildə N.Q.Xlopin təklif etmişdir.



Şəkil 85. Eninə zolaqlı skelet əzələ toxumasının quruluşu 1 – eninəzolaqlı əzələ liflərinin uzununa kəsiyi;
 a – A diskləri (*anizotrop, tund disklər*); b – I diskləri (*izotrop, açıq disklər*);
 v – nüvələr; 2 – eninəzolaqlı əzələ liflərinin eninə kəsiyi;
 q – eninəzolaqlı miosibrillər (*eninə kəsikləri*);
 d – nüvələr; 3 – endomiz (*lifli birləşdirici toxuma*);
 4 – qan damarları.



Şəkil 86. Eninəzolaqlı skelet əzələ lifinin (miosimplastin) quruluş sxemi. 1 – plazmolemma; 2 – sarkoplazma; 3 – nüvə; 4 – miofibrillər; 5 – anizotrop disk (*A* zolağı); 6 – izotrop disk (*I* zolağı); 7 – telofraqma zarı (*T* yaxud *Z* xətti); 8 – açıq (parlaq) zona, bu zonanın ortasından mezofraqma zarı keçir; 9 – miomer (sarkomer); 10 – miosatellitosit; 11 – vətər lifləri.

Eninəzolaqlı əzələ lifləri saya əzələ hüceyrəsindəki miofibrillərə nisbətən çox uzun olur. Miositlərdə miofibrillərin uzunluğu mkm ilə ölçüldüyü halda, eninəzolaqlı əzələ liflərinin uzunluğu çox vaxt santimetrlə ölçülür (bəzən 12 sm-ə çatır), qalınlığı 10-100 mkm olur. Əzələ lifi hamar və ucları nazik (sivri) olur. O, adətən şaxələnmir, lakin bəzi əzələlərdə, məsələn, insanda mimiki əzələlərdə, dildəki əzələlərdə və aşağı sinif onurğalılarda olan əzələlərdə uc hissəsində şaxələnən əzələ liflərinə təsadüf olunur. Liflər bir-birinə paralel yerləşir və anastomozlar əmələ gətirmir.

Əzələ lifi (miosimplast) xaricdən nazik qişa-sarkolemma ilə örtülmüşdür (yunanca *sarcos-ət*, *lemma*-qişa). Lifin kütləsini sarkoplazma, nüvələr, müxtəlif ümumi orqanoidlər və spesifik orqanoidlər-miofibrillər təşkil edir. Əzələ lifinin quruluş elementləri funksional xüsusiyyətlərinə görə üç qrupa ayrılır: trofik strukturlar, yiğilma strukturları və istinad strukturları.

Əzələ lifinin trofik strukturları

Əzələ lifinin trofik strukturlarına sarkoplazmasında yerləşən nüvələr və ümumi orqanoidlər-sarkosomlar (mitoxondrlər), endoplazmatik şəbəkə və Holci kompleksi aiddir. Əzələ lifi çoxnüvəlidir. Hər lifdə çoxlu nüvə olur və lifin uzunluğunundan asılı olaraq nüvələrin miqdarı onlarla, hətta yüzzlərlə ola bilir. Bütün onurgasızlarda və aşağı sinif onurğalılarda lifin hər yerində yaxud başlıca olaraq onun mərkəzində yerləşir. İnsanда, digər məməlilərdə və quşlarda nüvələr bilavasitə sarkolemmannın altında yerləşir. Nüvələr adətən oval formada olur, onların ümumi kütləsi lifin ümumi kütləsində azdır. Nüvələrdə xromatin maddəsi az olur, ona görə də onlar açıq rəngdə görünür və nüvəciklər aydın nəzərə çarpir. Nüvələr başlıca olaraq amitoz yolu ilə böltünür.

Eninəzolaqlı əzələ lifinin sarkoplazmasında müxtəliif ümumi orqanoidlərə təsadüf olunur. Lifdə çoxlu miqdarda mitoxondrilər (sarkosomlar) olur. Onlarda çoxlu oksidləşdirici-fermentlər nəzərə çarpir. Bununla əlaqədar olaraq mitoxondrilər enerjinin yaranmasında mühüm rol oynayır. Hərəkət fəaliyyəti yüksək olan əzələlərdə oksidləşmə prosesləri güclənir və buna görə mitoxondrilərin miqdarı daha çox olur, nəticədə həmin əzələlər enerji ilə yaxşı təmin edilir. Miofibrillərin arasında mitoxondrilərə daha çox rast gəlmək olur. Eninəzolaqlı əzələ lifində dənəli və dənəsiz endoplazmatik şəbəkəyə təsadüf olunur. Nüvələrin qütblerinə yaxın yerdə Holci kompleksi və dənəli endoplazmatik şəbəkə yerləşir. Dənəli endoplazmatik şəbəkə zəif inkişaf etmişdir, lakin dənəsiz endoplazmatik şəbəkə eninəzolaqlı əzələ lifləri üçün daha səciyyəvi hesab olunur. O, miofibrillrlə müəyyən rabitədə olur. Belə ki, dənəsiz endoplazmatik şəbəkənin kanalçıları miofibrillərin arası ilə boylama istiqamətdə gedərək onların anizotrop və izotrop disk-lərinin yaxınlığında yaxud telofraqma nahiyyəsində genişlənərək sisternalar əmələ gətirir. Həmin nahiyyələtdə sarkolemmannın

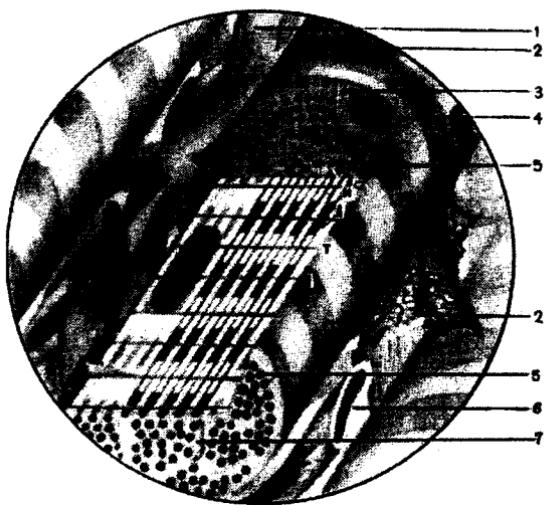
büküşləri hesabına əmələ gələn köndələn borucuqlara təsadüf olunur. Dənəsiz endoplazmatik şəbəkənin miofibrillərin arası ilə boylama istiqamətdə gedən kanalçıqları sarkolemmannın köndələn borucuqlarına toxunaraq onunla birlikdə T hərfinə bənzər sistem əmələ gətirir. T-sistemin köməyi ilə eninəzolaqlı əzələ lifinin borucuqları sarkolemmannın plazmatik zarı ilə rabitədə olan aparıcı sistem əmələ gətirir. Aparıcı sistem sinir impulsunun sarkolemmannın xarici səthindən əzələ lifinin daxilinə doğru tezliklə nəql olunmasına şərait yaradır.

Trofik strukturların arasında sarkoplazmada müxtəlif tərəmələrə-qlikogenə, lipidlərə və s. təsadüf olunur. Bunların içərisində qlikogenin miqdarı daha çoxdur, çünki əzələ lifinin yiğilması üçün əsas enerji mənbəyi qlikogendir.

Eninəzolaqlı əzələ lifinin yiğilma strukturları

Əzələ lifinin yiğilma strukturlarına miofibrillər aiddir. Miofibrillər xüsusi orqanoidlər olub, əzələ lifinin ən vacib funksional elementidir. Onların qalınlığı 0,5-2 mikrom-m-dir, uzunluğu isə təxminən lifin uzunluğuna bərabərdir və əzələ lifində boylama istiqamətdə gedərək, lifin bir ucundan digər ucuna qədər uzanır. Saya miofibrillərdən fərqli olaraq əzələ lifində olan miofibrillər fiziki-kimyəvi cəhətdən heterogendir, yəni müxtəlif tərkiblidir və eninəzolaqlılıq xüsusiyyətinə malikdir. Hər bir miofibridə müxtəlif fiziki-kimyəvi xassəyə və ontik sıxlığa malik olan nahiylər var və eninəzolaqlılıq həmin nahiylərin miofibrillerdə yerləşmə xarakterindən asılıdır. Bir-birindən fərqlənən nahiylər açıq və tünd rəngdə görünür (şəkil 87). Açıq nahiylərin optik sıxlığı azdır, ona görə pis boyanır, optik cəhətdən izotropdur və izotrop disk adlanır (I-diski kimi işarə edilir). Tünd nahiylərin isə optik sıxlığı çoxdur, yaxşı boyanır, optik cəhətdən anizotropdur. Buna müvafiq olaraq o, anizotrop disk adlanır və A-diski kimi işarə edilir. Hər bir miofibridə I- və A-diskləri növbə ilə yerləşir. Lakin yan-yan-

düzülmüş miofibrillerdə açıq nahiylər eyni səviyyədə yerləşərək açıq rəngli, tünd nahiylər isə tünd rəngli köndələn (eninə) zolaqlar əmələ gətirir.



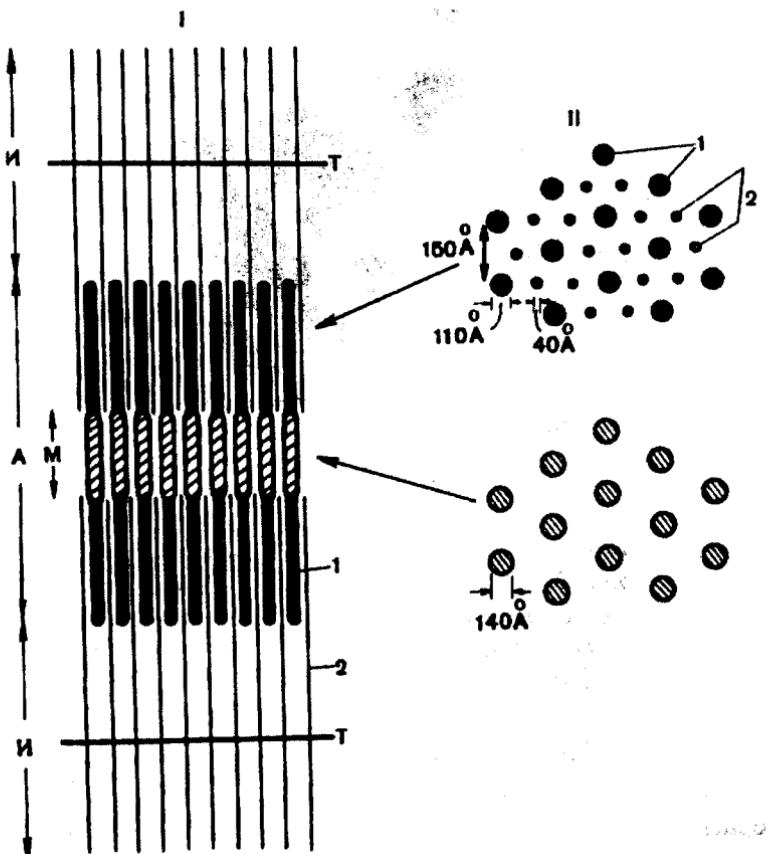
Şəkil 87. Eninəzolaqlı əzələ lifinin quruluş sxemi.

1 – endomiz; 2 – sarkolemma; 3 – sarkoplazma; 4 – nüvə;
5 – eninəzolaqlı miofibrillar; I – izotrop (açıq) diskler;

A – anizotrop (tünd) diskler; 6 – qan kapilyarı; 7 – miofibriliyar sahə; M – mezofraqma zolağı (açıq); T – telofraqma zolağı (tünd)

Hər bir diskin ortasından zülallardan təşkil olunmuş zar (membran) keçir, nəticədə onlar iki hissəyə bölünür. Histoloji preparatda zar nazik xətt kimi nəzərə çarpir. I-diskinin ortasından köndələn istiqamətdə telofraqma zarı keçir və əmələ gətirdiyi xətt Y yaxud Z xətti adlanır. A-diskinin ortasından mezofraqma zarı keçir və M hərfi ilə işarə edilir. Anizotrop diskdə M-xəttinin keçdiyi nahiye, həmin xəttdən hər iki tərəfə bir qədər çıxaraq parlaq (açıq rəngdə) görünür. Həmin nahiye parlaq zona yaxud məntəqə (zolaq) adlanır.

Mezofraqma zarı telofraqma zarına nisbətən qıсадır. O, yalnız miofibrillər nahiyyəsində yerləşir və sarkoplazmaya keçmir. Teloфraqma zarı isə uzun olub sarkoplazmaya keçir və sarkolemmaya qədər çatır (şəkil 88). O, çox davamlıdır.



Şəkil 88. Eninəzolaqlı əzələ miofibrillərində nazik (aktin) və yoğun (miozin) mioprototibrillərin - miofilamentlərin yerləşməsi (sxem). I - uzununa kəsik; II - köndələn kəsik; I - izotrop disk; A - anizotrop disk; T - telofraqma zarı; M - parlaq (açıq) zolaq; 1 - yoğun (miozin) mioprototibrillər; 2 - nazik (aktin) mioprototibrillər

Hər bir miofibril seqmentlərə-sarkomerlərə bölünür (yunañca *sarcos-ət*, *meros-hissə*). Miofibrilin iki qonşu telofraqma zarı arasında qalan hissəsi onun seqmenti yaxud sarkomer adlanır. Beləliklə, sarkomerin sərhəddini I-diskinin ortasından keçən telofraqma zarı təşkil edir və hər bir sarkomer iki qonşu I-diskinin yarısını özündə birləşdirir, A-diski isə sarkomerin ortasında yerləşir.

Elektron mikroskopu vasitəsi ilə miofibrillərin incə quruñu aşkar edildi. Müəyyən olundu ki, miofibrillər daha incə saplardan-miofilamentlərdən (mioprototifibrillərdən) təşkil olunmuşdur (şəkil 89, 90). Miofilamentlərin əksəriyyətinin diametri $5-12 \text{ nm}$ ($50-120 \text{ Å}^0$) olur. Lakin onların arasında nazik və yoğun miofilamentlər aşkar edilir. Nazik miofilamentlərin diametri $4-5 \text{ nm}$ ($40-50 \text{ Å}^0$), yoğun miofilamentlərin diametri isə $10-20 \text{ nm}$ ($100-200 \text{ Å}^0$) olur.



Şəkil 89. Eninəzolaqlı əzələ lifinin elektron mikroskopik quruluşu (sxem).
 1 – eninəzolaqlı miofibrillər; 2 – mioprototifibrillər;
 3 – sarkomer; 4 – tünd anizotrop disk; 5 – açıq izotrop disk; 6 – parlaq (açıq) zolaq – zona;
 7 – telofraqma; 8 – mitokondrilər – sarkosomlar;
 9 – endoplazmatik şəbəkə;
 10 – sarkoplazma;
 11 – sarkolemma



Şəkil 90. Eninəzolaqlı miofibrillərin elektron mikroskopik quruluşu. 1 – eninəzolaqlı miofibrillərin bir hissəsi; 2 – yoğun (miozin) mioprototubirlər; 3 – nazik (aktin) mioprototubirlər; 4 – telofraqma; 5 – izotrop diskin bir hissəsi; 6 – mezofraqma; 7 – anizotrop disk; 8 – sarkomer

Miofilamentlərin qalınlığı və sıxlığı hər yerdə eyni olmur. Mezofraqmadan keçdiyi yerdə onlar daha qalın və sıx olur. Hər bir miofibrilin daxilində yüzlərlə, hətta minlərlə miofilament olur və onlar nizamla yan-yanaya düzülür, lakin həmişə bir-birindən müəyyən məsafədə yerləşir. Yoğun miofilamentlərin arasında nazik miofilamentlər yerləşir və hər bir yoğun miofilament altı ədəd nazik miofilamentlərlə əhatə olunur.

(şəkil 88-a bax). Elektron mikroskopu ilə miofibrillərin ətrafında heç bir qısa aşkar olunmamışdır. Lakin hər bir miofibril endoplazmatik şəbəkənin kanalcıqları və mitoxondrlər (sarkosomlar) ilə əhatə olunmuşdur. Kanalcıqların bəziləri miofibrilə perpendikulyar, digərləri isə paralel istiqamətdə yerləşir.

Eninəzolaqlı əzələ lifinin istinad strukturları

Əzələ lifinin istinad strukturlarına sarkolemma, telofraqma və mezofraqma zarları aiddir. Elektron mikroskopu ilə müəyyən edilmişdir ki, sarkolemma tipik hüceyrə qışası (sitolemma) kimi, üçqatlı plazmatik memran quruluşuna malikdir. Bu qatlar plazmolemmani əmələ gətirir. Sarkolemmannın tərkibinə bu üçqatlı membrandan (zardan) əlavə onu xaricdən membran (zar) kimi əhatə edən kollagen və retikulyar liflərin nazik qatı da daxildir. Bu isə bazal membranı əmələ gətirir. Beləliklə, sarkolemma plazmolemma və bazal membrandan təşkil olunmuşdur. Sarkolemmadan, daha doğrusu, sarkolemmannın plazmatik membranından sarkoplazmaya doğru köndələn borucuqlar gedir. Bu borucuqlar endoplazmatik şəbəkənin kanalcıqları ilə birlikdə T-sistemin əmələ gəlməsində iştirak edir.

Eninəzolaqlı əzələ lifi yiğilarkən yaranan gərginlik istinad elementlərinin, yəni sarkolemmannın və zarların köməyi ilə hərəkət fəaliyyətinə çevirilir. İstinad elementləri vətərlə rabitəyə girərək mexaniki qüvvəni hərəkətə gələn əzələ seqmentlərinə ötürür.

Miosatellitositlər

Miosatellitositlər yaxud miosatellitlər sarkolemmannın altında, simplastin səthində yerləşərək plazmolemmaya xarici tərəfdən toxunur (şəkil 86-ya bax). Bir simplastla çoxlu miqdarda miosatellitositlər rabitədə olur. Hər miosatellitosit birnüvəli hüceyrədir. Bunların nüvəsi miosimplastların nüvəsindən

kiçikdir və girdə formada olur. Sitoplazmasında müxtəlif ümumi orqanoidlərə təsadüf olunur. Mitoxondrilər və endoplazmatik şebəkə sitoplazmada bərabər paylanır, Holci kompleksi və hüceyrə mərkəzi nüvənin yanında yerləşir. Miosatellitositlərin sitoplazmasında xüsusi orqanoidlər yoxdur. Miosatellitositlər skelet əzələ toxumasının az diferensiasiya etmiş-kambial hüceyrələridir. Bunlar eninəzolaqlı əzələ toxumasının regenerasiyasında iştirak edir.

Əzələ lifinin tipləri

Miofibrillərin miqdarına, sarkoplazmanın tərkibinə, qan damarları ilə zənginliyinə və funksional xüsusiyyətinə (yığılma və yorulma müdдətinə) görə əzələ lifinin başlıca olaraq iki tipi ayırd edilir: qırmızı və ağ əzələ lifləri.

Onurğalı heyvanların müxtəlif nümayəndələrində, hətta bir heyvanın ayrı-ayrı əzələ liflərində miofibrillərin miqdarı və yerləşməsi eyni deyildir. Bəzi əzələ liflərində miofibrillərin miqdarı az olur və onlar bir-birindən sarkoplazma qatı ilə ayırlan bir neçə dəstə şəklində yerləşir. Belə lif kövşək tipli əzələ lifi adlanır. Kövşək əzələ lifində miofibrillərin əmələ gətirdiyi dəstələr miofibriliyar sahələr adlanır. Bu cür əzəzə lifində nüvə bəzən mərkəzdə yerləşir. Məməlilərdə (o cümlədən, in-sanda) və quşlarda əksər əzələ liflərində miofibrillərin miqdarı çox olur və onlar six halda ümumi bir dəstə şəklində əzələ lifinin bütün sahəsini tutur. Belə əzələ lifi six əzələ lifi adlanır. Six əzələ lifində nüvələr bilavasitə sarkolemmannın altında yerləşir.

Miofibrilləri az olan əzələ liflərində sarkoplazma çox olur və sarkoplazmada çoxlu miqdarda qırmızı piqment-miohematin piqmenti (əzələhemoqlobini) vardır. Buna görə də belə liflər qırmızı eninəzolaqlı əzələ lifləri adlanır. Miohematin piqmenti oksigeni qandan miofibrillərə daşıyır. Qırmızı eninəzolaqlı əzələ liflərində eninəzolaqlılıq zəif nəzərə çarpır, sar-kosomlar (mitoxondrilər) çoxdur, oksidləşdirici fermentlərin

fəallığı yüksəkdir, qlikolitik fermentlərin fəallığı isə çox zəifdir. Qırmızı liflərə malik olan əzələlər tədricən yiğilir, uzun müddət yiğilmiş halda qala bilir və çox gec yorulur. Qırmızı əzələlər qan damarları ilə çox zəngindir. Qırmızı əzələ lifləri nisbətən nazik olur.

Miofibrilləri çox olan əzələ lifində sarkoplazma az olur. Sarkoplazmada miohematin pigmenti azdır və bununla əlaqədar olaraq belə liflər ağ eninəzolaqlı əzələ lifləri adlanır. Ağ liflərdə oksidləşdirici fermentlərin fəallığı zəif, qlikolitik fermentlərin fəallığı isə yüksək olur. Sarkosomların miqdarı az olur. Ağ əzələlər tez yiğilir və tez də yorulur. Bunlarda qan damarlarının da miqdarı azdır. Ağ əzələ lifləri nisbətən yoğun olur.

Hər iki tip əzələ lifində qlikogenin miqdarı çox olur, lakin ağ əzələ liflərində mioqlobinin miqdarı nisbətən az olur.

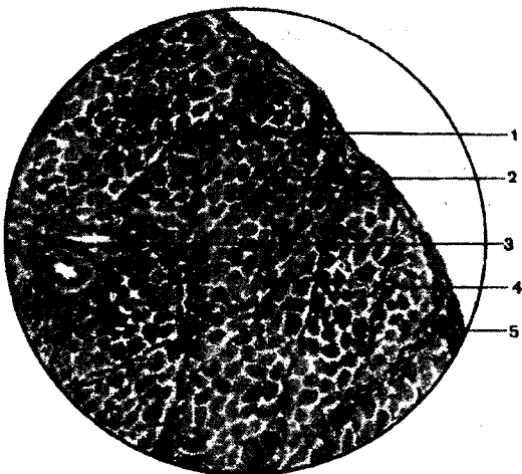
İnsanın əzələləri qarşıq əzələlərdir. Lakin qırmızı əzələ lifləri dərində yerləşən əzələlərdə daha çoxdur. Bəzi məməlli-lərdə, məsələn, dovşanda qırmızı və ağ liflər ayrı-ayrı əzələləri əmələ gətirir. Buna görə də onlarda “ağ” və “kırmızı” ət nəzərə çarpır.

Orqan formasında olan skelet əzələsi

Eninəzolaqlı əzələ lifi onu əhatə edən əsas qişa, qan və limfa kapilyarları, sinir elementləri ilə birlikdə əzələ vahidi yaxud mion adlanır. Mionun tərkibində həm hərəki (effektor) və həm də hissi sinir ucları (reseptorlar) vardır.

Bir orqan kimi əzələ mionlardan ibarətdir, yəni mion əzələnin orqanoloji vahididir. Beləliklə, əzələnin bir orqan kimi təşkil olunmasında əzələ, toxumasından əlavə, həmçinin birləşdirici toxuma, sinirlər, qan və limfa damarları iştirak edir (şəkil 91). Birləşdirici toxumadan ibarət olan bir sıra qışalar əzələ liflərini və dəstələrini bir-biri ilə birləşdirərək bütöv əzələ əmələ gətirir. Hər bir skelet əzələsi müəyyən miqdarda əzələ

dəstələrindən əmələ gəlmışdır. Quruluşuna və ölçülərinə görə əzələ dəstələri birinci, ikinci və üçüncü dərəcəli olur.



Şəkil 91. Eninəzolaqlı skelet əzələsinin quruluşu.

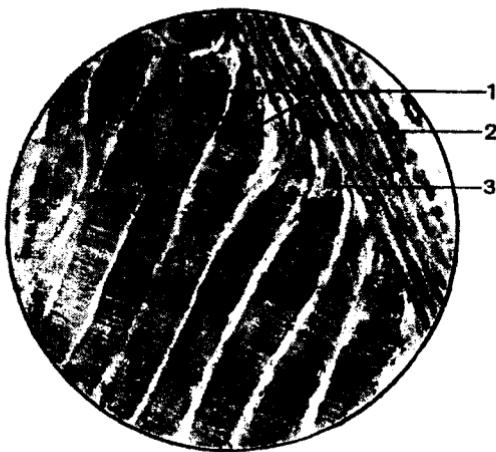
1 – eninəzolaqlı əzələ lifləri; 2 – endomiz; 3 – qan damarları;
4 – daxili perimiz; 5 – xarici perimiz

Birinci dərəcəli əzələ dəstəsi bilavasitə əzələ liflərindən təşkil olunur. Bu liflər bir-biri ilə endomiz adlanan kövşək lifli birləşdirici toxuma ilə birləşir. Endomizin tərkibinə kollagen və retikulyar liflər, qan kapilyarları və adventisial hüceyrələr daxildir.

Birinci dərəcəli əzələ dəstələri bir-biri ilə birləşərək ikinci dərəcəli əzələ dəstələrini və bunlar da birləşərək üçüncü dərəcəli əzələ dəstələrini əmələ getirir. Üçüncü dərəcəli əzələ dəstələri isə əzələnin özünü əmələ getirir. Bütün əzələ dəstələrini bir-biri ilə birləşdirən kövşək birləşdirici toxuma daxili perimiz adlanır. Daxili perimizdə qan damarları və sinirlərlə yanaşı, habelə elastiki liflərə də təsadüf olunur. Bütün əzələni xaricdən örtən six birləşdirici toxuma xarici perimiz yaxud epimiz və ya fassiya adlanır.

Birləşdirici toxuma ilə əzələyə daxil olan arteriya damarları daxili perimizdə şaxələnir və endomizdə qan kapilyarlarını əmələ gətirir. Qan kapilyarları əzələ lifinə boylama istiqamətdə gedir və onlarla anastomozlar əmələ gətirir. Daxili perimizdə arteriyalarla yanaşı vena damarlar da olur. Buradan həmçinin limfa damarları da keçir.

Əzələ-vətər rabitəsi. Elektron mikroskopunun köməyi ilə əzələnin vətərlə rabitəsi haqqında düzgün məlumat əldə edildi. Elektron mikroskopu göstərdi ki, əzələ lifini örtən sarkolemma lifin ucunda barmaq şəkilli çıxıntılar əmələ gətirir. Vətərin kollagen liflərinin bir qismi həmin çıxıntıların arasına girir və sarkolemma ilə möhkəm birləşir (Şəkil 92). Kollagen liflərin digər qismi isə spiral yaxud dairəvi şəkildə əzələ lifinin ucunu xaricdən örtür. Beləliklə, əzələ vətərlə birləşir. Əzələ-vətər birləşməsi zamanı vətər lifi heç vaxt sarkolemmant dəlmir və o, əzələ lifinin daxilinə keçmir. Əzələ vətər vasitəsi ilə skeletə birləşir.



Şəkil 92. Eninəzolaqlı skelet əzələsinin vətərlə rabitəsi.

1 – eninəzolaqlı əzələ lifləri; 2 – vətərin kollagen lif dəstələri;
3 – əzələ lifinin bazal qışasına keçən kollagen fibrillər

Bir orqan kimi əzələnin ölçüsü daim dəyişir. Fiziki işlə və idmanla məşqul olduqda onlar qalınlaşır və böyükür. Əzələ böyükən zaman ayrı-ayrı əzələ lifləri qalınlaşır, lakin onların miqdarı dəyişmir. Əgər əzələ fəaliyyətdə olmazsa (məsələn, ona gedən sinirlər kəsildikdə) o zaman, o, zəifləyir, nazikləşir və tədricən artofiyaya uğrayır.

Eninə zolaqlı əzələ toxumasının kimyəvi tərkibi və əzələ lifinin yiğilmasının kimyəvi və morfoloji xüsusiyyətləri

Eninə zolaqlı əzələ toxuması 72-80% sudan və 20-28%-quru maddədən təşkil olunmuşdur. Quru maddənin əsas hissəsi zülallardan ibarətdir. Quru maddənin tərkibinə zülallardan əlavə qlikogen, lipidlər, üzvi və qeyri-üzvi duzlar və s. daxildir.

Əzələ lifinin zülalları iki qrupa bölünür: 1) sarkoplazma zülalları, 2) miofibriliyar zülallar. Sarkoplazma zülallarına globulin, miogen, miohematin və s. aiddir.

Əzələ lifinin yiğilmasına səbəb olan miofibriliyar zülalların başlıca olaraq üç növü vardır: miozin, aktin və tropomiozin. Bunlar ferment xassəli zülallardır. Bu zülalların iştirakı ilə ATP parçalanır və əzələ lifinin yiğilması üçün lazım olan enerji əmələ gəlir. Fibriliyar zülallardan ən əhəmiyyətliyi aktin və miozindir. Bunlar bütün zülalların 50%-ni təşkil edir.

Miozin yoğun miofilamentlərin anizotrop diskində (A-diskində) toplanır.

Aktin nazik miofilamentlərin izotrop diskində (I-diskində) toplanır və onların ucları anizotrop diskə (A-diskinə) keçərək miozinli miofilamentlərin arasında yerləşir. Tropomiozin isə miofibrillərdə digər zülallarla birləşmələr şəklində olur.

Əzələ lifinin yiğilmasının kimyəvi xüsusiyyəti aktin və miozin zülallarının qarşılıqlı fəaliyyəti ilə əlaqədardır. Bu prosesdə üç faza ayırd edilir:

- birinci faza əsl yiğilma aktinin başlanmasıdır, bu zaman aktin miozinlə birləşir.
- ikinci faza yiğilma halıdır, bu zaman bütün sarkomer aktomiozin sistemini çevreler.
- üçüncü faza aktinin miozindən ayrılmasıdır, bu zaman əzələ lifinin yiğilması qurtarır və o, boşalmağa başlayır.

Morfoloji cəhətdən isə əzələ lifinin yiğilması aşağıdakı proseslərdən ibarətdir: I-diskləri yastılaşaraq aradan çıxır, A-diskləri isə dəyişilməmiş qalır. Bu zaman əzələ lifinin eninə zolaqlılığı dəyişir. I-disklərinin yerində nazik tünd zolaqlar meydana çıxır və bunlar telofraqma zarının yerini tutur. Elektron mikroskopunun köməyi ilə müəyyən edilmişdir ki, aktin miofilamentləri (sapları) miozin miofilamentlərinin arası ilə sürüşərək mezofraqma zarına doğru gəlir. Miozin sapları (miofilamentləri) telofraqmaya yaxınlaşır və yiğilmanın sonunda ona söykənir, nəticədə I-diski itir.

Eninəzolaqlı skelet əzələ toxumasının inkişafı (Histogenezi)

Eninəzolaqlı skelet əzələ toxuması başlıca olaraq mezodermanın dorzal hissəsindən inkişaf edir. Mezodermanın dorzal hissəsində seqmentləşmə prosesi baş verir və birinci ayın axırında insanda həmin hissədə 43-44 seqment (somit yaxud metamer) əmələ gəlir. Sonra somitlər diferensiasiya edir və hər biri üç hissəyə bölünür: sklerotom, miptom və dermatom. Sklerotomdan skelet (sümüklər), miotomlardan (əzələ seqmentlərindən) skelet əzələləri və dermatomlardan isə əsl dəri (derma) inkişaf edir. Yalnız baş əzələlərinin bəziləri sayı əzələlər kimi mezenximdən inkişaf edir.

Miotomlar miosepta adlanan arakəsmələrlə bir-birindən ayrıılır və onlar mezodermal hüceyrələrdən təşkil olunur. Sonra miptom hüceyrələri bir-birindən aralanır və bunlardan skelet əzələ toxuması inkişaf edir. Bu prosesdə müxtəlif mərhələlər

ayırd edilir. *Birinci* mərhələdə miptom hüceyrələri öz formalarını dəyişərək iy şəklini alır və mioblastlara (sarkoblastlara) çevrilir. Sarkoblastlar eninəzolaqlı əzələ toxumasının mayasını təşkil edir. *İkinci* mərhələdə sarkoblastlar iki istiqamətdə inkişaf edir və bunlar miptomların dorzal və ventral hissələrinə müvafiq gəlir. Miotomun dorzal hissəsindəki sarkoblastlar bölgünüb çoxalır və arxanın əzələlərinə diferensiasiya edir. Miptomun ventral hissəsinin sarkoblastları isə gövdənin qabırğası və qarın əzələlərini əmələ gətirir. Ventral hissənin sarkoblastlarının bir qismindən habelə ətrafların əzələləri inkişaf edir. *Üçüncü* mərhələdə sarkoblastlar bir-biri ilə birləşərək uzun simplastik törəmələr-miosimplastlar əmələ gətirir. Bir neçə nüvəyə malik olan miosimplastlar əzələ borucuqları (myotubuli) adlanır. *Dördüncü* mərhələdə əzələ borucuqlarında ho-mogen xassəli miofibrillər yaranır və bunlar borucuqların periferik hissəsində yerləşir. *Beşinci* mərhələdə borucuğun miosimplastın nüvələri bölgünüb artır və borucuğun mərkəzi oxu istiqamətində yerləşir. *Altıncı* mərhələdə borucuqların sarkoplazmasında nazik arakəsmələr əmələ gəlir. Bunlar miofibrillərə perpendikulyar yerləşərək mezofraqma və telofraqma zarlarına çevirilir. *Yedinci* mərhələdə əvvəlcə homogen (saya) olan miofibrillərdə izotrop (açıq) və anizotrop (tünd) disklər meydana çıxır. *Səkkizinci* mərhələdə çoxlu miofibrillər əmələ gəlir və onlar tədricən borucuğun mərkəzi hissəsinə keçir. Nüvələr isə borucuğun periferik hissəsinə doğru yerlərini dəyişərək sarkolemmannın altında yerləşir. Beləliklə, əzələ borucuğu eninəzolaqlı əzələ lifinə çevirilir. Əzələ lifləri diferensiasiya etdikcə ətrafında olan mezenxim elementləri onların arasına keçir və endomizi əmələ gətirir.

Miotom hüceyrələrinin digər qismindən diferensiasiya nəticəsində miosatellitotitlər inkişaf edir.

Eninəzolaqlı skelet əzələ toxumasının regenerasiyası

Əzələ lifində (miosimplastda) hüceyrə mərkəzi yoxdur və onun nüvələri bölünmək qabiliyyətinə malik deyildir. Plazmolemanın üzərində olan miosatellitositlər kambial hüceyrələr kimi bölünmək qabiliyyətinə malikdir. Əzələ lifi zədələndikdə (məsələn, kəsildikdə) zədələnmiş yerdən başlayaraq müəyyən məsafədə lifdəki sarkolemma, sarkoplazma və miosatellitositlər tamamilə dağılır. Dağılmış yerdən sonrakı hissəsində isə əzələ lifi həyatilik qabiliyyətini saxlayır. Bu zaman məhv olmuş fraqmentləri (hissələri) makrofaqlar faqositə edir.

Zədələnmiş əzələ liflərinin regenerasiyası (reparativ regenerasiyası) iki mexanizm vasitəsi ilə həyata keçirilir: bunlardan biri miosimplastin (əzələ lifinin) zədələnməmiş hissəsinin reaktiv dəyişilmələri, digəri isə miosatellitositlərin bölünərək çoxalmasıdır.

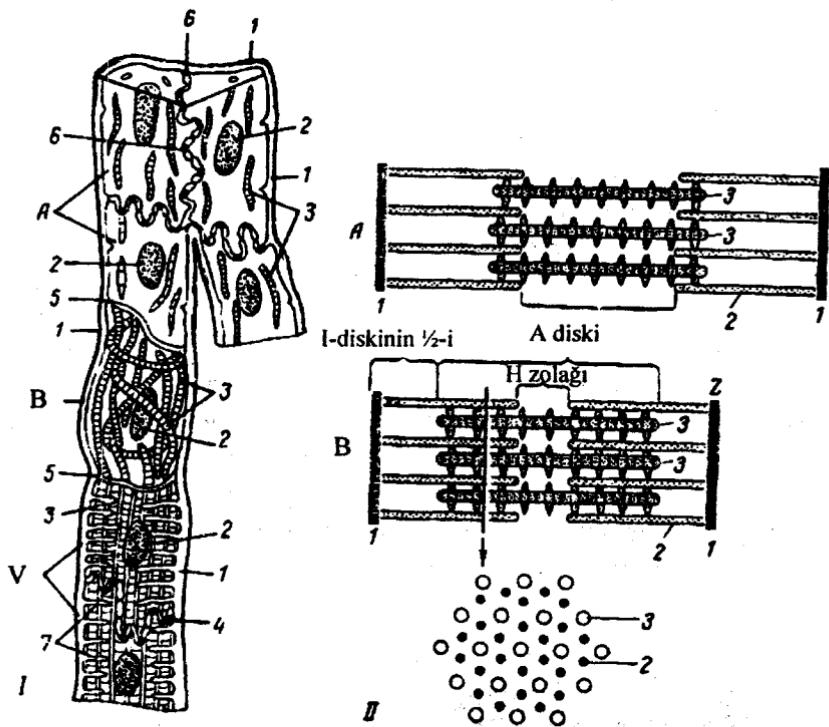
Miosimplastda Holci komplekslərinin aktivləşməsi nəticəsində membran strukturlarının yaranması güclənir və zədələnmiş yerlərdə plazmolemanın tamlığı bərpa olunur və endoplazmatik şəbəkə tərəfindən sarkoplazmanın qurulması üçün zəruri olan maddələrin sintezi aktivləşir. Zədələnmiş yerin hər iki tərəfində miosimplastın ucları qalınlaşır və bir-birinə toxunmaq üçün böyükür, nəticədə əzələ tumurcuqları əmələ gəlir. Zədələnmiş yerin yanında olan miosatellitositlər bölünərək çoxalırlar. Onlardan bəziləri zədələnmiş lifin ucuna doğru miqrasiya edərək əzələ tumurcuqlarına birləşir. Digərləri isə mioblastlar kimi bir-biri ilə birləşərək əzələ borucuqlarını əmələ gətirir. Sonra isə əzələ borucuqları differensiasiya edərək miosimplastlara çevrilir. Beləliklə, regenerasiya zamanı nəinki zədələnmiş əzələ lifinin tamlığı bərpa olunur, habelə yeni miosimplast meydana çıxır. Regenerasiya intensiv gedən zaman bazal membranın altından çoxlu miqdarda miosatellitositlər azad olur və zədələnmiş zonada onların miqdarı artır.

Regenerasiya eninezolaqlı əzələdə həm toxuma, həm də orqan səviyyəsində müşahidə olunur. Bu proses toxuma səviyyəsində əzələ lifləri formalaşana qədər toxumadaxili və xarici (hormonal) tənzimləyici mexanizmlər sayəsində həyata keçirilir. Əgər sonra liflərin reinnervasiyası baş vermirse, o zaman əzələnin orqan səviyyəsində bərpası müşahidə olunmayacaq. Əgər əzələ liflərinin sinir hüceyrələrinin çıxıntılarının terminal şaxələri ilə əlaqəsi meydana çıxarsa, o zaman çoxlu əzələ liflərinin razılışdırılmış fəaliyyəti (yiğilması) başlanır, sonra isə orqan səviyyəsində əzələnin strukturları bərpa olunur. Qeyd etmək lazımdır ki, əzələ və birləşdirici toxumaların regenerasiyası paralel olaraq həyata keçirilir, lakin birləşdirici toxumanın bərpası nisbətən sürətlə və tez gedir, nəticədə zədələnmiş əzələ liflərinin ucları arasındaki sahə birləşdirici toxuma elementləri ilə dolur.

Ürək əzələ toxuması
(textus muscularis cardiacus)
Ürək əzələ toxumasının inkişafı
(histogenezi) və quruluşu

Histogenezi. Ürək əzələ toxuması splanxnotomun (mezo-dermanın ventral hissəsinin) visseral lövhəsindən inkişaf edir. Həmin lövhə mioepikardial lövhə adlanır və simmetrik şəkildə yerləşir. Mioepikardial lövhə iki hissəyə diferensiasiya edir: daxili və xarici. Daxili hissəsindən miokard, xarici hissəsindən isə epikard əmələ gəlir. Miokardda olan hüceyrələr-kardiomioblastlar bölünərək çoxalır və insanda rüseymin inkişafının ikinci ayında həmin hüceyrələrdə eninezolaqlı miofibrillər meydana çıxır. Mioblastların uclarının bir-birinə toxunduğu yerdə desmosomabənzər strukturlar əmələ gəlir və bunlar sonra ara disklərə (zolaqlara) çevirilir. Histogenet zamanı diferensiasiya nəticəsində kardiomioblastlardan quruluş və funksional xüsusiyyətlərinə görə bir-birindən fərqlənən müxtəlif növ

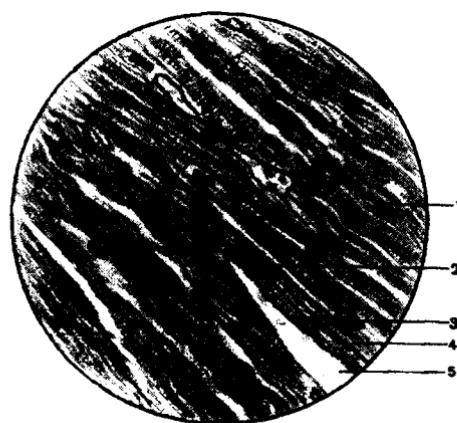
hüceyrələr-kardiomiositlər əmələ gəlir: yiğilmaq qabiliyyətinə malik olan tipik (işçi) kardiomiositlər, ötürücü, sekretor və ara (keçid) kardiomiositlər (şəkil 93). Bunları rüseymin inkişafının 2-ci ayının sonunda müşahidə etmək olur.



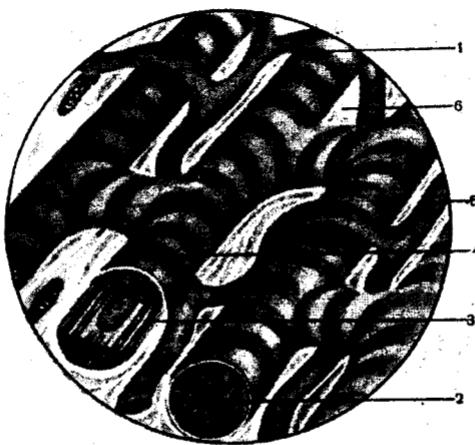
Şəkil 93. Ürək miositləri (kardiomiositlər).

- I – kardiomiositlərin üç növünün: ötürücü (A), ara (B) və işçi (V) kardiomiositlərin ultramikroskopik quruluş sxemi. 1 – bazal membran; 2 – hüceyrələrin (miositlərin) nüvəsi; 3 – miosifribillər; 4 – işçi kardiomiositlərin bir-biri ilə birləşməsi (ara diskı); 5 – ara kardiomiositin işçi və ötürücü kardiomiositlər ilə birləşməsi; 6 – ötürücü kardiomiositlərin birləşməsi; 7 – köndələn borucuqlar (ümumi orqanoidlər göstərilməmişdir);
- II – sarkomerin yiğilma sxemi; A – boşalmış vəziyyəti; B-yiğilmiş vəziyyəti; 1 – telofraqma; 2 – nazik (aktin) miofilamentlər; 3 – yoğun (miozin) miofilamentlər.

Ürək əzələ toxumasının quruluşu. Ürək əzələ toxuması quruluşca eninəzolaqlı əzələ toxumasının bir növü olub, ürəyin əzələ qatını əmələ gətirir (şəkil 94). Ürək əzələ toxumasının quruluş və funksional vahidi kardiomiositlərdür. Ürəyin funksiyası yiğilmaq və qanı hərəkətə gətirməkdir. Bu funksiya ürək əzələsinin yiğilması ilə yerinə yetirilir. Ürək əzələsinin yiğilması isə başlıca olaraq yiğilmaq qabiliyyətinə malik olan kardiomiositlərlə əlaqədardır. Yiğilmaq qabiliyyətinə malik olan kardiomiositlər uzun, silindrik formada olan hüceyrələrdir. Onların uzunluğu 50-120 mkm, eni isə 10-20 mkm-dir. Onlar bəzən çıxıntılı olur. Belə hüceyrələrə qulaqcılqdə təsadüf edilir. Kardiomiositlərin yan səthləri bazal membranla örtülürlər. Həmin membrana xarici tərəfdən nazik retikulyar və kollagen liflər dolaşır. Hüceyrənin mərkəzində 1-2 oval və ya uzunsuv formalı nüvə yerləşir. Sitoplazmada müxtəlif ümumi organoидlərə təsadüf olunur (şəkil 95, 96). Bunlara hüceyrə mərkəzi, Holci kompleksi, endoplazmatik şəbəkə, mitoxondri, ribosom və lizosom aiddir. Dənəli endoplazmatik şəbəkə zəif inkişaf etmişdir, dənəsiz endoplazmatik şəbəkə isə əksinə, yaxşı inkişaf etmişdir. Hüceyrə mitoxondrilərlə çox zəngindir, bu da ürək əzələsinin enerjiyə olan yüksək təlabatı ilə əlaqədardır.

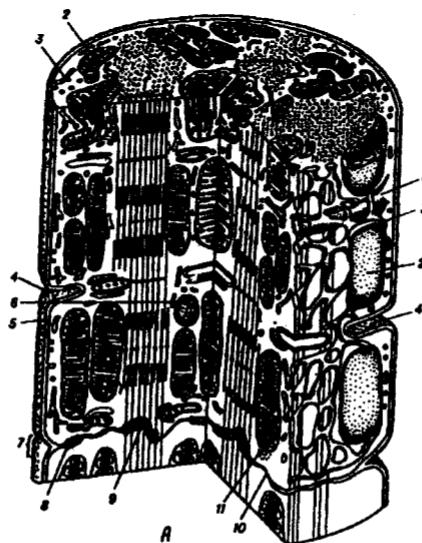


Şəkil 94. Eninəzolaqlı ürək əzələ toxuması.
 1 – şaxalənmiş əzələ lıfları toru (şəbəkəsi) əmələ gətirən ürək əzələ hüceyrələri (kardiomiositlər);
 2 – ara disklər – kardiomiositlərin sərhəddi;
 3 – nüvə;
 4 – sarkoplazma;
 5 – qan damarı



Şəkil 95. Ürək əzələsinin quruluş sxemi.

- 1 – tipik ürək əzələ hüceyrəsi (tipik kardiomiosit); 2 – tipik kardiomiositin nüvəsi (mərkəzdə yerləşirlər); 3 – miofibritlər;
- 4 – kardiomiositlərin arasındakı sərhədd (ara disklər);
- 5 – kövşək lifli birləşdirici toxuma (endomiz).



Şəkil 96. Kardiomiositlərin quruluşu



Şəkil 96-nın davamı

*A – sxem; B – ara diskin elektron mikroskopunda görünüsü.
 1 – miofibrillər; 2 – mitoxondrilər; 3 – sarkoborucuq şəbəkəsi;
 4 – T – borucuqları; 5 – bazal membran; 6 – lizosom; 7 – ara disk;
 8 – desmosom; 9 – miofibrillərin yapışduğu zona; 10 – yarığabənzər
 disk; 11 – ribosomlar.*

Sitoplazmada qlikogen, lipid, mioqlobin və piqment (lipofussin) törəmələrinə təsadüf olunur. Lipofussin yaşlı adamlarda nisbətən çox olur.

Miositlərdə həmçinin yiğılma strukturları olan miofibrillər vardır. Bunlar quruluşca skelet əzələ liflərinin miofibrillərinə oxşar olub, eninəzolaqlıdır. Bunlarda da izotrop və anizotrop disklər, habelə telofraqma və mezofraqma zarları vardır. Əzələ lifinin miofibrillərində olduğu kimi, miositlərin də miofibrillərində izotrop (I-diski) və anizotrop (A-diski) disklerin yerləşmə xarakteri miofibrillərə eninəzolaqlılıq xüsusiyyəti verir. Elektron mikroskopu ilə aşkar edilmişdir ki, miofibrillər müəyyən nizamla yerləşən aktin və miozin saplarından təşkil olunmuşdur. Aktin və miozin fibriliyar (yaxud yiğılma) zülallardır. Xüsusi strukturlar-telofraqma (T və ya Z) və mezofraqma (M) bu sapları bir-birinə bağlayaraq onları bərkidir. Həmin strukturlar digər zülallardan təşkil olunmuşdur. Telofraqma hüceyrənin boyu (uzunluğu) istiqamətdə gedən miofibrillərə köndələn yerləşərək sitolemmaya birləşir və onun qalınlığı 100 nm olub T yaxud Z xətti adlanır. Miofibrillərin iki telofraqma arasındakı sahəsi sarkomer adlanır. Sarkomerin ortasında mezofraqma yerləşir və bu M xətti adlanır. Miofibrilləri əmələ getirən yoğun filamentlərdə (saplarda) miozin, nazik filamentlərdə (saplarda) isə aktin olur. Hər yoğun (miozin) miofilamentin ətrafında 6 nazik (aktin) miofilament yerləşir.

Adi mikroskopda hər miofibrildə molekulyar tərkibinə və optik sıxlığına görə bir-birindən fərqlənən açıq və tünd rəngdə görünən nahiyyələr aşkar edilir. Açıq nahiyyələr optik cəhətdən izotropdur (sıxlığı azdır) və pis boyanır. Bu, izotrop disk (I-diski) adlanır. Tünd nahiyyənin optik sıxlığı çoxdur, yaxşı boyanır və anizotrop disk (A-diski) adlanır. Izotrop və anizotrop diskler eyni miofibrildə növbə ilə, lakin yan-yanaya düzülmüş miofibrillərdə isə eyni səviyyədə yerləşir, nəticədə eninə-zolaqlılıq meydana çıxır.

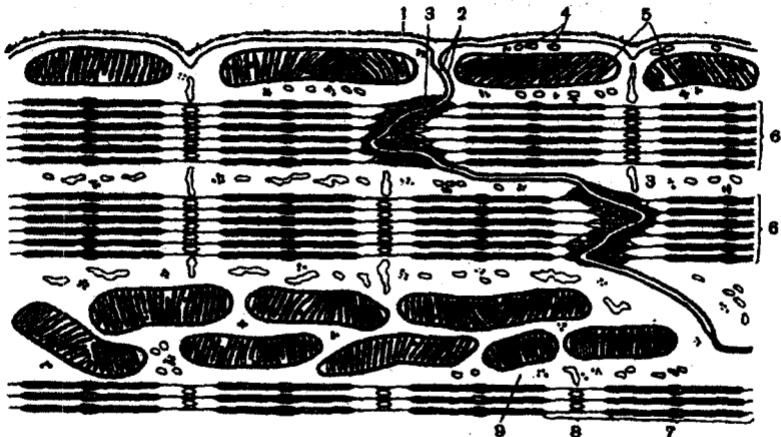
Miofibrillərin arasında mitoxondrilər və agranulyar endoplazmatik şəbəkə yerləşir. I-diski nahiyyəsində mitoxondrilər daha sıx olur.

Sitolemma telofraqma səviyyəsində dərin kanalabənzər büküşlər əmələ gətirir və bunlardan köndələn borucuqlar yaxud T-borucuqları yaranır. T-sistemin çox böyük funksional əhəmiyyəti vardır. Belə ki, bu sistem hər miofibrildə sinir impulslarının tez ötürülməsini təmin edir.

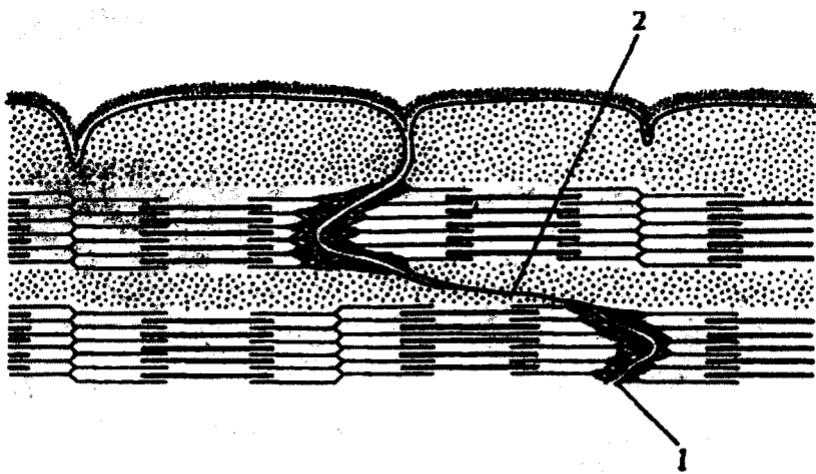
Ayrı-ayrı kardiomiositlər ucları ilə bir-birinə möhkəm birləşərək lifli (simplast) quruluş əmələ gətirir. Tipik kardiomiositlərdən ürək əzələsinin yiğilmasını təmin edən tipik eninəzolaqlı əzələ lifləri meydana çıxır. Beləliklə, skelet əzələ liflərindən fərqli olaraq ürək əzələ lifləri hüceyrələrdən (miositlərdən) təşkil olunmuşdur. Nüvə mərkəzdə yerləşir və ürək əzələ lifləri şaxələnərək bir-birilə birləşir. Bunun nəticəsində ürək əzələ lifləri arasında anastomoz rabitələr əmələ gəlir və miofibrillər anastomozlar vasitəsi ilə bir lifdən digərinə keçir.

Ürək əzələ lifini əmələ gətirən hüceyrələrin uclarını bir-birinə birləşdirən strukturlar ara disklər adlanır. Ara disklər hüceyrələrin sərhəddinə uyğundur. Elektron mikroskopu ilə müəyyən edilmişdir ki, ara disklərin əmələ gəlməsində miositlərin bir-birinə yapışan membrani və birləşdirici toxuma kompleksləri iştirak edir. Ara disklər düz və girintili-çıxıntılı yaxud mişar dişli xəttlər-zolaqlar şəklində olur. Ara disklər olan nahiyyədə qonşu hüceyrələr girintili-çıxıntılı membrani vasitəsilə bir-birinə olduqca möhkəm birləşir (yapışır). Buna görə də ürək əzələsinin fasiləsiz yiğilmələri zamanı miositlər bir-birindən ayrılmır. Hüceyrələrin bir-birinə möhkəm birləşməsində xüsusi birləşdirici toxuma da mühüm rol oynayır.

Ara disklərin iki tipi ayırd edilir: desmosomabənzər və yarığabənzər disklər (şəkil 97, 98). Desmosomabənzər disklər olan nahiyyədə hüceyrə membranının daxili səthində sıx material olur.



Şəkil 97. Kardiomiositlərin arasındakı ara disklər (sxem).
 1 – əzələ lisinin bazal qışası; 2 – ara disk; 3 – sitolemmada mioprototibrillərin ucu; 4 – endoplazmatik şəbəkə; 5 – sarkosomlar (mitoxondrilər); 6 – mioprototibrillər; 7 – anizotrop disk; 8 – izotrop disk; 9 – sarkoplazma.



Şəkil 98. Kardiomiositlərin arasındakı rabitələrin (ara disklərin) tipləri. 1 – desmosomabənzər rabitə; 2 – yarığabənzər rabitə

Həmin material həm nazik miofilamentlərin birləşməsinə xidmət edir, həm də hüceyrələrin bir-birinə möhkəm birləşməsini təmin edir və nəticədə yiğilmalar zamanı onlar bir-birindən ayrılmır. Filamentlər olmayan nahiyyədə nazik yarığabənzər disklər olur. Bunlar yiğilmaya səbəb olan impulsların bir hüceyrdən digərinə tez ötürülməsinə kömək edir. Lakin ara disklərdə iri ölçülü yarığabənzər rabitəyə də tez-tez təsadüf olunur (Şəkil 99). Bunlar impulsların ötürülməsində əsas rol oynayır. Desmosomabənzər disklardən fərqli olaraq yarığabənzər disklər filamentlərlə rabitədə olmur.

Bələliklə, ara disklərin ultrastrukturu göstərir ki, onlar hüceyrələri bir-birinə möhkəm birləşdirməklə ürək əzələlərinin yiğilması zamanı mexaniki funksiya yerinə yetirir, əzələ liflərinə möhkəmlik verir və habelə əzələ liflərini əmələ gətirən hüceyrlər arasında elektrik rabitəsini təmin edir, onlar arasında birbaşa ion mübadiləsini həyata keçirir.



Şəkil 99. Kardiomiositləri birləşdirən yarığabənzər rabitənin (ara diskin) elektron mikroskopunda görünüşü

Ötürücü (atipik) kardiomiositlər. Ötürücü kardiomiositlər yiğilmaq qabiliyyətinə malik olan kardiomiositlərə nis-

bətən böyük olur. Bu hüceyrələrin uzunluğu 100 mkm, eni isə 50 mkm-ə yaxın olur. Sitoplazmada bütün ümumi organoïdlərə təsadüf olunur. Mitoxondrilər kiçik olub sitoplazmada bərabər paylanır. Miofibrillərin miqdarı az olur və hüceyrənin periferik hissəsində yerləşir. Sitoplazma yaxşı nəzərə çarpar, miqdarı çoxdur. Sitolemma zəif inkişaf etmişdir və T-sistemi əmələ gətirmir.

Ötürücü kardiomiositlər də bir-biri ilə birləşərək liflər əmələ gətirir. Lakin onlar nəinki ucları ilə, həmçinin yan tərəfləri ilə də bir-birinə birləşir. Bu hüceyrələrin uc hissələri sadə quruluşlu ara disklər vasitəsilə bir-birinə birləşir və nəticədə atipik əzələ lifləri (Purkinye lifləri) əmələ gəlir. Ötürücü kardiomiositlərdən təşkil olunmuş atipik liflər yığılmaq qabiliyyətinə malik olan kardiomiositlərdən əmələ gələn tipik liflər arasında şaxələnir. Atipik liflər vəzifəcə sinir liflərinə bənzəyirlər. Bu liflər ürək əzələsinin avtomatizmini təmin edən impulsları peysmeker elementlərindən tipik əzələ liflərinə (tipik kardiomiositlərə) ötürür.

Ürək əzələsinin yığılmasının histofiziologiyası

Kardiomiositlərdə yığılma prosesi baş vermediyi zaman kalsium ionları dənəsiz endoplazmatik şəbəkənin kanallarına toplanır. Sitolemma və T-borucuqları ilə yayılan hərəkət enerjisinin təsiri nəticəsində kalsium ionları xaric olur. Onlar miofibrillərə doğru gəlir və yığılma aktına təsir göstərir: onlar tənzimləyici züləllər olan troponin və tropomiozinlə qarşılıqlı təsirdə olur. Bunun nəticəsində aktin və miozin miofilamentlərinin qarşılıqlı təsirdə olması üçün şərait yaranır və onlar bir-birilə görüşmək üçün yerlərini dəyişir. Bu zaman aktin saplarının ucları mezofraqma zarına (M-xəttinə) yaxınlaşır, M-xəttinin hər iki tərəfində olan parlaq zolaq nazikləşir, habelə I-diski də son dərəcə nazikləşir (yastılaşır), nəticədə miozin saplarının ucları telofraqma zarına yaxınlaşır. Bu zaman A-disklərinin eni

dəyişmir. Qarşılıqlı şəkildə bir-birinə doğru yerdəyişmələri nəticəsində telofraqmanın aktin və miozin sapları (miofilamentləri) bir-birinə yaxınlaşırlar və nəticədə kardiomiosit bütünlükə qisalır (yığılır).

Ürək əzələ toxumasının regenerasiyası. Definitiv (yetişmiş) halda ürək əzələ toxumasında nə sütun hüceyrələri və nə də kardiomiositləri əmələ gətirən hüceyrələr olmur. Buna görə də əgər qan damarları ilə qida maddələrinin və oksigenin daxil olmaması yaxud zədələnmə nəticəsində kardiomiositlər məhv olarsa, o zaman həmin hüceyrələr bərpa olunmur, yəni ürək əzələ toxumasında regenerasiya prosesi baş vermir.

VIII FƏSİL

SİNİR TOXUMASI (TEXTUS NERVOSUS)

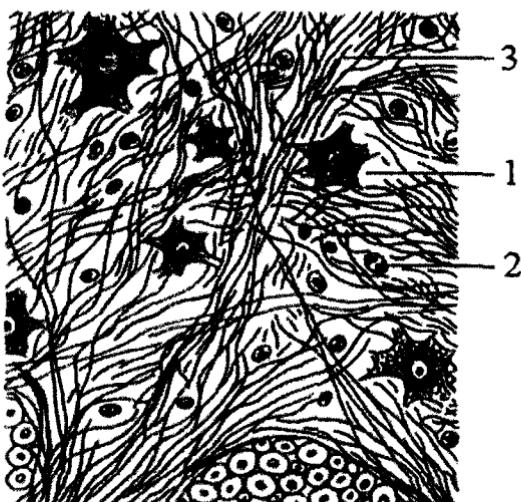
Sinir toxumasının ümumi xarakteristikası və funksional xüsusiyyətləri

Sinir toxuması bütün digər toxumalardan fərqli olaraq oyanmaq, oyanmanın sinir impulsuna çevirmək və sinir impulsunu müxtəlif toxumalara və orqanlara nəql etmək qabiliyyətinə malikdir. Sinir toxuması ən yüksək dərəcədə ixtisaslaşmış toxuma olub mərkəzi və periferik sinir sisteminin quruluşunun əsas tərkib hissəsini əmələ gətirir.

Sinir toxuması orqanizmin əsas integrativ sistemidir (latınca integrer-tam, integratio-birləşdirmə). Sinir toxuması müxtəlif funksional xüsusiyyətlərə malikdir: 1) o, orqanizmin bütün hissələrini birləşdirərək onun tamlığını və vəhdətliyini təmin edir, yəni integrativ funksiya yerinə yetirir, 2) sinir toxuması orqanizmin bütün orqan və toxumalarını vahid sistemdə birləşdirməklə onların arasında qarşılıqlı rəbətə yaradır, bununla əlaqədar olaraq korrelyativ funksiya daşıyır, 3) orqanizmi onu əhatə edən mühitlə əlaqələndirir və nəticədə orqanizmi xarici mühitin dəyişilmiş şəraitinə uyğunlaşdırır, yəni adaptiv funksiya həyata keçirir; 4) orqanizmin bütün orqan və orqanlar sisteminin fəaliyyətini tənzim edərək tənzimləyici funksiya yerinə yetirir; 5) sinir toxuması bütün orqanların işinə nəzarət edir-nəzarətedici funksiya daşıyır. 6) nitq, təfəkkür, yaddaş və bütün psixi proseslər sinir toxumasının iştirakı ilə əlaqədardır; 7) sinir toxumasının fəaliyyəti nəticəsində insan xarici mühiti dərk edir və onu dəyişdirə bilir.

Sinir toxumasının quruluşu

Sinir toxuması sinir hüceyrələrindən-neyronlardan və neyroqliya adlanan hüceyrələrdən təşkil olunmuşdur. Hüceyrələrin cisimləri və çıxıntıları arasında hüceyrəarası sahə nəzərə çarpar. Bu sahə beynin ümumi həcmindən 10-20%-ni təşkil edir. (Şəkil 100). Sinir toxumasına xas olan bütün spesifik funksiyaları sinir hüceyrəleri-neyronlar yerinə yetirir, neyroqliya isə trofik, istinad, hüdudi, sekretor və mühafizə vəzifələrini icra edir və habelə sinir hüceyrələrinin mövcud olmasını təmin edir.



Şəkil 100. Sinir toxumasının quruluşu
(onurğa beyninin boz maddəsi).

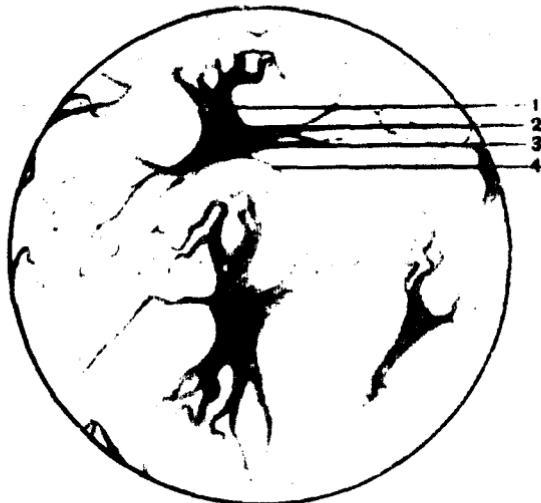
1 – neyron; 2 – neyroqliyanın nüvəsi; 3 – çilpaq sinirlər

Neyronlar

Neyronların morfoloji və funksional xüsusiyyətləri

Neyron yaxud sinir hüceyrəsi sinir toxumasının əsas quruluş və funksional vahididir (yunanca neuron-sinir). Sinir hüceyrəsi xüsusi çıxıntılarla malikdir. O, çıxıntıları ilə birlikdə neyron (neuronum) yaxud neyrosit (neurosytus) adlanır. Demə-

li, morfoloji əlamətinə görə hər bir neyronda iki hissə ayırdılır: cisim və çıxıntı. (Şəkil 101).



Şəkil 101. Multipolyar neyronlar

1 - multipolyar neyron; 2 - nüvə; 3 - dendritlər; 4 - akson (neyrit)

Neyronların cisminin forması və ölçüləri müxtəlif olur. Formaca girdə, piramidaşəkilli, yumurtayabənzər, armudabənzər, ovalşəkilli və s. neyronlar müəyyən edilmişdir. Adətən hissi və ara neyronların cismi oval və girdə formada olur. Lakin hərəki neyronlar isə mərkəzi sinir sinir sisteminin ayrı-ayrı nahiylərində formaca müxtəlif olur. Məsələn, beyincik qabığının dənəli qatındaki neyronlar armudabənzər formada olur, baş beyin yarımkürələri qabığının hərəki neyronları başlıca olaraq piramida şəklində olur, onurğa beyninin ön buynuzundakı neyronlar isə adətən çoxbucaqlı formada olur (multipolyar neyronlardır).

Neyronların cisminin ölçüsü də müxtəlif olur və 4-130 mkm arasında müşahidə edilir. Ən kiçik neyronlara beyincik qabığının dənəli qatında təsadüf olunur, onların diametri 4-6

mkm olur, ən böyük-diametri 130 mkm-ə qədər neyronlara isə baş beyin yarımkürələrinin qabığındaki piramida şəkilli nəhəng hüceyrələri aid etmək olar. Lakin qeyd olunan hüceyrələrlə yanaşı baş beyin yarımkürələrinin qabıq qatında kiçik neyronlara və beyinciyin qabıq hissəsində armudabənzər iri neyronlara da rast gəlmək olur.

Bütün definitiv (yetişmiş) neyronların xarakterik əlamətlərindən biri onlarda çıxıntılarının olmasına dairdir. Bu çıxıntılar orqanızmin bütün nahiyyələrinə sinir impulslarının ötürülməsini təmin edir. Buna görə də onların uzunluğu bir neçə mikrometr-dən (mkm) 1-1,5 metrə qədər olur.

Hər bir neyronda iki növ çıxıntı olur: neyrit yaxud akson və dendrit. Bunlar sitoplazmatik çıxıntılar olub formasına, miqdarına, ölçüsünə və funksional xüsusiyyətinə görə bir-birindən fərqlənir.

Akson (yunanca axon yaxud axis-ox) nazik çıxıntı olub bütün uzunluğu boyu qalınlığını dəyişmir. Başlanğıc hissəsi konusa bənzəyir, neyronun cismindən çıxdıqdan sonra şaxələnmədiyi üçün ox adlanır. Lakin o, uc hissəsində düz bucaq altında az miqdarda şaxələr əmələ gətirir. Hər bir yetişmiş neyronun yalnız bir aksonu olur. Onların əksəriyyəti uzun olur. Neyronun növündən asılı olaraq aksonun uzunluğu bir millimetrdən (mm) onlarla santimetrə qədər ola bilir. Hissi və hərəki neyronların aksonu uzun olur. Aksonun diametri 1-20 mkm-ə yaxındır. Diametri böyük olan akson sinir impulsunu daha sürətlə ötürür. Akson effektor adlanan uc aparatla ya digər neyronnda, ya da işçi orqanların-əzələlərin və vəzilərin toxumalarında qurtarır. Akson sinir implusunu bir neyronun cismindən digər neyronlara və ya işçi orqanlara-əzələlərə və vəzilərə aparır.

Akson çox uzun olduğu üçün onun həcmi neyronun cisminin həcmindən on dəfələrlə böyük olur. Aksonda zülallar, qlikoproteidlər və digər zəruri makromolekulyar maddələr, habelə mitokondrilər və vakuollar sintez olunmur, bunlar ney-

ronun cismindən aksona keçir və aksonun daxilində onun ucuna doğru yerlərini dəyişir (miqrasiya edir). Onlar aksonun ucuna doğru müxtəlif sürətlə hərəkət edir. Bəziləri sutkada 1-3 mm sürətlə hərəhat edir. Bunlara sinaptik qovuqcuqları, lizosomları və aksonların ucunda neyromediatorların sintezi üçün zəruri olan bir sıra fermentləri aid etmək olar. Yavaş sürətlə hərəkət edən zülala noradrenalinin sintezində iştirak edən tirozinhidroksilaza fermentini misal göstərmək olar.

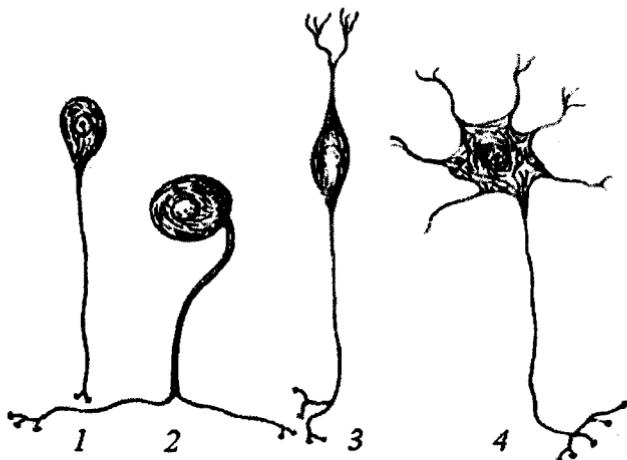
Digər komponentlər tez-saatda 5-10 mm sürətlə, yəni əvvəlki komponentlərdən təxminən 100 dəfə çox sürətlə hərəkət edir. Həmin komponentlərə sinaptik funksiya üçün lazım olan dofaminhidroksilaza fermenti, qlikoproteidlər, fosfolipidlər, mitoxondrilər və neyrosekretor dənələr aiddir.

Dendrit (yunanca dendron-ağac) ağac kimi, dixotomik şəkildə bir neçə dəfə şaxələnir. Buna görə də neyronun cismi yaxınlığında nisbətən yoğun olur, cismindən uzaqlaşdıqca nazikləşir və ucdakı şaxələr daha nazik olur. Hər bir yetişmiş neyrona bir və ya bir neçə dendrit olur. Bəzi neyronlarda, məsələn, onurğa beyninin hərəki neyronlarında 5-15 dendrit ola bilir. Belə neyronların ümumi səthinin 80-90%-i dendritlərin pəyənə düşür. Buna görə də hüceyrə səthinin çox hissəsi impulsların qəbul olunmasını təmin edə bilir. Dendritlərin eksəriy-yəti qısa olur, bəzən mikrometr'lərə öüçülür. Məsələn, ara və hərəki neyronların dendritləri qısa olur. Yalnız hissi neyronlarda dendritlər uzun olur. İnsanda psevdounipolar neyronlarda dendritlərin uzunluğu bir metrə qədər çatır. Onların diametri aksona nisbətən iri olur. Dendritlər sinir impulsunu periferiyadan neyronun cisminə doğru aparır. Dendritlərin periferik ucundakı şaxələr üzərində xüsusi qəbuledici aparatlara-reseptidlər (hissi sinir uclarına) təsadüf olunur. Buna görə də dendritlər impulsu reseptordan yaxud digər neyronun aksonundan qəbul edib neyronun cisminə ötürür. Aksandan fərqli olaraq dendritlərdə riobosomlar, dənəli endoplazmatik şəbəkənin sisternaları, Nisel maddəsi olur. Lakin həm aksoplazmada,

həm də dendroplazmada neyroborucuqlara, neyrofilamentlərə və mitokondrilərə təsadüf olunur.

Bəzi zülallar-fermentlər dendroplazma ilə neyronun cismindən dendritlərin uclarına doğru miqrasiya edir. Məsələn, asetilxolin (neyromediator) sinapsa ifraz olunduqdan sonra onu parçalayan asetilxolinesteraza fermenti saatda 3 mm sürətlə neyronun cismindən dendritlərin ucuna doğru hərəkət edir.

Çıxıntılarının miqdardından asılı olaraq neyronların üç növü ayırd edilir: 1) birçoxıntılı yaxud unipolyar neyron, 2) ikiçixıntılı yaxud bipolyar neyron, 3) çoxçoxçixıntılı yaxud multipolyar neyron (şəkil 102).



Şəkil 102. Çıxıntıların miqdarına görə neyronların növləri (sxem).

1 – unipolyar neyron; 2 – psevdounipolyar neyron; 3 – bipolyar neyron; 4 – multipolyar neyron

Unipolyar neyronda yalnız bir çıxıntı-akson (neyrit) olur, yəni dendriti olmur. Yalnız embrional dövrdə neyroblastlarda bir çıxıntı müşahidə olunur. Embrional inkişafın sonrakı mərhələlərində neyroblastlar tezliklə iki və ya çoxçoxçixıntılı neyronlara diferensiasiya edir, yəni embrional inkişaf zamanı neyronlarda əvvəl neyrit, sonra isə dendrit meydana çıxır. Belə-

liklə, yetişmiş (definitiv) halda əsl unipolyar neyrona təsadüf olunmur.

Bipolyar yaxud ikiçixintili neyronlarda bir neyrit və bir dendrit olur. Çıxıntıların başladığı yera görə bipolyar neyronlar iki cür olur: əsl bipolyar və psevdounipolyar. Əsl bipolyar neyronlarda neyrit və dendrit hüceyrənin əks qütblərindən başlayır. Əsl ikiçixintili neyronlara orqanizmdə çox az təsadüf olunur. Onlara qoxu neyronları, eşitmə orqanında spiral qanqlionun neyronları, gözün tor qışasında olan ara neyronlar və s. aiddir. Psevdounipolyar (yalançı birçixintili) neyronlarda dendrit və neyrit bir-biri ilə birləşərək neyronun cismindən bir çıxıntı şəklində başlayır və tezliklə "T" hərfi kimi ikiyə bölünür. Psevdounipolyar neyronlara orqanizmdə çox təsadüf olunur. Psevdounipolyar neyronlara sinir düyünlərini təşkil edən afferent (hissi) neyronlar aiddir.

Multipolyar neyronlarda üç və ya daha çox çıxıntı olur. Bunlardan yalnız biri neyrit, qalanları isə dendritdir. Multipolyar neyronlar məməli heyvanlarda və insanda neyronun digər növlərinə nisbətən daha geniş yayılmışdır. Çoxçixintili neyronlara onurğa beynin ön buynuzlarındakı hərəki neyronları və s. aid etmək olar.

Funksional cəhətdən neyronların üç qrupu ayırd edilir: 1) hissi (receptor yaxud afferent) neyronlar; 2) ara yaxud associativ neyronlar; 3) hərəki (effektor yaxud efferent) neyronlar. Hissi yaxud afferent neyronlar orqanizmin xarici və daxili mühitindən reseptorlar vasitəsi ilə qəbul olunmuş qıcıqları sinir impulsu şəklində mərkəzi sinir sistemindən baş beynə və onurğa beyninə gətirir (latınca afferens-gətirən). Assosiativ (ara) neyronlar müxtəlif (hissi və hərəki) neyronlar arasında rabiṭələr yaradır. Hərəki neyronlar oyanmanı işçi orqanlara (əzələlərə və vəzilərə) ötürür, nəticədə həmin orqanlarda oyan-ma baş verir.

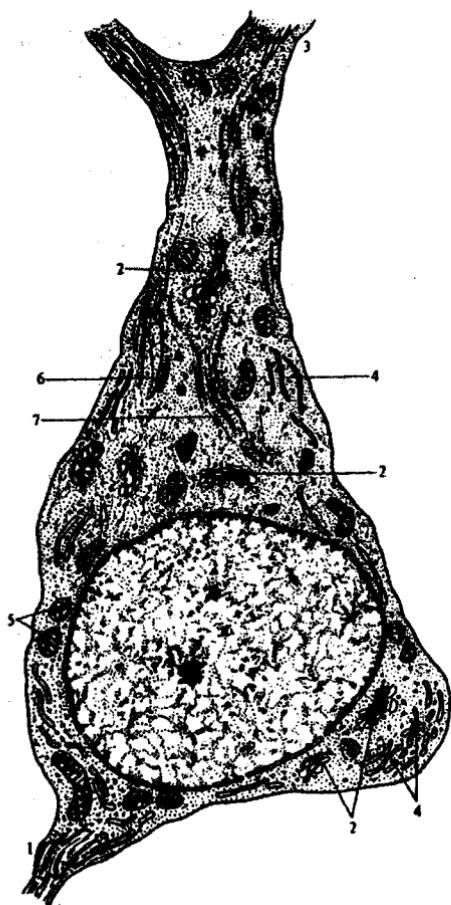
Hissi neyronların cismi mərkəzi sinir sistemindən kənarda-sinir düyünlərində yerləşir, yalnız aksonun müəyyən hissəsi baş beynə yaxud onurğa beyninə daxil olur.

Ara və hərəki neyronların cismi mərkəzi sinir sistemində (baş beyn yaxud onurğa beynində) yerləşir. Ara neyronun həm

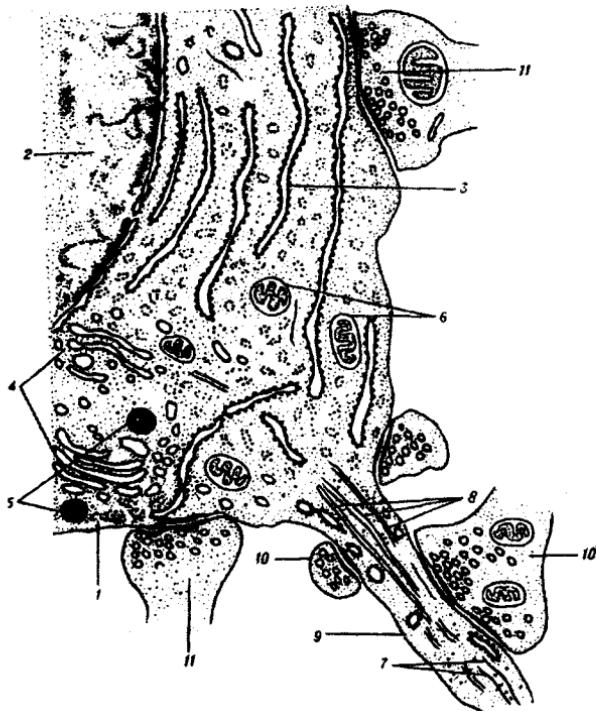
dendriti, həm də aksonu mərkəzi sinir sistemindən kənara çıxmır, lakin hərəki neyronun yalnız aksonu mərkəzi sinir sistemindən kənara çıxaraq oyanmanı işçι orqanlara aparır.

Neyronun daxili quruluşu

Neyronun cismi sitoplazma (neyroplazma), nüvə, ümumi və xüsusi orqanoidlərdən təşkil olunmuşdur (şəkil 103, 104).



Şəkil 103. Neyronun cisminin elektron mikroskopik quruluş sxemi
1 – akson; 2 – Holci aparatı; 3 – dendritlər;
4 – dənəli endoplazmatik şəbəkə; 5 – mitoxondrilər;
6 – mikroborucuqlar;
7 – neyrofilamentlər



Şəkil 104. Neyronun cisminin elektron mikroskopik quruluşu (sxem) 1 – plazmolemma; 2 – nüvə; 3 – dənəli endoplazmatik şəbəkə; 4 – Holci kompleksi; 5 – lizosomlar; 6 – mitoxondrilər; 7 – neyrofilamentlər; 8 – mikroborucuqlar; 9 – dendrit; 10 – aksodendritik sinapslar; 11 – aksosomatik sinapslar.

Nüvə. Neyronların əksəriyyətində nüvə iri və girdə formada olub, hüceyrə cisminin mərkəzində yerləşir, lakin vegetativ sinir sisteminin neyronlarında nüvə adətən ekssentrik vəziyyətdə olur. Neyronda adətən bir nüvə olur. Çox nadir hallarda iki və çoxnüvəli neyronlara təsadüf olunur. Çoxnüvəli neyronlara vegetativ sinir sisteminin qanqlionlarında (məsələn, balalıq boynunda, prostat vəzidə və s.) rast gəlmək olur. Həmin neyronlarda 15-ə qədər nüvə ola bilir. Neyronun metabolizminin yüksək aktivliyinə müvafiq olaraq nüvədə xromatin az

olur, işiq mikroskopunda nəzərə çarpmır, nəticədə nüvə açıq görünür. Nüvədə adətən bir ədəd iri nüvəcik olur, bəzən iki və üç ədəd iri nüvəciyə təsadüf olunur. Nüvə və nüvəciyin həcmi, habelə nüvəciyin miqdarı neyronun funksional aktivliyində asılıdır. Neyronun fəallığı artdıqda nüvənin və nüvəciyin həcmi böyüyür, nüvəciyin miqdarı artır.

Elektron mikroskopu vasitəsi ilə nüvənin periferik hissəsində az miqdarda xromatin və nüvənin ətrafında isə iki membran (zar) aşkar edilmişdir. İki membran arasında eni 20 nm olan sahə nəzərə çarpar. Nüvə membranı üzərində xüsusi məsəmələr (dəliklər) vardır, bunlar maddələr mübadiləsində iştirak edir.

Sitoplazma (neyroplazma). Funksional aktivliyin yüksək spesifikasiyi ilə əlaqədar olaraq neyronlar ixtisaslaşmış plazmolemmaya malikdir. Neyronların plazmolemması hər hansı bir hüceyrənin sitolemmasına xas olan funksiyalar yerinə yetirməklə yanaşı, habelə oyanmanı nəql etmək qabiliyyətinə malik olması ilə xarakterizə olunur. Membran səthinin depolyarizasiya dalğalarının hərəkət sürəti sinir impulslarının ötürülmə tezliyini müəyyən edir.

Neyronun sitoplazması-neyroplazma neyronun həm cismində, həm də çıxıntılarında paylanmışdır. Neyronun cismində o, perikarion (yunanca peri-ətraf, karyon-nüvə), aksonun plazmasında aksoplazma və dendritdə isə dendroplazma adlanır.

Neyroplazma orqanoidlərlə çox zəngindir. Belə ki, neyroplazmada həm ümumi orqanoidlər-endoplazmatik şəbəkə, ribosomlar, mitokondrilər, Holci kompleksi, hüceyrə mərkəzi, lizosomlar, həm də xüsusi (spesifik) orqanoidlər-neyrofibrillər və bazofil maddə vardır. Orqanoidlər neyroplazmanın müxtəlif yerlərində quruluşuna və miqdarına görə fərqlənir.

Neyronda çoxlu miqdarda dənəli endoplazmatik şəbəkəyə təsadüf edilir. Buna müvafiq olaraq neyronda sintetik proseslər, xüsusilə zülal sintezi, yüksək səviyyədə gedir. Bunlar da

sinir hüceyrələrinin fəaliyyətində mühüm rol oynayır. Endoplazmatik şəbəkə dənəli membrana malik olan sisternalardan, qovuqcuqlardan, dar boşluqlardan və kanalcıqlar sistemindən təşkil olunan və sıralarla yerləşən strukturlar toru şəklində müşahidə olunur. Buna görə o, həm də endoplazmatik tor yaxud endoplazmatik retikulum adlanır (latınca reticulum-tor). O, hərəkətli və dəyişilən orqanoiddir. Neyronun funksional halından aslı olaraq o, formasını və yerini dəyişir. Onurğa beyni neyronlarında dənəli endoplazmatik şəbəkənin kanalcıqları və sisternaları müəyyən nizamla düzülür, digər neyronlarda isə nisbətən pərakəndə yerləşir. Onun strukturlarının diametri 20-30 nm-ə bərabər olur. Neyroplazmada dənəsiz endoplazmatik şəbəkəyə də təsadüf olunur.

Bütün neyronlar ribosomlara zəngindir. Ribosomlar sitoplazmada həm sərbəst haldə, həm də dənəli endoplazmatik şəbəkənin membranı üzərində yerləşir. Diferensiasiya etməmiş sinir hüceyrələrində-neuroblastlarda ribosomların çoxu sərbəst haldə olur və bunlar ya tək-tək ya da qruplarla (poliribosomlar formasında) yerləşir. Yetişmiş sinir hüceyrələrində-neyronlarda isə ribosomların çox hissəsi sərbəst deyil, yəni onların çoxu dənəli endoplazmatik şəbəkənin membranı üzərində yerləşir. Ribosomların diametri 15-20 nm-ə yaxın olur. Ribosomlarda daimi yeni zülallar sintez olunur və onlar metabolizm prosesində istifadə olunan zülalları əvəz etmək üçün dendritlər və aksona ötürülür. Ribosomlarda çoxlu miqdarda RNT vardır.

Neyroplazmada çoxlu miqdarda *mitokondrilər*ə təsadüf olunur. Onlar həm neyronun cismində-perikarionda, həm də bütün çıxıntılarında-aksoplazmada və dendroplazmada yerləşir. Neyronun çıxıntılarının uclarında, xüsusilə sinapslar nahiyyəsində mitokondrilərin miqdarı daha çox olur. Hüceyrənin cismində bunlar bərabər paylanır. Neyronun mitokondrilərində kristlər adətən zəif inkişaf etmişdir. İşıq mikroskopunda mitokondrilər dənə, çöp yaxud sap şəklində görünür (yunanca mitos-sap, chondros-dənə və soma-cisim). Mitokondri

qalınlığı 7 nm-ə yaxı olan iki membranla hüdudlanmışdır. Mitochondridə çoxlu fermentlər vardır. Fermentlərin iştirakı ilə burada üzvi maddələrin oksidləşməsi prosesi gedir və üzvi maddələrin parçalanması zamanı ayrılan enerji hesabına ATP molekulu sintez olunur. Buna görə də mitochondrini çox vaxt hüceyrənin enerji stansiyası yaxud tənəffüs organeli adlandırırlar.

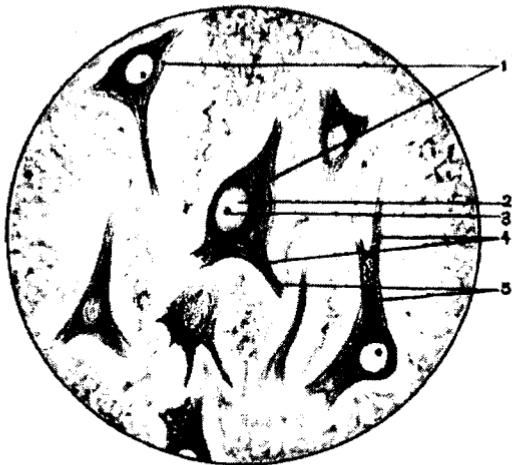
Holci kompleksi yaxud hüceyrədaxili tor aparat və ya lövhəli kompleks ilk dəfə 1898-ci ildə Holci tərəfindən onurğa beyni qanqlionlarının sinir hüceyrələrində kəşf edilmişdir. Ona görə də onun adı ilə adlanır. İşıq mikroskopunda Holci kompleksi bəzi sinir hüceyrələrində (məsələn, onurğa beyni qanqlionlarının neyronlarında) nüvə ətrafında yerləşərək tora yaxud səbətə bənzəyir, digər neyronlarda isə o, hissələrə bölünərək neyroplazmada dənələr yaxud qırılmış sap şəklində səpələnmiş olur. Holci kompleksi endoplazmatik şəbəkədə sintez olunan üzvi maddələrin toplanmasında və daşınmasında, hüceyrə membranına xas olan lipidlərin və karbohidratların sintezində, hüceyrə membranının təzələnməsində, lizosomların formalaşmasında və s. proseslərdə iştirak edir.

Hüceyrə mərkəzi (sentrosom) inkişaf etməkdə olan, yetişməmiş sinir hüceyrələrində-neyroblastlarda aksonun meydana çıxdığı nahiyyədə yerləşir. Yetişmiş-definitiv neyronlarda isə hüceyrə mərkəzinə nüvə ilə dendritlər arasında təsadüf olunur. O, perikarionda yerləşir və nüvəyə yaxın olur.

Perikarionda həmçinin **lizosoma** təsadüf olunur.

Sinir hüceyrələrinə xas olan xüsusi (spesifik) organelərə **neyrofibrillər** və **bazofil maddə** aiddir. Neyrofibrillər sinir hüceyrələrini xarakterizə edən spesifik organelərdir. Bunları gümüşləmə üsulu ilə hazırlanmış histoloji preparatlarda işıq mikroskopu vasitəsi ilə aşkar etmək olur. Neyrofibrillərə neyronun həm cismində, həm də bütün çıxıntılarında təsadüf olunur. Neyronun cismində (perikarionda) və dendritlərin başlanğıc hissəsində neyrofibrillər çox sıx yerləşir və müxtəlif istiqamətdə gedərək incə tor əmələ gətirir, lakin dendritlərin peri-

ferik hissəsində və aksonda neyrofibrillər boylama istiqamətdə gedir və bir-birinə paralel yerləşir (şəkil 105).



Şəkil 105. Neyrofibrillər

1 – sinir hüceyrələri; 2 – nüvə; 3 – nüvəcik; 4 – çıxıntılar;
5 – neyrofibrillər

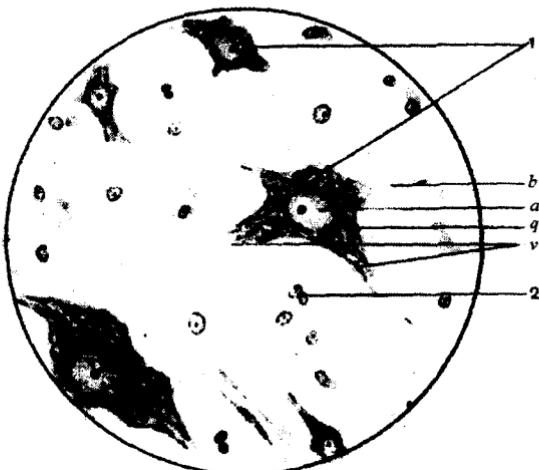
Neyrofibrillərin kimyəvi tərkibi zülal molekullarından təşkil olunmuşdur və bunlar çox mütəhərrikdir. Neyronun oyanma hələ (funksional vəziyyəti) dəyişdikdə neyrofibrillər də dəyişir və güclü oyanmalar zamanı onlar hətta itə biler.

İşıq mikroskopunda sap halında görünən neyrofibrillər elektron mikroskopunda dəstə şəklində çox nazik saplar-neyrofilamentlər və borucuq-neyroborucuqlar (neurotubuli) formasında aşkar edilir (şəkil 103-ə bax). Neyrofilamentlərin diametri 6-10 nm, neyroborucuqların diametri isə 20-30 nm-dir. Fiksasiya zamanı neyrofilamentlər və neyroborucuqlar bir-birinə çox yaxın yerləşdiyi üçün bunlar bütöv və nisbətən yoğun dəstələr şəklində görünür.

Neyrofibrillər çox mühüm vəzifələr yerinə yetirir. Onlar oyanmanın nəql olunmasında bilavasitə iştirak edir. Neyrofibrillər habelə istinad vəzifəsini yerinə yetirir, neyronun cis-

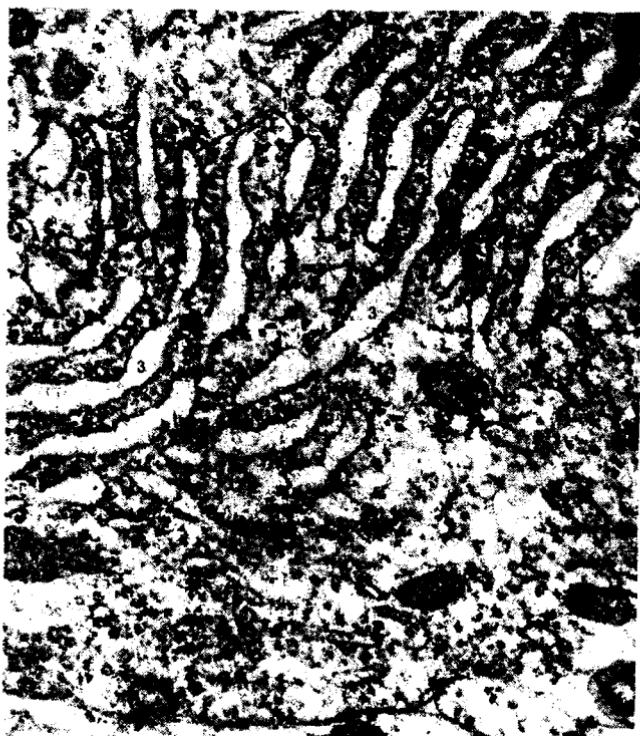
minin və çıxıntılarının skeletini əmələ gətirir, onların formalarının saxlanılmasında mühüm rol oynayır.

Sinir hüceyrələrinin daxili spesifik strukturlarından (organoidlərindən) biri də *bazofil maddədir*. Bazofil yunan sözü olub hərfi mənası *bazis* - əsas və *philia* - sevmək deməkdir. O, əsas boyaqlara olan münasibətinə görə belə adlanır. Işıq mikroskopunda bu maddə əsas boyaqlarla (tionin, metilen abisi və s.) rənglənmiş histoloji preparatlarda aşkar edilir və bazofil dənələr (qaymaqcıqlar) şəklində görünür (şəkil 106). Bazofil maddə habelə müxtəlif adlarla adlanır: Nissl maddəsi (qaymaqcıqları), pələngvari maddə və xromofil yaxud xromatofil maddə (yunanca *chroma-rəng*). Bazofil maddə XIX əsrin sonunda ilk dəfə alman nevropatoloqu F.Nissl tərəfindən təsvir edildiyi üçün həm də onun adı ilə adlanır. Rənglənmiş preparatlarda bazofil maddə neyroplazmaya ləkəli rəng verərək onu pələng dərisinə oxşadır. Bununla əlaqədar olaraq bazofil maddə həm də pələngvari maddə adlanır.



Şəkil 106. Sinir hüceyrələrində olan bazofil maddə
1 – multipolyar sinir hüceyrələri; a – nüvə; b – akson (neyrit);
v – dendritlər; q – bazofil maddə; 2 – gliya hüceyrələrinin nüvəsi

Elektron mikroskopu ilə müəyyən edilmişdir ki, bazofil maddə neyroplazmanın dənəli endoplazmatik şəbəkənin sisternalarının sıx yerləşdiyi nahiyləridir (Şəkil 107). Bazofil maddə olan həmin nahiylər ribosomlarla və poliribosomlarla çox zəngindir və orada çoxlu RNT olur. Buna görə bazofil maddə olan nahiylərdə fəal zülal sintezi gedir. Deməli, bazofil maddə olan yerdə RNT ilə bərabər, həm də zülal aşkar edilir. Həmin zülallar neyronun spesifik funksiyası ilə əlaqədardır. Bəzi neyronlarda, məsələn, hərəki neyronlarda bazofil maddə olan yerdə qlikogenə təsadüf edilir.



Şəkil 107. Bazofil maddənin elektron mikroskopunda görünüşü.
1 – endoplazmatik şəbəkənin membranları; 2 – ribosomlar;
3 – sisternalar

Bazofil maddə neyronun cismində (perikarionda) və dendritlərdə olur, lakin heç vaxt aksonda və onun əsasında müşahidə olunmur. Müxtəlif neyronlarda bazofil maddənin ölçüsü, forması və yerləşmə xarakteri eyni olmur. Belə ki, onurğa beynin hərəki neyronlarında bazofil maddə böyük və qaymaqcıqlar şəklində olur, onlar bilavasitə nüvənin ətrafında daha sıx yerləşir. Periferik hissədə və dendritlərdə bazofil maddə kiçik dənələr şəklində olur və dənələr bir-birindən aralı yerləşir. Onurğa beynin hissi neyronlarında isə bazofil maddənin dənələri daha kiçik-narın halda olur və bərabər şəkildə bütün perikarionda paylanır. Vegetativ neyronlarda da bazofil maddə narın dənələr formasında olur, lakin onlar sitoplazmada qeyri-bərabər paylanır və tora bənzəyir. Bu cür bazofil maddəyə simpatik qanqlionlarda rast gəlmək olur. Ulduzabənzər qanqlionda və günəş kələfi qanqlionunda isə bazofil maddə həm perikarionda, həm də dendritlərdə kobud qaymaqcıqlar formasında olur.

Bazofil maddənin miqdarı, forması və yerləşmə xüsusiyyətləri neyronların funksional halından asılı olaraq dəyişir. Sinir hüceyrəsinin normal fəaliyyəti zamanı neyroplazmada olan bazofil maddə güclü boyanır və istər perikarionda, istərsə də dendritdə bazofil maddə qaymaqcıqları aydın görünür. Sinir hüceyrələri həddən atriq gərgin fəaliyyətdə olduqda, onların çıxıntıları kəsildikdə yaxud zədələndikdə, oksigen çatışmadıqda, zəhərlənmə baş verdiqdə, uzun müddət ac qaldıqda və s. halarda bazofil maddə parçalanır, onların miqdarı kəskin şəkildə azalır və tədricən əriyərək yox olur. Bu hadisə xromatoliz adlanır. Xromatoliz əvvəlcə dendritlərdə, sonra isə perikarionda müşahidə olunur. Bu zaman nüvə neyronun periferik hissə-sində yerləşir. Əgər xromatolizə səbəb olan amillər aradan götürülərsə bazofil maddənin miqdarı yenidən bərpa olunur. Deməli, bazofil maddənin dəyişilməsi neyronun funksional vəziyyətini eks etdirir.

Sinir hüceyrəsinin histokimyəvi tərkibi

Neyroplazmada müxtəlif maddələr-lipidlər, qlikogen, C vitamini, müxtəlif fermentlər, amin turşuları və müxtəlif piqmentlər aşkar edilmişdir.

Fermentlərə neyroplazma ilə bərabər, həm də neyronun plazmolemmasında təsadüf olunur. Həmin fermentlərə oksidaza, fosfataza, fosforilaza, peroksidaza, xolinesteraza aiddir.

Sinir hüceyrələrində iki növ piqment aşkar edilmişdir: lipofussin və melanin.

Lipofussin sarı rəngli piqmentdir, onun tərkibində lipoid adlanan maddələr vardır. Bu maddələr kiçik dənələr formasındadır. Lipofussin piqmentinə bütün neyronlarda təsadüf olunur və onlar neyroplazmada bərabər paylanır. Əvvəllər lipofussin piqmentinin yalnız yaşlı insanlarda olduğu düşünüldü və bununla əlaqədar olaraq onu qocalıq piqmenti də adlandırıldılar. Lakin sonralar bu piqment 7 yaşından sonra uşaqlarda da aşkar edilmişdir.

Melanin piqmenti qara rəngdə olur (yunanca melanos-qara). Onlar dənələr formasında nəzərə çarpir və ölçüləri müxtəlif olur. Melanin piqmentinə bütün sinir hüceyrələrində təsadüf olunmur və o, sinir sisteminin yalnız bəzi yerlərində, məsələn, orta beynin qara maddəsinin neyronlarında və azan sinirin dorzal qanqlionundakı neyronlarda aşkar edilmişdir. Tərkibində melanin piqmenti olan neyronlar neyromelanositlər adlanır.

Sekretor neyronlar

Biooji fəal maddələr, xüsusilə mediatorlar, sintez etmək və habelə onları ifraz etmək qabiliyyəti bütün neyronlara xasdır. Lakin mərkəzi sinir sistemində elə neyronlar (neyrositlər) mövcuddur ki, onlar başlıca olaraq bu funksiyaları yerinə yetirmək üçün ixtisaslaşmışdır. Bu cür sinir hüceyrələri sekretor neyronlar adlanır. Sekretor neyronlar baş beyində (ara beyində)

hipotalamusun neyrosekretor nüvələrində olur. Sekretor neyronlar bir sıra spesifik morfoloji əlamətlərə malikdir. Belə ki, onlar nisbətən böyük multipolyar neyronlardır. Nüvələri çox vaxt düzgün formada olmur və bu da onların yüksək funksional fəallığını əks etdirir. Nüvənin bilavasitə ətrafında xromatofil yaxud bazofil maddənin miqdarı az olur. Bazofil maddə başlıca olaraq hüceyrə cisminin periferik hissəsində yerləşir. Lakin perikarionda (neyronun sitoplazmasında) və aksonda müxtəlif böyüklükdə olan sekret dənələri-neyrosekret aşkar edilir. Neyrosekret zülallardan, yaqlardan və polisaxaridlərdən təşkil olunur. Neyrosekretin dənələri akson vasitəsi ilə hərəkət edərək beynin mayesinə yaxud qana ifraz olunur. Neyrosekretlər sinir və humoral integrativ sistemlərin qarşılıqlı təsirində iştirak edərək orqanizmdə neyrotənzimləyici funksiya yerinə yetirir.

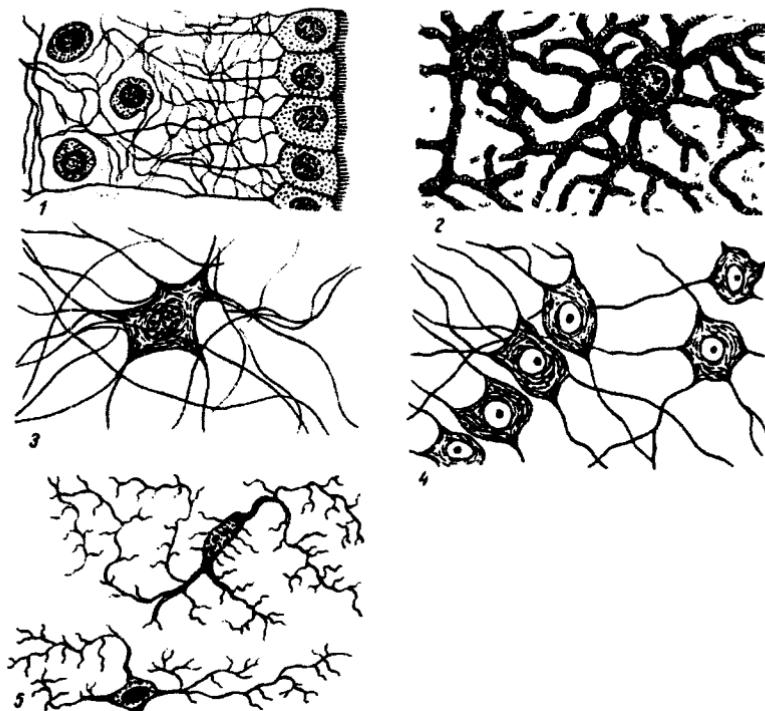
Neyroqliya

Orqanizmdə olan digər toxumaların, məsələn, epitel və əzələ toxumalarının fəaliyyətdə olan hüceyrələrini birləşdirici toxumanın hüceyrəarası maddələri əhatə edərək onları özündə saxlayır və bununla da həmin hüceyrələr üçün istinad rolunu oynayır. Sinir toxumasının fəaliyyətdə olan hüceyrələrini-neyronları və onların çıxıntılarını isə neyronları əmələ gətirən hüceyrələrdən inkişaf edən xüsusi hüceyrələr əhatə edir. Bu hüceyrələr neyroqliya yaxud qliya adlanır (yunanca qlia-yapış-qan). Neyroqliya neyronların cisimləri və çıxıntıları arasında yerləşərək onları bir-birinə yapışdırır, nəticədə neyronlar üçün istinad vəzifəsini yerinə yetirir və neyronları öz yerində saxlayır. Neyroqliya habelə digər vəzifələr-trofik (qidalandırıcı), hüdudi (ayırıcı), sekretor və mühafizə vəzifələri də daşıyır. Mərkəzi sinir sistemində birləşdirici toxumaya yalnız qan damarlarının yaxınlığında təsadüf olunur. O, sinir toxumasına daxil olur və onu qida maddələri ilə təchiz edir. Ona görə də sinir toxuması yumşaq olur.

Mənşəyinə, formasına və funksiyasına görə neyroqliya hüceyrələri müxtəlifdir. Bu cəhətdən onun bütün hüceyrələri iki qrupa bölünür: qliositlər (makroqliya) və mikroqliya (qliya makrofaqları).

Qliositlər (gliocyt)

Qliositlər sinir borusunun divarında olan az diferensiasiya etmiş hüceyrələrdən-qlioblastlardan (spongioblastlardan) əmələ gəlir. Qliositlərin üç növü ayırd edilir: ependimositlər, astrositlər və oligodendrositlər (şəkil 108).



Şəkil 108. Neyroqliyanın müxtəlif növləri.

1 – ependimositlər; 2 – protoplazmatik astrositlər;
3 – lifli astrositlər; 4 – oligodendrositlər; 5 – mikroqliya

Ependimositlər (ependimositi)

Ependimositlər (ependim hüceyrələri) sinir borusunun dövarının ependim qatında olan qlioblastlardan inkişaf edir. Sinir borusunun daxili qatında (ependim qatında) olan bu hüceyrələr borunun daxili səthində epiteləbənzər hüceyrələri-e pendimositləri əmələ gətirir. Ependimositlər bir-birinə six yerləşir. Onlar ependim qatı şəklində baş beynin bütün mədəciklərini və onurğa beyni kanalını daxildən örtür. İnsanda və digər ali onurğalılarda ependimositlər fərdi inkişafın erkən mərhələlərində daha yaxşı nəzərə çarpir. Embrional dövrədə və yeni doğulmuş uşaqlarda ependimositlərin müvafiq olaraq sinir borusu kanalının yaxud beyni mədəciklərinin və onurğa beyni kanalının boşullarına tərəf olan səthində, yəni apikal səthində çoxlu kirpiklər olur. Onlar boşluqlarda olan mayenin hərəkətinə səbəb olur. Postembrional inkişaf dövründə ependimositlərdə olan kirpiklər tədricən yox olur və mərkəzi sinir sisteminin yalnız bəzi yerlərində, məsələn, orta beynin su yolunda qalır. Ependimositlərin digər səthində-bazal səthində uzun çıxıntılar əmələ gəlir. Onlar şaxələnərək sinir borusunun xarici səthinə doğru keçir və onun xarici səthində qlial hüdudi membran əmələ gətirir. Beləliklə, ependimositlər polyarlıq (qütblük) xüsusiyyətinə malikdir: kirpiklər olan apikal qütb və uzun çıxıntılı bazal qütb nəzərə çarpir.

Postembrional inkişaf dövründə enendimositlər öz formasını dəyişir: yeni doğulmuş uşaqlarda onlar silindrik formada olur, lakin orqanizm yaşa dolduqca ependimositlər tədricən yastılaşaraq kubabənzər forma alır.

Elektron mikroskopu vasitəsi ilə ependimositlərin sitoplazmasında orqanoidlər, bazal qütbündə sitolemmada çoxlu dərin büküşlər və apikal qütbündə sitoplazmatik çıxıntılar (mikroxovcuqlar) aşkar edilmişdir (şəkil 109).



Şəkil 109. Ependimositlərin elektron mikroskopik quruluşu.

1 – III mədəciklərin boşluğu; 2 – sitoplazmatik çıxıntıların (kirpiklərin) eninə kəsiyi; 3 – mikroxovcuqlar; 4 – desmosomlar; 5 – nüvə; 6 – mitoxondrilər.

Ependimositlər aşağıdakı funksiyaları yerinə yetirir:

- 1) beyin mədəciklərinin boşluğununa yaxud qana birbaşa müxtəlif fəal maddələr ifraz etməklə sekretor funksiya daşıyır. Sekret su mübadiləsinin tənzimində və digər proseslərdə iştirak edir.
- 2) ependimositlərin şaxələnmiş çıxıntıları hündüri membran

yaratmaqla hüdudi vəzifə yerinə yetirir. 3) istinad funksiyasını icra edir, lakin orqanızm yaşa dolduqca ependimositlərin bu vəzifəsi tədricən zəifləyir 4) ependimositlər serebrospinal məyənin əmələ gəlməsində və onun tərkibinin tənzimlənməsində fəal iştirak edir.

Astrositlər (astrocyti)

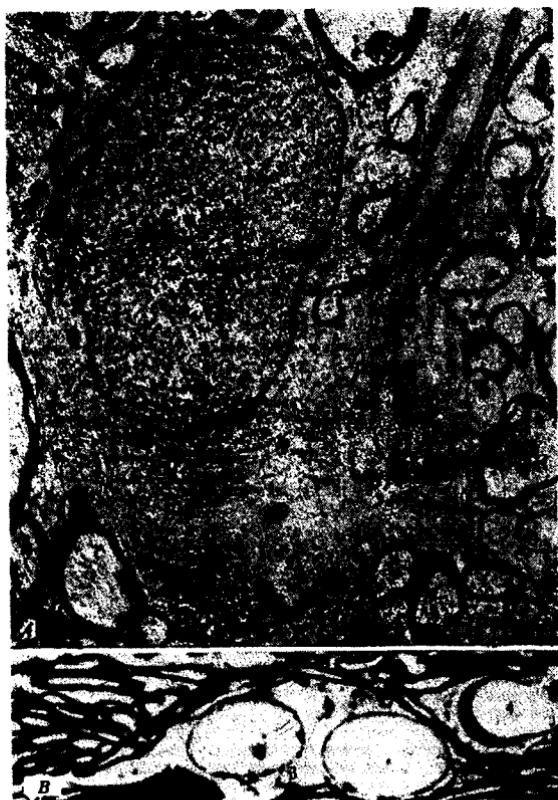
Astrositlər bilavasitə bölünmə qabiliyyətinə malik olan astroblastlardan inkişaf edir. Astrositlər (yunanca astron-ulduz) ulduzşəkilli kiçik hüceyrələrdir. Onlar ulduz şüaları kimi hər tərəfə gedən çoxlu çıxıntıllara malikdir. Nüvə girdə yaxud oval formada olur, nüvəcik nəzərə çarpmır. Sitoplazmada digər adı hüceyrələrə xas olan ümumi organoидlərə təsadüf olunur.

Astrositlər daxili quruluşuna, habelə çıxıntılarının formasına, quruluşuna, ölçüsünə və şaxələnmə xarakterinə görə müxtəlif olur. Onların əsasən iki növü ayırd edilir: protoplazmatik və lifli astrositlər.

Protoplazmatik astrositlər başlıca olaraq mərkəzi sinir sisteminin boz maddəsində yerləşir. Onlar iri, girdə, açıq rəngli (az xromatinli) nüvənin və çoxşaxəli, qısa, yoğun çıxıntılarının olması ilə xarakterizə olunur. Hüceyrələr çox sıx yerləşir və çıxıntıları bir-biri ilə çaprazlaşır ilgəklər əmələ gətirir və həmin ilgəklərdə neyronlar yerləşir. Sitoplazmada az miqdarda dənəli endoplazmatik şəbəkə sisternaları, sərbəst ribosomlar və mikroborucuqlar vardır, lakin sitoplazmada mitokondrilərin miqdarı çoxdur. Ona görə bunlar mübadilə proseslərində iştirak etməklə trofik funksiya daşıyır. Bu hüceyrələr həm də hüdudi və istinad vəzifələri də yerinə yetirir.

Lifli astrositlər başlıca olaraq beynin ağ maddəsində yerləşir. Bu hüceyrələrin hamar, uzun və zəif şaxəli sitoplazmatik çıxıntıları vardır. Çıxıntılarının miqdarı çoxdur və 20-dən 40-a qədər olur, onlar bir-biri ilə çaprazlaşaraq sıx tor əmələ gətirir. Buna görə də bu hüceyrələr beyn üçün istinad funksiyasını yerinə yetirir. Lifli astrositlərin çıxıntılarının ucları qan damar-

larının ətrafında və beynin səthində genişlənərək hüdudi yaxud perivaskulyar membran əmələ gətirir. Elektron mikroskopunda lifli astrositlərin nüvəsi açıq rəngdə görünür, nüvə membranı dərin qırışlar əmələ gətirir. Sitoplazmada diametri 8-9 nm olan çoxlu fibrillər yerləşir və onlar dəstə şəklində nəzərə çarpan filamentlərdən təşkil olunmuşdur (şəkil 110). Bunlarda da ribosomlar və dənəli endoplazmatik şəbəkə elementləri az miqdarda olur.



Şəkil 110. Astrositlərin quruluşu.

A – elektron mikroskopunda, B – işıq mikroskopunda görünüşü.
1 – dəstələr əmələ gətirən filamentlər; 2 – bir-birinin yanında yerləşən aksonlar; 3 – yanaşı yerləşən iki astrosit; 4 – qan kapilyarı

Liflərə bəzi protoplazmatik astrositlərin də sitoplazmada təsadüf olunur. Bunlar lifli protoplazmatik astrositlər adlanır və keçid forma hesab olunur. Astrositlər mərkəzi sinir sistemində istinad, hüdudi və trofik funksiyaları yerinə yetirir və bu da neyronların spesifik fəaliyyətinin icra olunması üçün çox mühüm əhəmiyyət kəsb edir.

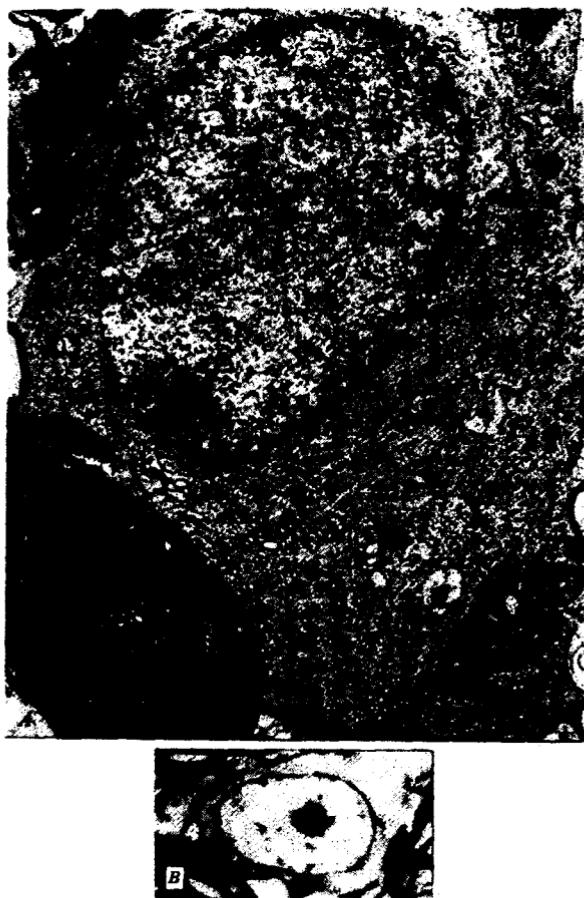
Oliqodendrositlər (oligodendrocyti)

Oliqodendrositlər yaxud oliqodendroqliya bilavasitə oliqodendroblastların mitoz üsulu ilə bölünməsi nəticəsində yaranır. Onlar az miqdarda çıxıntıları olan hüceyrələrdir (yunanca oligos-az, azacıq, dendron-ağac). Bu hüceyrələrin çıxıntıları qısa və çox zəif şaxələnmişdir. Oliqodendrositlər neyroqliyanın ən çox yayılmış hüceyələridir. Belə ki, onlara həm mərkəzi, həm də periferik sinir sistemində təsadüf olunur. Oliqodendrositlər mərkəzi sinir sisteminin boz maddəsində neyronların cismi ətrafında yerləşərək onları hər tərəfdən əhatə edirlər, mərkəzi sinir sisteminin ağ maddəsində və periferik sinir sistemində-sinirlərdə neyronun çıxıntılarını xaricdən əhatə edərək sinir liflərinin qişasını əmələ gətirir və habelə sinir uclarının əmələ gəlməsində iştirak edir. Periferik sinir düyünlərində oliqodendrositlər qanqlıoz hüceyrələri hər tərəfdən əhatə edir və manti hüceyrələri (satellitlər) adlanır.

Oliqodendrositlərin cismi müxtəlif formada, adətən oval yaxud çoxbucaqlı formada olur.

Elektron mikroskopunun köməkliyi ilə oliqodendrositlərdə yaxşı inkişaf edən endoplazmatik şəbəkə aşkar edilmişdir. Bu da həmin hüceyrələrin zülal və lipid sintezində fəal iştirak etdiyini göstərir. Hüceyrədə həmçinin Holci kompleksinə, çoxlu ribosomlara və mikroborucuqlara təsadüf olunur. Neyronlardan və astrositlərdən fərqli olaraq bu hüceyrələrdə neyrofilamentlər olmur (şəkil 111). Elektron mikroskopu vasitəsi ilə oliqodendrositlərin üç tipi ayırd edilir: iri və açıq rəngli hücey-

rələr, kiçik ölçülü tünd rəngli və aralıq formalı hüceyrələr. Erkən yaşlarda onlar eyni miqdarda olur, lakin yaşlılarda yalnız tünd olijodendrositlərə təsadüf olunur. Açıq hüceyrələrdə nisbətən iri solğun nüvə görmək olur və böyük nüvəcik nəzərə çarpir.



Şəkil 111. Olijodendrositlərin quruluşu.

A – elektron mikroskopunda, B – işıq mikroskopunda görünüşü.

1 – Holci kompleksi; 2 – sınaq cisimcik

Açıq oliqodendrositlərin ömrü azdır. Onlar bir neçə həftəyə qədər yaşaya bilir. Sonra aralıq formaya keçərək tədricən tünd oliqodendrositlərə çevirilir. Onların nüvəsi iri və tünd rəngdə olur.

Oliqodendrositlərin funksiyaları çox müxtəlifdir: 1) onlar neyronların maddələr mübadiləsində iştirak etməklə neyronlar üçün trofik funksiya daşıyır, 2) oliqodendrositlər neyronların çıxıntılarının ətrafında qişaların əmələ gəlməsində iştirak edir və bununla əlaqədar olaraq bu hüceyrələri neyrolemmositlər (lemmositlər yaxud Şvan hüceyrələri) adlandırırlar, 3) sinir liflərində hüdudi (ayırıcı) rol oynayır, 4) sinir lifləri üçün istinad vəzifəsini yerinə yetirir, 5) sinir liflərinin regenerasiyasında iştirak edir, 6) sinir uclarında iştirak etməklə oliqodendrositlər qıcıqların qəbul olunub sinir impulsuna çevrilməsində və sinir impulsunun sinir lifinə ötürülməsində də iştirak edir, 7) oliqodendrositlərdə zülal və lipidlər sintez olunur.

Mikroqliya (microglia)

Mikroqliya kiçik hüceyrələrdir (yunanca mikros-kiçik). Bunlar qanın hüceyrələrindən-sümük iliyində olan promonositlərdən inkişaf edir. Promonositlər kapilyarın endotelindən (bazal membranından) sinir toxumasına (beyin toxumasına) keçərək mikroqliyanı əmələ gətirir. Bununla əlaqədar mikroqliya qliya makrofaqları adlanır. Deməli, digər qliya hüceyrələrindən fərqli olaraq mikroqliya mezenxim mənşəlidir. Bu hüceyrələr Rio-Orteq metodu ilə aşkar edilmişdir. Buna görə mikroqliya Orteq hüceyrələri də adlanır.

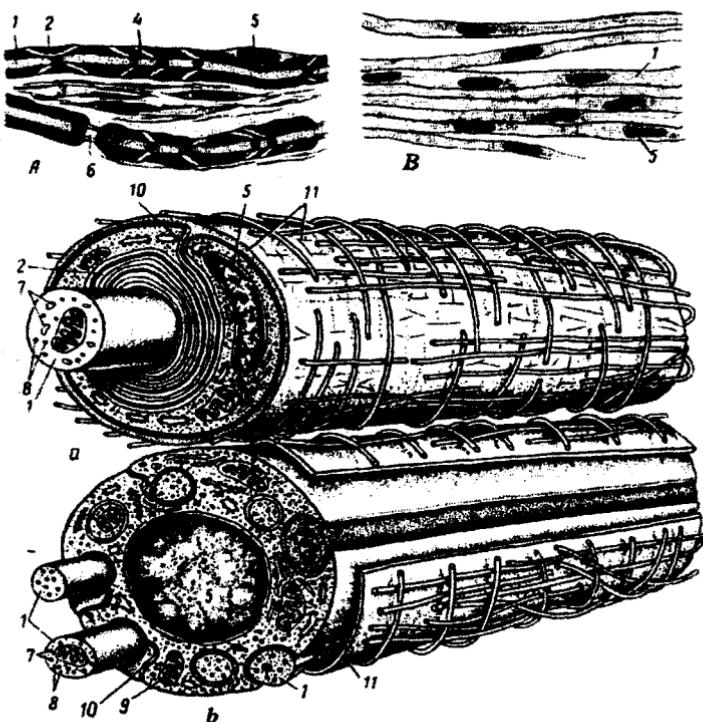
Mikroqliya beynin ağ və boz maddəsində olur. Ağ maddədə (məsələn, döyənək cisimdə) qliya hüceyrələrinin 5%-ni təşkil edir. Bunlar girdə yaxud oval formalı çıxıntılı hüceyrələrdir. Çıxıntılarının miqdarı azdır. Hüceyrədən 2-3 ədəd nisbətən yoğun sitoplazmatik çıxıntılar başlayır, lakin sonra onlar bir neçə (ikinci, üçüncü və s.) sıra qısa şaxələrə bölünürlər. Nüvə çox

vaxt oval formada olur və xromatinlə zəngindir. Elektron mikroskopu vasitəsi ilə hüceyrənin cismində az miqdarda dənəli endoplazmatik şəbəkə və çoxlu sıx cisimciklər aşkar edilmişdir. Mikroqlıya adətən bölünməyən hüceyrələrdir. Onlar amöbvari hərəkətə və faqositoz qabiliyyətinə malikdir. Adı halda hərəkəti nəzərə çarpmır. Lakin qıcıqlanma zamanı və faqositoz prosesində mikroqlıya formasını dəyişir, sitoplazmatik çıxıntılar hüceyrənin cisminə doğru dərtlər (yığılır), nəticədə onlar girdələşir və dənəli kürələr adlanır. Mikroqlıya müxtəlif yad maddələri və toxumanın dağılmış hissələrini udur. Bununla da, onlar sinir toxumasında mühafizə vəzifəsini yerinə yetririrlər.

Sinir lifləri Ümumi xarakteristikası

Sinir hüceyrəsinin çıxıntısı onu örtən qişa yaxud qişalarla birlikdə sinir lifi (neurofibra) adlanır. Sinir hüceyrəsinin çıxıntısını akson yaxud dendrit təşkil edir. Akson yaxud dendrit sinir lifinin mərkəzində yerləşərək ox silindr adlanır və o, hər bir sinir lifinin əsasını təşkil edir. Oliqodendroqliositlər (oliqodendroqlıya hüceyrələri) sinir lifinin qişasını əmələ gətirir. Onlar ox silindri qişa kimi əhatə edərək neyrolemmositlər adlanır (yunanca lemma -qişa, cytos -hüceyrə). Neyrolemmositləri ilk dəfə 1839-cu ildə T.Şvan təsvir etmişdir. Ona görə də bu hüceyrələr həm də Şvan hüceyrələri adlanır.

Sinir lifləri mərkəzi sinir sisteminin ağ maddəsinin və bütün periferik sinirlərin əsas quruluş və funksional elementlərini təşkil edir. Sinir sisteminin müxtəlif nahiylərində sinir liflərinin qişaları quruluşuna görə bir-birindən fərqlənir və qişalarının quruluş xüsusiyyətlərinə müvafiq olaraq sinir lifləri iki əsas qrupa bölünür: mielinsiz və mielinli sinir lifləri (şəkil 112).



Şəkil 112. Sinir liflərinin işıq (A, B) və elektron (a, b) mikroskopları səviyyəsində quruluş sxemi

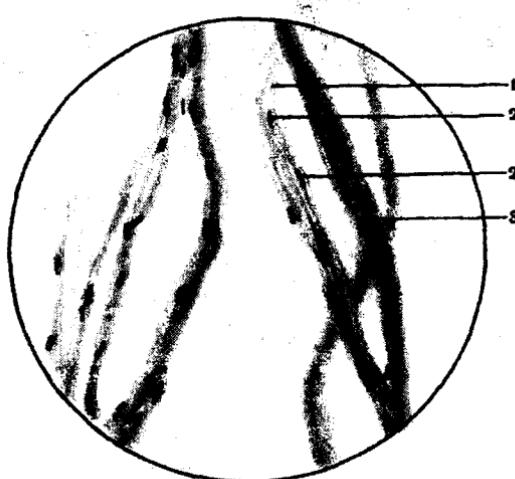
A, a – mielinli liflər; B, b – mielinsiz liflər: 1 – ox silindr; 2 – mielin qatı; 3 – birləşdirici toxuma; 4 – mielin çərtiyi; 5 – neyrolemmositin nüvəsi; 6 – düyun daralması; 7 – mikroborucuqlar; 8 – neyrofilamentlər; 9 – mitoxondri; 10 – mezakson; 11 – bazal membran

Mielinsiz sinir lifləri

Mieliniz sinir lifləri (neurofibra amyelinata) başlıca olaraq vegetativ sinir sisteminin tərkibində olur. Bu lifləri ilk dəfə 1838-ci ildə Remak müşahidə etmişdir. Bununla əlaqədar olaraq həmin liflər həm də Remak lifləri adlanır. Mieliniz sinir

liflərinin miqdarı körpə uşaqlarda daha çox olur, hətta somatik (animal) sinir sistemində də bunlara təsadüf olunur. Yaşa dolmuşca bu liflərdə tədricən mielinleşmə prosesi gedir.

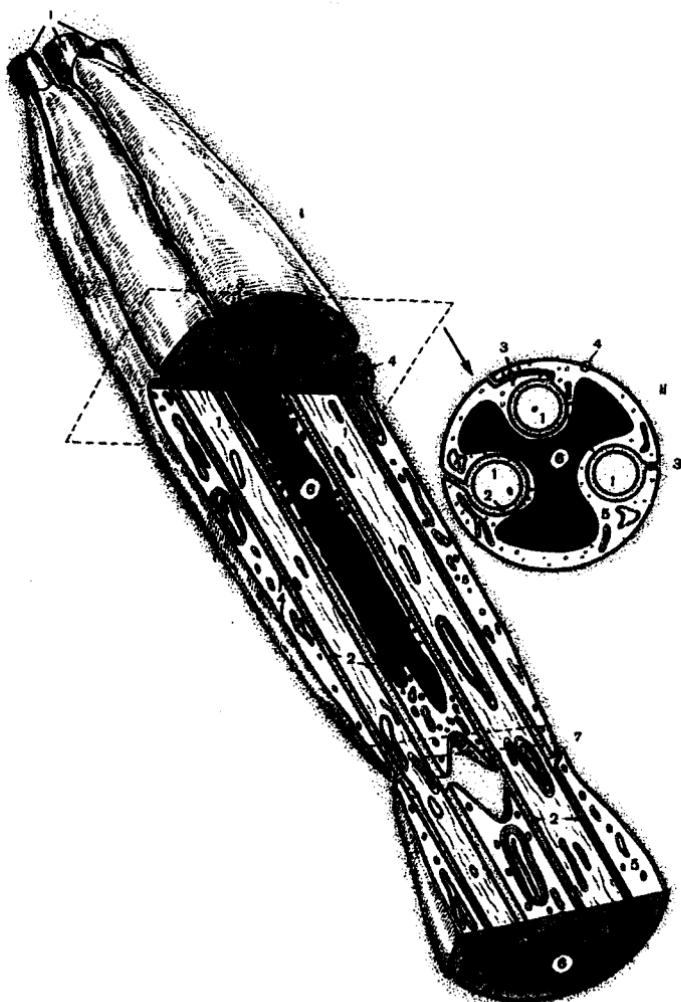
Mieliniz sinir lifi ox silindrən və onu örtən yalnız bir qışadan-neyrolemmadan (nevrilemmadan) təşkil olunmuşdur. (Şəkil 113). Neyrolemma oliqodendroqliositlərin sitoplazmatik çıxıntısıdır. Neyrolemmositlər (oliqodendroqliositlər) ox silindr boyunca bir-birinə sıx yapışır və onların ovalşəkilli nüvələri ox silindr boyu bir-birindən müəyyən məsafədə yerləşir.



Şəkil 113. Mielinsiz sinir liflərinin quruluşu.

1 – mielinsiz sinir lifləri; 2 – lemmositlərin (Şvan hüceyrələrinin) nüvəsi; 3 – qan kapilyarı

Mieliniz sinir liflərinin iki qrupu (tipi) ayırd edilir: monoaksial və poliaksial liflər. Monoaksial liflərdə neyrolemma ilə əhatə olunmuş bir ox silindr olur. Poliaksial sinir lifində isə bir neçə (üç və daha çox) ox silindr olur (Şəkil 114, 115). Bunu liflərin köndələn kəsiyində aydın görmək olur. Ox silindr neyrolemmositin qıçasına yalnız xaricdən təmas edir və heç vaxt onun sitoplazmasının içərisindən keçmir. Sinir lifinin yaranması



Şəkil 114. Kabel tipli (poliaksial) mielinsiz sinir lifinin quruluş sxemi. I – uzununa kəsiyi; II – köndələn kəsiyi.
 1 – ox silindrər; 2 – aksolemma; 3 – mezakson; 4 – lemmositin qışası; 5 – lemmositin sitoplazması; 6 – lemmositin nüvəsi; 7 – iki lemmositin toxunması (kontakte). Köndələn kəsiyin sahəsi qırıq xətlərlə göstərilmişdir

zamanı ox silindr neyrolemma (sitolemma) ilə birlikdə neyrolemmositin daxilinə doğru basılır və bu zaman neyrolemma ox silindri hər tərəfdən əhatə edərək iki qatdan ibarət olan dərin büküş əmələ gətirir. Həmin büküş mezakson adlanır. Elektron mikroskopunda mezaksonun ikiqat membran quruluşda olduğu aydın görünür. Lakin ikiqat olmasına baxmayaraq neyrolemmmanın qalınlığı çox nazikdir (submikroskopikdir) və ona görə də o, olduğu kimi işıq mikroskopunda görünmür. Nəticədə mieliniz sinir lifinin qışası həmin şəraitdə çox nazik və homogen (bircinsli) zolaq kimi nəzərə çarpır. Hər bir sinir lifi xaricdən bazal membranla örtülmüşdür.



Şəkil 115. Kabel tipli mielinsiz sinir lifinin elektron mikroskopik quruluşu. 1 – lemnositlərin (Şvan hüceyrələrinin) nüvəsi; 2 – mielinsiz sinir lifinin aksonları; 3 – bazal membran; 4 – perinevrinin birləşdiricitoxuma hüceyrəsinin nüvəsi; 5 – birləşdiricitoxuma hüceyrəsinin sitoplazması; 6 – kollagen fibrillər

Daxili orqanların mieliniz sinir lifində hər bir neyrolemmositin içərisinə doğru bir neçə müxtəlif nevronların ox silindri basılır və nəticədə ox silindrlerin miqdarı qədər mezakson əmələ gəlir. Bu cür mieliniz sinir lifləri poliaksial sinir lifləri yaxud kabel tipli liflər adlanır. Neyrolemmositolar ox silindrleri müfta kimi əhatə edir. Kabel tipli sinir lifindəki ox silindrlerin bəziləri öz lifini tərk edərək digər lifə keçə bilir.

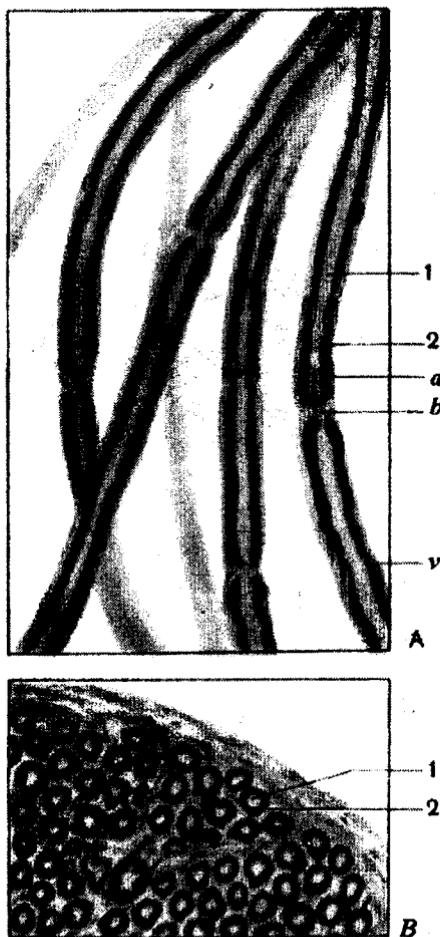
Mielinli sinir lifləri

İnkişaf prosesində mielinli sinir lifləri (neurofibra myelinata) mieliniz sinir liflərindən sonra əmələ gəlir. Ali onurğalılarda postembrional inkişafın erkən vaxtlarında mielinli sinir liflərinin miqdarı az olur, sonra isə mieliniz liflərin mieleinləşməsi nəticəsində onların miqdarı tədricən artaraq üstünlük təşkil edir. Mielinli sinir liflərinə həm mərkəzi, həm də periferik sinir sistemində təsadüf olunur. Onlar somatik (animal) və vegetativ sinirlərin xeyli hissəsini təşkil edir. Buna görə də sinir liflərinin əksəriyyəti mielinli sinir liflərindən ibarətdir.

Histoloji quruluşuna görə mieliniz sinir lifləri kimi mielinli sinir liflərinin də əsasını ox silindr təşkil edir. Lakin mielinli sinir lifi bir sıra xüsusiyyətlərinə görə mieliniz sinir lifindən fərqlənir. Belə ki, mielinli sinir lifində yalnız bir ox silindr olur, yəni həmişə monoaksial olur. Digər tərəfdən, mielinli sinir lifində ox silindr yoğundur və ox silindri örtən qişa iki qatdan təşkil olunur: nisbətən qalın olan daxil qat-mielin qatı və xarici qat-neyrolemma (şəkil 116).

Mielin qatı bilavasitə ox silindri örtür. Mielin qatı mezakson hesabına əmələ gəlir. Bu zaman əvvəlcə ox silindr neyrolemma ilə birlikdə neyrolemmositin içərisinə doğru basılır, nəticədə neyrolemmositin qişası ox silindrin ətrafında iki qatdan ibarət dərin büküş-mezakson əmələ gətirir (şəkil 117). Sonra mezakson tədricən uzanaraq ox silindrin ətrafında dol-

nir və nəticədə ox silindrin ətrafında konzentrik lövhələr meydana çıxır.

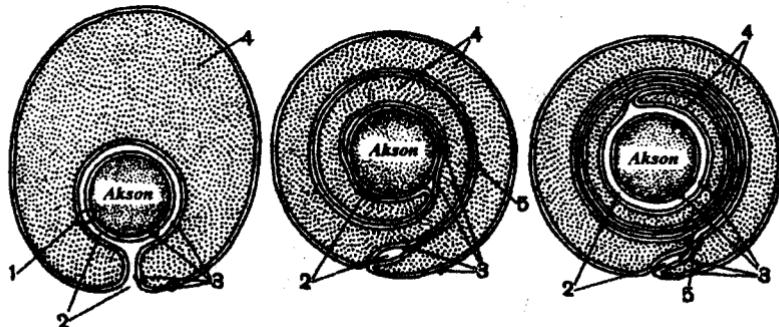


Şəkil 116. Mielinli sinir liflərinin quruluşu.

A – uzununa kəsiyi; B – eninə kəsiyi.

*1 – ox silindr; 2 – nevrilemma (Şvan qışası); a – mielin;
b – düyüñ daralması (Ranvye daralması); v – çortik*

Həmin lövhələrin miqdarı tədricən artır və onlar ox silindrin ətrafında sıx mielin qatı əmələ gətirir. Mielin qatını əmələ gətirən mezakson ikiqatlı neyrolemma hesabına yaranğına görə mielinin kimyəvi tərkibi neyrolemmannın kimyəvi tərkibinin eynidir. Lakin mielin qatında lipid və zülal molekullarının miqdarı daha çoxdur.



Şəkil 117. Mielinli sinir lifinin inkişafı (sxem)

- 1 – lemmosit qışasının və aksolemmmanın bir-birinə toxunması;
- 2 – yarıq; 3 – aksolemma və lemmositin qışası;
- 4 – lemmositin sitoplazması; 5 – mezakson

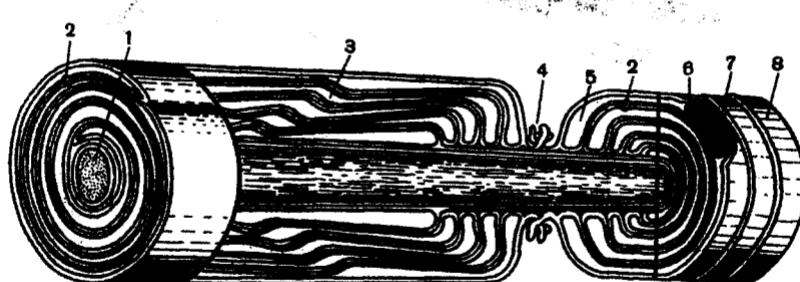
Elektron mikroskopunda müəyyən edilmişdir ki, neyrolemma qalınlığı 2-3 nm olan daxili və xarici tünd zülal molekulları qatlarından, habelə onların arasında yerləşən və eni 8-12 nm olan açıq rəngli lipid molekulları qatından ibarətdir. Mezakson ox silindr ətrafında dəfələrlə dolanlığı üçün onun əmələ gətirdiyi mielin qatı elektron mikroskopunda bir-birinin üzərini örtən tünd və açıq rəngli konsentrik laylar kimi nəzərə çarpır (Şəkil 118). Spesifik maddələrin (məsələn osmium turşusunun) təsiri ilə mielin qatı histoloji preparatlarda tünd rəngə boyanır, bu da onun tərkibindəki zülallarla əlaqədardır. İşıq mikroskopunda belə liflər tünd rəngli bircinsli uzun silindrə bənzəyir və onun mərkəzi hissəsi (ox silindr) açıq rəngdə



Şəkil 118. Mielinli sinir lifinin elektron mikroskopik quruluşu.
1 – lemmositin (Şvan hüceyrəsinin) sitoplazması; 2 – lemmositin qışası; 3 – mezakson; 4 – mezaksonun lövhələri (mielin qatı);
5 – aksolemma; 6 – aksoplazma; 7 – mitoxondrii

görünür. Mielin qatının müəyyən yerlərində çəp istiqamətdə gedən açıq rəngli xəttlər (yarıqlar) görünür. Bunlar mielin çərtikləri yaxud Schmidt-Lanterman çərtikləri adlanır (şəkil 119). Mielinli sinir lifləri müəyyən məsafələrdə (bir neçə mikrometr dən bir neçə millimetrə qədər) xeyli nazikləşir və daralır. Həmin yerlər düyün daralması (boğazı) yaxud Ranvye

daralması adlanır. Bu nahiye'lərdə mielin qatı olmur. Düyün daralmaları neyrolemmositlərin hüdudlarına uyğundur. Sinir lifinin iki düyün daralması arasında qalan hissəsi düyünləri seqment yaxud mielin seqmenti adlanır. Hər düyünləri seqment bir neyrolemmositin uzunluğuna müvafiq gəlir.



Şəkil 119. Mielinli sinir lifinin quruluşu (sxem).

- 1 – ox silindr; 2 – mezakson; 3 – qərtiklər; 4 – düyün daralması;
- 5 – lemmositin (Şvan hüceyrələrinin) sitoplazması;
- 6 – lemmositin nüvəsi; 7 – nevrilemma; 8 – endonevri

Elektron mikroskopu ilə müəyyən edilmişdir ki, daralma nahiye'sində mielin lövhələrinin hamısının kənarları bilavasitə ox silindrə təmasda olur, lakin ayrı-ayrı lövhələrin ox silindrə təmas edən kənarları düyün daralmasından müxtəlif məsafədə yerləşir (Şəkil 120, uzununa kəsik olan nahiye). Bu, mielin-ləşmə prosesi zamanı ox silindr və neyrolemmositin böyüyərək uzanması ilə əlaqədardır. Bu zaman mezakson hesabına yeni lövhələr əmələ gəldikcə ən dərində yerləşən qısa lövhələrin ox silindrə təmas edən kənarları düyündən daha aralı yerləşir, sonrakı lövhələrin ox silindrə bitişən kənarları isə qanunauyğun şəkildə ardıcıl olaraq daralma nahiye'sinə yaxın yerləşir. Axırıncı yaranan lövhənin kənarları daha yaxın olur. Ox silindrə bilavasitə təmas edən dərin lövhələr ən qısa və lövhələrdir və buna görə də onların ox silindrə təmas edən kənarları düyün daralmasından daha aralı yerləşir. Düyün nahiye'sində iki qonşu

neyrolemmositlər barmağabənzər çıxıntılar əmələ gətirir. Çıxıntıların diametri 50 nm-ə bərabərdir, uzunluğu isə müxtəlif olur. Yoğun liflərdə düyün daralması qısa və çıxıntılar nisbətən qalın olur, nazik liflərdə isə əksinə olur.



Şəkil 120. Mielinli sinir lifində olan düyün daralması (elektron mikroskopunda görünüşü).

1 – ox silindr; 2 – aksolemma; 3 – aksoplazmanın endoplazmatik şəbəkəsi; 4 – aksoplazmanın mitoxondriləri; 5 – lemmositlərin mitoxondriləri; 6 – bir-birinə toxunduğu yerdə iki lemmositin barmağabənzər çıxıntıları.

Mielin çərtikləri olan nahiyyədə mielin lövhələri arasında geniş sahə nəzərə çarpir və həmin nahiyyədə xeyli miqdarda sitoplazma qatı olur. Sitoplazma sahələri osmium turşusu ilə pis boyandığı üçün həmin nahiyyələr işıq mikroskopunda açıq rəngli çərtik kimi görünür.

Mielinli sinir lifinin xarici qatını neyrolemma (Şvan qışası) təşkil edir. Bu qat neyrolemmositlərin sitoplazmasından və nüvələrdən əmələ gəlmışdır. Ona görə də xarici qat osmium turşusunun təsirindən açıq rəngdə görünür. Neyrolemma bilavasitə mielin qatını əhatə edir. Düyün daralmasında mielin qatı olmur. Beləliklə, düyün daralmaları mielin qatı ilə örtülülmür.

Mielinli sinir lifləri də xaricdən bazal membranla örtülüdür. Bazal membran sıx və nazik kollagen saplardan (fibrillərdən) təşkil olunmuşdur. Onlar sinir lifinin boyu istiqamətdə yerləşir və düyün daralmalarında kasılmır (qırılmır).

Mielinli sinir lifinin əsasını təşkil edən ox silindr sinir hüceyrəsinin sitoplazmasından-neyroplazmadan (aksoplazmadan yaxud dendroplazmadan) və sitolemmənin davamı olan aksolemmadan ibarətdir.

Ox silindrin neyroplazmasında neyrofilamentlər, neyroboruscuqlar (hər ikisi birlidə işıq mikroskopunda neyrofibrillər şəklində görünür) və mitokondrilər vardır. Mitokondrilər düyün daralmalarına yaxın nahiyyələrdə çox olur və sinir lifinin uc aparatında (sinir uclarında) onlar daha çoxdur.

Aksolemma (membran) bilavasitə ox silindrin səthin örtür. O, sinir impulslarının ötürülməsində iştirak edir. Bu zaman müsbət yüklü sodium ionları (Na^+) ox silindrde aksoplazmaya keçir, nəticədə aksolemmənin daxili səthində (aksoplazmada) müsbət yükler artır. Bu isə müsbət kalium ionlarının (K^+) aksolemmənin xarici səthinə çıxmamasına səbəb olur, nəticədə yerli depolyarizasiya meydana çıxır və bu da sinir impulslarının ötürülməsini təmin edir.

Mielinli sinir lifləri mieliniz sinir liflərinə nisbətən yoğun olur. Onların diametri 1-20 mkm-ə bərabərdir. Lifin yoğunluğu həm ox silindrin diametrindən, həm də mielin qatının qalınlığından asılıdır. Diametrindən asılı olaraq mielinli sinir liflərini nazik (diametri 1-3 mkm), orta (diametri 3,1-5 mkm) və yoğun (diametri 5,1-20 mkm) liflərə bölgülər.

Mielinli sinir lifləri nəinki quruluşunun mürəkkəb olmasına görə, həm də sinir impulsunu ötürmə sürətinə görə də mieliniz sinir liflərindən fərqlənir. Mielinli sinir lifləri sinir impulsunu daha sürətlə ötürür. Hətta müəyyən edilmişdir ki, yoğun mielinli sinir lifləri nazik və zəif mielinli liflərə nisbətən impulsu böyük sürətlə ötürür. Məsələn, yoğun mielinli liflər sinir impulsunu saniyədə 5-120 metr sürətlə, nazik liflər, zəif mielinli və mielinsiz liflər isə saniyədə 1-2 metr sürətlə ötürür. Düyün daralması ilə əlaqədar olaraq mielinli sinir liflərində sinir impulsu sıçrayışla ötürülür.

Neyronların və sinir liflərinin regenerasiyası

Neyronlar dəyişilməyən hüceyrə populyasiyasıdır. Onlara adətən hüceyrədaxili fizioloji regenerasiya xasdır. Neyronlarda fasiləsiz olaraq sitoplazmanın (neyroplazmanın) struktur zülalıları yeniləri ilə əvəz olunur. Neyronlar özləri bütövlükdə zədələndikdə yenidən bərpa olunmur, yəni reparativ regenerasiya baş vermir.

Neyronların çıxıntıları və buna müvafiq olaraq periferik sinirlər reparativ regenerasiya qabiliyyətinə malikdir. Belə ki, onlar zədələndikdə yenidən bərpa olunur. Bu zaman sinir liflərinin regenerasiyası onlarda baş verən degenerasiya prosesinə üstün gəlir. Zədələndikdən sonra artıq birinci sutkada sinir lifinin periferik hissəsindəki neylolemmositlər (oliqodendroqliositlər) kəskin şəkildə aktivləşirlər. Onların sitoplazmasında endoplazmatik şəbəkənin, sərbəst ribosomların və polisomların

miqdarı artır. Neyrolemmositlərin sitoplazmasında çoxlu miqdarda müxtəlif ölçülü şarabənzər struktur qatları əmələ gəlir. Neyrolemmositlərin həcmi 3-4 sutka müddətində xeyli böyüyür. Neyrolemmositlər sürətlə çoxalırlar. İkinci həftənin sonunda ox silindrin hissəcikləri və mielin sorulur (rezorbsiya olunur). Bu prosesdə həm qliya elementləri, həm də birləşdirici toxumanın makrofaqları iştirak edir. Mərkəzi hissənin ox silindri uc nahiyyədə sancağabənzər genişlənmə-böyümə kolbası əmələ gətirir. Həmin hissə sutkada 1-4 mm sürətlə böyüyərək uzanır və sinirin periferik hissəsində lentəbənzər şəkildə yerləşmiş neyrolemmositlərə qovuşur. Terminal nahiyyədə sinir liflərinin böyüməsi yavaşşıyır. Sonra isə neyrolemmositlərin hesabına sinir liflərinin mielinləşməsi prosesi başlanır və terminal strukturların bərpası müşahidə edilir. Beləliklə, sinir lifi öz tamlığını bərpa edir.

Sinir ucları (terminationes nervorum) Ümumi xarakteristikası

Bütün sinir lifləri uc aparatlarla qurtarır. Həmin aparatlar sinir ucları adlanır. Sinir ucları formasına, quruluşuna, topoqrafik və funksional xüsusiyyətlərinə görə müxtəlif olur. Funksional cəhətdən sinir ucları üç qrupa bölünür: hissi sinir ucları, effektor sinir ucları və sinaptik sinir ucları.

Hissi sinir ucları müxtəlif qıcıqları qəbul edir və onları sinir impulsuna çevirir. Buna görə hissi sinir ucları reseptörler da adlanır. Hissi sinir ucları afferent sinir lifləri ilə bilavasitə rabitədədir və buna görə onlar afferent sinir ucları da adlanır. Hissi sinir uclarına organizmin bütün toxumalarında-epitel, birləşdirici və əzələ toxumalarında təsadüf olunur. Bunlar qeyd olunan toxumalarla sinir toxuması arasında rabitə yaradır. Epitel və birləşdirici toxumalarda olan sinir ucları başlıca olaraq hissi sinir uclarıdır.

Effektor sinir ucları başlıca olaraq əzələ toxumasında və vəzilərdə olur. Bunlar sinir impulsunu əzələ toxumasına və vəzi hüceyrələrinə ötürür. Bununla da effektor sinir ucları sinir toxuması ilə əzələ toxuması və vəzi epiteli arasında rabitə yaradır.

Sinaptik sinir ucları neyronarası rabitəni təmin edir və sinaps da adlanır.

Hissi sinir ucları

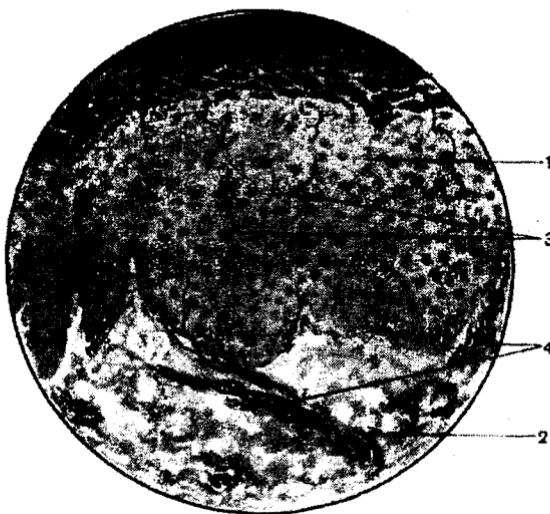
Hissi sinir ucları-reseptorlar yaxud afferent sinir ucları orqanizmin bütün orqan və toxumalarında olur, yəni bunlar orqanizmdə çox geniş yayılmış sinir uclarıdır. Onlar orqanizmin ayrı-ayrı nahiyyələrində müxtəlif olur, lakin bütün hissi sinir uclarının başlıca xüsusiyyəti bunların bilavasitə neyronların dendritləri ilə rabitədə olması, habelə həm xarici mühitdən və həm də daxili orqanlardan müxtəlif qıcıqları qəbul etməsidir. Lakin hissi sinir ucları topoqrafik, quruluş və funksional xüsusiyyətlərinə görə bir-birindən fərqlənir.

Topoqrafik xüsusiyyətinə görə reseptorlar iki böyük qrupa bölünür: eksteroreseptorlar və interoreseptorlar. Eksteroreseptorlar qıcıqları orqanizmi əhatə edən xarici mühitdən qəbul edir. Ona görə də bunlar dəridə və duyuq orqanlarında yerləşir. İnteroreseptorlar qıcıqları orqanizmin daxili mühitin-dən qəbul edir. Buna görə də interoreseptorlar daxili orqanlarda, orqanların divarında və ətraflarda olan əzələlərdə, sü-müklərdə, vətərlərdə, oynaqlarda və s.-də yerləşir. Əsl interoreseptorlar daxili orqanlarda olan reseptorlardır, digər yerlərdə olan interoreseptorlar isə proprioreseptorlar adlanır.

Funksional xüsusiyyətlərinə görə reseptorlar müxtəlif olur. Hər bir reseptor müəyyən spesifik qıcıqları qəbul edir. Bu cəhətdən mexaniki qıcıqları (toxunmağı və s.) qəbul edən reseptorlar-mexanoreseptorlar, kimyəvi qıcıqları qəbul edən xemoreseptorlar, temperatur (isti və soyuq) qıcıqlarını qəbul

edən termoreseptorlar, səs qıcıqlarını qəbul edən fonoresepstorlar, işıq qıcıqlarını qəbul edən fotoresepstorlar, təzyiq hissini qəbul edən baroreseptorlar, ağrı qıcıqlarını qəbul edən nötsireseptorlar və s. ayırd edilir.

Quruluş xüsusiyyətlərinə görə hissi sinir ucları iki əsas qrupa bölünür: sərbəst və qeyri-sərbəst hissi sinir ucları. Sərbəst hissi sinir ucları yalnız ox silindrin uc şaxələrindən təşkil olunur (Şəkil 121). Qeyri-sərbəst hissi sinir uclarının əmələ gəlməsində isə həm ox silindrin şaxələri, həm də qliya hüceyrələri iştirak edir. Qeyri-sərbəst hissi sinir ucları qliya hüceyrələrindən əlavə bəzən xaricdən birləşdirici toxuma kapsulu ilə örtülürlər. Qeyri-sərbəst hissi sinir uclarının bu növü kapsullu sinir ucları adlanır. Birləşdirici toxuma iştirak etməyən qeyri-sərbəst hissi sinir ucları isə kapsulsuz sinir ucları adlanır.



Şəkil 121. Sərbəst hissi sinir ucları.

1 – dərinin epidermisi; 2 – dərinin lifli birləşdirici toxumasi (derma); 3 – sinir lifinin uc şaxələri; 4 – lifli birləşdirici toxumada sinir lifləri

Sərbəst hissi sinir ucları həm mieliniz və həm də mielinli sinir lifləri hesabına yaranır. Lakin bunlar çox vaxt mielinli hissi sinir liflərinin uc aparatlarını əmələ gətirir. Bu zaman mielinli sinir lifi uc nahiyyəsində öz mielinini itirir və çox ince şaxələrə bölünərək müxtəlif formalı-tor, şaxəli, yumaqcıq və s. formalı uc aparatlar əmələ gətirir. Sərbəst hissi sinir ucları epitel toxuması üçün xarakterdir. Bunlara dəridə, seroz qışalarда, cinsiyyət orqanlarında və s. yerlərdə təsadüf olunur. Epitel toxumasında olan sərbəst hissi sinir ucları bəzən Merkel hüceyrələri yaxud lamisə meniskləri (*meniscus tactus*) adlanan epitel hüceyrələri ilə rabitədə olur. Ox silindrin uc şaxələri lamisə menisklərinin ətrafında zərif tor əmələ gətirir.

Qeyri-sərbəst kapsulsuz hissi sinir uclarına birləşdirici toxumada təsadüf olunur (*Şəkil 122*). Bunlar adətən kolcuqlar formasında olur. Belə qeyri-sərbəst hissi sinir uclarının əmələ gəlməsində ox silindrin uc şaxələri və neyrolemmosit (*oligodendrogliosit* yaxud *oligodendroqliya*) iştirak edir.



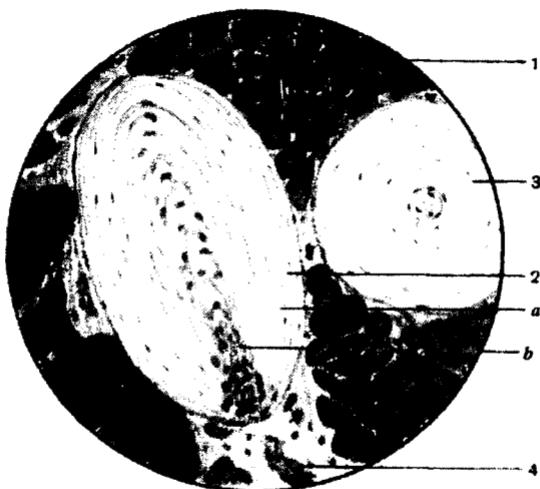
Şəkil 122. Birləşdirici toxumada qeyri-sərbəst kapsulsuz hissi (receptor) sinir ucları

Qeyri-sərbəst kapsullu hissi sinir ucları da birləşdirici toxumada yerləşir. Kapsullu reseptorlar (hissi sinir ucları) mürəkkəb şaxəli ox silindr dən, neyrolemmositlərdən (qliya hüceyrələrindən) təşkil olunmuşdur və onlar xaricdən, birləşdirici toxuma kapsulu ilə örtülürlər. Lakin belə reseptorlar formaca müxtəlif olur. Kapsullu reseptorlara lövhəli cisimcik, lamişə cisimciyi, soğanağabənzər cisimcik, cinsiyyət cisimciyi, uc kolba, sinir-vətər və sinir-əzələ iyiləri aiddir.

Lövhəli cisimcik adı gözəl aydın görünür və ölçüsü 3 mm-ə qədərdir. Bunlar oval şəklində olur, xaricdən birləşdirici toxumadan təşkil olunmuş 30-a qədər konsentrik lövhələrdən ibarət kapsulla örtülürlər (şəkil 123). Cisimciyin içərisində olio-dendroqliyalardan əmələ gələn daxili kolba yerləşir. Mielinli hissi sinir lifi mielinini itirərək daxili kolbanın içərisinə girir və orada mielinsiz ox silindr nazik uc şaxələrə bölünür. Elektron mikroskopu ilə müəyyən edilmişdir ki, qliya hüceyrələrinin əmələ gətirdiyi daxili kolba bir-birinə təmas edən 60-a qədər nazik sitoplazmatik lövhələrdən təşkil olunmuşdur. Hər lövhə bir hüceyrədir. Ox silindrin uc şaxələri daxili kolbanın lövhələrinə təmas edir və orada enliləşir. Şaxələrin ucunda çoxlu qovuqcuqlar və mitoxondrilər olur.

Daxili kolbanın lövhələrində isə xeyli miqdarda müxtəlif fermentlər-xolinesteraza, suksinat dehidrogenaza, adenozin-trifosfataza, turş və qələvi fosfatazalar aşkar edilmişdir. Kapsulu əmələ gətirən xarici lövhələrdə də az miqdarda həmin fermentlərə təsadüf olunur.

Lövhəli cisimciklərə dərinin birləşdirici toxuma qatlaşdırında, iri qan damarlarının xarici qatında, sümüküslüyündə, vətərlərdə, fassiyalarda və bütün daxili orqanlarda təsadüf olunur. Onlar dərinin dərin qatlarında və bütün daxili orqanlarda daha çox olur. Lövhəli cisimciklərin funksiyası təzyiq hissiyatını qəbul etməkdir.



Şəkil 123. Lövhəli cisimcik.

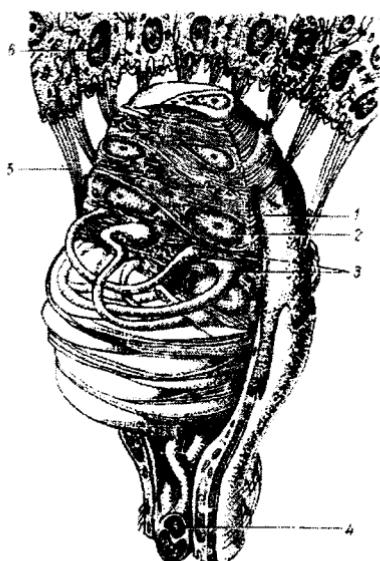
1 – mədəaltı vəzinin uc şöbəsi; 2 – lövhəli cisimciyin uzununa kəsiyi; a – xarici kolbanın lövhələri; b – daxili kolba; 3 – lövhəli cisimciyin eninə kəsiyi; 4 – lövhəli cisimciyə yaxınlaşan sinir lifləri

Lamisə cisimciyi uzunsov formada olub ox silindrdən, ox silindrin boyuna perpendikulyar yerləşmiş oliqodendroqliya hüceyrələrindən və onları xaricdən örtən nazik birləşdirici toxuma kapsulundan təşkil olunmuşdur (şəkil 124). Mielinli sinir lifi mielinini itirərək lamisə cisimciyinə daxil olur və orada mielinsiz (çılpaq) ox silindr geniş şaxələrə bölünür. Həmin şaxələr lamisə cisimciyinin daxilindəki oliqodendroqliya hüceyrələrinə temas edir. Konsulu əmələ gətirən birləşdirici toxuma başlıca olaraq kollagen liflərdən təşkil olunur.

Lamisə cisimcikləri dəri məməciklərinin tərkibində yerləşir. Bunların funksiyası temperatur hissəyyatını qəbul etməkdir.

Soğanağabənzər cisimcik də lövhəli cisimcik kimi ox silindrdən, qliya hüceyrələrindən ibarət daxili kolbadan və birləşdirici toxuma kapsulundan təşkil olunmuşdur. Lakin bunun ölçüsü lövhəli cisimcikdən kiçikdir. Kapsul qatlı quruluşa ma-

likdir. Ox silindr kolbaya daxil olduqdan sonra çoxlu miqdar uc şaxələrə bölünür və yumaqcıga bənzəyir. Bu reseptorlar oynaq bağları nahiyyəsində yerləşir.



Şəkil 124. Kapsullu lamisə cisimciyiinin ultramikroskopik quruluş sxemi.

- 1 – kapsul;
- 2 – xüsusi hüceyrələr (oligodendroqliya);
- 3 – sinir ucları;
- 4 – mielinli sinir lifi;
- 5 – kollagen liflər;
- 6 – epitel.

Cinsiyət cisimcikləri ox silindrindən, oligodendroqliya hüceyrələrindən və birləşdirici toxuma kapsulundan təşkil olunmuşdur. Bunlar girdə, nisbətən iri, iki-üç mielinli sinir liflərinə malik və birləşdirici toxuma kapsulu ilə örtülmüş yumaqcıq formasında olur. Cinsiyət cisimciklərinin daxilində olan ox silindr oligodendroqliya hüceyrələri üzərində çoxlu şaxələrə bölünərək yumaqcıq əmələ gətirir. Cinsiyət cisimciklərinə xərici cinsiyət orqanlarında, süd məməciklərində və s. yerlərdə təsadüf olunur.

Üc kolba da lövhəli və soğanağabənzər cisimciklər kimi ox silindrin uc şaxələrindən, oligodendroqliya hüceyrələrindən ibarət daxili kolbadan və onların üzərini örtən nazik birləşdirici toxuma kapsulundan təşkil olunmuşdur. Mielinli hissi sinir lifi kolbaya yaxınlaşdıqda mielinini itirir, kolbaya daxil olur və

orada şaxələrin ucu genişlənir. Daxili kolbada ox silindrin şaxələri ətrafında çoxlu ferment fəaliyi müəyyən edilmişdir.

Üc kolbalara üzəri çoxqatlı epitellə örtülmüş selikli qışaların xüsusi qatında, dərinin birləşdirici toxumasında və dilin eninəzolaqlı əzələ lifləri arasında təsadüf olunur. Bu reseptor da temperatur hissiyyatını qəbul edir.

Sinir-vətər iyi ox silindrin çoxlu uc şaxələrindən, bir neçə vətər dəstələrindən və birləşdirici toxuma kapsulundan ibarətdir. Kapsul uzunsov formada olur. İyin daxilində xüsusi maye olur və onun içərisində mielinini itirmiş ox silindrin uc şaxələri kolcuqlar kimi vətər lifləri dəstələrinə temas edir.

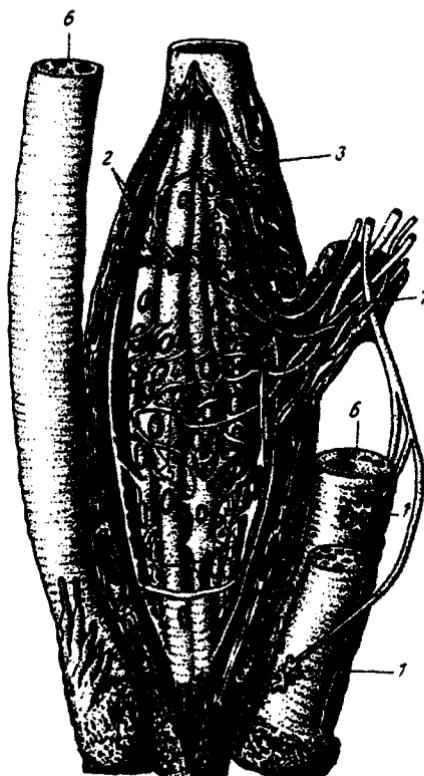
Sinir-vətər iyi adətən eninəzolaqlı əzələnin vətərə birləşdiyi yerdə olur. Vətərin kollagen lif dəstələri 10-15 əzələ lifləri ilə rabitədə olur və onlar birləşdirici toxuma kapsulu ilə əhatə olunur. Sinir-vətər iyinə diametri təxminən 16 mkm olan yoğun mielinli liflər yaxınlaşır. Onlar mielinini itirir və vətərin kollagen lif dəstələri arasında şaxələnir.

Sinir-vətər iyi əzələ yiğilması zamanı vətərdə meydana çıxan gərginliyə qarşı reaksiya verir. Beləki, əzələ gərginliyi nəticəsində sinir-vətər iyində yaranan siqnal onurğa beyninin tormozlanmaya cavabdeh neyronlarını qıcıqlandırır. Həmin neyronlar da müvafiq hərəkəti neyronların fəaliyyətini tormozlayır və nəticədə əzələlərin dərtılmasının qarşısı alınır.

Sinir-əzələ iyi ox silindrin uc şaxələrindən, eninəzolaqlı əzələ liflərindən və birləşdirici toxuma kapsulundan təşkil olunur (şəkil 125). İydaxili əzələ lifləri intrafuzal əzələ lifləri adlanır (latınca fusus-iy). İntrafuzal liflər qısa və yoğun olur, bunların miqdarı 10-12-yə qədər çata bilir. İntrafuzal liflərin yalnız uc hissəsində aktin və miozin miofilamentlər olur və onlar yiğilir. İntrafuzal əzələ liflərinin mərkəzi nahiyyəsi isə reseptor hissəni təşkil edir və həmin hissə yiğilmir. Bu liflərin sarkoplazmasında çoxlu girdə nüvələr aşkar edilir. Nüvələrə lifin hər yerində təsadüf olunur, lakin mərkəzi nahiyyəsində onların miqdarı daha çox olur. Mielinini itirmiş afferent ox

silindr uc şaxələrə bölünür və spiral kimi intrafuzal əzələ lifini əhatə edir.

Elektron mikroskopu ilə müəyyən edilmişdir ki, ox silindrin uc şaxələri iyadxılı xüsusi genişlənmələr əmələ gətirir, həmin yerdə çoxlu mitokondrilər və kiçik qovuqcuqlar yerləşir. Aksolemma intrafuzal əzələ lifinin sarkolemmasına temas edir, lakin aksoplazma və sarkoplazma bir-birinə qarışmir. Sinir-vətər iyində olduğu kimi sinir-əzələ iyində də kapsulun altında xüsusi maye olur.



Şəkil 125. Sinir-əzələ iyinin quruluş sxemi.

1 – əzələ lifində effektor sinir ucları; 2 – effektor (motor) düyməciklər; 3 – birləşdirici toxuma; 4 – nüvə kisəsi; 5 – hissi sinir ucları; 6 – skelet əzələ lifləri; 7 – sinir

Sinir-əzələ iyi əzələ liflərinin uzunluğunun dəyişilməsini və habelə bu dəyişilmələrin sürətini müəyyən edir. Əzələ boşaldığı zaman intrafuzal liflərin uzunluğu artır və bu da dərhal reseptor (sinir-əzələ iyi) tərəfindən qeyd olunur.

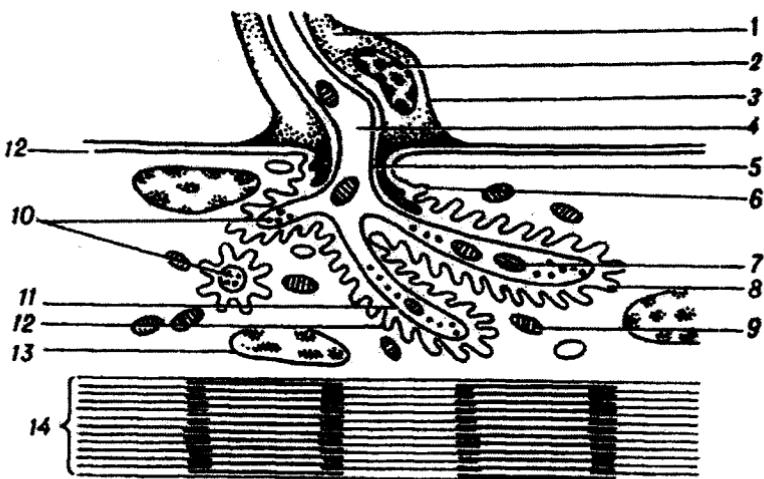
Intrafuzal liflər həmçinin effektor innervasiyaya malikdir. Nazik effektor sinir lifləri intrafuzal əzələ liflərinə yaxınlaşır və onların uc nahiyyəsində akson-əzələ sinapsı ilə qurtarır və buna görə də liflərin uc hissəsi yığılı bilir. Intrafuzal lifin uc hissələrinin yığılması onun mərkəzi, yəni reseptör nahiyyəsinin dərtılmasını gücləndirir və nəticədə reseptörün reaksiyasını (fəaliyyətini) yüksəldir.

Effektor sinir ucları

Effektor sinir ucları somatik və yaxud vegetativ sinir sisteminin effektor neyronlarında olan neyritlərin (aksonların) uc aparatlarıdır. Bu aparat vasitəsi ilə sinir impulsu işçi orqanların toxumalarına ötürülür. Effektor sinir uclarının iki tipi vardır: hərəki və sekretor sinir ucları.

Hərəki sinir ucları onurğa beyninin ön buyruqlarında olan hərəki neyronların yaxud baş beyin nüvələrindəki hərəki (motor) neyronların neyritlərinin uc aparatlarıdır. Bunlar sinir impulsunu neyritdən əzələ toxumasına-saya əzələ hüceyrələrinə yaxud eninəzolaqlı əzələ liflərinə ötürür. Eninəzolaqlı əzələ lifi üzərində yerləşən hərəki sinir ucu akson-əzələ sinapsı yaxud sinir-əzələ ucu adlanır. Sinir-əzələ ucu mielinli sinir lifinin ox silindrinin uc şaxələrindən və eninəzolaqlı əzələ lifinin ixtisaslaşmış sahəsindən təşkil olunur (şəkil 126). Akson-əzələ sinapsı mürəkkəb quruluşa malikdir və burada iki qütb müşahidə olunur: sinir və əzələ qütbləri. Mielinli sinir lifi əzələ lifinə çatdıqda mielin qatını (qişasını) itirir və uc şaxələrə bölünərək sinir qütbünü əmələ gətirir. Həmin şaxələr sarkolemmani (əzələ lifinin qişasını) əzələ lifinin daxilinə doğru basır və sarkolemma ilə birlikdə lifin içərisinə soxulur. Lakin bu zaman ox

silindr sarkolemmmanın altına, yeni sarkoplazmaya bilavasitə daxil olmur və sarkolemma ox silindrin şaxələrini əhatə edir. Elektron mikroskopu vasitəsi ilə ox silindrin uc şaxələrinin plazmolemması (aksolemma) ilə sarkolemma arasında eni 50 nm-ə bərabər olan sinaptik yarıq aşkar edilmişdir. Bu, birincili sinaptik yarıq (sahə) adlanır. Birincili sinaptik yarıqda aksolemma presinaptik zarı, sarkolemma isə postsinaptik zarı təşkil edir. Bundan əlavə, sarkolemma özü (əzələ lifinin membranı) çoxlu miqdarda büküsələr əmələ gətirir. Bunlardan isə ikincili sinaptik yarıqlar formalasılır. Birincili və ikincili sinaptik yarıqlar radial istiqamətdə bir-biri ilə rəbitədə olur, onlar homogen maddə ilə dolu olur.



Şəkil 126. Sinir-əzələ uclarının ultramikroskopik quruluş sxemi.

- 1 – neyrolemmositin sitoplazması;
- 2 – neyrolemmositin nüvəsi;
- 3 – neyrolemmositin plazmolemması (nevrilemma);
- 4 – sinir lifinin ox silindri (aksoplazma);
- 5 – aksolemma;
- 6 – sarkolemma (postsinaptik membran);
- 7 – aksoplazmadakı mitokondrilər;
- 8 – sinaptik yarıq (sahə);
- 9 – əzələ lifinin mitokondriləri;
- 10 – sinaptik qovuqcıqlar;
- 11 – presinaptik membran (aksolemma);
- 12 – sarkolemma;
- 13 – əzələ lifinin nüvəsi;
- 14 – miofilamentlərdən təşkil olunmuş miofibril

Sinaptik sahədə əzələ lifində eninə zolaqlar olmur, lakin həmin nahiyyədə əzələ lifində (sarkoplazmada) çoxlu mitokondrilər və nüvələrə təsadüf olunur. Sarkoplazma mitokondrilər və nüvələrlə birlikdə sinapsın əzələ qütbünü-postsinaptik qütbünü (hissəsini) əmələ gətirir.

Akson-əzələ sinapsında sinir qütbünü əmələ gətirən aksonun uc şaxələrinin aksoplazmasında çoxlu sinaptik qovuqcuqlar və mitokondrilər aşkar edilir. Sinaptik qovuqcuqlar aksonun uc şaxələri üçün xarakter olan mediatorla-asetilxolinlə dolu olur. Oyanma zamanı asetilxolin presinaptik membrandan keçərək sinaptik yarığa daxil olur və postsinaptik membranın xolinoreseptorlarına təsir edərək onların oyanmasına səbəb olur. Beləliklə, asetilxolin sinir impulsunu presinaptik qütbənən postsinaptik qütbə ötürür.

Presinaptik membranda (zarda) mukopolisaxaridlər, postsinaptik membranda (zarda) isə mediatoru parçalayan müxtəlif fermentlər-asetilxolinesteraza, suksinatdehidrogenaza və s. aşkar edilmişdir.

Saya əzələ toxumasında olan hərəki sinir ucları sadə quruluşda olur. Burada aksonun nazik uc şaxələri ya dəstə şeklində ya da ayrı-ayrılıqda əzələ hüceyrələri ilə rabitədə olur və nəticədə akson-əzələ sinapsı yaranır. Akson şaxələrinin uc hissəsində genişlənmələr əmələ gəlir və bu nahiyyədə xolinergik yaxud adrenergik presinaptik qovuqcuqlara təsadüf olunur.

Sekretor sinir ucları impulsu vəzi hüceyrələrinə ötürür və bunların vəzi hüceyrəsi ilə temasda olduğu yerdə akson-epitel sinapsı əmələ gəlir. Saya əzələ hüceyrələrinin üzərində olan hərəki sinir ucları kimi sekretor sinir ucları da quruluşuna görə sadə olur və bir-birinə bənzəyir. Hər iki tip sinir uclarını vegetativ sinir sisteminin qanqliondan sonrakı mielinsiz sinir lifləri əmələ gətirir. Mielinsiz sinir lifləri saya əzələ hüceyrələri və həmçinin vəzi hüceyrələri arasında nazik uc şaxələrə bölünür. Elektron mikroskopu vasitəsi ilə müəyyən edilmişdir ki, həmin şaxələr uc hissəsində (hüceyrələr üzərində) qalın-

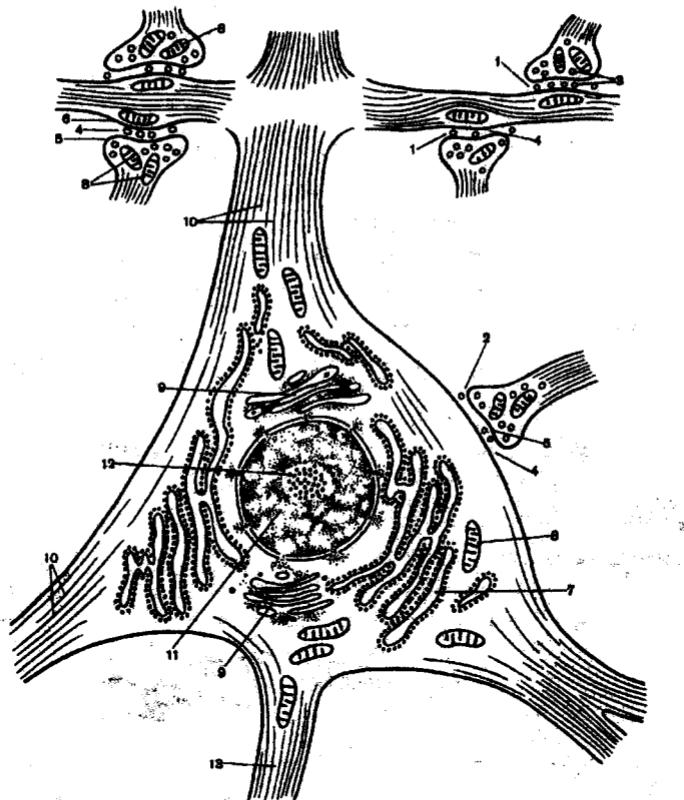
laşmalar əmələ gətirir və həmin nahiyyədə aksolemma bilavasitə sitolemmaya təmas edir. Akson şaxələrinin uc aparatlarında sinaptik qovuqcuqlar və mitoxondrilər aşkar olunmuşdur. Sinaptik qovuqcuqlar başlıca olaraq asetilxolinlə dolu olur.

Neyronlararası sinapslar

Sinaps termini ilk dəfə 1897-ci ildə Ç.Şerrington tərəfindən təklif edilmişdir. Neyronlar arasındaki rabitə sinapslar vasitəsi ilə həyata keçirilir (yunanca *synapsis*-birləşmə, təmas, rabitə). Sinir impulsunu sinapslar bir neyrondan digərinə ötürür.

Canlı organizmlərdə kimyəvi və elektrik sinapsları ayırd edilir. Kimyəvi sinapslar sinir impulsunu kimyəvi maddələrin (mediatorların) vasitəsi ilə bir neyrondan digərinə ötürür. Elektrik sinapslarında isə impuls mediatorların iştirakı olmadan bir-başa elektrik ötürülməsi ilə bir neyrondan digərinə verilir. Bunnarda sinaptik qovuqcuqlar olmur. Belə sinapslara insanda və ali heyvanlarda çox nadir halda təsadüf olunur.

Orqanizmdə olan sinapsların əksəriyyəti kimyəvi sinapslardır. Bunların bir neçə növü vardır: 1) akson-somatik sinaps; bir neyronun aksonu digər neyronun cismi ilə rabitədə olur; 2) akson-dendritik sinaps, yəni bir neyronun aksonu digər neyronun dendriti ilə təmasda olur; 3) akson-aksonal sinaps, yəni bir neyronun aksonu digər neyronun aksonu ilə rabitədə olur. Aksonun uc şaxələri müxtəlif sinapslarda eyni quruluşda olmur: bəzilərində sapşəkilli olub digər neyronun cismi yaxud dendritləri üzərinə sərilir, digərlərində isə uc hissədə müxtəlif formalı qalınlaşmalar (düymə, halqa və s.) əmələ gətirir. Formasından asılı olmayaraq hər bir sinapsda iki hissə (qütb) ayırd edilir: presinaptik qütb və postsinaptik qütb (şəkil 127). Presinaptik qütbü aksonun uc şaxələri, postsinaptik qütbü isə ikinci neyronun cismi yaxud dendriti əmələ gətirir.



Şəkil 127. Neyronlararası sinapsların ultramikroskopik quruluş sxemi. 1 – akson – dendritik sinaps; 2 – akson – somatik sinaps; 3 – presinaptik qovuqcuqlar; 4 – sinaptik yarıq; 5 – presinaptik membran; 6 – postsinaptik membran; 7 – endoplazmatik şabəkə; 8 – mitoxondri; 9 – hüceyrədaxili torlu aparat (Holci kompleksi); 10 – neyrofibrillər; 11 – nüvə; 12 – nüvəcik; 13 – neyrit (axon)

Elektron mikroskopu vasitəsi ilə müəyyən edilmişdir ki, presinaptik qütb kimyəvi cəhətdən daha fəaldır. Bu hissədə çoxlu miqdardı mitoxondrilər və presinaptik qovuqcuqlar aşkar edilmişdir. Presinaptik qovuqcuqlar mediatorlar ilə dolu olur.

Ön geniş yayılan mediatorlara asetilxolin və noradrenalin aiddir. Həmin mediatorlara müvafiq olaraq xolinerqik və adrenerqik sinapslar ayırd edilir. Xolinerqik sinapslarda olan qovuqcuqlar xırda-30-50 nm və açıq (parlaq) olur. Adrenerqik sinapsların qovuqcuqlarının diametri 50-90 nm-ə bərabərdir, onlar tünd olur və sıx yerləşir.

Elektron mikroskopu ilə baxdıqda sinapslarda iki membran (zar) aşkar edilir: presinaptik və postsinaptik membran. Presinaptik membranı aksolemma, postsinaptik membranı isə ikinci neyronun sitolemması təşkil edir. Bu membranlar arasında eni 20-30 nm olan sinaptik yarıq nəzərə çarpır (şəkil 128).



Şəkil 128. Akson – dendritik sinapsın elektron mikroskopik quruluşu. 1 – neyrit (akson); 2 – dendrit; 3 – presinaptik membran; 4 – postsinaptik membran; 5 – sinaptik yarıq; 6 – presinaptik qovuqcuqlar; 7 – mitoxondri; 8 – mitoxondri pipikləri (daragları)

Sinapslarda olan mediatorlar sinir impulsunu presinaptik qütbədən postsinaptik qütbe ötürür. Buna görə də sinaptik nahiyyədə impuls (oyanma) yalnız bir istiqamətdə, yəni aksondon ikinci neyrona tərəf ötürülür. Beləliklə, sinir impulsunun ötürülməsi polyarlıq (qütblük) xüsusiyyətinə malikdir. Bu

xüsusiyyət sinaptik qovuqcuqların yalnız presinaptik qütbədə olması və habelə postsinaptik membranda mediatorlara müvafiq reseptorların yerləşməsi ilə əlaqədardır (postsinaptik qütbədə mitokondrilər və sinaptik qovuqcuqlar olmur).

Sinir impulsunun bir neyrondan digər neyrona ötürülməsi zamanı bir neçə presinaptik qovuqcuqların membranı presinaptik membranla birləşir və qovuqcuqlarda olan mediatorlar presinaptik membrandan keçərək sinaptik yarığa töküür. Lakin qovuqcuqlar özləri presinaptik nahiyyədə qalır və onlar yenidən ardıcıl olaraq bir neçə dəfə mediatorla dolur.

Postsinaptik membranda mediatorlara qarşı həssas olan xüsusi zülal-reseptor olur. Bununla əlaqədar olaraq sinaptik yarıga keçən mediator aktiv şəkildə postsinaptik sahəyə təsir edir. Postsinaptik nahiyyədə sitoplazmanın submembran sıxlaması-postsinaptik sıxlama nəzərə çarpır. Həmin nahiyyədə bəzən sadə endoplazmatik şəbəkənin submembran sisternalarına təsadüf olunur. Mediatorun postsinaptik membranda olan reseptor zülalla qarşılıqlı təsiri nəticəsində postsinaptik membranın keçiriciliyi yüksəlir. Digər bioloji fəal maddələr də mediatorların rolunu oynaya bilər. Bunlara dofamin, qlisin, glutamin və qamma-amin yağ turşuları, serotonin, histamin və s. aiddir. Bunlardan dofamin, qlisin və qamma-aminyağ turşusu tormozlayıcı mediatorlarıdır.

Sinaps nahiyyəsində sinir impulsunun ötürülməsi sürətlənməklə bərabər, həm də ləngiyə bilir. Belə ki, akson-aksonal sinapsda impulsun ötürülməsi baş vermir, əksinə, həmin sinapsdan alınan impuls tormozlanır.

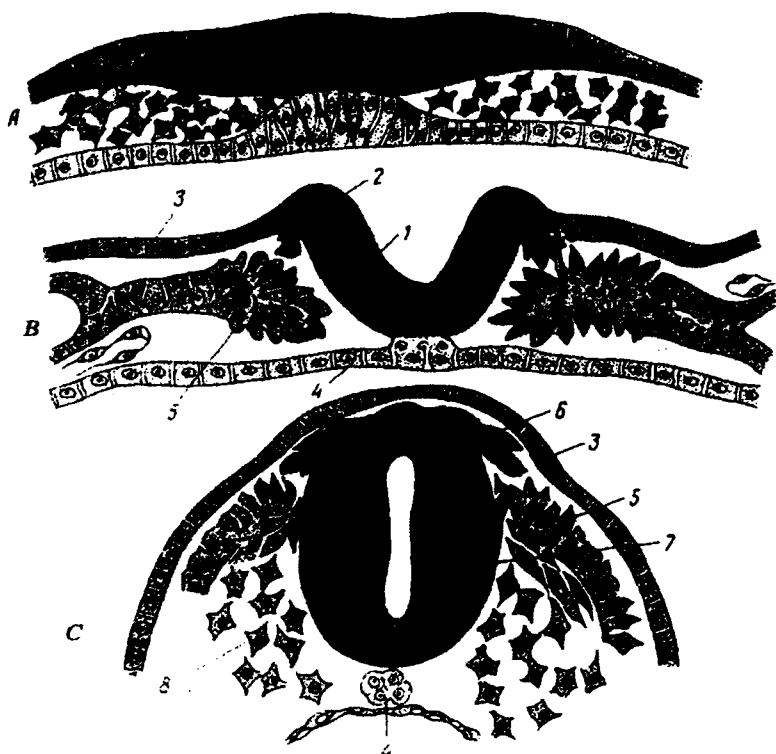
Elektrik sinapsları bir sıra xüsusiyyətlərinə görə kimyəvi sinapslardan fərqlənir. Belə ki, bunlardakı sinaptik yarığın eni ya 2 nm olur, ya da iki neyron arasında sinaptik yarıq olmur. Sinir hüceyrələri plazmolemmaları vasitəsi ilə bir-birinə toxunur. Bundan əlavə elektrik sinapslarında sinir impulsu hər iki istiqamətdə nəql oluna bilir.

Sinir toxumasının inkişafı

Sinir toxuması ektoderma mənşəli toxumadır. Rüseymin inkişafının əvvəllərində, məsələn, insanda rüseymin inkişafının üçüncü həftəsində ektoderma iki hissəyə differensiasiya edərək dəri və sinir ektodermasını əmələ gətirir. Dəri ektodermasından dərinin epidermis qatı və bu qatın törəmələri, sinir ektodermasından isə sinir toxuması inkişaf edir. Bu zaman ektodermanın dorzal hissəsini təşkil edən sinir ektoderması əvvəlcə tezliklə qalınlaşaraq sinir lövhəsinə çevrilir. Sonra sinir lövhəsi inkişaf edərək içəriyə doğru basılır və nəticədə onun mərkəzində sinir novçası meydana çıxır (şəkil 129). Sinir lövhəsinin kənarları isə qalınlaşır və yuxarıya doğru qalxaraq sinir yastıqlarını əmələ gətirir. Sinir novçası getdikcə dərinləşir və sinir yastıqları bir-birinə çataraq bitişir. Beləliklə, sinir lövhəsi sinir borusuna çevrilir. Sinir borusu dəri ektodermasından ayrılır və onun altında yerləşir.

Sinir borusu əmələ gələn zaman, bir qrup hüceyrələr ayrılaraq sinir yastiğı (darağı) ilə ektoderma arasında bütöv bir qat-qanqlıoz lövhə əmələ gətirir. Qanqlıoz lövhənin hüceyrələri miqrasiya edərək sinir borusunun yan tərəflərində qanqlıoz yastıqlar əmələ gətirir. Həmin yastıqlar seqmentlərə bölünür və sonralar bu seqmentlərdən kəllə-onurğa beyni qanqlionları inkişaf edir. Sonra isə bunlardan önə doğru miqrasiya edən hüceyrələrdən vegetativ sinir sisteminin qanqlionları əmələ gəlir. Vegetativ sinir sistemi, habelə periferik sinir sisteminin hissi sinirləri qanqlıoz lövhədən əmələ gəlir.

Sinir borusunun ucları qapalı olur. Borunun kranial hissəsindən baş beyin, kaudal hissəsindən isə onurğa beyni inkişaf edir. Sinir borusundan həmçinin periferik sinir sisteminin hərəki sinirləri də inkişaf edir.



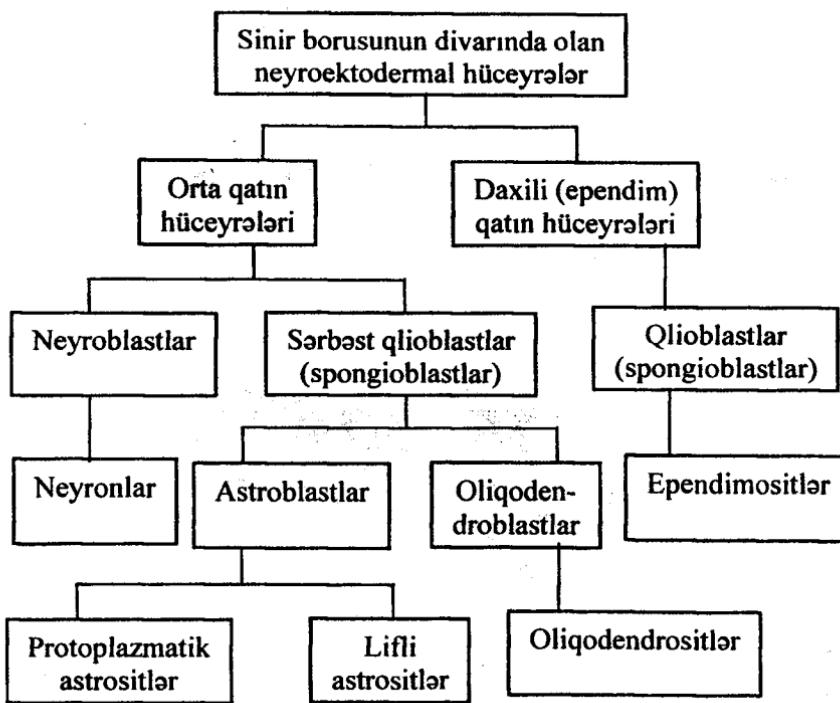
Şekil 129. Sinir borusunun formalaşması (sxem).

A - sinir lövhəsi; B - sinir novçasının əmələ gəlməsi; C - sinir borusunun meydana çıxması. 1 - sinir novçası; 2 - sinir yastığıları; 3 - dəri ektoderması; 4 - xorda; 5 - mezoderma; 6 - qanqlioz döv-hə; 7 - sinir borusu; 8 - mezenxim

Rüşeymi inkişafın əvvəllərində sinir borusunun divarı bir qatda yerləşən silindrik hüceyrələrdən təşkil olunur. Bu hüceyrələr mitoz üsulu ilə bölünüb çoxalır və nəticədə sinir borusunun divarında üç qat əmələ gəlir: daxili ependim qatı, orta mantı qatı və xarici kənarı qat.

Mərkəzi sinir sisteminin inkişafı zamanı sinir borusunun divarında olan neyroektodermal hüceyrələr diferensiasiya edərək daxili və orta qatın hüceyrələrini əmələ gətirir.

Mərkəzi sinir sisteminin inkişafı prosesində sinir borusunun neyroektodermal hüceyrələrinin diferensiasiyası



Daxili (ependim) qatın hüceyrələri fəal mitoz üsulu ilə bölünüb çoxalırlar və onlar diferensiasiya edərək qlioblastlara (spongioblastlara) çevirilir. Bu hüceyrələrdən isə ependimositlər inkişaf edir.

Orta qatın da hüceyrələri fəal bölünür. Lakin onlar iki istiqamətdə diferensiasiya edir: bunların bəziləri neyroblastlara, digərləri isə sərbəst qlioblastlara (spongioblastlara) çevirilir. Neyroblastlardan neyronlar (yetişmiş sinir hüceyrələri) inkişaf edir. Sərbəst qlioblastlar isə iki istiqamətdə diferensiasiya edir. Bunların bir qismi astroblastlara, digər qismi isə oliqodendroblastlara çevirilir. Oliqodendroblastlardan oliqodendrositlər

əmələ gəlir. Astroblastlar isə iki istiqamətdə diferensiasiya edərək protoplazmatik və lifli astrositləri əmələ getirir.

Neyroblastlar bölünmək qabiliyyətinə malikdir. Onlar əvvəllər girdə formada olur və çıxıntıları olmur. Lakin onlar inkişaf etdikcə öz formalarını dəyişərək armud şəklini alır. Sitolplazmada çoxlu miqdar endoplazmatik şəbəkə nəzərə çarpır, Holci kompleksi aydın görünür və ribosomların miqdarı artır. Sitoplazmada neyrofibrillər əmələ gəlməyə başlayır. Onlar əvvəllər yoğun olur. Neyrofibrillərdən sonra hüceyrədə ilk çıxıntı-neyrıt görünməyə başlayır. O, sürətlə uzanaraq neyroqliyanın içərisinə soxulur. Neyritlərin bəziləri sinir borusunun xarici qatından keçərək beynin ağ maddəsinə daxil olur, digərləri isə beyindən çıxaraq periferik sinirlərin əmələ gəlməsində iştirak edir. İnkişafın müəyyən mərhələsində, yəni neyritlər əmələ gəldikdən bir qədər sonra dendritlər yaranmağa başlayır. Adətən dendritlərin əksəriyyəti qıсадır, neyronun cismi yaxınlığında ağac kimi çox şaxələnir və müxtəlif miqdarda olur. Beləliklə, bütün neyronlar əvvəlcə birçixıntılı (unipolar) olur və bu çıxıntı yalnız neyridən təşkil olunur. Sonra isə tezliklə birçixıntılı neyronlardan ardıcıl olaraq ikiçixıntılı (bipolar) və çoxçixıntılı (multipolar) neyronlar inkişaf edir. Neyronun çıxıntıları onun cismindən uzaqlaşdırıqca olijodendroqliya hesabına qısa ilə örtülərək sinir lifinə çevrilir. Sonra mielinləşmə prosesi gedir və mərkəzi sinir sisteminin ağ maddəsi əmələ gəlir. Çıxıntılar uzandıqca neyronun cismində bazofil maddə meydana çıxır. Yeni zülal maddələrinin əmələ gəlməsi ilə əla-qədar olaraq neyroblastların sitoplazması artır və bunun da hesabına çıxıntılar yaranır. Beləliklə, neyroblastlar neyronlara çevirilir.

Sinir borusu ilə yanaşı qanqlioz lövhə də diferensiasiya edir. Sinir borusunun manti qatında olduğu kimi qanqlioz lövhədə də hüceyrələr əvvəlcə iki istiqamətdə diferensiasiya edərək neyroblastlara və qlioblastlara (spongioblastlara) çevirilir. Qısa müddət ərzində neyroblastlardan bipolar (iki

çixıntılı) neyronlar əmələ gəlir. Aşağı sinif onurğalılardan fərqli olaraq ali sinif onurğalılarda həqiqi bipolarar neyronların çıxıntıları hüceyrə cismindən çıxdığı yerdə bir-biri ilə birləşrək yalançı unipolyar (psevdounipolyar) neyronlara çevrilir.

Sinir toxumasının inkişafı zamanı bütün neyroblastlar neyronlara çevrilir və orqanizmdə sonralar yeni neyronlar əmələ gəlmir. Neyronlar bölünmə qabiliyyətinə malik deyildir. Buna görə də onların ömrü orqanizmin ömründə bərabərdir. Neyroqliya bölünmə qabiliyyətinə malikdir, lakin onlar neyroblastlara çevrilmir.

Mikroqliya yaxud qliya makrofaqları mezenxim mənşəlidir. Onlar sümük iliyinin promonositlərindən əmələ gəlir.

IX FƏSİL BITKİ TOXUMALARI

Bitki toxumalarının ümumi xarakteristikası

Bitkilər haqqında təlimin əsasları XVII əsrдə qoyulmuşdur. İngiltərə alimi Robert Huk 1665-ci ildə hüceyrəni kəşf etəklə bitkilərin quruluşu haqqında ilk məlumat vermişdir. Özüün icad etdiyi mikroskop altında mantar kəsiyinə baxaraq, o, arı şanını xatırladan quruluşu aşkar etmişdir. R. Huk onların boşluqlarını hüceyrələr adlandırmışdır.

Hüceyrənin kəşf edilməsi bitkilərin daxili quruluşunun onların anatomiyasının öyrənilməsini sürətləndirdi. Bitki anatomiyasının baniləri italiya həkimi Marçello Malpigi (1628-1694) və ingiltərə alimi Neemiya Qryudur (1641-1712). Onlar bir-birindən asılı olmayaraq, eyni vaxtda bitki anatomiyasına aid monoqrafiyalar təqdim etmişdilər. M. Malpigi gövdənin və yarpağın daxili quruluşunu təsvir etmişdir. O, həm də qabiq ilə daşınan maddələrin enən axının mövcud olmasını təsdiq etmişdir. N. Qryu kökün quruluşunu, bitkilərin əsas orqanlarında ötürürcü toxumaların yerləşməsini öyrənmiş və bitkilərin bütün orqanlarının özlərinə xas müəyyən quruluşa malik olması fikrini irəli sürmüdüdür.

1807-ci ildə Q.F.Link (1767-1851) ədəbiyyata parenxim və prozenxim hüceyrələr anlayışlarını daxil etmiş və hüceyrələri formalarına görə iki qrupa ayırmışdır. Birinci qrupa küre, izodiametrik yaxud prizmaşəkilli hüceyrələr, ikinci qrupa uzun, ucları sivri olan hüceyrələr daxildir. Həmin hüceyrələrdən ibarət olan toxumalar müvafiq olaraq parenxim və prozenxim adlanır.

1812-ci ildə maserasiya üsulundan istifadə etməklə, İ. Moldenqaver (1766-1827) hər hüceyrənin fərdiliyini sübut etmişdir. 1830-cu ildə F. Meyen (1804-1840) hüceyrəni qilafla məhdudlaşan boşluq, qilaflı işə membran adlandırmışdır. Toxu-

maların sonrakı tədqiqində bu məlumatların böyük əhəmiyyəti olmuşdur.

XIX əsrin ikinci yarısının botanikləri A. de Bari (1831-1898) və F. van Tigem (1839-1914) yerləşməsindən asılı olma-araq eyni quruluşlu hüceyrələrin cəmini toxuma adlandırdılar. F. van Tigem toxumaların təsnifatını tərtib edərək, hüceyrələrin canlı tərkibinə diqqət yetirmişdir. O, toxumaları iki qrupa-canı və ölü toxumalara ayırmışdır. Toxumaların belə təsnifatı oldu-qca şərtidir. Ölü toxumalar inkişafın ilk mərhələlərində canlı hüceyrələrdən ibarət olur, canlı toxumaların hüceyrələri isə tədricən öz tərkiblərini itirir və ölü toxumalar sırasına daxil olurlar.

Y. Saks (1832-1897) bitki toxumalarını üç qrupa ayırb. Bunlar örtücü, ötürücü və əsas toxumalardır. Bu təsnifat hal-hazırda da istifadə edilir. Qeyd etmək lazımdır ki, bir toxumanın tərkibinə çox vaxt həm müxtəlif quruluşlu, həm də müxtəlif funksiyalı hüceyrələr daxil olur. Məsələn, örtücü toxumanın tərkibinə həm suyu və üzvi maddələri ötürən, həm də mexaniki rol oynayan və qalın, odunlaşmış qılıfa malik olan hüceyrələr daxildir. Örtücü toxuma yalnız daxili toxumaları xarici mühitin əlverişsiz amillərindən qorur, həm də qazlar mubadiləsində və transpirasiyada iştirak edir. Belə müxtəliflik toxumaların təsnifatında çətinlik yaradırdı.

Alman botanikləri S. Švendener (1829-1919) və F. Qaberlandt tərəfindən təklif edilmiş bitki toxumalarının təsnifati ən uğurlu təsnifatlardan biridir. Onun əsasını funksional yanaşmalar təşkil edir.

Toxumanın quruluşu və bitkidə yerləşməsi maksimal fizioloji aktivlik prinsipinə tabedir. Əsas funksiya ilə yanaşı toxuma bir yaxud bir neçə əlavə funksiyalar da yerinə yetirə bilər. Bu da onu təşkil edən hüceyrələrin morfoloji diferensiasiyasını müəyyən edir.

Anatomik –fizioloji təsnifatla yanaşı toxumaların mənşəyinə əsaslanan ontogenetik təsnifat da mövcuddur.Bu təsnifata görə toxumalar birinci və ikinci toxumalara ayrılırlar.

Mənşəyinə, uruluşuna görə eyni olan bir və yaxud bir neçə funksiyarı yerinə yetirməyə uyğunlaşmış hüceyrə kompleksləri ara maddə ilə birlikdə toxuma adlanır.Toxuma latinca *textus*,yunanca *histos* adlanır.Thxumaya bitkilərlə yanaşı həmçinin göbələkdə də rast gəlmək olur (Mehdiyeva L.M., 2006)

Bitkilərin quruluşu milyon illər müddətində mürəkkəb olmuşdur.Təkamül prosesində yeni toxumalar əmələ gəlmişdir və toxumaların tərkibinə daxil olan hüceyrələrin müxtəlif növlərinin sayı artmışdır.Belə ki,ibtidai yosunlarda bütün hüceyrələr eynidir.Digər yosunlarda isə müxtəlif növ hüceyrələrə təsədűf edilir.Lakin ən mürəkkəb yosunlarda onların sayı 10-dan çox olmur. amırlarda –təxminən 20.qızılarda 40-a yaxın,örtülü-toxumlu bitkilərdə 80-a yaxın müxtəlif tipli hüceyrələr mövcuddur.

Bitki toxumalarının təsnifatı

Hal-hazırda bitki toxumalarının aşağıdakı təsnifatı istifadə edilir:

I. Törədici toxumalar (meristemalar)

- 1) təpə (apikal)
- 2) yan (lateral)
 - a)birinci (prokombi,perisikl)
 - b)ikinci (kambi,fellogen)
- 3) interkalyar
- 4)zədə

II. Örtücü (sərhəd) toxumalar

1) xarici (yarpaqda və cavan budaqlarda) -əsas funksiyaları qazlar mübadiləsi, transpirasiya və mexaniki müdafiə

- a) birinci (epiderma)
- b) ikinci (periderma)
- c) üçüncü (ölü qabıq yaxud ritidom)

2) xarici (kökdə) -əsas funksiyaları maddələrin və suyun udulması

- a) rizoderma
- b) ekzoderma

III. Əsas yaxud parenxim toxumalar

- 1) assimilyasiya toxumaları
- 2) ehtiyat toxumaları
- 3) aerenxima

IV. Mexaniki (dayaq,skelet) toxumaları

- 1) kollenxima
- 2) sklerenxima
 - a) liflər
 - b) sklereidlər

V. Ötürüçü toxumalar

- 1) ksilema (oduncaq)
- 2) floema (lub,alt qabıq)

VI. İfrazat toxumaları

- 1) xarici
 - a) vəzili tükcükler (trixomalar) və çıxıntılar (emergensler)
 - b) nektarlıqlar
 - c) hidatodlar
- 2. daxili
 - a) ifrazat hüceyrələri (efir yağları, qətran, kristallar, tanninlər)

- b) çorxhüceyrəli ifrazat tutumları
- c) süd şirəsi borucuqları

Meristema istisna olmaqla,bütün toxumalar sabit toxumalar adlanır.

Eyni hüceyrələrdən ibarət olan toxumalar sadə toxumalar (məsələn,törədici toxumalar,əsas yaxud parenxim toxumalar),bir neçə hüceyrə növündən ibarət olan toxumalar mürrəkkəb toxumalara aiddir (məsələn,örtücü və mexaniki toxumalar)

Təkamül prosesində bitkilərdə ilk dəfə örtücü və ötürüçü toxumalar əmələ gəlmişdir.

Törədici toxumalar –meristemalar

Bitkilərdə meristemalar (yun.meristos –bölgünən) böyümə prosesləri gedən zonalarda yerləşir.

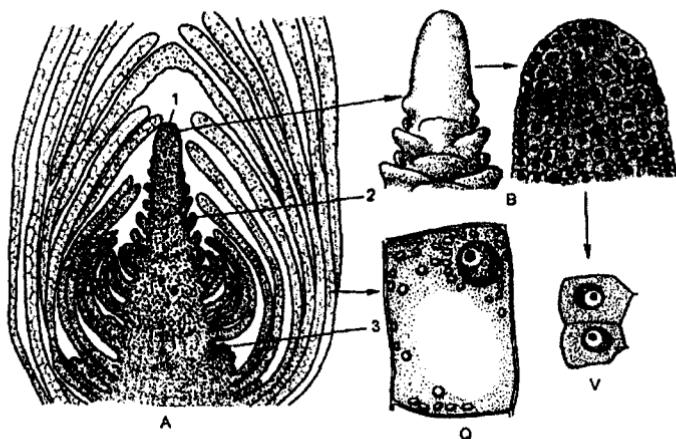
Məlumdur ki,bitki bütün ömrü boyu böyüyür və uzunmüddətli böyümə bitkiləri heyvan orqanizmlərindən fərqləndirən xarakter xüsusiyyətdir.Belə böyümə yalnız törədici toxumaların mövcudluğu hesabına mümkündür.

Meristemalar diferensiasiya etməmiş,yəni ixtisaslaşmış və xarici görünüşü eyni olan hüceyrələrdən ibarətdir.Meristemalardan əmələ gələn hüceyrələr diferensiasiya edir,yəni müxtəlif olur və bitkinin bütün toxumalarına və orqanlarına başlangıç verir.

Meristemalar bitkinin bütün ömrü boyu saxlanılır.Bu onunla əlaqədardır ki,meristemalarda müəyyən miqdarda inisial hüceyrələr olur, onlar isə bölünmək xassəsini saxlayaraq ,qeyri-müəyyən dəfə bölünə bilər.Meristemənin digər hüceyrələri inisial hüceyrələrin törəmələridir,onların bölünməsi məhdudlaşır və nəhayət,sabit toxumalara çevrilirlər .

Ali bitkilərdə meristemaların paylanması çox tez,orqanizmin inkişafının ilk mərhələlərində başlayır.Mayalanmış yumurta hüceyrəsinin bölünməsi nəticəsində meristematiq hüceyrələrdən ibarət olan rüşeym əmələ gəlir.Onun iki əks qütblərində -rüşeym kökcüyünün və ilk tumurcuğun uclarında inisial hü-

ceyrələrin qrupları yerləşir. Həmin qruplardan uc yaxud apikal (lat.apex-uc,təpə) meristemalar formalaşır (Şəkil 130) Həmin meristemaların hesabına kökün və zoğun uzununa böyüməsi baş verir. Onların bilavasitə törəmələri ixtisaslaşmış meristemalara – protoderma (yun.protos-ilk,derma-dəricik), əsas meristema və prokambiyə (lat.pro-əvvəl,kambium-dəyişmə) differensiasiya edir.



Şəkil 130. Elodeya zoğununda təpə meristemasi: A –uzunluğa kesik; B – böyüme kənəsu (xarici görünüş və uzunluğa kesik); V – birinci meristemin hüceyrələri; Q – formalasılmış yarpağın parenxim hüceyrəsi 1-təpə (apikal) meristema; 2- interkalyar meristema; 3-yan (lateral) meristema

Yan-lateral (lat.lateralis-yan) meristemalar əsas orqanlarda (gövdədə,kökdə) silindrik formali laylar əmələ gətirir. Yan meristemaların bəziləri apikal meristemalarla sıx əlaqədə əmələ gəlir. Bunlar birinci meristemalar –prokambi, perisikl (yun. peri - yanında, syklos-dairə) adlanır. Digər yan meristemalar –kambi (lat.kambium-dəyişmə, vəzətmə), fellogen (yun.phellos-mantar,gennao-əmələ gətirən) sonradan əmələ gəlir və ikinci meristemalar sayılır. Birləpəli bitkilərin çoxunda ikinci meristemalar olmur, bu halda bitkinin bütün gövdəsi yalnız birinci meristemaldan ibarət olur.

İnterkalyar (lat.intercalatio qoyma, lavə) meristemalar bütünumaralarının əsaslarında yerləşən aktiv böyükən meristematik sahələrdir.Təpə və yan meristemalardan interkalyar meristealar aşağıdakılarda fərqlənir:

1) onların tərkibində diferensiasiya etmiş elementlər var.

2) onlarda inisial hüceyrələr yoxdur.İnterkalyar meristemalar müvəqqəti xarakter daşıyır və sonda sabit toxumalara çevrilir.

Zədə (travmatik) meristemalar zədələnmiş yerlərdə canlı hüceyrələrdən diferensiasiya yolu ilə əmələ gəlir.Sonra ardıcılıqla müdafiəedici mantar yaxud digər toxumalar yaranır.

Örtücü toxumalar

Örtücü toxumaların əmələ gəlməsi bitkilərin quruda yaşamağa başlamalarının əsas nəticələrindən biridir.

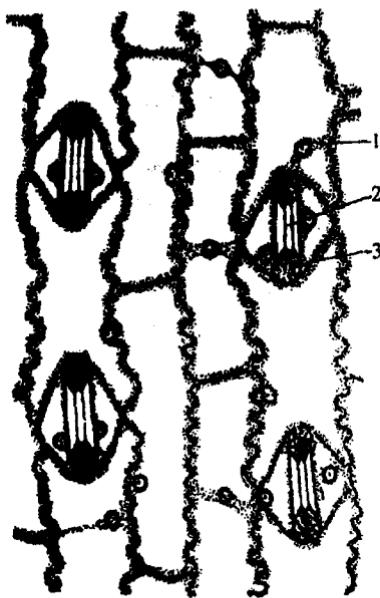
Müxtəlif meristemalardan əmələ gəlməsindən və quruluşundan asılı olaraq gövdə və yarpaqlarda olan örtücü toxumalar üç tipə ayıırlar:epiderma,periderma və ölü qabiq (ritidom)

Epiderma (yun.epi-üstdən, derma-dəricik) zoğun apikal meristemasinin xarici qatından (protodermadan) əmələ gəlir, yarpaqları və cavan gövdələri örtür.Sonra onu ikinci meristemalardan əmələ gələn periderma (yun.peri-yanında, derma-dəricik) və ölü qabiq əvəz edir.Periderma kökdə də əmələ gəlir.

Epiderma daxili toxumaları mexaniki təsirlərdən,quru maqdən müdafiə edir, qazlar mübadiləsi və transpirasiyanı tənzimləyir,bitkilərin daxilinə xəstəlik törədən orqanizmlərin keçməsindən və heyvanlar tərəfindən yeyilməsindən qoruyur.O, canlı hüceyrələrdən ibarətdir.

Epiderma mürəkkəb toxumadır, çünki onun tərkibinə morfoloji cəhətdən müxtəlif hüceyrələr daxildir:1) epidermanın əsas hüceyrələri,2) ağızçıqların qapayıcı və əlavə hüceyrələri,3) trikomalar (tükçüklər) –epidermal hüceyrələrin törəmələri.

Epidermanın əsas hüceyrələri çox sıx yerləşir (şəkil 131). Hüceyrələrin yan divarları əksər hallarda girintili-çıxıntılı olur,



Şekil 131. Qarğıdalu yarpağının epidermisi: 1 - epidermis hüceyrəsi; 2- ağızçıq; 3 - ağızçıqın qapayıcı hüceyrələri

nəticədə epidermanın möhkəmliyi artır. Divarın ən qalın daxili qatı sellüloza və pektin maddələrindən ibarətdir. Hüceyrələrin qalın divarlarında selüloza qatları ilə növbələşən bir neçə kutikula qatı yerləşir. Kutikula rütubətli vəziyyətdə mayeləri və qazları daha asan keçirir, quruduqdan sonra onun keçiriciliyi azalır. Hüceyrələrin protoplazmasında xırda xloroplastlar, vakuol, müxtəlif pigmentlər və nüvə müşahidə edilir. Epidermanın bəzi hüceyrələrində endoplazmatik şəbəkə, olci aparatı yaxşı inkişaf etmişdir.

Epidermanın əsas hüceyrələri arasında ağızçıqlar yerləşir. Ağızçıqlar paxla formalı iki qapayıcı hüceyrələrdən ibarətdir, onlar hüceyrəarası-ağızçıq yarığı ilə ayrılmışdır. Ağızçıq yarığı açılır yaxud bağlanır, bununla transpirasiya və qazlar mübadiləsi tənzimlənir. Qapayıcı hüceyrələr canlıdır, nüvə və xloroplastlar yaxşı müşahidə edilir. Bu hüceyrələrdə fotosintez prosesi baş verir.

Ağızçıqlarla yanaşı olan epiderma hüceyrələri çox vaxt diər əsas hüceyrələrdən fərqlənir. Onlar ağızçıqyanı yaxud kənar (əlavə) hüceyrələr adlanır. Qapayıçı hüceyrələr ağızçıqyanı hüceyrələrlə birlikdə ağızçıq kompleksini təşkil edir.

Trixomaları (tükcükləri) epiderma hüceyrələrinin xarici çıxıntıları əmələ gətirir (yun. trichoma-saç, tük). Trixomalar iki funksional növə ayrılır: örtücü və vəzili. Örtücü tükcüklər bitki-ni istilikdən, artıq transpirasiyadan və heyvanlardan qoruyur. Onlar bir hüceyrəli yaxud çox hüceyrəli, sadə, şaxəli və ulduzvari olur. Örtücü trixomalar uzun müddət canlı qalır, lakin əksər hallarda onlar məhv olur və hava ilə dolur. Bəzi bitkilərdə, məsələn, uzunbar bənövşədə (senpoliyada) o, yarpağın bütün ömrü boyu saxlanılır.

Vəzili tükcüklər də bir hüceyrəli yaxud çox hüceyrəli olur. Bir hüceyrəlilərdən gicitkanın yandırıcı tükcüklərini göstərmək olar. Tükçük dəriyə batır, histaminlərlə və asetilxolinlə zəngin olan maye ifraz edir, nəticədə yanıq hissiyyatı yaranır. Vəzili tükcüklər adətən örtücü tükcüklərdən daha çox yaşayırlar.

Kökün örtücü toxuması. Yerüstü vegetativ orqanların epidermasına uyğun gələn cavan kökün xarici birqatlı toxuması rizoderma (lat. rizos-kök, derma-dəricik) yaxud epiblema (yun. epiblema-örtük) adlanır. Bu toxuma kök tellərini əmələ gətirir. Kök telləri torpaqdan suyu və suda həll olmuş mineral maddələri udur. Bununla əlaqədar olaraq rizoderma bitkinin absorbsiya sisteminə aid edilir və sorucu toxuma adlanır.

Kökün birinci örtücü toxuması ekzoderma (yun. exo-xaricdən, derma-dəricik) rizodermanın altında yerləşən çoxbucaqlı, sıx yerləşən parenxim hüceyrələrdən ibarət olub, kök tellərinin məhv olmasına sonra diferensiasiya edir.

Bitkilərin gövdələrində və köklərində ikinci qalınlaşma baş verir və birinci örtücü toxumalar ikinci örtücü toxuma – mantar yaxud fellema ilə əvəz olunur. Fellogen (mantar kam-bisi) və felloderma (mantar parenximi) ilə birlikdə mürəkkəb çoxqatlı örtücü toxumanın-peridermanın tərkibinə daxil olurlar. Fellogen birqatlı meristemadır.

Mantarın hüceyrələri sıx yerləşir, hüceyrəaları olmur. Mantar müdafiə funksiyasını yerinə yetirir, gövdə və budaqlara

mexaniki möhkəmlik verir. Mantarda qazlar mübadiləsini təmin edən mərciməklər (keçid dəlikləri) formalasır.

Ölü qabıq-üçüncü örtücü toxuma. Ağacvari bitkilərin əksəriyyətində hamar peridermanı ölü qabıq əvəz edir. Bəzi ağaclararda (çinar, evkalipt) ölü qabıq əmələ gəlmir.

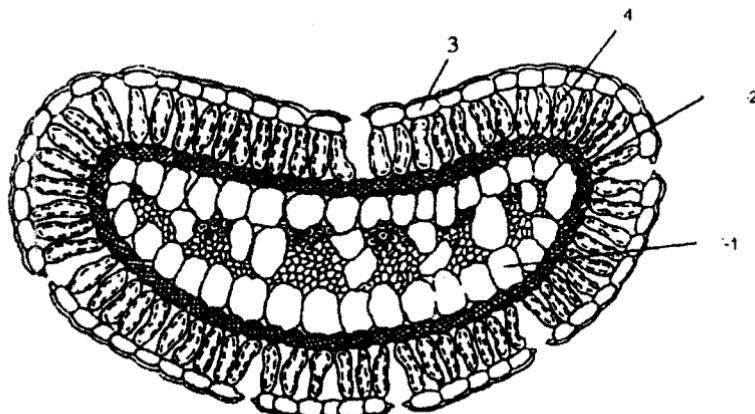
Ölü qabıq qabığın daha dərin toxumalarında peridermanın yeni qatlarının təkrar əmələ gəlməsi nəticəsində formalasır. Bu qatların arasında yerləşən canlı hüceyrələr məhv olur. Beləliklə, ölü qabıq mantarın və qabığın digər məhv olmuş toxumalarının növbələşən qatlarından ibarətdir, yəni ölü qabıq toxumalar kompleksidir. Ölü qabıqda çatlar əmələ gəlir. Bu çatlar dərinlikdə yerləşən canlı toxumalara çatırlar. Ölü qabıq ağacların gövdələrini mexaniki zədələnmədən və temperaturun kəskin dəyişməsindən müdafiə edir.

Əsas yaxud parenxim toxumalar

Əsas toxumalar bitkinin müxtəlif orqanlarının əsas kütləini təşkil edir. Onları həmçinin doldurucu əsas parenxima yaxud sadəcə parenxima (yun. parenxima-doldurulmuş) adlandırırlar. Əsas toxuma nazikdivarlı canlı hüceyrələrdən ibarətdir. Hüceyrələr arasında boşluqlar vardır. Parenxim hüceyrələri müxtəlif funksiyalar yerinə yetirirlər: fotosintez, ehtiyat maddələrin saxlanması, maddələrin udulması və s.

Parenxim toxumalar əsasən üç yarımqrupa ayrılır: 1) assimilyasiya toxumaları yaxud xlorenxima; 2) ehtiyat parenximi; 3) aerenxima.

Assimilyasiya yaxud xlorofil daşıyan parenxima **xlorenxima** (yun. chloros-yaşıl, enxima-toxuma) adlanır. Assimilyasiya toxumaları nisbətən sadə quruluşa malikdir. Hüceyrələr nazikivarlı, eynicinslidir (şəkil 132). Sitoplazmada müxtəlif orqanoidlər yerləşir. Organoидlər arasında ən vacibi xloroplastlardır. Xloroplastlar adətən hüceyrənin divarı uzununa bir qatda yerləşir. Xlorenximanın böyükən hüceyrələrində xloroplastların miqdarı 5 dəfə və daha çox artır. Xloroplastların ümumi həcmi hüceyrə protoplazmasının həcmiinin 70-80%-ni təşkil edə bilir.



Şekil 132. Sieda (*Suoeda arcuata*) bitkisinin yarpağının enine kesiyi: 1-su saxlayan toxuma (acrenxima); 2- əhatəedici hüceyrələr; 3 - epidermis; 4 - xlorenxima

Böyükən hüceyrələrdə xloroplastlar əksər bitkilərdə 5-10 gün müddətində formalasır. Bu toxuma yarpaqlarda və cavan gövdələrdə daha yaxşı inkişaf etmişdir. Xlorenximaya, habelə çiçəyin kasa yarpaqlarında və bitkilərin dəyməmiş meyvələrində təsadüf edilir. Yarpağın xlorenximası sütunvari və süngərvəri toxumalara diferensiasiya edir. Sütunvari toxuma yüksək foto-intetik aktivliyə malikdir.

Ehtiyat parenximi. Bitkilərdə sintez edilmiş üzvi maddələrin çox hissəsi ehtiyat halında toplanır. Həmin maddələr ehtiyat toxumalarının hüceyrələrində toplanır. Birillik bitkilərdə ehtiyat parenximin miqdarı çox deyil, çoxillik bitkilərdə isə xüsusi orqanlarda—soğanaqlarda, kökümsovılarda, gövdə və kök yumrularında, meyvəköklərdə çox yaxşı inkişaf etmişdir. Lakin adı köklərdə və gövdələrdə də müşahidə edilir. Ehtiyat maddəleri özəkdə, ilk qabıqda, habelə şirəli meyvələrin meyvəyanlığında, toxumlarda bilavasitə rüseyimdə yaxud da xüsusi toxumalarda—endospermde toplanır.

Ehtiyat toxumalar adətən izodiametrik, çoxbucaqlı yaxud dairəvi, canlı, qilaflarında sadə məsamələr olan hüceyrələrdən ibarətdir. Toplanan maddələrin vakuollarda, hialoplazmada,

plastidlərdə və qılfadə yerləşməsindən asılı olaraq həmin hüceyrələrin quruluş xüsusiyyətləri dəyişir.

Maddələr bərk yaxud həll olunmuş halda olur. Nişasta və züləllər bərk dənələr formasında toplanır.

Üzvi maddələrlə yanaşı hüceyrələr suyu da ehtiyat halında toplanır. Belə hüceyrələr əsasən nazikdivarlı və iri vakuollu olur.

Aerenxima. Çox vaxt bitkilərdə hüceyrəlaraları irihüceyrlə toxuma əmələ gətirir. Əgər bu toxumada ventilyasiya funksiyası üstünlük təşkil edirsə, onu aerenxima (yun.aer-hava,enxima-burada toxuma) adlandırırlar. Aerenxima parenxim toxumalarının özünə-məxsus modifikasiyasıdır. Bəzi hallarda isə aerenximanın tərkibinə mexaniki, ifrazat və digər hüceyrələr daxil olur. Normal qazlar mübadiləsini və daxili toxumaların oksigenlə tezin edilməsini çətinləşdirən mühitdə aerenxima yaxşı inkişaf edir, məsələn, suda yaxud bataqlıqda bitən bitkilərdə .

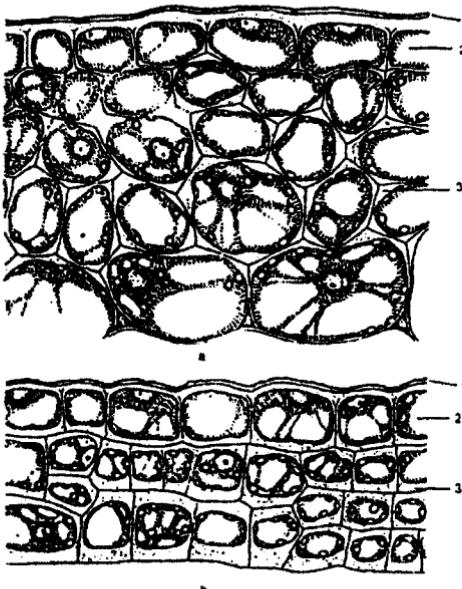
Mexaniki toxumalar

Su bitkilərində bu toxumalara tələbat zəifdir yaxud heç yoxdur. Su onları çox yaxşı saxlayır, çünki suyun sixlığı havanın sixlığından bir neçə dəfə çoxdur. Rütubətli yerlədə yaşayan kiçik bitkilərdə də mexaniki toxumalar zəif inkişaf edir.

Bir hüceyralı yosunlarda mövcud olan elastiki qılf xarici skelet rolunu oynayır və orqanizmin sabit formasını təmin edir. Gər çox hüceyrlə orqanizmin ölçüləri kiçikdirlər və o, suya batırılmış vəziyyətdədirsa, azik qılf orqanizmin möhkəmliyinin və formasının saxlanması üçün kifayətdir. Lakin iri, yerüstü bitkilər üçün bu dayaq sistemi kifayət deyil, onlarda xüsusi mexaniki toxumalar əmələ gəlir və hüceyrələrin qılafları qalındır. Hüceyrələrin canlı möhtəviyyatı məhv olandan sonra da bu qılaflar orqanizmin dayağı ola bilər.

Hüceyrələrin formasından, hüceyrə divarının kimyəvi tərkibindən və qalınlaşma tipindən asılı olaraq mexaniki toxumalar iki növə bölünür: kollenxima və sklerenxima. Bu toxumalar qalındıvarlı, əksər hallarda divarları odunlaşmış olan hüceyrələrdən ibarətdir. Çox vaxt bunlar ölü hüceyrələrdir.

Kollenxima (yun. kolla-yapışqan, enxima-toxuma) əsas məristemanın törəməsidir. Böyükən orqanlar üçün bu toxurna olduqca əhəmiyyətlidir, çünki onun hüceyrələri uzanma qabiliyyətinə malikdir. Kollenxima gövdələrdə, yarpaqlarda və yarpaqların saplaqlarında müşahidə edilir (Şəkil 133). Kollenxim hüceyrələrinin qılafları qeyri-bərabər qalınlaşır və hüceyrələr bölünmə qabiliyyətini uzun müddət saxlayırlar. Adətən onların tərkibində xloroplastlar olur, ona görə də fotosintezdə iştirak edirlər. Kollenxim hüceyrələrinin qılafları odunlaşdır. Kollenxima cavan orqanların möhkəmliyini təmin edərək, əhatə edən toxumaların uzanması ilə bərabər özü də uzanma qabiliyyətinə malikdir.



Şəkil 133. Kollenxima: a – çuğundur yarpağının saplağında bucaqlı kollenxima;
b – günəbaxanın gövdəsində lövhəli kollenxima: 1-kutikula; 2- epiderma;
3-kollenxim hüceyrələrinin qalınlaşmış divisorları

Hüceyrə qılaflarının qalınlaşmasının xarakterinə görə kollenximanın 3 tipini ayıırlar: bucaqlı, lövhəli və boş.

Bancaqlı kollenximada 3-5 qonşu hüceyrənin qılaflarının künclərdə qalınlaşan hissələri birləşir və 3-5 bucaqlar əmələ gə-

tirirlər. Lövhəli kollenximada qılafların qalınlaşmış hissələri paralel qatlarla yerləşir.

Boş kollenximada birləşən qalınlaşmış sahələr arasında hüceyrəaları olur.

Kollenximadan fərqli olaraq, sklerenxim hüceyrələrinin qılafları bərabər qalınlaşır və bir qayda olaraq, odunlaşmış olur. İnkışaf prosesində onların protoplazması dağılır. Ona görə də sklerenxima (yun.skleros-bərk, enxima-toxuma) ölü toxumadır. Sklerenxima öz funksiyalarını protoplazma məhv olduqdan sonra yerinə yetirir. Sklerenxim hüceyrələrinin qılafları poladın möhkəmliyinə yaxın olan yüksək möhkəmliyə malikdir. Dinamik ağırlığa müqavimət göstərmək qabiliyyətinə görə onlar polada üstün gəlirlər, çünki deformasiyaya məruz qalmırlar. Liqninin toplanması (odunlaşma) qılafların möhkəmliyini və basılıb əzilməyə müqavimət göstərmə qabiliyyətini artırır. Bəzi hallarda sklerenximanın hüceyrələri odunlaşdır, yəni istisna təşkil edir. Kətan liflərinin yüksək texnoloji keyfiyyətləri onlarda odunlaşmanın olmaması ilə izah edilir.

Sklerenximada iki növ hüceyrələr vardır:liflər və sklereidlər.

Liflərin ucları iti və 1-2 qatlı qılafları olan hüceyrələrdir. Qılaflarda azsaylı,sadə,çatşəkilli məsamələr var və eninə kəsiklərdə hüceyrələr çoxbucaqlı yaxud dairəvidir.Liflər meristema törəmələridir, yəni liflər meristemadan əmələ gəlir.

Sklereidlər şaxələnmiş yaxud çoxqatlı qalın qılafları olan hüceyrələrdir.Qılaflarda çoxlu məsamə kanalları var.

Sklereidlər bir neçə yolla əmələ gəlir. Birinci, canlı, nazik-divarlı hüceyrələrin sklerifikasiyası nəticəsində əmələ gəlir. Sklerifikasiya prosesi üç mərhələdən ibarətdir: 1) qılafların kəskin qalınlaşması, nəticədə hüceyrənin boşluğu azalır, 2) qılafların odunlaşması, 3) protoplazmanın ardıcılıqla məhv olması. İkinci, sklereidlər əsas meristemadan əmələ gəlir. Üçüncü, protodermanın və dördüncü,diferensiasiya etmiş parenxim hüceyrələrindən əmələ gəlir. Qozun qabığı, bir çox ağacların qabığı, albalı, gavalı və ərik meyvələrinin çayırdəyi sklereidlərdən ibarətdir, armud və heyvanın dəyməmiş (tam yetişməmiş) meyvələrinin lətində də sklereidlər çoxdur. Meyvələrdə sklereidlər yalnız mexaniki rol oynamır, həmçinin toxumaları temperaturun dəyişməsindən, bakteriyalar və göbələklərlə yoluxmasından müdafiə edir.

Morfoloji cəhətdən sklereidlər çox müxtəlifdir. Bunlara aşağıdakılardır: 1) braxisklereidlər yaxud daşlaşmış hüceyrələr, bunlar qısa olur və sklereidlərin ən geniş yayılmış tipidir, 2) astro-sklereidlər, şaxələnmiş formada olur, 3) liflərə oxşar skleeidlər, 4) baldır sümüklərini xatırladan osteosklereidlər.

Mexaniki toxumalar bitkinin müxtəlif orqanlarında yerləşmə yerinə görə fərqlənir. Məsələn, ağaclarда gövdənin və budaqların praktiki olaraq daxili hissəsini təşkil edir, köklərdə isə mərkəzdə yerləşir.

Ötürücü toxumalar

Bitkidə maddələrin hərəkəti onlarda xüsusi ötürücü toxumaların: ksilema yaxud oduncağın və floema yaxud alt qabığın (lub) inkişafı ilə mümkün olur. Torpaqdan köklərlə udulan su və həll olmuş mineral maddələr qalxan istiqamətdə-ksilema ilə hərəkət edir, floema ilə enən istiqamətdə-yarpaqdan kökə tərəf assimilyasiya məhsulları, əsasən, karbofidratlar, hərəkət edir.

Ksilemanı və floemanı vaskulyar (*lat. vascularis-borus*) məristemalar-prokambi və kambi əmələ gətirir. Prokambidən əmələ gəlmış ötürücü toxumalar birinci toxumalara, kambidən əmələ gəlmış isə-ikinci toxumalara aiddir. Birinci ksilema və floema protoksilemaya və protofloemaya bölünür. Bu toxumaların elementləri bitki orqanlarının inkişafının ilk mərhələlərində prokambi hüceyrələrindən diferensiasiya edir və həmçinin daha sonralar əmələ gələn metaksilemaya və metafloemaya bölünür. Birinci ötürücü toxumalar bütün ali bitkilərdə, ikinci toxumalar isə əsasən çılpaq-toxumlu və örtülütoxumlarda müşahidə edilir.

Ksilemanı və floemanı təşkil edən hüceyrələr əvvəller yalnız maddələrin daşınmasını həyata keçirirdilər. Bitkilərin təkamülü prosesində bu hüceyrələrdə diferensiasiya baş vermişdir. Onlardan bəziləri maddələrin keçirilməsi funksiyasını saxlamış, digərləri isə başqa funksiyaları, o cümlədən mexaniki, maddələrin toplanması, onların ifrazatı funksiyalarını yerinə yetirməyə başlamışdır. Beləliklə, ötürücü toxumalar eyni quruluş və funksiyaya malik olan

sadə toxumalardan hüceyrə tərkibi müxtəlif olan və müxtəlif funksiyalar yerinə yetirən mürəkkəb toxumalara çevrilmişdir.

Ksilemaya və floemaya bir sıra ümumi xüsusiyyətlər məxsusdur. Bunlara aşağıdakılardır: 1) onlar bitkidə fasılısız şaxələnmiş sistem yaradır; 2) ksilema və floema mürəkkəb toxumalardır; yəni onların tərkibinə müxtəlif elementlər-ötürücü, mexaniki, ehtiyat və ifrazat daxildir, onlardan ən vacibləri ötürücü elementlərdir; 3) ötürücü elementlər həm ksilemada (traxeidlər və borular), həm də floemada (ələkvari elementlər) maddələrin axını istiqamətində uzanır; 4) ötürücü elementlərin divarlarında məsamələr yaxud iki tərəfə çıxan dəliklər mövcuddur, həmin dəliklər yaxud məsamələr maddələrin keçirilməsini yüngülləşdirir.

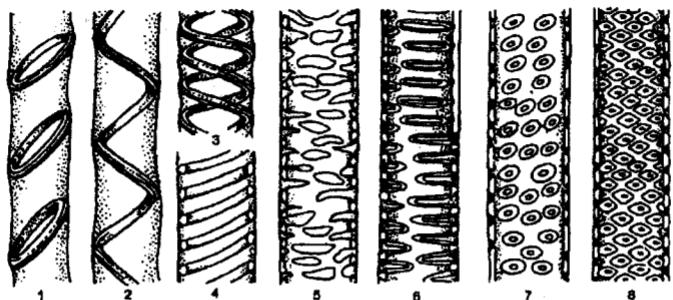
Ksilemanın (yun.xylon-kəsilmiş ağac) yaxud oduncağın əmələ gəlməsi bitkilərin quruda yaşamağa keçməsinin nəticəsidir. Suda yaşayan ilk bitkilərdə xüsusi ötürücü toxumalara təlabat yox idi. Yüksək rütubətlik şəraitində yaşayan bitkilərin ölçüləri kiçik idi, su canlı hüceyrələrə osmos yolu ilə daxil olur və hüceyrə şirəsinin qatılıq qradiyenti istiqamətində hərəkət edirdi. Təkamül prosesində bitkilərin ölçüləri artır, müxtəlif uyğunlaşmalar əmələ gəldi. Bu uyğunlaşmalardan biri protoplazmaların məhv olması idi, bu da suyun sərbəst hərəkəti üçün yolu asanlaşdırırı.

Ksilemanın iki xüsusi su keçirən elementləri məlumdur: traxeidlər və borular yaxud traxeylər

Traxeidlər bilavasitə prokambinin hüceyrələrindən yaxud kambinin inisial hüceyrələrindən əmələ gəlir. Traxeidlərin boşluqları ardıcılıqla su ilə dolur. Bir traxeiddən digərinə məhlulların daxil olması divarlardaki haşiyəli məsamələrdən keçməklə baş verir.

Qilafların qalınlaşmasının xarakterinə, ölçülərinə və qilaflərinin yerləşməsinə görə traxeidlərin üç növü məlumdur: halqavari, spiral və məsaməli. Məsaməlilik özü də müxtəlif olur (şəkil 134).

Borular (traxeylər) boru bugumu adlanan bir çox hüceyrələrdən ibarətdir. Bugumlar bir-biri ilə məsamələrlə yox, bugumların axırıcı divarlarında olan iki tərəfi açıq dəliklərlə əlaqələnir. Borular yan divarların məsaməliliyinin xarakterinə görə traxeidlərə oxşayır.



Şekil 134. Traxcal elementlərde qalınlaşma tipləri (1-5) və yan divarların məsaməliyi (6-8): 1 – halqavari; 2-4 – spiral; 5 – torskəkilli; 6 – pilləli; 7 – qarşılıqlı; 8 – növbəli

Floema (lub) yaxud alt qabığın əmələ gəlməsində vaskulyar meristemlər-prokambi və kambi iştirak edir. Yerüstü ali bitkilərdə floemanın inkişafı ksilemanın inkişafı ilə demək olar ki, sinxron getmişdir.

Güman edilir ki, ən qədim yerüstü bitkilərdə floema xüsusi toxuma kimi olmamışdır. Adı parenxim hüceyrələr eyni vaxtda həm metabolizmi həm də bitki tərəfindən sintez olunmuş üzvi madđələrin daşınmasını həyata keçirirdilər. Sonra funksiyaların ayrılması və hüceyrələrin ötürücüsü və parenxim hüceyrələrə diferensiasiyası baş vermişdir.

Ali bitkilərdə ötürücü ələkvəri elementlərin iki tipi mövcuddur: ələkvəri hüceyrələr və ələkvəri borular. Ələkvəri hüceyrələr çox sadədir, qilaflarından qruplarla yerləşən çoxsaylı plazmodesma kanalları keçir. İnkişaf prosesində kanallar genişlənir, plazmodesmalar qırılır və qonşu hüceyrələrin yanaşı divarlarında iki tərəfi açıq dəliklər əmələ gəlir. Hüceyrə divarının kanallar olan sahəsi ələyi xatırladır. Ona görə onu ələkvəri sahə, divarlarında ələkvəri sahələr olan hüceyrələri isə ələkvəri hüceyrələr adlandırılar. İlk dəfə onlar 1837-ci ildə T.Qartiq tərəfindən təsvir edilmişdir.

Ələkvəri borular uzununa yerləşmiş və bugumlar adlanan hüceyrələrdən ibarətdir. Bugumların arasında yerləşən köndələn bölmələr onları enli dəlikli ələkvəri lövhəciklərə çevirir.

Ksilema kimi, floema da birinci və ikinci floemaya bölünür. Birinci floema prokambidən əmələ gelir, proto və metafloemadan ibarətdir, lakin onları ayırmak üçün dəqiq kriterilər yoxdur.

Ksilema kimi, floema da mürəkkəb toxumadır. Ötürüçü elementlərlə yanaşı onların tərkibində həmçinin floema (lub) lifləri olur. Liflər qilafların qalın odunlaşmış ölü hüceyrələrdir.

Funksiyalarına görə floema hüceyrələri iki tipdə olur: onlardan bəziləri üzvi maddələrin daşınmasında bilavasitə iştirak edir, digərləri isə ehtiyat maddələrin saxlanması yeridir və müəyyən dərəcədə enən axının intensizliyini tənzimləyir.

Sekretor yaxud ifrazat toxumaları

Maddələr mübadiləsi prosesində əmələ gələn kimyəvi birləşmələrdən bəziləri bitki tərəfindən istifadə edilir, digərləri isə orqanizmdən çıxarılır. Buna müvafiq olaraq bitkidə olan kimyəvi birləşmələr iki cür olur: Sekret və ekskret. Sekretin orqanizm üçün çox böyük əhəmiyyəti vardır. Bunlara metabolizmin ilk məhsulları - karbohidratlar, zülallar, hormonlar və s. addır. Orqanizmdən çıxarılan maddələr - efir yağları, qətranlar, nektar və s. ekskretor məhsullarıdır.

Sekretor quruluşlar müxtəlif mənşəli olur: onlardan bəziləri prodermanın törəmələridir və onları ekzogen adlandırırlar, digərləri isə əsas meristemənin, vaskulyar meristemaların - prokambi və kambinin yaxud xüsusi sabit toxumaların, məsələn, floemanın törəmələridir. Onlar endogen adlanır.

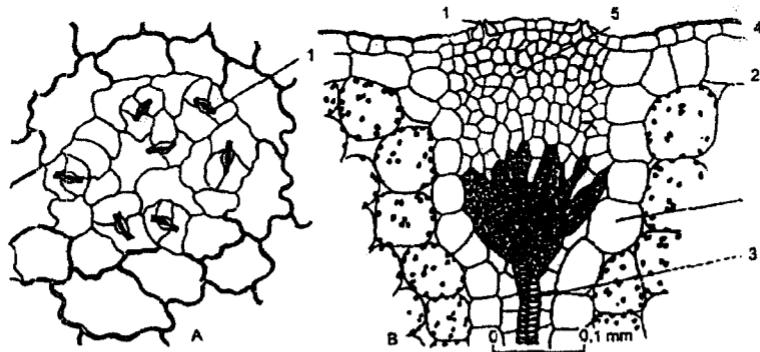
Sekretor hüceyrələr nazikdivarlıdır, bir-birilə azsaylı plazmodesmalarla birləşir, sitoplazmanın miqdarı yüksəkdir, nüvələr iridir, leykoplastlar var. Sekresiya bir neçə əlaqəli mərhələlərdən ibarət olan mürəkkəb prosesdir: sekretin sintezi üçün istifadə edilən maddələrin əmələ gəlməsindən, onların toplanmasından, polimerləşməsindən, hüceyrədən onların kənar edilməsindən ibarətdir. Sekresiyada hüceyrənin müxtəlif organoidləri iştirak edir.

Sekretin sintezi üçü zülallar, yağlar və karbohidratlar lazımdır. Əgər sekretin əmələ gəlməsi karbohidratların çevriləməsi ilə bağlırsa (nektralarda, selikli tutumlarda) hüceyrədə coxsayılı

plastidlər və yaxşı inkişaf etmiş Holci aparatı olur, əgər sekret zülal təbiətlidirsə hüceyrədə dənəli (nahamar) endoplazmatik şəbəkə və Holci aparatı yaxşı inkişaf edir.

Ekzogen yaxud xarici ifrazat toxumaları. Bu toxumalara hidatodlar, vəzili tükcüklər, nektarlıqlar və osmoforlar aiddir.

Hidatodlar (yun.hidatos-su, hodos-yol) damcı şəklində su və onda həll olmuş duzları ifraz edirlər (quttasiya). Bu hadisə torpağın yüksək rütubətliyi və zəif transpirasiya vaxtı baş verir. Ən sadə hallarda hidatodlar bir hüceyrlə yaxud çox hüceyrlə tükcüklerdir. Xarici görünüşünə görə onlar adı ötürü tükcüklerlə oxşardırlar (Şəkil 135). Hidatodların qapayıcı hüceyrələri, adətən adı ağızçıq hüceyrələrindən iri və divarları nazik olur. Çox vaxt ağızçıqaltı boşluğun altında epitema-nazikdivarlı, irinüvəli canlı hüceyrədən ibarət olan boş parenxim toxuması yerləşir. Epitemaya spiral traxeidlərdən ibarət olan ötürü tüpanın şaxəsi söykənir. Su onlardan epitemaya daxil olur, sonra ağızçıqaltı boşluğa keçir və nəhayət, ağızçıq yarığından xaric olur.



Şəkil 135. Dovşankələmi bitkisinin yarpağında hidatod: A – üstdən görünüş; B – yarpağın eninə kesiyi: 1-su ağızçıqları (hidatodlar); 2-hipoderma; 3-ötürüclü top; 4-epiderma; 5-epitema

Vəzili tükcüklər epidermanın törəmələridir, yəni trikomalarıdır. O, bir yaxud çox hüceyrlə yaxud ayaqcılardan və kürəşəkilli başçıqlardan ibarətdir. Başçığın hüceyrələri efir yağları sintez edirlər. Yağlar hüceyrənin divarından keçərək kutikulanın altında toplanır və onu

azca qaldırırlar. Efir yağlarının miqdari çox olanda kutikula onun təzyiqinə davam gətirməyərək, parçalanır, yağı xaricə töküür. Adətən, bu halda hüceyrələr məhv olur, yalnız kutikula nadir hälarda bərpa olur.

Həşəratyeyən yaxud yırtıcı bitkilərin vəziləri həzm şirələri, selik və üzvi maddələrin həzmini təmin edən fermentlər ifraz etməyə başlayır.

Nektarlıqlar floral və ekstrafloral ola bilir. Floral (lat.floral-çiçek) nektarlıqlar çiçəklərdə inkişaf edirlər. Onlar həşəratları (tozlandırıcıları) cəlb edirlər. Ekstrafloral nektarlıqlar isə vegetativ orqanlarda (gövdələrdə, yarpaqlarda), çiçək saplaqlarında, çiçək topalarının oxlarında əmələ gəlir. Həşəratlarla tozlanan bitkilərdə nektarlıqlar geniş yayılmışdır. Külekələ tozlanan bitkilərdə nektarlıqlar olmur. Çox vaxt nektarlıqlar halqaşəkilli, ulduzşəkilli disk əmələ gətirir. Həmin disk yumurtalığın əsasında, çiçəkyanlığının üstündə əmələ gəlir (məsələn, ağcaqayın və üzümdə). Xaççıçəklilərdə nektarlıqlar erkəkciklərin ətrafında qabarcıqlar şəkilində yerləşir. Çətirçiçəklilərdə isə yumurtalığın ucunda sütuncuğun əsasında disk formasında əmələ gəlir. Nektarlıqlar nektar adlı maye ifraz edirlər.

Osmoforlar çiçəkyanlığının epidermisinin hüceyrələrində ucuu efir yağları əmələ gətirən xüsusi orqanlardır. Onlar müvafiq çiçəklərin ətrini yaradır və bu ekskretlər həşəratları cəlb edir.

Endogen yaxud daxili ifrazat quruluşları. Bu quruluşlar yağ, selik hüceyrələri, rəngləyici və aşı maddələrlə dolu olan hüceyrələr kimi adətən tek-tək yerləşən yaxud da kiçik qruplara yüksilmiş nazikdivarlı idioblastlardır. Onlar müxtəlif toxumalarda: epidermada, parenximada və floemada yerləşirlər.

Toxumaların yerleşmesi yeri

Toxumanın adı	Yanıtonunun adı	Yerleşme yeri
Meristemler	Tapş (uc) (birinci) Yan (ikinci) İnterkalyar (birinci ve ikinci) Zado (travmatik) (ikinci)	Gövdənin və kökün ucları Əsas organlarda (gövdədə və kökdə) Bugumaların və yarpaqların əsərlərinə Organların zədələnmis yerlərində
Örticü	Epiderra (birinci) Manzır (ikinci) Ölü qabiq (üçüncü) Soncu	Yarpaqların, cavan meyvələrin səthində Gövdənin və kökün çoxillik hissələrinin səthində Gövdənin hissələrinin səthində Kökərin soncu zonalarında
Əsas, yaxud parenxim	Assimiliyasiya Etiyat Aerenxima	Yarpaqlarda və cavan gövdələrdə Gövdələrdə, toxumlarda, köklərdə və meyvələrdə Süaltı organlarda, hava və tənəffüs köklərində
Mekaniki	Kollenxima Sklerenxima (qabiq və oduncaq lifləri) Skleroidlər (daşlaşmış hüceyrələr, dərəq hilçey- rələri)	Cavan əsas organlarda və yarpaqlarda Əsas organlarda Yarpaqlarda və meyvələrdə
Ötrükü	Traxedilər Traxeylər (bonular) Əlavəvari bonular	Ksilemada Ksilemada Floemada
Ifrazat	Daxili: sild şirasi bonulan, yağ hüceyrələri, xsi- zogen və lizigen tutumları Xarici: vazili titkiciklər, nektarlıqlar, hidatodlar, osmoforlar	Organların daxiliində Organların səthində

ӘДӘВІYYAT

1. Abdullayev M.M., Abiyev H.S. Ümumi histologiya, Maarif, 1975.
2. Абушов Б.М. Нейроны и межнейрональные связи латеральной гипоталамической области мозга крыс при пищевой депривации и после её отмены. М., 1984, 221с.
3. Быков В.Л. Частная гистология человека. –СПб: СОТИС, 1997.
4. Быков В.Л. Цитология и общая гистология. –СПб: СОТИС, 1998.
5. Qasimov N.A., Əliyeva N.Ş., Tahirli S.M., Abdulyeva-İsmayılova S.M. Bitki anatomiyası. Bakı, BDU nəşriyyatı, 2010.
6. Гистология / Под редакцией Э.Г. Улумбекова и Ю.А.Чельшева. –М:ГЭОТАР-МЕД, 2001.
7. Гистология/ Под редакцией Ю.И.Афанасьева и Н.А.Юриной. –М:Медицина, 1989.
8. Гистология, цитология изэмбриология/ под редакция Ю.И.Афанасьева и Н.А.Юриной. –М: Медицина, 1999
9. Данилов Р.К., Клишов А.А., Боровая Т.Г. Гистология человека в мультимедиа. –Спб, 2003.
10. Заварзин А.А. Основы сравнительной гистологии, Л: 1985.
11. Елисеев В.Г., Афанасьев Ю.И., Котовский Е.Ф. Атлас микроскопического и ультрамикроскопического строения клеток, тканей и органов. –М: Медицина, 1970.
12. Елисеев В.Г., Афанасьев Ю.И., Котовский Е.Ф., Яцковский А.Н. Атлас микроскопического и ультрамикроскопического строения клеток, тканей и органов. –М., Медицина, 2004.

13. Кузнецов С.Л. Мушкамбаров Н.Н., Горячкина В.Л. Атлас по гистологии, цитологии и эмбриологии. – М: Медицинское информационное агентство, 2002.
14. Кузнецов С.Л. Мушкамбаров Н.Н., Горячкина В.Л., Руководство-атлас по гистологии, цитологии и эмбриологии, -М: ММА им. И.М. Сеченова, 2005.
15. Кузнецов С.Л. Мушкамбаров Н.Н., Горячкина В.Л. Атлас по гистологии, цитологии и эмбриологии. – М: Медицинское информационное агентство, 2006.
16. Кузнецов С.Л. Мушкамбаров Н.Н., Гистология, цитология и эмбриология. – М: Медицинское информационное агентство, 2007.
17. Леонтиюк А.С., Слуха Б.А. Основы возрастной гистологии, Мн., 2000.
18. Mehdiyeva L.N. Göbələklərin fiziologiyası. Bakı, BDU nəşriyyatı, 2006.
19. Мануилова Н.А. Гистология с основами эмбриологии., М. Просвещение, 1973.
20. Мушкамбаров Н.Н., Кузнецов С.Л. Молекулярная биология. –М. Медицинское информационное агентство, 2003.
21. Мяделец О.Д. Основы цитологии, эмбриологии и общей гистологии. –М: Изд-во, НГМА, 2002.
22. Мяделец О.Д. Основы частной гистологии. –М., Изд-во НГМА, 2002
23. Руководство по гистологии в двух томах / Под редакцией Р.К.Данилова, В.Л.Быкова и А.И.Одинцова. –спб: Спецлит, 2001
24. Хем А. Кормак Д., Гистология в пяти томах пер.с. англ. –М.Мир. 1982-1983.

MÜNDƏRİCAT

	səh
I FƏSİL	
Giriş.....	3
II FƏSİL	
Histologiya haqqında ümumi məlumat, onun predmeti və digər tibbi-biooji elmlərlə əla- qəsi.....	4
Histoloji tədqiqat metodları.....	7
Canlı toxumaları tədqiq etmək metodları.....	7
Ölmüş (fiksə edilmiş) hüceyrə və toxumaların tədqiq edilməsi.....	10
Hüceyrə və toxumaların kimyəvi tərkibini tədqiq etmək metodları (Histokimyəvi metodlar).....	12
Mikroskopiya metodları.....	15
III FƏSİL	
Histologianın inkişaf tarixi.....	21
IV FƏSİL	
Toxumalar, toxumaların ümumi xarakteris- tikası.....	33
Toxumaların təsnifikasi.....	36
V FƏSİL	
Epitel toxuması (<i>textus epithelialis</i>)	
Ümumi xarakteristikası.....	37
Örtük epitel toxumasının təsnifikasi.....	39
Epitel hüceyrələri (<i>epitheliocyti</i>).....	42
Örtük epitelin müxtəlif növləri. Birqatlı epitel (<i>Epithelium unistratificatum</i>).....	46
Birqatlı yasti epitel (<i>epithelium simplex squamosum</i>).....	46
Birqatlı kubabənzər epitel (<i>epithelium sim- plex cuboideum</i>).....	49
Birqatlı silindrik (prizmatik) epitel (<i>epi- thelium simplex columnare</i>).....	50
Çoxsırıalı (psevdöçoxqatlı) epitel.....	53
Çoxqatlı epitel (<i>epithelium multistrati- ficatum</i>).....	55
Keçid epiteli (<i>epithelium transitionale</i>)....	56
Çoxqatlı yasti buynuzlaşmayan epitel. (<i>epi- thelium stratificatum squamosum non- cornificatum</i>).....	58

Çoxqatlı yasti buynuzlaşan epitel (epithelium stratificatum squamosum cornificatum)	60
Örtük epitelin regenerasiyası, vaskulyarizasiyası, innervasiyası və yaşla əlaqədar olan xüsusiyyətləri.....	64
Vəzi epiteli (epithelium glandulare).....	65
Vəzilər (Qlandulae).....	67
Endokrin vəzilər (Qlandulae endokrina)....	67
Qalxanabənzər vəzi.....	69
Qalxanabənzərətraf vəzilər.....	70
Epifiz.....	71
Hipofiz.....	71
Böyrəküstü vəzilər.....	74
Çəngələbənzər vəzi (Timus).....	77
Qarışiq vəzilər.....	78
Cinsiyyət vəziləri. Toxumluq (xaya).....	81
Yumurtalıq.....	81
Ekzokrin vəzilər (glandulae exocrina).....	82
VI FƏSİL Birləşdirici toxuma (textus conjunctivus). Ümumi xarakteristikası.....	92
Mezenxim haqqında ümumi məlumat.....	94
Birləşdirici toxumanın təsnifatı.....	95
Qan və limfa.....	96
Qan (sanguis, haima).....	96
Qanın plazması.....	98
Qanın hüceyrəvi elementləri.....	98
Eritrositlər (erythrocyte). Eritrositlərin ümumi xarakteristikası.....	100
Eritrositlərin forması, daxili quruluşu, fiziki-kimyəvi xarakteristikası və funksiyası.....	102
Leykositlər (leucocyt). Leykositlərin ümumi xarakteristikası və təsnifatı.....	107
Dənəli leykositlər yaxud qranulositlər.....	109
Neytrofillər (neutrophilocyt). Eozinofil (asidofil) leykositlər.....	109
Bazofil leykositlər (basophilocyt).....	112
Dənəsiz leykositlər yaxud aqranolositlər.....	115
Limfositlər (lymphocyte).....	117

Monositlər (monocyti).....	123
Trombositlər (qan lövhəcikləri).....	125
Limfa (lympha).....	128
Qanyaranma prosesi (hemopoez).....	129
Embrional qanyaranma.....	130
Postembrional qanyaranma.....	138
Mielopoez.....	139
Qanyaranma nəzəriyyələri.....	151
Xüsusi birləşdirici toxumalar. (<i>textus conjunctivus sensu stricto</i>) Ümumi xarakteristikası və təsnifatı.....	152
Lifli birləşdirici toxumalar. Kövşək lifli birləşdirici toxuma (<i>textus conjunctivus fibrosus laxus</i>).....	154
Kövşək lifli birləşdirici toxumanın hüceyrələri (<i>desmocytı</i>).....	155
Hüceyrəarası maddə. (<i>Substantia intercellularis</i>).....	172
Kövşək lifli birləşdirici toxumanın hüceyrəarası maddəsinin inkişafı.....	180
Six lifli birləşdirici toxuma (<i>Textus conjunctivus fibrosus compactus</i>).....	182
Lövhəli lifli birləşdirici toxuma (<i>textus conjunctivus fibrosus lamellosus</i>).....	187
Elastik lifli birləşdirici toxuma (<i>textus conjunctivus elasticus</i>).....	187
Spesifik xassəli birləşdirici toxumalar.....	189
Retikulyar birləşdirici toxuma (<i>textus conjunctivus reticularis</i>).....	189
Piy toxuması (<i>textus adiposus</i>).....	191
Selikli toxuma (<i>textus mucosus</i>).....	195
Piqmentli toxuma (<i>textus pigmentosus</i>)....	197
Makrofaqlar sistemi.....	198
Qığırdaq toxuması (<i>textus cartilagineus</i>)...	199
Hialin qığırdaq toxuması (<i>textus cartilaginous hyalinus</i>).....	203

Elastik qıǵırdaq toxuması (<i>textus cartilagineus elasticus</i>).....	205
Kollagen lifli qıǵırdaq (<i>textus cartilagineus collagenofibrosus</i>).....	206
Qıǵırdaqüstülüyü (<i>perichondrium</i>).....	208
Qıǵırdağın histoloji inkişafı yaxud xondrohistogenez (<i>chondrohistogenesis</i>).....	209
Sümük toxuması (<i>textus osseus</i>).....	212
Sümük toxumasının quruluşu.....	214
Sümük toxumasının hüceyrələri.....	214
Sümük toxumasının növləri.....	220
Kobud lifli sümük toxuması (<i>textus osseus rudifibrosus</i>).....	220
Lövhəli sümük toxuması (<i>textus osseus lamellosus</i>).....	221
Sümüküstülüyü yaxud periost (<i>periosteum</i>)....	225
Sümüyün histoloji inkişafı yaxud osteohistogenez (<i>osteohistogenesis</i>).....	227
Embrional osteohistogenez.....	227
Sümüyün bilavasitə mezenximdən inkişafı.....	227
Sümüyün qıǵırdaq əsasında inkişafı.....	231
Sümükləşmə prosesinə təsir edən faktorlar.....	235
Postembrional osteohistogenez.....	236
VII FƏSİL Əzələ toxuması (<i>textus muscularis</i>)	
Əzələ toxumasının morfolofsional xarakteristikası və təsnifikasi.....	238
Saya əzələ toxuması (<i>textus muscularis glaber</i>).....	239
Epidermal saya əzələ toxuması.....	239
Neyral (nevral) mənşəli saya əzələ toxuması.....	241
Mezenxim mənşəli saya əzələ toxuması.....	241
Saya əzələ hüceyrəsinin trofik strukturları.....	243
Saya əzələ hüceyrəsinin yiğılma strukturları.....	245
Saya əzələ toxumasının istinad strukturları.....	246
Saya əzələ toxumasının qidalanması və regenerasiyası.....	246

Eninəzolaqlı əzələ toxumasi (<i>Textus muscularis transversostriati</i>). Ümumi xarakteristikası.....	248
Eninəzolaqlı skelet əzələ toxuması (<i>textus muscularis striatus skeletalis</i>) Ümumi xarakteristikası.....	249
Əzələ lifinin trofik strukturları.....	251
Eninəzolaqlı əzələ lifinin yiğılma strukturları....	252
Eninəzolaqlı əzələ lifinin istinad strukturları.....	257
Miosatellitotlər.....	257
Əzələ lifinin tipləri.....	258
Orqan formasında olan skelet əzələsi.....	259
Eninə zolaqlı əzələ toxumasının kimyəvi tərkibi və əzələ lifinin yiğilmasının kimyəvi və morfoloji xüsusiyyətləri.....	262
Eninəzolaqlı skelet əzələ toxumasının inkişafı (Histogenezi).....	263
Eninəzolaqlı skelet əzələ toxumasının rege- nerasiyası.....	265
Ürək əzələ toxuması (<i>textus muscularis cardiacus</i>). Ürək əzələ toxumasının inkişafı (histogenezi) və quruluşu.....	266
Ürək əzələsinin yiğilmasının histofiziologiyası..	275
VIII FƏSİL Sinir toxuması (<i>textus nervosus</i>)	
Sinir toxumasının ümumi xarakteristikası və funksional xüsusiyyətləri.....	277
Sinir toxumasının quruluşu.....	278
Neyronlar. Neyronların morfoloji və funksional xüsusiyyətləri.....	278
Neyronun daxili quruluşu.....	284
Sinir hüceyrəsinin histokimyəvi tərkibi.....	293
Sekretor neyronlar.....	293
Neyroqliya.....	294
Qliositlər (<i>gliocytii</i>).....	295
Ependimositlər (<i>ependimosyti</i>).....	296
Astrositlər (<i>astrocyti</i>).....	298
Oligodendrositlər (<i>oligodendrocyti</i>).....	300
Mikroqliya (<i>microglia</i>).....	302

Sinir lifləri. Ümumi xarakteristikası.....	303
Mielinsiz sinir lifləri.....	304
Mielinli sinir lifləri.....	308
Neyronların və sinir liflərinin regenerasiyası.....	315
Sinir ucları (terminationes nervorum). Ümumi xarakteristikası.....	316
Hissi sinir ucları.....	317
Effektor sinir ucları.....	325
Neyronlararası sinapslar.....	328
Sinir toxumasının inkişafı.....	332
IX FƏSİL Bitki Toxumaları	
Bitki toxumalarının ümumi xarakteristikası	337
Bitki toxumalarının təsnifatı	339
Törədici toxumalar –meristemalar.....	341
Örtücü toxumalar.....	343
Əsas yaxud parenxim toxumalar.....	346
Mexaniki toxumalar.....	348
Ötürücü toxumalar.....	351
Sekretor yaxud ifrazat toxumalari.....	354
Toxumaların yerləşmə yeri.....	357
Ədəbiyyat.....	358

ƏLİSSƏFA ƏLİ oğlu SƏMƏDOV

ÜMUMİ HİSTOLOGİYA

Yığılmağa verilib: 27.03.12. Çapa imzalanıb: 06.04.12
Format 60x84 1/16. F.ç.v.23,0. Sifariş № 30.
Kağız əla növ. Tiraj 300 nüsxə. Qiyməti müqavilə ilə

“Tİ-MEDİA” şirkətinin mətbəəsi